数理解析研究所講究録
第317巻 1978年 73-80

Cell Lineage System と L-System

京大・理　西尾英之助

§I. はしがき

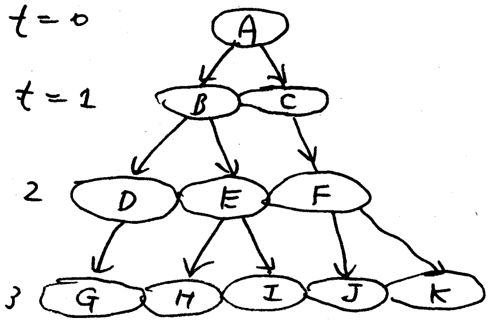
ある種の藻に見られるように、細胞が一列に連なり、時には樹状の分枝を出した形状の植物を糸状体植物という。Lindenmayer は 1968年に、このような糸状体植物の発生過程を表現する一種の生成文法の体系を提案した。これは通常 L-system と呼ばれている。

ここでは、L-system とは全く違った考え方で糸状体植物の発生を表現する体系（Cell Lineage system, CL system）を提案し、L system との関係を論ずる。

§II. CL system の定義

簡単のために、分枝のない糸状体を考える。これは左右に一列に細胞が並べられた系である。このような糸状体の最初は、1ケの細胞（胞子）である。これが左右に分裂し2細胞の系になり、その一方がさらに2分裂し3細胞の系になる。以下各細胞が分裂したりしなかったりして、糸状体が発生してゆく。ここで、ある時点である細胞の"分裂方

向のhistory"を考えてみる。 すなわち、図で、Eという細胞は、最初左に分裂した細胞Bの娘細胞で右側に位置したものである。 いま左を0, 右を1で表わすことにすれば、 Eは01というhistoryを持つと云うことができる。同様に細胞Hは 010，Jは10 というhistoryを持つ。 一般に系内の細胞は0,1の有限列をその分裂のhistoryとして持つ。



—細胞系統樹—

ここで、時間を離散的だと仮定して、細胞が次に分裂するまでの時間が、その細胞のhistoryによって一意的に定まるものと考える。

以上の議論を形式化すると以下のCL systemの定義が得られる。

CL systemはつぎの性質を持つ分裂時間スペクトル$\tilde{D}$によって定められる

i) $\tilde{D}=(D_0, D_1, D_2, \ldots, D_i, \ldots)$

ここで D_i は $\{0,1\}^*$ の部分集合で、互いに素である。

ii) $\tilde{D}$の各成分D_iはつぎの意味でeffectiveに与えられる。

Nを自然数の集合として、$N\times A^*$上で定義されたeffective procedure $\phi_{\tilde{D}}$が存在し、 $w\in D_i$ $(i\geq 1)$ ならば、

$\phi_{\tilde{D}}(i,w)=1$ となり，それ以外のときは $\phi_{\tilde{D}}$ は定義されない。 D_0 については、この性質は要求しない。

iii) $w \in \{0,1\}^*$ が D_i $(i \geq 0)$ の要素であるならば，その任意の prefix は D_j $(j \geq 1)$ に含まれる。

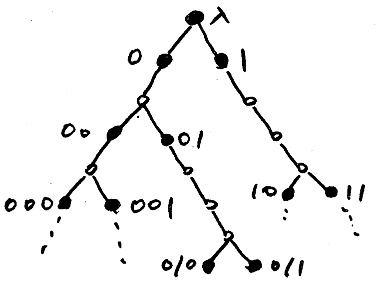
$\tilde{D}$ の成分が有限個を除いて空集合であるとき，$\tilde{D}$ (CL-system) は有限であるという。 $\tilde{D}$ が有限で各成分が正規集合であるとき，$\tilde{D}$ は有限正規であるという。

$\tilde{D}$ が一つ与えられると，それに対応して，2分岐の Tree diagram が定まる。 これを $T(\tilde{D})$ と書く。

$T(\tilde{D})$ の求め方： まず，root として空語 λ をとる。$\tilde{D}$ から $\lambda \in D_i$ ならば，i 時間後に 2 分岐して，0, 1 の 2 つの節点を設ける。 一般に，w なる節点は $w \in D_j$ なら，j 時間後に 2 分岐して $w0$, $w1$ なる 2 節点に分かれる。 $w \in D_0$ ならば，永久に2分岐しないものとする。

例 $\tilde{D}=(D_1, D_2, D_4)$ $D_1=\{\lambda\}$, $D_2=\{0,1\}^*0$

$D_4=\{0,1\}^*1$



$T(\tilde{D})$

逆に2分岐のTree diagram(細胞系統樹)Tが effectiveに 与えられると、$T=T(\tilde{D})$となるCL system $\tilde{D}$が一意に定まる。

§3 CL systemとL systemの系統樹の表現能力.

