

## 雅砻江长丝裂腹鱼胚胎形态发育及仔鱼生长研究

刘小帅, 王红梅, 甘维熊, 曾如奎, 曾焱, 邓龙君\* (雅砻江流域水电开发有限公司, 四川成都 610015)

**摘要** [目的]研究雅砻江长丝裂腹鱼胚胎形态发育及仔鱼生长。[方法]通过人工干法授精获得长丝裂腹鱼受精卵,在水温(15.9±0.6)℃下进行孵化,对其胚胎和仔鱼的发育过程进行了研究。[结果]长丝裂腹鱼成熟卵卵径为(2.89±0.30)mm,吸水充分膨胀后卵径为(4.17±0.09)mm。在水温(10.8±0.8)和(15.9±0.6)℃下胚胎均能孵化,(19.5±0.6)℃条件下胚胎发育至原肠中期即全部死亡。胚胎发育有效积温为1 275.46℃·h,生物学零度为6.27℃。在水温(15.9±0.6)℃的条件下,胚胎受精后3 h 35 min 胚盘隆起,14 h 45 min 和34 h 50 min 进入囊胚期和原肠胚期,51 h 35 min 胚孔封闭,132 h 25 min 开始出膜,217 h 全部出膜。初孵仔鱼全长为(10.22±0.25)mm。全长(TL)与体重(BW)的关系式为:BW=1.209 3E-4(TL-10.54)<sup>2.512 8</sup>(R<sup>2</sup>=0.975 7);体长(TL)和体重(BW)与日龄(D)的最佳关系式分别为:TL=0.380 5D<sup>3</sup>-0.002 6D<sup>2</sup>+2.868 7E-5D+10.741 8(R<sup>2</sup>=0.984 0),BW=1.010 82E-7(D+9.568 3)<sup>3.451 8</sup>(R<sup>2</sup>=0.983 4)。[结论]研究结果可为了解长丝裂腹鱼早期生活史、繁殖生物学等积累资料。

**关键词** 长丝裂腹鱼;胚胎;仔鱼;发育;生长

中图分类号 S917.4 文献标识码 A 文章编号 0517-6611(2017)31-0118-04

Study on Embryonic Morphological Development and the Larvae Growth of *Schizothorax dolichonema* in Yalong River

LIU Xiao-shuai, WANG Hong-mei, GAN Wei-xiong, DENG Long-jun\* et al (Yalong River Hydropower Development Company Limited, Chengdu, Sichuan 610051)

**Abstract** [Objective] To study the embryonic morphological development and larvae growth of *Schizothorax dolichonema*. [Method] The fertilized eggs of *S. dolichonema* were obtained by using dry fertilization technique and hatched at water temperature of (15.9±0.6)℃, and their embryonic and larval development were studied. [Result] The diameter of mature eggs of *S. dolichonema* was (2.89±0.30) mm and it was (4.17±0.09) mm after fully sopping up water. Embryos were successfully hatched at the water temperature of (10.8±0.8)℃ and (15.9±0.6)℃ respectively, but all embryos hatched at (19.5±0.6)℃ died at the stage of mid archenteron. Effective accumulated temperature of *S. dolichonema* was 1 275.46 h·℃, and its developmental biology zero was 6.27℃. At the water temperature of (15.9±0.6)℃, the blastodisc was formed 3 h and 35 min later, and then eggs entered blastocyst stage at 14 h and 45 min, and eggs entered gastrulation stage after 34 h and 50 min and blastopore closure stage after 51 h and 35 min. The first larvae hatched 132 h and 25 min after fertilization, and the last one hatched after 217 h. The total length of newly hatched larvae was (10.22±0.25) mm. The regression equation between total length (TL), body weight (BW) and daily age (D) were BW=1.209 3E-4(TL-10.54)<sup>2.512 8</sup>(R<sup>2</sup>=0.975 7), TL=0.380 5D<sup>3</sup>-0.002 6D<sup>2</sup>+2.868 7E-5D+10.741 8(R<sup>2</sup>=0.984 0), BW=1.010 82E-7(D+9.568 3)<sup>3.451 8</sup>(R<sup>2</sup>=0.983 4), respectively. [Conclusion] The research results can accumulate materials for studying the early life history and reproductive biology.

