数理解析研究所講究録
296巻 1977年 53-69

細胞の状態遷移のオートマトン・モデル
――GPスキーム――

京大・理　西橋幹俊

1. はじめに

生物と計算機とにはいくつかの類似点と相違点とがある。類似点の最たるものは，共に基本的な素子から複雑な構造体が構成されていること，そしてそれらがきわめて合目的的な機能を果すことであろう。一方，相違点としては種々の側面を指摘し得るが，例えば，細胞分裂，分化・発生，自己増殖といった現象は生物に特有である。この分化・発生は，生物学の基本的問題であって，いろいろなレベルで実験的研究や理論的説明がなされているが，未だ十分に解明されてはいない。(1) ここでは，細胞の状態を簡単化して有限オートマトンで表現し，その状態集合の連結性に分化を関連づけて論ずる試みについて述べる。

2. GPスキームの定義と生物学的意味

最初にGPスキームの定義を与える。

定義2.1　GPスキームとは，三つ組$\langle n, S, f\rangle$である，

ここで，(1)　nは自然数で，スキームの大きさという。

(2)　Sは集合$\{0,1\}^{2n}$で，状態集合とよばれる。

(3)　fは作用のパターンとよばれる，$[n]^2$から$\{a, i, -\}$への関数である，ここに$[n]\equiv\{1, 2, \cdots, n\}$であり，$\{a, i, -\}$は作用の集合とよばれる。▌

GPスキーム$\langle n, S, f\rangle$はfを与えれば一意的に決まる。それゆえ簡単にfで示すこともある。

GPスキーム$\langle n, S, f\rangle$は出力のない自律的有限オートマトン$\langle S, \tau_f\rangle$とみなすことができる，ここにSは再び状態集合で，τ_fは状態遷移関数である。作用のパターンfが状態遷移関数τ_fを次のように決定する：

$$s=\begin{pmatrix} s_1, s_2, \cdots, s_n \\ s_{n+1}, \cdots\cdots, s_{2n} \end{pmatrix},\quad s'=\begin{pmatrix} s'_1, s'_2, \cdots, s'_n \\ s'_{n+1}, \cdots, s'_{2n} \end{pmatrix}\in S \text{とする。}$$

このとき　$\tau_f(s)=s'$であるのは，

$$s'_j=\begin{cases} 1 & \text{if}\ (\forall i\in[n])(f(i,j)=i \Rightarrow s_i=0)\ \& \\ & \{(\exists i\in[n])(f(i,j)=a\ \&\ s_i=1) \text{ or } s_j=1\} \\ 0 & \text{otherwise} \end{cases}$$

$$s'_{n+j}=s_j$$

$$(j=1, 2, \cdots, n)$$

であるとき，そしてそのときに限る。

さて次にこのモデルの生物学的意味に関する注釈をしてお

こう[1]。端的に言えば，GPスキームは一つの細胞の状態及びその遷移をごく簡単な形で表現しており，細胞分化をオートマトン理論的に研究するための基本的対象となるように意図されたものである。

例えば動物の成体が単一の受精卵からできてくるためには，細胞の増殖と共に分化が不可欠である。細胞の分化は，簡単には，各細胞種に特徴的な蛋白質の生産に"専念"するようになることで特徴づけられる。この細胞分化の機構に関しては，遺伝情報の総体としてのゲノムは不変であり，遺伝子活性の選択的発現が基本になっていること，それも主として転写段階でなされているであろうことが，最近までの知見から示唆されている。GPスキームは，これらに加えて更に次のような簡単のための仮定をおいて定式化したものである。

①ゲノムはオペロンの集まりであり，各オペロンは一つの遺伝子（gene）を含む。②現象は離散時刻に同期して起る。③「活性化された」遺伝子は次の時刻に，対応する蛋白質（protein）を産出し，生産された蛋白質は定められた規則に従って（すべての）遺伝子に作用して，次の時刻に消失する。④蛋白質の遺伝子に対する作用は，活性化，抑制，無効果の3種類とする。⑤遺伝子は抑制されれば不活性になり，抑制がなく活性化されれば活性になり，何も効果的な作用を

