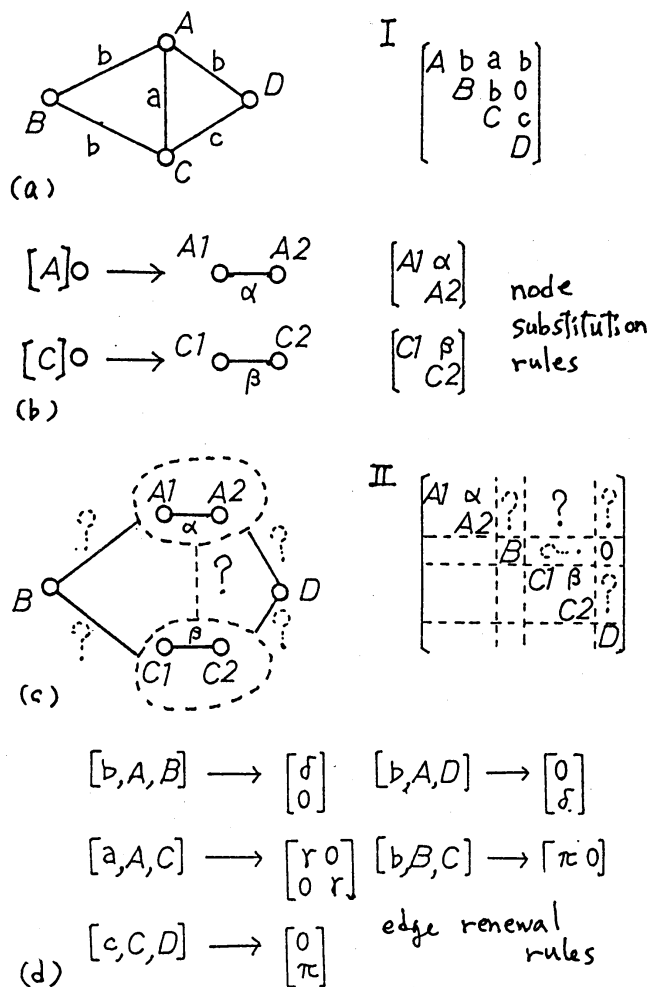


ホヤ卵割パターンにあらわれるグラフ列について

京大 理・生物物理 土居洋文

§11 今, 右のようなラベルのついた無向グラフを考え, それに対応した行列を I のごとくとする。(図 1)
A, C のラベルのついた頂点に (b) のルール (node substitution rules) にしたがってグラフを代入する (c)。このとき, もとのグラフにあった a, b, c というラベルのついた edges もどのように引まなおせば



よいだろうか。それを
決定するのが edge
renewal rules (図1(d))
である。例えばもとの

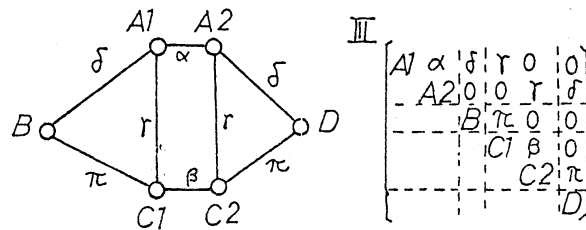


図 2

グラフでラベルのついた2つの頂点 (A), (B) 間に b というラベルのついた edge があるが, $[b, A, B] \rightarrow \begin{bmatrix} \delta \\ 0 \end{bmatrix}$ はこの edge が, 次のグラフでは (A1), (B) 間に δ というラベルのついた edge が張られ, (A2), (B) 間には edge が無いことを示す。かくして図2のようなラベルつきグラフと行列が得られる。

以上が卵割パターンをグラフ理論的に解析する上で十分な範囲での「行列を用いたグラフ生成システム」の概要である。

§2 卵割パターンにあらわれるグラフ列を「行列を用いたグラフ生成システム」で表現するためのアルゴリズム (I)

- ① 各グラフも 0, 1 の結合行列になおす
- ② 各ステージにおいて細胞は2分裂するか, 分裂しないかのどちらか, なのて次のラベルを用いる。

nodeに関して

$$1 \rightarrow \begin{bmatrix} 1 & 1 \\ & 1 \end{bmatrix} \quad I \rightarrow [1]$$

edge に関して

$$a \rightarrow \begin{bmatrix} 1 & 0 \\ 0 & 1 \end{bmatrix} \quad b \rightarrow \begin{bmatrix} 0 & 1 \\ 1 & 0 \end{bmatrix}$$

