

蕨类植物茎轴几何形态的分类与进化

王昕 张昊 鲁伯坝 (复旦大学生命科学院)

维管植物茎轴的几何形态发生与进化是一个有趣的问题。我们以西天目山和浙西大峡谷常见的蕨类植物为对象,通过对采集到的 14 个种共计 45 个标本进行测量以及数量化和模型化分析,发现蕨类植物三大类群的维管轴几何形态具有显著差别,并由此推论三大类群在形态发生上可能的进化关系。我们的方法与结论可能有助于对该类群植物标本与化石的鉴定分类工作,也希望能对相关种系发生的进化研究提供另一种可能的思路。

蕨类植物 (Ferns), 即一般通称的蕨类植物门, 是一类进化地位处于裸蕨植物和裸子植物之间的维管植物, 曾兴盛于石炭纪和早二叠世, 包括三个大类群: 石松类、木贼类和真蕨类。它们都起源于早、中泥盆世的裸蕨植物, 但它们的进化路线自泥盆纪以后就彼此分离, 因此是亲缘关系相当疏远的类群。现代的蕨类大都是草本植物, 并且以三大类群中最为进化的真蕨纲为主。根据其具有大型羽状复叶等特点, 也将真蕨纲与裸子植物、被子植物一道归为羽叶亚门 (Pteropsida) [1, 2]。

有关维管植物的茎轴以及更为进化的形态单位 (叶、根等) 的发生和起源, 顶枝学说 (Telome Theory) 是自二十世纪初以来被广泛承认的假说。该学说论述维管轴的分枝形态如何演进、高级器官如何发生的规律 [1]。我们进一步认为, 进化过程中形态发生模式的演化不仅从定性意义上, 而且从定量意义上具有连续性的特点。因此, 信息量更大的定量模型应该能为种系发生研究提供更精细的证据。

我们认为, 维管轴体的分枝形态与植物支撑结构、叶的排布、运输效率等重要生命因子相密切相关, 因此其演进应该比植物的其它几何形态要保守。蕨类植物三大类群的亲缘关系相当疏远, 用茎轴几何形态来研究其进化关系比较适合。

材料与方 法

标本的采集、鉴定与描述

在 2002 年 7 月 8 日至 19 日往浙江省天目山自然保护区的野外考察过程中, 共采集蕨类植物标本 14 种 45 个 (详见表一)。采到的标本都是采集地点具有普遍性和代表性的物种。

表一 采集到的标本信息

类 群	种 数	标 本 数
石 松 类	2	11
木 贼 类	1	13
真 蕨 类	11	21

主要采集目标个体在地面以上的完整部分, 避免有严重缺损的标本。

依据文献和索引表对采集到的标本作尽可能详细的鉴定 (结果见附录一) [3]。

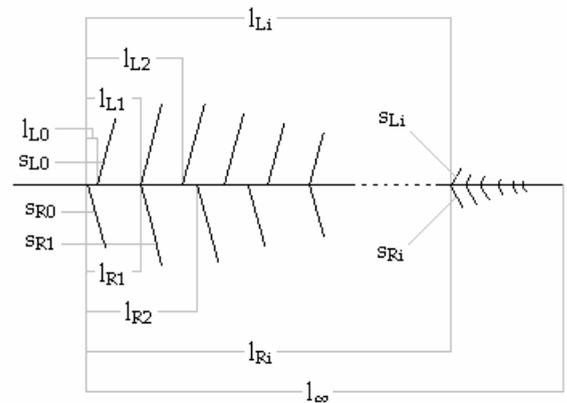
将标本编号, 以方括号内的四位数字表示, 前两位为种编号, 后两位为该种内的标本编号。无论是种编号还是种内标本号都按照采集顺序排编, 可以视为随机的。

用刻度尺对各个标本的主茎轴长度、主茎轴上各相邻分枝点间距以及主茎轴上生出的各次级茎轴的长度在刻度尺精度范围内进行测量。对于没有主茎的标本, 仍测量其各相邻分枝点与轴端点间的长度 (见附录二)。

几何参数的获得与归一化

除了一个标本 ([0501]) 外, 其余的都是具有主茎轴的羽状叶结构或没有可见的次级茎轴体 ([06??])。所以我们主要讨论具有主茎轴的几何形态的处理, 这也是我们进一步分析的基础。

从原始数据获得的未归一的参数用英文字母表示, 具体意义参看图示说明 (见图一)。未归一的参数都具有长度的量纲。



图一 未归一几何参数的图解

规定从主茎轴基端起第一个长出次级茎轴的分枝点为原点, 记序数为 0, 由此往顶端递增。一般的序数记为 i 。

左右参数分开, 并皆以下标 L、R 注明。记从分枝点 i 到原点的距离为 l_i , 从分枝点 i 长出的次级茎轴长度为 s_i 。记原点到主茎轴顶端的距离为 l_{∞} 。另外, 记相邻分枝点间距为 Δl_i 。

$$\Delta l_i = l_i - l_{i-1} \quad (i = 1, 2, \dots)$$

为了消除种内、种间个体大小造成的影响, 我们将所得的参数归一化, 亦即将以 l_{∞} 作为单位, 衡量所有未归一的参数所得的比定义为归一化的参数。经归一化的参数都是无量纲量, 以希腊字母表示。即

$$\lambda_i = l_i / l_{\infty} \quad (i = 0, 1, \dots)$$

$$\sigma_i = s_i / l_{\infty} \quad (i = 0, 1, \dots)$$

$$\Delta \lambda_i = \Delta l_i / l_{\infty} \quad (i = 1, 2, \dots)$$

于是

$$\lambda_{\infty} = 1$$

$$\lambda_i \in [0, 1] \quad (i = 0, 1, \dots) \quad (1)$$

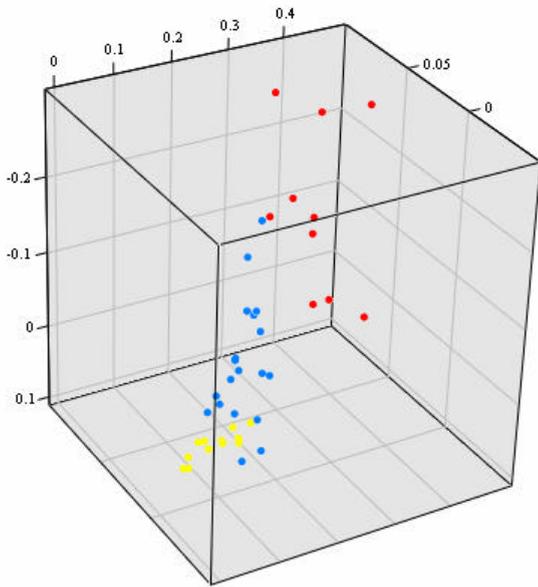
对归一化的数据, 我们将进一步从中提取信息, 以期发现三大类群以至各个种在这些几何参数集上的特征性。我们通过各种以曲线拟合为基础的相关分析来获得进一步信息。

$\Delta \lambda_i - i$ 分析

将各标本的 $\Delta \lambda_i$ 和 i 作为应变量和自变量, 以四次多项式函数 $f(x) = c_4 x^4 + c_3 x^3 + c_2 x^2 + c_1 x + c_0$ 拟合左右合并的数据 (结果见附录三)。

我们获得了较高的相关度，并且高次项（3、4次）系数很小（ 10^{-5} – 10^{-4} 量级）。因此可以认为， $\Delta\lambda_i - i$ 关系中以低次成分为主。

系数的有序数列 (c_2, c_1, c_0) 是由标本几何参数决定的量，因此是可以作为标本的几何形态指标。在系数空间 $c_2 - c_1 - c_0$ 中，我们发现代表三大类群的数据点有明显的不同分布（见图二）。



图二 $\Delta\lambda_i - i$ 分析的 $c_2 - c_1 - c_0$ 系数空间

其中红色点表示石松类，黄色点表示木贼类，蓝色点表示真蕨类。可以看到，三个类群的数据点具有明显不同的分布

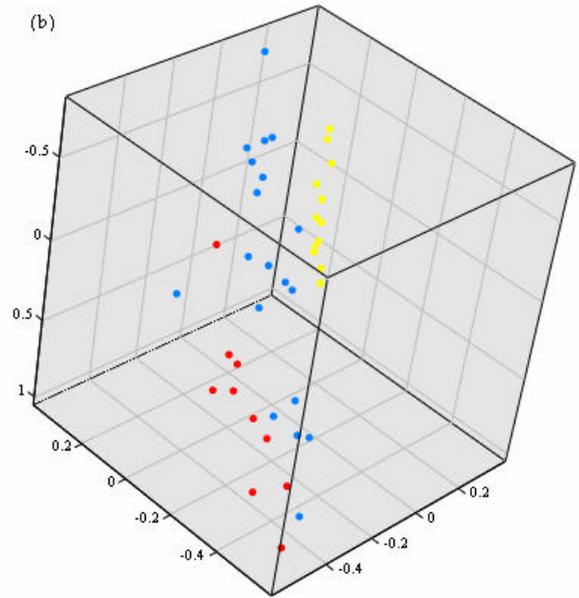
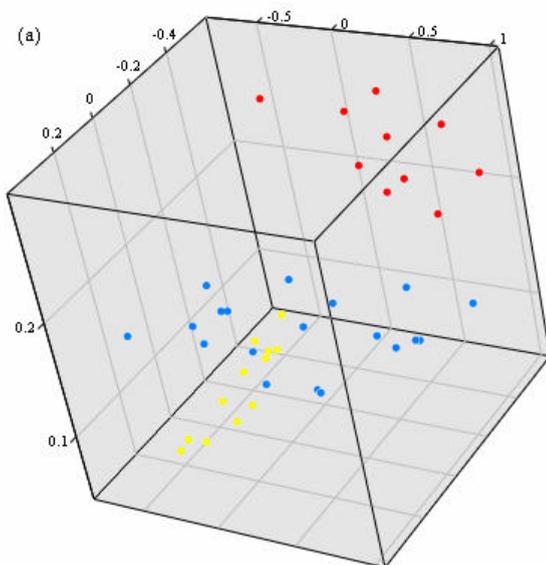
另一个值得注意的特点是所有数据点具有极显著的相关性（见表二）。换句话说，数据点在系数空间排列在一直线周围。

表二 $\Delta\lambda_i - i$ 分析诸系数的偏相关系数

r	c_2	c_1
c_1	0.9556**	
c_0	0.8306**	0.9371**

由此线性拟合所有数据点，得方程

$$\frac{c_2}{0.018} + \frac{c_1}{0.036} + \frac{c_0}{0.029} = 1 \quad (2)$$



图三 $\Delta\lambda_i - \lambda_i$ 分析的系数空间

(a) $c_2 - c_1 - c_0$ 系数子空间; (b) $c_3 - c_2 - c_1$ 系数子空间。仍然沿用前图的颜色方案。可以看到，三大类群的分离更加明显。

