

DOI:10.22144/ctu.jvn.2022.053

ĐẶC ĐIỂM CƠ QUAN TIÊU HÓA VÀ NHU CẦU DINH DƯỠNG CỦA MỘT SỐ LOÀI ỐC THUỘC LỚP GASTROPODA

Lê Văn Bình^{1*} và Ngô Thị Thu Thảo²

¹Nghiên cứu sinh 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: 31/10/2021

Ngày nhận bài sửa: 13/12/2021

Ngày duyệt đăng: 22/04/2022

Title:

Nutritional characteristics of some snail species of the gastropoda

Từ khóa:

Đặc điểm dinh dưỡng, enzyme, Gastropoda, hệ tiêu hoá, tập tính ăn

Keywords:

Digestive system, enzyme, feeding, gastropoda, nutritional characteristics

ABSTRACT

The digestive cell of the gastropoda is the digestive sinuses covered by the epithelial layer, the epithelial layer that will form glandular cells and capillary injection cells, the digestive process consists of extracellular and intracellular digestion that occurs simultaneously mainly in the liver as the main. The digestive system of the gastropoda is complete with a separate mouth and anus, the mouth has radulas and the anus usually pours into the sinuses, the digestive system consists of the mouth, esophagus, stomach and hepatopancreatic liver. The gastropoda has enzyme protease, amylase, cellulase, lipase, pepsin and trypsin that work to digest food, for animal-eating snails the digestive enzyme cellulase is very low. Many rodents, mutilating foods such as seaweed, algae and deposited organic humus, others adapt to carnivorous behaviour. The nutritional characteristics of many species of snails belong to the gastropoda class in which mainly the group of sea snails changes with the stages of development. Meanwhile, freshwater snail species have no change in nutritional characteristics from the stage of snails to adult snails.

TÓM TẮT

Tế bào tiêu hóa của lớp Chân bụng là xoang tiêu hóa được bao trùm bởi lớp biểu mô, lớp biểu mô sẽ tạo thành tế bào tuyến và tế bào tiêm mao, quá trình tiêu hóa bao gồm tiêu hóa ngoại bào và tiêu hóa nội bào xảy ra đồng thời với nhau chủ yếu ở gan là chính. Cấu tạo hệ tiêu hóa của lớp Chân bụng hoàn chỉnh với miệng và hậu môn riêng biệt, miệng có các lưỡi sừng (radula) còn hậu môn thường đổ vào xoang áo, hệ tiêu hóa gồm có miệng, thực quản, dạ dày và gan tụy. Lớp Chân bụng có enzyme protease, amylase, cellulase, lipase, pepsin và trypsin hoạt động để tiêu hóa thức ăn, đối với ốc ăn động vật hoạt động enzyme tiêu hóa cellulase rất thấp. Nhiều loài gặm, cắn xén các loại thức ăn như rong, tảo và các mùn bã hữu cơ lắng đọng, một số loài khác thích nghi với tập tính ăn thịt. Đặc tính dinh dưỡng của nhiều loài ốc thuộc lớp Chân bụng trong đó chủ yếu là nhóm ốc biển thay đổi theo các giai đoạn phát triển. Trong khi đó, các loài ốc nước ngọt không có sự thay đổi đặc điểm dinh dưỡng từ giai đoạn ốc con đến ốc trưởng thành.

1. GIỚI THIỆU

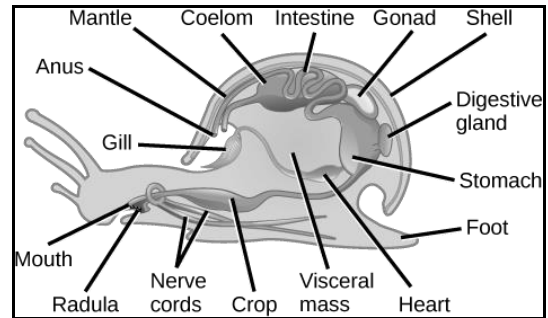
Ngành động vật thân mềm là một trong những ngành rất đa dạng về mặt sinh học (Gosling, 2004), có số lượng loài lớn nhất với 160.000 loài và được chia 8 lớp. Trong đó, lớp Chân bụng (Gastropoda) là lớp lớn nhất với hơn 40.000 loài ốc và cũng là lớp thích ứng cao nhất với môi trường sống, có khoảng 3.500 loài ốc sống trên cạn và dưới nước (Richard & Gary, 2003). Lớp Chân bụng (Gastropoda) có chiều hướng thích nghi đa dạng các loại thức ăn trong quá trình dinh dưỡng để tồn tại và phát triển. Nhiều loài chân bụng gặm, cắt xén các loại thức ăn như rong, tảo và các mùn bã hữu cơ lắng đọng (Strong et al., 2008; Wendy & Hay, 2011) nhưng một số loài khác lại thích nghi với tập tính ăn thịt (Thu và ctv., 2004; Harding, 2006; Thảo và ctv., 2009). Đặc tính dinh dưỡng của nhiều loài ốc thuộc lớp Chân bụng trong đó chủ yếu là nhóm Chân bụng biến thay đổi theo các giai đoạn phát triển (Thu và ctv., 2004; Woodcock & Benkendorff, 2008). Tuy nhiên, các loài Chân bụng nước ngọt không có sự thay đổi đặc điểm dinh dưỡng từ ăn tạp thiên về thực vật sang ăn động vật và thành phần thức ăn ít thay đổi từ giai đoạn ốc con đến ốc trưởng thành (Mendoza et al., 1999; Bernatis, 2014). Thành phần dinh dưỡng (hàm lượng protein, lipid và calcium) hay mùi vị của thức ăn và chế độ ăn cũng đã được chứng minh là có tác động tích cực vào quá trình sinh trưởng và tỷ lệ sống của đa số các loài thuộc lớp Chân bụng chẳng hạn như: Bào ngư *Haliotis midae* (Britz, 1995); ốc hương *Babylonia formosae*, *Babylonia areolata* (Zhou et al., 2007a, b; Chaitanawisuti et al., 2010); ốc *Dicathais orbita* (Nasution and Roberts 2004; Woodcock and Benkendorff, 2008); ốc bươu vàng *Pomacea urceus*, *Pomacea patula* (Mendoza et al., 1999; Ramnarine, 2004). Mục tiêu của bài tổng quan này nhằm: (1) tìm hiểu đặc điểm hệ tiêu hóa của lớp Chân bụng; (2) tìm hiểu các loại enzyme và vai trò của enzyme trong tiêu hóa thức ăn của lớp Chân bụng và (3) tìm hiểu đặc điểm dinh dưỡng của lớp Chân bụng, từ đó góp phần định hướng trong ương, nuôi động vật thân mềm Chân bụng (Gastropoda).

2. ĐẶC ĐIỂM DINH DƯỠNG CỦA LỚP CHÂN BỤNG (GASTROPODA)

2.1. Đặc điểm hệ tiêu hóa của lớp Chân bụng (Gastropoda)

Theo Thanh và Học (2001), phần lớn khối nội quan nằm ở vòng xoắn đầu tiên của vỏ ốc (Hình 1). Qua lớp màng mỏng có thể phân biệt được một số các bộ phận nội quan: đó là khối gan - tụy màu vàng

xen lẫn màu xanh đen. Đơn thận màu đen phủ một đoạn ruột. Ở con cái có tuyến anbumin màu vàng. Bao tim ở gờ bên trái và ống dẫn sinh dục đực (hoặc cái) ở bên phải. Hệ tiêu hóa trong thùy miệng có hành miệng, gồm có hai răng kitin ở hai bên, giữa là lưỡi sừng, tiếp đó là thực quản nối hành miệng với dạ dày, thực quản hẹp và dài. Dạ dày nằm trong khối gan - tụy. Sau dạ dày là ruột uốn khúc nằm xen kẽ trong khối gan - tụy, rồi đổ ra trực tràng chạy về phía trước cơ thể. Cuối cùng là hậu môn nằm bên phải cửa áo. Ở vùng miệng có một đôi tuyến nước bọt màu vàng đổ vào thực quản. Khối gan - tụy chia làm hai phần: phần tiêu hóa màu vàng pha đỏ, phần bài tiết màu đen.



Hình 1. Cấu tạo cơ thể của lớp Chân bụng (Ponder et al., 2019)

Ghi chú: Mouth (miệng), Radula (Lưỡi sừng), Visceral mass (Khối nội tạng), Mantle (Màng áo), Heart (Tim), Gonads (Tuyến Sinh dục), Coelom (Thế khoang), Shell (Vỏ), Anus (Hậu môn), Gill (Mang), Foot (Chân), Nerve cords (Dây thần kinh), Intestine (Ruột), Stomach (Dạ dày), Crop (điều), Digestive gland (Tuyến tiêu hóa).