受けなければ前の状態にとどまる。

GPスキーム の形式的定義と生物学的意味との対比を示しておこう。GPスキームの大きさnは，遺伝子もしくは蛋白質の数，s_i, s_{n+i} は各i番目の遺伝子の活性，i番目の蛋白質の存在を（あれば1，なければ0で）表わしている。$\boldsymbol{a}$, $\boldsymbol{i}$, $-$は各活性化，抑制，無効果を表わしている。

3. 効果の切替と消滅

あるGPスキームfから一つの作用$f(i,j)$を変えることによって別なGPスキームf'が得られる。ここではこのように一つの作用を変えることの効果について考える。明らかに変化には6種類ある，即ち (1) $\boldsymbol{a}\to\boldsymbol{i}$，(2) $\boldsymbol{i}\to\boldsymbol{a}$，(3) $\boldsymbol{a}\to -$，(4) $\boldsymbol{i}\to -$，(5) $-\to\boldsymbol{a}$，(6) $-\to\boldsymbol{i}$。また明らかに次の各ペア，(1)と(2)，(3)と(5)，(4)と(6)は逆の変化である。

定義3.1　作用$\boldsymbol{a}$, $\boldsymbol{i}$を効果的，$-$を効果的でないという。変化(1)，(2)を効果の切替，(3)，(4)を効果の消滅，(5)，(6)を効果の現われという。さらに作用$f(i,j)$の$\boldsymbol{a}$から$\boldsymbol{i}$への切替といった語法を用いる。∎

例3.1　f_{99}とf_{100}とを表1のようなGPスキームであるとする。このとき$f_{99}(3,3)$の$\boldsymbol{a}$から$\boldsymbol{i}$への切替によってf_{99}からf_{100}が得られる。

表1. 大きさ3のGPスキームの例.

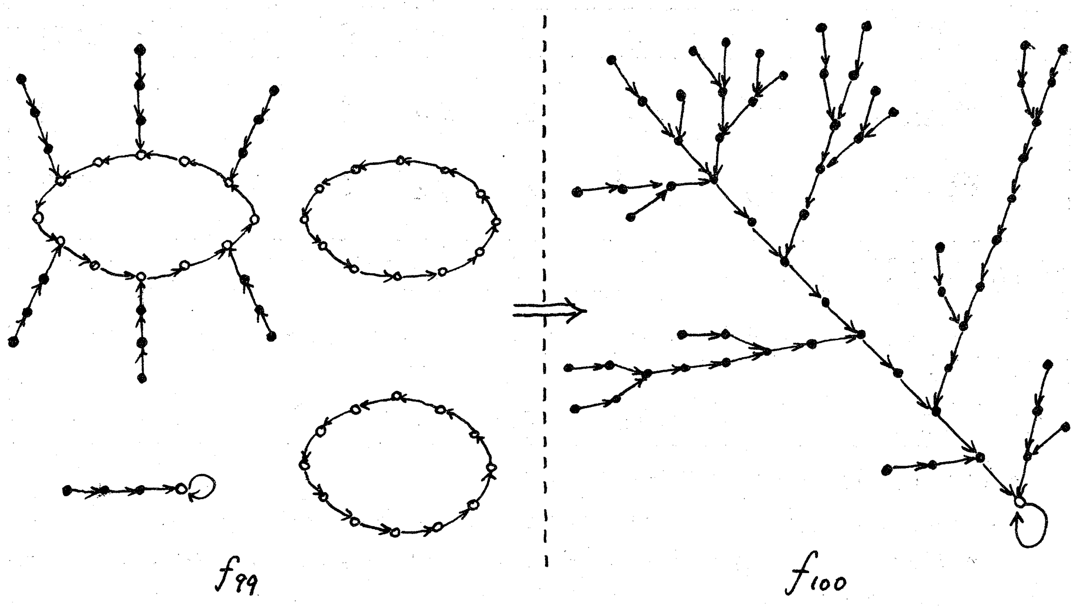
ここでは 大きさnのGPスキーム f を, 任意の $i, j \in [n]$ に対して (i,j) 要素が $f(i,j)$ であるような $n \times n$ 行列で表現する。

なお 作用が $\{a, i\}$ に限定されたGPスキームを全効果型GPスキームという。大きさ3の全効果型GPスキーム全体に, 対応する行列を2進展開と見なして番号をつけた。

$$f_{99} \qquad \begin{pmatrix} a & a & i \\ i & a & a \\ a & i & a \end{pmatrix} \qquad\qquad f_{100} \qquad \begin{pmatrix} a & a & i \\ i & a & a \\ a & i & i \end{pmatrix}$$