初期系列の長さが1で、書換規則の右辺の長さが1あるいは2であるPDIL systemをB(Bifurcating)PDIL systemという。BPDIL system Gの生成木(derivation tree)$T(G)$は各節点の記号を見ないことにすれば一つの細胞系統樹と見なすことが出来る。

このように節点の記号(あるいはhistoryを示す0,1系列)を無視すれば、$T(G)$と$T(\tilde{D})$が等しくなるとき、BPDIL system GとCL system $\tilde{D}$は強(生長)等価であるという。このとき $G \cong \tilde{D}$ と書く。

ある2分岐のTree diagram Tに対して、節点の記号を無視して$T=T(G)$となるBPDIL system Gが存在するとき、TはGによって強く表現されるといい、$T \prec G$ と書く。同様に $T \prec \tilde{D}$ を定義する。

様々なsystemによって強く表現される系統樹のクラスをつぎのように書く。

$\mathbb{T}(CL) = \{T \mid T \prec \tilde{D}$ となるCL system $\tilde{D}$が存在する$\}$

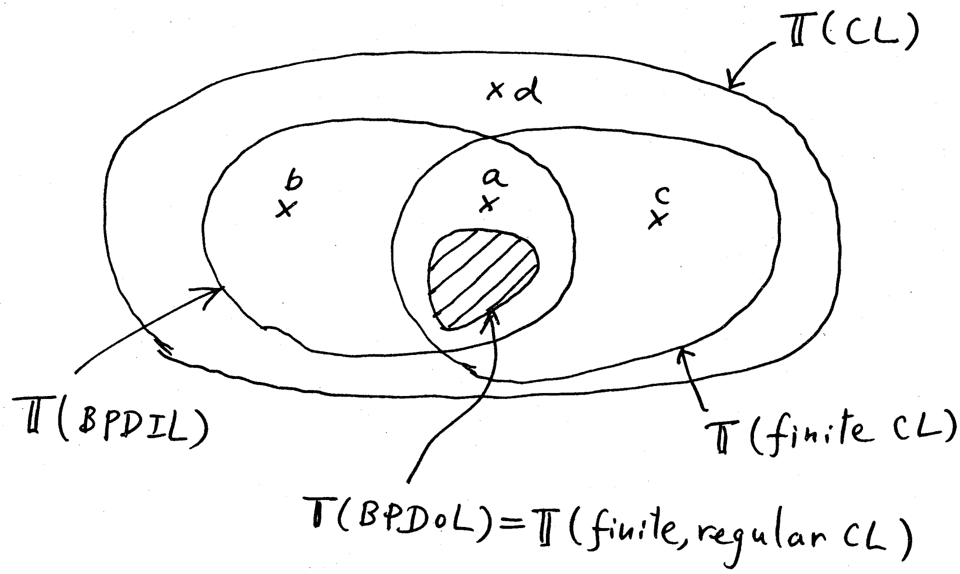
$\mathbb{T}(\text{finite } CL) = \{T \mid T \prec \tilde{D}$ となるfinite CL systemが存在する$\}$

$\mathbb{T}(\text{finite, regular CL}) = \{T \mid T < \tilde{D},\ \tilde{D}$は有限正規$\}$