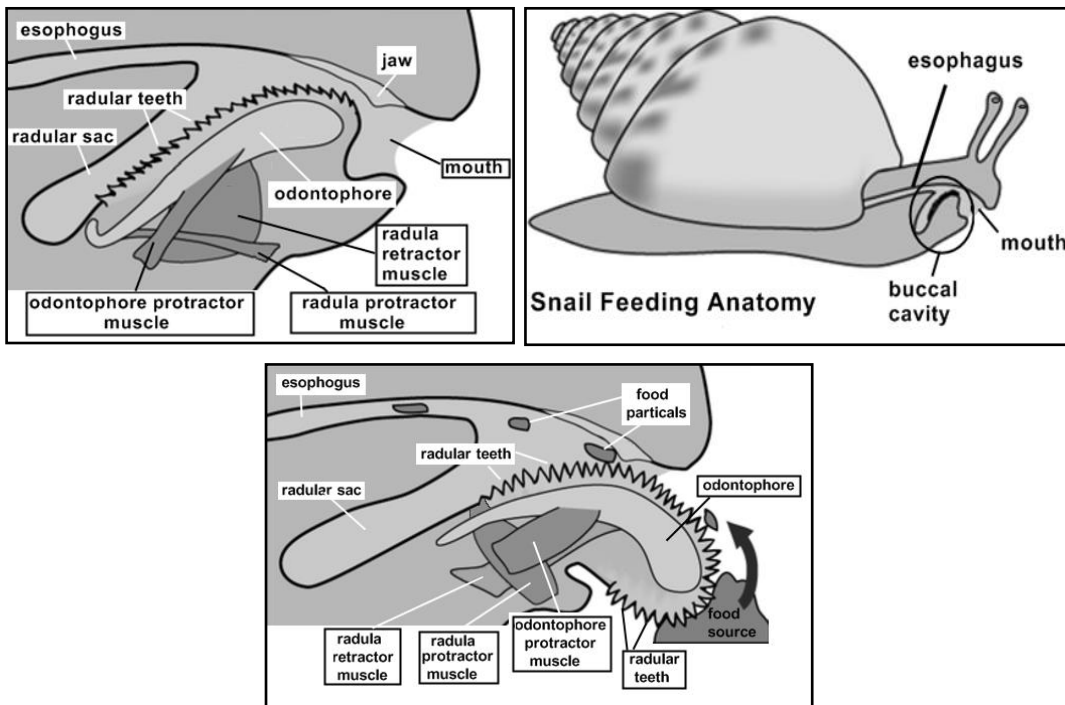
Phần lớn các loài trong lớp Chân bụng ăn thực vật (*Turbo sarmaticus*, *Nerita balteata*, *Haliotis midae*, *Pila polita*, *Pomacea urceus*, *Pomacea patula*,...), một số khác ăn thịt (*Dicathais orbita*, *Babylonia areolata*, *Babylonia formosae*,...) bằng cách bắt con mồi, tiết men tiêu hóa phân hủy con mồi rồi hút vào ống tiêu hóa, một số khác lọc thức ăn trong nước hay sống ký sinh. Đặc điểm đáng chú ý của hệ tiêu hóa chân bụng là có nhiều răng ở lưỡi sừng (tới hàng trăm ngàn răng), tiêu hóa ngoại bào là chủ yếu (mặc dù có khối gan có thể tiêu hóa nội bào), dạ dày quay hướng trước ra sau, tuyến nước bọt có thể tiết các chất hòa tan đá vôi hay chất độc (ốc cối *Conus*). Dạ dày của một số chân bụng ăn lọc như giống *Lambris* có trụ gelatin tiết men tiêu hóa bằng cách bào mòn dần, ruột sau có thể xuyên qua tâm thất. Ngược lại hệ tiêu hóa của một số chân bụng ký sinh lại tiêu giảm (Thuận & Sơn, 2004).

2.1.1. Cấu tạo hệ tiêu hóa của lớp Chân bụng

Lớp Chân bụng có cấu tạo hệ tiêu hóa hoàn chỉnh với miệng và hậu môn riêng biệt, miệng có các lưỡi sừng (radula), còn hậu môn thường đổ vào xoang áo. Miệng dẫn vào thực quản rồi đến dạ dày, liên kết với dạ dày là một hay có thể là nhiều tuyến tiêu hóa. Chất dinh dưỡng được hấp thụ đi vào hệ tuần hoàn máu để phân bố đi khắp cơ thể hay chứa trong các tuyến tiêu hóa để sử dụng sau. Các chất thải không được tiêu hóa đi qua ruột và ra ngoài qua hậu môn (Hình 2). Hệ tiêu hóa của lớp Chân bụng có 4 phần cơ bản như sau:

Miệng: Đây là phần đầu của ống tiêu hóa, trong thùy miệng có hành miệng, gồm có hai răng kitin ở hai bên, giữa là lưỡi sừng, tùy theo loài mà miệng được cấu tạo đơn giản hay phức tạp. Tuy nhiên, đối với các loài ăn lọc (bắt mồi thụ động) thì miệng có cấu tạo đơn giản, không có xoang miệng, răng, tuyến nước bọt, đối với các loài bắt mồi chủ động thì phần đầu ống tiêu hóa phình to hình thành xoang miệng,

bên trong có chứa phiến hàm, lưỡi sừng, răng sừng và tuyến nước bọt, ở bào ngư có đến hai tuyến nước bọt mở ra xoang miệng nơi có radula hình quạt (Campbell, 1965) và ở ốc bươu *Pila globosa*, ốc lác *Pila conica* và giống ốc bươu vàng *Pomacea* cũng có hai tuyến nước bọt hiện diện trên các mặt của khối miệng (Ghesquiere, 2003; Saxena, 2007). Phiến hàm do tầng ngoại bì của xoang miệng hình thành, với chức năng là kết hợp với lưỡi sừng để nghiền thức ăn. Lưỡi sừng được cố định trên một gờ cơ, lưỡi sừng có thể co vào trong túi (túi lưỡi sừng), trên lưỡi sừng có nhiều răng sừng. Mỗi hàng răng sừng được chia làm ba loại là răng giữa, răng bên và răng mé, các loài ăn thịt thường có răng sừng to, chắc nhưng số lượng răng sừng ít và ngược lại các loài ăn thực vật (hay ăn lọc) có số lượng răng nhiều nhưng răng nhỏ. Vùng miệng còn có một đôi tuyến nước bọt màu vàng đổ vào thực quản (Saxena, 2007).



Hình 2. Hệ thống tiêu hóa lớp Chân bụng (Ghesquiere, 2003)

Ghi chú: Buccal cavity (khoang miệng), Esophagus (thực quản), Food source (nguồn thức ăn), Food particles (hạt thức ăn), Jaw (hàm), Odontophore (cơ nâng đỡ), Odontophore protractor muscle (cơ duỗi nâng đỡ), Radular sac (túi răng), Mouth (miệng), Radula protractor muscle (cơ duỗi radula), Radula retractor muscle (cơ co rút radula)

Thực quản: Thực quản là một phần của ống tiêu hóa nối miệng và cổ họng xuống dạ dày, đối với loài bắt mồi chủ động thì thực quản thường dài và phình to (túi cord). Những loài ăn lọc thực quản ngắn bên

trong thành thực quản có nhiều tiêm mao làm nhiệm vụ vận chuyển và chọn lọc thức ăn (chỉ chọn lọc theo kích cỡ hạt thức ăn), ví dụ: ốc bươu *Pila globosa* và ốc lác *Pila conica* thực quản mở rộng ra đẩy thức ăn

xuống dạ dày nằm ở phía bên trái của khối nội tạng ngay dưới màng tim và có màu đỏ. Đối với bào ngư phân thực quản có hai phần phụ hai bên, ở phần đầu thực quản nhỏ sau đó lớn dần và tạo thành vùng chứa đựng thức ăn có vách mỏng và có khả năng đàn hồi (Campbell, 1965).

Dạ dày: Dạ dày màu đỏ, nằm trong khối gan - tụy hình túi, vách có nhiều nếp gấp. Dạ dày cũng có cấu tạo khác nhau tùy vào tập tính ăn và loại thức ăn của loài. Những loài ăn lọc dạ dày có vách mỏng. Những loài bắt mồi chủ động dạ dày có vách dày, mặt trong dạ dày có các phiến chitin hay đá vôi giúp cho quá trình nghiền nát thức ăn. McLean (1974) cho rằng dạ dày bào ngư nhỏ có một túi cụt dạng xoắn, tuyến tiêu hóa đa thùy thông với dạ dày nhờ các rãnh.

Gan tụy: Phần này có chức năng tiết ra men để tiêu hóa thức ăn. Khối gan tụy chia làm 2 phần: phần tiêu hóa có màu vàng đỏ, phần bài tiết màu đen nằm bao quanh dạ dày (Son, 2008). Ruột tiếp theo dạ dày, phần trực tràng thường chạy ngang qua xoang bao tim, tùy theo loài mà có thể có các trường hợp sau: trực tràng xuyên qua tâm thất; trực tràng chạy qua mặt dưới của tâm thất hoặc trực tràng đi qua mặt lưng của tâm thất. Tận cùng của ruột là hậu môn đổ ra xoang màng áo (Son, 2008).