$\Delta\lambda_i - \lambda_i$ 分析

我们尝试将自变量换作 λ_i 来研究 $\Delta\lambda_i$ 的变化规律，用三次多项式函数 $f(x) = c_3 x^3 + c_2 x^2 + c_1 x + c_0$ 拟合左右合并的数据。我们获得了更高的相关度（见附录四）。

更为可喜的是，在系数空间 $c_3 - c_2 - c_1 - c_0$ 中，我们发现三大类群出现了更显著的分离（见图三）。

三大类群散点分布的相关度并不太高，尤其是次数相隔较远的系数之间（见表三），这说明由此中方法得到的信息量更大。

表三 $\Delta\lambda_i - \lambda_i$ 分析诸系数的偏相关系数

r	c_3	c_2	c_1
c_2	0.9369**		
c_1	0.7968**	0.9148**	
c_0	0.2917	0.3666*	0.6646**

$\sigma_1 - \lambda_i$ 分析

以上的两种方法都没有使用次级茎轴长度数据，而这种分析方法将探究次级茎轴的长度 σ_1 与其着生位置 λ_i 的关系的规律性。由于我们采集了木贼的营养枝，生于其主茎轴上的次级形态单位退化，因而无法得到 σ_1 ，故此方法仅分析石松类和真蕨类。

由于次级茎轴随着着生位置向顶端接近而逐渐减小，并且到顶端处缩为一点。因此我们可以确信， $\sigma_1 - \lambda_i$ 曲线必定过点 $(1, 0)$ 。所以我们用来拟合 $\sigma_1 - \lambda_i$ 数据的函数为

$$f(x) = c_4 (x-1)^4 + c_3 (x-1)^3 + c_2 (x-1)^2 + c_1 (x-1)$$

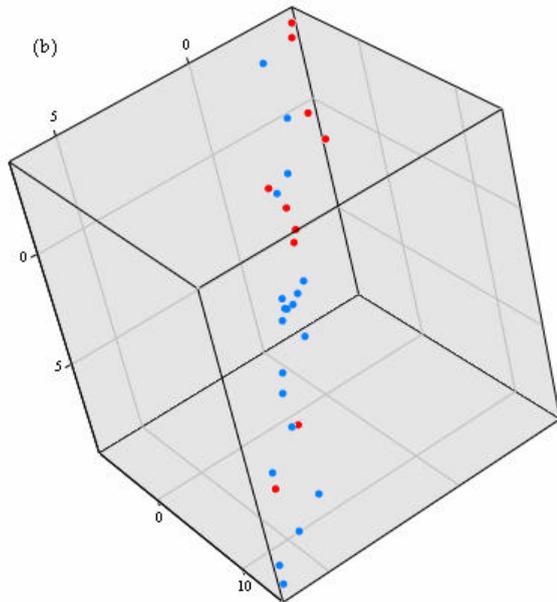
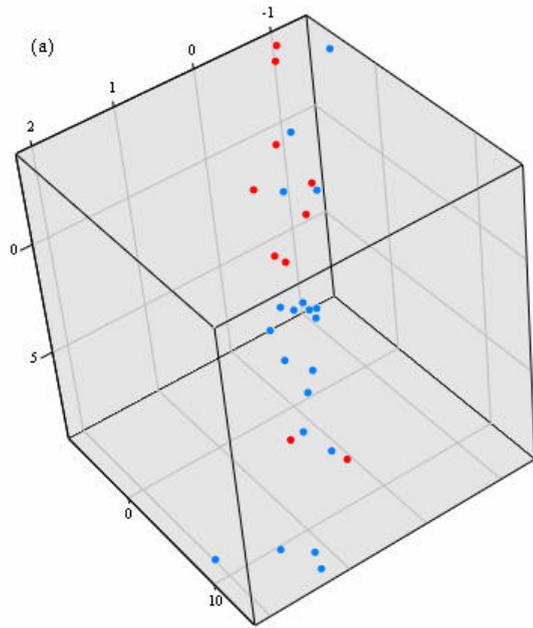
所有的数据都相当好的配合了这族曲线（见附录五）。但从系数空间看，两大类群并没有非常显著的分离。然而，在 $c_4 - c_3 - c_2 - c_1$ 系数空间中的所有点却非常好的呈线性相关关系（见图四）。

表四 $\sigma_1 - \lambda_i$ 分析诸系数的偏相关系数

r	c_4	c_3	c_1
c_3	0.9909**		
c_2	0.9445**	0.9792**	
c_1	0.8347**	0.8931**	0.9601**

线性拟合所有数据点，得到方程

$$\frac{c_4}{0.069} - \frac{c_3}{0.079} + \frac{c_2}{0.099} - \frac{c_1}{0.144} = 1 \quad (3)$$



图四 $\sigma_1 - \lambda_i$ 分析的系数空间

(a) $c_3 - c_2 - c_1$ 系数子空间; (b) $c_4 - c_3 - c_2$ 系数子空间。仍然沿用前图的颜色方案。可以看到, 两大类群未能明显分离, 且所有数据点呈极显著线性相关。

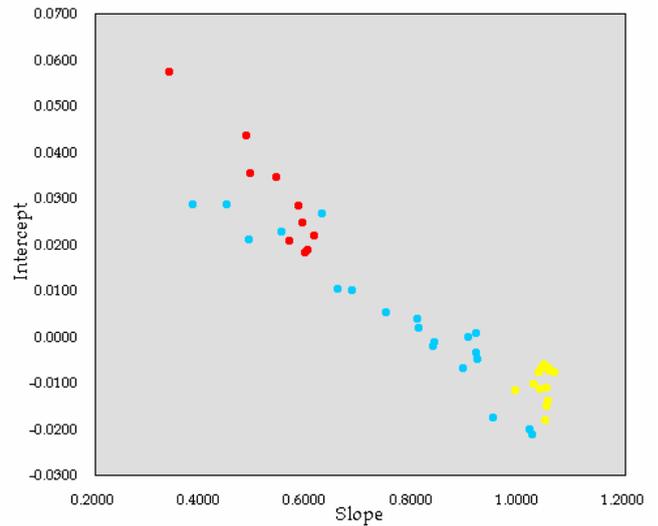
$\Delta\lambda_{i+1} - \Delta\lambda_i$ 分析

$\Delta\lambda_{i+1} - \Delta\lambda_i$ 也是一种可能的分析方法。我们仍用左右合并的数据。鉴于 $\Delta\lambda_{i+1} - \Delta\lambda_i$ 数据具有较好的线性, 我们用线性函数 $f(x) = a + bx$ 拟合 (见附录六)。

所得的 $a - b$ 空间中, 数据点仍呈显著线性分布 (见图五), 相关系数为 0.9449**。线性拟合所得到的散点分布, 得方程

$$\frac{a}{0.0691} + \frac{b}{0.8736} = 1 \quad (4)$$

可以看到, 三大类群也有较明显的分离, 并且分离模式与 $\Delta\lambda_i - i$ 分析几乎完全相同。



图五 $\Delta\lambda_{i+1} - \Delta\lambda_i$ 分析的 $a - b$ 系数空间

仍然沿用前图的颜色方案。可以看到, 三大类群也有明显分离, 且所有数据点呈极显著线性相关。

D 分析

这种分析方法源于分形几何学 (Fractal Geometry) 对自然形状的看法。植物的形态往往被认为是一种自相似的几何结构, 因而具有大于其拓扑维数 D_T 的分维数, 即 Hausdorff-Besicovitch 维 $D^{[4]}$ 。

既然 D 是一个分形几何结构的属性参数, 那么对于具有自相似分形结构的植物形态, D 就可以作为一个分类指标。

当然在我们所观察到的蕨类植物维管轴体形态中, 很少有严格自相似的, 往往是次级的形态发生与初级的形态有比较大的差别。但在这里, 我们必须忽略这种差别, 并将测量得到的主茎轴上的初级形态发生作为生成子 (Generator) 应用到整株植物上去, 虽然由此得到的严格自相似形态与真实自然形态可能截然不同, 但我们相信, 至少在一定程度上, 我们获得了该株植物的几何形态特征。

除了上述的忽略之外, 我们还需作一个二维近似。真实的植物形态自然是三维的, 但为了方便测量和分析, 我们将其视为二维的, 换句话说, 我们研究的是标本在标本夹内压过以后的形态, 或是自然形态在纸上的投影。

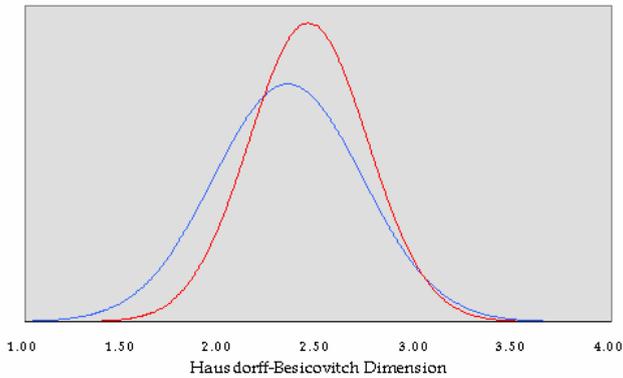
具有如图一的羽状迭代结构的分形茎轴体的 D 值实际上就是方程

$$\sum_i \sigma_i^D = 1 \quad (5)$$

的解^[4]。实际计算时, 我们将茎轴顶端由于过于细小而无法测量的小段视为一个次级初始子 (Secondary Initiator), 就如同一般的次级茎轴一样处理 (结果见附录七)。由于和 $\sigma_1 - \lambda_i$ 分析一样的原因, 只能处理石松、真蕨两大类群的数据。

由测量得到的迭代模式不是自回避的, 因此大多数的 D 值都大于 2 也是很正常的。

假设 D 值总体服从正态分布, 由此从所得 D 值样本分布推断总体分布 (见图六)。石松类的 D 均值略大于真蕨类, 但两者根本没有显著差异。所以在此意义上 D 可能并不是一个好的分类指标。



图六 正态假设下推断的石松、真蕨两大类群的 D 总体分布仍然沿用前图的颜色方案。可以看到，两推断总体分布没有显著差异。

神经网络分类器的分类分析

除了统计分析外，所得分类指标分离程度的好坏还能直观地用诸如神经网络等学习算法在相同技术参数下用同一组数据训练相同次数后的分类表现（成功率）来衡量。简单的神经网络就可以完成我们所要进行的分类^[5, 6]。

