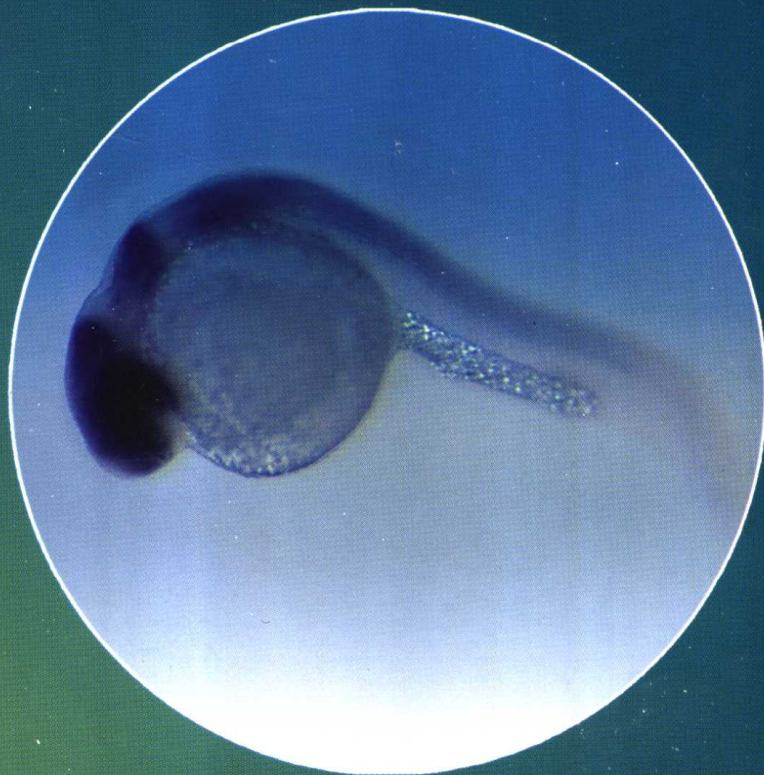


Developmental

# 发育生物学原理

## Principles of Developmental Biology

樊启昶 白书农 编著



高等教育出版社  
HIGHER EDUCATION PRESS

# 发育生物学原理

Principles of Developmental Biology

樊启昶 白书农 编著



高等教育出版社  
HIGHER EDUCATION PRESS

## 图书在版编目(CIP)数据

发育生物学原理/樊启昶,白书农编著.-北京:高等教育出版社,2002.11

ISBN 7-04-011090-3

I.发… II.①樊…②白… III.发育生物学  
IV.Q111

中国版本图书馆CIP数据核字(2002)第069080号

责任编辑 王莉 封面设计 王凌波 责任绘图 朱静  
版式设计 李杰 责任印制 陈伟光

发育生物学原理  
樊启昶 白书农 编著

出版发行 高等教育出版社  
社 址 北京市东城区沙滩后街55号  
邮政编码 100009  
传 真 010-64014048

购书热线 010-64054588  
免费咨询 800-810-0598  
网 址 <http://www.hep.edu.cn>  
<http://www.hep.com.cn>

经 销 新华书店北京发行所  
印 刷 北京民族印刷厂

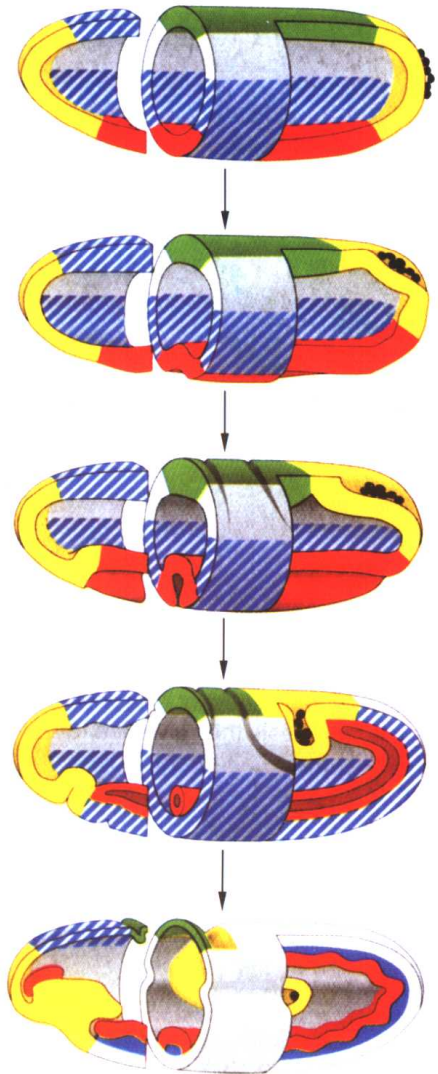
开 本 850×1168 1/16  
印 张 27.5  
字 数 700 000  
插 页 3

版 次 2002年11月第1版  
印 次 2002年11月第1次印刷  
定 价 39.50元

本书如有缺页、倒页、脱页等质量问题,请到所购图书销售部门联系调换。

**版权所有 侵权必究**





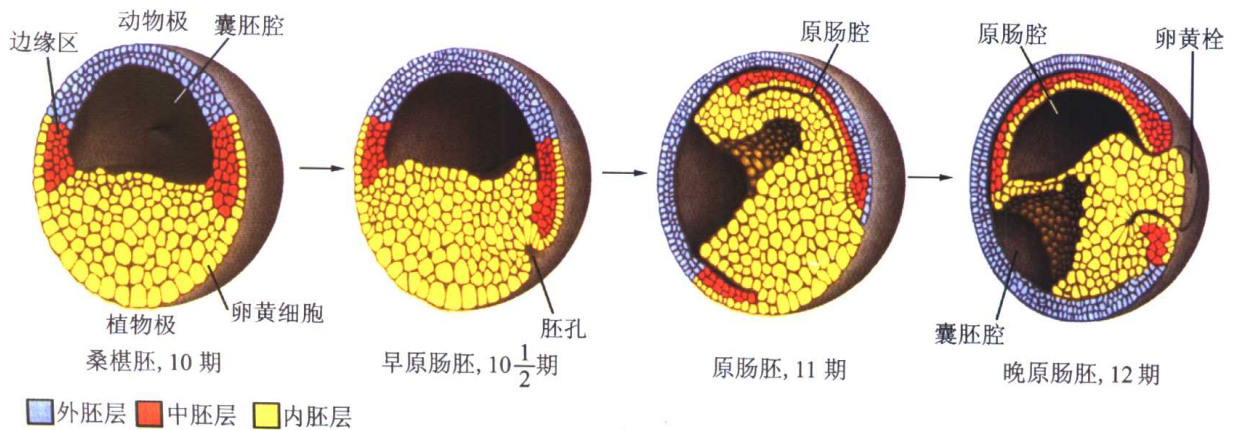
- |       |        |
|-------|--------|
| ■ 中胚层 | ■ 神经系统 |
| ■ 羊浆膜 | ■ 卵黄   |
| ■ 肠   | ■ 表皮   |
- 种系细胞