2.1.2. Tế bào tiêu hóa và hình thức tiêu hóa của lớp Chân bụng

a. Tế bào tiêu hóa của lớp Chân bụng

Tế bào tiêu hóa của lớp Chân bụng cũng tương tự như ở các loài thuộc lớp Hai mảnh vỏ khác. Xoang tiêu hóa được bao trùm bởi lớp biểu mô, lớp biểu mô này sẽ tạo thành tế bào tuyến và tế bào tiêm mao (Thu, 2005). Vách đàn hồi của vùng điều có mô liên kết và mô cơ kém phát triển. Bên trong dạ dày có chứa đầy dịch nhầy được tạo thành các phiến nhầy có nhiệm vụ tập trung thức ăn và các thành phần từ tuyến tiêu hóa. Vùng tiếp giáp giữa dạ dày và ruột cấu tạo bởi các rãnh song song và các thùy nhỏ. Phần này tiếp nối với rãnh ruột nơi có nhiều tiêm mao và hai thùy nằm ở mặt bụng. Ruột được bao phủ bởi các mô liên kết xen kẽ các mạch máu nơi có nhiều tế bào máu (Thu, 2005). Theo Saxena (2007), tuyến tiêu hóa của ốc bươu *Pila globosa* có chứa ba loại tế bào: (1) Tế bào tiết: có tác dụng tiết ra các enzyme tiêu hóa cellulose; (2) Tế bào resorptive: có tác dụng tiêu hóa protein trong tế bào; (3) Tế bào lime: có tác dụng lưu trữ calcium và phosphate.

b. Hình thức tiêu hóa của lớp Chân bụng

Tương tự như ở các loài động vật thân mềm hai mảnh vỏ, quá trình tiêu hóa ngoại bào và nội bào xảy ra đồng thời với nhau nhất là ở gan. Tiêu hóa ngoại bào xảy ra ở vùng chứa thức ăn, tiếp theo là ở dạ dày và có thể xảy ra ở ruột. Quá trình chuyển hóa giải phóng ra monosaccharite, amino acid, alcohol và acid béo. Quá trình tiêu hóa và hấp thu cũng xảy ra ở ruột. Enzyme tiêu hóa được tiết vào dạ dày và quá trình tiêu hóa ngoại bào xảy ra trong dạ dày. Đa số lớp Chân bụng có giai đoạn cuối cùng của tiêu hóa là tiêu hóa nội bào và xảy ra bên trong tuyến tiêu hóa. Chất dinh dưỡng được hấp thu vào máu để cung cấp cho cơ thể hoặc dự trữ trong tuyến tiêu hóa. Những thức ăn không tiêu hóa được sẽ trôi xuống ruột và ra ngoài qua hậu môn (Thu, 2005; Phú, 2006).

c. Quá trình tiêu hóa và hấp thụ thức ăn của lớp Chân bụng

Răng sừng (radula) nằm ở phần dưới xoang miệng có nhiệm vụ lấy thức ăn, sau đó thức ăn được xé nhỏ ra nhờ cả răng bên (Campbell, 1965). Các hạt thức ăn được trộn lẫn với nước bọt, lưu lại ở vùng điều và sau đó vào dạ dày. Phần thức ăn không tiêu hóa gắn kết với nhau còn phần tiêu hóa đi vào các tuyến tiêu hóa, men tiêu hóa được tiết vào xoang của các tuyến này. Quá trình này xảy ra sau 45 phút kể từ khi thức ăn đi vào dạ dày và đạt đỉnh cao sau 6 - 13 giờ ở điều kiện 13°C (Campbell, 1965). Nguyên liệu không tiêu hóa được trong dạ dày được đẩy sang phần ruột. Các tiêm mao gắn với các thùy sẽ đào thải các mẫu thức ăn lớn và đưa các mẫu nhỏ vào các rãnh ruột. Tại đó, chúng được vận chuyển bằng các tiêm mao và được bao quanh bằng dịch nhầy tạo thành các thể bán mỏng. Ruột chứa các thành phần gồm các sản phẩm tiêu hóa dạng bán mỏng, các mẫu thức ăn nhỏ chưa được tiêu hóa và dịch tiêu hóa. Phần ở thể rắn được thải ra ngoài liên tục trong quá trình tiêu hóa. Phần dịch tiêu hóa chịu sự tác động của hệ tiêm mao và rung động của vách cơ. Quá trình chuyển hóa thức ăn cũng phụ thuộc vào nhiệt độ như ở các loài hai mảnh vỏ (Thu, 2005).

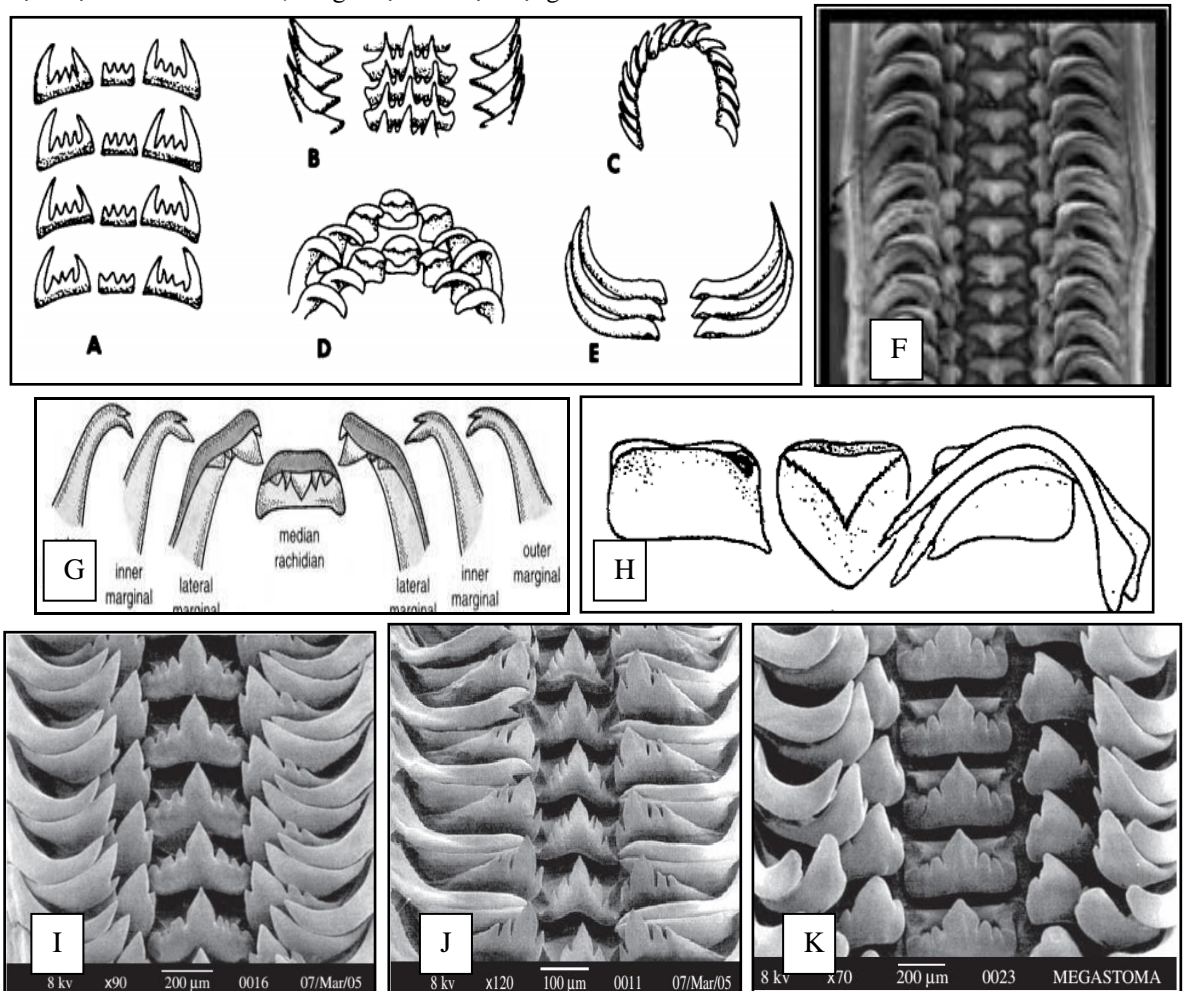
2.1.3. Đặc điểm lưỡi sừng (radula) của lớp Chân bụng

Lưỡi sừng (radula) thường xuất hiện ở nhiều loài thuộc lớp Chân bụng nhưng tiêu giảm ở các loài thuộc lớp Hai mảnh vỏ (Campbell, 1965; Isarankura & Runham, 1968). Lưỡi sừng được cấu tạo từ các chất sừng và là một bộ phận của xoang miệng. Xoang miệng là cơ quan nằm ở sau miệng, có cấu tạo phức tạp gồm có cơ và dây thần kinh. Lưỡi sừng bao gồm nhiều hàng răng có cấu tạo là một khối kitin

hay protein lát thành dưới của thực quản, mặt trên lưỡi sừng có nhiều dây răng kitin nhỏ có nhiệm vụ cắt, gặm thức ăn (Martín & Negrete, 2007; Saxena, 2007; Gayathri et al., 2016). Phần gốc của lưỡi sừng có các tế bào sinh ra phần lưỡi sừng khi bị bào mòn do quá trình tiêu hóa. Hoạt động của lưỡi sừng được điều khiển bởi các chùm cơ cơ và duỗi, lưỡi sừng có thể thò ra ngoài cạo và cuộn thức ăn là thực vật vào miệng (Foster, 1997; Venkatesan et al., 2016). Đỉnh của răng được làm cứng chắc bởi oxit sắt và đây là đặc điểm đặc trưng của nhóm ốc, còn đối với bào ngư, có đặc điểm lưỡi sừng dùng để cắt thức ăn hay để gom thức ăn (Campbell, 1965). Ở một số loài ốc đặc biệt khác như ốc cối, răng được cấu tạo dạng

kim, gai để chích nọc độc vào cơ thể con mồi. Sự sắp xếp của các sừng trên lưỡi sừng là đặc điểm quan trọng của từng loài (Hình 3).

