

DOI:10.22144/ctu.jvn.2022.231

TỔNG QUAN VỀ ĐẶC ĐIỂM SINH HỌC SINH SẢN CỦA HỌ ỐC BƯƠU AMPULLARIIDAE

Lê Văn Bình^{1*} và Ngô Thị Thu Thảo²

¹Nghiên cứu sinh khóa 2015, Khoa Thủy sản, Trường Đại học Cần Thơ

²Khoa Thủy sản, Trường Đại học Cần Thơ

*Người chịu trách nhiệm về bài viết: Lê Văn Bình (email: lvbinh654@gmail.com)

Thông tin chung:

Ngày nhận bài: 15/05/2022

Ngày nhận bài sửa: 25/07/2022

Ngày duyệt đăng: 08/09/2022

Title:

Reproductive biology of the family Ampullariidae

Từ khóa:

Ampullariidae, mùa vụ sinh sản, sinh học sinh sản, tập tính sinh sản, tỷ lệ giới tính

Keywords:

Họ Ampullariidae, reproductive behavior, reproductive biology, sex ratio, spawning season

ABSTRACT

Different species in family Ampullariidae can be distinguished through the external shape and anatomy. The family Ampullariidae has an unequal sex ratio, with females present a higher proportion than males in the population. Male and female individuals develop separate sexes and the fertilization takes place in the female's sperm chamber after mating. Reproductive behavior of female snails is characterized by laying eggs in groups and attaching to holes in the soil, mud or on the trunks of aquatic plants and breeding. The Ampullariidae family lays eggs individually or in pairs when a pair of eggs exit the female reproductive tract through the oviparous organ, which is then ejected from the body and attached to the lower edge of the nest and through the oviparous organ and are laid in nests with several layers or only one layer depending on the spawning site. Eggs laid out are very soft, transparent, and after a while are calcified by a layer of calcium, the eggs become harder. The colors of eggs are different and depends on snail species.

TÓM TẮT

Giai đoạn trưởng thành có thể phân biệt được các loài ốc thuộc họ Ampullariidae qua hình dạng bên ngoài và qua giải phẫu. Họ Ampullariidae có tỷ lệ giới tính không đều và ốc cái chiếm tỷ lệ cao hơn ốc đực trong quần đàn. Ốc đực và ốc cái phát triển giới tính riêng biệt, sau khi bắt cặp giao phối thì quá trình thụ tinh diễn ra trong buồng chứa tinh của con cái. Tập tính sinh sản chung là ốc cái đẻ trứng thành từng đám bám vào hốc đất, bùn hay trên thân cây thực vật thủy sinh. Ốc cái đẻ từng trứng hoặc từng đôi trứng, khi một cặp trứng đi ra khỏi đường sinh dục qua cơ quan đẻ trứng, sau đó được đẩy ra khỏi cơ thể và gắn vào cạnh dưới của tổ trứng, tổ trứng có nhiều tầng hay chỉ một tầng tùy thuộc vào nơi đẻ. Trứng ốc mới đẻ rất mềm, thường trong suốt và sau một thời gian được vôi hóa bởi một lớp canxi hạt trứng sẽ trở nên cứng chắc hơn. Màu sắc hạt trứng cũng khác nhau tùy theo loài ốc.

1. GIỚI THIỆU

Ngành động vật thân mềm là một trong những ngành rất đa dạng về mặt sinh học, có số lượng loài

lớn nhất với 160.000 loài và được chia 8 lớp, trong đó lớp chân bụng (Gastropoda) là lớp lớn nhất với hơn 40.000 loài ốc (Joshi et al., 2017). Lớp động vật thân mềm chân bụng là lớp thích ứng cao nhất với

môi trường sống, trong đó có khoảng 3.500 loài ốc sống trong môi trường đất nước và cũng là ốc nước ngọt còn sống lớn nhất trên thế giới (Richard & Gary, 2003). Họ ốc Ampullariidae thuộc lớp chân bụng gồm những loài có kích thước, số lượng lớn nhất trong các loài ốc nước ngọt với hơn 150 loài và chúng phân bố rộng rãi theo các vĩ độ nhiệt đới (Dillon et al., 2006), cận nhiệt đới (Cowie et al., 2015). Ở Việt Nam, họ ốc Ampullariidae có 5 loài thường sống ở ao, hồ và đồng ruộng vùng đồng bằng, trung du, miền núi (Thanh và ctv., 2003). Hầu hết các loài ốc trong họ Ampullariidae đẻ trứng trên nền đất, thích nơi có độ ẩm cao, sống hoạt động về đêm, vào mùa khô thì chúng ngủ hè trong đất và quay lại hoạt động vào mùa mưa (Mary & Oliver, 1996). Thời gian thành thực và sinh sản là hai yếu tố quan trọng nhất ảnh hưởng đến chất lượng sinh sản của động vật thủy sản (Roff, 1992). Thời gian thành thực sinh dục của lớp chân bụng, trong đó họ Ampullariidae bị ảnh hưởng bởi nhiều yếu tố môi trường (nhiệt độ, ánh sáng, hàm lượng oxy hòa tan, thức ăn, dòng chảy và mùa vụ) kết hợp với yếu tố bên trong như di truyền, tuổi và kích thước (Goldman et al., 2004; Visser et al., 2010); kích thước và tuổi của con đực và con cái ngay cả trong cùng một loài là chủ yếu (Stearns & Koella, 1986). Bên cạnh đó, các yếu tố về môi trường, thức ăn và di truyền đều ảnh hưởng đến sự thay đổi tỷ lệ giới tính (Martín et al., 2001). Họ Ampullariidae có đặc

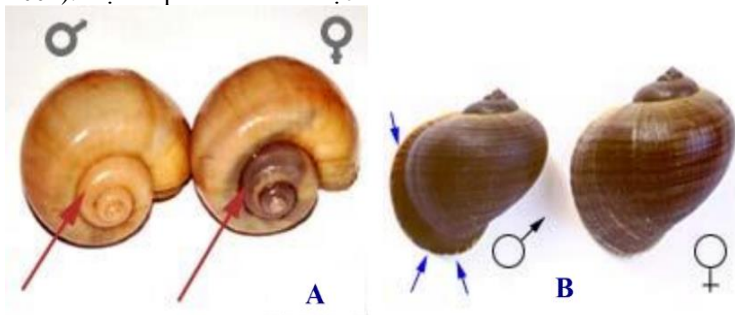
điểm giới tính phân biệt giữa ốc đực và cái, ốc cái có kích thước lớn hơn so với ốc đực (Estebenet & Cazzaniga, 1998), kích thước sinh sản lần đầu của con đực cũng thường nhỏ hơn con cái (Chu, 2011; Bình & Thảo, 2017). Bài tổng quan này nhằm xác định: (1) đặc điểm giới tính, tỷ lệ giới tính; (2) quá trình giao phối và bắt cặp; (3) tìm hiểu tập tính sinh sản, mùa vụ sinh sản và điều kiện sinh thái sinh sản; (4) tìm hiểu kích thước thành thực; (5) tìm hiểu hình thái tổ trứng và (6) tìm hiểu quá trình phát triển phôi, từ đó cung cấp thông tin cần thiết cho hoạt động sản xuất giống một số loài thuộc họ Ampullariidae.

2. ĐẶC ĐIỂM SINH HỌC SINH SẢN CỦA HỌ ỐC AMPULLARIIDAE

2.1. Xác định giới tính và tỷ lệ giới tính

2.1.1. Xác định giới tính

Nghiên cứu của Ghesquiere (1998-2003) và Chu (2011) cho rằng ốc bươu vàng *Pomacea canaliculata* và ốc bươu đồng *Pila polita* ở giai đoạn ốc giống hay giai đoạn tiền trưởng thành rất khó phân biệt hình dạng bên ngoài, nhưng đến giai đoạn trưởng thành có thể phân biệt được thông qua hình dạng bên ngoài như: ốc bươu vàng *Pomacea canaliculata* (Hình 1A) và *Pomacea diffusa* (Hình 1B) có thể phân biệt được thông qua vòng xoắn và mép ngoài miệng (Ghesquiere, 1998-2003).