我们采用两层前传的简单网络，输入层具有与系数空间维数相同数目的输入单元，隐藏层神经元数为固定值，输出层神经元数为 3，也就是 OTU 数目，代表三大类群。网络中所有神经元都是略有改动的 McCulloch-Pitts 形式神经元。初始连接权重矩阵由均匀分布的随机函数生成。用一种方法所得的所有系数列数据对该网络进行训练，采用结合了模拟退火算法进行最速下降法求极值的 Back-Propagation 算法进行权重矩阵优化（具体的网络、算法技术细节见附录八）。

对于 $\Delta\lambda_i - i$ 分析、 $\Delta\lambda_i - \lambda_i$ 分析和 $\Delta\lambda_{i+1} - \Delta\lambda_i$ 分析，训练一次后，发现该网络在某些初始值下已能正确识别过半数的标本；而其它分离不充分的分析方法的训练效果不佳。

结果与讨论

数量形态分类

从以上各种分析我们可以得出结论：现代蕨类植物三大类群的孢子体维管轴几何形态发生具有可区分的差异。更进一步，我们发现尤其与主茎轴有关的形态发生规律（ $\Delta\lambda_i - i$ 、 $\Delta\lambda_i - \lambda_i$ 和 $\Delta\lambda_{i+1} - \Delta\lambda_i$ ）差别显著性更高。此外，真蕨类中诸多种属也有分离，但由于我们采集的数据有限，未能进行更细致的分类。

对于我们提出的一种新的分析方式——D 分析，虽然没有发现两大类群的 D 值显著差异，但某些迹象与我们的观察一致。比如说，两种卷柏的 D 均值比真蕨 D 均值略大，实际上我们看到的卷柏往往形态更细致复杂，因此其分维数大是不奇怪的。由此，我们认为，两大类群的 D 值总体是不同的总体，只是由于我们数据量有限而无法发现其差别。当然，D 值作为分类指标就不令人满意了，因为它可能要求大规模样本，敏感性太低。

更为细致的聚类分析

如果进一步深入到三大类群中的科属的几何形态分类，恐怕我们得到的数据量不够：很多种只采过一个标本，无法通过平均求得其在系数空间内较为准确的位置。但我们相信，如果数据量足够的话，就很可能可以得到类群内更为精细的几何形态差别模

式。不过这里我们仍然对已有的有限数据进行分析。

由于系数空间内不同的种有分离，可以用系数空间内的欧氏距离

$$d_{pq} = \|X_p - X_q\| \quad (6)$$

进行聚类分析。

另外，我们考虑到式(1)，即 $\Delta\lambda_i - \lambda_i$ 分析和 $\sigma_i - \lambda_i$ 分析中从每个标本的数据抽提得到的特征是一个定义在 $[0, 1]$ 上的连续函数 $f_p(x): [0, 1] \rightarrow \mathbf{R}$ （其中 p 为标本总编号），所以考虑用如下的距离定义描述两个标本的几何差异：

$$d_{pq} = \int_0^1 |f_p(x) - f_q(x)| dx \quad (7)$$

$$(i) d_{pq} \geq 0 (\forall p, q);$$

$$\text{以上的 } d_{pq} \text{ 满足 } (ii) d_{pq} = d_{qp} (\forall p, q); \quad (8)$$

$$(iii) d_{pq} + d_{qr} \geq d_{pr} (\forall p, q, r).$$

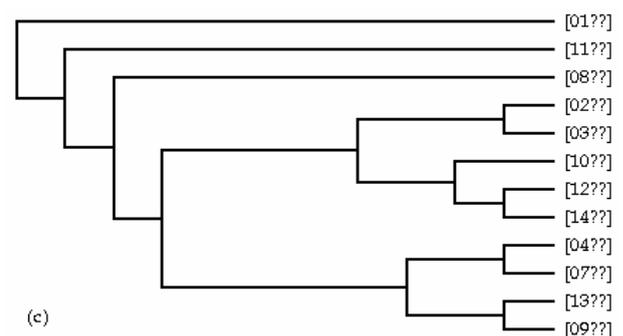
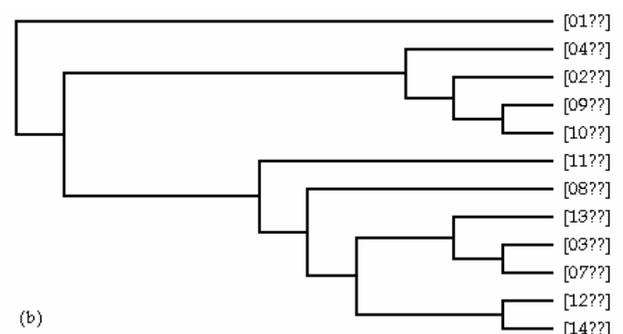
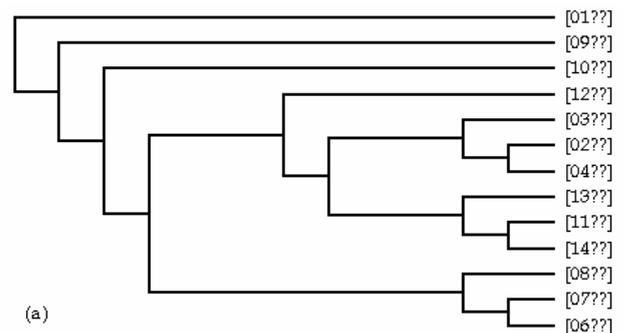
因此 d_{pq} 是严格意义上的距离函数。

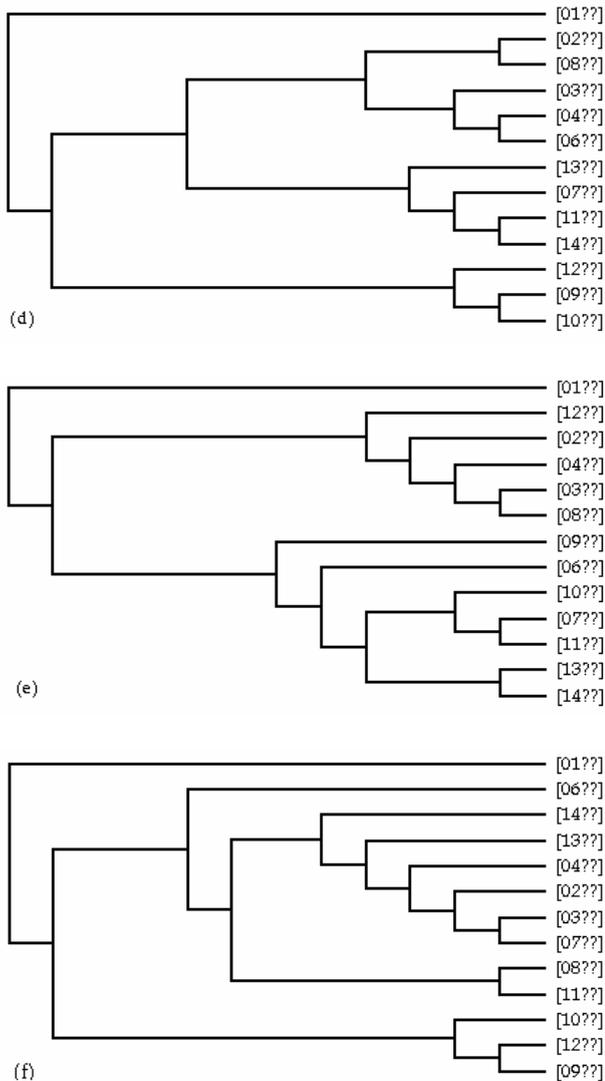
我们将由距离公式(6)进行聚类分析的方法称为欧氏系数空间法（ESOC, Euclidean Space of Coefficients）；将由距离公式(7)计算的方法称为形状匹配法（SF, Shape-Fitting）。

图七是我们进行聚类分析的结果。我们用如下的符号：

Tree(数据来源的分析方法, 距离方法, 构树方法)

来表征一个树谱图的参数和技术特征。





图七 聚类分析所得的树谱图

- (a) Tree($\Delta\lambda_i - i$, ESOC, UPGMA);
- (b) Tree($\Delta\lambda_i - \lambda_i$, ESOC, UPGMA);
- (c) Tree($\Delta\lambda_i - \lambda_i$, SF, UPGMA);
- (d) Tree($\sigma_i - \lambda_i$, ESOC, UPGMA);
- (e) Tree($\sigma_i - \lambda_i$, SF, UPGMA);
- (f) Tree($\Delta\lambda_{i+1} - \Delta\lambda_i$, ESOC, UPGMA);

从聚类分析的结果来看，不同的数据来源、不同的距离函数导致了具有完全不同拓扑结构的树谱图；也就是说，主茎轴模式和次级茎轴模式、ESOC 距离和 SF 距离都将对同一个测试种集合产生不同的聚类模式。这说明我们的数据具有很大的信息量——按照我们的方法进行几何参数采集可以将不同种的蕨类植物从几何形态上区分开，亦即用以上不同的方法可以较为成功地进行鉴定。可以想见仅仅通过几何参数测量进行分类工作的可能性。

三大类群种系发生与进化的推断

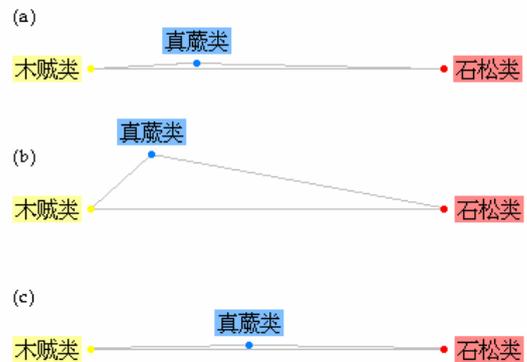
我们认为三大类群在主茎轴分析（ $\Delta\lambda_i - i$ 分析、 $\Delta\lambda_i - \lambda_i$ 分析和 $\Delta\lambda_{i+1} - \Delta\lambda_i$ 分析）的系数空间中的欧氏距离能够作为衡量其在茎轴形态发生上的亲缘关系的量。因此可以通过获得各 OTU 在系数空间的距离矩阵来进行系统发育分析。

首先考虑三大类群在系数空间的位置。为了去除不同标本数、种数的影响，我们采用如下的平均公式计算每一类群的中心坐标：

$$X_i = \frac{1}{N_i} \sum_{j=1}^{N_i} \sum_{k=1}^{n_j} X_{ijk} / n_j \quad (9)$$

其中 i 为类群标号， j 为类群中的种标号， k 为种中标本标号； N_i 为类群 i 中种数目， n_j 为类群 i 的种 j 中标本的数目。

由此公式分别计算 $\Delta\lambda_i - i$ 分析、 $\Delta\lambda_i - \lambda_i$ 分析和 $\Delta\lambda_{i+1} - \Delta\lambda_i$ 分析中系数空间内三大类群的平均位置，再计算两两之间的欧氏距离 $d_{pq} = \|X_p - X_q\|$ 。