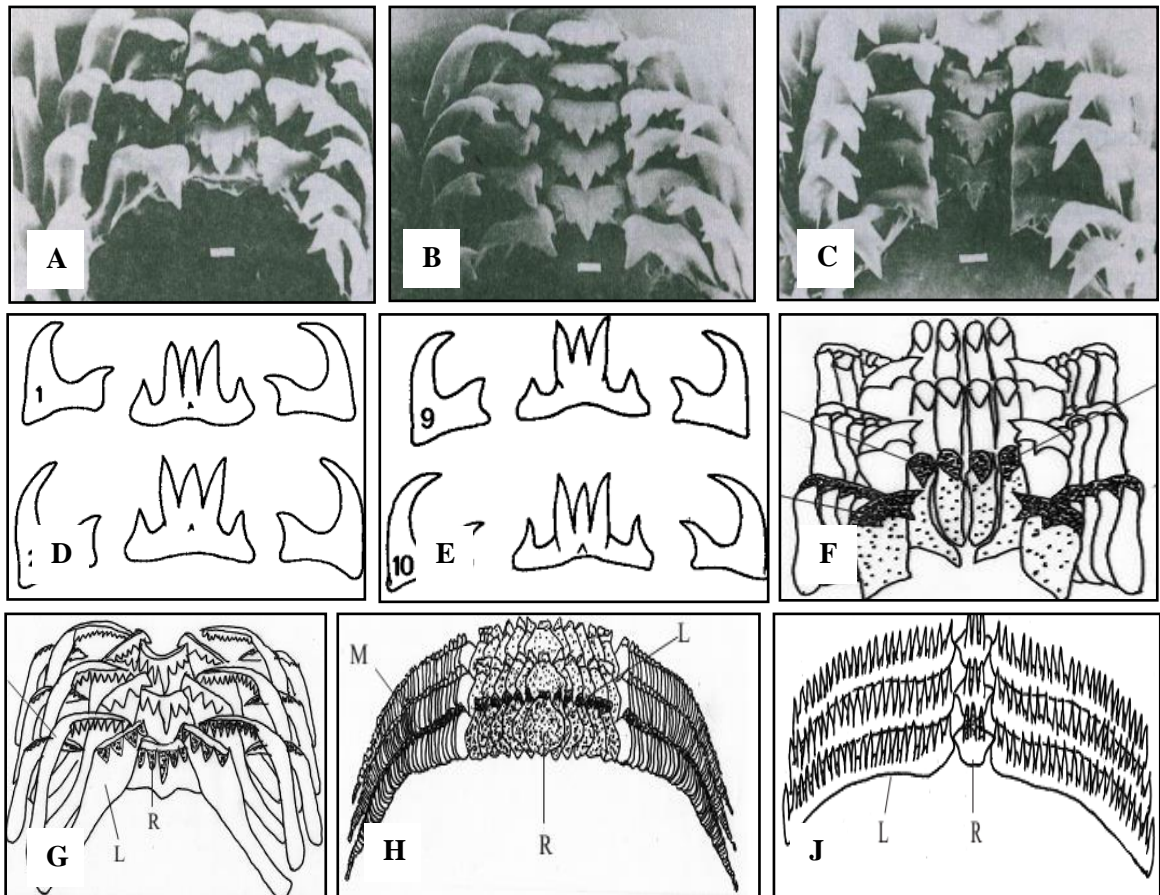
Số lượng răng trên mỗi hàng là đặc điểm của mỗi loài và đây cũng là một đặc điểm quan trọng được sử dụng trong phân loại lớp Chân bụng. Ở một số loài ốc có lưỡi sừng rất dài và hẹp, một số khác lại có lưỡi sừng nhiều răng. Các loài Chân bụng có vỏ đa phần có 7 răng trong mỗi hàng (Hickman et al., 1997; Saxena, 2007). Một số loài khác số lượng răng trên mỗi hàng giảm đi chỉ còn 3 răng hay 1 đôi răng (ốc cối).



Hình 3. Một số kiểu lưỡi sừng (radula) của lớp Chân bụng: (A) Ốc Busycon carica, (B) Ốc Murex regius, (C) Ốc Cypraea tigris, (D) Ốc Elysia viridis, (E) Ốc Scaphander lignarus, (F) Ốc Pila virens, (G) Ốc Pila Globosa, (H) S. papulosa, (I và J) Ốc bươu vàng Pomacea canaliculata và Pomacea scalaris, (K) Ốc Pomella megastoma (Hickman et al., 1997; Martín & Negrete, 2007; Saxena, 2007; Gayathri et al., 2016)

Đa số các loài thuộc lớp Chân bụng có hình dạng và số lượng răng không giống nhau, đặc biệt ngay cả trong cùng một loài nhưng cũng khác nhau về kích thước và về số lượng răng trong hàm chẳng hạn: Công thức răng sừng của bào ngư *Haliotis gianleadiscus* (∞ -5-1-5- ∞). Đối với ốc nháy *Strombus canarium* có bảy chiếc răng/hàng và với công thức 2-1-1-1-2 (Arularasan et al., 2011), đặc điểm răng, số lượng và công thức răng của loài ốc nháy cũng tương tự như ốc *Pila globosa* (Saxena, 2007), tuy nhiên ốc mặt trắng *Turbo sarmaticus* là loài ăn tạp thiên về thực vật nhưng lại có công thức răng ∞ -I-4-R-4-1- ∞ (Foster, 1997). Nghiên cứu Paoulayan and Remigio (1993) cho rằng các loài ốc bươu như: *Pila conica* (Hình 4-A), *Pila vittata* (Hình 4-B) và *Pila quadrasi* (Hình 4-C) trong hàm răng có từ 33 - 41 hàng răng và mỗi hàng răng cũng chỉ có 7 chiếc răng (2-1-1-1-2).

Theo nghiên cứu Altena and Gittenberger (1981) hay Venkatesan et al. (2016), mỗi loài ốc có đặc điểm răng riêng biệt, đối với những loài ốc ăn thức ăn là động vật số lượng hàng răng ít và lớn, ví dụ: ốc hương *Babylonia areolata* và *Babylonia spirata* (Hình 4-D và E) có khoảng 40 hàng răng và mỗi hàng có 7 chiếc răng (2-1-1-1-2), ốc *Tonna dolium* có công thức răng 3-D-2-R-2-D-3 (Hình 4-F), loài ốc *Rapana rapiformis* công thức răng 2-1-R-1-2 (Hình 4-G); còn đối với những loài ốc ăn thức ăn là thực vật số lượng răng nhiều và nhỏ, ví dụ như loài *Phalium glaucum* với công thức răng ∞ -5-R-5- ∞ (Hình 4-H) và loài *Murex virgineus* công thức răng ∞ -1-R-1- ∞ (Hình 4-J). Các nghiên cứu trước đây về răng ở lớp Chân bụng (Isarankura & Runham, 1968) cũng chỉ ra rằng càng về già số lượng răng giảm dần theo thời gian.



Hình 4. Công thức răng một số loài ốc thuộc lớp Chân bụng: ốc bươu *Pila conica*, *Pila vittata* và *Pila quadrasi* (2-1-1-1-2, A-C), ốc hương *Babylonia areolata* và *Babylonia spirata* (2-1-1-1-2, D và E), ốc *Rapana rapiformis* (3-D-2-R-2-D-3, F), Ốc *Tonna dolium* (2-1-R-1-2, G), Ốc *Phalium glaucum* ∞ -5-R-5- ∞ , H) và Ốc *Murex virgineus* (∞ - 1-R-1- ∞ , J) (Altena & Gittenberger, 1981; Paoulayan & Remigio, 1993; Venkatesan et al., 2016)

Ghi chú: F- Formula (công thức răng), R- Rachis (cuống hàm răng), L- Lateral (răng bên), M - Marginal (răng mép).

Từ đặc điểm lưỡi sừng (radula) của lớp Chân bụng cho thấy đa số các loài ốc nước ngọt có công thức răng giống nhau (2-1-1-2), số lượng hàng răng trong hàm khác nhau tùy loài và cũng là nhóm ốc có đặc điểm dinh dưỡng thiên về thực vật, không thay đổi thành phần dinh dưỡng theo thời gian phát triển khác nhau. Trong khi đó, một số loài ốc biển như ốc hương, ốc *Tonna dolium* và ốc *Rapana rapiformis* có đặc điểm răng to và ít, đây là nhóm ốc ăn thiên về động vật ở giai đoạn trưởng thành.

Hầu như tất cả các loài ốc nước ngọt thuộc lớp phụ mang trước đều có lưỡi sừng (radula) loại “Taenioglossan”, mỗi hàng chỉ có bảy răng đi qua. Tuy nhiên, đa phần các loài thuộc họ Neritidae có lưỡi sừng “Pidoglossan” chứa 60 - 80 răng ngang nhau. Mặc dù một số loài thuộc lớp phụ mang trước (Prosobranch) có hàm răng khá đơn giản (Campeloma). Các nghiên cứu về hoạt động của radular trong quá trình ăn thức ăn của ốc nước ngọt cho thấy ốc nhận biết thức ăn (mồi), cắt xé mồi và đưa thức ăn vào dạ dày (Hickman & Morris, 1985; Thomas et al., 1985).