Hình 1. Đặc điểm phân biệt hình dạng bên ngoài của ốc bươu vàng (A) *Pomacea canaliculata* và (B) *Pomacea diffusa*

(Nguồn: Ghesquiere, 2002)

Nghiên cứu của Chu (2011) cho thấy ốc bươu đồng ở giai đoạn ốc con và giai đoạn tiền trưởng thành, hình thái bên ngoài tương đối giống nhau nên không thể phân biệt được giới tính qua màu sắc và hình dạng vỏ. Đối với giai đoạn trưởng thành và thành thực có thể phân biệt ốc đực và cái bằng hình

dạng bên ngoài (Hình 2), nếu cùng tuổi thì ốc cái lớn hơn ốc đực, ốc cái có hai râu duỗi thẳng ra phía trước, trong khi ốc đực có 1 râu bên phải cuộn về bên trái (Bình, 2011; Chu, 2011). Hình dạng bên ngoài của ốc bươu đồng đực và cái được mô tả như sau:

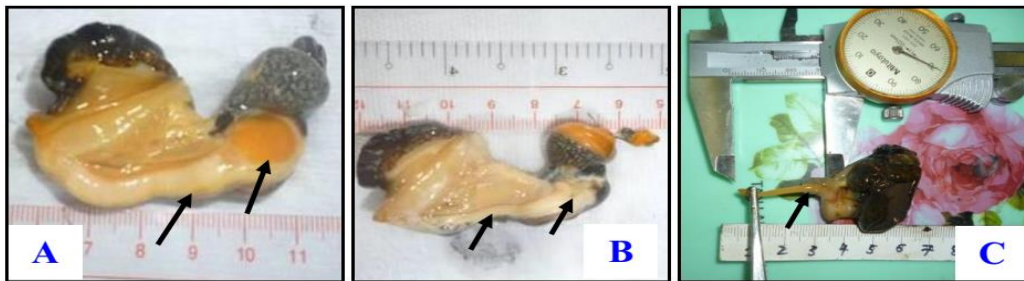


Hình 2. Phân biệt giới tính theo hình dạng bên ngoài, (A và C): Ốc đực, (B và D): Ốc cái, (1): Rãnh xoắn, (2): Vòng xoắn thứ tư và (3): Chóp ốc

(Chu, 2011; Bình & Thảo, 2017)

Trong lớp động vật thân mềm chân bụng (Gastropoda), các loài thuộc họ Ampullariidae có cơ quan giao phối, ở con đực cơ quan này nằm phía bên phải cạnh lớp vỏ, tuy nhiên ở giống *Pomacea* và

Marisa các cơ quan giao phối đặc biệt phức tạp (Berthold, 1989). Có thể phân biệt giới tính của ốc bươu vàng *Pomacea canaliculata* đực và cái bằng phương pháp giải phẫu như sau:



Hình 3. Cơ quan sinh sản của ốc, (A): buồng trứng và ống dẫn trứng của ốc cái, (B): buồng tinh và ống dẫn tinh của ốc đực, (C): Gai giao cấu của ốc đực

(Bình, 2011; Bình & Thảo, 2017)

Cơ quan sinh sản cái: gồm có buồng trứng, ống dẫn trứng, dạ con (một cơ quan phức tạp bao gồm nơi chứa tinh, albumin, tuyến nang) và bao chứa trứng (Catalán et al., 2002).

Bằng phương pháp giải phẫu có thể phân biệt ốc bươu đồng đực và cái dựa vào đặc điểm cơ quan sinh dục (Bình, 2011; Chu, 2011; Bình & Thảo, 2017) như sau:

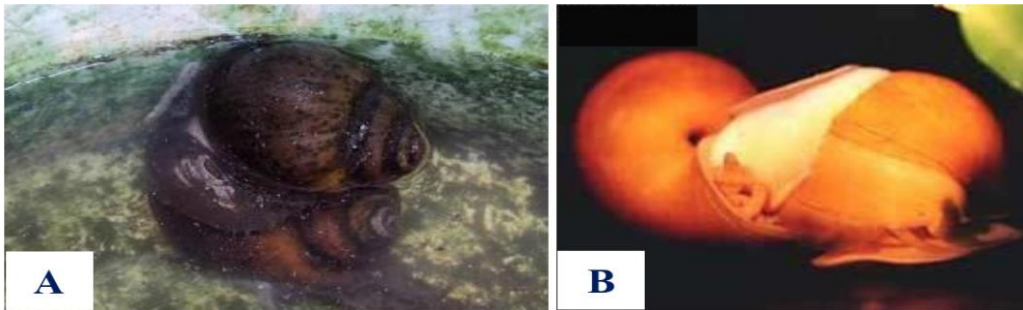
Cơ quan sinh sản đực: gồm có buồng tinh, ống dẫn tinh, túi chứa tinh và gai giao cấu, gai giao cấu trên cạnh lớp vỏ bên trong đó bao gồm ba tuyến là tuyến giữa, xa và bên ngoài (Gamarra-Luques et al., 2006). Gai giao cấu nằm ở dưới mang ở góc xúc tu phải, gai giao cấu dài 10 - 30 mm, tuyến sinh dục (tuyến tinh) nhỏ màu trắng nằm cạnh ruột xoắn gần dạ dày, ống dẫn tinh nhỏ, màu trắng chạy qua tuyến gan - tụy và dưới trực tràng, đổ vào túi chứa tinh dẫn đến cơ quan giao phối (Hình 3 B, C). Cơ quan sinh dục cái: Có lỗ sinh dục nằm ở dưới mang ở góc xúc tu phải (đây là nơi ốc giao cấu và đẻ trứng), tuyến sinh dục, buồng trứng màu vàng sáng và tuyến albumin dạng khối có màu vàng cam nằm ở vòng

xoắn số 4 - 5. Buồng thụ tinh và tổ trứng chạy dọc từ mang vào bên trong đến tuyến albumin có màu trắng sữa, ống dẫn trứng màu trắng chạy xuyên qua tuyến albumin rồi theo chiều từ trái sang phải, hướng về phía trước đổ ra ngoài qua lỗ sinh dục cái (Hình 3 A).

2.1.2. Tỷ lệ giới tính

Các loài ốc khác nhau có tỷ lệ giới tính cũng khác nhau, ngay cả trong cùng một giống (genus) tỷ lệ này cũng khác nhau tùy theo loài. Kết quả thu mẫu ở Nghệ An trên 840 mẫu ốc *Pila polita* với chiều cao >30 mm cho thấy loài ốc này trong tự nhiên có tỉ lệ đực:cái trung bình là 1:1,51 (Anh và ctv., 2010). Bình (2011) cũng nghiên cứu ở Nghệ An và cho rằng ốc bươu đồng trong tự nhiên có tỉ lệ đực:cái là 1:1,67. Chu (2011) thực hiện khảo sát ở Đắc Lắc cho thấy ốc bươu đồng trong tự nhiên có tỉ lệ đực:cái là 1:3,09. Trong khi đó, Sáng và ctv. (2017) cho rằng ở tỉnh Sơn La, Điện Biên và Lai Châu, ốc bươu đồng trong tự nhiên có tỉ lệ đực:cái là 1:2,62. Ở các tỉnh đồng bằng sông Cửu Long, tỉ lệ giới tính của ốc bươu đồng (1:1,24) ít biến động hơn ở miền Trung

và miền Bắc (Bình & Thảo, 2019). Đối với ốc bươu vàng trong tự nhiên, tỷ lệ đực: cái là 1:1 (Cowie, 2002). Banpavichit et al. (1994) khi quan sát tỷ lệ giới tính của ốc bươu vàng ở Thái Lan ghi nhận trong cả hai môi trường thu mẫu (kênh và ao) thì ốc đực xuất hiện nhiều hơn so với ốc cái trong mùa khô. Ở kênh, ốc đực chiếm tỷ lệ 86,67%, lớn hơn ốc cái (13,33%) trong tháng 5, với tỷ lệ đực:cái là 6,5:1. Khi có mưa xuất hiện, nhóm ốc đực bắt đầu giảm xuống 33,33% và tỷ lệ ốc cái tăng lên 66,67% vào tháng 8 (tỷ lệ đực:cái là 0,5:1). Tuy nhiên, ở Việt Nam, tỷ lệ đực:cái của ốc bươu vàng là 1:1,59 đến 1:2,1 (Thành, 2013).



