

L-システムによる植物の形態の進化

東京工業大学 理学部 柳田達雄

1 はじめに

植物は環境に応じて非常に多様な形態を持っている。この植物の形態の多様さがどのようにして発達・進化してきたのかを簡単な動力学モデルを用いて解析することが目的である。1968年にLindenmayerは形態形成を記述するセル・オートマトン(彼の名をとってLシステムと呼ばれている)モデルを導入した[1][2]。このモデルを用いて多くの植物の形態形成を記述することは数多くなされているが、与えられた形態(植物)を記述するように遷移規則を決定している[3]。ここでは特定の植物の形態を記述するために遷移規則を構築するのではなく、形態は種間の競争により選択される。すなわち、形態と種間相互作用をもとに決定される適応度をもとに淘汰のダイナミクスを導入し植物形態の進化を考える。

2 Lシステム

Lindenmayerは海藻の一種である糸状体の紅藻の発生の時間発展の観測(Eva Korrad-Hawkins[4])をもとに形態形成(発生)過程を表現するモデルを導入した[2]。形態形成は静的にも核、葉緑体などの微細構造を持ち、遺伝子の複製、核分裂と動的過程も複雑である。Lシステムは発生過程を細胞のマクロな状態や近接する細胞の相互作用によって記述するものであり、有限な状態集合 Σ 、状態遷移規則 P 、初期系列 ω 、環境記号 $\#$ の組 $G = (\Sigma, P, \omega, \#)$ によって決定される。(Lシステムはここで定義した形以外にいろいろな変形・拡張がある)

ここで、状態遷移規則 P は m, n を非負整数として(m は左側の細胞との相互作用距離、 n は右側からの影響である)

$$P : (\Sigma \cup \{\#\})^m \otimes \Sigma \otimes (\Sigma \cup \{\#\})^n \mapsto \{\Sigma^* \text{の有限部分集合の全体}\} \quad (1)$$

で表せる。ここで、 Σ^* は集合 Σ に属する記号を有限個並べて作った系列の全体、 $(\Sigma \cup \{\#\})^m$ は書き換えるべき記号の左側に m 個の細胞がなかった場合、環境記号 $\#$ を補うことを意味する。また、右辺が有限部分集合となっているのは、左辺1つに対して1個以上の Σ^* が対応し、遷移が非決定的であることを意味する。

以下、Lシステムのもっとも単純であるPD0Lシステム（P：細胞は消滅しない、D：決定論的である、0：細胞間に相互作用がない）を考える。すなわち、 $m = n = 0$ の場合で1記号が1記号列に書き換えられる場合である。

次に、Lシステム的具体例を示す。

例 1

状態集合: $\Sigma = \{1, 2\}$

初期状態: $\omega = 1$

状態遷移規則: $P = \{1 \mapsto 2, 2 \mapsto 12\}$

この例で記号列の生長を見ると $1 \mapsto 2 \mapsto 12 \mapsto 212 \mapsto 12212 \mapsto \dots$ のようになる。この時、各セルは同期的に変化・分裂してゆく。

例 2 Lindenmayer

状態集合: $\Sigma = \{1, 2, 3, 4, 5, 6, 7, 8, 9, (,)\}$

初期状態: $\omega = 1$

状態遷移規則:

P		
1	$\mapsto$	23
2	$\mapsto$	2
3	$\mapsto$	24
4	$\mapsto$	25
5	$\mapsto$	65
6	$\mapsto$	7
7	$\mapsto$	8
8	$\mapsto$	9(3)
9	$\mapsto$	9
(	$\mapsto$	(
)	$\mapsto$	)

$t=0$	1
1	23
2	224
3	2225
4	22265
5	222765
6	2228765
7	2229(3)8765
9	2229(24)9(3)8765
10	2229(225)9(24)9(3)8765
11	2229(2265)9(225)9(24)9(3)8765
12	2229(22765)9(2265)9(225)9(24)9(3)8765