**Key words** *Schizothorax dolichonema*; Embryo; Larvae; Development; Growth

长丝裂腹鱼(*Schizothorax dolichonema*)隶属裂腹鱼亚科(Schizothoracinae)裂腹鱼属(*Schizothorax*)的种类,是高原流水底栖冷水性鱼类,主要以着生的硅藻和底栖动物等为食,分布于澜沧江、金沙江和雅砻江。长丝裂腹鱼肉质细嫩,富含多种不饱和脂肪酸,最大个体质量达3~4 kg,深受消费者青睐,市场前景巨大,具有重要的经济价值<sup>[1]</sup>。近些年,由于长江上游水利水电工程的建设、河道挖沙、淘金等造成的栖息地破坏以及过度捕捞的影响,长丝裂腹鱼的野生资源量明显衰退。因而,应尽快开展长丝裂腹鱼生活史研究,丰富其生物学基础资料。鱼类早期的成活率直接关系到种群资源量,与渔业资源开发利用尺度及鱼类资源保护政策的制定息息相关,同时也是鱼类自然资源繁殖保护和养殖业苗种培育的基础<sup>[2]</sup>。对长丝裂腹鱼的研究仅见关于其人工繁殖<sup>[3]</sup>及游泳能力<sup>[4]</sup>的报道,但对其胚胎及其仔鱼的早期发育及生长则鲜见报道,目前对裂腹鱼属鱼类的研究主要集中在少数种类,如齐口裂腹鱼(*Schizothorax prenanti*)、短须裂腹鱼(*Schizothorax wangchiachii*)等<sup>[5-6]</sup>。笔者研究雅砻江长丝裂腹鱼在不同温度下的胚胎形态发育及仔鱼生长,旨在为了解其早期生活史、繁殖生物学等积累资料,同时为探索鱼类早

期死亡原因、保护鱼类资源和室内工厂化苗种培育提供理论依据。

## 1 材料与方法

**1.1 材料来源及受精卵孵化管理** 2016年3月8日,在锦屏官地鱼类增殖放流站采用人工干法授精(一雌一雄)获得长丝裂腹鱼受精卵,用同一规格(70 cm×50 cm×40 cm)的木质孵化框盛装,置于A、B、C 3组孵化桶内。其中,A组为抽取的雅砻江江水(约9~12℃),只过滤不做控温处理;B组和C组分别利用恒温循环水系统对江水进行过滤,并分别加热至预设水温16和20℃,各组水温以实际测量值为准。各组利用在静水中气泵充氧方式进行孵化,每12 h换水1次并记录水温,换水1/2并及时挑出死卵和杂质,以免污染水质和鱼卵。待仔鱼孵出开始摄食后,先投喂虫虫作为其开口饵料,待其摄食能力和消化能力增强后投喂人工配合饲料,每天定时投喂2次。

**1.2 胚胎和仔鱼观察及生长指标测量** 在Leica MZ16A立体显微镜下对长丝裂腹鱼受精卵及仔鱼的发育过程进行观察,每次随机取样30粒,记录各发育期的主要形态特征和出现时间并拍照,胚胎时期划分均以50%以上样本到达该时期的时间来确定。

仔鱼鳍褶消失前,每天定时取样,观察测量后用95%乙醇固定;鳍褶消失后,每隔5 d观测1次,每次均取样15尾。

**作者简介** 刘小帅(1990—),男,山西原平人,助理工程师,硕士,从事鱼类种质资源利用与保护研究。\*通讯作者,高级工程师,硕士,从事雅砻江保护及特有鱼类人工驯养及繁殖研究。

**收稿日期** 2017-08-28

卵径及仔鱼的全长、体重等生长指标,使用 Leica DC500 照相系统自带软件及分析天平(精度 0.000 1 g)进行测量。

**1.3 数据及图像处理** 以 50% 的受精卵孵化出仔鱼所需时间(单位为 h)作为判断仔稚鱼出膜的标准,计算受精卵胚胎发育生物学零度( $C$ )和有效积温  $K$ (单位为  $^{\circ}\text{C} \cdot \text{h}$ ),计算公式参照孙濡泳等<sup>[7]</sup>:

$$K = N(T - C) \quad (1)$$

$$C = \frac{\sum V^2 \sum T - \sum V \sum VT}{n \sum V^2 - (\sum V)^2} \quad (2)$$

$$K = \frac{n \sum VT - \sum V \sum T}{n \sum V^2 - (\sum V)^2} \quad (3)$$

式中, $K$  为有效积温; $N$  为完成某一发育阶段所需时间; $T$  为平均温度; $C$  为生物学零度; $V$  为发育所需时间的倒数 ( $1/N$ )。

