

**BỘ GIÁO DỤC
VÀ ĐÀO TẠO**

**VIỆN HÀN LÂM KHOA HỌC
VÀ CÔNG NGHỆ VIỆT NAM**

HỌC VIỆN KHOA HỌC VÀ CÔNG NGHỆ



TRẦN THÀNH THÁI

**ĐA DẠNG SINH HỌC VÀ DI TRUYỀN KHU HỆ TÂM
VÙNG CỬA SÔNG MÊ KÔNG, TỈNH VĨNH LONG**

LUẬN ÁN TIẾN SĨ SINH HỌC

Thành phố Hồ Chí Minh - Năm 2026

**BỘ GIÁO DỤC
VÀ ĐÀO TẠO**

**VIỆN HÀN LÂM KHOA HỌC
VÀ CÔNG NGHỆ VIỆT NAM**

HỌC VIỆN KHOA HỌC VÀ CÔNG NGHỆ

TRẦN THÀNH THÁI

**ĐA DẠNG SINH HỌC VÀ DI TRUYỀN KHU HỆ TÔM
VÙNG CỬA SÔNG MÊ KÔNG, TỈNH VĨNH LONG**

LUẬN ÁN TIẾN SĨ SINH HỌC

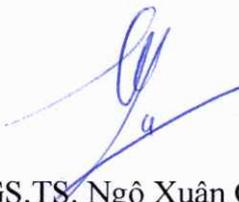
Ngành: SINH THÁI HỌC

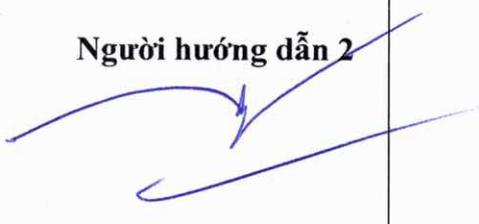
Mã số: 9420120

**Xác nhận của Học viện
Khoa học và Công nghệ**

Người hướng dẫn 1

Người hướng dẫn 2


PGS.TS. Ngô Xuân Quảng


**PGS.TS. Nguyễn Thị
Phương Thảo**

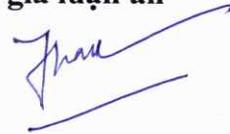
Thành phố Hồ Chí Minh - Năm 2026

LỜI CAM ĐOAN

Tôi xin cam đoan luận án: “*Đa dạng sinh học và di truyền khu hệ tôm vùng cửa sông Mê Kông, tỉnh Vĩnh Long*” là công trình nghiên cứu của tôi dưới sự hướng dẫn khoa học của tập thể cán bộ hướng dẫn. Luận án sử dụng thông tin trích dẫn từ nhiều nguồn tham khảo khác nhau và các thông tin trích dẫn được ghi rõ nguồn gốc. Các kết quả nghiên cứu của tôi được công bố chung với các tác giả khác đã được sự nhất trí của đồng tác giả khi đưa vào luận án. Các số liệu, kết quả được trình bày trong luận án là hoàn toàn trung thực và chưa từng được công bố trong bất kỳ một công trình nào khác ngoài các công trình công bố của tác giả. Luận án được hoàn thành trong thời gian tôi làm nghiên cứu sinh tại Học viện Khoa học và Công nghệ, Viện Hàn lâm Khoa học và Công nghệ Việt Nam.

TP. Hồ Chí Minh, ngày 02 tháng 03 năm 2026

Tác giả luận án



Trần Thành Thái

LỜI CẢM ƠN

Tôi bày tỏ lòng biết ơn sâu sắc đến **PGS. TS. NCVCC. Ngô Xuân Quảng** và **PGS. TS. NCVCC. Nguyễn Thị Phương Thảo**, những người thầy cô đã tận tình hướng dẫn, giúp đỡ, định hướng và đồng thời luôn hỗ trợ tôi trong suốt quá trình thực hiện và hoàn thiện luận án Tiến sĩ này.

Tôi cảm ơn **Ban Lãnh đạo** và **các đồng nghiệp** tại **Viện Khoa học sự sống** (tiền thân là Viện Sinh học nhiệt đới) đã tạo điều kiện thuận lợi về thời gian, cơ sở vật chất và hỗ trợ trong chuyên môn. Đặc biệt, tôi trân trọng cảm ơn các đồng nghiệp tại **Phòng Công nghệ và Quản lý Môi trường (DEMT)** và **Phòng Tài nguyên Sinh vật (DBR)** đã nhiệt tình hỗ trợ và đồng viên tôi trong suốt quá trình thực hiện nghiên cứu này.

Tôi bày tỏ lòng biết ơn đến **Học viện Khoa học và Công nghệ**, nơi đã trang bị cho tôi nền tảng kiến thức, tư duy khoa học và phương pháp nghiên cứu bài bản, góp phần hình thành và phát triển định hướng học thuật của bản thân.

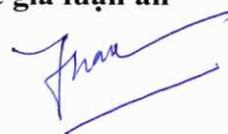
Xin trân trọng cảm ơn **các thầy cô, chuyên gia** và **nhà khoa học** đã tham dự hội thảo chuyên môn, các Hội đồng đánh giá, phản biện độc lập ở các cấp, đã dành thời gian và tâm huyết đóng góp ý kiến giúp tôi hoàn thiện luận án với chất lượng tốt nhất.

Tôi chân thành cảm ơn **Sở Khoa học và Công nghệ tỉnh Bến Tre** (nay là Sở Khoa học và Công nghệ tỉnh Vĩnh Long) với đề tài mã số 1646/HĐ-SKH-CN, cùng **Quỹ Đổi mới sáng tạo Vingroup (VINIF)** với hai thỏa thuận tài trợ VINIF.2023.TS.107 và VINIF.2024.TS.050, đã hỗ trợ kinh phí thực hiện nghiên cứu này.

Cuối cùng, tôi chân thành cảm ơn gia đình, đặc biệt là **cha mẹ**, nguồn động viên lớn lao và điểm tựa vững chắc giúp tôi yên tâm học tập; cùng **vợ** tôi, người luôn đồng hành, chia sẻ và tạo điều kiện thuận lợi để tôi hoàn thành khóa học. Thời điểm tôi viết luận án cũng là lúc **con** tôi chào đời, đó là động lực quý giá giúp tôi kiên trì vượt qua khó khăn.

TP. Hồ Chí Minh, ngày 02 tháng 03 năm 2026

Tác giả luận án



Trần Thành Thái

MỤC LỤC

LỜI CAM ĐOAN	i
LỜI CẢM ƠN	ii
MỤC LỤC	iii
DANH MỤC CÁC KÝ HIỆU, CÁC CHỮ KÝ VIẾT TẮT.....	vi
DANH MỤC BẢNG	x
DANH MỤC CÁC HÌNH VẼ, ĐỒ THỊ	xii
DANH MỤC PHỤ LỤC.....	xv
MỞ ĐẦU	1
1. Lý do chọn đề tài.....	1
2. Mục tiêu nghiên cứu	2
3. Nội dung nghiên cứu.....	2
4. Ý nghĩa khoa học và thực tiễn	2
4.1. Ý nghĩa khoa học.....	2
4.2. Ý nghĩa thực tiễn	3
5. Những đóng góp mới của luận án	3
Chương 1. TỔNG QUAN NGHIÊN CỨU	4
1.1 Tổng quan hệ sinh thái cửa sông.....	4
1.1.1. Định nghĩa.....	4
1.1.2. Một số đặc điểm cơ bản của hệ sinh thái cửa sông	5
1.1.2.1. Đa dạng các tiểu hệ sinh thái hợp thành.....	5
1.1.2.2. Vai trò của vật chất hữu cơ trong động lực dinh dưỡng cửa sông.....	6
1.1.2.3. Sự thích nghi của sinh vật với điều kiện môi trường cửa sông.....	8
1.1.3. Hệ sinh thái cửa sông Mê Kông	9
1.1.3.1. Điều kiện môi trường, thủy văn	9
1.1.3.2. Thủy sinh vật cửa sông Mê Kông.....	11
1.2. Đa dạng sinh học khu hệ tôm cửa sông.....	12
1.2.1. Đa dạng di truyền	12
1.2.1.1. Tổng quan	13
1.2.1.2. Việt Nam.....	14
1.2.2. Đa dạng thành phần loài	15
1.2.2.1. Tổng quan	15
1.2.2.2. Việt Nam.....	17
1.2.2.3. Cửa sông Mê Kông	19
1.3. Tương tác giữa khu hệ tôm với các điều kiện môi trường.....	21
1.3.1. Dòng chảy, thành phần và dinh dưỡng trầm tích.....	21

1.3.2. Độ sâu	22
1.3.3. Nhiệt độ và độ mặn.....	22
1.3.4. Oxy hòa tan.....	23
1.4. Các môi đe dọa với khu hệ tôm	24
1.4.1. Phát triển thủy điện thượng nguồn	24
1.4.2. Chuyển đổi mục đích sử dụng đất và phá rừng.....	24
1.4.3. Phát triển công - nông nghiệp và thủy sản	24
1.4.4. Khai thác quá mức	25
1.4.5. Biến đổi khí hậu	25
Chương 2. ĐỐI TƯỢNG VÀ PHƯƠNG PHÁP NGHIÊN CỨU	27
2.1. Đối tượng nghiên cứu	27
2.2. Phương pháp nghiên cứu	27
2.2.1. Khu vực nghiên cứu và thời gian khảo sát.....	27
2.2.2. Thu thập số liệu.....	28
2.2.2.1. Phương pháp thu, xác định trọng lượng và định danh mẫu tôm.....	28
2.2.2.2. Đo các thông số môi trường	28
2.2.3. Xử lý số liệu	28
2.2.3.1. Đa dạng di truyền khu hệ tôm và hệ gen ty thể tôm càng xanh.....	28
2.2.3.2. Đặc điểm khu hệ tôm.....	32
2.2.3.3. Tương quan giữa môi trường và khu hệ tôm	33
2.2.3.4. Đặc điểm hình thái và biến động quần thể tôm càng xanh.....	33
Chương 3. KẾT QUẢ VÀ THẢO LUẬN	39
3.1. Bước đầu xây dựng cơ sở dữ liệu đa dạng di truyền một số loài tôm bằng gen COI và hệ gen ty thể tôm càng xanh vùng cửa sông Mê Kông.....	39
3.1.1. Đa dạng và quan hệ di truyền một số loài tôm có giá trị thương mại ở vùng cửa sông Mê Kông.....	39
3.1.2. Đặc điểm bộ gen ty thể tôm càng xanh Mê Kông	41
3.1.2.1. Kết quả kiểm tra mẫu và chuẩn bị thư viện WGS.....	41
3.1.2.2. Cấu trúc bộ gen ty thể tôm càng xanh Mê Kông	41
3.1.2.3. Quan hệ di truyền các loài trong họ tôm càng Palaemonidae dựa vào bộ gen ty thể.....	49
3.2. Đa dạng quần xã tôm cửa sông Mê Kông.....	50
3.2.1. Đa dạng thành phần loài	50
3.2.1.1. Cấu trúc thành phần loài	50
3.2.1.2. Mật độ và sinh khối.....	54
3.2.1.3. Các chỉ số đa dạng sinh học	57

3.2.1.4. Một số loài điển hình trong quần xã tôm.....	61
3.2.2. Đa dạng phân bố	63
3.2.2.1. Phân bố theo không gian (cửa sông).....	63
3.2.2.2. Phân bố theo không gian (khu vực khảo sát).....	68
3.2.2.3. Phân bố theo thời gian (mùa)	70
3.3. Một số yếu tố môi trường nước mặt ảnh hưởng đến đa dạng sinh học khu hệ tôm cửa sông Mê Kông	72
3.3.1. Đặc điểm môi trường nước mặt cửa sông Mê Kông.....	72
3.3.2. Ảnh hưởng của các yếu tố môi trường đến đặc điểm quần xã tôm cửa sông Mê Kông	77
3.3.3. Ảnh hưởng đến phân bố không - thời gian của quần xã tôm cửa sông Mê Kông	83
3.3.3.1. Biến động không - thời gian của quần xã.....	83
3.3.3.2. Phân bố các nhóm sinh thái.....	86
3.4. Nghiên cứu điển hình tôm càng xanh cửa sông Mê Kông	94
3.4.1. Mật độ, sinh khối.....	94
3.4.1.1. Mật độ, sinh khối.....	94
3.4.1.2. Hình thái	95
3.4.2. Ảnh hưởng của một số yếu tố môi trường nước mặt lên mật độ, sinh khối và hình thái tôm càng xanh	103
3.4.2.1. Mật độ và sinh khối.....	103
3.4.2.2. Hình thái	104
3.4.3. Biến động quần thể và giải pháp khai thác bền vững	109
3.4.3.1. Chiều dài tối đa L_{∞} và hệ số tăng trưởng K	109
3.4.3.2. Bổ sung quần thể.....	111
3.4.3.3. Ước lượng hệ số chết	111
3.4.3.4. Đề xuất giải pháp khai thác bền vững tôm càng xanh cửa sông Mê Kông.....	114
KẾT LUẬN VÀ KIẾN NGHỊ	116
Kết luận	116
Kiến nghị	117
DANH MỤC CÔNG TRÌNH CÔNG BỐ LIÊN QUAN ĐẾN LUẬN ÁN	118
DANH MỤC TÀI LIỆU THAM KHẢO	119
PHỤ LỤC	I

DANH MỤC CÁC KÝ HIỆU, CÁC CHỮ KÝ VIẾT TẮT

TT	Từ viết tắt	Tiếng Việt	Tiếng Anh
1	A ⁻	Kiểu trường dị hướng âm	Negative allometric
2	A ⁺	Kiểu trường dị hướng dương	Positive allometric
3	AL	Chiều dài phần bụng	Abdominal length
4	B ^{*/} R	Sinh khối còn lại trên mỗi cá thể	Relative biomass-per-recruit
5	BIOENV	Phân tích so khớp sinh học-môi trường	Biota-Environment Matching
6	BL	Cửa Ba Lai	
7	BLAST	Thuật toán so sánh trình tự nucleotide	Basic Local Alignment Search Tool
8	BOD	Nhu cầu oxy sinh hóa	Biochemical Oxygen Demand
9	CaL	Chiều dài đốt cổ tay	Carpus length
10	CANOCO	Phần mềm CANOCO	Canonical Community Ordination
11	CaW	Chiều rộng đốt cổ tay	Carpus width
12	CC	Cửa Cỏ Chiên	
13	CD	Cửa Đại	
14	CH	Chiều cao giáp đầu ngực	Carapace height
15	CL	Chiều dài giáp đầu ngực	Carapace length
16	COD	Nhu cầu oxy hóa học	Chemical Oxygen Demand
17	COI	Tiểu đơn vị I của enzyme cytochrome c oxidase	Cytochrome c Oxidase Subunit I
18	CW	Chiều rộng giáp đầu ngực	Carapace width
19	DaL	Chiều dài đốt ngón	Dactylus length
20	dbRDA	Phân tích hồi quy dựa trên khoảng cách	Distance-based Redundancy Analysis
21	ĐBSCL	Đồng bằng sông Cửu Long	
22	DCW	Chiều dài chéo giáp đầu ngực	Diagonal carapace length
23	DistLM	Phân tích mô hình tuyến tính dựa trên khoảng cách	Distance-based Linear Model

TT	Từ viết tắt	Tiếng Việt	Tiếng Anh
24	DNA	Axit Deoxyribonucleic	Deoxyribonucleic Acid
25	DO	Oxy hòa tan	Dissolved Oxygen
26	E	Tỷ lệ khai thác	Exploitation rate
27	E _{0,1}	Mức khai thác khi độ dốc hàm sản lượng giảm còn 10%	
28	E _{0,5}	Mức khai thác tại đó sinh khối giảm còn 50%	
29	ELEFAN	Phân tích tần suất chiều dài bằng phương pháp điện tử	Electronic Length Frequency Analysis
30	E _{Max}	Mức khai thác cho sản lượng tối đa	
31	EN	Loài nguy cấp	Endangered
32	F	Hệ số chết do khai thác	Fishing mortality rate
33	FiSAT	Phần mềm FiSAT	FAO-ICLARM stock Assessment Tools
34	GPS	Hệ thống định vị toàn cầu	Global Positioning System
35	H _d	Đa dạng haplotype	Haplotype diversity
36	HL	Cửa Hàm Luông	
37	HL	Chiều dài đầu	Head length
38	HSD	Kiểm định sự khác biệt thực sự có ý nghĩa Tukey	Tukey's Honestly Significant Difference
39	I	Kiểu tăng trưởng đẳng hướng	Isometric
40	IsL	Chiều dài đốt hông	Ischium length
41	IsW	Chiều rộng đốt hông	Ischium width
42	M	Hệ số chết tự nhiên	Natural mortality rate
43	MEGA	Phần mềm MEGA	Molecular Evolutionary Genetics Analysis
44	MeL	Chiều dài đốt đùi	Merus length
45	MeW	Chiều rộng đốt đùi	Merus width
46	MITOS	Máy chủ phân tích và chú giải bộ gen ty thể	Mitochondrial Genome Annotation Server

TT	Từ viết tắt	Tiếng Việt	Tiếng Anh
47	NCBI	Trung tâm Thông tin Công nghệ Sinh học Quốc gia Hoa Kỳ	National Center for Biotechnology Information
48	NCN	Nghiên cứu này	
49	nmMDS	Phép thu giảm đa chiều phi tuyến tính	non-metric Multidimensional Scaling
50	PaL	Chiều dài đốt bàn	Palm length
51	PaW	Chiều rộng đốt bàn	Palm width
52	PCA	Phân tích thành phần chính	Principal Component Analysis
53	PCGs	Các gen mã hóa protein	Protein-Coding Genes
54	PCR	Phản ứng chuỗi polymerase	Polymerase Chain Reaction
55	PERMANOVA	Phân tích phương sai đa biến hoán vị	Permutational multivariate ANOVA
56	PERMDISP	Phân tích hoán vị sự phân tán đa biến	Permutational Analysis of Multivariate Dispersions
57	PL	Chiều dài chân ngực số 2	Pereiopod length
58	PRIMER	Phần mềm PRIMER	Plymouth Routines In Multivariate Ecological Research
59	PSU	Đơn vị độ mặn thực tế	Practical Salinity Unit
60	RDA	Phân tích hồi quy đa biến tuyến tính	Redundancy Analysis
61	RL	Chiều dài chùy (gai đầu)	Rostrum length
62	RNA	Axit ribonucleic	Ribonucleic Acid
63	rRNAs	RNA ribosome	ribosomal RNAs
64	SIMPER	Phân tích phần trăm đóng góp vào độ tương đồng	Similarity Percentage Analysis
65	TAE	Đệm TAE	Tris-Acetate-EDTA buffer
66	TCVN	Tiêu chuẩn Việt Nam	
67	TCX	Tôm càng xanh	
68	TeL	Chiều dài đuôi kiếm	Telson length
69	TeW	Chiều rộng đuôi kiếm	Telson width
70	TL	Tổng chiều dài	Total length