2.2. Các loại enzyme và vai trò của enzyme trong tiêu hóa thức ăn của lớp Chân bụng

Những nghiên cứu về hoạt động của enzyme ở động vật thân mềm còn rất hạn chế. McLean (1974) đã tìm thấy glucanase trong hệ tiêu hóa của lớp Chân bụng, enzyme này mang chủ yếu là hoạt tính của amylase. Chúng thường tập trung nhiều ở vùng điều (vùng thực quản phình to và giáp với dạ dày) và vùng tuyến tiêu hóa. Glucose được tìm thấy trong vùng tuyến thức ăn, hoạt động phân giải protein đã được phát hiện ở tuyến nước bọt nơi có pH = 7,7, trong vùng chứa thức ăn, dạ dày và trong gan (Thilaga, 2005). Hoạt động phân giải của lipase được tìm thấy trong vùng chứa thức ăn. Đa số các loài thuộc lớp Chân bụng có tuyến nước bọt kết hợp với khoang miệng, tuy nhiên các loài thuộc lớp phụ mang trước (Prosobranchs) rất ít tiết enzyme tiêu hóa trong nước bọt, nó thường chỉ chứa chất nhầy và đôi khi chỉ có enzyme phân giải protease (Fretter & Graham, 1994). Cơ quan chính chứa enzyme tiêu hóa là các tuyến thực quản, đặc biệt đối với Lớp chân bụng ăn cỏ, tiết dịch enzyme tiêu hóa có khả năng phân giải carbohydrate chủ yếu là enzyme phân giải cellulase (Salvini-Plawen, 1988; Fretter & Graham, 1994). Thức ăn được dẫn vào dạ dày, trộn với men tiêu hoá từ tuyến thực quản và enzyme được tiết ra bởi các tuyến tiêu hóa (Fretter & Graham 1994), sau đó thức ăn được tiêu hóa thông qua các

ống dẫn và ống của tuyến tiêu hóa để hấp thụ (Fretter & Graham 1994).

Lớp Chân bụng có các loại enzyme tiêu hóa như: Protease, amylase, cellulase, lipase, pepsin và trypsin hoạt động để tiêu hóa thức ăn xuất hiện ở một số loài chủ yếu của lớp Chân bụng nước mặn như: ốc hương, ốc mặt trắng và bào ngư (Britz, 1995; Foster et al., 1999; Garcia-Carreno et al., 2003; Kim và ctv., 2005; Garcia-Esquivel & Felbeck, 2006; Zhou et al., 2007b) và ốc nước ngọt như: ốc bươu *Pila globosa*, ốc bươu vàng *Pomacea* sp., *Helix pomatia*, *Ammicola limosa*, *Biomphalaria glabrata* (Gilberton & Jones, 1972; Kesler & Tulou, 1980; Saxena, 2007). Thức ăn được đưa vào miệng từ bên ngoài, sau đó qua một thực quản dài, gắn kết trong dịch nhầy và di chuyển bằng lông mao, cũng giống như trong đường tiêu hóa của lớp hai mảnh vỏ, tuy nhiên có đặc điểm khác với lớp hai mảnh vỏ ở chỗ là lớp hai mảnh vỏ tiêu hóa bắt đầu gần như ngay lập tức sau khi thức ăn được tiêu thụ, với sự xuất hiện của nước bọt từ các tuyến đổ vào khoang miệng với thực quản. Trong thời gian nghiền và bôi trơn thức ăn có xuất hiện amylase và protease (Garcia-Esquivel & Felbeck, 2006; Zhou et al., 2007b).

Cấu tạo dạ dày ở lớp Chân bụng được thiết kế bằng những nếp gấp, rãnh và các khu vực sắp xếp của tiêm mao, có một lá chắn dạ dày, với mục đích là kiểm soát sự chuyển động của chất nhầy và các enzym tiêu hóa (Reavell, 1980). Nghiên cứu của Kesler & Tulou (1980) và Kesler (1983) trên một số loài ốc nước ngọt cho thấy có xuất hiện của cellulase trong ống tiêu hóa, hoạt động của cellulase thường được tìm thấy trong dạ dày, tuyến tiêu hóa và đường ruột. Một số bằng chứng cho thấy rằng cellulase được sản xuất nội sinh và đã được phát hiện ở một số loài ốc sống trong đất (Kesler & Tulou, 1980), hoạt động cellulase có thể hữu ích khi đóng vai trò là một phương pháp gián tiếp kích thích sự thèm ăn của ốc. Theo ghi nhận của Saxena (2007), ốc *Pila globosa* cũng có các dịch tiết của các tuyến nước bọt có chứa chất nhầy và cellulase tiêu hóa tinh bột. Chất nhầy bôi trơn lưỡi sừng, nhằm giúp trong việc vận chuyển thức ăn tốt hơn.

Ốc nước ngọt cũng có thể chủ động vận chuyển các amino acid và đường ngay trên bề mặt cơ thể của chúng (Gilberton & Jones, 1972). Thomas et al. (1984) phát hiện giống *Biomphalaria* có thể chủ động vận chuyển các chuỗi ngắn acid cacboxylic để phân hủy mô của một số thực vật kích thước lớn (macrophyte) vào môi trường bên trong cơ thể, các tác giả còn cho rằng ốc có thể hấp thụ lên đến 6%

nhu cầu năng lượng của nó từ acetate trong môi trường acid. Ngoài ra, hoạt động hấp thu glucose và maltose đã được ghi nhận ở loài *Biomphalaria glabrata* (Thomas et al., 1990).

2.3. Đặc điểm dinh dưỡng của lớp Chân bụng

Lớp Chân bụng có chiều hướng thích nghi đa dạng trong quá trình dinh dưỡng để tồn tại. Nhiều loài chân bụng gặm, cắt xén các loại thức ăn như rong, tảo và các mùn bã hữu cơ lắng đọng (Foster, 1997; Tan & Clements, 2008; Strong et al., 2008; Wendy & Hay, 2011) nhưng một số loài khác lại thích nghi với tập tính ăn thịt (ốc hương, ốc vặn *Rapana venosa* và ốc *Dicathais orbita*), chúng sử dụng các loại thức ăn như bọt biển, san hô, sụn, vẹm, ngao, giun nhiều tơ, trai, tôm, mực, cua, ốc, hến và các động vật có xương sống khác (Thu và ctv., 2004; Thu, 2005; Harding, 2006; Thảo và ctv., 2009). Chúng sử dụng nhiều hoạt động khác nhau để ăn mỗi như đục lỗ làm thủng vỏ con mồi, hòa tan mồi bằng các dung dịch đặc trưng hoặc sử dụng các gai có nọc độc để làm tê liệt con mồi (*Charonia tritonis*, *Conus geographus*, *Conus textile*, *Conus marmoreus*). Một số loài chân bụng còn có đời sống ký sinh ngoại bào trên các loài da gai hoặc động vật thân mềm khác. Ngoài ra, còn một số hình thức dinh dưỡng khác như việc sử dụng các chất nhầy ở một số loài thuộc lớp chân bụng (Thu, 2005).

Đặc tính dinh dưỡng của nhiều loài ốc thuộc lớp Chân bụng trong đó chủ yếu là nhóm ốc biển thay đổi theo các giai đoạn phát triển. Giai đoạn phát triển trong trứng, ấu trùng dinh dưỡng bằng noãn hoàng. Hoạt động của cơ quan tiêu hóa chỉ bắt đầu khi ấu trùng ở giai đoạn veliger (ốc hương, ốc nháy, ốc mặt trắng, ốc vặn, ốc đĩa). Trong giai đoạn ấu trùng veliger (giai đoạn ấu trùng sống trôi nổi), chúng có khả năng bắt mồi và ăn lọc các loài thực vật phù du đơn bào có kích thước nhỏ (Thu và ctv., 2004; Harding, 2006; Thảo & Ngân, 2011). Nhiều nghiên cứu cho thấy rằng một số loài tảo đơn bào có kích thước nhỏ như *Isochrysis sp.*, *Tetraselmis sp.*, *Nanochloropsis sp.*, *Chaetoceros sp.* là thức ăn thích hợp cho ương nuôi ấu trùng veliger của ốc hương *Babylonia areolata* (Minh, 2004; Thu và ctv., 2004), ốc vặn *Rapana venosa* (Harding, 2006), ốc nháy *Strombus canarium* (Cob et al., 2009). Khi ấu trùng chuyển sang giai đoạn sống đáy, chúng trở về tập tính dinh dưỡng đặc trưng của loài như: ốc ăn thịt động vật biển hình như ở một số loài ốc hương *Babylonia areolata*, *B. spirata*, *B. zeylanica*, ốc *Volagalea arochlidium* và ốc *Dicathais orbita* (Thu và ctv., 2004; Woodcock & Benkendorff, 2008;

Thảo và ctv., 2009; Chaitanawisuti et al., 2011), ốc ăn thực vật và mùn bã hữu cơ như: ốc nháy *Strombus canarium*, *S. pugilis* (Cob et al., 2008), ốc mặt trắng *Turbo sarmaticus* (Foster, 1997) và ốc đĩa *Nerita balteata* (Tan et al., 2008). Trong khi đó, các loài ốc nước ngọt không có sự thay đổi đặc điểm dinh dưỡng từ ăn tạp thiên về thực vật sang ăn động vật và thành phần thức ăn của ốc thuộc họ Ampullariidae ít thay đổi từ giai đoạn ốc con đến ốc trưởng thành (Bernatis, 2014).

Thành phần dinh dưỡng của thức ăn, chế độ ăn, mùi vị của thức ăn đã có tác động tích cực vào quá trình sinh trưởng cũng như tỷ lệ sống của đa số các loài thuộc lớp Chân bụng chẳng hạn như: bào ngư *Haliotis midae* (Britz, 1995), ốc hương *Babylonia areolata*, *B. formosae* (Zhou et al., 2007a, 2007b; Chaitanawisuti et al., 2010), ốc *Dicathais orbita* (Woodcock & Benkendorff, 2008), ốc bươu vàng *Pomacea urceus*, *P. patula* và *P. bridgesii* (Mendoza et al., 1999; Ramnarine, 2004).