图八 三大类群中心点在主茎轴分析的系数空间中的相对位置

- (a) $\Delta\lambda_i - i$ 分析的系数空间；
- (b) $\Delta\lambda_i - \lambda_i$ 分析的系数空间；
- (c) $\Delta\lambda_{i+1} - \Delta\lambda_i$ 分析的系数空间。三个图都按保距保角的原则画出。

从得到的数据来看，无论是 $\Delta\lambda_i - i$ 分析、 $\Delta\lambda_i - \lambda_i$ 分析还是 $\Delta\lambda_{i+1} - \Delta\lambda_i$ 分析，木贼类和真蕨类的距离都是最近的，木贼类和石松类的距离最远，石松类和真蕨类的距离居中（见图八）。

如果在我们所得的系数空间内用欧氏距离法进行演化推断的话，无论三种主茎轴分析中的哪一种都支持如图九所示的种系发生模式。

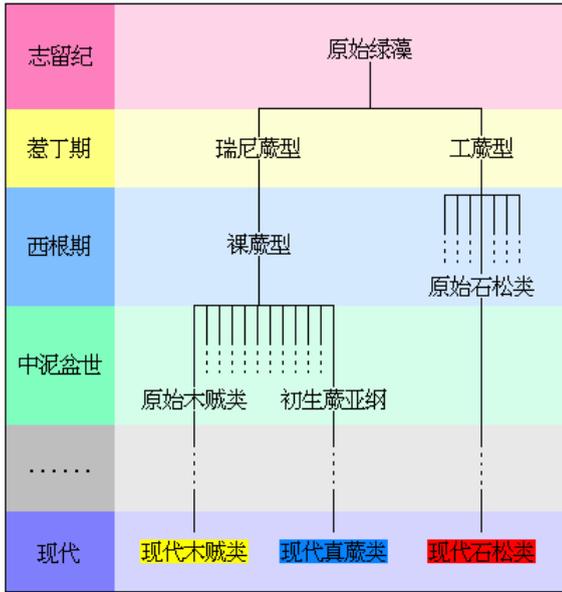


图九 由主茎轴分析系数空间的距离推断的种系发生模式

我们得到的结论与经典的化石研究的结论是一致的[1]。化石证据表明，早泥盆世时主要的植物类型是裸蕨类。在其初的惹丁期，已经同时生长着瑞尼蕨型和工蕨型两种类型的裸蕨植物。到稍后的西根期，已经有不少原始石松类的种类出现；而原始木贼类和真蕨类的初生蕨亚纲至少到中泥盆世才出现。因此，三类化石出现的时间支持我们的结论。

另外，我们的结论也支持比较公认的蕨类植物进化途径[1]（见图十）：“志留纪末期某种绿藻的后裔登陆，产生了裸蕨植物。”“在早泥盆世初的惹丁期，陆生维管植物主要循着以裸蕨植物中的瑞尼蕨型和工蕨型为代表的两条演化路线发展。到稍后的西根期，工蕨型植物发生了一次多方向的演变，产生了许多原始石松类，其中一部分便成了现代石松类的远祖。同一时期，脱胎于瑞尼蕨型的裸蕨型植物，也起了向其它维管植物演进的桥梁作用。到早泥盆世末或中泥盆世初的阶段，似乎发生过一次主要以裸蕨

型植物为中心的辐射式发展，出现了……原始木贼类，真蕨纲中的初生蕨亚纲和原始裸子植物的一些代表。”



图十 比较公认的裸蕨和蕨类植物进化途径（来源于[1]）

以上通过主茎轴几何模式进行种系进化推断必须基于以下假设：

1) 在进化历史过程中，任何类群在系数空间内的代表点的轨迹是连续的（更强地，可微的）。这个假设一般应该是没问题的，因为作为数量性状的几何模式，其演化也应像其它多种数量性状一样，应该很少存在突然变化。

2) 在进化历史过程中，任何类群在系数空间内的代表点的运动是基本单向的和基本匀速的。单向性的要求是因为回复变化会使对原本进化模式的推断变得模糊不清，甚至完全倒错。匀速性的要求更强，它是定量的前提，只有在有该条件下，系数空间内的距离才成为一个与演化年代相关的量。事实上，没有任何理论和现象支持或证明我们得到的系数空间具有如上性质，但是我们认为，如果系数空间内的点移动速度相当慢的话，以上两条性质都将为“可微曲线局部线性原理”所满足。

我们有理由认为这种移动是缓慢的。因为对于维管植物来说，维管轴体在支撑植物体、安排各个器官最为有利的空间位置、构建节约有效的运输系统等诸多对生命维持极为关键的功能上起着主导作用，而其几何拓扑结构又是这些作用发挥的决定因子。于是，相比于其它较为次级的性状（如叶形、花序等），维管轴体系几何形态的进化应该慢很多，因为对其随意的哪怕是微小的改变就可能造成致命的后果（系数空间内大片的空白区域可能就是这种生命禁区），我们不妨称之为初级性状。而变化多端的次级性状在它们的演化过程中又要服从于初级性状的基本要求，即由其决定的躯体规划（body plan）蓝本。另一个值得注意的是许多与非生命维持功能相关的次级性状具有与他物种协同进化（co-evolution）的现象（如某些花的形态与某些昆虫）。所以，我们可以认为，由于作为初级性状的维管轴体几何结构，具有对基本生命活动的至关重要性、基本不受其它性状的支配、很少有协同进化干扰的特点，因而它的进化能够满足局部单向、匀速的要求。

当然，我们不得不承认，基于这样的假设的推断的确是有些

冒险的。不过，如能将我们的分析方法应用到相关较为完整的现存植物和化石标本上，便能从很大程度上对我们的假设作出中肯的评价。

形态发育复杂性的进化

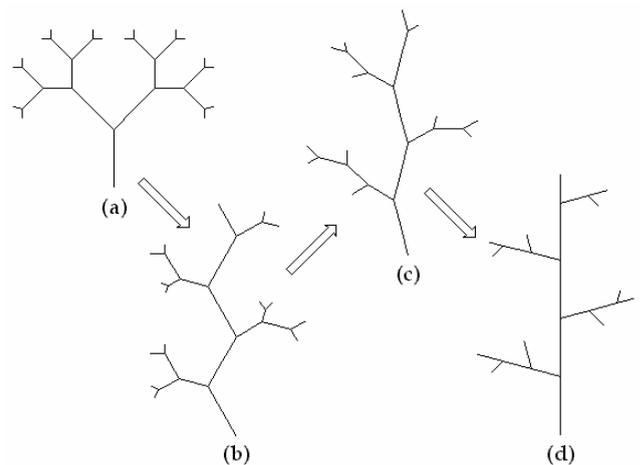
有关分维 D 的讨论引发了我们另一个思考——几何形态结构的复杂性与调控形态发育的基因复杂性之间的关系。严格自相似的几何图形所具有的算法复杂性（?????????? 复杂性）是很小的，因为其所有信息仅蕴含于其初始子与生成子中^[4, 7]。根据该原理已经有成功的分形图像压缩技术（M. Barnsley & A. Sloan）^[8]。

由于形态的发生是由一系列调控其生成的基因的时空表达模式所决定，而这些信息可能完全蕴含于基因组中的形态发育相关基因中。那么很容易联想到，具有较为复杂的形态发育调控基因的高等生物，其几何形态复杂性也应相应地大；而低等生物的发育调控基因复杂度低，形态复杂性也应较低——两者理应具有相关性。事实上的确是这样，我们看到的蕨类植物往往具有明显可辨的自相似结构，也就是说，其形态复杂性较低。由于次级与初级形态单位相似，因而很可能形态发生机制相同，都是由相同一组基因的相似时空表达所致，这样，所需的基因就少。而显花植物的形态中自相似的元素就少很多，并且出现了许多特化形态单位，相应的复杂性就高。其实被子植物相比裸子植物在形态自相似性上也有显著减小。

另一个可能与进化程度相关的形态学因子就是对称性。与自相似性类似，具有高度对称性形态的各个子单位可以有完全相同的形态发育调控机制，那么生成同样大小的个体时就比对称性低的形态要求更少的信息，相关基因也就少。实际上低等的生物具有更高对称性，进化与胚胎发育过程中对称性的逐渐丧失的事实也支持我们的论断。

关于维管植物分枝形态的演化

从纯粹几何学意义上考虑维管植物茎轴体模式的演变是一件非常有趣的事。



图十一 茎轴体形态模式演变过程的图解

总的来讲，对于比较原始的维管植物，经验意义上存在均二歧分叉型（图十一(a)）、偏二歧分叉型（图十一(b)）、之字形主茎型（图十一(c)）和直主茎羽状（图十一(d)）等形态。实际上，这些形态之间并不是截然分离的，而是一种有趣的演变过程中的一些过渡状态而已，而均二歧分叉型、直主茎羽状就是这个演变

过程的两个极端（见图十一）。

值得注意的是，(a)是早期裸蕨类植物的形态模式，被称为顶枝的顶部二歧分叉茎轴体（如瑞尼蕨）；而(d)却是蕨类中最为进化的真蕨类的特征模式——直主茎羽状。是不是图十一所示的演变过程正是实际上低等维管植物的形态演化过程呢？顶枝学说（Telome Theory）在解释大型叶和小型叶的发生时，就提出了图十一的演变过程[1]。我们虽不讨论叶的发生，但该理论对这种演变过程的论述使我们想到，几何模式的演变也许的确能够作为进化研究的线索，这也是我们染指于本文所涉及的工作的原因。

纯几何学的考虑更为引人入胜。从图论的观点来看，图十一的任何一种模式都属于被称为二叉树的图的子集，并且维管体系是在一定程度上自相似的，所以它们都是无限的二叉树。这个现象的一个必然结果就是：它们都是拓扑同构的！换句话说，所有维管植物的维管体系在拓扑学意义上都是无差别的，而演化带来的几何多样性只发生在亚拓扑的层次上。我们受此启发，将任何自然几何结构的属性都分为拓扑的（topological）和非拓扑的（non-topological）两类，而后者我们建议将之称为标度的（dimensional）。所以，这里我们研究的维管体系的几何属性都是标度的，度量相关的，或非拓扑的。

一个立即能够联想到的标度的性质就是 Hausdorff-Besicovitch 维 D。图十一所示的诸种形态虽然是拓扑等价的，但它们的分维数却是不尽相同的。所以我们认为分维数是能够跟踪这种形态演变过程的指标。我们采集的[09??]号标本——细叶卷柏（*Selaginella labordei*）具有之字形主茎轴，而其 D 值就比其它标本大一些。