使用 Origin Pro 8.0 软件拟合长丝裂腹鱼仔稚鱼全长、体重和日龄之间的增长曲线,使用 Photoshop CS 5 软件编辑

排版胚胎和仔鱼形态发育的图片。

## 2 结果与分析

**2.1 胚胎发育特征及孵化积温** 长丝裂腹鱼的成熟卵呈淡黄色,微黏,圆球形,卵径为  $(2.89 \pm 0.30) \text{ mm}$  ( $n = 30$ ),受精卵吸水膨胀,约 3 h 后卵径稳定为  $(3.72 \pm 0.06) \text{ mm}$  ( $n = 30$ )。在水温  $(15.9 \pm 0.6) ^{\circ}\text{C}$  条件下,胚盘受精后 132 h 25 min 开始出膜,217 h 全部出膜。

长丝裂腹鱼胚胎经历发育时期的划分参照齐口裂腹鱼的胚胎发育<sup>[5]</sup>,可划分为胚盘隆起、卵裂、囊胚期、原肠胚期、神经胚期、器官形成期 6 个阶段,下分 24 个时期,各时期的发育时间及特征见表 1。

长丝裂腹鱼孵化过程中每个阶段的积温是由该阶段的平均温度和时间的乘积所得。在水温  $(15.9 \pm 0.6) ^{\circ}\text{C}$  条件下记录各个发育阶段的历时,计算出长丝裂腹鱼胚胎发育的有效积温为  $1\,275.46 ^{\circ}\text{C} \cdot \text{h}$ ,胚胎发育的生物学零度为  $6.27 ^{\circ}\text{C}$ 。

表 1 长丝裂腹鱼胚胎发育

Table 1 Embryonic development of *S. dolichonema*

序号 No.	发育阶段 Development phases	发育期 Development stages	13 $^{\circ}\text{C}$ 发育历时 Development duration at 13 $^{\circ}\text{C}$	16 $^{\circ}\text{C}$ 发育历时 Development duration at 16 $^{\circ}\text{C}$	特征 Characteristics
1	胚盘隆起	胚盘隆起	3 h 45 min	3 h 25 min	受精卵动物极形成隆起的胚盘(图 1A)
		2 细胞期	5 h 20 min	3 h 55 min	胚盘第 1 次分裂,形成 2 个细胞(图 1B)
		4 细胞期	7 h 30 min	4 h 45 min	第 2 次分裂,形成 4 个细胞(图 1C)
		8 细胞期	9 h 15 min	5 h 20 min	第 3 次分裂,形成 8 个细胞(图 1D)
2	卵裂期	16 细胞期	11 h	6 h 25 min	第 4 次分裂,形成 16 个细胞(图 1E)
		32 细胞期	14 h 55 min	7 h 25 min	第 5 次分裂,形成 32 个细胞(图 1F)
		64 细胞期	19 h 30 min	9 h 10 min	第 6 次分裂,形成 64 个细胞(图 1G)
		分裂后期	22 h 05 min	10 h 55 min	继续分裂,细胞分裂堆积为桑葚状(图 1H)
3	囊胚期	囊胚早期	25 h 20 min	14 h 50 min	由分裂的细胞组成的囊胚层高举在卵黄上(图 1I)
		囊胚中期	31 h 40 min	21 h 50 min	囊胚层较早期较低,边缘向四周扩散(图 1J)
		囊胚晚期	44 h 55 min	25 h 25 min	囊胚层变扁平,继续向四周扩散(图 1K)
4	原肠期	原肠早期	60 h 15 min	31 h 55 min	胚层下包卵径 1/3,胚环出现(图 1L)
		原肠中期	70 h 35 min	35 h 10 min	胚层下包 1/2,胚盾出现(图 1M)
		原肠晚期	78 h 45 min	39 h 10 min	胚层下包 4/5,胚体雏形出现(图 1N)
5	神经胚期	神经胚期	80 h 35 min	45 h 10 min	胚体轮廓清晰,神经板头部隆起(图 1O)
		胚孔封闭期	84 h 25 min	48 h 40 min	胚层下包,胚孔封闭,脊索呈柱状(图 1P)
		肌节出现期	97 h 15 min	56 h 50 min	胚体中部出现 2~4 对肌节(图 1Q)
		眼基出现期	107 h 55 min	60 h 30 min	前脑泡两侧出现 1 对肾形突起,肌节 5~8 对(图 1R)
6	器官形成期	尾芽期	132 h 05 min	85 h 35 min	胚体后端伸长,形成尾芽(图 1S)
		听囊期	136 h 30 min	86 h 45 min	在后脑两侧出现椭圆形耳囊(图 1T)
		晶体出现期	142 h 45 min	94 h 50 min	眼杯口出现圆形晶体(图 1U)
		肌肉效应期	166 h 25 min	103 h 50 min	胚胎开始出现微弱的肌肉收缩,每分钟 8~10 次(图 1V)
		心脏出现期	189 h 55 min	110 h 50 min	脊索前方,听囊下方,卵黄囊上方出现排列成串的细胞,为心脏原基(图 1W)
		出膜前期	204 h 25 min	130 h 40 min	胚体在卵膜内转动,泄殖腔出现(图 1X)