Nhu cầu protein của các loài Chân bụng ăn động vật thường cao hơn loài Chân bụng ăn tạp thiên về thực vật, mặt khác, nhu cầu protein còn chịu ảnh hưởng của kích cỡ. Kết quả nghiên cứu của Britz and Hecht (1997) cho thấy bào ngư *Haliotis midae* ở giai đoạn có kích thước nhỏ (khối lượng 0,2 g và chiều cao 10,5 mm) nhu cầu đạm chỉ khoảng 20 - 24% và tăng lên 34 - 44% ở giai đoạn kích thước lớn (7,8 g và chiều cao 36,3 mm), ốc hương giống *Babylonia areolata* đòi hỏi đến 35 - 45% đạm để đảm bảo sinh trưởng (Zhou et al., 2007a; Chaitanawisuti et al., 2010; Chaitanawisuti et al., 2011). Đối với một số loài ốc nước ngọt, nhu cầu protein dường như ít biến động giữa các loài, ví dụ của ốc *Semisulcospira gottschei* là 22% và của ốc bươu vàng (*Pomacea bridgesii*, *Pomacea urceus*) nhu cầu protein từ 20 - 25%. Trong khi đó Diễm và ctv. (2018) nghiên cứu trên ốc bươu đồng *Pila polita* cho thấy ở giai đoạn nhỏ loài ốc này có nhu cầu protein là 28,82% đảm bảo cho sinh trưởng tối ưu, trong khi đó ở giai đoạn trưởng thành nhu cầu protein có thể 22,12% (Binh & Thao, 2018).

Nhu cầu về hàm lượng lipid cũng được nghiên cứu trên một số loài thuộc Lớp Chân bụng: Ví dụ như bào ngư *Haliotis midae* ở giai đoạn có kích thước nhỏ (25 - 30 mm) là 4% và ở giai đoạn có kích thước lớn (65 - 70 mm) là 7% (Green et al., 2011), đối với ốc hương giống nhu cầu lipid từ 7 - 10% (Zhou et al., 2007b; Chaitanawisuti et al., 2011). Đối với calcium, nghiên cứu của Oluokun et al. (2005) cho rằng ốc *Archachatina marginata* có nhu cầu cao về canxi (6-8%) để sinh trưởng khối lượng,

phát triển chiều dài và sử dụng thức ăn tốt hơn. Ngược lại, bào ngư *Haliotis midae* không đòi hỏi mức độ canxi cao, chỉ cần 0,05% (Coote et al., 1996) và ốc hương *Babylonia areolata* mức độ yêu cầu canxi chỉ là 1% (Chaitanawisuti et al., 2010). Ốc nước ngọt đặc biệt là loài ốc bươu đồng *Pila polita* đòi hỏi nhu cầu canxi (7,4%) và ốc *Archachatina marginata* có nhu cầu cao về canxi (6-8%) cao hơn so với một số nhóm Chân bụng sống trong môi trường nước mặn 0,05 - 1%.

Calcium được xem là một trong những yếu tố quan trọng có liên quan đến độ cứng, độ kiềm và pH, cho nên có ảnh hưởng rất lớn đến sự phân bố của nhiều loài động vật thân mềm chân bụng nước ngọt (Briers, 2003), các loài này cần canxi cho sự tồn tại và phát triển (Amusan & Omidiji, 1988; Thompson & Cheney, 1996). Nghiên cứu cho thấy sự tăng trưởng ở ốc giống, ốc trưởng thành và khả năng sinh sản của ốc mẹ giảm khi các loài Chân bụng nước ngọt *Physa gyrina*, *P. acuta*, *Lymnaea stagnalis* sống ở những vùng có hàm lượng canxi < 5 mg/L (Hunter & Lull 1977; Lodge et al., 1987; Hoverman et al., 2011). Các loài Chân bụng nước ngọt có thể hấp thụ canxi từ thức ăn hay trực tiếp từ nguồn nước (Mazuran et al., 1999; Oluokun et al., 2005; Badmos et al., 2016). Vỏ ốc cứng chắc và dày phụ thuộc rất lớn vào hàm lượng canxi (Marxen et al., 2003; Glass & Darby, 2009), ngoài ra canxi còn có chức năng như dung dịch đệm tham gia vào quá trình trao đổi chất và sản xuất các tế bào (Ireland, 1991 và 1993), thành phần canxi chiếm 30% tổng khối lượng cơ thể động vật thân mềm Chân bụng (Badmos et al., 2016). Theo Greenaway (1971), sự hấp thụ canxi ở những môi trường có hàm lượng canxi cao sẽ ảnh hưởng đến cân bằng các dưỡng chất trong huyết tương của ốc *Lymnaea stagnalis* và vận chuyển thụ động canxi có thể xảy ra khi hàm lượng canxi trên 20 mg/L, trong khi hàm lượng canxi 15 mg/L trong môi trường thì ốc *Lymnaea stagnalis* có thể hấp thụ trên 50% canxi. Oluokun et al. (2005) cho rằng ốc

Archachatina marginata có nhu cầu cao về canxi (6 - 8%) để sinh trưởng khối lượng, phát triển chiều dài và sử dụng thức ăn tốt hơn. Đối với bào ngư không đòi hỏi mức độ canxi cao chỉ cần 0,05% (Coote et al., 1996). Nghiên cứu trên ốc bươu đồng *Pila polita*, Bình và ctv. (2017) phát hiện thấy nhu cầu calcium của loài ốc này ở giai đoạn nhỏ là 6,57%, trong khi đó ở giai đoạn trưởng thành tỷ lệ calcium thích hợp trong khẩu phần ăn là 4,51% (Bình & Thao, 2019).

3. KẾT LUẬN

Các loài ốc thuộc lớp Chân bụng có hai quá trình tiêu hóa là tiêu hóa ngoại bào và tiêu hóa nội bào, các quá trình này xảy ra đồng thời với nhau và chủ yếu ở gan.

Cấu tạo hệ tiêu hóa của lớp Chân bụng hoàn chỉnh với miệng và hậu môn riêng biệt, miệng có các lưỡi sừng (radula), còn hậu môn thường đổ vào xoang áo. Hệ tiêu hóa được chia thành 4 phần cơ bản đó là (1) Miệng, (2) Thực quản, (3) Dạ dày và (4) Gan tụy.

Lưỡi sừng (radula) của ốc nước ngọt có công thức răng cơ bản giống nhau (2-1-1-2), số lượng hàng răng trong hàm khác nhau tùy loài và cũng là nhóm ốc có đặc điểm dinh dưỡng thiên về thực vật. Trong khi đó, một số loài ốc biển có đặc điểm răng to và ít, đây là nhóm ốc ăn thiên về động vật ở giai đoạn trưởng thành.

Lớp Chân bụng có enzyme protease, amylase, cellulase, lipase, pepsin và trypsin hoạt động để tiêu hóa thức ăn, đối với ốc ăn động vật hoạt động enzyme tiêu hóa cellulase rất thấp.

Đặc điểm dinh dưỡng của nhiều loài ốc thuộc lớp Chân bụng trong đó chủ yếu là nhóm ốc biển thay đổi theo các giai đoạn phát triển. Tuy nhiên, các loài ốc nước ngọt không có sự thay đổi đặc điểm dinh dưỡng từ giai đoạn ốc con đến ốc trưởng thành.

TÀI LIỆU THAM KHẢO

- Altena, C. O. V., & Gittenberger, E. (1981). The genus *Babylonia* (Prosobranchia, Buccinidae). *Zoologische verhandelungen*, 188, 1-168.
- Arularasan, S., Kesavan, K., & Lyla, P. S. (2011). Scanning electron microscope (SEM) studies of Radula of the Dog Conch *Strombus canarium* (Gastropoda: Strombidae). *European Journal of Experimental Biology*, 1(1), 122-127.
- Baker, P., Frank, Z., & Shirley, B. M. (2009). Feeding rates of an introduced freshwater gastropod *Pomacea insularum* on native and nonindigenous aquatic plants in Florida. *Journal of Molluscan Studies*, 76(2), 138-143. DOI:10.1093/mollus/eyp050.
- Bernatis, J. L. (2014). *Morphology, ecophysiology, and impacts of nonindigenous pomacea in florida* (Doctor of philosophy thesis). University of Florida.
- Briers, R. A. (2003). Range size and environmental calcium requirements of British freshwater gastropods. *Global Ecology and Biogeography*, 12, 47-51. <https://doi.org/10.1046/j.1466-822X.2003.00316.x>.