GPスキーム f の状態遷移は一つの作用 $f(i,j)$ が変わると大きく変わり得る。例3.1における f_{99} から f_{100} への変化によって対応する状態遷移図は図1のように変わる。

図1. 状態遷移の変化.



	f_{99}	f_{100}
最長周期	12	1
木数	4	1
周期状態数	37	1

ここで 木とは 状態遷移図全体の 中の 弱連結部分図で 極大なものを意味する。各木は 一つの 周期的部分図をもつ。上の三つの 指標は 各，最大長の周期部分図の周期，木の総数，周期部分図の中にある 状態の 総数を 意味する。

大きさ3の全効果型GPスキームの場合における三つの指標の分布を示す。

表2．三指標の分布.

最長周期	1	2	4	6	12	総計
総数*	314	31	163	2	2	512
類数**	61	8	33	1	1	104

木数	1	2	3	4	5	7	10	総計
総数	139	301	2	53	9	4	4	512
類数	27	58	1	12	2	2	2	104

周期状態数	1	2	5	10	17	37	総計
総数	139	172	159	24	12	6	512
類数	27	33	32	6	3	3	104

* 対応するGPスキームの総数.

** $[n]$ 上の置換 σ があって 任意の $i, j \in [n]$ に対して $f(i,j) = f'(\sigma(i), \sigma(j))$ が成立するならば GPスキーム f' は f に同型であるという。類とは この同型によって定義されるものをいう。

表2から各指標において大きい方の値を実現するのはかなり少数のGPスキームであることがわかる。

次にGPスキームの一つの作用を変えることにsensitiveな状態について考察する。

定義3.2　一つのGPスキームfから作用$f(i,j)$を変えることによって別のGPスキームf'が得られるとし、オートマトン$\langle S, \tau_f \rangle$, $\langle S, \tau_{f'} \rangle$が各$f$, f'に対応するとする。このとき$\tau_f(s) \neq \tau_{f'}(s)$であるときそしてそのときのみ、$s \in S$は$f(i,j)$にsensitiveであるという。■

$\begin{pmatrix} * & \cdots\cdots & * \\ * \cdots * & \underset{i}{0} & * \cdots * \end{pmatrix}$の形の状態は皆$f(i,j)$にsensitiveでないことは容易に検証できる、ここで$*$は$\{0, 1\}$の任意の記号を意味し、iはこの場合$s_{n+i} = 0$であることを示している。以後類似の記法をしばしば用いる。さらに$\begin{pmatrix} * & \cdots\cdots & * \\ * \cdots * & \underset{i}{1} & * \cdots * \end{pmatrix}$の形の状態が$f(i,j)$にsensitiveであるか否かは次の要素によって決まることも容易に検証できる；s_jの値、$f(1,j), \cdots, f(n,j)$の値、そして変化の種類。

これから$f(i,j)$にsensitiveな状態の数を計算してみよう。6種の変化のうちで逆の変化は定義3.2により同数のsensitiveな状態をもつ。そこで我々は3種の変化――効果の切替、活性化の消滅、抑制の消滅について考え、それぞれに対応したsensitiveな状態の数をN_s, N_a, N_iと書くことにしよう。

今nを与えられたGPスキームの大きさとし，pは$i' \neq i$かつ$f(i', j) = \boldsymbol{a}$であるような$i' \in [n]$の数，$q$は$i' \neq i$かつ$f(i', j) = \boldsymbol{i}$であるような$i' \in [n]$の数とする。このとき次の命題が成り立つ。

命題 3.1. (1) $N_{\boldsymbol{a}} = 2^{2n-2-p-q}$.

(2) $N_{\boldsymbol{i}} = 2^{2n-1-q} - 2^{2n-2-p-q}$.

(3) $N_s = 2^{2n-1-q}$.