图十二 *Dicranopteris dichotoma* 的跨层次复合形态模式



图十三 *Athyrium* sp. 的一种同层次复合形态模式

一些特例的出现也很有趣，它们往往是图十一中多种模式的复合。有的是跨层次复合，如 [05??] 号标本——铁芒萁（*Dicranopteris dichotoma*），它的初级、次级和三级模式是均

二歧的，而更次级的模式却是羽状的（见图十二）。也有的是同层次复合，如 [11??] 号标本（*Athyrium* sp.），它总体上是羽状的，但是到离顶端为全长的 14% 处出现了二歧分叉现象（见图十三）。这种原始模式混杂于高级模式之中的杂合形态现象可能是一种返祖的体现，而 *Athyrium* sp. 中出现的顶端二歧分叉更有可能是顶枝体形态的痕迹。

感谢

我们感谢陆帆先生在标本的采集与鉴定过程中给予的指导；感谢钟扬先生在数据的处理与分析过程中给予的帮助。往天目山自然保护区的野外考察活动是由复旦大学生命科学院组织的。我们也感谢尹轶苑、尤玉英、吕明扬等在我们的工作过程中所给予的关注和协助。

参考书籍与文献

- [1] 李星学、周志炎、郭双兴，《植物界的发展和演化》，科学出版社，1981。
- [2] 杨继、郭友好、杨雄、饶广远，《植物生物学》，高等教育出版社 & Springer-Verlag，1999.7。
- [3] 上海自然博物馆，《长江三角洲孢子植物志》，科学出版社。
- [4] Benoit B. Mandelbrot,《大自然的分形几何学》（最新修订本），上海远东出版社，1998。
- [5] 雷公炎，《数学模型讲义》，北京大学出版社，1999。
- [6] Thomas Fields, David Krasnow & Kevin Ruland, *Neural Network Approach to Classification Problems*, The Jour. of Undergraduate Mathematics & its Appl., 4, 1989.
- [7] Murray Gell-Mann, *The Quark and the Jaguar – Adventures in the Simple and the Complex*, 湖南科学技术出版社，1998。
- [8] Mark Finlay & Keith A. Blanton,《用 C++ 设计二维、三维分形图形程序》，科学出版社 & 龙门书局，1995。
- [9] 徐克学，《生物数学》，科学出版社，1999。
- [10] 徐克学，《数量分类学》，科学出版社，1994。
- [11] 钟扬等，《简明生物信息学》，高等教育出版社，2001.12。

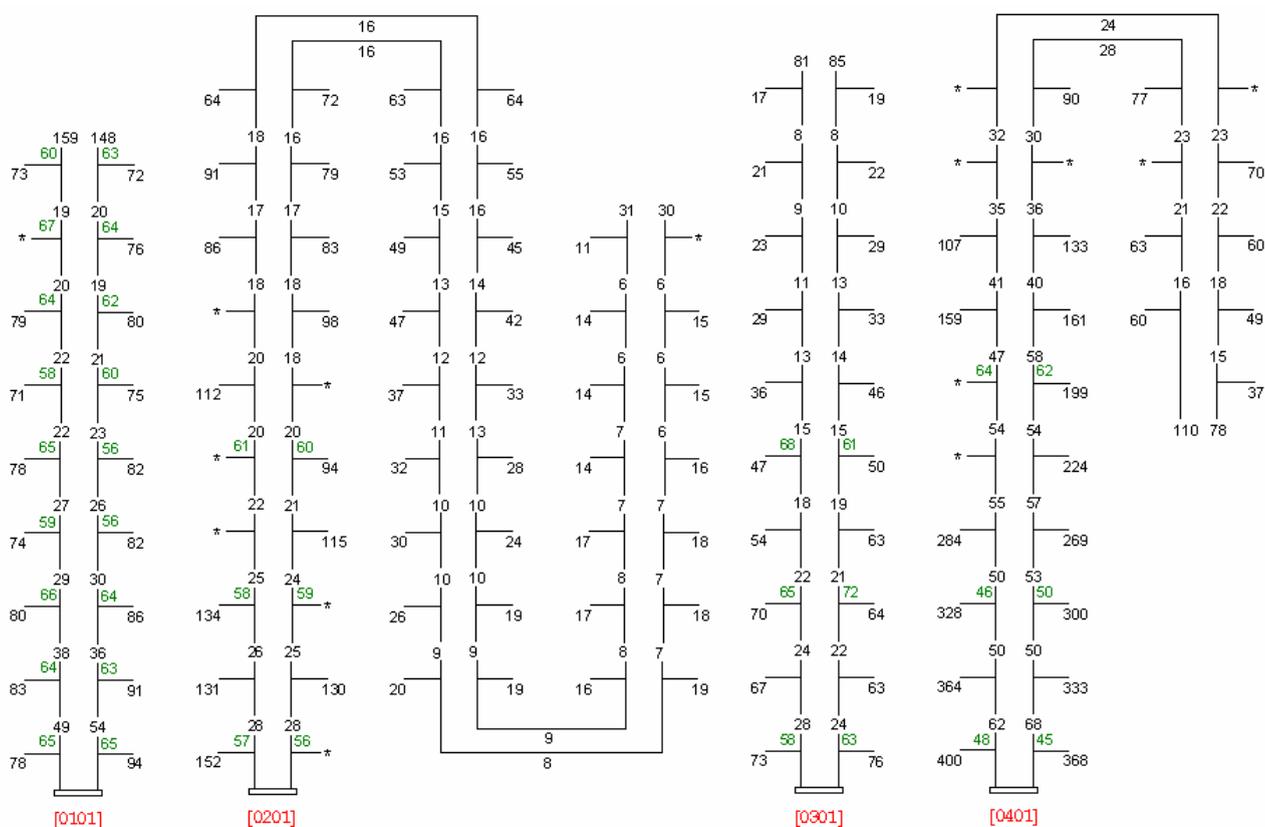
附录一 标本鉴定结果

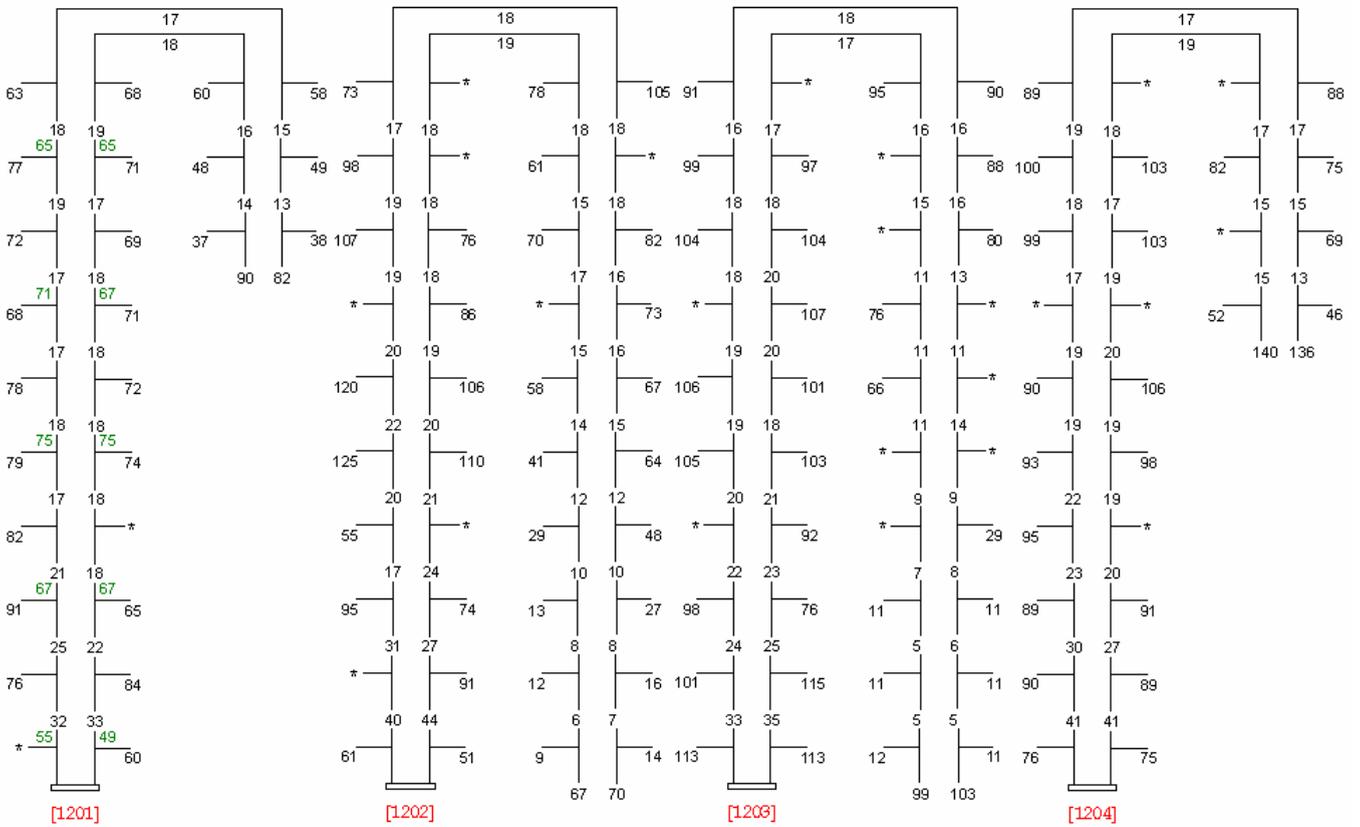
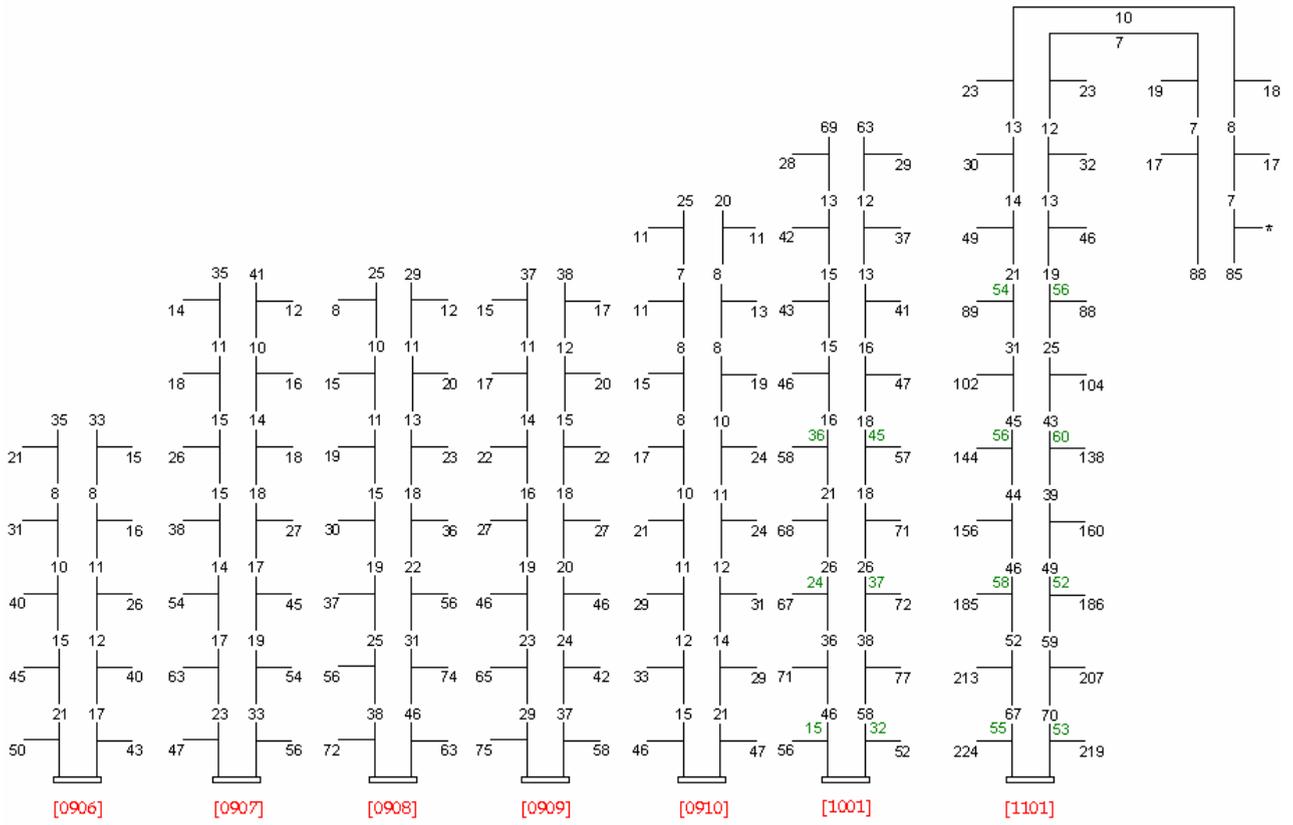
标本种编号	采集地点	标本数目	鉴定结果			
			类群	科	属	种
01	西天目山	1	真蕨类	?	?	?
02	西天目山	1	真蕨类	Dennstaedtiaceae	<i>Microlepia</i>	<i>M. Marginata</i> (Houtt.) C. Chr.
03	西天目山	1	真蕨类	Dryopteridaceae	<i>Dryopteris</i> Adans.	?
04	西天目山	1	真蕨类	Dennstaedtiaceae	<i>Microlepia</i>	<i>M. hancer</i>
05	西天目山	1	真蕨类	Gleicheniaceae	<i>Dicranopteris</i>	<i>D. dichotoma</i>
06	西天目山	13	木贼类	Equisetaceae	<i>Equisetum</i> L.	<i>E. Ramosissimum</i> Desf.
07	西天目山	1	真蕨类	Dryopteridaceae	<i>Dryopteris</i> Adans.	?
08	西天目山	1	真蕨类	Thelypteridaceae	<i>Pseudophegopteris</i>	?
09	西天目山	10	石松类	Selaginellaceae	<i>Selaginella</i> Beauv.	<i>S. labordei</i> Hieron. ex Christ
10	浙西大峡谷	1	石松类	Selaginellaceae	<i>Selaginella</i> Beauv.	?
11	西天目山	1	真蕨类	Athtriaceae	<i>Athyrium</i>	?
12	西天目山	7	真蕨类	?	?	?
13	西天目山	5	真蕨类	Athtriaceae	<i>Athyrium</i>	?
14	西天目山	1	真蕨类	Athtriaceae	<i>Athyrium</i>	<i>A. tenuisecta</i>