Hình 4. Ốc đang giao phối, bắt cặp; (A) Ốc bươu đồng *Pila polita* (Chu, 2011) và (B) Ốc bươu vàng *Pomacea diffusa* (Ghesquiere, 2002)

Theo Cowie (2002) và Levin (2006), các giống chủ yếu (ốc bươu vàng, ốc bươu đồng và ốc lác) trong họ Ampullariidae bắt cặp bất cứ thời gian nào trong ngày và kéo dài từ 10 đến 18 giờ, nhưng thời điểm ốc đẻ trứng tập trung vào ban đêm hay sáng sớm, sinh sản mạnh nhất vào mùa hè. Đến nay, đã có mô tả ban đầu về quá trình bắt cặp của ốc bươu đồng (Bình, 2011). Vào mùa sinh sản ốc bươu đồng thường bắt cặp vào chiều tối và ban đêm, sau đó một thời gian thì ốc bươu đồng cái đẻ trứng. Tập tính bắt

2.2. Tập tính sinh sản và mùa vụ sinh sản

2.2.1. Quá trình bắt cặp và giao phối

Họ ốc Ampullariidae là loài sinh sản hữu tính, ốc đực và ốc cái phát triển giới tính riêng biệt, sau khi bắt cặp giao phối (Hình 4) thì quá trình thụ tinh diễn ra trong buồng chứa tinh của con cái (Estebenet & Cazzaniga, 1998; Ghesquiere, 1998-2003; Bình, 2011; Chu, 2011). Ốc bươu vàng cái *P. canaliculata* có thể lưu trữ tinh trùng ở buồng chứa tinh đến 140 ngày sau khi giao phối với con đực, để thụ tinh cho trứng trong trường hợp vắng mặt con đực (Catalán et al., 2002).

cặp xuất hiện từ khi con đực và con cái đã thành thực sinh dục. Trong quá trình giao phối, con đực và con cái quay miệng vô ngược vào nhau, con đực thò cơ quan sinh dục và gắn vào cơ quan sinh dục của con cái và thời gian bắt cặp kéo dài hàng giờ đồng hồ (Hình 5). Tuy nhiên, nghiên cứu của Chu (2011) cho rằng thời gian bắt cặp kéo dài từ 30 phút đến 4 giờ 15 phút và trong ngày ốc có thể giao phối từ 1 đến 2 lần.



Hình 5. Quá trình giao phối của ốc bươu đồng *Pila polita* (Chu, 2011), (A) Ốc bươu đồng đang tìm cặp giao phối và (B và C) Ốc đang giao phối

Ghesquiere (1998-2003) đã mô tả quá trình bắt cặp của ốc bươu vàng *P. diffusa*: khi ốc bươu vàng giao phối, ốc đực tiếp cận ốc cái từ phía sau và bò

lên trên vỏ của ốc cái. Ốc đực tìm đến vòng xoắn cuối cùng ở phía trước vỏ của con cái, con đực ôm chặt lỗ mở của con cái và giữ con cái gắn chặt với

cơ quan sinh dục của con đực (Hình 6). Sau đó, ốc đực đưa cơ quan sinh dục vào trong cơ quan sinh dục của con cái và kết thúc quá trình giao phối. Con đực giữ chặt con cái khi cả hai nhô lên mặt nước, thời gian giao phối dao động từ 1 đến 24 giờ và khác

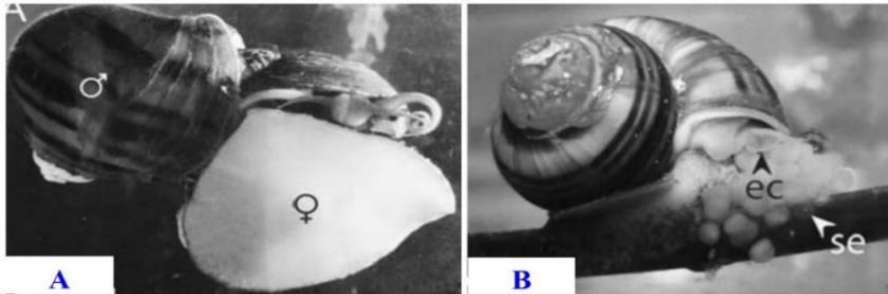
nhau tùy loài trong cùng giống *Pomacea*. Theo Schnorbach (1995), ốc bươu vàng *P. canaliculata* bắt cặp vào bất cứ thời gian nào trong ngày và kéo dài từ 10 đến 18 giờ.



Hình 6. Quá trình giao phối của ốc bươu vàng *Pomacea diffusa* (Ghesquiere, 1998-2003; Coelho et al., 2012) (A) Con đực nhận biết và tiến gần bắt cặp con cái; (B) Ốc đang giao phối và (C; D) Ốc đực chèn gai giao cấu vào cơ quan sinh dục của con cái

Đối với loài ốc *Asolene pulchella*, quá trình giao phối xảy ra ở dưới nước và chúng bắt cặp cả ban ngày hay đêm. Con đực gắn trên bề mặt vỏ bên phải của con cái để bắt đầu giao phối với nhau; sau đó, cơ quan sinh dục đực nhô ra và chèn vào cơ quan sinh dục cái thông qua màng áo của con cái (Hình 7). Trong quá trình giao phối, ốc đực vẫn giữ nguyên đầu của nó để một phần thò ra và bàn chân của nó

gắn chặt phần vỏ của con cái; tương tự con cái cũng giữ nguyên phần đầu thò ra, trong khi chân của nó gần như hoàn toàn rút vào trong vỏ. Trong quá trình thực hiện giao phối, cả con đực và cái không cử động, chúng không bò, không ăn thức ăn và xúc tu của chúng cuộn chặt lại với nhau (Tiecher et al., 2013).



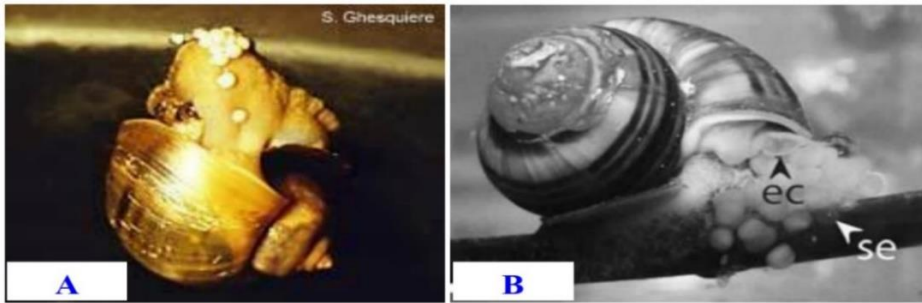
Hình 7. Quá trình giao phối và đẻ trứng của ốc *Asolene pulchella*

(Tiecher et al., 2013)

2.2.2. Tập tính sinh sản

Các loài trong họ ốc Ampullariidae có tập tính sinh sản khác nhau, nhưng có đặc điểm là đẻ trứng vào bất cứ loại thực vật bậc cao nào kể cả thân cây lúa và vị trí đẻ trứng cách mặt nước từ 20 cm trở lên. Các loài thuộc họ ốc Ampullariidae sinh sản tập trung vào mùa mưa sau thời kỳ vui mình dưới đất (Cowie, 2002). Các loài ốc bươu đồng, ốc lác, ốc bươu vàng đẻ thành từng đám và bám vào hốc đất, vào bùn hay trên thân cây (Burks et al., 2010; Chu, 2011; Kyle et al., 2013; Ting et al., 2014; Thảo và ctv., 2014b). Theo Lum-Kong and Ramnarine

(1988), *P. urceus* sinh sản vào mùa mưa, nơi có mực nước thấp và nước chảy (nếu nước tĩnh thì quá trình giao phối và sinh sản của loài ốc này không diễn ra). Mochida (1988) và Ghesquiere (1998-2003) ghi nhận ốc bươu vàng thường đẻ trứng cách mặt nước khoảng 5 - 80 cm tùy thuộc loài và môi trường sống. Quan (2003) cho rằng ốc bươu vàng *P. canaliculata* đẻ trứng trên các vật thể ở phía trên mặt nước và độ cao của tổ trứng thay đổi từ 26,8 cm (trên cọc tre) đến 51,9 cm (trên cây lớn như: tràm, bạch đàn, bình bát). Trong khi đó, loài ốc bươu vàng *P. bridgesii* đẻ trứng cách mặt nước chỉ khoảng 5 - 15 cm, trung bình 6,82 cm (Mendoza et al., 2002).



Hình 8. Họ ốc Ampullariidae đẻ trứng, (A) Ốc bươu vàng *Pomacea canaliculata* (Ghesquiere, 2003), (B) Ốc *Asolene pulchella*

(Tiecher et al., 2013)

Theo Phúc và Chu (2014), Thảo và ctv. (2014b), khi quan sát tập tính và vị trí đẻ trứng của ốc bươu đồng ngoài tự nhiên đều nhận thấy ốc đẻ trứng cách mặt nước từ 10 đến 20 cm và bám trên các loại giá thể như: bờ hốc đất đá ẩm ướt, cây cỏ thủy sinh kích thước lớn, thân cây gỗ (Hình 9). Tập tính dấu trứng

của ốc bươu đồng nhằm mục đích bảo vệ trứng tránh địch hại tấn công, mặt khác đây cũng là cách để hạn chế ánh sáng trực tiếp chiếu lên tổ trứng, đồng thời giữ độ ẩm cho tổ trứng từ đó giúp phôi phát triển tốt hơn (Bình, 2011; Bình, 2014; Thảo và ctv., 2014b).