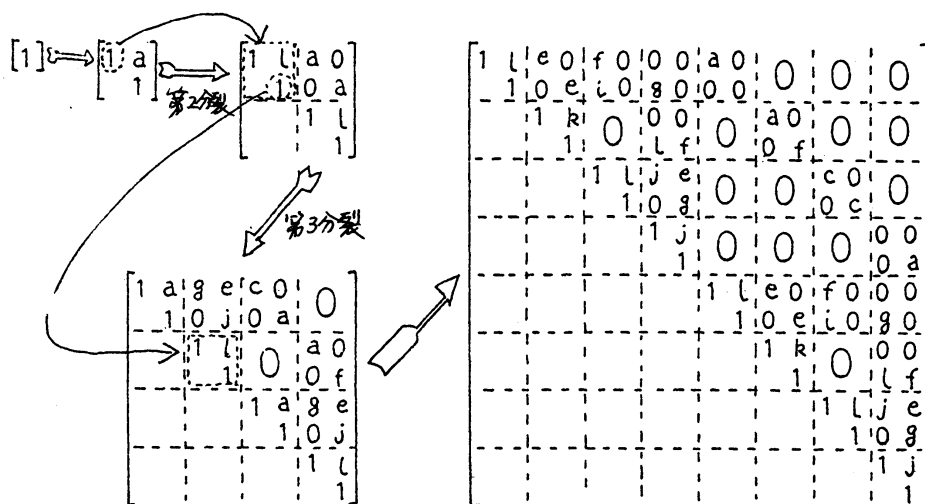
$$c \rightarrow \begin{bmatrix} 1 & 0 \\ 0 & 0 \end{bmatrix} \quad d \rightarrow \begin{bmatrix} 0 & 1 \\ 0 & 0 \end{bmatrix} \quad e \rightarrow \begin{bmatrix} 0 & 0 \\ 1 & 0 \end{bmatrix} \quad f \rightarrow \begin{bmatrix} 0 & 0 \\ 0 & 1 \end{bmatrix}$$

$$g \rightarrow \begin{bmatrix} 1 & 0 \\ 1 & 0 \end{bmatrix} \quad h \rightarrow \begin{bmatrix} 0 & 1 \\ 0 & 1 \end{bmatrix} \quad i \rightarrow \begin{bmatrix} 1 & 1 \\ 0 & 0 \end{bmatrix} \quad j \rightarrow \begin{bmatrix} 0 & 0 \\ 1 & 1 \end{bmatrix}$$

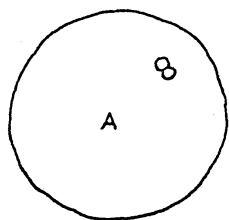
$$k \rightarrow \begin{bmatrix} 1 & 0 \\ 1 & 1 \end{bmatrix} \quad l \rightarrow \begin{bmatrix} 1 & 1 \\ 0 & 1 \end{bmatrix} \quad m \rightarrow \begin{bmatrix} 0 & 1 \\ 1 & 1 \end{bmatrix} \quad n \rightarrow \begin{bmatrix} 1 & 1 \\ 1 & 0 \end{bmatrix}$$

$$p \rightarrow [0 \ 1] \quad q \rightarrow [1 \ 0] \quad r \rightarrow \begin{bmatrix} 1 \\ 0 \end{bmatrix} \quad s \rightarrow \begin{bmatrix} 0 \\ 1 \end{bmatrix}$$

例



§3 ホヤ卵割パターンとそれにあらわれるグラフ列



from SATOH

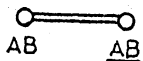
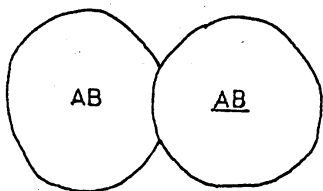
O
A

$A \begin{matrix} A \\ 1 \end{matrix}$

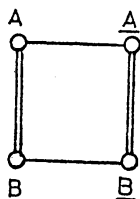
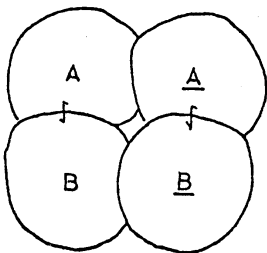
EMBRYO