图1.1.12 果蝇胚胎的原肠化

果蝇胚胎的原肠化自中胚层(红色)在腹面内套叠开始。腹面中胚层先形成一条内陷的沟,然后卷成一条管子,脱离外胚层,在外胚层下迁移、铺展。神经系统来自外胚层中细胞(蓝色斜纹)的散在性内迁,随后它们定位在中胚层和腹面外胚层之间。前后两端细胞(黄色)向内凹陷构成前肠和后肠,它们将与中胚层起源的中肠相互通连成为消化道。(L.Wolpert)

图1.1.18 两栖类胚胎的原肠化

囊胚的动物极细胞层下是充满液体的囊胚腔。原肠化从胚孔形成开始,它定位于未来胚胎的背侧。未来中胚层和内胚层经过胚孔的背唇向动物半球方向内卷运动,而中胚层形成于内胚层和外胚层之间,形成三明治样结构。细胞的运动产生了一个新的腔——原肠腔,将来发育为肠道。腹面的内胚层也通过胚孔的腹唇向内运动,最终完全沿着原肠腔排列,原肠化结束时,囊胚腔显著缩小。(L.Wolpert)



Handwritten text: 原肠腔

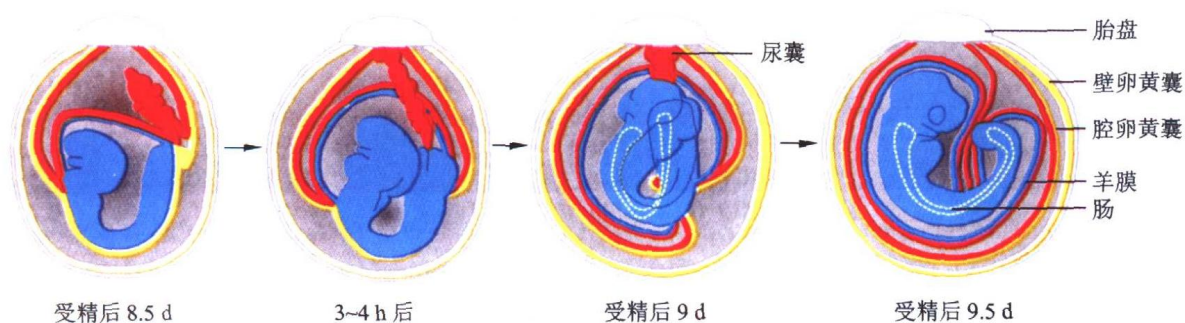


图1.1.24 小鼠胚外器官对胚胎的包被  
 在受精后8.5~9.5 d之间,小鼠胚胎经历了一个复杂的翻转过程,它被羊膜和羊膜液包裹保护起来,卵黄囊包围着羊膜,尿囊连接着胚胎和胎盘。(L.Wolpert)

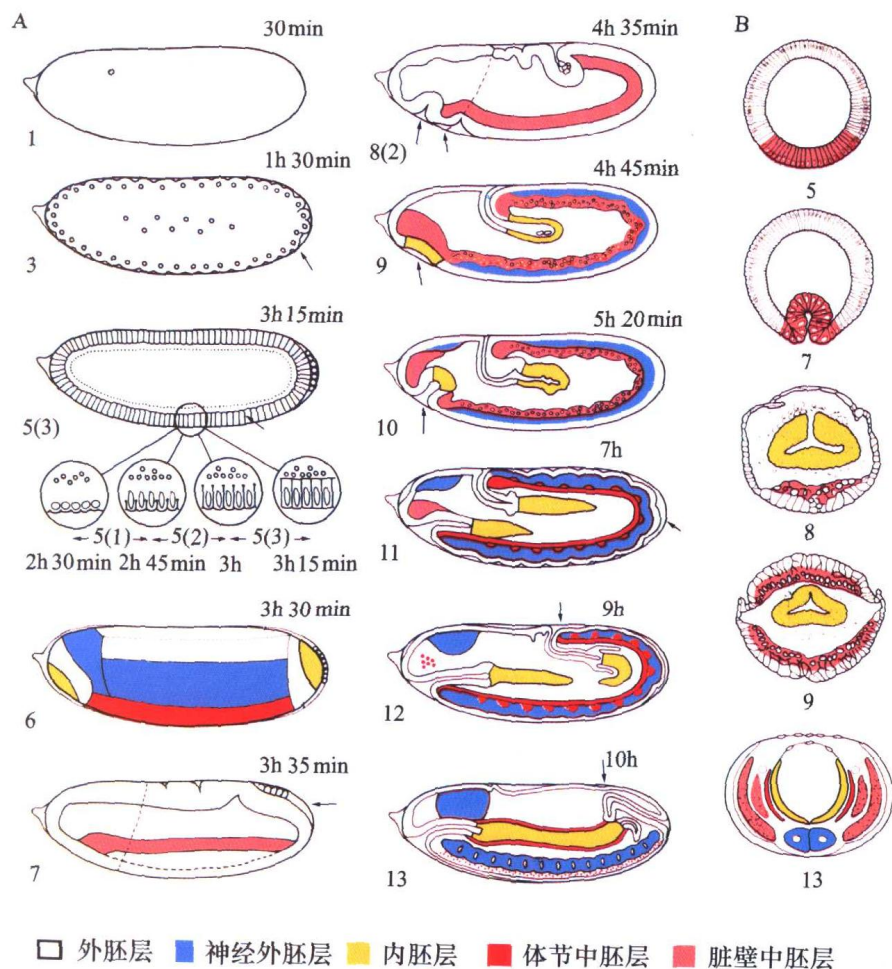


图3.3.2 果蝇胚胎早期发育  
 A. 1~13 期胚胎纵切面,体轴方向为左前右后、上背下腹。图中箭头指示从胚胎外观分辨不同发育阶段所依据的主要形态特征。B. 胚胎横切面。