TT	Từ viết tắt	Tiếng Việt	Tiếng Anh
71	tRNAs	RNA vận chuyển	transfer RNAs
72	TSS	Tổng chất rắn lơ lửng	Total Suspended Solids
73	Tw	Tổng trọng lượng	Total weight
74	VBGF	Phương trình tăng trưởng VBGF	von Bertalanfy Growth Function
75	WGS	Giải trình tự toàn hệ gen	Whole Genome Sequencing
76	Y'/R	Sản lượng tương đối trên mỗi cá thể	Relative yield-per-recruit
77	Z	Hệ số chết tổng	Total mortality rate
78	π	Đa dạng nucleotide	Nucleotide diversity

DANH MỤC BẢNG

Bảng 2.1. Mô tả các đặc điểm hình thái tôm càng xanh được sử dụng trong nghiên cứu.....	34
Bảng 3.1. Đa dạng di truyền một số loài tôm có giá trị thương mại trong khu hệ tôm cửa sông Mê Kông	41
Bảng 3.2. Cấu trúc các gen của bộ gen ty thể tôm càng xanh Mê Kông	43
Bảng 3.3. Thành phần nucleotide của các gen và độ lệch trong bộ gen ty thể tôm càng xanh Mê Kông.....	44
Bảng 3.4. Cách sử dụng codon của các gen mã hóa protein (PCGs) trong bộ gen ty thể loài tôm càng xanh Mê Kông	47
Bảng 3.5. So sánh các chỉ số đa dạng sinh học giữa khu hệ tôm cửa sông Mê Kông và một số khu vực khác trên thế giới	60
Bảng 3.6. Kết quả phân tích SIMPER các loài (mật độ cá thể/1.000 m ² và tỷ lệ đóng góp %) đóng góp vào sự tương đồng theo cửa sông (Cổ Chiên CC, Hàm Luông HL, Ba Lai BL, Cửa Đại CD), khu vực (CS. Trong CST, CS. Ngoài CSN) và mùa (Khô K, mưa M). Giới hạn đóng góp: 95%	62
Bảng 3.7. Kết quả phân tích PERMANOVA 3 yếu tố (Cửa sông <i>Cs</i> ; Khu vực khảo sát <i>Kv</i> ; Mùa <i>Ma</i>) các đặc điểm khu hệ (đơn biến) và toàn bộ khu hệ (đa biến) tôm cửa sông Mê Kông). Giá trị $p < 0,05$ được in đậm	66
Bảng 3.8. Phân tích pairwise PERMANOVA các đặc điểm khu hệ tôm cửa sông Mê Kông (Cửa sông <i>Cs</i> (Cổ Chiên CC, Hàm Luông HL, Ba Lai BL, Cửa Đại CD), khu vực <i>Kv</i> (CS. Trong CST, CS. Ngoài CSN và mùa <i>Ma</i> (khô, mưa). Giá trị $p < 0,05$ được in đậm).....	67
Bảng 3.9. Phân tích pairwise PERMANOVA và SIMPER khu hệ tôm cửa sông Mê Kông (Cửa sông (Cổ Chiên CC, Hàm Luông HL, Ba Lai BL, Cửa Đại CD), khu vực (CS. Trong CST, CS. Ngoài CSN và mùa (khô, mưa)). Giá trị $p < 0,05$ được in đậm	68
Bảng 3.10. Giá trị trung bình (\pm độ lệch chuẩn) các thông số môi trường sống của khu hệ tôm cửa sông Mê Kông theo mùa, cửa sông và khu vực khảo sát	74
Bảng 3.11. Kết quả phân tích PERMANOVA ba yếu tố kiểm tra sự khác biệt của các thông số môi trường sống khu hệ tôm theo “Mùa”, “Cửa sông”, “Khu vực khảo sát” và tương tác giữa các yếu tố. Giá trị $p < 0,05$ được in đậm	75
Bảng 3.12. Phân tích hậu kiểm từng thông số môi trường sống của khu hệ tôm cửa sông Mê Kông theo từng yếu tố “Mùa: Khô, mưa”, “Cửa sông: Ba Lai BL, Cửa Đại CD, Hàm Luông HL, Cổ Chiên CC” và “Khu vực khảo sát: Cs. Ngoài, Cs. Trong”	75

Bảng 3.13. Kết quả phân tích tương quan Spearman giữa các đặc điểm khu hệ tôm và một số thông số môi trường nước mặt cửa sông Mê Kông. * ($p < 0,05$); ** ($p < 0,01$); *** ($p < 0,001$).....	77
Bảng 3.14. Kết quả phân tích BIOENV giữa khu hệ tôm và một số thông số môi trường nước mặt cửa sông Mê Kông	79
Bảng 3.15. Kết quả phân tích tương quan Spearman giữa mật độ các loài điển hình trong khu hệ tôm và một số thông số môi trường nước mặt cửa sông Mê Kông ($p < * 0,05$; ** 0,01; *** 0,001)	89
Bảng 3.16. Giá trị trung bình (\pm độ lệch chuẩn) mật độ, sinh khối, sinh khối trung bình (sinh khối TB) của tôm càng xanh cửa sông Mê Kông theo cửa sông, khu vực và mùa khảo sát.....	95
Bảng 3.17. Giá trị trung bình các đặc điểm hình thái của các cá thể tôm càng xanh thu được ở cửa sông Mê Kông vào mùa khô và mùa mưa	97
Bảng 3.18. Hệ số tăng trưởng (growth exponent b) và kiểu tăng trưởng hình thái trong quan hệ chiều dài và chiều dài và chiều dài và trọng lượng tôm càng xanh. Mô hình chiều dài và chiều dài giữa các đặc điểm hình thái (y) và chiều dài đầu ngực (x) dạng $\log(y) = \log(a) + b \cdot \log(x)$. Mô hình chiều dài và trọng lượng dạng $T_w = a \cdot TL^b$..	103
Bảng 3.19. Kết quả phân tích tương quan Spearman giữa các mật độ, sinh khối và sinh khối trung bình (sinh khối TB) tôm càng xanh và các thông số môi trường cửa sông Mê Kông ($N = 108$). Giá trị $p < 0,05$ được in đậm	104
Bảng 3.20. Kết quả phân tích tương quan Spearman giữa các đặc điểm hình thái tôm càng xanh và các thông số môi trường cửa sông Mê Kông ($N = 187$). $p < * 0,05$; ** 0,01; *** 0,001; <i>n.s</i> not significant (không có ý nghĩa thống kê).....	105
Bảng 3.21. So sánh các thông số trong mô hình phát triển quần thể của một số loài tôm thuộc giống <i>Macrobrachium</i> từ các nghiên cứu trên thế giới và với một số loài giáp xác phổ biến ở cửa sông Mê Kông.....	113

DANH MỤC CÁC HÌNH VẼ, ĐỒ THỊ

Hình 2.1. Bản đồ khu vực nghiên cứu và các vị trí khảo sát khu hệ tôm ở vùng cửa sông Mê Kông	27
Hình 2.2. Các đặc điểm hình thái tôm càng xanh được sử dụng trong nghiên cứu. Hình minh họa, không theo tỷ lệ.....	35
Hình 3.1. Quan hệ di truyền các loài có giá trị thương mại trong khu hệ tôm vùng cửa sông Mê Kông dựa vào gen <i>COI</i> . Phương pháp phân tích Maximum Likelihood + bootstrap 1.000 lần	39
Hình 3.2. Sơ đồ thể hiện bộ gen ty thể dạng vòng của tôm càng xanh Mê Kông. Các gen nằm phía ngoài vòng tròn được phiên mã từ mạch nhẹ (L strand), trong khi các gen nằm phía trong được phiên mã từ mạch nặng (H strand). Vòng trong cùng thể hiện sự phân bố hàm lượng GC. Vùng điều hòa chưa được chú thích	42
Hình 3.3. Cấu trúc bậc 2 của các tRNA trong bộ gen ty thể tôm càng xanh Mê Kông	48
Hình 3.4. Kiểu sắp xếp các gen trong bộ gen ty thể các loài trong họ Palaemonidae. Hình không mang tính so sánh theo kích thước	49
Hình 3.5. Cây phát sinh chủng loài được xây dựng theo phương pháp Maximum Likelihood (ML) dựa trên 13 gen mã hóa protein (PCGs) trong bộ gen ty thể của các loài thuộc họ Palaemonidae. Các con số bên cạnh các nút nhánh biểu thị giá trị bootstrap (%) từ phân tích ML.....	50
Hình 3.6. Tỷ lệ các họ trong quần xã tôm cửa sông Mê Kông	51
Hình 3.7. Số cá thể ghi nhận của các giống (a) và loài (b) trong quần xã tôm.....	52
Hình 3.8. Mật độ và sinh khối khu hệ tôm cửa sông Mê Kông ở các vị trí thu mẫu trong 2 mùa khảo sát. (Chú thích biểu đồ hộp: Chấm đỏ: Giá trị ngoại lệ, tam giác xanh lá: Giá trị trung bình, đường gạch ngang: Giá trị trung vị).....	55
Hình 3.9. Mật độ, sinh khối và chỉ số W trung bình của khu hệ tôm cửa sông Mê Kông ở các vị trí thu mẫu. AN: ANOVA, KW: Kruskal-Wallis, các ký tự <i>a</i> , <i>b</i> là phân tích hậu kiểm, cùng ký tự là khác biệt không ý nghĩa thống kê ($p > 0,05$). (Chú thích biểu đồ hộp: Chấm đỏ: Giá trị ngoại lệ, tam giác xanh lá: Giá trị trung bình, đường gạch ngang: Giá trị trung vị).....	57
Hình 3.10. Các chỉ số đa dạng khu hệ tôm cửa sông Mê Kông ở các vị trí thu mẫu trong 2 mùa khảo sát. (Chú thích biểu đồ hộp: Chấm đỏ: Giá trị ngoại lệ, tam giác xanh lá: Giá trị trung bình, đường gạch ngang: Giá trị trung vị).....	58
Hình 3.11. Các chỉ số đa dạng tổng hợp khu hệ tôm cửa sông Mê Kông ở các vị trí thu mẫu. AN: ANOVA, KW: Kruskal-Wallis, các ký tự <i>a</i> , <i>b</i> , <i>c</i> là phân tích hậu kiểm, cùng ký tự là khác biệt không ý nghĩa thống kê ($p > 0,05$)	59

- Hình 3.12. Các chỉ số sinh thái khu hệ tôm cửa sông Mê Kông phân bố theo cửa sông (Cổ Chiên CC, Hàm Luông HL, Ba Lai BL, Cửa Đại CD). (*Chú thích biểu đồ hộp: Chấm đỏ: Giá trị ngoại lệ, tam giác xanh lá: Giá trị trung bình, đường gạch ngang: Giá trị trung vị*)65
- Hình 3.13. Các đặc điểm khu hệ tôm cửa sông Mê Kông phân bố theo khu vực khảo sát. (*Chú thích biểu đồ hộp: Chấm đỏ: Giá trị ngoại lệ, tam giác xanh lá: Giá trị trung bình, đường gạch ngang: Giá trị trung vị*).....70
- Hình 3.14. Các đặc điểm khu hệ tôm cửa sông Mê Kông phân bố theo mùa. (*Chú thích biểu đồ hộp: Chấm đỏ: Giá trị ngoại lệ, tam giác xanh lá: Giá trị trung bình, đường gạch ngang: Giá trị trung vị*).....71
- Hình 3.15. Biểu đồ PCA dựa trên các thông số môi trường sống của quần xã tôm cửa sông Mê Kông theo mùa (a), cửa sông (b) và khu vực khảo sát (c)76
- Hình 3.16. Phân tích DistLM (Distance based linear models) và minh họa qua biểu đồ dbRDA (Distance-based redundancy analysis) mô tả mối liên hệ đa biến giữa khu hệ tôm và các thông số môi trường theo cửa sông.....84
- Hình 3.17. Phân tích DistLM (Distance based linear models) và minh họa qua biểu đồ dbRDA (Distance-based redundancy analysis) mô tả mối liên hệ đa biến giữa khu hệ tôm và các thông số môi trường theo khu vực khảo sát.....85
- Hình 3.18. Phân tích DistLM (Distance based linear models) và minh họa qua biểu đồ dbRDA (Distance-based redundancy analysis) mô tả mối liên hệ đa biến giữa khu hệ tôm và các thông số môi trường theo mùa85
- Hình 3.19. Phân tích RDA (Redundancy analysis) mô tả mối liên hệ đa biến giữa các loài điển hình trong khu hệ tôm và các thông số môi trường theo không gian (a) và thời gian (b). Tên loài viết tắt thể hiện trong Bảng 3.6.....89
- Hình 3.20. Mật độ (cá thể/1.000 m²), sinh khối (g/1.000 m²) và sinh khối trung bình cá thể (g) của 4 loài tôm điển hình cho 4 nhóm sinh thái tôm phân bố theo cửa sông. AN: ANOVA, KW: Kruskal-Wallis, các ký tự *a, b* là phân tích hậu kiểm, cùng ký tự là khác biệt không ý nghĩa thống kê ($p > 0,05$). Tên loài viết tắt thể hiện trong Bảng 3.6. (*Chú thích biểu đồ hộp: Chấm đỏ: Giá trị ngoại lệ, tam giác xanh lá: Giá trị trung bình, đường gạch ngang: Giá trị trung vị*).....91
- Hình 3.21. Mật độ (cá thể/1.000 m²), sinh khối (g/1.000 m²) và sinh khối trung bình (g) của 4 loài tôm điển hình cho 4 nhóm sinh thái tôm phân bố theo khu vực khảo sát. AN: ANOVA, KW: Kruskal-Wallis, các ký tự *a, b* là phân tích hậu kiểm, cùng ký tự là khác biệt không ý nghĩa thống kê ($p > 0,05$). Tên loài viết tắt thể hiện trong Bảng 3.6. (*Chú thích biểu đồ hộp: Chấm đỏ: Giá trị ngoại lệ, tam giác xanh lá: Giá trị trung bình, đường gạch ngang: Giá trị trung vị*).....92

Hình 3.22. Mật độ (cá thể/1.000 m ²), sinh khối (g/1.000 m ²) và sinh khối trung bình (g) của 4 loài tôm điển hình cho 4 nhóm sinh thái tôm phân bố theo mùa. AN: ANOVA, KW: Kruskal-Wallis, các ký tự <i>a</i> , <i>b</i> là phân tích hậu kiểm, cùng ký tự là khác biệt không ý nghĩa thống kê ($p > 0,05$). Tên loài viết tắt thể hiện trong Bảng 3.6. (Chú thích biểu đồ hộp: Chấm đỏ: Giá trị ngoại lệ, tam giác xanh lá: Giá trị trung bình, đường gạch ngang: Giá trị trung vị)	93
Hình 3.23. Biểu đồ phân tán thể hiện hai thành phần chính đầu tiên (PC1 và PC2) từ phân tích thành phần chính (PCA). (a) Theo thời gian (mùa), (b) theo không gian (cửa sông)	96
Hình 3.24. Phân phối tần suất của các đặc điểm hình thái tôm càng xanh theo mùa	99
Hình 3.25. Mô hình hồi quy tuyến tính giữa các đặc điểm hình thái tôm càng xanh (biến phụ thuộc <i>y</i> , TL, DCL, CH, CW, HL, AL, RL, TeL, TeW) và chiều dài đầu ngực (biến độc lập <i>x</i> , CL). Tất cả các đặc điểm hình thái đều chuyển về dạng logarit (log). Mô hình dạng $\log(y) = \log(a) + b \cdot \log(x)$. Các đặc điểm hình thái viết tắt trong Bảng 2.1	100
Hình 3.26. Mô hình hồi quy tuyến tính giữa các đặc điểm hình thái chân ngực thứ hai của tôm càng xanh (biến phụ thuộc <i>y</i> , PL, IsL, MeL, CaL, PaL, DaL, IsW, MeW, CaW, PaW) và chiều dài đầu ngực (biến độc lập <i>x</i> , CL). Tất cả các đặc điểm hình thái đều chuyển về dạng logarit (log). Mô hình dạng $\log(y) = \log(a) + b \cdot \log(x)$. Các đặc điểm hình thái viết tắt trong Bảng 2.1	101
Hình 3.27. Quan hệ giữa chiều dài và trọng lượng tôm càng xanh cửa sông Mê Kông vào mùa khô (a) và mùa mưa (b)	102
Hình 3.28. Phân phối tần số tổng chiều dài (TL, mm) và các đường cong tăng trưởng chiều dài lý thuyết (growth curves) theo mô hình von Bertalanffy của các nhóm tôm càng xanh ứng với các chiều dài khác nhau	110
Hình 3.29. Đường cong tăng trưởng chiều dài lý thuyết (TL, mm) theo thời gian của tôm càng xanh, xây dựng từ mô hình von Bertalanffy	111
Hình 3.30. Sự bổ sung quần thể (recruitment patterns) của tôm càng xanh cửa sông Mê Kông trong 1 năm (a) và đường cong sản lượng chuyển đổi thành chiều dài (Length - converted catch curve) của tôm càng xanh (b)	112
Hình 3.31. So sánh Y/R và B/R theo các kịch bản khai thác L_c/L_∞	115