Hình 9. Các vị trí đẻ trứng của ốc bươu đồng và ốc làm tổ đẻ trong điều kiện thí nghiệm (A - C), đẻ ngoài tự nhiên (D-F)

(Bình, 2011; Chu, 2011; Bình 2014; Thảo và ctv., 2014b; Bình và ctv., 2016)

Các loài ốc thuộc họ Ampullariidae đẻ từng trứng đi ra khỏi đường sinh dục qua cơ quan đẻ trứng, sau đó trứng được đẩy ra khỏi cơ thể và gắn vào cạnh dưới của tổ trứng. Trước khi đẻ, ốc bò lên

vị trí mà chúng chuẩn bị trước và tiết ra một chất keo màu trắng trong, chất này có tác dụng như chất kết dính các hạt trứng lại với nhau và đồng thời kết dính trứng vào các giá thể (Hình 10).



Hình 10. Hoạt động đẻ trứng của ốc bươu đồng

(Chu, 2011; Bình, 2014)

2.2.3. Mùa vụ sinh sản và sức sinh sản

Mùa vụ sinh sản của các loài trong lớp Chân bụng không chỉ phụ thuộc vào chu kỳ trong năm mà còn phụ thuộc vào điều kiện môi trường như chu kỳ trăng hoặc chu kỳ thủy triều (Hiếu, 1983). Kết quả nghiên cứu về đặc điểm sinh học sinh sản ốc bươu đồng của Anh và ctv. (2010), Bình (2011) ở Nghệ An ghi nhận mùa vụ sinh sản của ốc bươu đồng diễn ra vào mùa mưa (từ tháng 4 đến tháng 10), trong đó tập trung từ tháng 4 đến tháng 6. Phúc và Chu (2014) cho rằng, trong tự nhiên ốc bươu đồng bắt đầu sinh sản tập trung cuối tháng 4 đến đầu tháng 5 và kết thúc vào cuối tháng 7 đến đầu tháng 8 dương lịch, tuy nhiên trong điều kiện nuôi nhốt thì ốc sinh sản tập trung vào tháng 5 - 6 dương lịch hàng năm. Đối với ốc bươu vàng, Darby et al. (2008) quan sát thấy thời gian sinh sản của ốc tập trung vào tháng 4; Meyer-Willerer and Santos-Soto (2006) cho thấy ốc bươu vàng *Pomacea paluta* đẻ trứng nhiều từ tháng 5 đến tháng 11. Sinh sản của ốc bươu đồng có thể thay đổi theo mùa và có liên quan đến vùng vĩ độ, nhiệt độ và lượng mưa. Ở vùng gần xích đạo ốc sinh sản vào mùa mưa và ở vùng cận nhiệt đới ốc sinh sản vào mùa hè (Cowie, 2002).

Bình (2011) thực hiện việc thu mẫu và theo dõi sức sinh sản của ốc bươu đồng theo các nhóm kích thước chiều cao và khối lượng khác nhau, tác giả ghi nhận khi chiều cao <30,0 mm tăng lên >50 mm thì tổ trứng do con cái sinh ra có khối lượng 6,73-7,17 g tăng lên đến 13,64- 14,28 g và sức sinh sản tuyệt đối từ 117 tăng lên 235 trứng/con cái/lần đẻ. Tuy nhiên, nghiên cứu của Bình (2011) cũng cho thấy

sức sinh sản tương đối (số trứng/g cơ thể) giảm đi rất rõ khi chiều cao vỏ của ốc cái tăng từ 30 mm đến >50 mm.

Khối lượng tổ trứng ốc bươu đồng ngoài tự nhiên dao động từ 3,1 - 13,9 g/tổ, mỗi tổ trứng có khoảng 61 - 349 trứng. Tuy nhiên, trong điều kiện thí nghiệm, ốc cái thuộc nhóm chiều cao vỏ 30 - 35 mm đẻ ra tổ trứng có khối lượng trung bình 1,44 g (48 trứng/tổ), nhóm ốc có chiều cao 40 - 45 mm đẻ ra tổ trứng có khối lượng trung bình 6,35 g (151 trứng/tổ) và nhóm chiều cao 50 - 55 mm đẻ ra tổ trứng có khối lượng trung bình 10,57 g (187 trứng/tổ). Sức sinh sản ốc bươu đồng có sự khác nhau giữa các nhóm kích thước, ở nhóm ốc kích thước lớn có sức sinh sản tuyệt đối (số trứng/con/lần đẻ) lớn hơn ốc có kích thước nhỏ (Bình, 2011).

2.2.4. Điều kiện sinh thái sinh sản

Ichinose and Yoshida (2001) cho rằng ốc thuộc họ Ampullariidae gần như không xuất hiện ở các thủy vực có lưu tốc dòng chảy > 50 cm/s. Ốc sống ở vùng nước có độ sâu < 0,35 m, ít phân bố ở vùng nước có độ sâu > 0,9 m, nhất là môi trường có ít hay không có thực vật thủy sinh; tuy nhiên thủy vực có độ sâu từ 0,3 đến 1,8 m có thực vật nổi phát triển, ốc vẫn sống và phát triển tốt trên các đám thực vật thủy sinh, ít thấy ốc xuất hiện ở nền đáy bùn (Levin, 2006). Họ ốc Ampullariidae có xu hướng tập trung trong kênh rạch có độ sâu nước 10 - 20 cm (Ito, 2003) hay chủ yếu sống trong vùng nước có hàm lượng chất hữu cơ cao và có độ sâu 0,3 - 1,7 m (Martín et al., 2001). Điều kiện sinh thái sinh sản của ốc nước ngọt đã được Banpavichit et al. (1994)

ngiên cứu ở Thái Lan, tác giả cho rằng vào những tháng mùa khô (từ tháng 11 đến cuối tháng 5 năm sau), ốc đực xuất hiện nhiều hơn so với ốc cái trong mùa khô (ở môi trường kênh rạch và ao). Ở kênh, ốc đực chiếm tỷ lệ (80,4 - 86,7%) nhiều hơn ốc cái (13,3 - 19,6%) trong thời gian tháng 4 và tháng 5. Khi có mưa xuất hiện, nhóm ốc đực bắt đầu giảm xuống 33,3% và tỷ lệ ốc cái tăng lên 66,7% vào tháng 8, trong thời gian này tổ trứng cũng xuất hiện nhiều hơn. Ở ao, ốc cái xuất hiện với số lượng lớn hơn ốc đực trong suốt thời gian sinh sản. Tỷ lệ ốc cái đạt cao nhất (94,2%) vào tháng 8. So sánh tỷ lệ con đực và cái trong ao và kênh, sự khác biệt giữa hai giới tính của ốc trong ao là rõ rệt hơn so với trong kênh. Trong ao có mực nước thấp, nước tĩnh và bị ngập trong mùa mưa, trong khi đó ở kênh rạch nước luôn lưu thông, nước chảy thì quá trình giao phối và sinh sản của loài ốc này không diễn ra, cho nên vào mùa khô ốc bươu vàng đực phân bố ở kênh chiếm ưu thế hơn ốc bươu vàng cái, trong khi đó có mưa xuất hiện thì ốc bươu vàng cái chiếm ưu thế hơn (Lum-Kong & Ramnarine, 1988).

Ở Việt Nam, theo quan sát của Thảo và ctv. (2014b), tổ trứng ốc bươu đồng ở ao nước tĩnh, có thực vật thủy sinh phân bố, thực vật ven bờ và tán cây che mặt ao thu được tổ trứng (270 tổ) nhiều hơn ao có thực vật ven bờ nhưng tán cây không che phủ mặt ao (64 tổ). Kết quả này cho thấy cường độ ánh sáng và nhiệt độ ở mức vừa phải là những điều kiện thuận lợi để ốc bươu đồng phân bố, bắt cặp và sinh sản ra nhiều tổ trứng, mặt khác, thực vật thủy sinh hay thân cây gỗ còn làm giá thể tốt cho ốc bươu đồng cái đẻ trứng.

2.3. Kích thước thành thực

Voltzow (1994) đã chỉ ra rằng các loài ốc thuộc họ Ampullariidae đến tuổi thành thực, con cái có kích thước lớn hơn con đực. Anh và ctv. (2010) và Bình (2011) nghiên cứu ở Nghệ An cho rằng ốc bươu đồng trong tự nhiên đạt kích thước sinh sản lần đầu 30 - 40 mm về chiều cao vỏ và có sự khác nhau

giữa con đực (31 - 32 mm) và con cái (36 - 38 mm). Theo quan sát của Thảo và ctv. (2016), ốc bươu đồng cái vẫn đẻ tổ trứng nhưng khối lượng và số lượng trứng rất ít ở kích thước từ 30 đến 35 mm, tuy nhiên khối lượng và số lượng trứng tăng lên khi theo dõi ở nhóm kích thước 50 - 55 mm. Các kết quả trên đây cho thấy ốc bươu đồng bố mẹ vẫn thành thực sinh dục ở nhóm chiều cao từ 30 đến 36 mm, tuy nhiên đa phần chưa thành thực sinh dục do đang ở trong quá trình tích lũy dinh dưỡng cho tăng trưởng là chính.