GRAPH

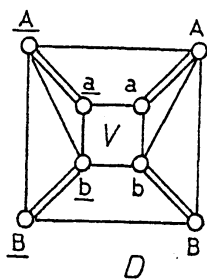
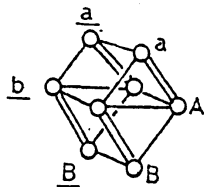
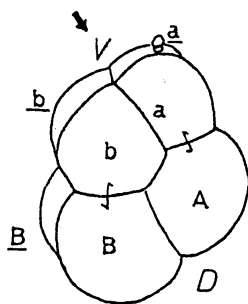
MATRIX



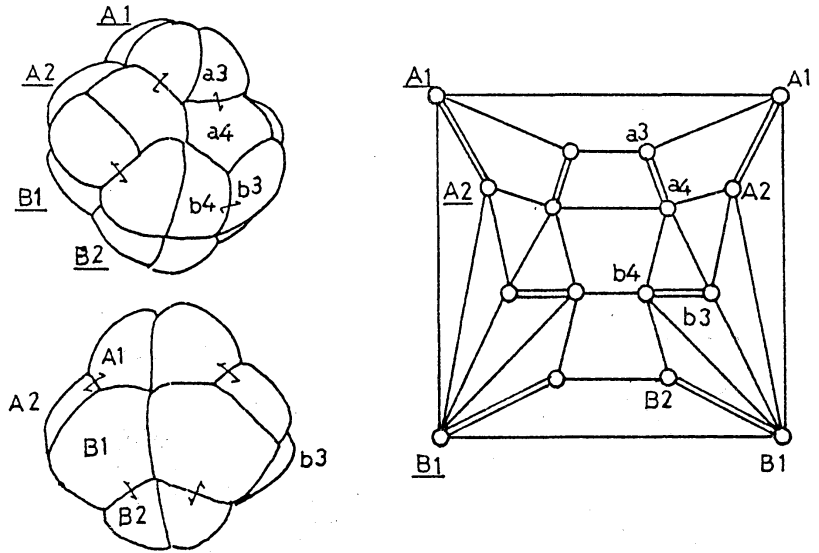
$\begin{matrix} AB & AB \\ AB & 1 & 1 \\ AB & 1 & 1 \end{matrix}$



$\begin{matrix} A & B & A & B \\ A & 1 & 1 & 1 & 0 \\ B & 1 & 0 & 1 \\ A & 1 & 1 & 1 \\ B & 1 & 1 \end{matrix}$



$\begin{matrix} A & a & B & b & A & a & B & b \\ A & 1 & 1 & 1 & 1 & 1 & 0 & 0 \\ a & 1 & 0 & 1 & 0 & 1 & 0 & 0 \\ B & 1 & 1 & 1 & 1 & 1 & 1 & 0 \\ b & 1 & 1 & 1 & 1 & 1 & 1 & 0 \\ A & 1 & 1 & 1 & 1 & 1 & 1 & 1 \\ a & 1 & 0 & 1 & 1 & 1 & 1 & 1 \\ B & 1 & 1 & 1 & 1 & 1 & 1 & 1 \\ b & 1 & 1 & 1 & 1 & 1 & 1 & 1 \end{matrix}$



	A1	A2	a3	a4	B1	B2	b3	b4	A1	A2	a3	a4	B1	B2	b3	b4
A1	1	1	1	0	1	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0
A2	1	0	1	1	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
a3			1	1			0	0	0	1	0	0	0	0	0	0
a4			1				1	1		0	1	0	0	0	0	0
B1					1	1	1	1	0	0	1	0	0	0	0	0
B2					1	0	1		0	0	0	1	0	0	0	0
b3							1	1					0	0	0	0
b4							1		0	0	0	0	0	1	0	0
A1									1	1	1	0	1	0	0	0
A2									1	0	1	1	0	1	0	0
a3										1	1		0	0	0	0
a4										1		0	1	1	0	0
B1												1	1	1	1	0
B2												1	0	1	0	0
b3													1	1	0	0
b4														1	1	0

(ホヤ卵割パターンは. N. SATOH. Bull. MAR. BIOL. ST. ASAMUSHI. Tohoku Univ.)
vol 16, No 3, 169-178, 1979. 5)