証明. いま$f(1, 1)$の変化を考え，

$$f(i, 1) = \begin{cases} \boldsymbol{a} & i = 2, \cdots, 1+p \\ \boldsymbol{i} & i = 2+p, \cdots, 1+p+q \\ - & i = 2+p+q, \cdots, n \end{cases}$$

と仮定する。証明は容易に一般化できる。

(1) この場合$s \in S$が sensitive であるのはsが$\begin{pmatrix} 0 & * & \cdots & \cdots & \cdots & * \\ 1 & \underbrace{0 \cdots 0}_{p} & \underbrace{0 \cdots 0}_{q} & * & \cdots & * \end{pmatrix}$の形であるとき，そしてその時に限ることが示される。したがってsの成分の中で自由に決められるものの数は，$(n-1) + (n-1-p-q) = 2n-2-p-q$であるから，$N_{\boldsymbol{a}} = 2^{2n-2-p-q}$.

(2) この場合は sensitive な状態は2つの形，$\begin{pmatrix} 1 & * & \cdots & \cdots & \cdots & * \\ 1 & \underbrace{* \cdots *}_{p} & \underbrace{0 \cdots 0}_{q} & * & \cdots & * \end{pmatrix}$と$\begin{pmatrix} 0 & * & \cdots & \cdots & \cdots & * \\ 1 & \underbrace{(0 \cdots 0)}_{p} & \underbrace{0 \cdots 0}_{q} & * & \cdots & * \end{pmatrix}$とに分けられる，ここで$(0 \cdots 0)$は少なくとも一つの記号が0でないことを意味する。

1. 前者の場合 自由に決められる成分の数は，

$(n-1)+(n-1-q)=2n-2-q$ であるから，$N_1=2^{2n-2-q}$.

2. 後者の場合，自由に決められる成分の数は

$(n-1)+(n-1-p-q)=2n-2-p-q$ で，$(0\cdots 0)$ の制限のある部分

は p であるから，$N_2=2^{2n-2-p-q}(2^p-1)$

よって $N_i=N_1+N_2=2^{2n-1-q}-2^{2n-2-p-q}$.

(3) 場合(1)と同様．∎

系 3.2 (1) $2^{n-1}\leqq N_a\leqq 2^{2(n-1)}$. (2) $2^{n-1}\leqq N_i\leqq 2^{2n-1}-2^{n-1}$.

(3) $2^n\leqq N_s\leqq 2^{2n-1}$.

証明．$0\leqq p, q, p+q\leqq n-1$ であることに注意すれば容易．∎

この系の意味を考えよう。最初に sensitive な状態の割合 $R_x=N_x/2^{2n}$ を考える，ここで $x\in\{s, a, i\}$．例えば，$1/2^{n+1}\leqq R_a\leqq 1/2^2$ で $0\leqq\lim_{n\to\infty}R_a\leqq\frac{1}{4}$．同様に $0\leqq\lim_{n\to\infty}R_i$, $\lim_{n\to\infty}R_s\leqq\frac{1}{2}$．こういった範囲内で sensitive な状態の数や割合は，$f(i, j)$ の"文脈"即ち p, q に依存して変わる。次に N_x の最大値や最小値を実現する作用のパターンを示す。

表3．N_x の最大値及び最小値の実現

x	a	i	s
max.	$\begin{pmatrix} a & & \\ - & & \\ - & & * \\ \vdots & & \\ - & & \end{pmatrix}$	$\begin{pmatrix} i & & \\ a & & \\ a & & * \\ \vdots & & \\ a & & \end{pmatrix}$	$\begin{pmatrix} a \sim i & & \\ a \sim - & & \\ a \sim - & & * \\ \vdots & & \\ a \sim - & & \end{pmatrix}$
min.	$\begin{pmatrix} a & & \\ a \sim i & & \\ a \sim i & & * \\ \vdots & & \\ a \sim i & & \end{pmatrix}$	$\begin{pmatrix} i & & \\ i & & \\ i & & * \\ \vdots & & \\ i & & \end{pmatrix}$	$\begin{pmatrix} a \sim i & & \\ i & & \\ i & & * \\ \vdots & & \\ i & & \end{pmatrix}$

ここでは命題3.1で示した特別な場合におけるN_xの最大値及び最小値を実現する作用のパターンを示した。

これまで我々はsensitiveな状態の観点から一つの作用を変える効果を調べてきた。全体の状態遷移の様子，例えば，最長周期や木数等への効果を考えることは相当煩雑なようである。