Ốc bươu vàng *P. canaliculata* phân bố ở Việt Nam có chiều cao vỏ khi ốc sinh sản lần đầu đạt trung bình 38,2 mm (Đông, 1997), nhưng trong tự nhiên ốc bươu vàng thành thực sinh dục lần đầu có chiều cao trung bình 30 mm (Kaneshuima et al., 1986). Kết quả nghiên cứu của Estebenet & Martín (2002), Estoy et al. (2002) cho thấy ốc bươu vàng *Pomacea canaliculata* khi tham gia sinh sản lần đầu thì chiều cao ở con đực là 25,2 - 29,0 mm và con cái là 29,8 - 33,4 mm, trong môi trường sống tự nhiên thì kích thước này tương ứng với thời gian một năm tuổi (Syobu, 1996).

2.4. Đặc điểm hình thái tổ trứng

Các loài ốc thuộc họ Ampullariidae đẻ trứng từng hoặc từng đôi trứng khi một cặp trứng đi ra khỏi đường sinh dục cái qua cơ quan đẻ trứng, sau đó trứng được đẩy ra khỏi cơ thể và gắn vào cạnh dưới của tổ trứng (Ghesquiere, 1998-2003). Trước khi đẻ, ốc bò lên tổ trứng mà chúng chuẩn bị trước và tiết ra một chất keo màu trắng trong (chất này có tác dụng như chất kết dính các hạt trứng lại với nhau và đồng thời kết dính vào các giá thể), khoảng cách giữa hai hạt trứng để cách nhau từ 3 đến 15 phút cho những hạt trứng đầu tiên và sau đó thời gian đẻ ra giữa hai hạt trứng giảm xuống chỉ còn khoảng 30 giây/hạt. Tiecher et al. (2013) quan sát thấy ốc *Asolene pulchella* đẻ 4 trứng đầu tiên không di chuyển và sau đó chúng di chuyển về phía sau để đẩy lần lượt các trứng tiếp theo ra ngoài và xếp chồng lên nhau (Hình 8).

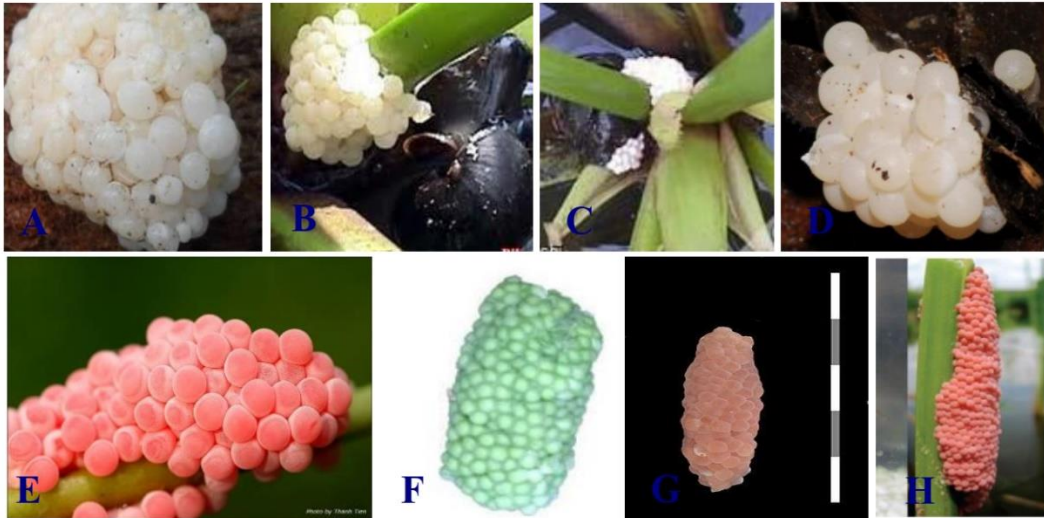


Hình 11. Ốc đẻ các hạt trứng đầu tiên (A), ốc đang đẻ trứng trên giá thể lục bình (B), ốc đang đẻ trứng trên bờ đất ẩm (C), tổ trứng ốc bươu đồng (D)

(Bình, 2011; Bình và ctv., 2016)

Thời gian đẻ trứng ở hầu hết các loài ốc thuộc giống *Pila* tập trung vào đêm khuya (khoảng từ 3 đến 5 giờ và kéo dài đến 9 - 10 giờ sáng), vào ban ngày quá trình đẻ trứng hầu như ít xảy ra (Ranjah, 1942). Thời gian ốc bươu đồng đẻ một tổ trứng trung

bình 8 - 9 giờ (Bình, 2011 và Chu, 2011), nhưng đối với ốc bươu vàng *Pomacea canaliculata* thì thời gian đẻ trứng nhanh hơn (trung bình từ 1 - 6 giờ). Sau khi đẻ xong ốc mẹ nghỉ tại tổ trứng từ 3 đến 5 phút rồi thả mình xuống nước (Mochida, 1988).



Hình 12. Màu sắc trứng của một số loài thuộc họ Ampullariidae: (A) Ốc bươu đồng *Pila polita*; (B - D) Ốc lác *Pila conica*; *Pila gracilis* và *Pila scutata*; (E) Ốc bươu vàng *Pomacea canaliculata*; (F) Ốc bươu vàng *Pomacea haustum*; (G) Ốc bươu vàng *Pomacea paludosa* và (H) Ốc bươu vàng *Pomacea insularum*

(Byers et al., 2013; Bình, 2014; Bernatis, 2014; Ting et al., 2014)

Trứng của các loài ốc thuộc họ Ampullariidae được đẻ thành từng tổ có nhiều tầng hay chỉ 1 tầng tùy thuộc vào nơi đẻ của ốc. Theo Bernatis (2014), trứng của ốc bươu vàng *Pomacea paludosa* chỉ xếp 1 tầng, *Pomacea canaliculata* có 2 - 4 tầng và *Pomacea maculata* có 3 - 6 tầng. Tổ trứng ốc bươu vàng có chiều dài dao động từ 25 đến 130 mm tùy theo loài, trong đó loài *Pomacea diffusa* có tổ trứng với chiều dài ngắn (25 - 50 mm), loài *Pomacea bridgesii* có tổ trứng với chiều dài dao động 23,0 - 76,0 mm (45,3 mm) và loài *Pomacea maculata* có chiều dài tổ trứng lên đến 130 mm (Bernatis, 2014). Ốc lác *Pila conica* có chiều dài tổ trứng trung bình 34,4 mm (Giàu, 2007). Theo nghiên cứu của Thảo và ctv. (2016), ốc bươu đồng cái có kích thước từ 30 đến 55 mm đẻ ra tổ trứng có chiều dài dao động từ 20,0 đến 44,2 mm. Tuy nhiên, nghiên cứu của Bình và Thảo (2016) ghi nhận ốc cái có kích thước từ 48 mm trở lên đẻ ra tổ trứng có chiều dài dao động từ 31,7 đến 47,9 mm.

Khối lượng tổ trứng ốc bươu đồng ngoài tự nhiên dao động từ 3,1 đến 13,9 g/tổ, mỗi tổ trứng có khoảng 61 - 349 trứng (Bình, 2011; Chu, 2011). Tuy nhiên, trong điều kiện thí nghiệm, nghiên cứu của

Thảo và ctv. (2016) cho thấy ốc cái có nhóm kích thước 30 - 35 mm đẻ ra tổ trứng có khối lượng trung bình 1,44 g (48 trứng/tổ), nhóm kích thước 40 - 45 mm đẻ ra tổ trứng có khối lượng trung bình 6,35 g (151 trứng/tổ) và nhóm kích thước 50 - 55 mm đẻ ra tổ trứng có khối lượng trung bình 10,57 g (187 trứng/tổ). Tuy nhiên, Bình và Thảo (2017) cho rằng ốc cái có kích thước từ 48 đến 60 mm khi nuôi vỗ bằng nguồn thức ăn viên đẻ ra tổ trứng có khối lượng trung bình 10,13 g (208 trứng/tổ), trong khi đó nuôi vỗ với nguồn thức ăn xanh chỉ thu được tổ trứng có khối lượng 7,57 g (166 trứng/tổ). Hiệu quả sinh sản của ốc bươu đồng cái chịu ảnh hưởng đáng kể của kích thước và các nguồn thức ăn khác nhau, trong đó ốc cái có kích thước lớn và nguồn thức ăn viên mang lại hiệu quả sinh sản cao hơn.