この規則にしたがって時間発展すると記号列は上表右のように生長する。ここで、状態集合の括弧の意味は図1のように植物の枝の分岐を意味している（枝の分岐の方向や細胞の大きさは別に与える必要がある）。

このシステムは紅藻の一種である *Callithamnion roseum* Harvey の発生過程の以下の特徴を持っている。

1. 主軸の根部分の1つないし3個の細胞は分岐しない。

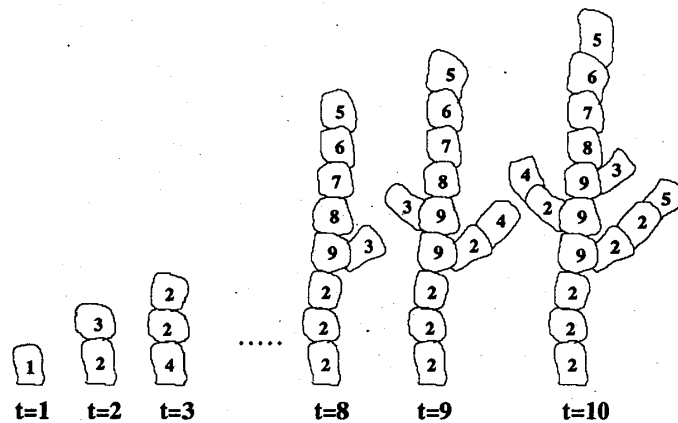


図 1: Lindenmayer システム

Lindenmayer による *Callithamnion roseum* Harvey の発生過程の模式図。

2. 枝の先端の 3、4 個の細胞は分岐しない。
3. それ以外の細胞は全て分岐を持っている。

上の例では L システムの記号を細胞の“状態”として考えたが、よりマクロな単位としてとらえることにより、花序（茎の回りの花の配列の仕方）や葉序の記述も可能である。

多くの場合、L システムは遷移規則 P を目的の植物の形態を示すように構成している [3]。ここでは、遷移規則を構成せず、形態に応じ種間相互作用する生態系を導入して形態がどのように進化するかを見る。

3 モデル

淘汰のダイナミクスを導入するにあたって、PDOL システムの状態遷移規則に 2 つの制限を加える（上の例はこれらの制限内である）。

- 細胞は単位時間に高々一回しか分裂しない。
- 分岐は細胞分裂と同時に起こる。

この制限のもとで状態遷移規則は次の 3 つの型で表せる。

$$\sigma_i \mapsto \sigma_j$$

$$\sigma_i \mapsto \sigma_j \sigma_k$$

$$\sigma_i \mapsto \sigma_j(\sigma_k)$$

ここで、 $\Sigma = \{\sigma_1, \sigma_2, \dots, \sigma_n\}$ 、 $i, j, k \in \{1, 2, \dots, n\}$ である。

このような制限のもとにおいてもルール空間は非常に大きく、 $|\Sigma|$ を集合の要素数とすると異なったルールの数は

$$[2 \times |\Sigma| \times (|\Sigma| + 1)]^{|\Sigma|} \quad (2)$$

となる。例えば、 $|\Sigma| = 2, 3, 4$ に対してルールの数は 144, 13824, 2560000 となる。図 2 にランダムに生成された状態遷移規則に従い $t = 10$ まで生長した形態を示す。このような制限付きシステムにおいても多様な形態を表現する能力を持っている事が分かる。図 2 にはランダムに生成された例を 15 個示したが、樹状構造を持つかどうかは状態遷移規則がどの程度の分裂・分岐規則を持っているかなどに依存し、必ずしも樹形構造を持つとは限らない。