**2.2 仔鱼的生长** 长丝裂腹鱼仔鱼全长(TL)与日龄( $D$ )呈多项式相关(图 2A),其关系式为  $TL = 0.380 5D^3 - 0.002 6D^2 + 2.868 7E - 5D + 10.741 8$  ( $R^2 = 0.984 0, n = 410$ ),对其求导得出第一个生长速度拐点为 6 日龄;仔鱼体重(BW)与日龄( $D$ )呈幂函数相关(图 2B),其关系式为  $BW = 1.010 8E -$

$7(D + 9.568 3)^{3.451 8}$  ( $R^2 = 0.915 8, n = 410$ );仔鱼全长(TL)与体重(BW)呈幂函数相关(图 2C),其关系式为  $BW = 1.209 3E - 4(TL - 10.544 6)^{2.512 8} + 0.012 64$  ( $R^2 = 0.975 7, n = 410$ ),其中  $b$  值接近于 3,可判定长丝裂腹鱼属于等速生长类型。

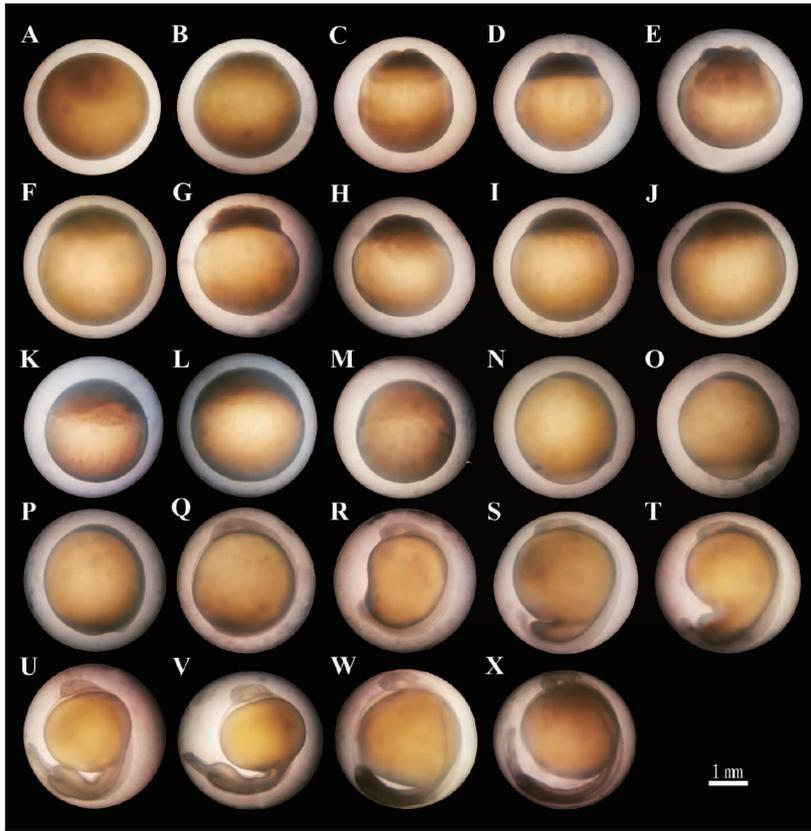


图1 长丝裂腹鱼胚胎发育过程

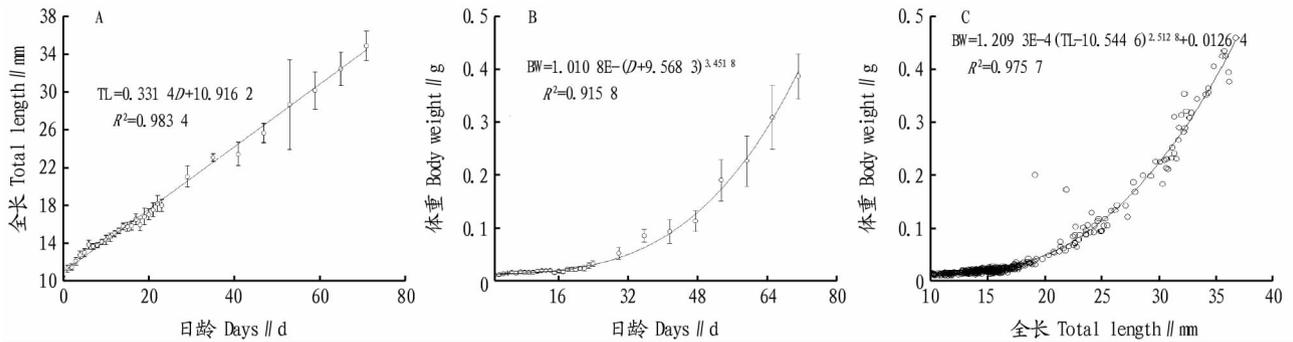
Fig. 1 The embryo development process of *S. dolichonema*

图2 长丝裂腹鱼仔鱼全长、体重与日龄之间的关系

Fig. 2 The relationships among total length, body weight and days after hatching of *S. dolichonema* larvae