DANH MỤC PHỤ LỤC

Phụ lục 1.1. Định nghĩa các vùng của một dòng sông [16]	I
Phụ lục 1.2. Phân loại cửa sông [290].....	I
Phụ lục 1.3. So sánh các dạng cửa sông phân loại theo địa chất học.....	II
Phụ lục 1.4. Một số tiêu hệ sinh thái vùng cửa sông đồng bằng đầm lầy ven biển. (a) Theo mặt cắt ngang, (b) theo mặt cắt đứng [14]	III
Phụ lục 1.5. Đặc điểm các tiêu hệ sinh thái trong sự chi phối của môi trường ở hệ sinh thái cửa sông đồng bằng đầm lầy ven biển [14].....	III
Phụ lục 1.6. Mạng lưới thức ăn trong hệ sinh thái cửa sông điển hình [14].....	V
Phụ lục 1.7. Nguồn dinh dưỡng của một số loài thủy sinh vật quan trọng tại hồ Pontchartrain, một cửa sông thuộc hệ thống cửa sông đồng bằng châu thổ Mississippi (Hoa Kỳ) [16]	V
Phụ lục 1.8. Hai chiến lược đáp ứng với thay đổi độ mặn (a) <i>Nereis</i> và <i>Arenicola</i> (ví dụ sinh vật điều chỉnh) (b) [19].....	VI
Phụ lục 1.9. Chế độ thủy văn 4 mùa của sông Mê Kông [21]	VI
Phụ lục 1.10. Mối quan hệ giữa lưu lượng và hàm lượng tổng chất rắn lơ lửng (TSS) của sông Mê Kông tại Kampong Cham và Viêng Chăn [23]	VI
Phụ lục 1.11. So sánh tải lượng TSS của sông Mê Kông với các con sông khác trên thế giới [24]	VII
Phụ lục 1.12. Lưu lượng dòng chảy của các cửa sông Mê Kông [30].....	VII
Phụ lục 1.13. Trầm tích bồi lắng vùng cửa sông trong mùa mưa (a) và mùa khô (b) [31]	VIII
Phụ lục 1.14. Số lượng loài tôm Caridea nước ngọt trên thế giới [67].....	VIII
Phụ lục 1.15. Số loài được ghi nhận mới của 2 giống phổ biến nhất của tôm Caridea nước ngọt. <i>Caridina</i> (nét liền) và <i>Macrobrachium</i> (nét đứt) [67]	IX
Phụ lục 1.16. Vòng đời điển hình của họ tôm he [45]	X
Phụ lục 1.17. Danh mục các loài tôm họ Palaemonidae ở Việt Nam [72] (TB: Tây Bắc, ĐB: Đông Bắc, ĐBBB: Đồng bằng Bắc Bộ, BTB: Bắc Trung Bộ, NTB: Nam Trung Bộ, ĐBNB: Đồng bằng Nam Bộ, TN: Tây Nguyên)	X
Phụ lục 1.18. Danh mục thành phần loài khu hệ tôm cửa sông Mê Kông từ các nghiên cứu trước đây.....	XI
Phụ lục 2.1. Thông tin hệ gen ty thể của một số loài tôm trong họ tôm càng Palaemonidae từ GenBank	XIII
Phụ lục 3.1. Kết quả điện di mẫu DNA tôm càng xanh Mê Kông.....	XIV
Phụ lục 3.2. Kết quả phân tích kích thước trung bình của thư viện bằng Bioanalyzer	XIV

Phụ lục 3.3. Một số loài tôm có giá trị thương mại và thực phẩm tại cửa sông Mê Kông. Thước tỷ lệ 1 cm.....	XV
Phụ lục 3.4. Cá thể tôm hùm tre <i>Panulirus polyphagus</i> ghi nhận tại Cửa Đại. Thước tỷ lệ 1 cm.....	XV
Phụ lục 3.5. Tổng hợp cấu trúc thành phần loài khu hệ tôm Đồng bằng sông Cửu Long	XVI
Phụ lục 3.6. Phân tích nMDS (Non-Multidimensional scaling) cấu trúc phân bố khu hệ tôm theo cửa sông.....	XX
Phụ lục 3.7. Phân tích nMDS (Non-Multidimensional scaling) cấu trúc phân bố khu hệ tôm theo khu vực khảo sát.....	XX
Phụ lục 3.8. Phân tích nMDS (Non-Multidimensional scaling) cấu trúc phân bố khu hệ tôm theo mùa khảo sát.....	XXI
Phụ lục 3.9. So sánh số lượng các biến môi trường để giải thích biến động phương sai của quần xã giáp xác ở một số nghiên cứu trên thế giới	XXI
Phụ lục 3.10. Mức độ ảnh hưởng đến đặc điểm và cấu trúc khu hệ tôm cửa sông Mê Kông theo các yếu tố “Cửa sông”, “Khu vực”, “Mùa”. Từ 1 đến 3 thể hiện thứ tự quan trọng của mức độ ảnh hưởng	XXII
Phụ lục 3.11. Kết quả phân tích MANOVA (multivariate ANOVA) 3 yếu tố (Cửa sông <i>Cs</i> : Cổ Chiên CC, Hàm Luông HL, Ba Lai BL, Cửa Đại CD, khu vực <i>Kv</i> : CS. Trong CST, CS. Ngoài CSN và mùa <i>Ma</i> : khô, mưa) và hậu kiểm Tukey HSD mật độ, sinh khối, sinh khối trung bình của tôm càng xanh cửa sông Mê Kông. Giá trị $p < 0,05$ được in đậm).....	XXIII
Phụ lục 3.12. Các hệ số tải (loading scores), giá trị riêng (eigenvalues) và tỷ lệ giải thích tổng phương sai trên 2 trục đầu tiên được tách xuất theo phân tích thành phần chính (PCA) sử dụng các đặc điểm hình thái tôm càng xanh thu được ở các cửa sông Mê Kông.....	XXIV
Phụ lục 3.13. Giá trị trung bình các đặc điểm hình thái của các cá thể tôm càng xanh theo cửa sông.....	XXV
Phụ lục 3.14. So sánh hệ số a và b trong mô hình chiều dài-trọng lượng $T_w = a \cdot TL^b$ giữa các cá thể tôm thuộc giống <i>Macrobrachium</i> từ các nghiên cứu trên thế giới	XXVI
Phụ lục 3.15. Tìm hệ số tăng trưởng K phù hợp cho mô hình von Bertalanffy	XXVII
Phụ lục 3.16. Tổng hợp chỉ số đánh giá của 3 kịch bản khai thác	XXVII

MỞ ĐẦU

1. Lý do chọn đề tài

Hệ thống sông Mê Kông là một trong những lưu vực lớn và quan trọng trên thế giới, đóng vai trò thiết yếu đối với sinh thái, kinh tế và sinh kế của hàng chục triệu người dân [1]. Tại Việt Nam, vùng cửa sông Mê Kông gồm 8 cửa sông chính (cửa Tiểu, cửa Đại, cửa Ba Lai, cửa Hàm Luông, cửa Cổ Chiên, cửa Cung Hầu, cửa Định An và cửa Trần Đề) là khu vực chuyển tiếp đặc thù giữa nước ngọt và nước mặn, nơi hình thành các hệ sinh thái cửa sông - ven biển có giá trị sinh học và kinh tế cao. Các hệ sinh thái này giúp duy trì đa dạng sinh học, điều hòa dòng chảy, cải thiện chất lượng nước, bảo vệ bờ biển và là nơi cư trú, sinh sản của nhiều loài thủy sinh vật, đồng thời cung cấp sinh kế quan trọng cho cộng đồng thông qua khai thác, nuôi trồng thủy sản và du lịch sinh thái [2].

Tuy nhiên, dù giữ vai trò quan trọng, vùng cửa sông vẫn chưa được nghiên cứu tương xứng so với các khu vực thượng nguồn sông Mê Kông. Hiện còn rất ít dữ liệu khoa học về sinh học và sinh thái, đặc biệt là cơ chế điều khiển cấu trúc - chức năng hệ sinh thái cửa sông dưới tác động tổng hợp của biến đổi khí hậu, ô nhiễm và các hoạt động nhân sinh. Việc bổ sung các nghiên cứu nền về khu vực này là hết sức cần thiết, góp phần cung cấp cơ sở khoa học cho công tác quản lý tổng hợp tài nguyên và bảo tồn đa dạng sinh học vùng hạ lưu.

Trong các nhóm thủy sinh vật của hệ sinh thái cửa sông, giáp xác, đặc biệt là các loài tôm, có vai trò sinh thái và kinh tế quan trọng nhưng lại chưa được quan tâm nghiên cứu đầy đủ. Chúng là mắt xích trung gian trong mạng lưới dinh dưỡng nền đáy, tham gia phân hủy vật chất hữu cơ, tái tạo khoáng chất và duy trì cân bằng sinh thái nền đáy [3]. Nhiều loài tôm như tôm càng xanh (TCX, *Macrobrachium rosenbergii*) hay tôm sú (*Penaeus monodon*) còn là nguồn lợi kinh tế chủ lực, mang lại thu nhập đáng kể cho người dân địa phương [4]. Tuy nhiên, sự khai thác quá mức, ô nhiễm môi trường và ảnh hưởng của biến đổi khí hậu đã làm suy giảm trữ lượng, cấu trúc quần thể và tính đa dạng di truyền của các loài tôm, đe dọa nghiêm trọng đến tính bền vững của nguồn lợi và sinh kế cộng đồng [5, 6].

Trước thực trạng đó, việc thực hiện đề tài “*Đa dạng sinh học và di truyền khu hệ tôm vùng cửa sông Mê Kông, tỉnh Vĩnh Long*” là cần thiết và có ý nghĩa khoa học và thực tiễn sâu sắc. Nghiên cứu hướng tới làm rõ đặc điểm di truyền, đa dạng loài và phân bố của các loài tôm trong vùng cửa sông, qua đó đề xuất cơ sở khoa học cho bảo tồn nguồn gen, quản lý khai thác hợp lý theo hướng bền vững. Kết quả nghiên cứu không chỉ góp phần hoàn thiện cơ sở khoa học về sinh thái, di truyền của nhóm

giáp xác, mà còn hỗ trợ chiến lược quản lý tài nguyên thích ứng với biến đổi khí hậu và bảo đảm sinh kế bền vững cho cộng đồng vùng hạ lưu sông Mê Kông.

2. Mục tiêu nghiên cứu

Bước đầu đánh giá đa dạng di truyền một số loài tôm có giá trị thương mại ở cửa sông Mê Kông.

Đánh giá đa dạng thành phần loài, đa dạng phân bố khu hệ tôm. Ảnh hưởng của một số yếu tố môi trường nước mặt ảnh hưởng đến đa dạng sinh học khu hệ tôm.

Đề xuất giải pháp khai thác bền vững nguồn lợi tôm vùng cửa sông Mê Kông.

3. Nội dung nghiên cứu

Xây dựng cơ sở dữ liệu đa dạng di truyền một số loài tôm bằng gen *COI* và hệ gen ty thể TCX vùng cửa sông Mê Kông.

Phân tích cấu trúc thành phần loài, mật độ, sinh khối, đa dạng sinh học và đặc điểm phân bố của khu hệ tôm vùng cửa sông Mê Kông.

Phân tích ảnh hưởng của một số yếu tố môi trường nước đến đa dạng sinh học khu hệ tôm vùng cửa sông Mê Kông

Đánh giá biến động mật độ, sinh khối và một số đặc điểm hình thái của TCX theo không gian và thời gian. Đồng thời, phân tích biến động quần thể TCX và đề xuất khai thác bền vững nguồn lợi này.

4. Ý nghĩa khoa học và thực tiễn

4.1. Ý nghĩa khoa học

Luận án góp phần mở rộng cơ sở khoa học về sinh thái học thủy sinh vật vùng cửa sông, thông qua việc mô tả và phân tích đặc điểm cấu trúc quần xã, tính đa dạng và biến động phân bố theo không gian, thời gian của quần xã tôm. Kết quả giúp bổ sung và hoàn thiện cơ sở lý thuyết về phản ứng của sinh vật đáy trước các yếu tố môi trường đặc thù vùng cửa sông, nơi có sự giao thoa giữa hai hệ sinh thái nước ngọt và nước mặn.

Thông qua phân tích mối liên hệ giữa các đặc điểm quần xã tôm và một số thông số môi trường, luận án góp phần làm sáng tỏ cơ chế chi phối phân bố và thích nghi của nhóm sinh vật đáy trong điều kiện môi trường biến động mạnh của vùng cửa sông Mê Kông. Những kết quả này nâng cao hiểu biết lý thuyết về quy luật phân bố sinh vật trong hệ sinh thái chuyên tiếp, đóng góp vào nền tảng khoa học cho quản lý và dự báo biến động sinh thái vùng hạ lưu.

Luận án cung cấp bằng chứng khoa học về cấu trúc, đa dạng và quan hệ di truyền của một số loài tôm có giá trị thương mại trong điều kiện sinh thái đặc thù cửa sông. Kết quả này bổ sung cơ sở lý luận cho sinh học bảo tồn nguồn gen thủy sinh vật, đồng thời minh chứng hiệu quả của hướng tiếp cận liên ngành giữa sinh thái học, hình thái

học và di truyền học trong nghiên cứu và quản lý bền vững tài nguyên thủy sinh vật vùng cửa sông.

4.2. Ý nghĩa thực tiễn

Kết quả nghiên cứu cung cấp cơ sở dữ liệu môi trường và sinh thái nền phục vụ quản lý tổng hợp vùng cửa sông Mê Kông. Việc đánh giá biến động không gian và thời gian của các yếu tố môi trường giúp xác định các khu vực nhạy cảm và vùng sinh thái thuận lợi cho sự phát triển của tôm, hỗ trợ công tác quy hoạch không gian sinh thái, kiểm soát chất lượng môi trường nước và ứng phó với xâm nhập mặn, ô nhiễm cũng như biến đổi khí hậu.

Thông qua phân tích đặc điểm và quan hệ di truyền giữa các loài tôm bằng chỉ thị phân tử (*COI* và hệ gen ty thể đối với TCX), luận án cung cấp nguồn dữ liệu khoa học quan trọng cho bảo tồn và phát triển giống tôm bản địa có năng suất, khả năng thích nghi cao. Các kết quả này có thể ứng dụng trong chọn, sản xuất và quản lý giống, phục hồi nguồn gen bản địa, góp phần nâng cao hiệu quả và tính bền vững của hoạt động nuôi trồng thủy sản vùng cửa sông.

Nghiên cứu thiết lập bộ dữ liệu nền về đa dạng loài, phân bố và cấu trúc di truyền của các loài tôm có giá trị thương mại, tạo cơ sở khoa học cho theo dõi, giám sát và ra quyết định trong quản lý nguồn lợi thủy sản. Đặc biệt, đối với TCX, các kết quả về biến động quần thể, tham số tăng trưởng và hệ số khai thác giúp xác định ngưỡng và thời điểm khai thác hợp lý, từ đó giảm thiểu nguy cơ suy giảm nguồn lợi và đảm bảo sinh kế bền vững cho cộng đồng ngư dân vùng cửa sông Mê Kông.

5. Những đóng góp mới của luận án

Luận án cung cấp dữ liệu lần đầu về đặc điểm di truyền một số loài tôm có giá trị thương mại, đặc biệt là hệ gen ty thể hoàn chỉnh của TCX, giúp xác định quan hệ di truyền, phân hóa quần thể và tiến hóa trong họ tôm còng Palaemonidae, làm cơ sở cho bảo tồn, sản xuất, chọn và quản lý giống tôm bản địa.

Cung cấp dữ liệu mới về đặc điểm quần xã tôm vùng cửa sông Mê Kông, bao gồm thành phần loài, mật độ, sinh khối, đa dạng và phân bố theo không - thời gian, bổ sung nguồn thông tin nền phục vụ nghiên cứu sinh thái và quản lý môi trường vùng chuyển tiếp nước ngọt - nước mặn.

Lần đầu xác định và phân tích mối quan hệ giữa các đặc điểm quần xã tôm và các yếu tố môi trường, góp phần làm rõ cơ chế phân bố và thích nghi của quần xã tôm trong điều kiện môi trường biến động mạnh của vùng cửa sông.

Lần đầu đánh giá biến động quần thể TCX tự nhiên vùng cửa sông Mê Kông, xác định tham số tăng trưởng và mức khai thác hợp lý, phục vụ xây dựng mô hình quản lý - khai thác bền vững nguồn lợi.

Chương 1. TỔNG QUAN NGHIÊN CỨU

1.1 Tổng quan hệ sinh thái cửa sông

1.1.1. Định nghĩa

Thuật ngữ *cửa sông* xuất phát từ tiếng Latin *aestus*, có nghĩa là thủy triều. Cụ thể, tính từ *aestuarium* có nghĩa thuộc về *thủy triều*. Sau Hội thảo về cửa sông năm 1964, định nghĩa được công nhận rộng rãi nhất về cửa sông là của Pritchard (1967): Cửa sông là một vùng nước ven biển bán khép kín (semi - enclosed), có kết nối tự do với đại dương, trong đó nước biển được pha loãng đáng kể bởi nước ngọt từ đất liền [7]. Do đó, một trong những đặc trưng nhất của cửa sông là tác động của thủy triều. Định nghĩa của Pritchard không đề cập cụ thể đến thủy triều, mặc dù sự pha trộn giữa nước biển và nước ngọt có thể ngụ ý điều này.

Nhằm khắc phục những hạn chế trong định nghĩa của Pritchard, Fairbridge (1980) đã đưa ra một định nghĩa toàn diện hơn về cửa sông: Cửa sông là một nhánh của biển (sea reaching) kéo dài vào sâu trong dòng sông (river valley) đến giới hạn cao nhất của thủy triều, có thể chia thành ba khu vực: (i) cửa biển hoặc cửa sông dưới (marine, lower estuary), có kết nối tự do với đại dương; (ii) cửa sông giữa (middle estuary), nơi có sự pha trộn mạnh giữa nước mặn và nước ngọt; và (iii) cửa sông trên hoặc cửa sông vùng nước ngọt (upper, fluvial estuary), đặc trưng bởi nước ngọt nhưng vẫn chịu tác động của triều hàng ngày. Ranh giới giữa các khu vực này biến đổi và chịu ảnh hưởng liên tục bởi lưu lượng dòng chảy của sông [8].

Nhìn chung, các định nghĩa hiện có về cửa sông vẫn còn gặp khó khăn trong áp dụng thực tế cho các vấn đề hiện đại của các nhà sinh thái học cửa sông cũng như cho sự đa dạng của các môi trường đã được đề cập ở trên. Do đó, một định nghĩa cửa sông theo địa chất học được đề xuất, giúp tổng quát hóa đa dạng các loại cửa sông. Theo đó, hệ thống cửa sông là một vùng lõm ven biển có kết nối hạn chế với đại dương và vẫn mở ít nhất theo từng thời điểm, nó có thể được chia thành ba vùng [9]:

1. Vùng triều của sông (tidal river zone hoặc fluvial zone), đặc trưng bởi thiếu độ mặn của đại dương nhưng chịu ảnh hưởng của sự dâng lên và hạ xuống của mực nước biển theo thủy triều.
2. Vùng pha trộn cửa sông (mixing zone, estuary proper) đặc trưng bởi sự pha trộn của các khối nước, dẫn tới sự thay đổi liên tục của các thông số lý - hóa và sinh học kéo dài từ vùng sông triều đến vị trí ở cửa biển hoặc điểm thấp nhất của châu thổ thủy triều (ebb - tidal delta).
3. Vùng nước đục gần bờ (nearshore turbid zone) là vùng từ rìa ngoài vùng pha trộn đến điểm thủy triều rút hoàn toàn.