4. 強連結性

GPスキームのいくつかの集合についてその強連結性を議論する。

定義4.1. 大きさnのGPスキーム全体の集合をF_nで表わす。

またF_n上の二項関係≦を次のように定義する：

$$f_1 \leqq f_2 \underset{def.}{\Longleftrightarrow} (\forall i, j \in [n])$$

$$\{f_1(i,j) \neq - \Rightarrow f_1(i,j) = f_2(i,j)\}. \quad \blacksquare$$

補題4.1. F_n上のこの関係≦は順序関係であって，$(F_n, \leqq)$は半順序集合である。各全効果型GPスキームはその極大元，$f_0 \equiv -$は最小元である。▮

GPスキームの一つの集合$G \subset F_n$は次のように入力のある一つの有限オートマトン$\langle S, G, \delta \rangle$と見做すことができる。

S：状態集合

G：入力アルファベット

δ：状態遷移関数　$S \times G \to S$

$$\delta(s,f)=\tau_f(s) \qquad \text{for } s\in S,\ f\in G.$$

このとき G の強連結性が議論できる，即ち $\begin{pmatrix}0\cdots0\\0\cdots0\end{pmatrix}$ でない任意の $s, s'\in S$ に対して適当な G^*の元をとることにより，遷移 $s\to s'$ が実現できるか否か。

命題4.2. 大きさnを固定する。単一のGPスキームから成る集合は強連結でない。全効果型GPスキーム全体から成る集合は（従ってGPスキーム全体から成る集合は）強連結である。

証明. 前半を証明するには任意のGPスキームfに対し，τ_fが1対1でないことを示せば十分である。いま$f(i,j)=-$であるような$i, j\in[n]$があるならば，s_{n+i}でのみ異なる二つの状態 $\begin{pmatrix}* & \cdots & \cdots & & * \\ *\cdots * & \underset{i}{0} & *\cdots & & *\end{pmatrix}$，$\begin{pmatrix}* & \cdots & \cdots & & * \\ *\cdots * & \underset{i}{1} & *\cdots & & *\end{pmatrix}$ は次の時刻に同一の状態に移る。よってfが全効果型である場合について考えれば十分である。さらに$i_0\in[n]$があって任意の$j\in[n]$に対し$f(i_0, j)=\mathbf{a}$ となるならば $\tau_f\left(\begin{pmatrix}1 & \cdots & \cdots & & 1 \\ 0\cdots 0 & \underset{i_0}{1} & 0\cdots & & 0\end{pmatrix}\right)=\tau_f\left(\begin{pmatrix}1\cdots1\\0\cdots0\end{pmatrix}\right)=\begin{pmatrix}1\cdots1\\1\cdots1\end{pmatrix}$.
よって任意の$i\in[n]$に対して，$f(i,j)=\mathbf{i}$であるような$j\in[n]$が存在する場合に更に限定して考えてよい。これには二つの場合がある。第一に任意の$j\in[n]$に対して，$f(i,j)=\mathbf{i}$であるような$i\in[n]$が存在する場合。このとき $\tau_f\left(\begin{pmatrix}0\cdots0\\1\cdots1\end{pmatrix}\right)$
$=\begin{pmatrix}0\cdots0\\0\cdots0\end{pmatrix}$ であるがもちろん $\tau_f\left(\begin{pmatrix}0\cdots0\\0\cdots0\end{pmatrix}\right)=\begin{pmatrix}0\cdots0\\0\cdots0\end{pmatrix}$ であるので，τ_fは1対1でない。第二にある$j_1\in[n]$が存在して任意の

$i\in[n]$ に対して $f(i,j_1)=a$ となる場合。このときは，「任意の $i\in[n]$ に対して $f(i,j_1)=a$」であるような j_1 に対応する s_{n+j_1} でのみ異なる二つの状態 $\begin{pmatrix} * \cdots * & 1\cdots 1 \\ 1\cdots 1 & \underbrace{1\cdots 1}_{a} \end{pmatrix}$, $\begin{pmatrix} * \cdots * & 1\cdots 1 \\ 1\cdots 1 & \underbrace{0\cdots 0}_{a} \end{pmatrix}$ は次の時刻に同一の状態 $\begin{pmatrix} 0\cdots 0 & 1\cdots 1 \\ * \cdots * & \underbrace{1\cdots 1}_{a} \end{pmatrix}$ に移る。以上によって一般的に τ_f が1対1でないことが証明された。

