

生長する L-system の流動と反応の効果

早稲田大学理工学部
野村 至紀 相沢 洋二

1. はじめに

L-system 1968年 Aristid Lindenmayer によって導入された [1]、生物（藻）の発生とコンピュータシミュレーションを数理言語の理論を応用することで実現した初めてのモデルである。その後グラフィカルイメージの技術を追求し非常に高度な植物の形態発生を再現することに成功した [2]。しかしその過程で生体内部の光合成、代謝、輸送といった生物学的情報は全て無視されることとなった。ここではこの様な生体内の物質の相互作用が植物の発生にいかなる影響を及ぼすかを L-system の概念を拡張したモデル (Modified L-system) を用いて議論する。植物の形態発生を一つの力学系とみなした時、その系の力学的性質を調べるために、L-system に流動と反応の効果を入れたモデル (Modified L-system) を構成した。植物の形態形成は細胞壁によって決定される。細胞壁の主成分はセルロースであり、セルロースは光合成によって蓄えられたグルコースから合成される。またこの光合成の反応の収支の $12H_2O + 6CO_2 + 668kcal \rightarrow C_6H_{12}O_6 + 6O_2 + 6H_2O$ の水分は主に根からの吸収により二酸化炭素は外部環境による。このような状況を確認的の一次元セルオートマトンによってモデル化し、頂芽優勢の細胞分裂・光合成・代謝・流動輸送をオートマトンの遷移規則によって与えた。研究の目標は系の数理構造を調べ、実際との比較によってより精密なモデル構成と、システムに内在する新しい法則を探ることにある。そのためまず系の初期値依存性と安定性を調べるために、ランダムネスを与える関数の初期値を変化させる実験と、初期細胞数を変えて発生の遷移過程調べる実験をした。その結果、成長系に含まれる構造不安定性を誘起する流動・拡散の効果が明らかになった。

2. モデルの説明

オートマトンのセル（細胞）の内部状態は三変数で決まり、(1)セルの形態 b (根細胞 (0) または茎細胞 (1) の $1bit$ パラメータ¹)、(2) H_2O 濃度 w 、(3) $C_6H_{12}O_6$ 濃度² の 3 パラメータによって決定される。遷移規則は六種類あり、(1) 根の細胞分裂、(2) 根細胞から茎細胞への遷移、(3) 茎の細胞分裂 (4) 光合成、(5) 根細胞の代謝、(6) 茎細胞の代謝である。このうち $rule\ i$ が発火可能である条件は、状態 (b, w, g) の細胞に対して、 b の値が一致して、 i によって決まる

$$W_{min}^i < w < W_{max}^i \quad \text{and} \quad G_{min}^i < g < G_{max}^i$$

という範囲に w, g がはいつていることである。発火可能なルールのうち実際のセルが選択するルールを確率的に決定する。Modified L-system の遷移ルールは以下の様になっている。細胞分裂は

$$(b, w, g) \Rightarrow (b, \frac{w}{2} - \alpha_1, \frac{g}{2} - \beta_1) (b, \frac{w}{2} - \alpha_1, \frac{g}{2} - \beta_1)$$

の様の一つの細胞が二つの細胞に増える。ここで b が 0 であれば根、1 であれば茎の細胞分裂を表す。また、分裂の段階で元の水分量、糖分量は同等に分配され、さらに反応の過程の物質欠損分を差し引いてある。また、分裂規則に限っては先端から数えて 4 細胞しか分裂できないものとしてある (頂芽優勢)。

根から茎への遷移、光合成はそれぞれ

$$(0, w, g) \Rightarrow (1, w - \alpha_2, g - \beta_2), \quad (1, w, g) \Rightarrow (1, w - \alpha_3, g + \beta_3)$$

であり、代謝は $(b, w, g) \Rightarrow (b, w - \alpha_4, g - \beta_4)$ であり、 b が 0 なら根の、1 なら茎細胞の代謝を表す。物質の拡散輸送は以下の様に定式化した。時刻 t の第 i 番目のセルの内部状態を $(b_i(t), w_i(t), g_i(t))$ と