Định nghĩa này khác biệt đáng kể so với những định nghĩa trước đó ở chỗ nó ghi nhận một thành phần mới là vùng biển gần bờ, nơi cũng mang tính chất của cửa sông, do đó được xem xét trong nghiên cứu động lực học vật lý, hóa học, hoặc sinh thái học, của toàn bộ hệ thống cửa sông. Ngoài ra, vùng pha trộn có thể được xem xét chia làm 5 vùng nhỏ: Vùng trên cùng (upper), vùng trên (inner), vùng giữa (middle), vùng dưới (lower), vùng cửa (mouth) theo tác giả McLusky (1993) [10] (Phụ lục 1.1).

Theo địa chất học, hệ thống cửa sông có thể phân thành 6 loại, bao gồm: i) Cửa sông đồng bằng ven biển (coastal plain estuaries), (ii) cửa sông đồng bằng châu thổ (deltaic estuaries), (iii) đầm phá (lagoons hoặc bar - built estuaries), (iv) vịnh hẹp (fjords), (v) cửa sông kiến tạo (tectonically caused estuaries) và (vi) cửa sông ngầm (subterranean estuaries) [9] (Phụ lục 1.2, 1.3). Trong phần tổng quan này, tác giả chỉ tập trung vào cửa sông đồng bằng châu thổ. Các hệ thống đồng bằng châu thổ thường được đặc trưng bởi các hệ thống sông lớn, chẳng hạn như Ganges - Brahmaputra - Menga (Ấn Độ), Mê Kông (Đông Nam Á), Nile (Ai Cập) và Mississippi (Mỹ). Khi con sông lớn tiến gần đến bờ biển, vận tốc nước giảm và nước được di chuyển ra khắp hệ thống đồng bằng châu thổ. Các kênh phân nhánh có thể tạo điều kiện cho sự di chuyển này vào môi trường đất ngập nước cửa sông, hoặc con sông có thể chảy vào các kênh nội đồng. Những kênh phân nhánh này tỏa ra từ nguồn sông chính theo dạng mạng nhánh, đây là khu vực sinh sản cho các sinh vật biển và nước ngọt. Lưu lượng nước vào mùa xuân sau khi tuyết tan (vùng ôn đới) hoặc lượng mưa mùa mưa (vùng nhiệt đới) cũng có thể gây ra lũ tràn vào các kênh nội đồng, cung cấp chất dinh dưỡng và trầm tích. Các con sông tạo ra các cửa sông châu thổ này thường có độ sâu lớn hơn 15 m và có lưu lượng xả hằng năm từ 1.180 m³/s (sông Nile) đến 156.000 m³/s (sông Amazon) [11]. Các khu vực cửa sông châu thổ có thể có diện tích từ 81 km² như đồng bằng cửa sông Santee, Nam Carolina đến 13.500 km² ở các vùng đất ngập mặn của đồng bằng Ganges - Brahmaputra [12].

1.1.2. Một số đặc điểm cơ bản của hệ sinh thái cửa sông

1.1.2.1. Đa dạng các tiểu hệ sinh thái hợp thành

Hệ sinh thái cửa sông bao gồm đa dạng các quần xã sinh vật tạo thành. Sự đa dạng này do hai yếu tố tạo nên. Thứ nhất, từ góc độ phi sinh học, cửa sông bao gồm nhiều loại môi trường khác nhau, bao gồm bãi biển, kênh thủy triều, khu vực nước nông dưới thủy triều (shallow subtidal waters), vùng đất ngập nước thủy triều (intertidal wetlands) (Phụ lục 1.4). Thứ hai, các quần thể sinh vật thích nghi có thể khai thác triệt để mỗi loại môi trường sống này và trong nhiều trường hợp, chúng có thể làm thay đổi đáng kể các môi trường đó, làm gia tăng tổng thể sự đa dạng môi trường sống cửa sông (Phụ lục 1.5).

Trên các cồn cát cửa sông, bằng mắt thường nhận thấy có rất ít dấu hiệu của sự sống nhưng các nghiên cứu đã chỉ ra rằng có nhiều quần xã sinh vật nhỏ phong phú và đa dạng sống giữa các hạt cát trên bãi biển [13]. Năng lượng sóng rất quan trọng đối với những sinh vật này vì các cơn sóng liên tục cung cấp nước giàu oxy và thức ăn, đồng thời mang đi các chất thải. Bãi biển là một khu vực có năng lượng vật lý rất cao và các trầm tích hoàn toàn bị oxy hóa. Đây là một ví dụ về tầm quan trọng của các quá trình vật lý trong việc xác định các đặc điểm sinh học của môi trường cửa sông [14].

Các kênh thủy triều, thường là phân sâu nhất của cửa sông, nơi có độ mặn cao, mặc dù hoạt động sóng giảm nhưng vẫn có dòng chảy mạnh do đó các trầm tích vẫn là cát và hoàn toàn bị oxy hóa. Tuy nhiên, do các kênh đã vượt ra ngoài ảnh hưởng của sóng biển nên các điều kiện thiếu oxy xảy ra ở vài chục centimet bên dưới bề mặt trầm tích. Sự sống phong phú và đa dạng của sinh vật ở các kênh triều bao gồm các sinh vật sống trên bề mặt, trái ngược với bề mặt vắng vẻ của bãi biển.

Khu vực nước nông dưới thủy triều trong các đầm ven biển có dòng chảy giảm và ánh sáng có thể xuyên đến đáy, thường xuất hiện thực vật thủy sinh. Độ trong của nước cao và các trầm tích mịn hơn do khả năng của cỏ trong việc giữ lại các trầm tích. Ở các vùng nước nhiệt đới có độ mặn cao, các bãi cỏ biển thường được bao phủ bởi cỏ rùa (*Thalassia testudinum*) và ở vùng ôn đới, chiếm ưu thế là cỏ lươn (*Zostera marina*). Trong các vùng nước có độ mặn thấp hơn (< 5 PSU), các chi như *Ruppia*, *Potamogeton* và *Valisneria* thường phổ biến [14].

Vùng đất ngập nước thủy triều có dòng chảy nhẹ đến chậm, đây là những khu vực có nước đục và trầm tích rất mịn. Ở khu vực nhiệt đới thường là các đầm lầy nước mặn (salt marshes), còn ở khu vực nhiệt đới là các rừng ngập mặn (mangrove forests). Thực vật ở đây có tỷ lệ tăng trưởng rất cao và các loài động vật thường là sinh vật ăn trầm tích [14].

1.1.2.2. Vai trò của vật chất hữu cơ trong động lực dinh dưỡng cửa sông

Động lực dinh dưỡng của các vùng cửa sông có xu hướng phức tạp. Phụ lục 1.6 minh họa một số đặc điểm quan trọng của động lực dinh dưỡng trong các vùng cửa sông. Trước hết, gần như luôn có nhiều loại sinh vật sản xuất sơ cấp khác nhau trong các vùng cửa sông, bao gồm thực vật phù du, thực vật ngập mặn, cỏ biển ngập nước và tảo đáy. Ngược lại, vùng biển khơi chỉ có thực vật phù du. Có một số điểm khác biệt quan trọng trong động lực dinh dưỡng giữa biển khơi và các vùng cửa sông. Ví dụ, ở biển khơi, hầu hết thực vật phù du đều được tiêu thụ khi còn sống. Mạng lưới thức ăn bắt đầu bằng việc tiêu thụ thực vật sống được gọi là *mạng lưới thức ăn chăn thả* (agrazing food web). Trong các vùng cửa sông, nhiều loại thực vật quan trọng

không bị tiêu thụ trực tiếp mà chết đi và bắt đầu phân hủy trước khi được tiêu thụ. Vật chất phân hủy này được gọi là mùn hữu cơ (organic detritus) và mạng lưới thức ăn mà nó hỗ trợ được gọi là *mạng lưới thức ăn mùn bã hữu cơ* (detrital food web). Mùn bã hữu cơ là một nguồn thức ăn quan trọng trong hệ sinh thái vùng cửa sông và là một nội dung nghiên cứu quan trọng trong bốn thập kỷ qua liên quan đến động học vật chất hữu cơ [14].

Khi nghiên cứu mạng lưới thức ăn các cửa sông dọc bờ biển Đông Nam Bắc Mỹ, với vùng đầm lầy rộng lớn bao quanh, tạo ra các trao đổi vật chất mạnh mẽ giữa đầm lầy và môi trường nước mở. Lượng lớn các loại cỏ đầm lầy không được tiêu thụ trực tiếp mà phân hủy thành mùn bã hữu cơ, rồi được tiêu thụ và chuyển vào các bậc dinh dưỡng [15]. Tương tự, Darnell (1961) cho rằng mùn bã hữu cơ chiếm một phần trong chế độ ăn của hầu hết các loài được phân tích, ngoại trừ các loài ăn cá ở đỉnh chuỗi thức ăn [16] (Phụ lục 1.7). Đến đầu những năm 1960, mùn bã hữu cơ được công nhận là nguồn năng lượng quan trọng trong hầu hết các hệ sinh thái thủy vực. Mùn bã hữu cơ có thể đặc biệt quan trọng trong các vùng cửa sông vì chúng nhận được lượng lớn mùn bã từ các hệ sinh thái trên cạn và đại dương lân cận (tức là carbon ngoại sinh - allochthonous carbon). Hệ sinh thái cửa sông cũng có thể tạo ra lượng lớn mùn bã từ các loại thực vật có mạch ở các đồng cỏ biển, đầm lầy và rừng ngập mặn [17]. Mạng lưới thức ăn ở các vùng cửa sông nhiệt đới có rừng ngập mặn bao quanh có xu hướng được hỗ trợ bởi vật liệu thực vật phân hủy và các vi sinh vật liên quan, với loại và kích thước của vật liệu được sử dụng khác nhau tùy vào sinh vật tiêu thụ [16] (Phụ lục 1.7). Cuối cùng, tính khả dụng, giá trị dinh dưỡng và số lượng lớn có sẵn khẳng định tầm quan trọng của mùn bã hữu cơ đối với các hoạt động trong mạng lưới thức ăn cửa sông [18].

Mạng lưới thức ăn sơ cấp dựa trên thực vật phù du vẫn đóng một phần quan trọng trong mạng lưới thức ăn tổng thể vùng cửa sông. Những sinh vật sản xuất sơ cấp nhỏ này được tiêu thụ bởi động vật phù du và sau đó bị các loài cá ăn thực vật phù du (planktivorous fish) ăn, chẳng hạn như cá hồi, cá mòi, hoặc cá cơm. Động vật phù du cũng được tiêu thụ bởi các ấu trùng của cá lớn. Ở đỉnh của mạng lưới thức ăn là các loài động vật ăn thịt lớn. Hiện nay, thực vật phù du và các sinh vật tiêu thụ chúng tạo thành một tập hợp các tương tác cực kỳ phức tạp được gọi là *mạng lưới thức ăn vi sinh vật* (microbial food web).

Một đặc điểm rất quan trọng của các mạng lưới thức ăn ở cửa sông là tầm quan trọng của nền đáy. Thứ nhất, có nhiều loại thực vật phát triển trên nền đáy ở vùng nước nông (cỏ đầm lầy, cỏ biển và tảo đáy). Thứ hai, có một nguồn thực phẩm và dinh dưỡng vô cơ đáng kể từ cột nước xuống đáy và ngược lại. Các loài động vật đáy

thân mềm là những loài lọc thức ăn; tức là, chúng ở yên một chỗ và tập trung thức ăn từ dòng nước chảy qua. Còn có các sinh vật đáy khác sống trong các khu vực có dòng chảy yếu. Chúng di chuyển trên và qua các lớp trầm tích và lấy thức ăn từ mùn bã hữu cơ trong trầm tích. Những loài này được gọi là *động vật ăn cận lắng* (deposit feeders) và bao gồm giun, tuyến trùng, động vật giáp xác nhỏ (amphipods) và nhiều sinh vật nhỏ khác. Cũng có một số lượng lớn sinh vật không sống ở đáy nhưng vẫn ăn ở đáy. Chúng bao gồm nhiều loại động vật không xương sống, cá và chim. Trên thực tế, hầu hết các loài cá được tìm thấy trong các vùng cửa sông đều có thích nghi cho việc ăn ở đáy [14].

Tất cả các bậc dinh dưỡng từ thực vật phù du, mùn bã đều hội tụ vào một nhóm động vật ăn thịt ở đầu chuỗi, chúng là nhóm ăn tạp, tiêu thụ nhiều loại sinh vật khác nhau. Những động vật ăn thịt ở đỉnh này bao gồm nhiều loài cá, như cá hồi biển, cá vược sọc và cá bơn, cũng như các loài chim như hải âu và các loài động vật có vú như hải cẩu và cá heo.

Tóm lại, động lực dinh dưỡng cửa sông được đặc trưng bởi sự đa dạng của các sinh vật sản xuất sơ cấp, mức độ tương tác cao giữa cột nước và đáy, một mạng lưới thức ăn phức tạp, liên kết chặt chẽ và một số lượng lớn các loài ăn tạp.

1.1.2.3. Sự thích nghi của sinh vật với điều kiện môi trường cửa sông

Môi trường vùng cửa sông có tính biến động cao, cả trong cột nước và trầm tích, sự thay đổi các yếu tố lý - hóa như nhiệt độ, độ mặn, oxy, amoni và sulfide rất cao và gây căng thẳng cho sinh vật. Đặc biệt, sự biến động về độ mặn tại các vùng cửa sông có ảnh hưởng lớn đến các quần xã động vật đáy và là yếu tố chính ảnh hưởng đến sinh vật và hành vi của chúng trong hệ sinh thái cửa sông [19].

Đối mặt với sự biến đổi của môi trường, sinh vật có thể giữ trạng thái bên trong ổn định hoặc để trạng thái đó thay đổi theo môi trường bên ngoài. Các chiến lược thay thế này lần lượt được gọi là “điều chỉnh/regulator” và “phù hợp/conformer” (Phụ lục 1.8). Sự cân bằng giữa hai chiến lược này được xác định bởi các tổn hao năng lượng và lợi ích tương đối. Tổn hao năng lượng của chiến lược điều chỉnh vừa mang tính tiến hóa trong việc phát triển và duy trì các cấu trúc và quy trình cần thiết, vừa mang tính sinh học năng lượng, liên quan đến việc vận hành các chức năng sinh lý. Ngược lại, chiến lược phù hợp không tốn năng lượng nhưng sẽ ảnh hưởng đến chức năng trao đổi chất. Trong thực tế, hầu hết sinh vật tại cửa sông thể hiện sự pha trộn giữa hai chiến lược này. Do đó, nhiều loài động vật cửa sông đã thích nghi rộng với sự biến đổi của môi trường; ví dụ như hào, *Crassostrea virginica*, có thể sống và phát triển trong phạm vi độ mặn từ 5 đến 42‰ và chịu được sự thay đổi nhanh chóng từ 15 - 20‰ về độ mặn, nhưng tổn hao năng lượng lớn. Giun, *Arenicola marina*, sống

trong vùng nước biển có độ mặn cao ($> 30\text{‰}$) đến các vùng mà độ mặn hiếm khi vượt quá 15‰ trong cửa sông. Tuy nhiên, những con giun ở độ mặn thấp hơn có kích thước và trọng lượng nhỏ hơn và chỉ những con ở độ mặn $\geq 20\text{‰}$ mới có khả năng sinh sản.

Rất khó đánh giá được độ mặn biến đổi mạnh ở cửa sông làm tăng hay giảm đa dạng sinh học động vật đáy cửa sông. Attrill (2002) đã cho rằng sự gia tăng biến động độ mặn làm giảm đa dạng loài, vì vậy tốc độ và quy mô thay đổi độ mặn cũng rất quan trọng. Tuy nhiên, cửa sông cũng là khu vực có sản lượng sơ cấp cao, do đó các sinh vật tiêu thụ thứ cấp có thể thích nghi được sẽ có mật độ và sinh khối cao. Các loài động vật ăn thịt và ký sinh thường ít chịu được sự thay đổi độ mặn hơn so với con mồi hoặc vật chủ của chúng. Độ mặn thấp và/hoặc thay đổi của cửa sông có thể làm giảm kẻ thù sinh học, giúp các loài có khả năng chịu độ mặn thấp thoát khỏi sự kiểm soát sinh học. Loài hàu (*C. virginica*) đạt mật độ cao nhất ở bang Louisiana, Hoa Kỳ, tại các độ mặn dưới mức tối ưu sinh lý của chúng, do giảm thiểu sự săn mồi và các sinh vật gây bệnh [20]. Vì vậy, các khu vực cửa sông có độ mặn thấp có thể hoạt động như nơi trú ẩn khỏi các tương tác sinh học có hại cho nhiều loài, góp phần vào sự phong phú lớn trong các khu vực cửa sông.

1.1.3. Hệ sinh thái cửa sông Mê Kông

1.1.3.1. Điều kiện môi trường, thủy văn

Vai trò của lũ và phù sa

Thủy văn của sông Mê Kông được đặc trưng bởi lưu lượng trung bình hàng năm rất lớn, cao nhất vào mùa lũ (mùa mưa). Lưu lượng xả tối thiểu hàng năm thường xảy ra vào đầu tháng 4 (điểm 1 trên Phụ lục 1.9). Lưu lượng tăng gấp đôi thường vào cuối tháng 5, đánh dấu sự chuyển mùa từ khô sang bắt đầu mùa lũ (điểm 2). Sự chuyển mùa này kết thúc khi mùa lũ bắt đầu (điểm 3). Sự bắt đầu của mùa lũ (điểm mà lưu lượng vượt mức trung bình hàng năm tại trạm đó) xảy ra trong vòng vài ngày vào cuối tháng 6. Mùa chuyển tiếp thứ hai (lũ sang khô) khoảng thời gian giữa cuối mùa lũ (điểm 4) và đầu mùa khô (điểm 5), lưu lượng thấp hơn mức trung bình hàng năm tại trạm đó. Thông thường, mùa khô bắt đầu vào cuối tháng 11. Việc thời điểm bắt đầu và kết thúc của mùa lũ hàng năm có thể được đảm bảo xảy ra trong vòng chỉ 2 tuần là một đặc điểm nổi bật và đặc trưng của hệ thống sông lớn này [21]. Như vậy, nếu chưa đề cập tới ảnh hưởng của hệ thống đập chắn thì chế độ lũ tự nhiên của sông Mê Kông là khá ổn định. Chính những sự kiện tự nhiên xuất hiện theo chu kỳ ổn định (nature's pulsing paradigm) như lũ hàng năm, bão theo mùa và thay đổi thủy triều theo ngày đóng vai trò quan trọng trong việc duy trì biến thiên độ mặn, cung cấp dinh

đường, điều tiết các quá trình sinh học và cân bằng năng lượng và căng thẳng trong hệ sinh thái cửa sông [14, 22].