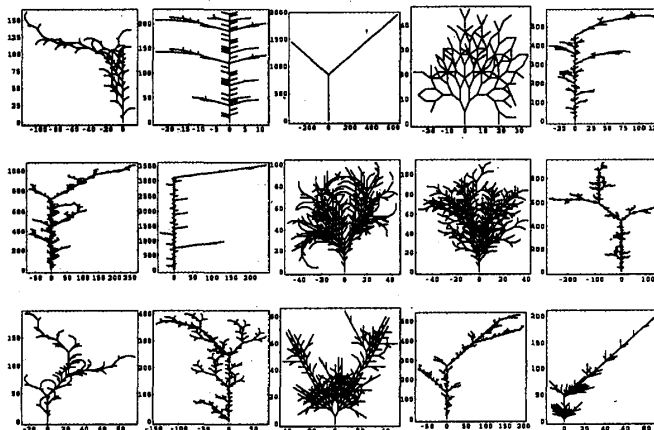


図 2: ランダムな状態遷移規則によって生成された形態

ランダムに生成された遷移規則をもとに $t = 10$ まで生長させた形態（分岐角 $\pi/6$ とし、括弧により左右交互に分岐させた）。状態数は 10 であるが少ない状態数でも多様な形態を表現することが可能であることが分かる。

次に、L システムによって生成された記号列に葉を定義する。枝の先端が葉であるとする。と括弧記号 “)” の直前記号を葉とすることに対応する。具体的には $\sigma_2 \sigma_3 \sigma_4 (\sigma_5 \sigma_6) \sigma_2 (\sigma_1) \sigma_3 \sigma_3$ なる記号列のとき葉はアンダーラインで示された記号である。

一枚の葉 l_i が光合成によって得られるエネルギー $P(l_i)$ はその葉に当たる光量 $L(l_i)$ に比例するとする。

$$P(l_i) = aL(l_i) \quad (3)$$

現実的には、ある強度以上に光りが当たっても光合成の効率は上がらないため $P = aL/(a + bL) - m$ や $a \log(L) + b$ とするほうがよい [5][6]。

光量は葉 l_i より上方にある葉によって遮られ、指数関数で減衰する [7]。

$$\begin{aligned} L(l_i) &= L_0 \exp[-\gamma(\text{葉 } l_i \text{ より上方にある葉数})] \\ &= L_0 \exp[-\gamma \sum_j \Theta(h(l_j) - h(l_i))] \end{aligned} \quad (4)$$

ここで $h(l_i)$ は葉 l_i の高さ、 Θ は Heaviside 関数である。

従って、上方にある葉ほど光量は多く光合成の効率は上がる。一方、上に葉を作るにはそれなりのエネルギーが必要である。例えば、水分を輸送するにはコストがかかるし、風などに対して倒れない丈夫な幹を作るにもコストはかかる。このことを考慮して、高さに対するコストとして

$$C = \sum_{i=\text{all cells}} \alpha h(c_i)^2 \quad (5)$$

を考える。ここでコストを高さの2次関数としたのは上方にセルを作るにはそれより下をより強化しなくてはならず、また、すべての細胞に水分を輸送するためには高さに対して2次の仕事が必要なためである。

光合成によって得られるエネルギーと高さに対するコストを考慮し種の適応度は

$$F = \sum_i P(l_i) - C \quad (6)$$

となる。この適応度をもとに以下の淘汰のダイナミクスを行なう。

$$\frac{dN_a}{dt} = F_a N_a - \mu N_a + \sum_b \mu N_b \quad (7)$$

ここで、 F_a は種 a の適応度、 N_a は個体数、 μ は突然変異率である。突然変異はランダムに選んだ個体のある状態に対する遷移規則を確率的に変化させることにより行なう。さらに、種間の交配として、確率 η でランダムに2つの個体を選び遺伝的組み換えを行なう。選出した2個体の遷移規則のうち同じ状態に対する規則を交換する。例えば、個体 A、個体 B の状態 σ_3 に対する規則 $A: \sigma_3 \mapsto \sigma_1 \sigma_2$ と $B: \sigma_3 \mapsto \sigma_2(\sigma_4)$ を交換し、 $A: \sigma_3 \mapsto \sigma_2(\sigma_4)$ 、

$B: \sigma_3 \mapsto \sigma_1 \sigma_2$ とする。これにより、互いの優位な形態が組み合わせられ、より適応的な形態へと進化することが起こる。