### 3 讨论

**3.1 水温对胚胎发育的影响** 裂腹鱼类适应高原地区水体的生活环境,一般栖息于江河上游,其繁殖期天然水温相对较低。长丝裂腹鱼在雅砻江中游及支流鲜水河至河口攀枝花附近河段均有分布,但常见于海拔2000 m以上的中游河段,于每年5—6月在流水砾石底质的河滩处产卵。根据雅砻江卡拉气象站2006—2012年的观测结果,卡拉断面5—6月平均水温为15.1~16.7℃。对部分裂腹鱼胚胎发育水温的(表2)研究表明,不同分布地区的鱼类即使分类地位十分接近,其孵化水温也存在较大的种类差异性<sup>[8-13]</sup>。适宜的孵化水温是鱼类胚胎发育的基本条件之一,水温过高将会造成胚胎发育的畸形率升高,而水温过低会引起孵化周期延长<sup>[14-15]</sup>。该研究发现长丝裂腹鱼胚胎在天然水温(10.8±

0.8)℃下虽然能成功孵化,但由于孵化耗时287 h 40 min,远长于(15.9±0.6)℃下的217 h,增加了受精卵感染水霉等病原微生物的概率;当温度升至(19.5±0.6)℃时胚胎发育至原肠中期即全部死亡,说明长丝裂腹鱼胚胎孵化温度不能超过(19.5±0.6)℃。

(15.9±0.6)℃下长丝裂腹鱼受精卵从受精到出膜耗时217 h,远长于细鳞裂腹鱼<sup>[12]</sup>的124 h[(17±1)℃]、齐口裂腹鱼<sup>[5]</sup>的134 h(16.8℃)及短须裂腹鱼<sup>[6]</sup>的181 h[(14±1)℃],较长的孵化时间有助于降低其仔鱼在饵料匮乏的时期与同生态位的其他种类裂腹鱼的摄食竞争压力,这是长丝裂腹鱼对水温较低的雅砻江长期适应的结果。