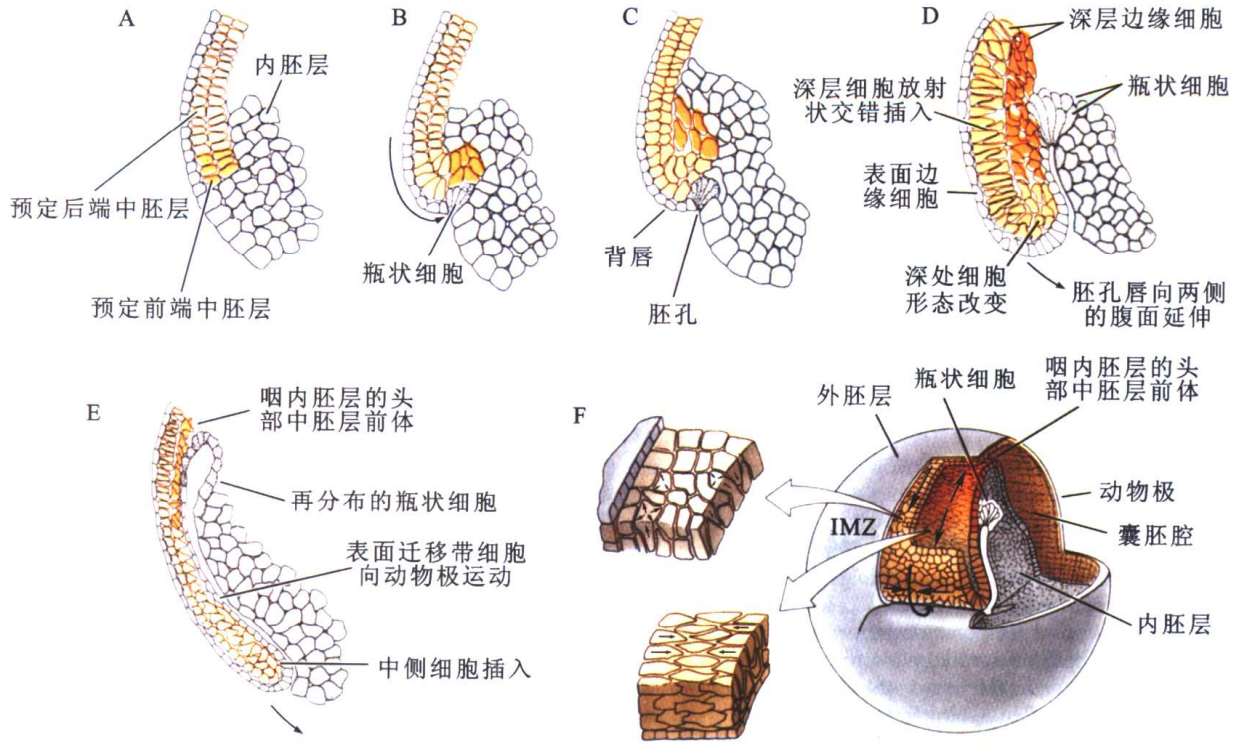


图3.3.10 爪蟾早期原肠发生中的细胞运动

A. 原肠发生前, 深层迁移带细胞由将来的前端中胚层细胞和后端中胚层细胞组成。B. 瓶状细胞的压迫推动将来的前端中胚层细胞向内侧迁移, 并带动迁移带细胞前进。C. 前端中胚层细胞引导中胚层进入囊胚腔。D. 中胚层向动物极运动, 以褶皱方式拉动表面细胞和瓶状细胞的持续迁移。E. 深层迁移带细胞变平, 内表面细胞形成原肠壁。F. 深层中胚层细胞放射状相互交错形成薄层扁平细胞层。在背唇的上方, 细胞相互交错产生推拉力, 使中胚层沿轴向继续伸长变窄。(S.F.Gilbert)

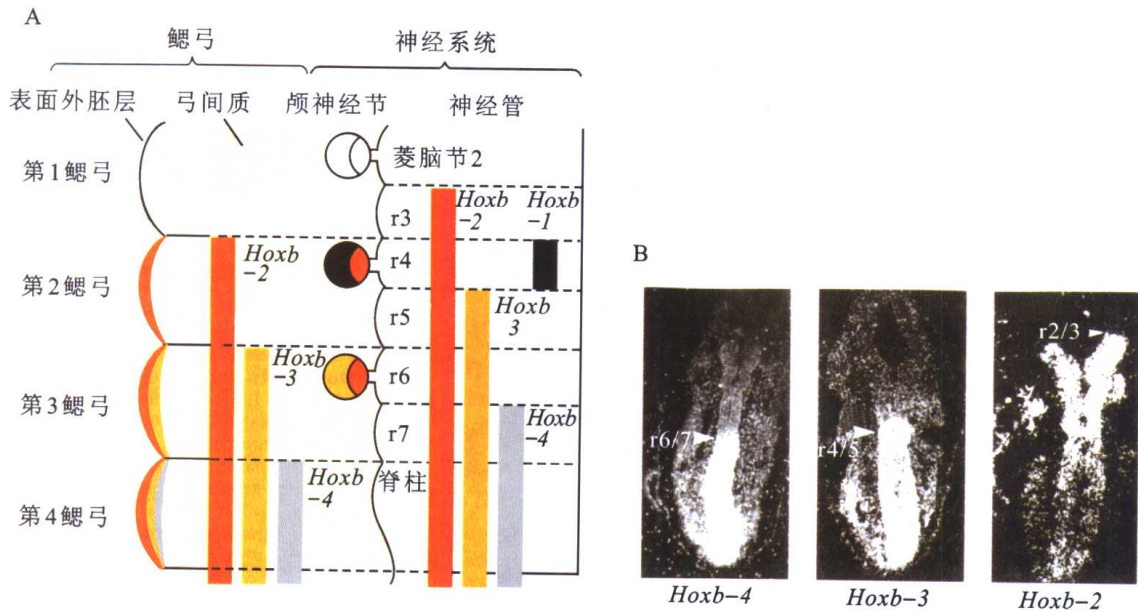
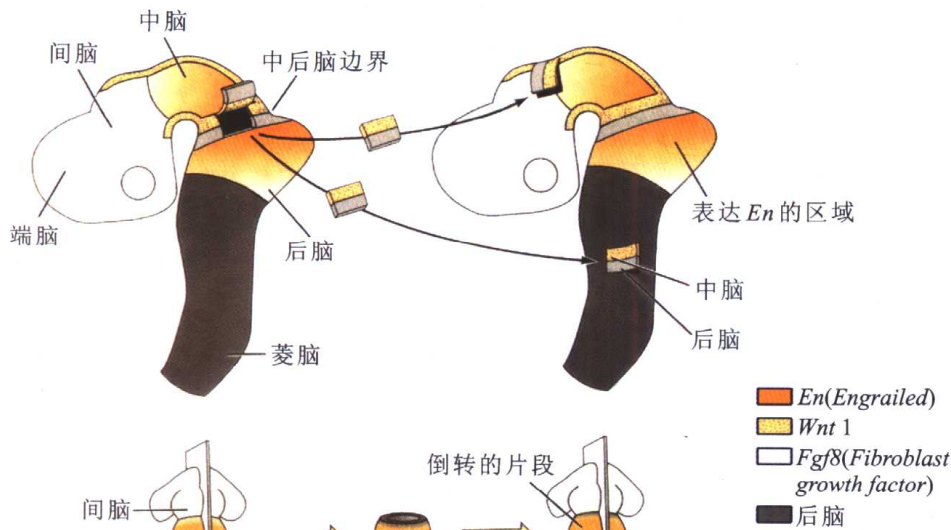


图4.2.10 *Hox-B* 基因的转录

A. 小鼠 *Hox-B* 基因的转录图案, *Hox-B* 基因的转录图案在神经管和中胚层中是错位的, 在神经管中 *Hox-B* 基因的表达边界位于菱脑节边界。B. 9.5 d小鼠胚胎后脑中 *Hox-B* 基因簇的转录图案, 图中箭头所指以及字符表示此基因在脊髓中表达终止的菱脑节数。(S.F.Gilbert)