ゲーム（適応戦略）として樹木の高さと樹冠の形をとらえようとする試みがなされている [8]。適応戦略モデルでは形態が連続的に変化できるが、我々のモデルでは形態は必ずしも連続的に変化できない。すなわち、遷移規則を少し変えると形態に多大な影響をおよぼす事があるため、ほとんど最適な形態をしている植物が変異により必ずしも最適な形態を獲得できるとは限らない。

4 シミュレーション

シミュレーションは状態数 $|\Sigma| = 10$, $\alpha = 1.0^{-6}$, $\gamma = 1.0^{-4}$, $L_0 = 0.01$, $\mu = 1.0^{-3}$, $\eta = 1.0^{-2}$ とし、初期状態としてランダムな遷移規則に従う 100 種から始めた。また、種の形態として $\omega = \sigma_1$ を初期値とし $t = 10$ まで生長させた記号列を用いた。

このモデルの特徴として、遺伝子型（ルール）が異なっても表現型（形態）が同じことがある。図 3 に異なったルールによって生成された形態を相互作用のない適応度順に列挙した。ルールは異なるが同じ形態の植物が多数存在することがわかる。例えば、ある形態記述するために、すべての細胞（記号）を用いる必要がない場合がある。この場合、必要外の記号に対するルールは任意であるため、これらの記号に対する遷移規則の変異は中立で適応度の点で意味はないが、進化過程では重要な役割を持つ。

種の個体数の時間発展を図 4 に示す。時間発展の初期段階に大きな変動が起こる。その後、個体数の周期的変動期が現れ、安定期に入る。しかし、このような安定期は突然変異や遺伝的組換えによって現れた適応度が高い種により不安定化する。特に、新種が現れた直後では個体数は非常に不安定になりカオス的な変動を見せる。また、ルール空間が広く、進化的に安定な種が存在しないため固定点や周期解落ち着かず終りなき戦いを続ける。

図 5 に個体数が多い上位 5 種の形態の時間発展を示す。ある種が優位になると中立な変異を起こし、類似形態を持った植物が繁栄する。これらの種は適応度の点では違いはないが、中立な変異によるルール空間への拡散は、より優位な形態を獲得するためのルール空間探索の役割を持っている。すなわち、現時点では形態に影響を与えない遺伝子の変異でも、後に生ずる突然変異や遺伝的組換えとの関連で優位な形態に進化することができる。これは、種の繁栄には適応度だけでなくエントロピー（中立な形態を持つ遷移規則数）も重要な要素であることを意味している。

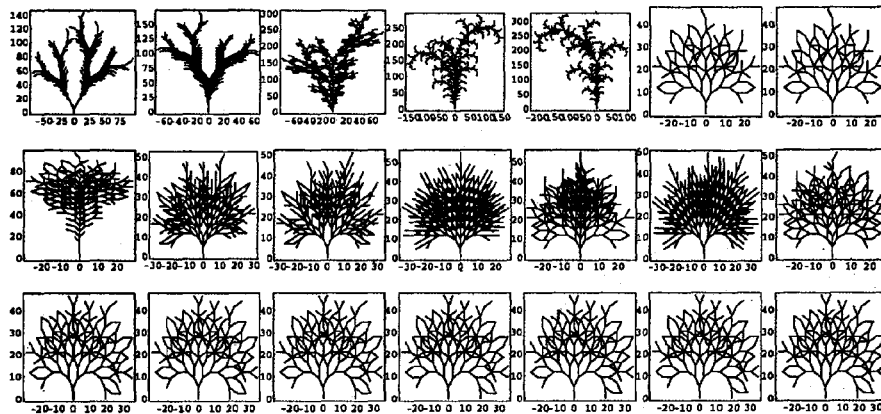


図 3: 静的適応度順に並べた植物形態のカタログ

$|\Sigma| = 2$ における各形態に対して静的適応度を求め大きい順に並べたもの。ルールは異なるが形態が同じ植物が多く存在していることがわかる ($|\Sigma|$ を大きくするとさらに類似形態種は増える)。このような中立な変異の存在は進化に影響を与える。