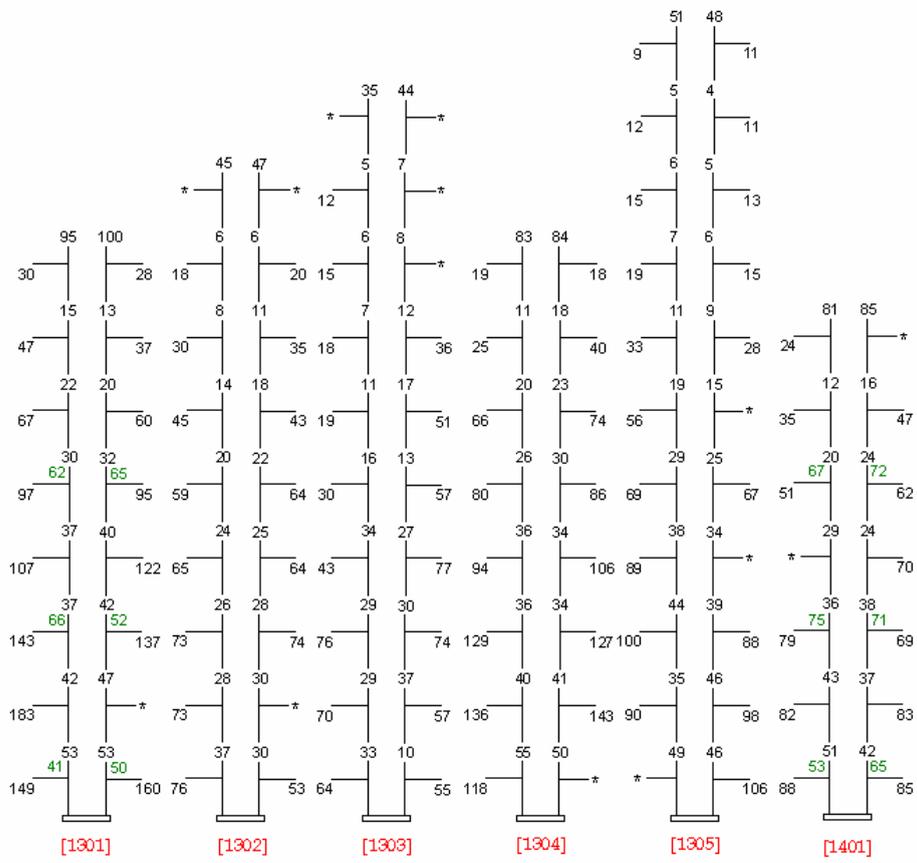
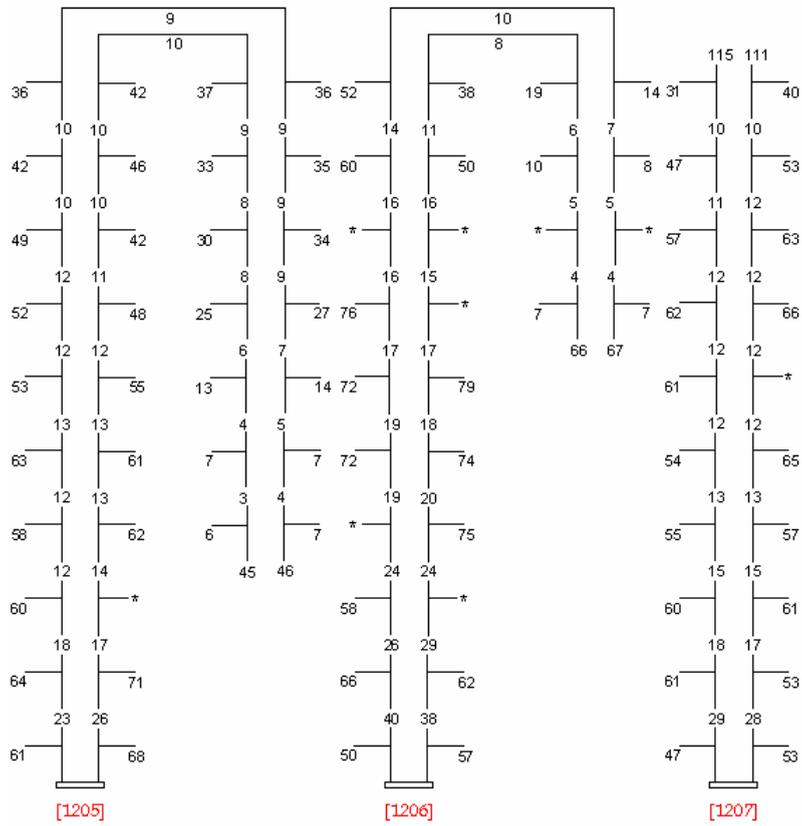
附录二 测量得到的原始数据

- 说明：
- 1) 红色数字代表种、标本编号；
 - 2) 矩形代表基端；
 - 3) 黑色数字代表相邻分枝点之间及分枝点与轴端之间的茎轴长度（单位：mm）；
 - 4) 星号代表其所在处由于标本缺损而无法测量得到自然长度；
 - 5) 绿色数字代表茎轴在分枝点处所呈的角度（单位：°）；
 - 6) 蓝色数字代表其所在位置处茎轴的直径（单位：mm）；