Trứng ốc thuộc họ Ampullariidae khi mới được đẻ ra ngoài thường rất mềm, có màu trong suốt và sau một thời gian được vôi hóa bởi một lớp canxi thì hạt trứng trở nên cứng chắc và dễ vỡ nếu có va chạm mạnh (Ghesquiere, 2003). Màu sắc hạt trứng cũng khác nhau tùy loài chẳng hạn như: trứng ốc bươu đồng (*Pila polita*), ốc lác (*Pila gracilis*) ốc lác (*Pila conica*) và ốc (*Pila scutata*) khá giống nhau về màu

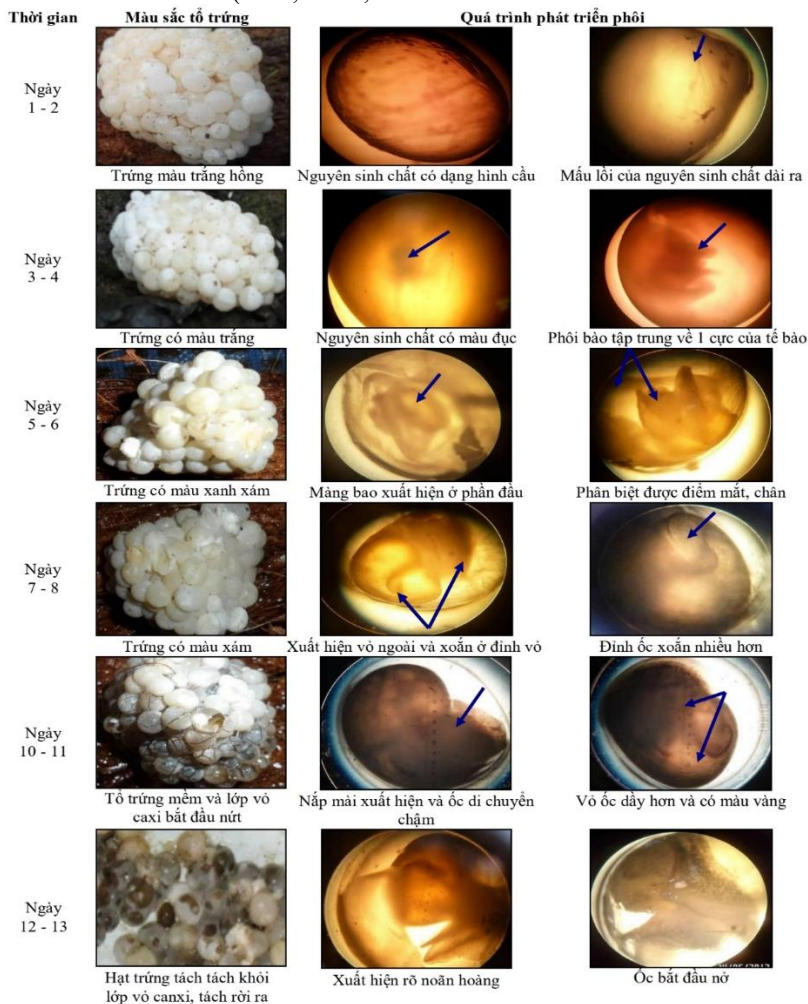
sắc, bên ngoài là lớp vỏ canxi được vôi hóa mỏng, có màu trắng (Hình 12 A-D), còn trứng ốc bươu vàng *Pomacea canaliculata* hay *Pomacea maculata* có màu đỏ (Hình 12 E), ở loài *Pomacea haustum* (Hình 12 F) có màu xanh nhạt và có màu hồng nhạt (Hình 12 G-H) ở loài *Pomacea diffusa*, *Pomacea paludosa*, *Pomacea bridgesii* hay *Pomacea insularum* (Mendoza et al., 2002; Bernatis, 2014).

Về đường kính và khối lượng hạt trứng, ốc bươu đồng có đường kính trứng là 4,5 - 6,1 mm (nặng 0,067g) lớn hơn ốc lác (3,6 mm), ốc *Pila globosa* có đường kính hạt trứng cũng thay đổi theo kích thước ốc cái và dao động từ 4 đến 7 mm (Ranjah, 1942) hay ốc bươu vàng chỉ khoảng 2,0 - 6,0 mm và khác nhau tùy theo loài, chẳng hạn: *Pomacea paludosa* (4 - 6 mm); *Pomacea canaliculata* (2 - 4 mm) và *Pomacea maculata* chỉ từ 2 - 3 mm (Giàu, 2007;

Bernatis, 2014; Bình, 2014). Các nghiên cứu trên ốc bươu vàng cho thấy số lượng trứng loài này sinh ra dao động từ 25 đến 600 trứng/tổ (Đĩnh, 2005; García-ulloa, 2007; Byers et al., 2013; Thành, 2013). Tuy nhiên, loài ốc bươu vàng *Pomacea canaliculata* có số lượng trứng dao động 200 - 700 trứng/con cái, loài *Pomacea insularum* sức sinh sản lên đến 2.000 trứng/con cái (Kobayashi & Fujio, 1993). Ốc bươu vàng *Pomacea maculata* có số trứng dao động từ 400 đến 2.000 trứng/tổ và có thể đẻ 4 - 5 tổ/tháng (Barnes et al., 2008; Bernatis, 2014).

2.5. Đặc điểm quá trình phát triển phôi

Nghiên cứu của Bình (2014) và Thảo và ctv. (2014a) mô tả các giai đoạn phát triển phôi của trứng ốc bươu đồng (Hình 13) như sau:



Hình 13. Quá trình phát triển phôi của ốc bươu đồng

(Thảo và ctv., 2014a)

– Tổ trứng sau 1 - 2 ngày: hình thành cực cầu. Trứng màu trắng hồng, vỏ mềm và có nhiều nhót, sau đó chuyển sang vỏ cứng ít nhót. Nguyên sinh chất có màu đục bắt đầu tập trung tại mấu lõi ở một đầu của hạt trứng.

– Tổ trứng sau 3 - 4 ngày: hình thành phôi. Trứng chuyển sang màu trắng đục và cứng lại. Phôi bào tập trung về một cực của tế bào trứng và bắt đầu quá trình phân cắt phôi.

– Tổ trứng sau 5 - 6 ngày: hình thành một số cơ quan và xuất hiện điểm mắt. Trứng có màu xanh xám, sau đó chuyển sang màu xám. Màng bao xuất hiện ở phần đầu hạt trứng. Một số cơ quan, phân biệt được điểm mắt và chân xuất hiện.

– Tổ trứng sau 7 - 8 ngày: xuất hiện hình dạng ốc con trong tổ trứng. Trứng có màu xám. Vỏ ngoài của ốc và phần xoắn ở đỉnh vỏ xuất hiện, sau đó tăng xoắn tăng lên.

– Tổ trứng sau 9 ngày: xuất hiện nắp mài và ốc di chuyển. Hạt trứng có màu xám đến xám đen. Vỏ ốc xuất hiện nhưng rất mỏng và mềm, có thể nhìn thấy các cơ quan bên trong. Nắp mài xuất hiện và ốc di chuyển chậm. Các xúc tu to và dài hơn.

– Tổ trứng sau 10 - 11 ngày: Hoàn thiện hình dạng ốc con và ốc di chuyển nhanh. Hạt trứng có màu xám, lớp vỏ canxi quanh hạt trứng bắt đầu nứt và tách rời nhau; tổ trứng mềm. Vỏ ốc màu vàng và vòng xoắn ốc sâu; ốc cử động mạnh trong lớp màng bao.

– Tổ trứng sau 12 - 13 ngày: chân chuyển động linh hoạt và ốc nở ra. Trứng có màu xám đen, lớp vỏ

canxi nứt vụn ra gần như hoàn toàn và ốc chui ra ngoài, tổ trứng rất mềm. Khối xoắn hoàn thành xuất hiện. Chân chuyển động linh hoạt. Ốc con bắt đầu chui ra khỏi hạt trứng.

3. KẾT LUẬN

Các loài ốc thuộc Họ Ampullariidae có tỷ lệ giới tính không đều, ốc cái chiếm tỷ lệ cao hơn ốc đực trong quần đàn, quần thể càng già thì tỷ lệ con cái càng tăng.

Họ ốc Ampullariidae sinh sản hữu tính, ốc đực và ốc cái phát triển giới tính riêng biệt, sau khi bắt cặp giao phối thì quá trình thụ tinh diễn ra trong buồng chứa tinh của con cái.