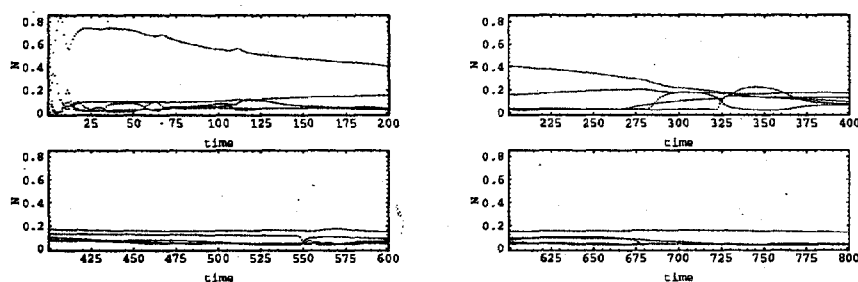


図 4: 上位5種の規格化した個体数の変化

時間発展初期段階に激しい種の入れ変わりが起こる。その後、適応的な種が生まれ安定となるが、優位な突然変異種の出現によりカオス的な変動が起こる。

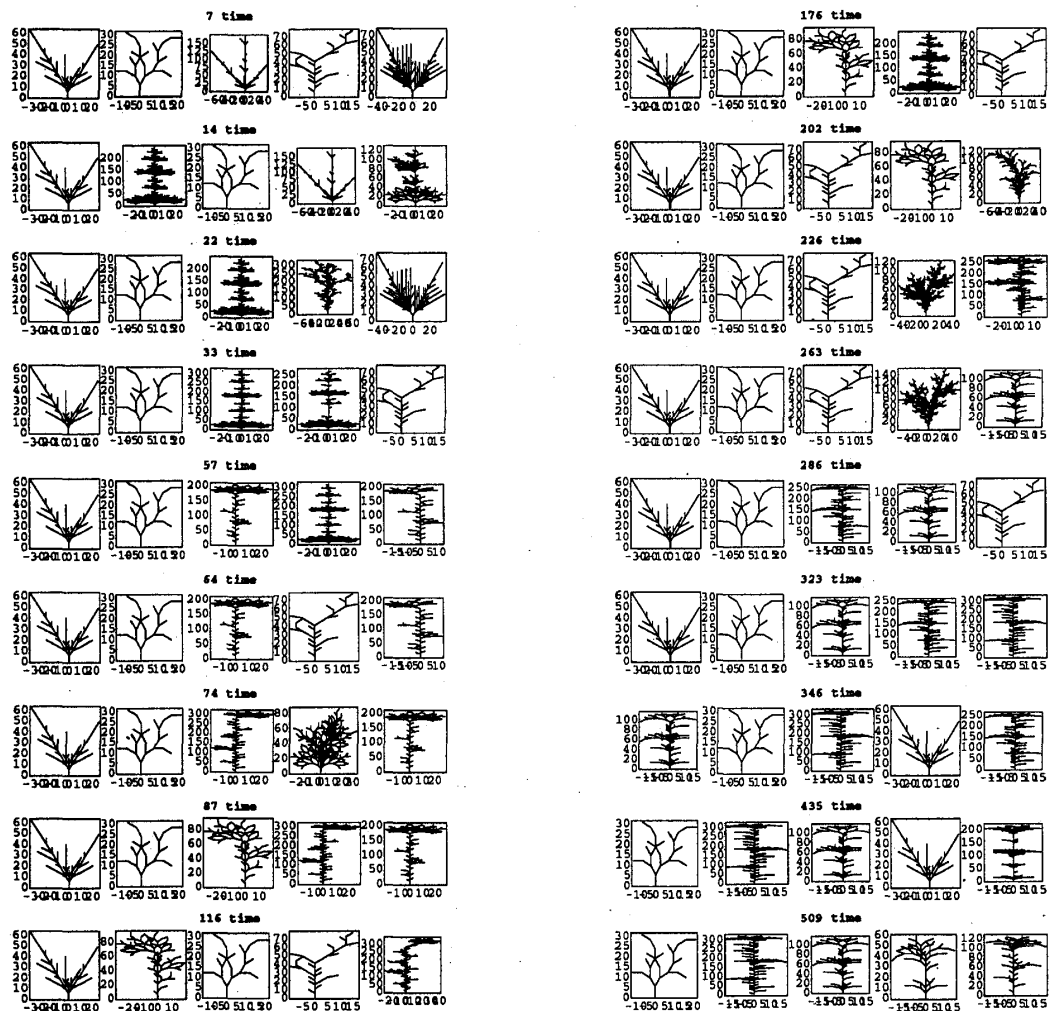


図 5: 上位 5 種の形態の進化

個体数上位 5 種の形態の進化。個体数が多い優位な種は中立な変異が起こりやすいため類似な形態をした種が多くなる（右下）。この中立な変異は進化過程に大きな影響を与える。

これらの植物の形態の進化を見してみる。ある時点で優位な植物がどのような経緯で今の形態を獲得したをみる（図6）。左図のみに木が書いてある場合は下図の形態が上の形態から突然変異によって獲得されたことを示し、右図にも木が書いてある場合は両方の個体が遺伝的組換えを行ない新しい形態を獲得したことを示している。不利な変異によって適応度が下がった個体が他の個体との遺伝的組換えによって以前よりも優れた形態を獲得することが起こるため、適応度の低い種の存在も形態進化に影響を与える。

その他に見られる現象として高さ競走がある（特に、状態数 $|\Sigma|$ が少ない時に見られる）。適応度は他の植物より背が高いほど光合成の点で有利である。このため、背の高い形態へと変化してゆくが、高さに対するコストがかかるためある臨界点を越えると、むしろ背の低い植物の方が優位となる。