A



B

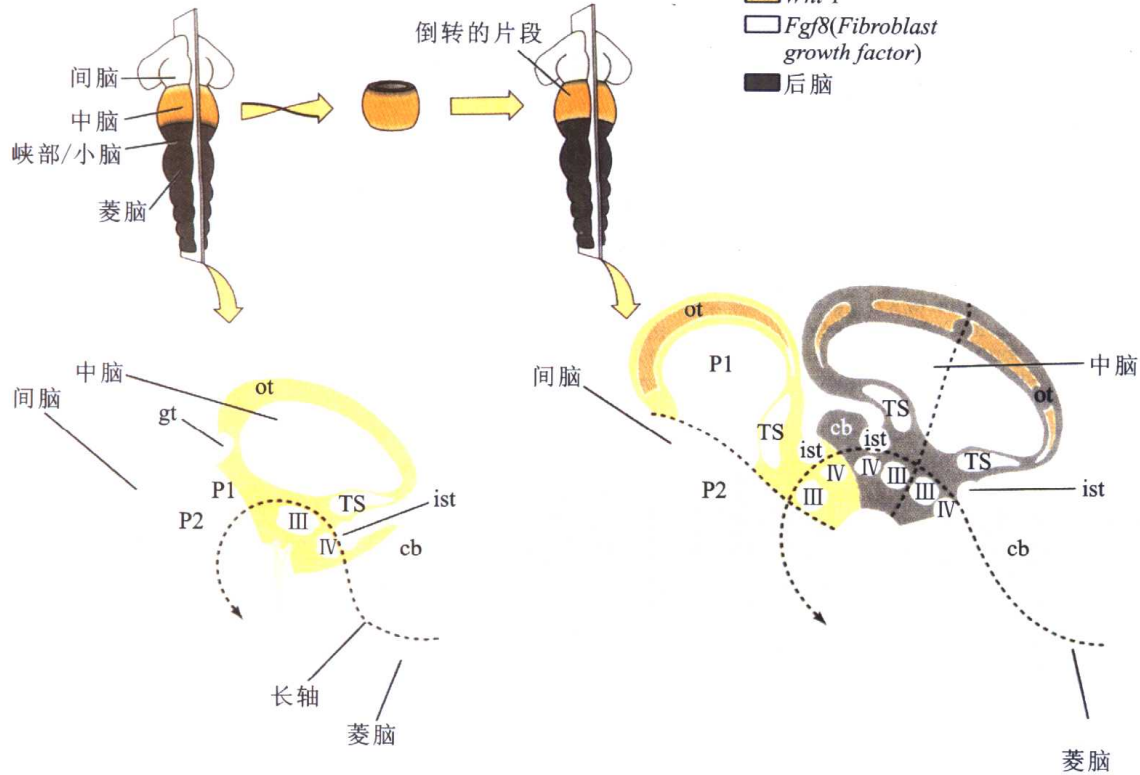


图5.1.3 中脑和后脑的连接部 (mes/met) 诱导中脑发育  
 A. 移植中脑-后脑结合带可以造成中脑、小脑的异位发生。B. 将中脑-后脑结合带旋转180°后原位植入，可造成中脑镜像对称重复结构发生。(S.F.Gilbert)

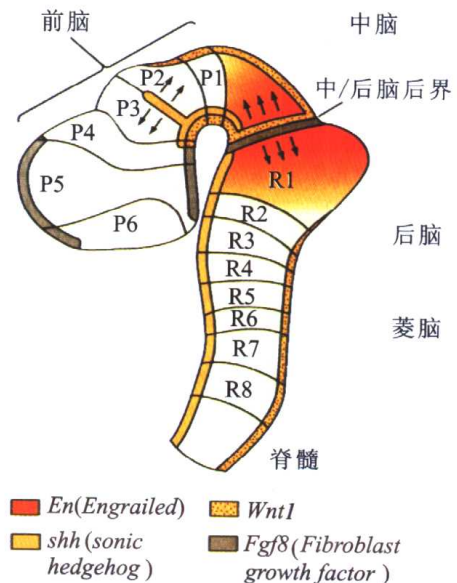


图5.1.4 脑发育分化过程中的基因诱导现象  
 中脑-后脑边界表达 *Fgf8* 和 *Wnt1* 基因，诱导两侧 *En* 基因的梯度表达。图中显示的P2/P3边界被认为是Sonic hedgehog蛋白的源头，它可能对前脑的发生有重要的作用。(S.F.Gilbert)



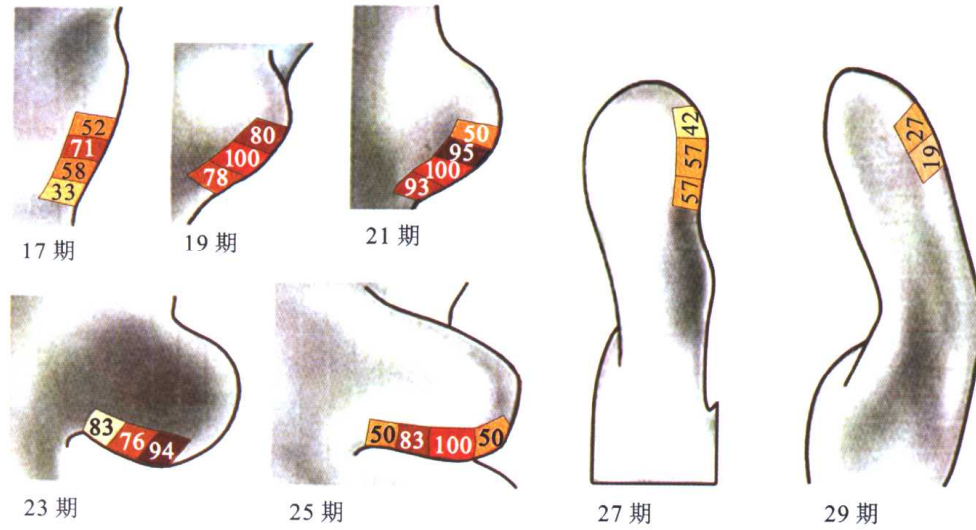


图5.4.13 肢体发育过程中的位置信号

图中以不同的色块表示 *sonic hedgehog* 基因的不同表达强度，而色块中的数字表示，如果将这些区域移植到早期肢芽前侧，造成额外肢体发生的百分数。（S.F.Gilbert）

A



B



图18.1.3 食性控制的发育

蛾春天孵化的幼虫以橡树花为食 (A)，发育出模拟花的表皮。夏天孵化的幼虫以橡树叶为食，发育出模拟橡树小枝的表皮 (B)。（S.F.Gilbert）



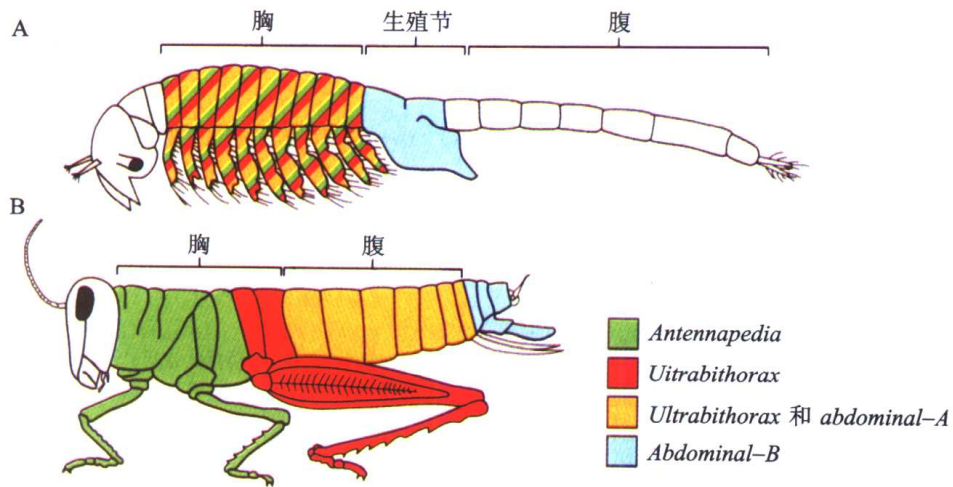


图21.3.3 两种节肢动物蝗虫和卤虫 (*Artemia*) 的 *Hox* 基因表达比较  
 在卤虫中 (A), 大多数胸部体节很相似, *Antennapedia*, *Uitrabithorax*, *abdominal-A* 等基因在整个胸部表达。在蝗虫中 (B), 这3个基因在前胸、后胸、腹部的体节中均表达。这种表达图案的不同反应了蝗虫和卤虫胸部发育体制的不同。*Abdominal-B* 基因在蝗虫和卤虫的生殖节都表达, 说明蝗虫和卤虫的生殖节有同源性。(L.Wolpert)