- Britz, P. J. (1995). *The nutritional requirements of Haliotis midae and development of a practical diet for abalone aquaculture* (doctoral dissertation). Rhodes University.
- Britz, P. J., & Hecht, T. (1997). Effect of dietary protein and energy level on growth and body composition of South African abalone, *Haliotis midae*. *Aquaculture*, 156(1), 195-210. [https://doi.org/10.1016/S0044-8486\(97\)00090-2](https://doi.org/10.1016/S0044-8486(97)00090-2).
- Campbell, J. (1965). The structure and function of the alimentary canal of the black abalone, *H. cracherodii* Leach. *American Microscopical Society*, 84(3), 376-395. <https://doi.org/10.2307/3224726>
- Chaitanawisuti, N., Kritsanapun, S., & Santhaweesuk, W. (2011). Effects of dietary protein and lipid levels and protein to energy ratios on growth performance and feed utilization of hatchery-reared juvenile spotted babylon (*Babylonia areolata*). *Aquaculture International*, 19(1), 13-21. DOI: 10.1007/s10499-010-9337-4
- Chaitanawisuti, N., Rodruang, C., & Piyatiratitivorakul, S. (2010). Optimum dietary protein levels and protein to energy ratios on growth and survival of juveniles spotted Babylon (*Babylonia areolata*) under the recirculating seawater conditions. *International Journal of Fisheries and Aquaculture*, 2(2), 58-63. <https://doi.org/10.5897/IJFA.9000024>.
- Chaitanawisuti, N., Sungsirin, T., & Piyatiratitivorakul, S. (2010). Effects of dietary calcium and phosphorus supplementation on the growth performance of juvenile spotted babylon *Babylonia areolata* culture in a recirculating culture system. *Aquaculture International*, 18(3), 303-313. DOI: 10.1007/s10499-009-9244-8.
- Cob, Z. C., Arshad, A., Ghaffar, A. M. A., Bujang, J. S., & Muda, W. L. W. (2009). Development and Growth of Larvae of the Dog Conch, *Strombus canarium* (Mollusca: Gastropoda), in the Laboratory. *Zoological Studies*, 48(1), 1-11.
- Cob, Z. C., Aziz, A., Japar, S. B., and Maxlan, A.G. (2008). Sexual Maturity and sex determination in *Strombus canarium*. *Zoological Studies*, 47(3), 318-325.
- Coote, T. A., Hone, P. W., Kenyon, R., & Maguire, G. B. (1996). The effect of different combinations of dietary calcium and phosphorus on the growth of juvenile *Haliotis laevis*. *Aquaculture*, 145(1-4), 267-279. [https://doi.org/10.1016/S0044-8486\(96\)01303-8](https://doi.org/10.1016/S0044-8486(96)01303-8).
- Đặng Ngọc Thanh & Trương Quang Học (2001). Hướng dẫn thực tập động vật không xương sống. Nhà xuất bản Đại Học Quốc Gia Hà Nội.
- Foster, G. G. (1997). *Growth, reproduction and feeding biology of Turbo sarmaticus (vetigastropoda) along the coast of the eastern cape province of south africa* (doctoral dissertation). Rhodes university.
- Foster, G. G., Hodgson, N.A., & Boyd, C.S. (1999). Polysaccharolytic activity of the digestive enzymes of the macroalgal herbivore, *Turbo sarmaticus* (Mollusca: Vetigastropoda: Turbinidae). *Comparative Biochemistry and Physiology Part B: Biochemistry and Molecular Biology*, 122(1), 47-52. [https://doi.org/10.1016/S0305-0491\(98\)10139-6](https://doi.org/10.1016/S0305-0491(98)10139-6).
- Fretter, V., & Graham, A. (1994). *British Prosobranch Molluscs: Their functional anatomy and ecology*. The Dorset Press, Dorchester, Dorset, Great Britain.
- Garcia-Carreno, F. L., Toro, M. A. N., & Serviere-Zaragoza, E. (2003). Digestive enzymes in juvenile green abalone, *Haliotis fulgens*, fed natural food. *Comparative Biochemistry and Physiology Part B*, 134(1), 143-150. DOI: 10.1016/s1096-4959(02)00221-x.
- Garcia-Esquivel, Z., & Felbeck, H. (2006). Activity of digestive enzymes along the gut of juvenile red abalone (*Haliotis rufescens*), fed natural and balanced diets. *Aquaculture*, 261(2), 615-625. <https://doi.org/10.1016/j.aquaculture.2006.08.022>.
- Gayathri, M., Ramasamy, M., & Santhiya, N. (2016). Radular ultrastructure of freshwater apple snail *Pila virens* (Gastropoda: Ampullariidae). *Journal of Environment and Life Sciences*, 1(1), 71-75.
- Ghesquiere, S. (1998 - 2003). The apple snail (Ampullariidae). URL: <http://www.apple-snail.net>, accessed on 28/9/2021.
- Glass, N. H., & Darby, P.C. (2009). The effect of calcium and pH on Florida apple snail, *Pomacea paludosa*, shell growth and crush weight. *Aquatic Ecology*, 43, 1.085-1.093. DOI 10.1007/s10452-008-9226-3: 1-9.
- Green, A. J., Jones, C. L. W., & Britz, P. J. (2011). Effect of dietary lipid level on growth and feed utilization in cultured South African abalone *Haliotis midae* L. fed diets with a constant protein-to-energy ratio. *Aquaculture Research*, 42(1), 1501-1508. DOI:10.1111/j.1365-2109.2010.02742.x.
- Greenaway, P. (1971). Calcium regulation in the freshwater mollusc, *Limnaea stagnalis* (L.) (Gastropoda: Pulmonata). I. The effect of internal and external calcium concentration. *Journal of Experimental Biology*, 54(1), 199-214. <https://doi.org/10.1242/jeb.54.1.199>.
- Harding, M. (2006). Growth and development of Veined rapa whelk *Rapana venosa* veliger. *Journal of Shellfish Research*, 25(3), 941-946. [https://doi.org/10.2983/0730-8000\(2006\)25\[941:GADOVR\]2.0.CO;2](https://doi.org/10.2983/0730-8000(2006)25[941:GADOVR]2.0.CO;2).

- Hickman, C. P. J. R., Roberts, L. S., & Larson, A. (1997). *Integrated principles of zoology*. New York: Ties Mirror Education Group.
- Hickman, C., & Morris, T. (1985). Gastropod feeding tracks as a source of data in analysis of the functional morphology of radulae. *Veliger*, 27, 357 - 365.
- Ireland, M. P. (1991). The effect of dietary calcium on growth, shell thickness and tissue calcium distribution in the snail *Achatina fulica*. *Comparative Biochemistry and Physiology Part A: Physiology*, 98(1), 111-116. [https://doi.org/10.1016/0300-9629\(91\)90587-3](https://doi.org/10.1016/0300-9629(91)90587-3).
- Ireland, M.P. (1993). The effect of diamox at two dietary calcium levels on growth, shell thickness and distribution of Ca, Mg, Zn, Cu, P in the tissues of the snail *Achatina fulica*. *Comparative Biochemistry and Physiology Part C: Comparative Pharmacology*, 104(1), 21-28.
- Isarankura, K., & Runham, N.W. (1968). Studies on the replacement of the gastropod radula. *Malacologia*, 7(1), 71-91.
- Kesler, D. (1983). Variation in cellulase activity in *P. heterostropha* and other species of gastropods in a New England Pond. *The American Midland Naturalist Journal*, 109, 280-288.
- Kesler, D., & Tulou, C. (1980). Cellulase activity in the freshwater gastropod *Ammicola limosa*. *Nautilus*, 94, 135 - 137. <https://doi.org/10.2307/2425408>.
- Son, L. T. (2008). *Giáo trình thực hành động vật học (phần hình thái-giải phẫu)*. Nhà xuất bản đại học Huế.
- Martín, S. M., & Negrete, L. H. L. (2007). Radular ultrastructure of South American Ampullariidae (Gastropoda: Prosobranchia). *Brazilian Journal of Biology*, 67(4), 721-726. DOI: 10.1590/S1519-69842007000400019.
- Mclean, R. B. (1974). Direct shell acquisition by hermit crabs from gastropods. *Experientia*, 30(2), 206-208. [https://doi.org/10.1016/0022-0981\(83\)90065-5](https://doi.org/10.1016/0022-0981(83)90065-5).
- Mendoza R., Aguilera, C., Montemayor, J., & Rodríguez, G. (1999). Utilization of artificial diets and effect of protein/energy relationship on growth performance of the apple snail *Pomacea bridgesii* (Prosobranchia: Ampullariidae). *Veliger*, 42, 109-119.
- Nasution, S., & Roberts, D. (2004). Laboratory trials on the effects of different diets on growth and survival of the common whelk, *Buccinum undatum*, as a candidate species for aquaculture. *Aquaculture International*, 12(6), 509-521. DOI: 10.1007/s10499-005-5745-2.
- Kim, N. T., Đột, N. K., & Vĩnh, L. (2005). *Nghiên cứu hoạt tính một số enzyme trong hệ tiêu hoá của ốc hương (Babylonia areolata)*. Tuyển tập hội thảo toàn quốc về nghiên cứu và ứng dụng khoa học công nghệ trong nuôi trồng thủy sản - Bộ Thủy sản (pp. 901-904).
- Thảo, N. T. T., & Ngân, P. T. T. (2011). *Ảnh hưởng của việc bổ sung các loại chế phẩm sinh học chứa vi khuẩn Bacillus trong quá trình ương ấu trùng ốc hương (Babylonia areolata)*. Kỷ yếu Hội nghị Khoa học Thủy sản lần 4. Trường Đại học Cần Thơ. Nhà Xuất bản Nông nghiệp (pp. 55-64).
- Thảo, N. T. T., Nhân, H. T., Châu, H. H., & Hải, T. N. (2009). Thử nghiệm nuôi thương phẩm ốc hương (*Babylonia areolata*) bằng các nguồn thức ăn khác nhau trong hệ thống tuần hoàn. *Tạp chí Khoa học Trường đại học Cần Thơ*, 11, 218-227.
- Thu, N. T. X. (2005). *Kỹ thuật sản xuất giống và nuôi động vật thân mềm*. Giáo trình dành cho lớp cao học. Trường đại học Nha Trang.
- Thu, N. T. X., Phúc, H. N., Minh, M. D., Ngọc, N. T. B., Hà, N. V., Hùng, P. Đ., & Yên, K. T. (2004). *Nghiên cứu đặc điểm sinh học, kỹ thuật sản xuất giống nhân tạo và nuôi thương phẩm ốc hương Babylonia areolata*. Tuyển tập các công trình nghiên cứu khoa học công nghệ (1984-2004). Nhà xuất bản Nông nghiệp Tp Hồ Chí Minh (pp. 267-321).
- Thuận, N. V., & Son, L. T. (2004). *Giáo trình động không xương sống*. Nhà xuất bản đại học Huế.
- Paoulayan, R. C., & Remigio, E. A. (1993). Notes on the family Ampullariidae in the Philippines: digestive, circulatory, and excretory systems. *Biotropia*, 6, 1-32. DOI: 10.11598/btb.1992.0.6.104
- Ponder, W. F., Lindberg, D. R., & Ponder, J. M. (2019). *Biology and Evolution of the Mollusca*. 845 pp. Published online on 01 Nov 201, <https://www.routledgehandbooks.com/legal-notices/terms>, 25/9/2021.
- Ramnarine, I. W., 2004. Quantitative protein requirements of the edible snail *Pomacea urceus* (Muller). *Journal of the World Aquaculture Society*, 35(2), 253-256. <https://doi.org/10.1111/j.1749-7345.2004.tb01082.x>
- Reavell, P. (1980). A study of the diets of some British freshwater gastropods. *Journal of Controlled Release*, 30, 253 - 271.
- Richard, C. B. and Gary, J. B. (2003). *Invertebrates*. Second Edition. Sinauer Associates, Inc., Publishers. Sunderland, Massachusetts.
- Salvini-Plawen, L. V. (1988). The structure and function of molluscan digestive systems. In: *The Mollusca, Vol. 11, Form and Function*. (Eds) E.R Trueman & M.R Clarke. Academic Press, San Diego, California (pp. 301-374). <https://doi.org/10.1016/B978-0-12-751411-6.50019-9>