Mạng lưới thức ăn của các cửa sông vùng nhiệt đới được xây dựng trên cơ sở các vật chất hữu cơ, hay còn gọi là *mạng lưới thức ăn mùn bã hữu cơ* (detrital food web). Do lưu lượng dòng chảy mạnh, hầu hết trầm tích sông Mê Kông tồn tại ở dạng lơ lửng (TSS) [23] (Phụ lục 1.10). Tải lượng TSS của sông Mê Kông thuộc nhóm rất cao khi so sánh với các con sông khác trên thế giới [24] (Phụ lục 1.11). Tải lượng TSS tăng dần từ thượng nguồn đến cửa sông. Ví dụ, tổng tải lượng TSS hàng năm ở Chiang Saen được ước tính là 67 triệu tấn, 109 triệu tấn tại Viêng Chăn và 132 triệu tấn tại thác Khone. Milliman và Syvitski (1992) đã ước tính tổng tải lượng trầm tích hàng năm của sông Mê Kông ở hạ lưu vào khoảng 160 triệu tấn [25]. Tỷ lệ chất hữu cơ trong trầm tích khoảng 6 - 8% [26]. Như vậy, vật chất hữu cơ là một nguồn cung cấp năng lượng quan trọng cho hệ sinh thái cửa sông Mê Kông. Lũ lụt mang theo một lượng lớn trầm tích từ thượng nguồn và sau đó phần lớn trầm tích được giữ lại trong hệ thống đồng bằng và rừng ngập mặn ven biển, bao gồm khu vực xung quanh mũi Cà Mau [27]. Tốc độ lắng đọng trầm tích của ĐBSCL vào khoảng 45 m/năm trước 2.500 năm và từ 20 đến 30 m/năm trong 2.500 năm qua [28]. Mỗi năm, mũi Cà Mau mở rộng diện tích khoảng 80 - 100 m về phía biển. Dữ liệu chất lượng nước trong một số năm gần đây cho thấy lượng trầm tích trung bình trong mùa lũ là 500 g/m³ ở sông Tiền và 200 g/m³ ở sông Hậu [29].

Lưu lượng dòng chảy, độ mặn và chế độ triều cửa sông

Đồng bằng sông Cửu Long là một hệ sinh thái cửa sông có nhiều nhánh, bao gồm nhiều kênh rạch và vận chuyển một lượng lớn nước ngọt ra biển, ngay cả trong mùa khô (với lưu lượng khoảng 2.000 m³/s) [30]. Trong một nghiên cứu trước đây sử dụng hai loại mô hình: mô hình độ mặn và mô hình thủy lực để xác định lượng nước ngọt chảy qua các nhánh chính và 8 cửa sông Mê Kông (Phụ lục 1.12) [30]. Theo Wolanski và cộng sự (1996), các cửa sông Mê Kông chịu ảnh hưởng của chế độ thủy triều bán nhật triều không đều từ Biển Đông, nghĩa là mỗi ngày có hai đợt triều lên và hai đợt triều xuống, nhưng cường độ của chúng không bằng nhau. Tại cửa sông, biên độ thủy triều lớn nhất và trung bình lần lượt là 3,2 m và 2,2 m [31]. Tuy nhiên, theo Le (2012), ĐBSCL không chỉ chịu ảnh hưởng của thủy triều từ Biển Đông mà còn từ thủy triều Biển Tây (Vịnh Thái Lan) [32]. Vịnh Thái Lan chủ yếu có thủy triều nhật triều, trong khi Biển Đông chủ yếu có thủy triều bán nhật triều. Thông thường, có hai đỉnh triều cao và hai đỉnh triều thấp mỗi ngày, nhưng hai đỉnh triều thấp đôi khi có mực nước rất khác nhau. Biên độ thủy triều trung bình hằng ngày dao động từ 3,5 m đến 4,5 m ở Biển Đông và từ 0,5 m đến 0,8 m ở Vịnh Thái Lan. Do đó, hệ

thống thủy triều ở vùng cửa sông Mê Kông có thể được coi là khá phức tạp. Theo McLusky và Elliott (2004), biên độ thủy triều từ 2 - 4 m được xếp vào loại cửa sông trung triều (mesotidal) và từ 4 - 6 m thì được xếp vào loại cửa sông đại triều (macrotidal) [33]. Vì vậy, hệ thống cửa sông Mê Kông có thể được xếp vào loại từ trung triều đến đại triều.

Trong hệ thống cửa sông này, độ mặn nước mặt thay đổi theo mùa, cao nhất vào mùa khô và thấp nhất vào mùa mưa. Tác động của thủy triều lan tỏa khắp khu vực ĐBSCL và khoảng 500.000 ha đất bị ảnh hưởng bởi sự xâm nhập nước biển trong mùa khô. Khoảng cách xâm nhập độ mặn vào các nhánh khác nhau của sông Mê Kông dao động từ 20 đến 65 km [32]. Vào mùa mưa, do lưu lượng dòng chảy mạnh, mang trầm tích ra ngoài cửa sông và lắng đọng chủ yếu ở vùng nước nông ven biển cách bờ dưới 20 km. Tuy nhiên, một phần nhỏ trầm tích được lưới mặn đưa vào trong cửa sông. Mùa khô, dòng nước mặn từ biển xâm nhập vào cửa sông, mang theo trầm tích đã bồi lắng ở mùa mưa vào sâu trong cửa sông, tối đa 30 km [31] (Phụ lục 1.13).

1.1.3.2. Thủy sinh vật cửa sông Mê Kông

Cửa sông là khu vực phong phú loài nhất của lưu vực sông Mê Kông vì sự pha trộn của các loài sinh vật biển, nước lợ và nước ngọt [34]. Rừng ngập mặn đóng vai trò là khu vực sinh sản và nuôi dưỡng con non cho nhiều loài cá và động vật không xương sống sống trong cả sông và ngoài biển. Cá biển và cá nước ngọt di chuyển lên hoặc xuống cửa sông tùy theo mức độ mặn hiện có và do đó có thể xuất hiện tại cùng một vị trí vào các mùa khác nhau. Các loài cá biển chủ yếu tiến vào sông trong mùa khô, khoảng cách tùy thuộc vào mức độ chịu đựng của chúng đối với nước ngọt. Ngược lại, các loài cá nước ngọt di chuyển xa hơn vào cửa sông trong mùa lũ. Khu hệ cá cửa sông Mê Kông có 155 loài thuộc 58 họ và 15 bộ mà cấu trúc chủ yếu là các họ như Cyprinidae (23%), Gobiidae (8%), Bagridae (6%), Cobitidae (5%), Clupeidae (5%), Engraulidae (5%), Siluridae (5%), Cynoglossidae (5%) [34]. Phần lớn các loài thuộc nhóm rộng nhiệt và rộng muối [35]. Nhìn chung, cá là nhóm thủy sinh vật được nghiên cứu đầy đủ nhất so với các nhóm thủy sinh khác ở vùng cửa sông cũng như cả hệ thống sông Mê Kông [36].

Một trong những nghiên cứu đầu tiên về đặc điểm quần xã động vật đáy không xương sống cỡ trung bình (meiobenthos) cửa sông Mê Kông là của tác giả Ngo và cộng sự (2010), trong đó tập trung vào nhóm tuyến trùng số tự do. Nghiên cứu ghi nhận cấu trúc quần xã động vật đáy không xương sống cỡ trung bình cửa sông Mê Kông gồm 12 taxa: Nematoda, Copepoda, Turbellaria, Polychaeta, Oligochaeta, Tardigrada, Bivalvia, Ostracoda, Amphipoda, Cumacea, Gastrotricha, Gastropoda và ấu trùng Nauplii của giáp xác. Mật độ của động vật đáy không xương sống cỡ trung

bình dao động từ 581 đến 3168 cá thể/10 cm². Tuyến trùng (Nematoda) luôn chiếm số lượng cao nhất trong quần xã với tỷ lệ dao động từ 64 - 99%. Nghiên cứu này ghi nhận 135 giống tuyến trùng, với các giống chiếm ưu thế gồm *Desmodora*, *Leptolaimus*, *Halalaimus*, *Thalassomonhystera*, *Theristus*, *Daptonema*, *Rhynchonema*, *Parodontophora* và *Oncholaimus*. Mặc dù số taxa của nhóm động vật đáy không xương sống cỡ trung bình không cao so với các vùng cửa sông khác, nhưng nhóm tuyến trùng ghi nhận có mức đa dạng sinh học cao [37]. Cấu trúc quần xã tuyến trùng ở cửa Ba Lai, cửa sông duy nhất chịu tác động của đập chắn dòng, khác biệt với các cửa sông còn lại [38]. Do đó, tác giả đề xuất cần tiếp tục nghiên cứu thêm những ảnh hưởng của đập chắn làm thay đổi tính chất môi trường, được chỉ thị qua quần xã tuyến trùng. Đây cũng là các nghiên cứu làm nền tảng cho các nghiên cứu sau này về sinh thái học tuyến trùng cửa sông Mê Kông nói chung và sông Ba Lai nói riêng.

Mặc dù có những loài đại diện có giá trị thương mại rất cao như TCX (*Macrobrachium rosenbergii*), nghêu Bến Tre (*Meretrix lyrata*), động vật thân mềm và giáp xác còn rất ít được nghiên cứu ở vùng cửa sông Mê Kông. Nghiên cứu gần đây của Tran và cộng sự (2024) cho thấy cấu trúc quần xã động vật bám đáy không xương sống (epibenthic invertebrates) vùng cửa sông Mê Kông gồm 31 loài thuộc 7 taxa: Bivalvia, Decapoda, Gastropoda, Isopoda, Molpadida, Stomatopoda và Xiphosura. Trong đó, nhóm giáp xác Mười chân (Decapoda) chiếm ưu thế, chiếm 86 - 95% tổng số loài. Các nhóm Isopoda, Molpadida và Xiphosura có số lượng cá thể hạn chế. Mật độ, số loài cao nhất tại cửa sông Ba Lai, tiếp theo là cửa Đại và thấp nhất là cửa Cỏ Chiên. Do đó, bộ giáp xác Mười chân đóng vai trò quan trọng trong quần xã động vật bám đáy không xương sống ở hệ thống cửa sông Mê Kông. Nghiên cứu này cũng cho thấy mật độ quần xã động vật bám đáy và đặc biệt là nhóm giáp xác Mười chân khá thấp, nguyên nhân là đang bị khai thác, đánh bắt quá mức [36].

Đặc điểm phân bố của quần xã thân mềm vùng hạ lưu sông Mê Kông chia làm 3 nhóm rõ rệt: Nhóm thân mềm ở các sông Sesan, Sekong, Srepok chảy vào vùng Tây Nguyên Việt Nam, nhóm thân mềm ở dòng chính và hồ Tonle Sap và nhóm thân mềm ở thượng nguồn sông Tiền và sông Hậu ở ĐBSCL. Mật độ và đa dạng sinh học nhóm thân mềm tăng dần khi tiến về hạ lưu sông Mê Kông, trong đó nhóm thân mềm ở thượng nguồn ĐBSCL ghi nhận cao nhất. Tuy nhiên, nghiên cứu này chỉ đánh giá quần xã thân mềm đến thượng nguồn sông Tiền và sông Hậu, khu vực cửa sông điển hình vẫn còn chưa được nghiên cứu [39].

1.2. Đa dạng sinh học khu hệ tôm cửa sông

1.2.1. Đa dạng di truyền

1.2.1.1. Tổng quan

Đánh giá đa dạng sinh học không chỉ là mối quan tâm của khoa học cơ bản mà còn đóng vai trò quan trọng trong chiến lược bảo tồn hiệu quả và lâu dài các hệ sinh thái [40]. Điều này đặc biệt quan trọng trong bối cảnh nguồn tài nguyên sinh vật đang bị suy giảm nghiêm trọng do khai thác quá mức có thể dẫn đến tuyệt chủng của các loài, đặc biệt là các loài có giá trị thương mại [41]. Vì vậy, các biện pháp bảo tồn kịp thời trở nên quan trọng để giúp các loài khỏi nguy cơ suy giảm và tuyệt chủng. Việc đánh giá chính xác mức độ đa dạng là cơ sở cho việc bảo tồn [42]. Việc sử dụng phương pháp hình thái truyền thống trong đánh giá đa dạng còn gặp nhiều khó khăn với các loài có quan hệ gần gũi, có các đặc điểm hình thái tương đồng và khác biệt giới tính hoặc các cá thể chưa phát triển về các đặc điểm hình thái, dẫn đến các trường hợp xác định sai [43]. Do đó, việc tích hợp các phương pháp định danh phân tử có thể giúp tăng độ chính xác cho việc định lượng đa dạng sinh học. Trong 30 năm qua, các nghiên cứu sinh học phân tử đã đóng góp đáng kể vào đánh giá đa dạng sinh học, nhận diện và phát sinh loài [44].

Tôm nước ngọt thuộc giống *Macrobrachium* (Crustacea, Decapoda, Palaemonidae) là một trong những nhóm giáp xác có mức độ đa dạng loài cao và phân bố rộng khắp các vùng nhiệt đới và cận nhiệt đới trên thế giới [45, 46], với khoảng 240 loài đã được ghi nhận [47]. Mặc dù phần lớn các loài sinh sống trong môi trường nước ngọt, nhiều loài *Macrobrachium* phân bố ở vùng cửa sông hoặc cận môi trường nước lợ trong giai đoạn phát triển ấu trùng [48]. Việc phân loại các loài thuộc giống này dựa trên hình thái gặp nhiều khó khăn do số lượng đặc điểm phân biệt hạn chế, cùng với sự biến đổi hình thái theo giới tính và giai đoạn phát triển; các khóa phân loại hình thái, như của Monod (1980), chủ yếu chỉ áp dụng hiệu quả cho cá thể đực trưởng thành [49, 50]. Do đó, việc định danh loài chỉ dựa trên hình thái có thể dẫn đến đánh giá chưa chính xác về mức độ đa dạng sinh học [51]. Trong bối cảnh đó, sự kết hợp giữa dữ liệu hình thái và phân tử, đặc biệt là các gen ty thể như *16S* và *COI*, đã được chứng minh là công cụ hiệu quả trong nghiên cứu phân loại và tiến hóa của giống *Macrobrachium* [46, 50, 52].

Các loài tôm nước mặn, chủ yếu thuộc họ Penaeidae là nhóm giáp xác có giá trị thương mại quan trọng, phân bố chủ yếu ở các vùng nước nông và ven bờ nhiệt đới - cận nhiệt đới, với mức độ đa dạng loài cao nhất tập trung tại khu vực Ấn Độ - Tây Thái Bình Dương [45]. Họ Penaeidae hiện được ghi nhận gồm khoảng 224 loài thuộc 32 giống, tăng so với các ước tính trước đây là khoảng 200 loài thuộc 17 giống [53, 54]. Việc phân chia giống *Penaeus* thành sáu giống theo đề xuất của Pérez và Kensley (1997) [55] đã làm dấy lên nhiều tranh luận do thiếu bằng chứng hình thái học thuyết

phục [56]. Trong hai thập kỷ qua, các nghiên cứu phát sinh chủng loại sử dụng các gen ty thể (*COI*, *16S*, *12S*) kết hợp với các gen nhân đã cung cấp bằng chứng cho thấy các nhóm này không cùng nguồn gốc tiến hóa, đồng thời đề xuất cấu trúc phân loại hợp lý hơn cho *Penaeus* [52, 57-69]. Sự biến đổi hình thái theo giai đoạn phát triển, giới tính và điều kiện môi trường tiếp tục là thách thức lớn trong công tác phân loại tôm he, khiến việc định danh loài chỉ dựa trên hình thái có thể thiếu chính xác [60-62]. Do đó, việc tích hợp đánh giá phân tử không chỉ góp phần nâng cao độ chính xác trong nhận dạng loài mà còn cung cấp cơ sở quan trọng cho các nghiên cứu về phát sinh loài và di truyền học quần thể ở nhóm tôm này [63].

Tổng hợp các nghiên cứu cho thấy phân tích di truyền ngày càng đóng vai trò quan trọng trong đánh giá đa dạng sinh học, đặc biệt đối với các nhóm sinh vật có hình thái tương đồng cao và biến đổi mạnh theo giới tính, giai đoạn phát triển và điều kiện môi trường như các loài tôm. Các đánh giá phân tử không chỉ giúp nhận dạng loài chính xác hơn mà còn làm rõ mối quan hệ phát sinh loài, cung cấp thông tin quan trọng về cấu trúc di truyền quần thể, mức độ đa dạng nội loài và dòng gen giữa các quần thể. Những thông tin này là cơ sở khoa học thiết yếu cho việc đánh giá đầy đủ đa dạng sinh học, xây dựng chiến lược bảo tồn nguồn gen và đề xuất các biện pháp quản lý, khai thác bền vững tài nguyên tôm trong bối cảnh biến đổi môi trường và áp lực khai thác ngày càng gia tăng.