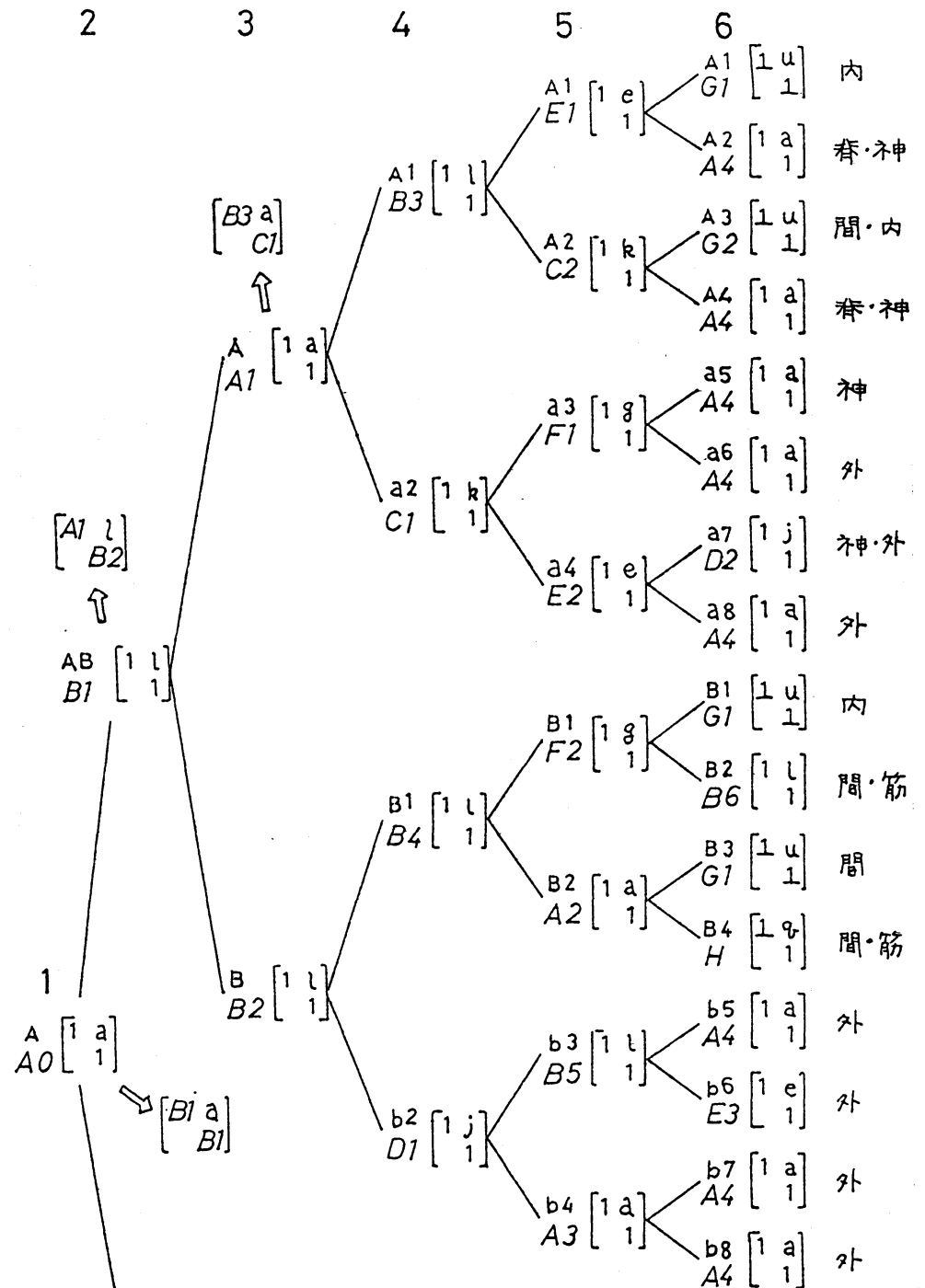
前2ページはホヤ卵割パターンとそれにあらわれるグラフ列を16細胞期までしめしてある。8細胞期ではグラフを2つ、立体的にみたものと平面に押しひろげたものと書いてあるが、平面グラフの方は胚の図の矢印の方から見て押しひろげたものである。16細胞期における平面グラフも同方向から見てある。ホヤ卵割パターンは、最近ではN. Satohが走査電顕を使って110細胞期まで調べている。64細胞期までは同調して分裂し、次のステップでは分裂しないものがあり、110細胞期になる。著者はホヤ卵割パターンにあらわれるグラフ列を「行列を用いたグラフ生成システム」で表現することを試みた。ただし node のラベルにつけては次の記号を使う。