Các loài ốc thuộc Họ Ampullariidae có tập tính sinh sản khác nhau và có đặc điểm là chúng đẻ trứng thành từng đám và bám vào hốc đất, bùn hay trên thân cây thực vật thủy sinh. Hoạt động sinh sản tập trung vào mùa mưa sau thời kỳ vùi mình dưới đất.

Ốc thuộc họ Ampullariidae đẻ từng trứng hoặc từng đôi trứng đi ra khỏi đường sinh dục cái qua cơ quan đẻ trứng, sau đó trứng được đẩy ra khỏi cơ thể và gắn vào cạnh dưới của tổ trứng. Con cái có kích thước lớn hơn con đực các loài ốc thuộc họ Ampullariidae.

Trứng đẻ ra ngoài rất mềm có màu trong suốt và sau một thời gian được vôi hóa bởi một lớp canxi và hạt trứng trở nên cứng chắc và màu sắc hạt trứng cũng khác nhau tùy loài.

TÀI LIỆU THAM KHẢO

- Anh, T. K., Bình, T. T., Bình, N. T., & Hoa, N. T. T. (2010). Nghiên cứu một số đặc điểm sinh học sinh sản của ốc bươu đồng. *Tạp chí Đại học Khoa học, Trường Đại học Vinh*, 39(3A), 5-14.
- Banpavichit, S., Keawjam, R., & Upatham, E. S. (1994). Sex ratio and susceptibility of the Golden Apple Snail (*Pomacea canaliculata*). *Southeast Asian Journal of Tropical Medicine and Public Health*, 25(2), 387-391.
- Barnes, M. A., Fordham, R. K., Burks, R. L., & Hand, J. J. (2008). Fecundity of the exotic applesnail (*Pomacea insularum*). *Journal of the North American Benthological Society*, 27(3), 738-745. <https://doi.org/10.1899/08-013.1>.
- Bernatis, J. L. (2014). *Morphology, ecophysiology, and impacts of nonindigenous Pomacea in florida*. Doctor of philosophy thesis. University of florida.
- Berthold, T. (1989). Comparative conchology and functional morphology of the copulatory organ of the Ampullariidae (Gastropoda, Monotocardia) and their bearing upon phylogeny and palaeoecology. *Abhandlungen naturwissenschaftlicher Vereines in Hamburg*, 28, 141-164.
- Bình, L. V., & Thảo, N. T. T. (2017). Ảnh hưởng của thức ăn và tỷ lệ giới tính đến kết quả nuôi vỗ ốc bươu đồng (*Pila polita*). *Tạp chí Nông nghiệp và Phát triển nông thôn*, 7, 101-111.
- Bình, L. V., & Thảo, N. T. T. (2019). Tỷ lệ giới tính ốc bươu đồng (*Pila polita* Deshayes, 1830) ở đồng bằng sông Cửu Long. *Tạp chí Khoa học và Công nghệ nhiệt đới*, 19, 36-47.
- Bình, L. V. (2014). *Nghiên cứu áp trứng và ương ốc bươu đồng (Pila polita Deshayes, 1830)*. Luận văn Cao học Chuyên ngành Nuôi trồng Thủy sản. Trường Đại học Cần Thơ.
- Bình, L. V., Son, N. C., & Nhung, V. T. T., (2016). *Nghiên cứu đặc điểm sinh sản và xây dựng quy trình sản xuất giống ốc bươu đồng (Pila polita)*

- trên địa bàn huyện Cao Lãnh. Đề tài Khoa học - Công nghệ cấp cơ sở.
- Bình, N. T., & Đường, N. K. (2011). Nghiên cứu sản xuất con giống ốc bươu đông (*Pila polita*) trong điều kiện thực nghiệm. *Tạp chí khoa học, Trường Đại học Vinh*, 40(4A), 14-25.
- Bình, N. T. (2011). *Tìm hiểu một số đặc điểm sinh học sinh sản của ốc bươu đông (Pila polita) và thử nghiệm kỹ thuật sản xuất giống*. Luận văn Cao học Chuyên ngành Nuôi trồng Thủy sản. Trường đại học Vinh.
- Burks, R. L., Kyle, C. H., & Trawick, M. K. (2010). Pink eggs and snails: field oviposition patterns of an invasive snail (*Pomacea insularum*), indicate a preference for an invasive macrophyte. *Hydrobiologia*, 646(1), 243-251. DOI:10.1007/s10750-010-0167-1.
- Byers, J. E., McDowell, W. G., Dodd, S. R., Haynie, R. S., Pintor, L. M., & Wilde, S. B. (2013). Climate and pH Predict the Potential Range of the Invasive Apple Snail (*Pomacea insularum*) in the Southeastern United States. *Plos one*, 8(2), e56812. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0056812>.
- Catalán, N. M. Y., Fernandez, S., & winik, B. (2002). Oviductal structure and provision of egg envelopes in the apple snail *Pomacea canaliculata* (Gastropoda, Prosobranchia, Ampullariidae). *Biocell*, 26(1), 91-100.
- Coelho, A. R. A., Gonçalves, J., Calado, P. & Dinis, M. T. (2012). Freshwater snail *omacea bridgesii* (Gastropoda: Ampullariidae), life history traits and aquaculture potential. *Aquaculture, Aquarium, Conservation and Legislation International Journal of the Bioflux Society*, 5(3), 168-181.
- Cowie, R. H. (2002). Apple snails (Ampullariidae) as agricultural pests: their biology, impacts and management. In: *Molluscs as Crop Pests* (ed. G.M. Barker): 145-192.
- Cowie, R. H., Hayes, K. A., & Strong, E. E. (2015). The recent apple snails of Africa and Asia: a nomenclatural and type catalogue. The apple snails of the Americas: addenda and corrigenda. *Zootaxa* 3940, 1, 1-92.
- Chu, V. X. (2011). *Nghiên cứu một số đặc điểm sinh học và thử nghiệm sinh sản ốc bươu đông (Pila polita)*. Luận văn Cao học Chuyên ngành Sinh học Thực nghiệm. Trường đại học Tây Nguyên.
- Darby, P. C., Bennetts, R. E., & Percival, H. F. (2008). Dry down impacts on apple snail (*Pomacea paludosa*) demography: Implications for wetland water management. *Wetlands*, 28(1), 561-575. <https://doi.org/10.1672/07-115.1>.
- Dillon, R. T. J. R., Pearce, C. F. T. A., & Valdes, A. (2006). *Freshwater Gastropoda. Guide To Their Study Collection and Preservation*. American Malacological Society, USA: 251-259.
- Đình, N. V. (2005). *Động vật hại nông nghiệp*. Nhà xuất bản nông nghiệp Hà Nội.
- Đông, L. Đ. (1997). *Bước đầu nghiên cứu một số đặc điểm sinh học, sinh thái của ốc bươu vàng (Pomacea sp.) hại lúa và biện pháp phòng trừ chúng*. Luận văn thạc sĩ khoa học nông nghiệp. Trường Đại học Nông nghiệp I Hà Nội.
- Estebenet, A. L., & Cazzaniga, N. J. (1998). Sex related differential growth in *Pomacea canaliculata*. *Journal of Molluscan Studies*, 64(1), 119-123. <https://doi.org/10.1093/mollus/64.1.119>.
- Estebenet, A. L., & Martin, P. R. (2002). *Pomacea canaliculata*: Life history traits and their plasticity (Workshop: "Biology of Ampullariidae"). *Biocell*, 26(1), 83-89.
- Estoy, G. F., Yusa, Y., Wada, T., Sakurai, H., & Tsuchida, K. (2002). Size and age at first copulation and spawning of the apple snail, *Pomacea canaliculata*. *Applied Entomological Zoology*, 37(1), 199-205. DOI:10.1303/aez.2002.199.
- Gamarra-Luques, C., Winik, B., Vega, I. L., Albrecht, E. A., Catalán, N., & Castro-Vazquez, A. (2006). An integrative view to structure, function, ontogeny and phylogenetical significance of the male genital system in *Pomacea canaliculata* (Caenogastropoda, Ampullariidae). *Biocell*, 30(2), 345-357.
- García-ullo, M., Ramnarine, I. W., Gallo-García, M. M., Ponce-palafox, J. T., & GónGora-GóMez, M. (2007). Spawning and hatching of the edible snail *Pomacea patula* in the laboratory. *World Aquaculture Magazine*, 38(3), 50-52.
- Ghesquiere, S. (2003). *The apple snail (Ampullariidae)*. [http:// www.applesnail.net](http://www.applesnail.net).
- Goldman, B. D., Gwinner, E., Karsch, F. J., Saunders, D. Zucker, I., & Ball, G. F. (2004). *Circannual rhythms and photoperiodism*. In: *Chronobiology: biological timekeeping* (J.C. Dunlap, J. J. Loros and P. J. DeCoursey, eds). Sinauer Associates, Sunderland, MA: 107-142.
- Giàu, T. M. (2007). *Khảo sát một số yếu tố có khả năng ảnh hưởng đến một số mật số của ốc bươu đông Pila polita và ốc lác Pila conica khi sống chung với ốc bươu vàng Pomacea canaliculata*. Luận văn thạc sĩ sinh học động vật. Trường Đại học Sư phạm Hà Nội.
- Hiếu, H. Q. (1983). Kỹ thuật nuôi hải sản (Phần nuôi động vật thân mềm). *Nhà xuất bản nông thôn*.
- Ichinose, K., & Yoshida, K. (2001). Distribution of apple snail, related to rice field distribution and water flow. *Kyushu Plant Protection Research*, 47, 77-81.