1.2.1.2. Việt Nam

Các nghiên cứu đánh giá đa dạng di truyền tôm ở Việt Nam hiện còn hạn chế và chủ yếu tập trung vào loài TCX (*M. rosenbergii*). Tác giả Nguyễn Thành Tâm và Phạm Thanh Liêm (2012) đã sử dụng chỉ thị phân tử microsatellite để đánh giá sự khác biệt di truyền giữa hai quần đàn TCX Việt Nam và Trung Quốc, qua đó khẳng định cả hai đều thuộc cùng loài *M. rosenbergii* nhưng có sự phân hóa di truyền rõ rệt thể hiện qua các chỉ số đa dạng di truyền như tỷ lệ đa hình, mức độ dị hợp tử [64]. Kết quả này cung cấp cơ sở khoa học quan trọng cho công tác quản lý và bảo tồn nguồn gen TCX tại Việt Nam. Bên cạnh đó, Tác giả Yen và cộng sự (2013) đã kết hợp phân tích hình thái và di truyền để đánh giá đa dạng di truyền của TCX thu mẫu tại các tỉnh phía Nam như Đồng Nai, Long An, Cần Thơ và Cà Mau, trong đó quần thể Đồng Nai được ghi nhận có mức đa dạng di truyền cao nhất [65]. Nghiên cứu này được xem là một trong những công trình đầu tiên tiếp cận đánh giá đa dạng di truyền TCX.

Tuy nhiên, các nghiên cứu hiện có mới chỉ tập trung vào loài TCX, trong khi khu vực Đông Nam Á được ghi nhận có khoảng 47 loài thuộc giống *Macrobrachium* [66]. Mối quan hệ di truyền giữa các quần thể *M. rosenbergii* trong nước, cũng như

giữa các loài tôm khác thuộc cùng khu hệ ở Việt Nam và phạm vi rộng hơn, vẫn chưa được đánh giá đầy đủ. Nhìn chung, thông tin về đa dạng di truyền của khu hệ tôm ở Việt Nam nói chung và ĐBSCL nói riêng còn rất hạn chế, cho thấy sự cần thiết phải tiến hành các nghiên cứu đánh giá đa dạng di truyền một cách hệ thống nhằm làm rõ cấu trúc di truyền, phục vụ bảo tồn nguồn gen và quản lý, khai thác bền vững tài nguyên tôm trong bối cảnh biến đổi môi trường và áp lực khai thác ngày càng gia tăng.

1.2.2. Đa dạng thành phần loài

1.2.2.1. Tổng quan

Tôm là một nhóm lớn của lớp giáp xác, có kích thước từ rất nhỏ đến khoảng 35 cm. Tôm phân bố rộng rãi, xuất hiện trong môi trường nước biển, nước lợ và nước ngọt từ vùng xích đạo đến vùng cực. Mặc dù phần lớn các loài tôm biển sống ở vùng nước nông hoặc vừa phải, một số loài có thể được tìm thấy ở độ sâu gần 5.700 m; tuy nhiên, phần lớn các loài tôm thương mại được khai thác ở thềm lục địa ở độ sâu khoảng 100 m [45]. Nhiều loài tôm sống nổi (pelagic), nhưng phần lớn là loài sống đáy (benthic), sống trên nhiều loại đáy như đá, bùn, cát, mảnh vỏ hoặc hỗn hợp của những vật liệu này. Ngoài ra, một số loài thường sống gần các rạn san hô và một số ít sống cùng với các động vật không xương sống khác (ký sinh) [45].

Tổng cộng có gần 4.000 loài tôm được biết đến cho đến nay, được chia thành 4 nhóm chính: Sergestoidea (112 loài), Penaeoidea (khoảng 430 loài), Stenopodidea (khoảng 70 loài) và Caridea (gần 3.300 loài) [45]. Mặc dù Caridea chiếm phần lớn số lượng loài, chỉ có một số ít là đối tượng khai thác chính. Hầu hết các loài tôm có giá trị thương mại thuộc về nhóm Penaeoidea. Nhóm này có hơn 350 loài có giá trị thương mại và trong số đó khoảng 100 loài chiếm phần lớn sản lượng tôm toàn cầu hàng năm. Nhiều quốc gia phụ thuộc vào xuất khẩu tôm như nguồn thu nhập ngoại tệ chính. Hầu hết các loài tôm có giá trị thương mại ở vùng trung tâm phía đông Đại Tây Dương thuộc 4 họ của Penaeoidea: Aristeidae, Penaeidae, Sicyoniidae và Solenoceridae và 6 họ của phân bộ Caridea: Pasiphaeidae, Nematocarcinidae, Palaemonidae, Hippolytidae, Pandalidae và Crangonidae. Các loài thuộc phân bộ Penaeoidea chủ yếu được khai thác ở vùng nước nhiệt đới và cận nhiệt đới, còn phân bộ Caridea được khai thác ở cả vùng biển ấm và ôn đới.

Phân bộ tôm Caridea

Sau khi xem xét các loài đồng danh, De Grave và cộng sự (2008) cập nhật phân bộ Caridea hiện có khoảng 2.500 loài đã được mô tả, thuộc 31 họ. Chúng xuất hiện ở tất cả các môi trường sống dưới nước trên hành tinh, từ các loài sinh sống ở vùng biển xa bờ và trong các hang động nước lợ đến các loài nước ngọt. Tổng cộng có 655 loài

nước ngọt (hơn một phần tư số loài Caridea đã được mô tả) hiện được biết đến. Trong số các họ nước ngọt, hai họ có nhiều loài nhất là Atyidae (gần như hoàn toàn là loài nước ngọt) và Palaemonidae (phân họ Palaemoninae), với một số đại diện sống ở vùng nước lợ và biển [67].

Các loài tôm Caridea nước ngọt thuộc 8 họ/phân họ, với số lượng chủ yếu là họ Atyidae, gồm 359 loài/phân loài (Phụ lục 1.14). Mặc dù họ này trong nhiều tài liệu được coi là chỉ phân bố giới hạn trong các môi trường nước ngọt, tuy nhiên, một số giống sống trong môi trường hang động nước lợ đã được ghi nhận (ví dụ, *Antecaridina*, *Halocaridina*, *Typhlatya*). Ngoài ra, có một số cá thể non của giống *Atya* đã được tìm thấy trong điều kiện hoàn toàn ở vùng biển Đại Tây Dương [67]. Họ có số lượng loài lớn thứ hai là Palaemonidae (tôm càng) (Phụ lục 1.14). Giống chiếm số lượng nhiều nhất là *Macrobrachium*, giới hạn ở nước ngọt và nước lợ, ngoại trừ một ghi nhận duy nhất về một loài chưa được mô tả từ vùng biển Canada. Các giống có nhiều loài khác là *Palaemonetes* và *Palaemon*. Một số loài của *Palaemonetes* hoàn toàn là loài nước ngọt, như loài *Palaemonetes kadakiensis* ở Bắc Mỹ, nhưng một số loài của sông có thể chịu được điều kiện nước ngọt hoàn toàn. Một số loài *Palaemon* cũng đã được ghi nhận trong các môi trường biển, nước lợ và nước ngọt, ví dụ như *Palaemon concinnus* [68].

Việc ước tính sự đa dạng thực sự của tôm Caridea nước ngọt là vô cùng khó khăn, vì mỗi năm có nhiều loài mới tiếp tục được mô tả, chủ yếu trong hai giống có số lượng loài nhiều nhất là *Caridina* và *Macrobrachium*. Kết quả là đồ thị phát hiện loài chưa có dấu hiệu giảm dần (Phụ lục 1.15) và có thể kỳ vọng rằng vẫn còn nhiều loài chưa được khám phá. Các giống mới cũng tiếp tục được phát hiện, ví dụ cho các loài có hình thái khác biệt mà trước đây được xếp vào giống *Caridina* (như các giống *Lancaris*, *Sinodina*, *Paracaridina*). Các nghiên cứu di truyền mới chỉ bắt đầu gần đây đối với tôm Caridea nước ngọt đã góp phần hệ thống hóa lại phân loại nhóm tôm này.

Phân bộ tôm he (Penaeoidea)

Các loài tôm thuộc họ tôm he Penaeidae, là một trong những loài giáp xác có giá trị thương mại quan trọng nhất [45, 53]. Chúng hiện diện ở các vùng nước nông, gần bờ nhiệt đới và cận nhiệt đới, với sự đa dạng loài cao nhất nằm ở khu vực Ấn Độ - Tây Thái Bình Dương. Họ này được coi là một nhóm giáp xác Mười chân điển hình [53, 69]. Dall và cộng sự (1990) ước tính có 200 loài tôm he được phân loại trong 17 giống [53]. Sau đó, Pérez và Kensley (1997) điều chỉnh phân loại và ghi nhận 217 loài, đồng thời tách giống *Penaeus* thành 6 giống và giống *Trachypenaeus* thành 4 giống, tạo thành tổng cộng 26 giống [55]. Trong lần sửa đổi gần đây nhất, Sakai và Shinomiya (2011) đã chia giống *Parapenaeopsis* thành 8 giống, đồng thời giới thiệu

thêm 7 giống mới [70]. Hiện nay, họ Penaeidae gồm 32 giống được công nhận với 224 loài đã biết [54]. Vùng biển Đông Nam Á, ước tính có tổng cộng 96 loài thuộc 21 giống. Số lượng loài tôm he tại Đông Nam Á có thể chưa được ghi nhận đầy đủ, do các cuộc khảo sát toàn diện trong khu vực vẫn còn hạn chế và có thể có các loài chưa được phát hiện [71].

Vòng đời của các loài tôm thuộc giống *Penaeus* và *Metapenaeus*, là hai điển hình của họ tôm he, phụ thuộc vào vùng ven biển, cửa sông (Phụ lục 1.16). Tôm trưởng thành thường đẻ trứng ở vùng biển xa, nơi có độ sâu từ 10 đến 80 m. Trứng nở trong khoảng 14 đến 24 giờ, giải phóng ấu trùng, gọi là *nauplius*. Ấu trùng *nauplius* trải qua giai đoạn *zoea* trước khi biến thái thành giai đoạn *mysis*. Các ấu trùng này sống trôi nổi và được các dòng hải lưu đưa về phía bờ, nơi chúng đến với dạng hậu ấu trùng (*post larva*); quá trình này diễn ra khoảng ba tuần sau khi nở, khi kích thước của chúng đạt từ 6 đến 14 mm và trông giống tôm. Hậu ấu trùng xâm nhập vào các vùng rừng ngập mặn cửa sông, ven biển, bỏ tập tính sống trôi nổi và bắt đầu sống dưới đáy. Tại các khu vực giàu dinh dưỡng này, chúng phát triển nhanh chóng, thành các cá thể non và khi kích thước tăng lên, sau đó chúng dần dần di chuyển về phía cửa vịnh hoặc cửa sông, nơi chúng trở thành cá thể bán trưởng thành. Sau đó, tôm di cư ra xa bờ, tiếp tục phát triển và giao phối và khi cuối cùng đến khu vực đẻ trứng, các con cái trưởng thành sẽ đẻ trứng và chu kỳ được lặp lại; hầu hết tôm trong các khu vực này có độ tuổi khoảng 1 năm, hiếm khi hơn 2 (hoặc có thể là 3) năm tuổi [45].

1.2.2.2. Việt Nam

Tôm nước ngọt

Nhóm tôm nước ngọt ở Việt Nam được tiến hành nghiên cứu từ những năm 1869 với ghi nhận loài tôm *Palaemon nipponensis* tìm thấy ở Trung Bộ. Năm 1904, De Man công bố 28 loài tôm của nước ngọt ở Việt Nam trong chuyến khảo sát được thực hiện ở vùng Đông Dương [72]. Giai đoạn từ sau năm 1945 tới trước 1975, những nghiên cứu về tôm của nước ngọt ở Việt Nam rất hạn chế do tình hình chiến tranh. Ở miền Bắc Việt Nam, ghi nhận một số loài tôm đã biết như *Macrobrachium nipponense*, *M. hainanense*, *Leander mani* và mô tả một số loài và phân loài mới cho khoa học như *Macrobrachium vietnamensis*, *M. dienbienphuense*, *Caridina denticulata vietnamensis*. Ở miền Nam, hầu như chưa có công trình nào được thực hiện [73]. Những hoạt động nghiên cứu về tôm, của nước ngọt ở Việt Nam được tiến hành một cách toàn diện hơn ở cả hai miền Bắc và Nam Việt Nam từ sau năm 1975. Cụ thể, một danh lục gồm 27 loài tôm, của đã thấy trong các thủy vực Bắc Việt Nam. Trong đó, có 16 loài tôm (9 loài thuộc họ Palaemonidae, 7 loài thuộc họ Atyidae) với

5 loài mới được mô tả (2 loài thuộc họ Palaemonidae: *Macrobrachium yeti*, *M. mieni* và 3 loài thuộc họ Atyidae (*Caridina subnilotica*, *C. acuticaudata*, *C. flavilineata*) [73]. Đối với tôm nước ngọt, Đặng Ngọc Thanh và cộng sự (1980) đã ghi nhận và mô tả mới 8 loài thuộc giống *Caridina*. Ở miền Nam Việt Nam trong giai đoạn này cũng ghi nhận một số loài đã biết và mô tả 4 loài mới cho khoa học: *Macrobrachium dalatense*, *M. saigonense*, *M. suongae*, *M. thuylami* [73]. Họ tôm càng (Palaemonidae) được nghiên cứu khá đầy đủ về phân loại học. Việt Nam ghi nhận 24 loài thuộc các giống: *Leandrites* (1 loài), *Leptocarpus* (13 loài), *Palaemon* (5 loài), *Exopalaemon* (2 loài), *Palaemonetes* (2 loài) và *Macrobrachium* (13 loài) [72] (Phụ lục 1.17).

Tôm lợ, mặn

Tôm biển là nhóm động vật đáy có ý nghĩa kinh tế rất quan trọng trong thành phần nguồn lợi hải sản ngoài cá nên trong những năm 1980 - 1990 đã được đánh giá ban đầu về nguồn lợi. Thành phần loài tôm biển Việt Nam rất đa dạng, tác giả Đặng Ngọc Thanh và Nguyễn Huy Yết (2009) đã thống kê được tổng số 232 loài thuộc 73 giống, 26 họ. Tuy số loài tương đối nhiều, nhưng chỉ tập trung vào một số họ tôm tiêu biểu là: Penaeidae (59 loài), Alpheidae (27), Paguridae (25), Palaemonidae (22), Squillidae (17), Solenoceridae (10), Gonodactylidae (10), các họ khác đều có dưới 10 loài. Về tính chất khu hệ, đa số các loài tôm biển nước ta đều thuộc nhóm tôm nhiệt đới Ấn Độ - Tây Thái Bình Dương có vùng phân bố rộng, do đó sự khác nhau về thành phần giống loài giữa các vùng vịnh Bắc Bộ, biển miền Trung, vùng Đông và Tây Nam Bộ không lớn. Phân tích thành phần các họ thuộc tổng họ tôm he Penaeoidea cho thấy: Vịnh Bắc Bộ có 58 loài, trong đó có 11 loài chỉ gặp ở Vịnh Bắc Bộ, 12 loài chung với vùng biển miền Trung, 4 loài chung với biển Nam Bộ, 31 loài chung cho cả 4 vùng biển Việt Nam. Ở vùng biển miền Trung có 78 loài, trong đó 28 loài chỉ có ở vùng biển miền Trung, 12 loài chung với vịnh Bắc Bộ, 7 loài chung với vùng biển Nam Bộ, 31 loài chung cho 4 vùng biển. Ở vùng biển Nam Bộ có 50 loài, trong đó chỉ có 8 loài riêng cho Nam Bộ, 4 loài chung với vịnh Bắc Bộ, 7 loài chung với miền Trung, 31 loài chung cho 4 vùng biển [74]. Trong nhóm tôm cua biển, có tới 11 loài được ghi vào trong Sách Đỏ 2007 trong đó có một số loài được xếp ở thứ hạng EN: Tôm hùm lông đỏ (*Palinurellus gunalachi*), tôm hùm sao (*Panulirus ornatus*), tôm hùm đá (*P. homarus*), tôm hùm đỏ (*P. longipes*). Tôm hùm là đối tượng có giá trị thương mại rất cao, song hiện nay đã được nuôi nhân tạo [74].

Nhìn chung, khu hệ tôm Việt Nam khoảng 276 loài, khu vực phía Bắc và ven biển miền Trung được nghiên cứu nhiều hơn các khu vực phía Nam và ĐBSCL. Mặc dù, ĐBSCL là khu vực có đa dạng sinh thái thủy vực nên có khu hệ thủy sinh vật rất

phong phú và đặc hữu, nghiên cứu về khu hệ tôm ở đây vẫn còn chưa được quan tâm đầy đủ. Có rất ít nghiên cứu về sinh thái khu hệ tôm tự nhiên ở ĐBSCL dù chúng đóng vai trò quan trọng trong đời sống kinh tế của người dân trong khu vực.

1.2.2.3. Cửa sông Mê Kông

Vùng biển ven bờ và sông Cửa Đại có 21 loài tôm, trong đó có 12 loài tôm biển thuộc 5 họ và 8 loài tôm nước ngọt thuộc 2 họ. Nguồn tôm phổ biến nhất là các loài bạc thẻ, bạc nghệ, tôm đất với mật độ khá cao so với các vùng biển khác. Một số họ tôm thường gặp là họ tôm he (Penaeidae, 37,5%), tôm càng (Palaemonidae, 56,3%), tôm gõ mõ (Alpheidae, 6,3%), tép cám (Sergestidae, 6,2%), tôm tít (Squillidae, 6,2%) [75].

Qua kết quả nghiên cứu từ năm 1994 - 2003, vùng cửa Cỏ Chiên ghi nhận 21 loài tôm biển và nước ngọt thuộc 6 họ: Penaeidae (38,1%), Palaemonidae (33,3%), Squillidae (9,5%), Alpheidae (9,5%), họ ruốc (Mysidae, 4,8%), Sergestidae (4,8%). Do vùng cửa sông Cỏ Chiên có các thủy vực nước mặn và thủy vực ngọt hóa vì vậy thành phần loài được ghi nhận đặc trưng cho cả huyện bao gồm các loài tôm biển thuộc họ tôm he và một số loài nước ngọt thuộc họ tôm càng. Họ tôm he có số lượng loài khá cao (8 loài). Trong đó loài tôm thẻ (*Penaeus indicus*), tôm bạc đất (*Metapenaeus ensis*), tép bạc sông (*Metapenaeus lysianassa*) đều tìm thấy ở tất cả các điểm thu mẫu. Đặc biệt không thấy sự xuất hiện của loài tôm sú (*Penaeus monodon*). Họ tôm càng trong mùa mưa 1994 (3 loài) có số loài cao hơn mùa khô (1 loài). Mùa khô 1998 có số lượng loài tôm càng phân bố khá phong phú với 5 loài. Thành phần loài trong họ tôm càng chủ yếu là các loài có thể chịu đựng môi trường nước lợ như tôm trúng (*Macrobrachium equidens*), tép mỏng sen (*Macrobrachium mirabile*). Riêng loài tôm trúng và tôm vác giáo (*Palaemon styliferus*) thích nghi với nơi có nồng độ muối tương đối cao nên được bắt gặp ở hầu hết các điểm khảo sát. Riêng loài TCX (*Macrobrachium rosenbergii*), bắt gặp ở vùng kênh rạch ngọt hóa và cả vùng nước lợ. Các họ còn lại như tôm gõ mõ, tôm tít, ruốc và tép là các họ xuất hiện thường xuyên và đặc trưng cho vùng nước lợ ven biển [76].