後半を証明するために $\begin{pmatrix} 0\cdots 0 \\ 0\cdots 0 \end{pmatrix}$ でない任意の2状態 $s, s'\in S$ に対して具体的な遷移 $s\to s'$ を示す。s は $\begin{pmatrix} 0 & \cdots & 0 \\ * \cdots * & 1 & * \cdots * \end{pmatrix}$, $\begin{pmatrix} * \cdots * & 1 & * \cdots * \\ 0 & \cdots & 0 \end{pmatrix}$, $\begin{pmatrix} * \cdots * \overset{l}{1} * \cdots * \\ * \cdots * \underset{k}{1} * \cdots * \end{pmatrix}$ のいずれかの形をしている。s が $\begin{pmatrix} 0 & \cdots & 0 \\ * \cdots * & 1 & * \cdots * \end{pmatrix}$ の形をしているならば f_1 として任意の $i,j\in[n]$ に対して $f_1(i,j)=a$ であるような GP スキームをとれば $\tau_{f_1}(s)$ は $\begin{pmatrix} * \cdots * & 1 & * \cdots * \\ 0 & \cdots & 0 \end{pmatrix}$ の形になる。s が $\begin{pmatrix} * \cdots * & 1 & * \cdots * \\ 0 & \cdots & 0 \end{pmatrix}$ の形をしているならば，f_2 として大きさ n の任意の GP スキームをとれば $\tau_{f_2}(s)$ は $\begin{pmatrix} * \cdots * \overset{l}{1} * \cdots * \\ * \cdots * \underset{k}{1} * \cdots * \end{pmatrix}$ の形になる。このようにして $\begin{pmatrix} 0\cdots 0 \\ 0\cdots 0 \end{pmatrix}$ でない任意の状態 s は2ステップ以内の遷移で $\begin{pmatrix} * \cdots * \overset{l}{1} * \cdots * \\ * \cdots * \underset{k}{1} * \cdots * \end{pmatrix}$ の形の状態になる。この状態から2ステップで次のようにして任意の状態 s' へ到達することができる。いま f_3, f_4 を次のような GP スキームとする。

$$f_3(i,j)=\begin{cases} \tilde{s}'_{n+j} & \text{if } i=k \\ a & \text{otherwise} \end{cases} \qquad (j=1,\cdots,n)$$

$$f_4(i,j)=\begin{cases} \tilde{s}'_{j} & \text{if } i=l \\ a & \text{otherwise} \end{cases} \qquad (j=1,\cdots,n)$$

ここで $\quad \tilde{s}'_i = \begin{cases} a & \text{if } s'_i = 1 \\ i & \text{if } s'_i = 0 \end{cases} \qquad (i=1, \cdots, 2n)$

このとき $\quad \begin{pmatrix} * \cdots * \overset{l}{1} * \cdots * \\ * \cdots * \underset{k}{1} * \cdots * \end{pmatrix} \xrightarrow{f_3} \begin{pmatrix} s'_{n+1}, \cdots, s'_{2n} \\ * \cdots * \underset{l}{1} * \cdots * \end{pmatrix} \xrightarrow{f_4} \begin{pmatrix} s'_1, \cdots, s'_n \\ s'_{n+1}, \cdots, s'_{2n} \end{pmatrix}$. ∎

次にGPスキームの集合のあるクラスを定義しその強連結性について考える。

定義4.2. GPスキームの集合 $G \subset F_n$ が無矛盾であるとはあるGPスキーム $\hat{f} \in F_n$ が存在して，任意の $f \in G$ に対して $f \leqq \hat{f}$ が成り立つこと。GPスキームの無矛盾集合 G が集合として極大であるとき，極大無矛盾集合であるという。あるGPスキーム $f \in F_n$ が与えられたときそれに対応する無矛盾集合 $[f]$ を $[f] \equiv \{ f' \in F_n \mid f' \leqq f \}$ で定義する。∎

定義4.3 GPスキーム f が与えられているとする。f が i から j への a^+ 道をもつとは，$[n]$ 上の置換 σ と $k \in [n-1]$ とが存在して，$i = \sigma(1)$, $j = \sigma(k)$, かつ任意の $l \in [k]$ に対して $f(\sigma(l), \sigma(l+1)) = a$ が成り立つことである。f が a サイクルをもつとは $[n]$ 上の巡回置換 σ が存在して，任意の $i \in [n]$ に対して $f(i, \sigma(i)) = a$ が成り立つことである。∎