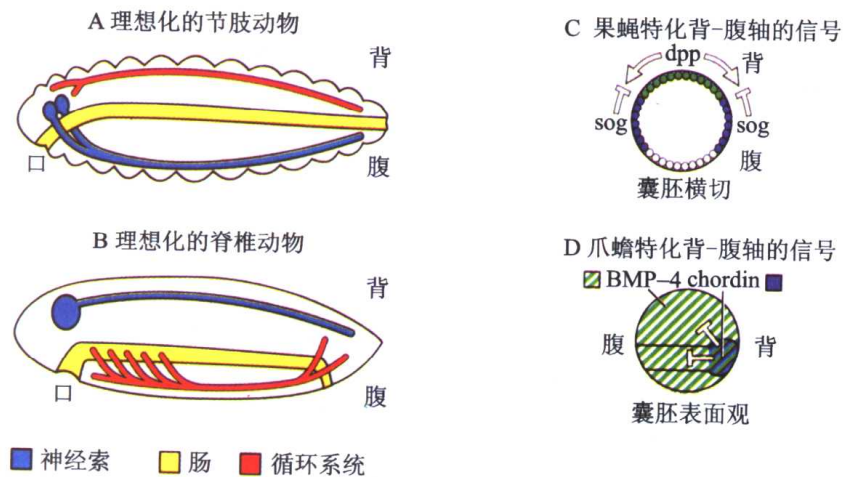


图21.3.13 脊椎动物和果蝇的背腹轴体制设定的比较  
 节肢动物 (A) 和脊椎动物 (B) 的背腹可由口的位置区分。节肢动物的神经管在腹面, 脊椎动物的神经管在背面。在果蝇 (C) 和爪蟾 (D) 中, 特化背-腹轴的信号是相似的, 但是表达的位置相反。脊椎动物的背部特化因子 *chordin* 蛋白与果蝇的腹部特化因子 *sog* 蛋白同源。脊椎动物的腹部特化因子 *BMP-4* 与果蝇的背部特化因子 *decapentaplegic* (*dpp*) 蛋白同源。(L.Wolpert)

# 序

发育生物学是当今生命科学进展最为迅速的分支学科之一,编著一本发育生物学的教科书是一件不容易的工作。发育生物学从胚胎学演进而来,还处于发展形成的过程之中,不同学者从各自的角度审视,尚未形成共同接受的学科结构体系;另一方面,发育生物学的问题几乎渗透到生命科学的所有分支学科,相关的资料浩如烟海,各自只触及有限的发育现象。将这些“片段化”的资料归纳为发育生物学的系统理论的时机尚待成熟。即便如此,为适应我国高校发育生物学教学发展需要,编著相应的教科书是十分必要的。为此,北京大学樊启昶在以往教学实践的基础上,用了数年的时间,悉心地研究了国外的几本主要的发育生物学专著,系统听取并分析了美国两所大学的发育生物学的教学全过程,和白书农一起编写了这本《发育生物学原理》。

《发育生物学原理》一书侧重于介绍和讨论发育现象的规律性,对一些发育的具体内容做了概括和归纳,如动物的发育、植物的发育、发育机制和原理的讨论、发育与进化等。在内容和概念上,这本书尽量反映发育生物学领域的最新成果,例如发育体制(body plan)的概念、细胞核在发育中的编程现象、发育的时间空间结构、形态发生原的工作原理、体轴的决定、细胞分化、干细胞与细胞系、体细胞克隆等。在编写中,作者独具匠心地把对发育机制和原理的讨论单列出来,提出一些富有启发性和值得研讨的问题,如发育的世代重叠现象、集约化是发育组织的重要手段、植物与动物发育程序特征的比较等。对发育生物学结构安排上的这一新尝试,表现了作者的教学理念是摒弃单纯的知识灌输,力图激发学生的联想与创造,并将这一理念表达在教材的编写之中。

《发育生物学原理》一书的另一个特色是,将复杂的生物发育现象放在生命科学发展和生物进化的大背景中来认识 and 讨论。20世纪以来,在细胞学、遗传学、分子生物学发展的推动下,胚胎学发生了向发育生物学的演进。书中从介绍传统胚胎学与发育生物学的区别入手,说明了发育生物学是胚胎学的继承和扩展。现今一切多细胞生物复杂的个体发育程序都是在漫长的生命进化过程中建立起来的。通过分析和比较,探察生物进化的遗迹和可能的途径是当今发育生物学重要内容之一。对此,本书给予了充分的重视,并结合现代发育生物学的研究成果,对相关的重要的生命科学基本理论问题,如重演律、种质学说、生物进化的潜能性等,从新的视角做了分析,提出了个人的见解。

作者在书中还表达了一个愿望,就是将发育的概念也尽可能地介绍给对生命现象感兴趣的人们,特别是那些从事信息论、系统论和计算机领域的研究者们,希望这本书对他们具有参阅和评论的价值,以期推动不同学科间的交叉与融合。为此,作者尝试从系统论的角度对发育,特别是发育的程序特征和发育程序的稳定性方面展开了讨论。

任何一本教科书都会有它不足和缺憾之处,但是从鼓励科学的百花齐放和探索创新的角



度,我希望《发育生物学原理》一书的出版能为这一领域的教学和学科的发展做出贡献,并不断完善。应该说,《发育生物学原理》一书所体现的探索、开拓、进取精神说明了作者对继承和发扬北京大学科学、求实、民主传统的追求,是北京大学历代教师重视教书、育人优良传统的延续。愿这一精神更加发扬光大,为我国的教育事业的不断发展,并走向世界做出我们应有的贡献。

朱作言于北京大学

2002年8月15日

# 前 言

## 发育生物学的建立和现状

发育生物学是当今生命科学的一个重要分支学科,它是胚胎学的继承和发扬。伴随着生命科学的发展,从胚胎学的酝酿到建立,再到发育生物学的出现经过了一个漫长的历史过程。

历史记载,古希腊 Hippocrates(B. C. 460—B. C. 377)、Aristotle(B. C. 384—B. C. 322)观察了鸡、蜜蜂、乌贼的发育,提出了胚胎发育的概念。