Nhìn chung, phân bố các loài tôm ở khu vực cửa Cỏ Chiên và ven biển huyện Thạnh Phú đặc trưng cho vùng nước lợ, đa số các loài thuộc họ tôm he, tôm càng (đa số các loài trong họ này phân bố ở vùng nước ngọt nhưng cũng có thể thích nghi được ở môi trường nước lợ). Tuy nhiên, nguồn lợi tôm ven bờ có xu hướng giảm do không được bảo vệ đúng mức, khai thác quá mức, rừng ngập mặn bị suy giảm, diện tích tôm nuôi ngày càng mở rộng. Nghiên cứu mới nhất vào năm 2023 ghi nhận vùng ven bờ và vùng lợ từ Cửa Tiểu đến Cỏ Chiên có 13 loài tôm thuộc 13 họ. Trong đó, những nhóm tôm có giá trị thương mại đóng góp sản lượng chủ yếu trong nghề khai thác

tôm như: tôm moi, tôm he, tôm càng, tôm tít. Một số họ tôm khác ít có giá trị thương mại (tôm gõ mõ, tôm kính) nhưng lại có tần suất bắt gặp nhiều với số lượng lớn [77].

Tổng hợp từ các nghiên cứu trước cho thấy khu hệ tôm cửa sông Mê Kông bao gồm 29 loài, 17 giống, 8 họ (Hippolytidae, Palaemonidae, Pandalidae, Pasiphaeidae, Penaeidae, Sergestidae, Squillidae và Stenopodidae) và 2 bộ (Decapoda và Stomatopoda) (Phụ lục 1.18).

Tôm là một nhóm lớn của lớp giáp xác, chúng vừa có vai trò trong sinh thái, vừa là đối tượng chính của khai thác và nuôi trồng của ngành thủy sản. Với số lượng hơn 4.000 loài được biết đến nhưng hầu hết các loài tôm có giá trị thương mại tập trung vào phân bộ tôm nước ngọt (Caridea) và phân lớp tôm he (Penaeoidea). Vùng biển Đông Nam Á, do các cuộc khảo sát toàn diện trong khu vực vẫn còn hạn chế, nên vẫn còn tiềm năng phát hiện thêm nhiều loài tôm mới. Đa dạng về thành phần loài của khu hệ tôm Việt Nam nhìn chung đã được nghiên cứu từ khá sớm. Tuy nhiên, do điều kiện tự nhiên có nhiều hệ sinh thái độc đáo, đặc trưng nên vẫn còn rất nhiều loài tôm chưa được ghi nhận. Ngoài ra, do sự khác biệt về điều kiện tự nhiên Bắc - Nam nên khu hệ tôm 2 vùng này cũng có sự khác biệt với nhiều loài chỉ phân bố ở một vùng địa lý nhất định. Hiện tại, khu hệ tôm miền Bắc có nhiều công trình nghiên cứu hơn so với khu vực miền Nam.

Khu hệ tôm cửa sông Mê Kông có ở hầu hết các loài tôm ghi nhận ở miền Nam Việt Nam. Thành phần loài tôm ở các hệ sinh thái nước lợ, mặn ven biển được nghiên cứu nhiều hơn khi so với hệ sinh thái nước ngọt. Hầu hết các loài tôm cửa sông Mê Kông đều có giá trị thương mại cao, là nguồn thu nhập chính của người dân. Khu hệ tôm Việt Nam nói chung và cửa sông Mê Kông nói riêng chỉ mới nghiên cứu đa dạng thành phần loài, các đặc điểm di truyền và sinh thái khác gần như chưa được quan tâm nghiên cứu đầy đủ, mặc dù đây là đối tượng thủy sản vô cùng quan trọng.

Do đó, một số vấn đề cần tiếp tục được làm rõ trong các nghiên cứu trong tương lai:

- Các đặc điểm sinh thái khu hệ tôm cửa sông nói riêng và cả hệ thống sông Mê Kông.
- Đánh giá đa dạng thành phần loài khu hệ tôm ở các hệ sinh thái của sông Mê Kông, từ cửa sông lên thượng nguồn: Cửa sông, dòng chính, suối, hồ, đầm lầy, hồ nhân tạo, vùng trũng ngập lụt, v.v.
- Đa dạng sinh học ngoài thành phần loài, một số đặc điểm khác cần tiếp tục được nghiên cứu như: Đa dạng về di truyền, hình thái, tập tính dinh dưỡng và sinh sản.

- Tương tác và cơ chế thích nghi của khu hệ tôm và môi trường chưa được làm sáng tỏ, nhất là các thay đổi về sinh lý, thậm chí là biểu hiện gen với thay đổi mạnh của môi trường, đặc biệt là môi trường cửa sông.

1.3. Tương tác giữa khu hệ tôm với các điều kiện môi trường

1.3.1. Dòng chảy, thành phần và dinh dưỡng trầm tích

Dòng chảy có thể ảnh hưởng trực tiếp hoặc gián tiếp đến sự phân bố của tôm. Dòng chảy ảnh hưởng đến cấu trúc các hạt trầm tích, là nơi sống và tìm thức ăn của tôm. Ví dụ, thành phần trầm tích chuyển từ bùn sang sỏi cát khi dòng nước có tốc độ hơn 100 cm/giây và từ cát sang bùn khi dòng chảy có tốc độ thấp hơn 50 cm/giây [78]. Dòng nước với tốc độ trung bình và mạnh có thể ảnh hưởng trực tiếp đến hành vi của tôm. Khi dòng chảy dưới 20 cm/giây, loài *P. duorarum* đào hang mà không có hướng cụ thể, nhưng trong dòng chảy mạnh hơn, chúng sẽ đào hang hướng về phía dòng chảy [79]. *P. duorarum* di chuyển tích cực đối với dòng nước có tốc độ vượt quá 20 cm/giây và có thể duy trì vị trí của chúng trong dòng chảy có tốc độ lên đến 26 cm/giây bằng cách bơi ngược dòng [79], mặc dù chúng không thể di chuyển ngược dòng với tốc độ khoảng 30 cm/giây [80]. *Metapenaeus bennettiae* và *M. macleuyi*, sống chủ yếu trong cửa sông và phản ứng với dòng chảy mạnh (trung bình 37 cm/giây) bằng cách đào hang [81].

Hầu hết các loài tôm dành phần lớn thời gian sống trên bề mặt trầm tích. Các loài tôm he thường di chuyển liên tục trên bề mặt trầm tích. Do đó, tôm he có thể tìm thấy trên nhiều dạng trầm tích. Một số loài tôm he không có thích nghi riêng biệt với 1 loại trầm tích. *Parapenaeus longirostris* từ vùng Địa Trung Hải và Đại Tây Dương, sống trên tất cả các loại trầm tích từ bùn đến cát. Tuy nhiên, tôm he thường ưa thích cát mịn có hàm lượng bùn cao, vì chúng dễ đào hang hơn. Ví dụ, số lượng tôm he lớn nhất ở vịnh Mexico được bắt trên đáy cát mịn [82]. Fuss và Ogren (1966) đã phát hiện rằng, mặc dù *Penaeus duorarum* có thể đào hang trong tất cả các nền đáy, bao gồm cả cát cứng, nhưng nền đáy càng mềm thì tôm càng có thể đào hang nhanh hơn [79]. Rulifson (1981) ghi nhận tôm con *P. aztecus* và *P. duorarum* thường được tìm thấy trên nền đáy chứa hơn 50% bùn, trong khi tôm con *P. setiferus* xuất hiện trên nền đáy với nồng độ bùn thấp hơn. Trong giai đoạn trưởng thành, cả *P. aztecus* và *P. setiferus* đều ưa thích nền đáy có chứa 50 - 80% bùn trong khi *P. duorarum* sống trên nền đáy có nồng độ bùn thấp (10%) [83].

Dòng chảy, thành phần và dinh dưỡng trầm tích có mối quan hệ chặt chẽ với nhau. Các hạt mịn, thường được tìm thấy trong các khu vực ít sóng, có hàm lượng chất hữu cơ cao do lắng đọng. Thành phần dinh dưỡng trầm tích có thể ảnh hưởng đến sự phân bố của tôm he. Tôm con *M. macleayi* ở các cửa sông của New South

Wales xuất hiện phổ biến ở nền đáy có hàm lượng hữu cơ cao ($> 2\%$) [84]. Tương tự, Grady (1971) phát hiện rằng khu vực nền đáy có nồng độ hữu cơ cao ở vịnh Mexico thường có sản lượng tôm he cao [82].

1.3.2. Độ sâu

Nghiên cứu ở vịnh Carpentaria cho thấy sản lượng đánh bắt loài *Metapenaeus endeavouri* cao nhất ở độ sâu khoảng 20 - 40 m, loài *M. ensis* khoảng 30 - 50 m và *Penaeus longistylus* khoảng 45 - 50 m [85]. Mỗi loài tôm ở vịnh Mexico được tìm thấy ở độ sâu khác nhau. Loài *Penaeus aztecus* được tìm thấy ở khoảng độ sâu lớn, từ 18 - 128 m, *P. duorarum* từ 24 - 46 m và *P. setiferus* ở nước có độ sâu dưới 35 m [83]. Tôm con (< 20 mm chiều dài giáp đầu ngực) của *P. esculentus* và *P. semisulcatus* thường được tìm thấy ở nước nông hơn 20 m, trong khi tôm trưởng thành của *P. esculentus* có thể được tìm thấy xuống tới 30 m và *P. semisulcatus* trưởng thành thường xuất hiện từ 30 đến 40 m [85].

1.3.3. Nhiệt độ và độ mặn

Dall và cộng sự (1990) cho rằng loài *M. bennettiae* hoạt động ít hơn vào mùa đông và hoạt động mạnh trở lại vào mùa xuân khi nhiệt độ tăng lên [53]. Khả năng này đã được xác nhận đối với *P. esculentus* bởi Hill (1985) ghi nhận loài *P. esculentus* hoạt động khoảng 350 phút/đêm ở 24 - 26°C xuống còn dưới 50 phút/đêm ở 16°C [86]. Fuss và Ogren (1966) cho rằng nhiệt độ có tác động khác nhau lên tôm theo kích thước: tôm nhỏ xuất hiện thường xuyên hơn so với tôm lớn ở nhiệt độ thấp. Nhiệt độ cũng ảnh hưởng đến kiểu và tốc độ di chuyển của tôm. *Penaeus stylirostris* và *P. californiensis* hiếm khi bơi ở nhiệt độ dưới 11°C nhưng thường bơi ở nhiệt độ trên 25°C [79]. Loài *P. esculentus* di chuyển với tốc độ khoảng 1,3 cm/s ở 26°C và 0,3 cm/s ở 16°C [86].

Dưới điều kiện tự nhiên, nhiệt độ thấp dường như gây ra tỷ lệ tử vong cao hơn cho tôm he so với nhiệt độ cao. Gunter và Hildebrand (1951) đã ghi nhận rất nhiều cá thể loài *P. aztecus* đã chết vì lạnh trong mùa đông ở bờ biển Vịnh Mexico [87]. Joyce (1965) ghi nhận rằng khi nhiệt độ nước ở các cửa sông ở phía đông bắc Florida giảm xuống khoảng 8°C, *P. setiferus* trở nên hoàn toàn bất động và khoảng 20% trong số đó được xem là đã chết [88].

Giai đoạn hậu ấu trùng và con non của tôm he sống trong môi trường cận bờ, nơi nhiệt độ cực đoan có thể xảy ra đồng thời với nồng độ muối thấp. Stress muối có thể ảnh hưởng đến sự chịu đựng nhiệt độ. Giai đoạn hậu ấu trùng của *P. aztecus* tăng sức chống chịu đối với nhiệt độ cao ở độ mặn 25‰ so với 15‰ hoặc 5‰ [89]. Ngược lại, Dall (1958) ghi nhận tôm *M. bennettiae* có thể chịu đến nhiệt độ 36°C trong môi trường 5‰ nhưng chỉ chịu được tối đa 33,9°C trong môi trường có độ mặn 35‰ [90].

Giai đoạn hậu ấu trùng và con non, tôm he sống gần bờ, nơi có độ muối thấp và liên tục thay đổi. Giai đoạn hậu ấu trùng và con non thường có sự thích nghi tốt hơn với điều kiện độ muối thấp hơn so với các giai đoạn trưởng thành. Ví dụ, Dall (1981) ghi nhận giai đoạn con non của *M. bennettiae*, *P. esculentus*, *P. merguensis* và *P. plebejus*, có thể sống sót khi tiếp xúc với độ muối thấp (0 - 3‰) so với con trưởng thành (7 - 10‰) [91]. Sự chịu đựng không phải là cách duy nhất để ứng phó với độ muối thấp, một phương pháp khác là tránh xa khỏi độ muối không phù hợp. Giai đoạn hậu ấu trùng của loài *P. aztecus* phát triển một phản ứng trốn thoát khỏi độ muối thấp khi nó khoảng 19 ngày tuổi [92].

1.3.4. Oxy hòa tan

Nước thiếu oxy (< 2,0 ppm oxy tan trong nước) thường xảy ra trong vùng nước ven bờ của Louisiana ở Vịnh Mexico [90]. Tôm he tránh xa vùng nước thiếu oxy và do đó, nồng độ oxy tan trong nước có mối tương quan đáng kể với số lượng tôm he (*P. aztecus* và *P. setiferus*). Trong các thí nghiệm, cả hai loài này đều tránh xa vùng nước có nồng độ oxy thấp [93], tuy nhiên *P. aztecus* nhạy hơn *P. setiferus*. Tôm he phản ứng với sự giảm oxy bằng việc tăng hoạt động và di chuyển ra xa vùng thiếu oxy. *Penaeus setiferus* thể hiện một phản ứng bỏ chạy bằng cách uốn cong bụng một cách nhanh chóng. Ngay cả tôm he đang chôn trong đất cũng phản ứng khi nồng độ oxy của nước xung quanh giảm 20%. Khi nồng độ oxy giảm xuống, *P. japonicus* đang chôn vùi trong trầm tích đã kéo cả phần đầu và ngực, có lẽ để cải thiện việc lưu thông nước trong mang [94]. Những con tôm này nổi lên khỏi đất khi nồng độ oxy giảm xuống mức khoảng 10% so với mức bình thường.

Các phân tích trên cho thấy cấu trúc và đặc điểm của khu hệ tôm chịu sự chi phối mạnh mẽ của các yếu tố môi trường, đặc biệt là các yếu tố thủy văn và chất lượng nước như độ mặn, nhiệt độ, pH, oxy hòa tan, chế độ dòng chảy và trầm tích đáy. Sự thay đổi của các yếu tố này có thể ảnh hưởng trực tiếp đến phân bố không gian, động thái quần thể, sinh trưởng, sinh sản và khả năng thích nghi của các loài tôm ở cả môi trường nước ngọt, nước lợ và nước mặn. Trong các hệ sinh thái cửa sông và ven biển, nơi có sự biến động môi trường mạnh theo mùa và theo không gian, khu hệ tôm thường thể hiện tính nhạy cảm cao, phản ánh rõ rệt tác động của các quá trình tự nhiên. Tuy nhiên, các nghiên cứu về khu hệ tôm ở ĐBSCL nói riêng và ở Việt Nam nói chung cho đến nay chủ yếu tập trung vào việc xác định thành phần loài và phân bố, trong khi các nghiên cứu đánh giá ảnh hưởng của các yếu tố môi trường lên cấu trúc, động thái và các đặc điểm sinh thái của khu hệ tôm còn tương đối hạn chế. Sự thiếu hụt các thông tin này làm giảm khả năng hiểu biết toàn diện về cơ chế biến động của khu hệ tôm trong bối cảnh điều kiện môi trường và các tác động nhân

sinh đang thay đổi mạnh mẽ. Trong khi đó, việc phân tích mối quan hệ giữa khu hệ tôm và các yếu tố môi trường là cơ sở khoa học quan trọng cho công tác quy hoạch, quản lý và bảo tồn bền vững nguồn lợi tôm tự nhiên, đặc biệt tại các vùng nhạy cảm như ĐBSCL.

1.4. Các mối đe dọa với khu hệ tôm

1.4.1. Phát triển thủy điện thượng nguồn

Việc phát triển thủy điện trên dòng chính và các nhánh lớn của sông Mê Kông đã và đang gây ra những tác động mạnh đến hệ sinh thái thủy sinh, vượt xa phạm vi không gian của các công trình đập [5]. Các đập thủy điện làm phân mảnh hệ sinh thái sông, cản trở sự di cư của thủy sinh vật (đặc biệt là tôm di cư như tôm càng xanh, ...) giữa các sinh cảnh quan trọng trong chu kỳ sống, đồng thời chuyển đổi môi trường sông chảy thành hồ chứa, dẫn đến suy giảm tính đa dạng và cấu trúc quần xã thủy sinh [5]. Bên cạnh đó, sự thay đổi chế độ dòng chảy tự nhiên, đặc biệt là sự suy giảm hoặc lệch pha của lũ theo mùa, làm gián đoạn quá trình sinh sản và phát triển của nhiều loài tôm. Thiếu lũ hạn chế khả năng trứng và ấu trùng tiếp cận các vùng đất ngập nước, nơi đóng vai trò bãi ương tự nhiên, trong khi các đợt xả nước bất thường có thể cuốn trôi trứng và con non khỏi sinh cảnh thích hợp [5].

1.4.2. Chuyển đổi mục đích sử dụng đất và phá rừng

Rừng ngập mặn ở vùng cửa sông và ven biển ĐBSCL đã suy giảm nghiêm trọng trong nhiều thập kỷ qua, chủ yếu do hậu quả chiến tranh và chuyển đổi sang nuôi tôm quy mô lớn [95]. Sự suy giảm này làm mất các sinh cảnh quan trọng như bãi đẻ, bãi ương và khu vực kiếm ăn của nhiều loài tôm nước lợ và nước mặn, qua đó làm giảm đáng kể đa dạng sinh học khu vực. Ngoài ra, việc phá hủy thảm thực vật ven sông và ven biển làm gia tăng xói mòn và tải lượng phù sa, có thể lấp đầy các hố sâu và bãi đẻ trứng, đồng thời làm suy giảm khả năng quang hợp của thực vật phù du do giảm độ xuyên sáng của nước, ảnh hưởng gián tiếp đến chuỗi thức ăn thủy sinh.