注意. GPスキーム f が a サイクルをもつのは，任意の $i, j \in [n]$ に対して f が i から j への a^+ 道をもつときそしてそのときに限る。∎

命題4.3. 無矛盾集合$[f]$が強連結であるための必要十分条件は次の2つの条件が共に成り立つことである。

(1) fが$\mathbf{a}$サイクルをもつ。

(2) $\forall j \in [n]\ \exists i \in [n]$ s.t. $f(i, j) = \mathbf{i}$

証明. 必要) (1) 任意の$i, j \in [n]$に対して遷移 $\begin{array}{c} \\ \begin{pmatrix} 0 & \cdots & \cdots & \cdots & 0 \\ 0 \cdots & 0 & 1 & 0 & \cdots 0 \end{pmatrix} \\ i \end{array}$
$\rightarrow \begin{array}{c} j \\ \begin{pmatrix} * \cdots * & 1 & * \cdots * \\ * & \cdots & * \end{pmatrix} \end{array}$ にはfがiからjへの$\mathbf{a}^+$道をもつことが必要である。

(2) 「任意の$i \in [n]$に対して$f(i, j_0) \neq \mathbf{i}$である」ような$j_0 \in [n]$が存在するならば遷移 $\begin{array}{c} j_0 \\ \begin{pmatrix} * \cdots * & 1 & * \cdots * \\ * & \cdots & * \end{pmatrix} \end{array} \rightarrow \begin{array}{c} j_0 \\ \begin{pmatrix} * \cdots * & 0 & * \cdots * \\ * & \cdots & * \end{pmatrix} \end{array}$ は不可能である。

十分) $s = \begin{pmatrix} s_1, \cdots, s_n \\ s_{n+1}, \cdots, s_{2n} \end{pmatrix}$, $s' = \begin{pmatrix} s'_1, \cdots, s'_n \\ s'_{n+1}, \cdots, s'_{2n} \end{pmatrix} \in S$,

$s, s' \neq \begin{pmatrix} 0 \cdots 0 \\ 0 \cdots 0 \end{pmatrix}$ とする。いまf, s'からf_i $(i = 1, 2, 3)$を次のように定義する:

$$f_1(i, j) = \begin{cases} - & \text{if } f(i, j) = \mathbf{i} \\ f(i, j) & \text{otherwise} \end{cases}$$

$$f_2(i, j) = \begin{cases} - & \text{if } s'_{n+j} = 1 \ \&\ f(i, j) = \mathbf{i} \\ f(i, j) & \text{otherwise} \end{cases}$$

$$f_3(i, j) = \begin{cases} - & \text{if } s'_j = 1 \ \&\ f(i, j) = \mathbf{i} \\ f(i, j) & \text{otherwise} \end{cases}$$

明らかに$f_i \leqq f$ $(i = 1, 2, 3)$.

このとき次の遷移が可能である。

$$\begin{pmatrix} s_1, \cdots, s_n \\ s_{n+1}, \cdots, s_{2n} \end{pmatrix} \xrightarrow{f_1^+} \begin{pmatrix} 1 \cdots 1 \\ 1 \cdots 1 \end{pmatrix} \xrightarrow{f_2} \begin{pmatrix} s'_{n+1}, \cdots, s'_{2n} \\ 1, \cdots, 1 \end{pmatrix} \xrightarrow{f_3} \begin{pmatrix} s'_1, \cdots, s'_n \\ s'_{n+1}, \cdots, s_{2n} \end{pmatrix}. \blacksquare$$

大きさnを固定して考える。命題4.1は単一のGPスキームから成る集合はどれも強連結ではないが，いくつかのGPスキームの集合を考えると強連結になり得ることを示している。どのような集合が強連結であってどのようなものがそうでないか。いま効果の切替あるいは消滅の一方のみでGPスキームを出来得る限り変える場合を考えてみよう。前者の場合，全効果型GPスキーム全体の集合が得られる。これは，2^{n^2}個の要素から成り命題4.1により強連結である。後者の場合は2^{n^2}個の極大無矛盾集合が得られ，これらもいずれも2^{n^2}個の要素（GPスキーム）から成る。この場合には命題4.2により強連結な極大無矛盾集合もあればそうでないものもある。簡単に言えば，効果の消滅が効果の切替えと，状態集合を"つなぐ"ことに関して同じ効果をもつためには，一定量の効果的な作用と，一定のパターンとが必要でありかつ十分でもあるということである。