胚胎学形成于 18—19 世纪,其创始人以及他们的代表著作和主要的学术贡献是:Wolff(1733—1794)的《发生学》、《肠的形成》出版,开始了对动物胚胎发生的系统研究;E. V. Baer(1772—1876)提出了胚层的概念,并指出动物发育的共性;Muller(1863), Haeckel(1866)提出生物重演律,引入了从发育现象对生物进化的思考;Whitman(1878)对扁蛭卵裂过程进行了观察,建立了发育中的细胞谱系概念,将发育过程与细胞学研究更紧密地联系在一起;Beneden(1883)发现马蛔虫减数分裂,奠定了认识生物有性生殖过程的遗传学基础;Roux(1888)用杀伤细胞的方法研究蛙胚胎细胞的命运,开创了实验胚胎学的研究;Weismann(1892)《种质论》发表,确立了遗传基因组在发育中的重要地位,并提出种质延续的思想,等等。与此同时,在对植物发育现象的研究中相应地建立了植物胚胎学。

20 世纪以后,在细胞学、遗传学、分子生物学发展的推动下,胚胎学开始向发育生物学转化,主要来自于以下的成就和进展:E. B. Wilson(1856—1939)以果蝇为材料,将染色体行为与发育联系起来,并开始了性别决定的研究;T. H. Morgan(1866—1945)对果蝇遗传学作出了重要的贡献,奠定了果蝇发育研究的遗传学和分子生物学基础;F. Lillie(1930)开展了对海洋生物受精与生殖内分泌的研究,将对发育现象的研究进一步推到了分子生物学的水平;K. Sander(1958)发现发育形态构建中形态发生原的浓度梯度现象,将早期发育中体轴建立的认识大大提高了一步;M. Scott 等人(1981)发现了果蝇同源异型框基因(homeobox gene),引导发育体制概念形成(图 0.1)。目前,在发育生物学的总题目之下,又出现了更细的研究分支,如动物发育生物学、植物发育生物学、神经发育生物学、进化发育生物学,并出版了不同代表物种(如果蝇、线虫、斑马鱼、拟南芥)发育研究的专著。

总之,胚胎学是早期研究多细胞生物发育现象建立的生命科学的一个分支学科,发育生物学是胚胎学的继承与发展。胚胎学与发育生物学的主要区别在于:① 胚胎学基本是对发育过程形态演变的追踪,如动物胚胎学建立了三胚层的概念,以及囊胚、原肠胚、神经胚、器官发生的基本发育模式,而发育生物学则侧重探察发育的分子生物学过程和机制,确立了发育体制的概念;② 胚胎学基本将发育过程限定在从受精卵到幼体建立的阶段,而发育生物学将发育扩展为从生殖细胞(或者植物单倍世代的孢子)的形成到个体衰老死亡的全过程;③ 胚胎学对各种物种发育现象的研究突出的是形态比较,缺乏相互间的内在联系,而发育生物学明确地将各种



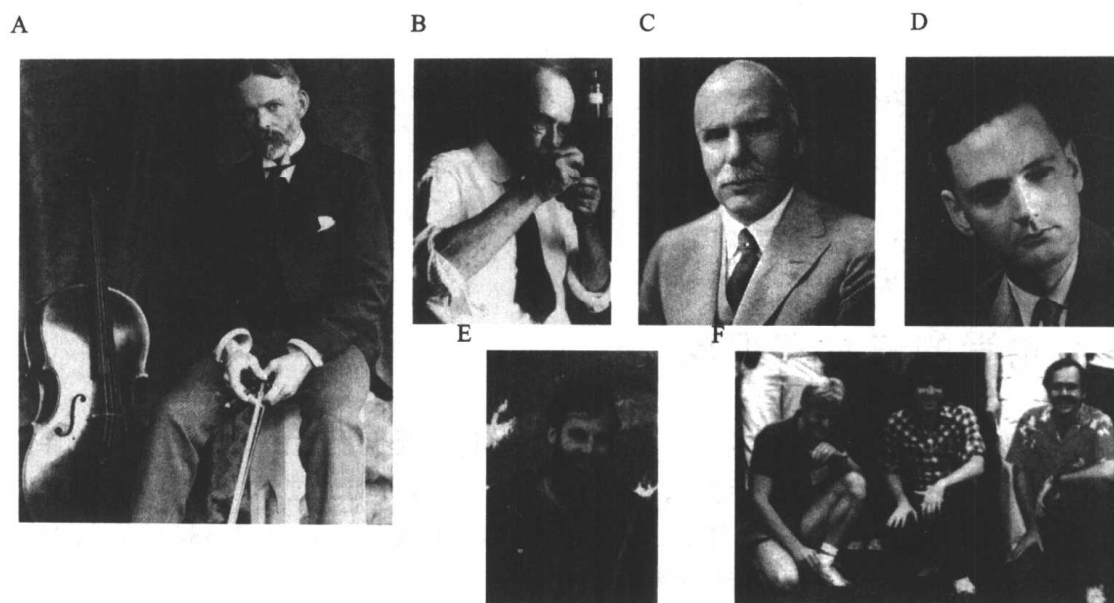


图 0.1 历史上有重要贡献的胚胎学家和发育生物学家

A. E. B. Wilson. B. T. H. Morgan. C. F. Lillie. D. K. Sander. E. M. Scott. F (从左至右). E. Hafen, M. Lerine, B. McGinnis.

多细胞生物的个体发育放在了生物进化总背景下来进行考察。

当你提到“多细胞生物的发育”，或者开始这一领域的学习的时候，你所面临的是一个十分复杂和综合的生命现象。应该说，发育生物学涵盖了细胞学、基因学、分子生物学等广泛生命科学的内容，它同时密切地联系着生物与环境，以及生物进化等重要的生命科学课题。对于生物的发育现象，可以从许多不同的角度，采取不同的方法进行研究。目前，许多发育生物研究实验室正在全力以赴地调用一切新的生命科学技术手段，对不同的代表物种（如线虫、果蝇、爪蟾、斑马鱼、鼠、拟南芥），特别是对它们的发育过程中基因的作用和发育的表达调控方面，进行全面深入地探察和研究。不同物种基因组测序工作的相继完成，为发育研究提供了很大的便利，也提出了许多新的课题，各物种发育过程的细节图案正在展开。

目前，国内外出版的发育生物学教科书主要有：《Developmental Biology, 6th ed》(S. F. Gilbert, 2000)；《Principles of Development, 2nd ed》(L. Wolpert *et al*, 2002)；《发育生物学》(W. A. Muller, 黄秀英等译, 1998)；《发育生物学》(张红卫主编, 2001)；《Molecular Plant Development》(W. H. Jeske, *et al* 1998)。此外，《Cell Embryos and Evolution》(J. Gerhart & M. Kirschner, 1997)是一本重点讨论发育与进化的专著。

应该说，目前发育生物学作为生命科学的一个重要分支学科正处在迅速发展的阶段，它的特点是：① 广泛吸收和容纳各方面的生物学知识，推动自身也同时促进其他生物学分支学科的发展；② 当今生命科学研究的许多热点和生长点来自于发育生物学或者与其有着密切的关系；③ 发育生物学强烈地表现出对生命现象进行完整、动态、历史地研究的特点，提出了许多极富启发性的课题；④ 作为一个生命科学的分支学科，与其他分支学科比较，应该说目前它自身还很不完善，还没有形成一个为人普遍接受的学科框架。