注：标本[1101]在离顶端 61mm 处出现二分叉，分叉又具有子分叉。







附录三 $\Delta\lambda_i - i$ 分析所得相关系数与系数数据

标本编号	r^2	C_4	C_3	C_2	C_1	C_0
[0101]	0.9883	0.00010	-0.0027	0.0220	-0.0863	0.2005
[0201]	0.9884	0.00000	0.0000	0.0008	-0.0082	0.0790
[0301]	0.9734	-0.00002	0.0005	-0.0031	-0.0033	0.1178
[0401]	0.9321	0.00001	-0.0003	0.0026	-0.0111	0.1028
[0601]	0.9998	0.00000	0.0002	-0.0042	0.0132	0.1438
[0602]	0.9972	-0.00001	0.0003	-0.0042	0.0123	0.1134
[0603]	0.9980	-0.00001	0.0005	-0.0067	0.0249	0.0913
[0604]	0.9765	-0.00001	0.0002	-0.0039	0.0199	0.0655
[0605]	0.9974	0.00000	0.0002	-0.0035	0.0199	0.0560
[0606]	0.9967	-0.00001	0.0004	-0.0062	0.0280	0.0687
[0607]	0.9973	-0.00001	0.0005	-0.0080	0.0423	0.0321
[0608]	0.9969	-0.00001	0.0003	-0.0054	0.0322	0.0360
[0609]	0.9945	-0.00001	0.0004	-0.0073	0.0418	0.0246
[0610]	0.9976	-0.00001	0.0004	-0.0060	0.0247	0.0934
[0611]	0.9964	-0.00001	0.0004	-0.0056	0.0227	0.0912
[0612]	0.9987	-0.00001	0.0006	-0.0081	0.0283	0.1169
[0613]	0.9972	-0.00002	0.0006	-0.0075	0.0230	0.1172
[0701]	0.9748	-0.00008	0.0020	-0.0167	0.0374	0.1059
[0801]	0.9888	-0.00050	0.0064	-0.0245	0.0153	0.1228
[0902]	0.8249	0.00000	0.0000	0.0106	-0.0953	0.3051
[0903]	0.9314	0.00000	-0.0056	0.0625	-0.2569	0.4792
[0904]	0.9253	-0.00050	0.0054	-0.0066	-0.0898	0.3323
[0905]	0.9330	0.00030	-0.0061	0.0431	-0.1555	0.3410
[0906]	0.9119	0.00000	-0.0037	0.0365	-0.1451	0.3258
[0907]	0.8460	0.00070	-0.0137	0.0923	-0.2589	0.3640
[0908]	0.9575	0.00080	-0.0128	0.0778	-0.2397	0.4211
[0909]	0.9421	0.00040	-0.0082	0.0543	-0.1701	0.3247
[0910]	0.8688	0.00050	-0.0084	0.0533	-0.1549	0.2823
[1001]	0.9691	-0.00003	-0.0003	0.0120	-0.0925	0.2798
[1101]	0.9704	0.00003	-0.0006	0.0047	-0.0322	0.1793
[1201]	0.9644	0.00002	-0.0008	0.0100	-0.0502	0.1420
[1202]	0.9477	0.00001	-0.0003	0.0052	-0.0352	0.1260
[1203]	0.9705	0.00001	-0.0002	0.0033	-0.0221	0.0981
[1204]	0.9698	0.00002	-0.0008	0.0101	-0.0526	0.1428
[1205]	0.9559	0.00001	-0.0005	0.0067	-0.0413	0.1421
[1206]	0.9884	0.00004	-0.0013	0.0146	-0.0709	0.1938
[1207]	0.9864	0.00009	-0.0023	0.0221	-0.0899	0.1841
[1301]	0.9810	0.00050	-0.0082	0.0472	-0.1185	0.2324
[1302]	0.9672	0.00020	-0.0045	0.0268	-0.0737	0.2056
[1303]	0.7882	-0.00030	0.0079	-0.0669	0.2034	-0.0390
[1304]	0.0968	0.00050	-0.0088	0.0547	-0.1500	0.2712
[1305]	0.9671	0.00002	0.0001	-0.0055	0.0093	0.1528
[1401]	0.9325	0.00010	-0.0014	0.0048	-0.0260	0.1927

附录四 $\Delta\lambda_i - \lambda_i$ 分析所得相关系数与系数数据

标本编号	r^2	C_3	C_2	C_1	C_0
[0101]	0.9871	-0.3021	0.5186	-0.3531	0.1367
[0201]	0.9897	-0.0909	0.1236	-0.1049	0.0737
[0301]	0.9836	0.1514	-0.2102	-0.0524	0.1111
[0401]	0.9484	0.0058	-0.0963	-0.0043	0.0927
[0602]	0.9900	-0.0712	-0.0336	-0.0086	0.1234
[0603]	0.9920	-0.0096	-0.1468	0.0529	0.1122
[0604]	0.9694	-0.0209	-0.1209	0.0660	0.0853
[0605]	0.9925	0.0238	-0.1975	0.1058	0.0751
[0606]	0.9915	0.0589	-0.2558	0.1119	0.0931
[0607]	0.9866	0.1294	-0.4065	0.2144	0.0721
[0608]	0.9917	0.0760	-0.3238	0.1879	0.0674
[0609]	0.9891	0.1470	-0.4417	0.2380	0.0649
[0610]	0.9914	-0.1167	0.0179	-0.0167	0.1246
[0611]	0.9903	-0.0632	-0.0478	0.0017	0.1184
[0612]	0.9915	-0.1495	0.0572	-0.0488	0.1510
[0613]	0.9927	-0.0633	-0.0779	0.0148	0.1351
[0701]	0.9807	0.2328	-0.4011	0.0403	0.1288
[0801]	0.9898	0.0449	0.0077	-0.1717	0.1191
[0902]	0.9554	-0.4243	0.7139	-0.5405	0.2514
[0903]	0.9741	0.0829	-0.0983	-0.2805	0.2961
[0904]	0.9961	-0.1742	0.3892	-0.4948	0.2803
[0905]	0.9942	-0.2948	0.4784	-0.4354	0.2521
[0906]	0.9910	-0.1616	0.3178	-0.3883	0.2321
[0907]	0.9741	-0.5676	0.8968	-0.5441	0.2138
[0908]	0.9976	-0.1387	0.2704	-0.4055	0.2740
[0909]	0.9957	-0.3491	0.5527	-0.4241	0.2199
[0910]	0.9705	-0.4650	0.7117	-0.4380	0.1910
[1001]	0.9773	-0.1962	0.4191	-0.4276	0.2056
[1101]	0.9629	0.2095	-0.3328	-0.0296	0.1480
[1201]	0.9550	-0.4012	0.5906	-0.2922	0.1015
[1202]	0.9244	-0.3077	0.4756	-0.2714	0.0953
[1203]	0.9218	-0.0647	0.0968	-0.1114	0.0746
[1204]	0.9644	-0.3732	0.5899	-0.3151	0.0976
[1205]	0.9431	0.2362	0.3824	-0.2569	0.1061
[1206]	0.9598	-0.0762	0.1661	-0.2287	0.1346
[1207]	0.9889	-0.5255	0.8402	-0.4322	0.1173
[1301]	0.9711	0.1595	-0.2832	-0.0274	0.1496
[1302]	0.9614	0.2184	-0.4251	0.0568	0.1465
[1303]	0.8046	0.6496	-1.1529	0.3851	0.1190
[1304]	0.9655	-0.0228	0.0087	-0.1518	0.1641
[1305]	0.9568	0.3990	-0.7266	0.1708	0.1491
[1401]	0.9659	0.2415	-0.3862	-0.0261	0.1701

附录五 $\sigma_i - \lambda_i$ 分析所得相关系数与系数数据

标本编号	r^2	C_4	C_3	C_2	C_1
[0101]	0.9733	-1.7044	-4.1575	-3.6013	-1.3678
[0201]	0.9854	-0.7959	-0.9483	-0.0982	-0.2714
[0301]	0.9850	1.2852	3.6019	3.1740	0.5401
[0401]	0.9867	-1.8118	-3.1290	-1.3966	-0.6654
[0701]	0.9898	1.6899	4.0065	2.9661	0.0776
[0801]	0.9882	3.4615	9.4266	8.4965	2.0859
[0902]	0.9836	-3.7717	-6.9077	-3.5824	-0.9904
[0903]	0.9806	-2.9977	-3.1754	0.2711	-0.1284
[0904]	0.9759	-2.6910	-3.5428	-0.9859	-0.5069
[0905]	0.9341	5.1290	10.7130	6.5823	0.5022
[0906]	0.9355	3.1630	7.8073	6.0575	0.8642
[0907]	0.8980	0.1971	1.5008	1.7031	0.0481
[0908]	0.9857	-0.0736	1.0900	1.4104	0.1310
[0909]	0.9241	-3.4611	-6.2067	-3.2611	-0.8838
[0910]	0.9589	0.2194	-0.0242	-0.3149	-0.5362
[1001]	0.9794	-0.0498	0.6556	0.5504	-0.3543
[1101]	0.9888	3.4519	8.0742	5.8593	0.7254
[1201]	0.9298	0.0659	0.3382	-0.0791	-0.5527
[1202]	0.8523	2.0844	4.8610	3.0108	0.0938
[1203]	0.9587	6.1990	13.0790	8.4287	1.2538
[1204]	0.9681	2.9424	6.6032	4.2349	0.3815
[1205]	0.9568	1.6548	3.8295	2.6037	0.1279
[1206]	0.9296	6.3989	13.8000	8.8753	1.2724
[1207]	0.9189	4.9375	11.5890	8.3689	1.5098
[1301]	0.9773	0.4917	2.6692	2.9130	0.2903
[1302]	0.9622	1.6973	4.3055	2.9072	0.0157
[1303]	0.9383	0.9927	3.4371	2.9313	0.2081
[1304]	0.9790	1.4354	4.7363	4.1918	0.5187
[1305]	0.9916	4.9483	10.1020	6.1853	0.6172
[1401]	0.9864	3.2511	7.1681	4.7694	0.5273

附录六 $\Delta\lambda_{i+1} - \Delta\lambda_i$ 分析所得相关系数与系数数据

标本编号	r^2	a	b	标本编号	r^2	a	b
[0101]	0.9449	0.0228	0.5514	[0905]	0.9104	0.0219	0.6143
[0201]	0.9786	0.0007	0.9184	[0906]	0.8651	0.0246	0.5916
[0301]	0.9675	-0.0036	0.9187	[0907]	0.4556	0.0574	0.3394
[0401]	0.8518	0.0000	0.9043	[0908]	0.9839	0.0187	0.6014
[0601]	0.9955	-0.0117	0.9924	[0909]	0.8968	0.0282	0.5853
[0602]	0.9807	-0.0115	1.0399	[0910]	0.8694	0.0345	0.5420
[0603]	0.9688	-0.0112	1.0513	[1001]	0.9593	0.0182	0.5973
[0604]	0.9054	-0.0069	1.0431	[1101]	0.9274	-0.0014	0.8403
[0605]	0.9696	-0.0070	1.0563	[1201]	0.6849	0.0285	0.4480
[0606]	0.9602	-0.0077	1.0385	[1202]	0.7780	0.0103	0.6577
[0607]	0.9234	-0.0074	1.0570	[1203]	0.8844	0.0037	0.8084
[0608]	0.9422	-0.0077	1.0676	[1204]	0.8498	0.0210	0.4908
[0609]	0.9178	-0.0061	1.0472	[1205]	0.8367	0.0099	0.6843
[0610]	0.9804	-0.0139	1.0554	[1206]	0.9129	0.0051	0.7500
[0611]	0.9784	-0.0102	1.0285	[1207]	0.8811	0.0285	0.3841
[0612]	0.9821	-0.0181	1.0490	[1301]	0.9147	-0.0214	1.0244
[0613]	0.9743	-0.0152	1.0523	[1302]	0.9195	-0.0201	1.0191
[0701]	0.9236	-0.0050	0.9227	[1303]	0.3835	0.0266	0.6297
[0801]	0.8782	0.0017	0.8111	[1304]	0.8310	-0.0020	0.8389
[0902]	0.6982	0.0434	0.4857	[1305]	0.8940	-0.0070	0.8945
[0903]	0.8133	0.0354	0.4928	[1401]	0.8258	-0.0177	0.9513
[0904]	0.9613	0.0206	0.5679				