- Ito, K. (2003). *Expansion of the Golden Apple Snail Pomacea Canaliculata and Features of Its Habitat*. Extension bulletin: Ya-Tai-Liangshi-Feiliao-Jishu-Zhongxin. Food and Fertilizer Technology Center.
- Joshi, R. C., Cowie, R. H., & Sebastian, L. S. (2017). *Biology and management of invasive apple snails*. Philippine Rice Research Institute (PhilRice), Maligaya, Science City of Muñoz.
- Kaneshuima, M., Yamauchi, S., & Higa, K. (1986). Sexual maturity of the apple snail, *Ampullarius insularis*. Proceedings of the Association for Plant Protection of Kyushu, 32, 101-103. DOI:10.1303/aez.2002.199.
- Kiyota, H., & Sogawa, K. (1996). *Ecology and management of the apple snail in Kyushu, Japan*. Proceedings of the International Workshop on the Pest Management Strategies in Asian Monsoon Agroecosystems, 187 - 195.
- Kobayashi, M., & Fujio, Y. (1993). Heritability of reproductive and growth- related traits in the apple snail *Pomacea canaliculata*. *Tohoku Journal of Agricultural Research*, 43, 95-100.
- Kyle, C. H., Plantz, A. L., Shelton, T., & Burks, R. L. (2013). Count your eggs before they invade: identifying and quantifying egg clutches of two invasive apple snail species (*Pomacea*). PLoS ONE, 8(10), e77736. DOI:10.1371/journal.pone.0077736.
- Levin, P. (2006). *Statewide Strategic Control Plan for Apple Snail (Pomacea canaliculata) in Hawai'i. Hawaiian Ecosystems at Risk Project*.
- Lum-Kong, A., & Ramnarine, I. W. (1988). Biology of the river conch *Pomacea urceus*. www.elsevier.com/locate/aqua-online, truy cập ngày 19/12/2021.
- Martín, P. R., Estebenet, A. L., & Cazzaniga, N. J. (2001). Factors affecting the distribution of *Pomacea canaliculata* (Gastropoda: Ampullariidae) along its southernmost natural limit. *Malacologia*, 43(1), 13-23.
- Mary, B. S., & Oliver, P. G. (1996). Land and freshwater mollusks and crustaceans. Department of Zoology, National museum of Wales, Cathays park, Cardiff CF3 3NP, UK, 34, 22-68.
- Mendoza, R., Aguilera, C., Hernández, M., Montemayor, J., Cruz E. (2002) Elaboración de dietas artificiales para el cultivo del caracol manzana (*Pomacea bridgesi*). *Revista AquaTIC*, 16, 1-18.
- Meyer-Willerer, A. O., & Santos-Soto, A. (2006). Temperature and light intensity affecting egg production and growth performance of the Apple Snail *Pomacea patula*. *Avances en Investigación Agropecuaria*, 10(3), 41-58.
- Mochida, O. (1988). Nonseedborne rice pests of quarantine importance. In: Rice Seed Health (Manila: International Rice Research Institute. 117-129.
- Phúc, P. Đ., & Chu, V. X. (2014). Nghiên cứu một số đặc sinh học của ốc bươu đồng (*Pila polita*). *Tạp chí Nông nghiệp và Phát triển nông thôn*, 1(12), 106-112.
- Quan, V. B. (2003). *Khảo sát đặc điểm về khả năng sinh sản, phát triển và sống sót của ốc bươu vàng Pomacea canaliculata và một số biện pháp phòng trừ tại một số tỉnh Đồng Bằng Sông Cửu Long*. Luận án thạc sĩ khoa học Nông Học. Khoa nông nghiệp. Trường Đại học Cần Thơ.
- Ranjah, A. R. (1942). The embryology of the Indian apple-snail, *Pila globosa* (swainson) [mollusca, Gastropoda]. Department of Zoology: University of Lucknow: 217-322.
- Richard, C.B., & Gary, J.B. (2003). Invertebrates. Second Edition. Sinauer Associates has become an imprint of Oxford University Press. Sunderland, Massachusetts.
- Roff, D. A. (1992). *The Evolution of Life Histories: Theory and Analysis*. Chapman and Hall, New York.
- Sáng, Đ. V., Nhân, V. T. T., Thảo, V. T., & Hoài, P. T. T. (2017). *Nghiên cứu kỹ thuật nhân nuôi ốc bươu đồng Pila polita và ốc lác Pila conica tại địa bàn ba tỉnh Điện Biên, Lai Châu và Sơn La*. Báo cáo tổng kết đề tài Khoa học và Công nghệ cấp bộ.
- Schnorbach, H. J. (1995). The golden apple snail (*Pomacea canaliculata*) an increasingly important pest in rice, and methods of control with Bayluscid. *Pflanzenschutz-Nachrichten Bayer*, 48, 313-346.
- Stearns, S. C., & Koella, J. C. (1986). The evolution of phenotypic plasticity in life- history traits: predictions of reaction norms for age and size at maturity. *Evolution*, 40(5), 893-913. doi: 10.1111/j.1558-5646.1986.tb00560.x.
- Syobu, S. (1996). Biology of apple snail *Pomacea canaliculata* and its control. *Shokubutsu-boeki*, 50, 211-217.
- Tiecher, M. J., Burela, S., & Martín, P. R. (2013). *Mating behavior, egg laying, and embryonic development in the South American apple snail Asolene pulchella (Ampullariidae)*. *Invertebrate Reproduction and Development*, <http://dx.doi.org/10.1080/07924259.2013.793624>
- Ting, H. N., Tan, S. K., & Martyn, E. Y. L. (2014). Singapore mollusca: 7. The family Ampullariidae (Gastropoda). *Nature in Singapore*, 7, 31-47.
- Thanh, Đ. N., Hải, H. T., & Cường, D. N. (2003). Thành phần loài của họ ốc bươu ở Việt Nam. *Tạp chí Sinh học*, 25(4), 1-5.

- Thành, L. V. (2013). *Nghiên cứu đặc điểm sinh học của ốc bươu vàng (Pomacea canalicula) và biện pháp quản lý tại Văn Giáo, Tịnh Biên, An Giang vụ Thu Đông năm 2012*. Luận văn Cao học Chuyên ngành Bảo vệ Thực vật. Trường Đại học Nông nghiệp Hà Nội.
- Thảo, N. T. T., Bình, L. V. & Tuyên, N.T.B. (2014b). Đặc điểm vị trí đẻ trứng và ảnh hưởng của thời gian phun nước đến quá trình nở trứng ốc bươu đồng (*Pila polita*). *Tạp chí Khoa học Trường Đại học Cần Thơ*, 35b, 91-96.
- Thảo, N. T. T., Bình, L. V., & Thi, Đ. A. (2014a). Nghiên cứu sự phát triển phôi và ảnh hưởng của các loại giá thể đến quá trình nở trứng ốc bươu đồng (*Pila polita*). *Tạp chí Khoa học Trường Đại học Cần Thơ*, 30b, 45-52.
- Thảo, N. T. T., Ý, N. V. N., Triệu, N. V., & Bình, L. V. (2016). Ảnh hưởng của kích thước đến hiệu quả sinh sản của ốc bươu đồng (*Pila polita*). *Tạp chí Khoa học Trường Đại học Cần Thơ*, 47b: 62-70.
- Visser, M. E., Caro, S. P., Van Oers, K., Schaper, S. V., & Helm, B. (2010). Phenology, seasonal timing and circannual rhythms: towards a unified framework. *Philosophical Transactions of the Royal Society B. Biological Sciences*, 365(1555), 3113-3127. doi: 10.1098/rstb.2010.0111.
- Voltzow, J. (1994). *Gastropod: Prosobranchia Microscopic Anatomy of Invertebrates. Mollusca I*. Wiley-Liss academic journals, 5, 111-252.