**3.2 与其他裂腹鱼类的胚胎发育比较** 较大的鱼卵具有更高的生存潜力,该研究中长丝裂腹鱼受精卵卵径达(4.17±

0.09)mm,远大于齐口裂腹鱼<sup>[5]</sup>(2.9~3.0 mm)、短须裂腹鱼<sup>[6]</sup>(2.70 mm)、细鳞裂腹鱼<sup>[12]</sup>(2.6~3.0 mm)等,说明长丝裂腹鱼较大的卵一定程度上弥补了其孵化时间长带来的存活压力。长丝裂腹鱼的胚胎发育经历胚盘隆起、卵裂、囊胚期、原肠胚期、神经胚期、器官形成期6个时期,与已报道的裂腹鱼属其他种类相同,但时期经历的时间存在差异<sup>[8-13]</sup>,这可能是不同种类裂腹鱼对环境长期适应的结果。

表2 部分裂腹鱼属鱼类胚胎发育水温的比较

Table 2 The water temperature comparison of embryonic development in some fishes of *Schizothorax*

种类 Species	胚胎发育水温 Water temperature for embryonic development//°C	参考文献 Reference
塔里木裂腹鱼 <i>Schizothorax biddulphi</i>	14~19	[8]
四川裂腹鱼 <i>Schizothorax kozlovi</i> Nikolsky	16.35	[9]
小裂腹鱼 <i>Schizothorax parvus</i> T sao	10.0~15.1	[10]
云南裂腹鱼 <i>Schizothorax yunnanensis</i>	12.5~14.8	[11]
齐口裂腹鱼 <i>Schizothorax prenanti</i>	16.8	[5]
细鳞裂腹鱼 <i>Schizothorax chong</i>	17±1	[12]
伊犁裂腹鱼 <i>Schizothorax pseudaksaiensis</i> Herzenstein	19~21	[13]
短须裂腹鱼 <i>Schizothorax wangchiachii</i>	13~18	[6]
长丝裂腹鱼 <i>S. dolichonema</i>	10.0~16.5	该试验

3.3 与其他裂腹鱼类的仔稚鱼生长比较 该研究发现,长丝裂腹鱼仔稚鱼早期生长可大致分3个阶段:第一阶段为出膜前6d的卵黄囊快速吸收期,历时与短须裂腹鱼<sup>[6]</sup>、细鳞裂腹鱼<sup>[12]</sup>等裂腹鱼基本一致,这个阶段卵黄物质的快速利用恰好与鳃、消化道和视觉器官等的分化与发育同步,表明卵黄营养物质主要用于身体前端器官的分化和发育;第二阶

段为慢速生长期,时间为出膜后第8~15天的混合营养期,比短须裂腹鱼的6~9d明显延长<sup>[6]</sup>;第三阶段是第16天后的外源性营养期,此阶段仔鱼其活动水平及摄食强度增加,生长迅速。鱼类营养方式从内源性向外源性转换的过渡时期,也是仔鱼育苗过程中的关键时期,往往由于各种原因而造成死亡率极高,长丝裂腹鱼较长的混合营养期是对低温环境的长期适应的结果。