$$A \rightarrow \begin{bmatrix} 1 & a \\ & 1 \end{bmatrix} \quad B \rightarrow \begin{bmatrix} 1 & l \\ & 1 \end{bmatrix} \quad C \rightarrow \begin{bmatrix} 1 & k \\ & 1 \end{bmatrix} \quad D \rightarrow \begin{bmatrix} 1 & j \\ & 1 \end{bmatrix}$$

$$E \rightarrow \begin{bmatrix} 1 & e \\ & 1 \end{bmatrix} \quad F \rightarrow \begin{bmatrix} 1 & g \\ & 1 \end{bmatrix} \quad G \rightarrow \begin{bmatrix} I & u \\ & I \end{bmatrix} \quad H \rightarrow \begin{bmatrix} I & v \\ & 1 \end{bmatrix}$$

(1, I は §2 を参照)

ところが同じBでも第2分裂におけるBは $\begin{bmatrix} A & l \\ & B \end{bmatrix}$ を、第3分裂におけるBは $\begin{bmatrix} B & l \\ & D \end{bmatrix}$ を生成する。(§2の例を参照。この列は前2ページにあらわれたグラフ列の結合行列に先のアルゴリズムも適用したものである。) そこでさらに細かいクラス分けが必要となる。node のラベルをクラス分けして、



ホヤ卵割における細胞および node のラベルの系統樹

系統樹として書いたものが前ページである。ここで

内：内胚葉，脊：脊索，神：神経系，間：間充織，

外：外胚葉，筋：筋肉

のことであり，その細胞が将来何になるかを示している。

得られるルールは次のようになる。

node
substitution
rules
↓

edge
renewal
rules
↓

$$A0 \rightarrow \begin{bmatrix} B1 & a \\ B1 \end{bmatrix}$$

$$B1 \rightarrow \begin{bmatrix} A1 & l \\ B2 \end{bmatrix}$$

$$A1 \rightarrow \begin{bmatrix} B3 & a \\ C1 \end{bmatrix}$$

$$B2 \rightarrow \begin{bmatrix} B4 & l \\ D1 \end{bmatrix}$$

$$B3 \rightarrow \begin{bmatrix} E1 & l \\ C2 \end{bmatrix}$$

$$C1 \rightarrow \begin{bmatrix} F1 & k \\ E2 \end{bmatrix}$$

$$B4 \rightarrow \begin{bmatrix} F2 & l \\ A2 \end{bmatrix}$$

$$D1 \rightarrow \begin{bmatrix} B5 & j \\ A3 \end{bmatrix}$$

⋮

$$[a, B1, B1] \rightarrow \begin{bmatrix} a & 0 \\ 0 & a \end{bmatrix} \quad [j, C1, D1] \rightarrow \begin{bmatrix} 0 & 0 \\ l & f \end{bmatrix}$$

$$[a, A1, A1] \rightarrow \begin{bmatrix} c & 0 \\ 0 & a \end{bmatrix} \quad [l, B4, D1] \rightarrow \begin{bmatrix} j & e \\ 0 & g \end{bmatrix}$$

$$[a, B2, B2] \rightarrow \begin{bmatrix} a & 0 \\ 0 & f \end{bmatrix} \quad [c, B3, B3] \rightarrow \begin{bmatrix} a & 0 \\ 0 & 0 \end{bmatrix}$$

$$[l, A1, B2] \rightarrow \begin{bmatrix} g & e \\ 0 & j \end{bmatrix} \quad [a, C1, C1] \rightarrow \begin{bmatrix} c & 0 \\ 0 & f \end{bmatrix}$$

$$[a, B3, C1] \rightarrow \begin{bmatrix} e & 0 \\ 0 & e \end{bmatrix} \quad [a, B4, B4] \rightarrow \begin{bmatrix} c & 0 \\ 0 & c \end{bmatrix}$$

$$[g, B3, B4] \rightarrow \begin{bmatrix} c & 0 \\ j & 0 \end{bmatrix} \quad [f, D1, D1] \rightarrow \begin{bmatrix} 0 & 0 \\ 0 & a \end{bmatrix}$$