この時、背の高い種（軍備拡張種）はコストを賭けて光量を得ようとしているため、少数の突然変異種によって光を遮られても多大な被害を受け絶滅する。このため、一時的に背の低い種が繁栄するが、背の高い方が有利なため、再び高さ競争を始め変動を繰り返す。

5 まとめ

この系の特徴として表現型を記述する遺伝子型に不安定性（遺伝型の微小変化に対し形態は著しく変化する）があることが上げられる。このため、適応的でないが細々と生存している植物（背が低いため光合成によってエネルギーは得られないが、コストもかからない）が変異により優位な形態となる可能性がある。例えば、背の低い植物が突然変異によって高い植物になることや葉の少ない植物が葉をたくさん付けるようになる変異も存在する。この時、中立な変異の存在が進化に大きな影響を与える。優位な種は個体数が多く変異確率も高いため類似な形態を持つ種を爆発的に増やすことができる。これらの変異は適応度の点で違いはないが、より優位な形態を獲得するための探索の役割を持っている。そのため、種の繁栄には適応度が高いのみならずエントロピーが高いことも重要な要素となる。

現モデルの種間相互作用は平均場をとうした大域的相互作用である。このため植物の種間競争で重要である空間は考慮されていない（空間を考慮したプログラムを書くことは大変である）。今後、空間を考慮したモデルへ拡張する必要がある。また、ここではPDOLシステムに限定したがルールを一般化することにより、複雑な形態・戦略が現れることも期待される。