## 对本书编写的一点说明

如上面提到的,目前发育生物学还处在迅速发展的阶段,它自身的系统性还很不完备,还没有形成一个公认的学科框架结构和理论体系,这一点从下面这一事实中可以很容易地察觉到,即不同作者所著的《发育生物学》的结构很不一样,就是同一部著作的前后不同版本,其结构变动也很大。难怪有人说,目前发育生物学很难看作是一个独立的生命科学分支学科,因为几乎所有的生物学问题都与发育现象联系在一起。这一方面说明了发育现象的高度涵盖性,也间接反映了目前对发育现象的理论研究还很薄弱。本书在写作时参考了 S. F. Gilbert 所著的《Developmental Biology》一书中的部分材料,但是更赞同 L. Wolpert 等人编著的《Principles of Development》一书在前言中所表述的思想,即不强调对现今发育生物学进展的全面顾及,而是侧重于介绍和讨论发育过程的规律性,对一些具体的发育内容做了适当的压缩和筛选,例如对器官的发生只是给出一些例证(实际上如果仅此一项全面展开的话,也将是一部长篇巨著)。本书关于发育与进化方面的讨论吸收了 J. Gerhart 和 M. Kirschner(美)1997年编写的《Cell Embryos and Evolution》一书中的内容。此外,在本书的编写过程中,本人听了加州大学圣克鲁斯分校(UCSC) Andrew Chisholm 教授为大学本科讲授课的“发育生物学”课程,得到不少的教益。在此,一并表示作者对他们的衷心感谢。

本书采用如下的编排结构:第一部分,动物的发育;第二部分,植物的发育;第三部分,发育机制和原理的讨论;第四部分,发育与进化。其中,第一、三、四部分由北京大学樊启昶编写,第二部分由北京大学白书农编写,仲寒冰完成版图的前期编制工作,全书的通审工作由樊启昶完成。

如上的编写包含了对发育生物学教材结构建设上的新尝试。作者面临的困难有三:第一,虽然目前出版的发育生物学教科书或者专著在介绍多细胞生物发育现象的同时或多或少地对发育过程表现出的规律性,即发育机制有所讨论。但是,它们基本上是穿插在不同的具体发育内容之中,并且各自的提法、侧重也不尽相同,明显地缺乏系统性和全局性,这大概也正是至今发育生物学作为一个独立的生物学科还没有形成一个令人满意的框架结构的主要原因。本书尝试在这方面给出一种新的分析和认识方法,这等于给自己提出了一项十分困难的任务,也可以说是一种挑战。第二,目前发育生物学正处在迅速发展的时期,已有的发育生物学内容浩如烟海,而新的研究成果更是以惊人的速度增加着,这无疑给材料的获得、取舍和分析带来了极大的困难,而作者知识和能力的限制也就自然成为着手这一工作的巨大障碍。第三,有人说生命科学是一种相互连环的学科,它不像数学那样是建立在逻辑推理的基础上,可以从公理和定义出发,一步步推演、证明出各种定理,并以此建立起一套完整、系统的理论框架。在生命科学中,几乎任何一方面的学习都要以其他方面的内容作为其知识背景,而这一特点在发育生物学中显得更为突出。例如,本书没有将对发育机制和原理的讨论放在最前面,这是因为对发育机制的讨论必然要涉及许多具体的发育内容,如果将这一部分放在前面必然会给学习带来不少的困难。但是,这种安排也同样有它的缺憾,即在无学习发育机制的情况下,首先讨论各种模式物种的发育,这种学习又必然缺乏发育原理的指导,也同样会给对各物种发育知识的理解和掌握带来困难。显然,就像逻辑上的怪圈和悖论一样,这种前后内容互为依存前提的学科特点为其框架的建立带来了不少的尴尬。因此,虽然本书的编写出发于教学



的目的,但是它与一般的教科书又有所不同。

这里还有一点要特别说明,目前流行着这样一种看法,似乎发育生物学的出现已完全取代了传统的胚胎学。对此作者倒有不同的认识,即认为发育生物学是胚胎学的继承和发展,但是它不可能完全取代胚胎学。相反,要学好发育生物学,应姑把胚胎学作为必学的先行基础课。不难设想,对动物或者植物的形态发生,以至于对它们各器官系统的组织结构都没有基本的了解,就能够很好地学习和掌握发育生物学的知识,而发育生物学也不可能用过多的篇幅去详细地介绍多细胞生物,包括它们各种器官系统的形态发生过程。其实,这就好像不能用生理学代替解剖学、用分子生物学代替生物化学、用细胞学代替组织学一样。此外,对发育生物学的学习还要求学生有较好的动物学、植物学、解剖学、细胞学、生理学、生物化学、遗传学、分子生物学等课程的基础,并有一定的系统论和混沌学方面的知识。由此,本书是作为生物系高年级本科生或者研究生的教科书,还是教学参考书,应该视学生的基础和课程设置的目的是而定,教师也可以根据讲授的需要对其顺序进行调整(如将发育的机制和原理的部分,或者某些章节放在前面讲授)。

作为教学用书,宗旨在于使学习者能够对多细胞生物的发育过程有一个比较全面的了解,并突出对发育基本原理的介绍。因此,作者不准备(实际上也不可能)将本书编写成为一个对现今多细胞生物发育过程细节知识介绍的综合性专著,而是试图从总体上认识和分析多细胞生物的发育现象,即透过纷繁复杂的多细胞生物发育过程,探讨它们表达出来的共同机制或者基本原理,以及发掘由此投射出来的生命复杂系统运动的基本规律和它与生物进化现象的联系。作者认为这对于本课程的学习是重要的,对于当前接受高等院校系统的生命科学知识的学习和将要从事这一领域的基础理论研究和教学工作的学生来说也是必要的。

为了说明这一点,举一个例子:假设你拿到一本名为《魔幻的眼睛》(Magic Eye)的书(Andrews and McMeel, 1995),翻开看到的是一幅幅类似于二方或四方连续图案的画页。但是,当你按照作者给出的方法对这些画面进行观看时,会立刻发现在这些画面中出现了一些原来根本看不到的立体图形。这是一本利用计算机技术绘制的特殊画册,它的关键是当你将你的双目视觉焦距锁定在近距离对画面(或者远距离对其他物体)观看的状态,然后逐渐拉远画面与你的距离(或者将画面近距离切入),画面上的图案信息将会在你锁定的聚焦状态下给出一个立体的图像(图 0.2)。在惊奇之中你一定会再重新仔细查看画面的细节,这时你将发现,看似一样的各个图案单元在一些细微的地方实际上是不一样的。但是,这些信息只有在你双眼锁定在特定焦距状态并给画面一种全局的观察时,才能使你获得立体图案的视觉效果,看到原来看不到的图形(证明这一点很容易,只要你在看到立体图形以后闭上一只眼睛,立体图形便立即消失,因此严格地说这本书的名字应该叫《Magic Eyes》,而不是《Magic Eye》)。这一例子给我们一个启示:复杂过程的细节是重要的,许多重要的信息包含在这些细节中。但是,如果我们完全陷在细节的观察和描绘之中,往往不可能很好地了解和把握这个复杂过程所包含的规律性,只有站在适当的角度,才可能对研究的对象有更加本质的了解,看到一些原本看不到的东西。本书的编写正是对多细胞生物发育现象的认识进行一种类似的尝试。