5　終りに

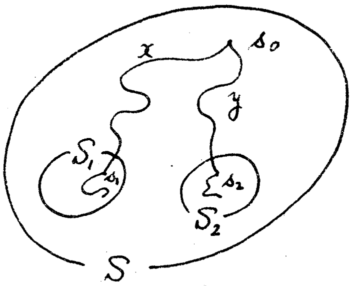
各生物種には固有の遺伝情報があってそれに対応した蛋白質を生じ，蛋白質と遺伝子との相互作用を生じる。この相互作用のパターンは「時」によってあるいは「場所」によって

異なったものであり得るがその可能性の総体は種によって限定されていよう。その限定のされ方に対応するものとして我々は無矛盾集合 $G \subset F_n$ を考えた（これをアルファベット制限とよぼう）。一方各細胞は時と共に異なった細胞環境に遭遇してその「内部状態」を変えていくであろう。この細胞環境の時系列の可能性の総体に対応するものとして $\mathfrak{F} \subset G^*$ を考える（これを系列制限とよぼう）。この $\mathfrak{F}$ を用いて例えば次のような細胞分化の一つの定式化を得る。いま初期状態 $s_0 \in S$ と系列制限 $\mathfrak{F} \subset G^*$ とが与えられたとする。まず $s, s' \in S$, $x \in \mathfrak{F}$ に対して $x(s) = s'$ であるとは次が成り立つことである:

$$x = f_1 \quad (f_1 \in G) \Rightarrow x(s) = \tau_{f_1}(s)$$

$$x = f_n x' \quad (f_n \in G,\ x' \in G^*) \Rightarrow x(s) = \tau_{f_n}(x'(s))$$

いま $x, y \in \mathfrak{F}$, $x(s_0) = s_1$, $y(s_0) = s_2$ で、



$$(\exists S_1, S_2 \subset S)\Big\{(S_1 \cap S_2 = \phi)\ \&\ (\forall z \in G^*)(xz \in \mathfrak{F} \Rightarrow z(s_1) \in S_1)\ \&\ (\forall u \in G^*)(yu \in \mathfrak{F} \Rightarrow u(s_2) \in S_2)\Big\}$$

であるとき、x を経由したセル s_1 と y を経由したセル s_2 とは相互に分化しているというのは自然であろう。このように細胞分化を考えるには系列制限 $\mathfrak{F} \subset G^*$ に関する考察が必要であると思われる。ところでアルファベット制限 $G \subset F_n$ は概念として系列制限

$\mathcal{F} \subset G^*$の一部分である。本稿では手はじめとしてアルファベット制限のレベルで相互作用のパターンの違いが強連結性等に及ぼす効果について二，三の考察をした。

最後にこの線上で今後すぐ手のつけられそうな問題を二，三挙げておこう。

(1) 状態集合$S \equiv \{0,1\}^{2n}$から蛋白部への射影によって状態集合$\hat{S} \equiv \{0,1\}^n$を得る。ここでの強連結性の議論はどうなるか。特に効果的な作用が疎にしかない場合について。

(2) 刻々における遺伝子の活性と蛋白質の存在について一定の制限をおく（例えば一定の範囲の割合でなければならないなど）。この条件をみたす状態の集合を$\hat{S} \subset S$とする。$\hat{S}$での強連結性の議論はどうなるか。

(3) 強連結な極大無矛盾集合に対して，それぞれ対応する強連結な極小部分集合を考える（ここでの極小性の定義の仕方にはいくつかのやり方がある）。このとき極小部分集合の"小ささ"の，極大スキームのパターンへの依存性はどうか。

謝辞．有益な議論と助言を与えて下さった西尾助教授，小渕博士はじめ研究室の方々に感謝します。

文献 (1) 例えば 山名清隆(1977) 科学 Vol. 47 No. 2 pp 66~73, 岩波現代生物科学 4. 発生 pp. 185~226. (2) G. T. Iderman / G. Rosenberg, Developmental Systems and Languages, North-Holland / American Elsevier (1975)