附录七 D 分析所得 D 值及其类均数和标准差

标本编号	D	标本编号	D
[0101]	820	[0902]	2.323
[0201]	2.378	[0903]	2.781
[0301]	2.022	[0904]	2.109
[0401]	3.432	[0905]	2.433
[0701]	3.051	[0906]	2.624
[0801]	2.515	[0907]	1.977
[1101]	2.768	[0908]	1.935
[1401]	1.917	[0909]	1.912
[1301]	2.586	[0910]	2.048
[1302]	2.102	[1001]	1.902
[1303]	2.069		
[1304]	2.331		
[1305]	1.949		
[1201]	2.131		
[1202]	2.176		
[1203]	2.373		
[1204]	2.250		
[1205]	2.294		
[1206]	2.061		
[1207]	2.160		
D平均值	2.346	D平均值	2.449
D标准差	0.379	D标准差	0.302

附录八 我们采用的两级前传神经网络的特性与学习优化算法

- 1) 对 McCulloch-Pitts 形式神经元的修改：
为方便最速下降法求极值，将两态函数

$$\theta(x) = \begin{cases} 1, & x \geq 0; \\ 0, & x < 0. \end{cases}$$

换为可微函数

$$g(x) = \frac{1}{1 + e^{-2\beta x}}$$

其中 β 为正常数。

- 2) Back-Propagation 算法中结合了模拟退火算法的最速下降法：
每次迭代过程的连接权重修正量为

$$\Delta w_{pq}(t) = -\eta \frac{\partial E(t)}{\partial w_{pq}} + A(r_{pq}) e^{-\frac{t}{\tau}}$$

其中 t 为迭代次数； E 为该网络分类偏差的平方和，为分类总误差的度量； η 是与算法收敛速度有关的常数； A 为一代表噪声强度的正常数； r_{pq} 为一在 $[-\frac{1}{2}, \frac{1}{2}]$ 上均匀分布的随机变量的抽样值； τ 为噪声强度衰减的时间常数，与算法优化能力及收敛速度均有关。结合了模拟退火算法以后，可能获得比简单的最速下降法更优的解。

- 3) 我们的神经网络模型与算法的 Pascal 程序实现：

注：请根据系统和编译器的不同情况选择参数值，以获得最佳算法收敛速度和浮点数据类型溢出之间的平衡。

```

program Neural_Network_for_Fern_Classification;
    j : 1 .. NUM_OF_HIDDEN;
    k : 1 .. NUM_OF_INPUT;
    n : 1 .. NUM_OF_SPECIMEN;
    Input_file, Target_file, Export_file : String;
    Time : real;
    PreciseEnough : Boolean;

    Input : InputType;
    Target : TargetType;
    Output : array [1 .. NUM_OF_SPECIMEN, 1 .. NUM_OF_OUTPUT]
        of real;
    Weight1 : array [1 .. NUM_OF_OUTPUT, 1 .. NUM_OF_HIDDEN]
        of real;
    Weight2 : array [1 .. NUM_OF_HIDDEN, 1 .. NUM_OF_INPUT]
        of real;
    Hidden : array [1 .. NUM_OF_SPECIMEN, 1 .. NUM_OF_HIDDEN]
        of real;
    hj : array [1 .. NUM_OF_SPECIMEN, 1 .. NUM_OF_HIDDEN] of real;
    hi : array [1 .. NUM_OF_SPECIMEN, 1 .. NUM_OF_OUTPUT] of real;
    dj : array [1 .. NUM_OF_SPECIMEN, 1 .. NUM_OF_HIDDEN] of real;
    di : array [1 .. NUM_OF_SPECIMEN, 1 .. NUM_OF_OUTPUT] of real;

const
    NUM_OF_INPUT = 4;
    NUM_OF_HIDDEN = 6;
    NUM_OF_OUTPUT = 3;
    NUM_OF_SPECIMEN = 42;
    NoiseAmplitude = 0.001;
    TimeOfRelaxation = 10.0;
    Eta = 2.0;
    Beta = 1.0;
    Precision = 0.001;

type
    InputType = array [1 .. NUM_OF_SPECIMEN, 1 .. NUM_OF_INPUT]
        of real;
    TargetType = array [1 .. NUM_OF_SPECIMEN, 1 .. NUM_OF_OUTPUT]
        of real;

var
    i : 1 .. NUM_OF_OUTPUT;
    
```

```

DeltaWeight1 : array [1 .. NUM_OF_OUTPUT, 1 .. NUM_OF_HIDDEN]
of real;
DeltaWeight2 : array [1 .. NUM_OF_HIDDEN, 1 .. NUM_OF_IMPUT]
of real;

InputFile : file of InputType;
TargetFile : file of TargetType;
ExportFile : Text;

function g(h : real) : real;
begin
  g := 1.0 / (1 + Exp(-2.0 * Beta * h))
end;

function dg(h : real) : real;
var
  temp : real;
begin
  temp := Exp(-2.0 * Beta * h);
  dg := 2.0 * Beta * temp / Sqr(1.0 + temp)
end;

procedure Initialize;
begin
  Write('Initializing... ');

  Assign(InputFile, Input_file);
  Reset(InputFile);
  Read(InputFile, Input);
  Close(InputFile);

  Assign(TargetFile, Target_file);
  Reset(TargetFile);
  Read(TargetFile, Target);
  Close(TargetFile);

  Time := 0.0;

  PreciseEnough := FALSE;

  Randomize;
  for i := 1 to NUM_OF_OUTPUT do
    for j := 1 to NUM_OF_HIDDEN do
      Weight1[i, j] := (Random - 0.5) * 2.0;
    for j := 1 to NUM_OF_HIDDEN do
      for k := 1 to NUM_OF_IMPUT do
        Weight2[j, k] := (Random - 0.5) * 2.0;

  WriteLn(' Done!')
end;

procedure Learn;
begin
  Write(' Learning... ');

  while not PreciseEnough do
    begin
      Time := Time + 1.0;

      for n := 1 to NUM_OF_SPECIMEN do
        for j := 1 to NUM_OF_HIDDEN do
          begin
            hj[n, j] := 0.0;
            for k := 1 to NUM_OF_IMPUT do
              hj[n, j] := hj[n, j] + Weight2[j, k] * Input[n, k];
            Hidden[n, j] := g(hj[n, j])
          end;
          for n := 1 to NUM_OF_SPECIMEN do
            for i := 1 to NUM_OF_OUTPUT do
              begin
                hi[n, i] := 0.0;
                for j := 1 to NUM_OF_HIDDEN do
                  hi[n, i] := hi[n, i] + Weight1[i, j] * Hidden[n, j];
                Output[n, i] := g(hi[n, i])
              end;

          for n := 1 to NUM_OF_SPECIMEN do
            for i := 1 to NUM_OF_OUTPUT do
              di[n, i] := dg(hi[n, i]) * (Target[n, i] - Output[n, i]);
            for i := 1 to NUM_OF_OUTPUT do
              for j := 1 to NUM_OF_HIDDEN do
                begin
                  DeltaWeight1[i, j] := 0.0;
                  for n := 1 to NUM_OF_SPECIMEN do
                    DeltaWeight1[i, j] := DeltaWeight1[i, j]
                      + Eta * di[n, i] * Hidden[n, j]
                      + NoiseAmplitude * (Random - 0.5)
                      * Exp(-1.0 * Time / TimeOfRelaxation);
                    Weight1[i, j] := Weight1[i, j] + DeltaWeight1[i, j]
                end;

          for n := 1 to NUM_OF_SPECIMEN do
            for j := 1 to NUM_OF_HIDDEN do
              begin

```

```

          dj[n, j] := 0.0;
          for i := 1 to NUM_OF_OUTPUT do
            dj[n, j] := dj[n, j] + dg(hj[n, j]) * Weight1[i, j] *
              di[n, i]
          end;
          for j := 1 to NUM_OF_HIDDEN do
            for k := 1 to NUM_OF_IMPUT do
              begin
                DeltaWeight2[j, k] := 0.0;
                for n := 1 to NUM_OF_SPECIMEN do
                  DeltaWeight2[j, k] := DeltaWeight2[j, k]
                    + Eta * dj[n, j] * Input[n, k]
                    + NoiseAmplitude * (Random - 0.5)
                    * Exp(-1.0 * Time / TimeOfRelaxation);
                Weight2[j, k] := Weight2[j, k] + DeltaWeight2[j, k]
              end;

          PreciseEnough := TRUE;
          for i := 1 to NUM_OF_OUTPUT do
            for j := 1 to NUM_OF_HIDDEN do
              PreciseEnough := PreciseEnough
                and (Abs(DeltaWeight1[i, j]) / Eta < Precision);
            if PreciseEnough then
              for j := 1 to NUM_OF_HIDDEN do
                for k := 1 to NUM_OF_IMPUT do
                  PreciseEnough := PreciseEnough
                    and (Abs(DeltaWeight2[j, k]) / Eta < Precision)
                end;

          WriteLn(' Done!');
        end;

      procedure Test;
      begin
        Write(' Testing... ');

        for n := 1 to NUM_OF_SPECIMEN do
          for j := 1 to NUM_OF_HIDDEN do
            begin
              hj[n, j] := 0.0;
              for k := 1 to NUM_OF_IMPUT do
                hj[n, j] := hj[n, j] + Weight2[j, k] * Input[n, k];
              Hidden[n, j] := g(hj[n, j])
            end;
            for n := 1 to NUM_OF_SPECIMEN do
              for i := 1 to NUM_OF_OUTPUT do
                begin
                  hi[n, i] := 0.0;
                  for j := 1 to NUM_OF_HIDDEN do
                    hi[n, i] := hi[n, i] + Weight1[i, j] * Hidden[n, j];
                  Output[n, i] := g(hi[n, i])
                end;

            WriteLn(' Done!')
          end;

        procedure Xport;
        begin
          Write(' Exporting... ');

          Assign(ExportFile, Export_file);
          Rewrite(ExportFile);
          for n := 1 to NUM_OF_SPECIMEN do
            begin
              for i := 1 to NUM_OF_OUTPUT do
                Write(ExportFile, Output[n, i] : 8 : 4);
              WriteLn(ExportFile)
            end;
          Close(ExportFile);

          WriteLn(' Done!')
        end;

      begin
        WriteLn(' Welcome to Neural_Network_for_Fern_Classification!');
        Write(' Please enter the directory and name of inputfile: ');
        ReadLn(Input_file);
        Write(' Please enter the directory and name of targetfile: ');
        ReadLn(Target_file);

        Initialize;

        Learn;

        Test;

        Write(' Please enter the directory and name of exportfile: ');
        ReadLn(Export_file);

        Xport;

        Write(' Press ENTER to terminate... ');
        ReadLn
      end.

```