### 参考文献

- [1] 丁瑞华. 四川鱼类志[M]. 成都:四川科学技术出版社,1994:365-366.
- [2] 郑怀平. 鱼类早期生活史的营养与摄食[J]. 盐城工学院学报,1999,12(3):63-64.
- [3] 赵树海,杨光清,宝建红,等. 长丝裂腹鱼全人工繁殖试验[J]. 水生态学杂志,2016,37(4):101-104.
- [4] 张沙龙. 长丝裂腹鱼和短须裂腹鱼的游泳能力和游泳行为研究[D]. 武汉:华中农业大学,2014.
- [5] 吴青,王强,蔡礼明,等. 齐口裂腹鱼的胚胎发育和仔鱼的早期发育[J]. 大连水产学院学报,2004,19(3):218-221.
- [6] 甘维熊,王红梅,邓龙君,等. 雅砻江短须裂腹鱼胚胎和卵黄囊仔鱼的形态发育[J]. 动物学杂志,2016,51(2):253-260.
- [7] 孙濡冰,李博,诸葛阳. 普通生态学[M]. 北京:高等教育出版社,1993.
- [8] 张人铭,马燕武,吐尔逊,等. 塔里木裂腹鱼胚胎和仔鱼发育的观察[J]. 水利渔业,2007,27(2):27-28.
- [9] 陈永祥,罗泉笙. 乌江上游四川裂腹鱼的胚胎发育[J]. 四川动物,1997,16(4):163-167.
- [10] 冷云,徐伟毅,刘跃天,等. 小裂腹鱼胚胎发育的观察[J]. 水利渔业,2006,26(1):32-33.
- [11] 刘跃天,徐伟毅,冷云,等. 云南裂腹鱼人工繁殖初步研究[J]. 淡水渔业,2002,32(5):6-7.
- [12] 陈礼强,吴青,郑曙明,等. 细鳞裂腹鱼胚胎和卵黄囊仔鱼的发育[J]. 中国水产科学,2008,15(6):927-931.
- [13] 蔡林钢,牛建功,张兆平,等. 伊犁裂腹鱼胚胎及早期仔鱼发育的观察[J]. 淡水渔业,2011,41(5):72-77.
- [14] ZACHARIA S, KAKATS V S. Optimal salinity and temperature for early developmental stages of *Penaeus merguensis* De man[J]. Aquaculture, 2004,232(1/2/3/4):373-382.
- [15] 曹振东,谢小军. 温度对南方姑胚发育的影响[J]. 生态学报,1994,14(10):73-76.
- [18] 张洪亮,宋之琦,潘国良,等. 浙江南部近海春季鱼类多样性分析[J]. 海洋与湖沼,2013,44(1):126-134.
- [19] 李恩临. 鳌江水污染特征及防治对策[J]. 环境监测管理与技术,2004,16(4):24-25.
- [20] ZHONG Y G, POWER G. Environmental impacts of hydroelectric projects on fish resources in China[J]. River research & applications, 2015,12(1):81-98.
- [21] 倪立建,蔡德迪. 鳌江流域采砂活动对河流及涉水工程的影响分析[J]. 浙江水利科技,2012(2):63-64.
- [22] 曾旭,陈芳清,许文年,等. 大型水利水电工程扰动区植被的生态恢复:以向家坝水电工程为例[J]. 长江流域资源与环境,2009,18(11):1074-1079.
- [23] 任海,彭少麟. 恢复生态学导论[M]. 北京:科学出版社,2008.
- [24] 夏萍娟,陈芳清. 大型水利水电工程扰动区景观生态恢复与建设的探讨[J]. 长江流域资源与环境,2013,21(S1):103-107.
- [25] 蔡舒晨,徐毅帆,杨进可. 关于鳌江流域治理的实践与思考[J]. 金田(励志),2012(9):1-2.
- [26] 王芸. 我国海洋渔业捕捞配额制度研究[D]. 青岛:中国海洋大学,2012.

(上接第114页)

- [18] 朱元鼎. 中国动物志圆口纲 软骨鱼纲[M]. 北京:科学出版社,2001.
- [19] 陈志俭,艾为明,周志明,等. 楠溪江鱼类图谱[M]. 北京:中国农业科学技术出版社,2016.
- [20] 刘敏,陈骁,杨圣云. 中国福建南部海洋鱼类图鉴:第一卷[M]. 北京:海洋出版社,2013.
- [21] 刘敏,陈骁,杨圣云. 中国福建南部海洋鱼类图鉴:第二卷[M]. 北京:海洋出版社,2014.
- [22] 毛节荣,徐寿山. 浙江动物志(淡水鱼类)[M]. 杭州:浙江科学技术出版社,1991.
- [23] 伍汉霖,邵广昭,赖春福,等. 拉汉世界鱼类系统名典[M]. 台湾:台湾水产出版社,2012.
- [24] 张春光,赵亚辉. 中国内陆鱼类物种与分布[M]. 北京:科学出版社,2016.
- [25] 李振基,陈小麟,郑海雷. 生态学[M]. 2版. 北京:科学出版社,2004.
- [26] SHANNON C E, WEAVER W, WIENER N. The mathematical theory of communication [M]. Illinois:University of Illinois Press,1949.
- [27] PIELOU E C. Ecological diversity[M]. New York:John Wiley,1975:1-165.