$$[e, B3, D1] \rightarrow \begin{bmatrix} 0 & 0 \\ g & 0 \end{bmatrix}$$

⋮

§4 考察

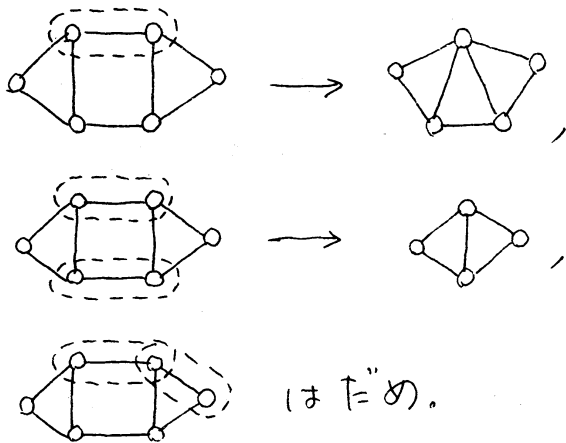
今まで、いくつかのグラフ生成システムが提出されているが、その多くの本質はある node に 1 つのグラフを代入する node substitution rules と、node を代入した後 edges を引きなおす edge renewal rules にあると言える。

edge renewal rules はある 2 つの nodes とその間にある edge に関する情報からまり、グラフの他の部分にはよらない（この事を、この意味で context free と呼ぶ）。

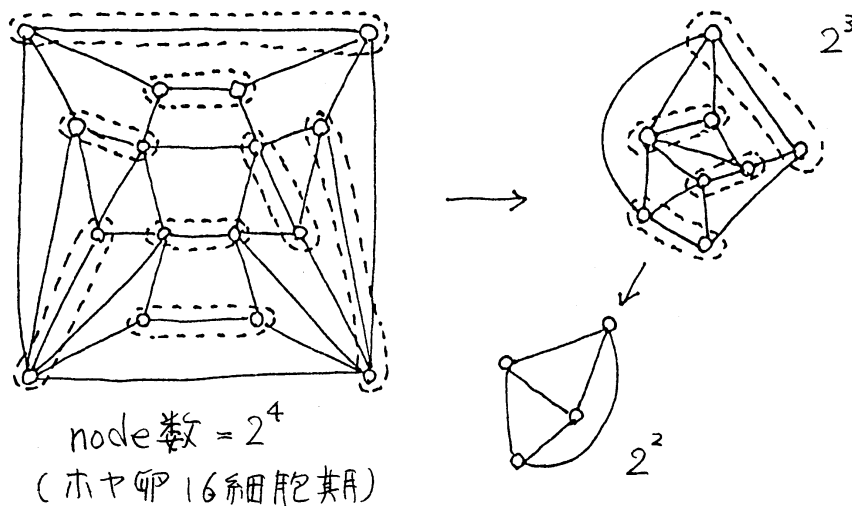
ところで E. B. Wilson は数多くの分離割球の実験を通して次のように結論している。『細胞自身の内部に、各細胞に特徴的で複雑な分化を決め、かつそれらが胚の他の部分と全くかかわりなく行う卵割の型とリズムを決めるいっさいの要因がある』（1904. 4名訳）。細胞自身の内部に、卵割の型、リズム、分化を決める要因がある、とは細胞の分裂様式および分化能の分離を決めるのはその細胞自身であることを言っている。これはグラフ生成システムにおいて node substitution rules に対応する。また“胚の他の部分と全くかかわりなく行う”とは、上の意味での context free の事である。すなわち、卵割パターンというのはグラフ生成システムと同じ原理にしたがっているのである。node のラベルが各細胞の運命（分化の決定）に対応している事が、前々ページの図

からわかる。すなわち G_1, G_2 は内胚葉, 間充統を導出し,
 A_4 は神経系外胚葉を導出する。

あるグラフの部分グラフ “ $\bigcirc \text{---} \bigcirc$ ” を重なることなく適当
 に選んでグラフを縮小させることを考える。例えば”



今 node 数が 2^N 個あるグラフにおいて部分グラフ “ $\bigcirc \text{---} \bigcirc$ ”
 を重なることなく 2^{N-1} 個選んでグラフを縮小させる。例えば”



問題 node数が 2^N 個のグラフ T (terminal) から出発して
この縮小操作をくり返し, グラフ A (Axiom)  に到達
できる path はいくつあるか? (グラフの同型は無視する)

予想 ホヤ卵割における 64細胞期のグラフから出発して
この縮小操作をくり返してグラフ  に到達できる path は
only one である。

生物学的には path が only one であることは terminal の形
態によつて卵割の仕方, cell lineage tree pattern, 分化能の
分離の仕方にも完全に決められてしまうという重要な問題もあ
らわしている。すなわち生活史と発生過程がむすぶつく。

また path が only one すなわち product rules が unique
であるような terminal graph の condition は何であるか,
という問題がでてくる。