- Saxena, R. (2007). *Animal Diversity: Non-Chordates*, Phylum: Mollusca. Department of Zoology. Dyal Singh College. University of Delhi.
- Strong, E. E., Gargominy, O., Ponder, W. F. & Bouchet, P. (2008). Global diversity of gastropods in freshwater. *Hydrobiologia*, 595(1), 149-166. DOI:10.1007/s10750-007-9012-6.
- Tan, K. S., & Clements, R. (2008). Taxonomy and distribution of the Neritidae (Mollusca: Gastropoda) in Singapore. *Zoological Studies*, 47(4), 481-494.
- Thilaga, R. D. (2005). *Studies on some ecological aspects of *Babylonia spirata* (Linn) along the Tuticorin coast* (doctoral dissertation). Manonmaniam Sundaranar University.
- Thomas, J., Kowalczyk, C., & Somasundaram, C. (1990). The biochemical ecology of *Biomphalaria glabrata*, a freshwater Pulmonate mollusc; the uptake and assimilation of exogenous glucose and maltose. *Comparative Biochemistry and Physiology - Part A: Molecular & Integrative Physiology*, 95(4), 511 - 528. [https://doi.org/10.1016/0300-9629\(90\)90732-8](https://doi.org/10.1016/0300-9629(90)90732-8).
- Thomas, J., Ndifon, G., & Ukoli, F. (1985). The carboxylic-acid and amino-acid chemoreception niche of *Bulinus rohlfsi*, the snail host of *Schistosoma haematobium*. *Comparative Biochemistry and Physiology - Part C: Toxicology & Pharmacology*, 82(1), 91-108. DOI: 10.1016/0742-8413(85)90214-2.
- Thomas, J., Sterry, P., & Patience, R. (1984). Uptake and assimilation of short-chain carboxylic acids by *Biomphalaria glabrata* (Say), the freshwater pulmonate snail host of *Schistosoma mansoni*. *Proceedings of the Royal Society of London. Series B, Containing Papers of a Biological Character*, 222, 447 - 476. <https://doi.org/10.1098/rspb.1984.0077>.
- Phú, T. Q. (2006). *Hình thái và giải phẫu động vật thân mềm (Mollusca)*. Nhà xuất bản Nông nghiệp.
- Venkatesan, V., Rameshkumar, P., & Babu, A. (2016). Scanning electron microscope studies on the radula teeth of four species of marine gastropods from the Gulf of Mannar, India. *Indian Journal of Fisheries*, 63(1), 140-145. DOI:10.21077/ijf.2016.63.1.21949-22.
- Wendy, E. M., & Hay, M. E. (2011). Feeding and growth of native, invasive and non-invasive alien apple snails (Ampullariidae) in the United States: Invasives eat more and grow more. *Biol Invasions*, 13(4), 945-955. DOI: 10.1007/s10530-010-9881-x.
- Woodcock, S. H., & Benkendorff, K. (2008). The impact of diet on the growth and proximate composition of juvenile whelks, *Dicathais orbita* (Gastropoda: Mollusca). *Aquaculture*, 276(1-4), 162-170. <https://doi.org/10.1016/j.aquaculture.2008.01.036>.
- Zhou, J. B., Zhou, Q. C., Chi, S. Y., Yang, Q. H., & Lui, C. W. (2007a). Optimal dietary protein requirement for juvenile ivory shell, *Babylonia areolata*. *Aquaculture*, 270(1-4), 186-192. DOI: 10.1016/j.aquaculture.2006.07.050.
- Zhou, J. B., Zhou, Q. C., Chi, S. Y., Yang, Q. H., & Lui, C. W. (2007b). Effect of dietary lipid level on growth performance, feed utilization and digestive enzyme for juvenile ivory shell, *Babylonia areolata*. *Aquaculture*, 272(1-4), 535-540. DOI: 10.1016/j.aquaculture.2007.07.236.
- Gosling, E. (2004). *Bivalve molluscs: biology, ecology and culture*. Oxford, United Kingdom: Blackwell Science.
- Gilbertson, D., & Jones, K. (1972). Uptake and assimilation of amino acids by *Biomphalaria glabrata* (Gastropoda: Pulmonata). *Comparative Biochemistry and Physiology*, 42(3), 621-6. DOI: 10.1016/0300-9629(72)90441-0.
- Oluokun, J.A., Omole, A.J., & Fapounda, O. (2005). Effects of increasing the level of calcium supplementation in the diets of growing snail on performance characteristics. *Research Journal of Agriculture and Biological Sciences*, 1(1), 76-79.
- Diễm, V. T. K., Bình, L. V., Thảo, N. T. T., Thanh, N. T., & Tuấn, N. A. (2018). Ảnh hưởng của các hàm lượng đạm khác nhau trong ương ốc bươu đồng (*Pila polita*) giống. *Tạp chí Khoa học Trường Đại học Cần Thơ*, 54(3b), 177-185. DOI:10.22144/ctu.jvn.2018.054.
- Bình, L. V., & Thao, N. T. T. (2018). Effects of protein levels in artificial pellet feed on growth and survival rate of black apple snail (*Pila polita*). *International Journal of Scientific and Research Publications (IJSRP)*, 8(3), 20-26. DOI: 10.29322/IJSRP.8.3.2018.p7505.
- Amusan, J. A., & Omidiji, M. O. (1988). *Edible land snail: a technical guide to snail farming in tropics*. Verity Printers, Ibadan.
- Thomas, J., Sterry, B., Jones, H., Gubala, M., & Grealy, B. (1986). The chemical ecology of *Biomphalaria glabrata* sugars as phagostimulants. *Comparative Biochemistry and Physiology A*, 83(3), 461-76. [https://doi.org/10.1016/0300-9629\(86\)90131-3](https://doi.org/10.1016/0300-9629(86)90131-3).
- Badmos, A. A., Sola-Ojo, F. E., Oke, S. A., Amusa, T. O., Amali, H. E., & Lawal, A. O. (2016). Effect of different sources of dietary calcium on the carcass and sensory qualities of giant african land snails (*Archachatina marginata*). *Nigerian Journal of Agriculture. Food and Environment*, 12(2), 181-184.
- Mendoza, R., Aguilera, C., Montemayor, J., & Rodríguez, G. (1999). Utilization of artificial diets and effect of protein/energy relationship on

- growth performance of the apple snail *Pomacea bridgesii*. *Veliger*, 42(1),109-119.
- Marxen, J. C., Becker, W., Finke, D., Hasse, B. & Epple, M. (2003). Early mineralization in *Biomphalaria glabrata*: microscopic and structural results. *Journal of Molluscan Studies*, 69(2), 113-121.
<https://doi.org/10.1093/mollus/69.2.113>.
- Bình, L. V., Thảo, N. T. T., & Tuấn, N. A. (2017). Xác định hàm lượng canxi trong khẩu phần ăn của ốc bươu đồng (*Pila polita*) giai đoạn giống. *Tạp chí khoa học Nông nghiệp Việt Nam*. 15(10): 1339-1347.
- Bình, L. V., & Thảo, N. T. T. (2019). Effects of Calcium Levels in Artificial Pellet Feed on the Growth and Survival Rate of Black Apple Snails (*Pila polita*). *Vietnam Journal of Agricultural Sciences (VJAS)*, 2(2), 387-396.