¹ここで根、茎とはそれぞれ光合成しない細胞とする細胞の違いしかない。

²ここで水分量 w とグルコース量 g は正の実数である。これはオートマトンの内部状態は離散的な値で定義されるという要件を満たしていないので、その意味でも拡張であるが、この方が文字どおり自然である。

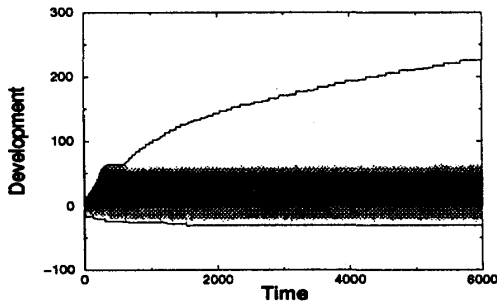


図 1: 不安定発生タイプ 1

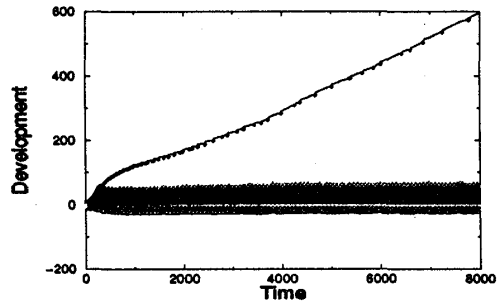


図 2: 不安定発生タイプ 2

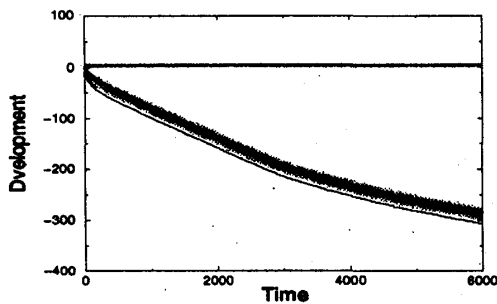


図 3: 不安定発生タイプ 3

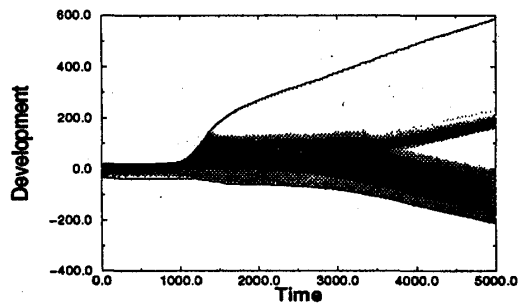


図 4: 発生タイプの遷移

すると、

$$w_i(t + \frac{1}{drift}) = \frac{w_{i-1}(t) + w_{i+1}(t)}{2}, \quad g_i(t + \frac{1}{drift}) = \frac{g_{i-1}(t) + g_{i+1}(t)}{2}$$

によって拡散の時間発展が行なわれる。ここで、 b_i は物質拡散とは関係ない、ので特別に定義しない。 $drift$ というパラメータは上の物質拡散の反応を $drift$ 回行なうことで 1 time step (単位時間) 進むようになっていることを意味する。それゆえにこの系の単位時間とは全細胞に対してまず物質拡散以外の可能な遷移(上述)を確率的に適応した後に、物質拡散の反応を $drift$ 回行なうことを意味する。

3. シミュレーション結果

初期値依存性を調べるためにランダムネスの初期値を変えるシミュレーションと、細胞数の初期値数を変化させて調べた。その結果非常に不安定な構造を有している系であることが見えてきた。

- (a) 根細胞一つを初期状態にとると、同じルールで発生させた Modified L-system でも、ランダムネスの初期値を変化させるだけで、異なる発生のタイプが生じた。(図 1, 図 2, 図 3)
- (b) 根と茎の二細胞を初期値にとると、発生タイプは時間発展とともに別の発生タイプに遷移していく発生過程が得られた。(図 4)