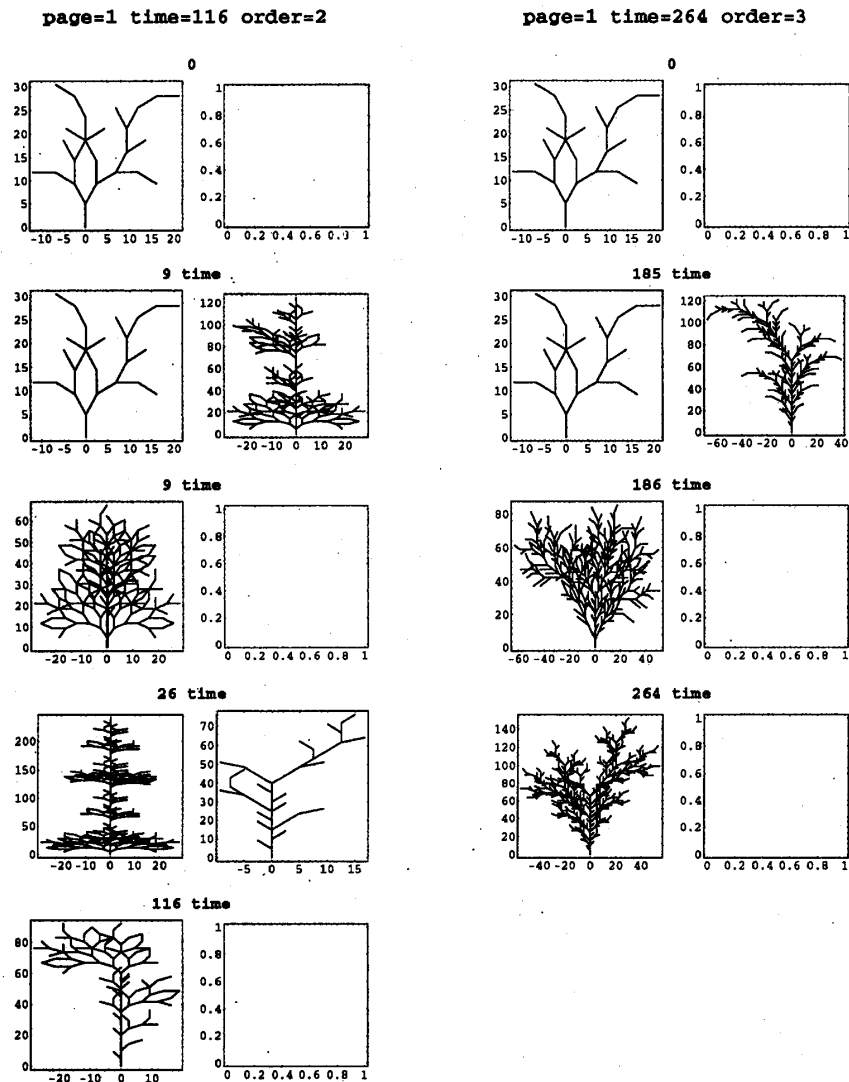


図 6: 形態の進化

ある時刻に優位となった植物の形態がどのような経緯を経て進化してきたかを見る。左図は $t=1160$ で個体数が2位の種の形態の系統。適応的ではないが細々と生存している植物が遺伝的組換えによって優位な形態を得ることが起こる。また、形態には影響を与えない中立な変異が進化に強い影響を与えている。

参考文献

- [1] A.Lindenmayer. Mathematical models for cellular interactions in development :1 filaments with one-sided inputs. *J. Theoret. Biol.*, 18:280-299, 1968.
- [2] A.Lindenmayer. Mathematical models for cellular interactions in development :2 simple and branching filaments with two-sided inputs. *J. Theoret. Biol.*, 18:300-315, 1968.
- [3] P.Prusinkiewicz J.Hanan. *Lindenmayer systems, Fractals, and Plants*, volume 79 of *Lec. note in Biomath.* Springer-Verlag, 1989.
- [4] E.K.Hawkins. *Protoplasma*, 58:42, 1964.
- [5] H.S.Horn. *Adaptive geometry of trees*. Princeton Univ. Press, 1971.
- [6] G.E.Blackman G.L.Wilson. *Ann. Bot.*, 15:64, 1951.
- [7] M.Monsi T.Saeki. *Japan. J. Bot.*, 14:22, 1953.
- [8] Y.Iwasa D.Cohen J.A.Leon. Tree height and crown shape, as results of competitive games. *J. Theor. Biol.*, 112:279-297, 1984.