$\mathbb{T}(\text{BPDIL}) = \{T \mid T < G$ となる BPDIL system Gが存在$\}$

$\mathbb{T}(\text{BPDOL}) = \{T \mid T < G$ となる BPDOL system Gが存在$\}$

定理 上に定義した系統樹のクラスの間には図のような包含関係が成立する。



図の a 点の一例として次のものが存在する。

1) finite nonregular CL system $\tilde{D} = (D_0, D_1)$, ここで

D_1は $01^2 01^4 01^6 01^8 \cdots 01^{2k} \cdots$ なる無限系列のすべての prefix から成る集合。従って

$D_1 \ni \lambda, 0, 01, 011, 0110, 01101, \cdots$

$D_0 = \{w0 \mid w1 \in D_1\} \cup \{w1 \mid w0 \in D_1\}$, 従って

$D_0 \ni 1, 00, 010, 0111, \cdots$

2) 同じ系統樹はつぎの BPD<1,1> L system で強く表現される。

$G = \{\Sigma, P, g, w_0\}$ ただし $\Sigma = \{s, b, t, c, d, e, A, B\}$

g = 境界記号, $w_0 = s$

P: $(g, s, g) \to ct$ $\quad (c \text{ or } A, t, g) \to B$

$(g \text{ or } b, c, t) \to bd$ $\quad (t \text{ or } d, t, B) \to B$

$(b, d, t \text{ or } A) \to bd$ $\quad (A \text{ or } c, t, t) \to A$

$(b, d, B) \to be$ $\quad (\text{any}, B, \text{any}) \to t$

$(b, e, t) \to ct$ $\quad (\text{any}, A, \text{any}) \to t$

b点の例として.

無限に生長する有限なCL systemは定義から明らかなように, 少なくとも時間と共に線形に長くなる系の系統樹しか表現できない。他方 $\sqrt{\text{時間}}$ のオーダーで無限生長する BPD<1,1>L system の存在が知られている。

c点の例として

$\tilde{D} = (D_1, D_2)$ finite nonregular CL system

$D_2 = \{0^{i^2} \mid i = 1, 2, \ldots\}$, $\quad D_1 = \{0, 1\}^* - D_2$.

d点の例として

$\tilde{D} = (D_0, D_1, \ldots)$ 無限正規 CL system

$D_0 = 0^*1$, $\quad D_1 = \{\lambda\}$, $\quad D_{2k^2} = \{0^k\}$ $\quad (k = 1, 2, \ldots)$

$D_i = \phi$ $\quad (i \neq 2^{k^2}$ のとき$)$。

このDで表現される系は時間tの関数として、$\log t$の速さより遅い速さで生長する。他方 L system論から一般に、L system で表現される系の生長速度は $\log t$ 以上である。

定理の主な内容である $\mathbb{I}(BPD0L) = \mathbb{I}(\text{finite, regular } cL)$ および、a, b, c, d 点の存在の証明は Nishio (1977) に示されている。

$\mathbb{I}(BPD0L) = \mathbb{I}(\text{finite, regular } cL)$ の意味するところは、『細胞間相互作用のない L system と有限正規な cL system は系統樹（発生過程の強い表現）を表わす能力の点において違いがない』ことを示す点にある。
他方 点aの存在は、有限であっても非正規な cL system の中には、相互作用のある L system と強等価なものが存在することを述べている。点bとcの存在により、$\mathbb{I}(\text{finite } cL)$ と $\mathbb{I}(BPDIL)$ は互いに包含関係にないことがわかる。

§4. あとがき

ここでは、Cell Lineage の考え方に基づいて糸状体植物の発生過程を表現するための新らしい方法を述べたが、生物学の立場で cL system と L system を比較すると、前者は細胞間

有の時間的経過に依存して系の動きが決まるのに対して，後者は，とくに相互作用のある場合，ある細胞の系内に占める空間的位置関係に依存する発生過程の表現に適している。

ここでは細胞の結合関係が一糸状という特定の場合について CL system を定義し，L system との比較を論じたが，一般に糸状でない多細胞の系に対して CL system の考え方を拡張することが出来る。このときには，ここで採用した"分裂方向"の history ではなくて別の因子を考えてそれらの時間的経過を history として採用する必要がある。

また，このような history が実際の生物の細胞の中に実際に記録され利用されているか否かについては殆んど予測することは出来ない。従って CL system は一つの表現方法であって，実際の現象のモデルであるとは，今のところ主張することは出来ない。

参考文献

L-system については　Herman and Rozenberg [1975] Developmental Systems and Languages, North-Holland.

本稿で引用した定理の証明については，H. Nishio [1977] Cell Lineage System for Describing Growths of Filamentous Organisms (to appear in Information and Control)