ここで発生タイプとは、発生の時間発展の様子の違いを分類したものであるが詳しい定義はここでは割愛する。根だけ成長するとか茎だけ成長するとか、両方良く成長するとか、両方とも成長が止まってしまうとか、そういった分類のしかたをしているものである。図 1 は縦軸が植物の成長を表し、正の領域が土の上側でいわば茎の部分の細胞数、負の領域が土の下側で根の部分の細胞数を表す。横軸

は時間発展を表している。茎頂部分と、根の頂部分の時間発展は曲線で結んであり、その間の黒い領域は光合成が行なわれていることを示す。また、灰色の部分では代謝反応が行なわれていることを表す。ここからオートマトン植物の発生過程が読みとれる。

(a)の結果は図1から図3に見られる様に発生のタイプが全く異なる。しかし、ここで異なる条件は確率を与える関数の初期値が異なるだけで、オートマトンのルール自体は一切変更を加えていない。図1は発生の初期の段階で一機に細胞分裂をして、時刻500前後から茎頂部分の分裂が停止し、時刻800前後から再び根冠、茎頂部分の分裂が始まり段々成長が止まってゆく。図2は図1同様正常な発生を行なっているが、発生の途中から茎の成長が加速してゆくタイプである。これは茎頂部分の分裂が盛んになったのではなく、根細胞から茎細胞への遷移が引き起こしている現象である。茎の先端の点のプロットはそこで細胞が分裂していることを示し、縦軸のゼロレベル上の白い領域はそこで根細胞から茎細胞への遷移が起きていることを示す。図3は異常な発生過程を辿っているのがわかる。光合成すべき細胞が根細胞よりも下深くにも形成されてしまい光合成や細胞分裂を行なっている。こうした現象³は、発生のごく初期の段階でオートマトンの「どのルールがどういうタイミングで起きたか」ということが、後の発生過程を大幅に変更させてしまっていることが原因である。またこのような現象は根一細胞状態からは生じるが根・茎の二細胞状態からは生じないことから、根細胞一つだけの状態はかなり確率の時系列に対して不安定であると考えられる。

(b)の結果、図4は発生からはじめの1000タイムステップまでは細胞数が一定の値で安定しているが、ある時突然安定状態から離れ根細胞も茎細胞も分裂を開始する。そしてその状態でまた安定した成長状態になるが、3000タイムステップ位の時に、光合成・代謝領域が二又に分かれる。これは根細胞から茎細胞への遷移現象が裏で働いていることが関係しているのだが、それだけなら図2と同じような発生を行なうべきだが、ここでは「二又に分かれ」てしまう。このような違いはコントロールパラメータの微妙な違いに起因する。

4. 議論

今回は敢えて異常な発生現象を中心にとりあげたが、これはそういうものしか得られなかったのではなくて、正常に発生するものの中にもこうした異常な発生が生じるメカニズムが混ざっていることを表している。このような現象は実際の植物の発生では起こっていないと考えられるが、シミュレーションで行なうとこういう問題が発生してしまうことから発生現象のロバスト性がどういう数理構造をもっているのか興味を湧く。また、今回はとりあげなかった結果としてパラメータ空間上に発生のタイプごとにプロットした相図があるがここからもこの系のかなり不安定な構造が示唆される。植物はいかにしてロバストな発生現象を制御しているのか、または植物発生の情報処理機構はどうなっているのかという問題を数理の立場から考察することが引き続き今後の課題である。

参考文献

- [1] A.Lindenmayer. Mathematical models for celluler interaction in development, *Prat1 and 2. journal fo Theoretical Biology*, 18:280-315.1968
- [2] P.Prusinkiewics and J.Hanan. *Lindenmayer System,Fractals,and Plants*.Springer-Verlag New York, 1989. Lecture Note in Biomathematics, 79.
- [3] A.Lindenmayer.Adding continuous to L-systems. In G.Rozenberg and A.Salomaa,editors, *L-systems*, pages 53-68,Springer-Verlag,Berlin,1974 Lecture Notes in Computer Science 15.

³これ以外にも発生の途中で根細胞を茎細胞も分裂を一切停止してしまい、光合成によって得られたエネルギーをすべて代謝に使い切るタイプもある。