在本书写作时,作者还有一个愿望,就是希望将发育这一重要的生物学现象也尽可能地介绍给对生命现象感兴趣的人们,例如从事信息论、系统论研究和计算机行业的人士,希望这本书对他们具有探讨、评论的价值,并且由此能够起到与不同学科相互交叉和促进的作用。如果能做到这一点,作者将感到十分欣慰。

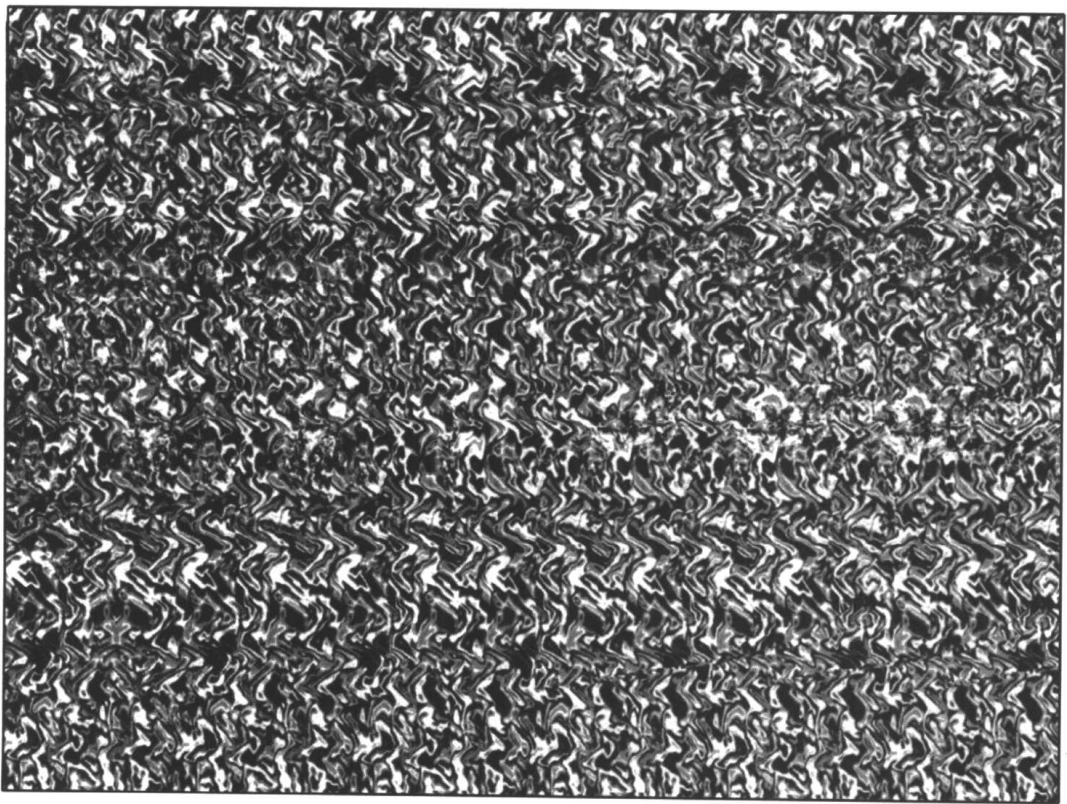
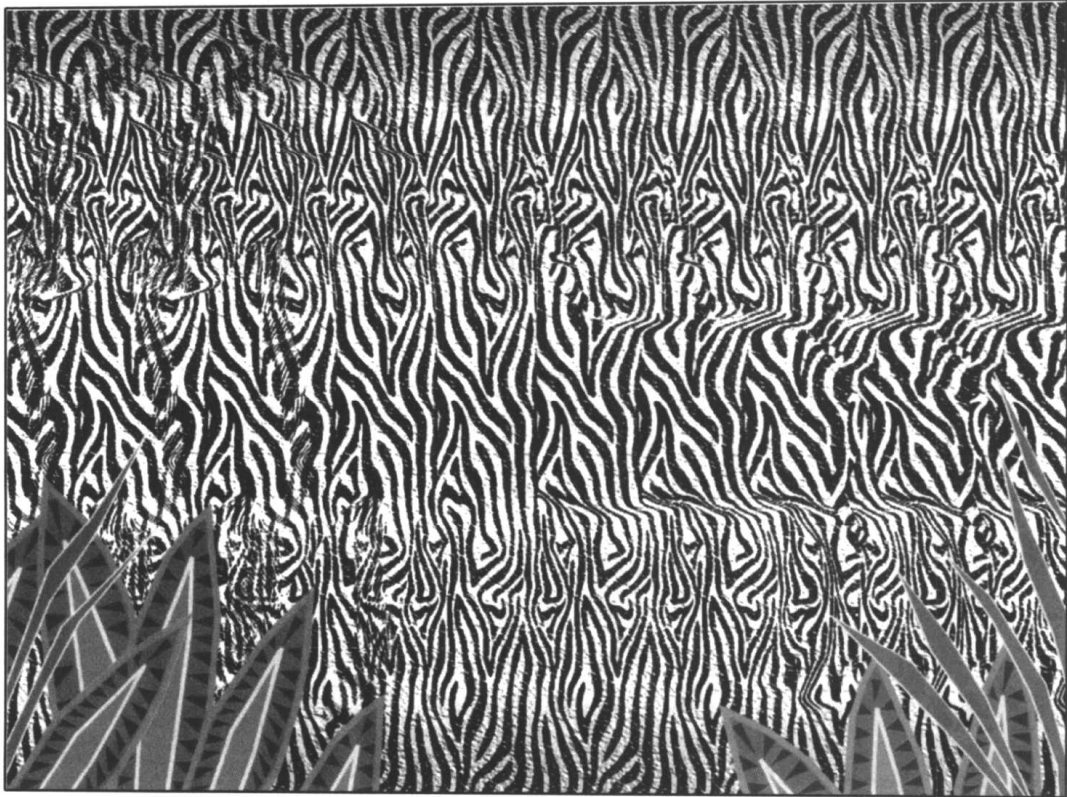


图 0.2 三维视图:斑马与帆船

从上面的说明中可以看出,本书的编写包含着作者对一些问题的学习与思考,其中含混、错误或者粗糙、谬误一定是存在的,恳切希望专家、同行和广大读者予以指正。有一些近年出现的新的发育生物学的概念(如 body plan)和名词,有待专家商讨以给出规范和统一。

作者在此要特别感谢杜淼、曾弥白、张红卫先生,他们在本书的编写过程中,仔细地审读了原稿,提出了许多修改建议。此外,高等教育出版社编辑孙素青、王莉先生为本书的出版做了大量的工作,本书的完成还得到了光彩基金会的部分资助和北京大学生命科学学院的大力支持,在此一并表示衷心的感谢。最后,作者想借此机会表达对已故导师陈阅增先生的深切怀念。

樊启昶  
2002年6月