1.4.3. Phát triển công - nông nghiệp và thủy sản

Hoạt động công nghiệp, nông nghiệp và nuôi trồng thủy sản tạo ra nhiều nguồn ô nhiễm khác nhau, bao gồm nước thải công nghiệp, thuốc bảo vệ thực vật và phân bón nông nghiệp, gây tác động tiêu cực đến khu hệ tôm, đặc biệt là các giai đoạn nhạy cảm như trứng và ấu trùng [96]. Các sự cố ô nhiễm nghiêm trọng có thể gây chết hàng loạt thủy sinh trên phạm vi rộng, như trường hợp sự cố mật đường năm 1992 làm chết khoảng 500 tấn cá trên hệ thống sông Mê Kông [96]. Việc thâm canh nông nghiệp và xây dựng hệ thống đê điều cũng làm thu hẹp vùng ngập lũ theo mùa, cản trở quá trình sinh sản và phát triển của nhiều loài thủy sinh vật [97]. Bên cạnh đó, sự gia tăng nuôi trồng thủy sản và du nhập các loài ngoại lai có nguy cơ làm biến đổi cấu trúc quần xã

và đe dọa các loài tôm bản địa thông qua cạnh tranh sinh thái và thay đổi môi trường sống [97].

1.4.4. Khai thác quá mức

Trong số các mối đe dọa hiện nay, khai thác quá mức được xem là yếu tố tác động trực tiếp và nghiêm trọng nhất đối với khu hệ tôm tự nhiên ở lưu vực sông Mê Kông và ĐBSCL. Mặc dù sự thay đổi và suy thoái môi trường sống là nguyên nhân nền tảng làm suy giảm nguồn lợi thủy sinh, cường độ khai thác cao đã đẩy nhiều quần thể tôm vào trạng thái suy kiệt nhanh chóng [5].

Thực tế cho thấy, tại nhiều khu vực trên sông Mê Kông, các hoạt động khai thác vẫn sử dụng những phương pháp mang tính hủy diệt như xung điện, hóa chất độc và thuốc nổ. Các phương pháp này không chỉ làm giảm số lượng cá thể trưởng thành mà còn tiêu diệt trứng, ấu trùng và con non, gây tổn thất nghiêm trọng đến khả năng tái tạo tự nhiên của quần thể tôm [5]. Đặc biệt, việc sử dụng thuốc nổ tại các hố sâu, nơi tập trung sinh sản của nhiều loài thủy sinh trong mùa lũ, đã phá hủy trực tiếp các bãi sinh sản và nguồn giống tự nhiên.

Ngoài ra, hình thức khai thác triệt để như bơm cạn các thủy vực nhỏ vào cuối mùa khô cho phép thu bắt toàn bộ cá thể bị mắc kẹt, làm mất hoàn toàn lớp quần thể có khả năng sinh sản cho mùa lũ tiếp theo [5]. Đối với các loài tôm có giá trị kinh tế cao và vòng đời ngắn, áp lực khai thác kéo dài không được kiểm soát có thể nhanh chóng dẫn đến suy giảm kích thước quần thể, mất cân bằng cấu trúc tuổi và giảm đa dạng di truyền, từ đó làm tăng nguy cơ suy thoái nguồn lợi trong dài hạn.

1.4.5. Biến đổi khí hậu

Biến đổi khí hậu đang làm gia tăng các tác động bất lợi lên hệ sinh thái sông Mê Kông thông qua sự thay đổi chế độ mưa - lũ, gia tăng hạn hán và các hiện tượng thời tiết cực đoan [5]. Những biến đổi này làm rối loạn nhịp sinh học, thời gian sinh sản và phát triển của các loài tôm, đặc biệt ở khu vực cửa sông. Tuy nhiên, khả năng thích ứng của hệ sinh thái phụ thuộc lớn vào việc duy trì mức độ đa dạng sinh học và tính toàn vẹn của các vùng đất ngập nước ven sông và ven biển [5].

Nhìn chung, khu hệ tôm ở ĐBSCL đang chịu tác động tổng hợp của nhiều mối đe dọa, trong đó khai thác quá mức là nguyên nhân trực tiếp và cấp bách nhất dẫn đến suy giảm nguồn lợi tôm tự nhiên. Trong bối cảnh các áp lực từ biến đổi môi trường, phát triển kinh tế và biến đổi khí hậu ngày càng gia tăng, việc thiếu thông tin khoa học về hiện trạng nguồn lợi, cấu trúc quần thể và khả năng tái tạo của các loài tôm càng làm gia tăng rủi ro suy kiệt tài nguyên. Do đó, các nghiên cứu đánh giá toàn diện nguồn lợi tôm tự nhiên ở ĐBSCL là hết sức cần thiết, đặc biệt đối với các loài có giá trị kinh tế và sinh thái cao như TCX (*Macrobrachium rosenbergii*). Những nghiên

cứu này sẽ cung cấp cơ sở khoa học quan trọng cho việc xây dựng các giải pháp quản lý và bảo tồn nguồn lợi tôm theo hướng bền vững, góp phần duy trì sinh kế cho cộng đồng địa phương và bảo vệ đa dạng sinh học thủy sinh của hệ sinh thái sông Mê Kông trong dài hạn.

Chương 2. ĐỐI TƯỢNG VÀ PHƯƠNG PHÁP NGHIÊN CỨU

2.1. Đối tượng nghiên cứu

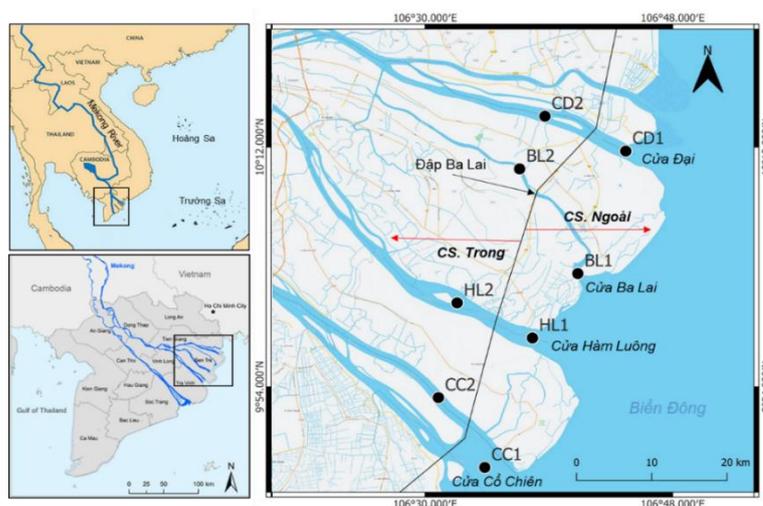
Một số thông số môi trường nước mặt có ảnh hưởng đến sinh trưởng và phát triển của khu hệ tôm ở 4 cửa sông Mê Kông, thuộc tỉnh Vĩnh Long: Cửa Đại, Ba Lai, Hàm Luông và Cổ Chiên. Các đặc điểm quần xã, di truyền và nguồn lợi của khu hệ tôm, tập trung vào loài TCX.

2.2. Phương pháp nghiên cứu

2.2.1. Khu vực nghiên cứu và thời gian khảo sát

Khu vực nghiên cứu được chọn là khu vực cửa sông của sông Tiền, thuộc hệ thống sông Mê Kông, bao gồm các cửa sông: Cửa Đại, Ba Lai, Hàm Luông và Cổ Chiên. Ở mỗi cửa sông, bố trí 2 vị trí khảo sát: CD1 và CD2 thuộc cửa Đại; BL1 và BL2 thuộc cửa Ba Lai; HL1 và HL2 thuộc cửa Hàm Luông; CC1 và CC2 thuộc cửa Cổ Chiên. Vào các tháng cao điểm mùa khô, hệ thống các cửa sông này được phân chia thành hai khu vực chính: vùng cửa sông ngoài (Cs. ngoài), đại diện cho khu vực nước có độ mặn cao (polyhaline, 18 - 30 PSU), kéo dài khoảng 10 km từ cửa sông lên thượng nguồn (bao gồm các vị trí CD1, BL1, HL1 và CC1); và vùng cửa sông trong (CS. trong), tương ứng với khu vực nước lợ trung bình (mesohaline, 5 - 18 PSU), tiếp giáp cửa sông ngoài và kéo dài khoảng 10 km lên thượng nguồn (bao gồm các vị trí CD2, BL2, HL2 và CC2) [98] (Hình 2.1).

Khu hệ tôm và các đặc điểm môi trường được tiến hành thu thập và đo đạc vào năm 2022 ở các tháng 3 (tương ứng với mùa khô ở miền Nam Việt Nam), tháng 6 (chuyển mùa từ khô sang mưa), tháng 8 (mùa mưa) và tháng 11 (chuyển mùa từ mưa sang khô). Tuy nhiên, để thuận tiện cho việc phân tích và giải thích kết quả, số liệu được phân tích thành 2 mùa: Khô (bao gồm tháng 3 và 6) và mưa (tháng 8 và 11).



Hình 2.1. Bản đồ khu vực nghiên cứu và các vị trí khảo sát khu hệ tôm ở vùng cửa sông Mê Kông

2.2.2. Thu thập số liệu

2.2.2.1. Phương pháp thu, xác định trọng lượng và định danh mẫu tôm

Tại mỗi vị trí khảo sát, 4 lần kéo lưới lặp lại được thực hiện bằng lưới kéo đáy tôm, chiều ngang miệng lưới 4 m, chiều dài 6 m, kích thước mắt lưới là 20 mm. Do gặp một số điều kiện thời tiết không thuận lợi, các vị trí khảo sát trên sông Ba Lai chỉ có 2 lần lặp lại, 3 lần lặp tại mỗi vị trí thuộc cửa Đại trong đợt tháng 6 và tháng 8.

Để thuận tiện cho việc so sánh với các dữ liệu đã công bố trước đó, mật độ khu hệ tôm được chuẩn hóa và biểu thị dưới dạng số cá thể/1.000 m² [99]. Diện tích mẫu được tính bằng cách nhân chiều rộng miệng lưới (m) với khoảng cách kéo lưới (m), với tốc độ kéo lưới là 5 km/h [100], được đo chính xác bằng thiết bị GPS Garmin Map 76CSx. Sau khi thu, các mẫu vật được bảo quản trong cồn 96° [101] và chuyển về phòng thí nghiệm của Viện Khoa học sự sống để tiến hành phân tích.

Trọng lượng của từng cá thể tôm được xác định bằng cân điện tử có độ chính xác $\pm 0,01$ g và được hiệu chỉnh với hệ số 1,2 để bù trừ cho sự thay đổi trọng lượng do bảo quản trong cồn [102].

Các mẫu tôm được định danh bằng cách so sánh các đặc điểm hình thái với các tài liệu phân loại như Holthuis (1980) [45], Chaitiamvong và Supongpan (1992) [103], Nguyễn Văn Thường và Trương Quốc Phú (2004) [104], Đặng Ngọc Thanh và Hồ Thanh Hải (2012) [72]. Ngoài ra, nghiên cứu còn tham khảo các bài báo trên các tạp chí khoa học chuyên ngành trong nước và quốc tế để cập nhật loài mới và thay đổi trong hệ thống phân loại.

2.2.2.2. Đo các thông số môi trường

Các thông số môi trường nước mặt được đo đạc tại cùng vị trí, thời điểm, cũng như số lần lặp với mẫu tôm. Tại mỗi điểm mẫu nước được đo ở tầng mặt (khoảng 0,5 m dưới mặt nước) để đo các thông số môi trường như: Độ mặn, nhiệt độ, pH và oxy hòa tan (DO), được đo bằng thiết bị đo đa chỉ tiêu chất lượng nước (Model WQC22A). Tổng chất rắn lơ lửng (TSS) được xác định theo phương pháp SMEWW 2540. Tất cả các quy trình lấy mẫu đều tuân thủ các tiêu chuẩn như ISO 5667-1:2006 và ISO 5667-3:2018. Độ sâu mực nước được đo bằng thiết bị TDR 1100 (Lotek, Canada).

2.2.3. Xử lý số liệu

2.2.3.1. Đa dạng di truyền khu hệ tôm và hệ gen ty thể tôm càng xanh

❖ Phân tích đa dạng di truyền khu hệ tôm

Thu mẫu

Mẫu mô chân bơi được thu nhận từ một số loài tôm trong khu hệ tôm cửa sông Mê Kông. Các mẫu được rửa sạch bằng dung dịch muối sinh lý 0,9%. Sau đó, được trữ ở nhiệt độ -20°C trong eppendorf 1,5 mL để tiến hành phân tích.

Tách chiết DNA

Mẫu mô chân bơi của tôm được xử lý theo quy trình như sau: Trước tiên, mẫu được cắt nhỏ thành các mảnh vụn, sau đó bổ sung 180 μL PureLink™ Genomic Digestion Buffer và 20 μL Proteinase K từ bộ kit, rồi lắc xoáy để trộn đều. Hỗn hợp được ủ qua đêm ở 55°C . Tiếp theo, thêm 20 μL RNase A (theo bộ kit), trộn đều và ủ ở nhiệt độ phòng trong 2 phút. Sau đó, bổ sung 200 μL PureLink™ Genomic Lysis/Binding Buffer, lắc xoáy, rồi tiếp tục thêm 200 μL ethanol tuyệt đối (100%) và tiếp tục lắc xoáy mạnh trong 5 giây.

Quy trình tách rửa DNA được thực hiện như sau: Trước tiên, chuyển 640 μL dung dịch đã xử lý vào cột tách chiết DNA và ly tâm ở tốc độ 10.000 vòng/phút trong 1 phút ở nhiệt độ phòng. Sau khi loại bỏ dịch chảy qua, cột được đặt vào một tube mới, thêm 500 μL dung dịch Wash Buffer 1 và tiếp tục ly tâm ở 10.000 vòng/phút trong 1 phút ở nhiệt độ phòng. Tiếp đó, bỏ tube cũ và chuyển cột sang một tube sạch khác, bổ sung 500 μL dung dịch Wash Buffer 2, rồi ly tâm ở 12.000 vòng/phút trong 3 phút ở nhiệt độ phòng. Cuối cùng, loại bỏ tube cũ và đặt cột vào một tube mới để chuẩn bị cho bước tiếp theo.

Quy trình thu nhận và bảo quản DNA được tiến hành như sau: Thêm 50 μL dung dịch PureLink™ Genomic Elution Buffer vào cột, ủ ở nhiệt độ phòng trong 1 phút, sau đó ly tâm ở 12.000 vòng/phút trong 1 phút ở nhiệt độ phòng. Sau khi ly tâm, loại bỏ cột và thu dung dịch chảy xuống tube. Dung dịch này chứa DNA đã tách chiết và được bảo quản ở nhiệt độ -20°C .

Khuếch đại trình tự gen mục tiêu (COI)

Đoạn mồi dùng cho quá trình khuếch đại gen *COI* ở ty thể tôm dài khoảng 720 bp, thiết kế dựa trên trình tự đã được công bố của Folmer và cộng sự (1994): LCO1490 (5'-GGTCA ACAA TCATA AAGAT ATTGG-3') và HCO2198 (5'-TAAAC TTCAG GGTGA CCAA AAATC A-3') [105].

Các thành phần trong phản ứng PCR được cung cấp từ kit PCR Sigma, chu trình nhiệt được thiết lập như sau:

Thành phần phản ứng		Tổng phản ứng	
Mẫu DNA	1 μL	Bước 1: Tiền biến tính	94°C 5 phút
Mồi	1 μL	Bước 2: Vòng lặp	50 chu kỳ
dNTP (10 mM mỗi loại)	0,5 μL	+ Biến tính	94°C 30 giây
PCR buffer	2,5 μL	+ Bắt cặp	55°C 45 giây
Enzyme	0,5 μL	+ Kéo dài	72°C 45 giây
Nước	25 μL	Bước 3: Kéo dài cuối	72°C 10 phút
		Bước 4: Giữ	4°C

Sản phẩm PCR được điện di cùng với thang chuẩn 1 kb trên gel 1% agarose, ở hiệu điện thế 95V trong thời gian 30 phút. Vạch sáng sau khi điện di được so sánh với thang chuẩn để kiểm tra kích thước. Gel 1% agarose được chuẩn bị bằng cách cho 1 g agarose vào 100 mL dung dịch 1X TAE. Sau đó, hỗn hợp được gia nhiệt trong lò vi sóng cho đến khi dung dịch trở nên trong suốt. Bổ sung dung dịch 1X TAE để bù vào lượng bay hơi cho đủ 100 mL. Khi nhiệt độ dung dịch khoảng 50 - 60°C, thêm 2 μ L ethidium bromide, lắc nhẹ để hòa đều dung dịch. Chuyển nhẹ toàn bộ dung dịch vào khuôn đổ gel và để nguội ở nhiệt độ phòng trong 30 phút. Mảnh gel 1% agarose đạt chuẩn dày khoảng 5 mm và không có bọt khí bên trong.

Chuyển mảnh gel vào buồng điện di có chứa dung dịch 1X TAE phủ ngập mảnh gel. Các mẫu chạy điện di được hòa trộn kỹ với 5X loading buffer theo tỷ lệ: 3 μ L mẫu + 3 μ L 5X loading buffer. Bổ sung hỗn hợp vào các giếng trên mảnh gel. Thêm 3 μ L thang chuẩn vào 1 giếng trên mảnh gel để làm thước đo so sánh. Tiến hành điện di trong 30 phút. Chuyển mảnh gel vào buồng đọc kết quả. Dưới tác dụng của tia UV, các băng DNA sẽ phát sáng trên nền gel.

Giải và phân tích trình tự gen COI

Sau khi kiểm tra kết quả ly trích DNA bằng điện di trên gel agarose 1%, các sản phẩm PCR đạt yêu cầu được tiến hành giải trình tự bằng phương pháp Sanger nhằm xác định chính xác trình tự nucleotide phục vụ cho các phân tích di truyền tiếp theo.

Công cụ BLAST của cơ sở dữ liệu trình tự GenBank được sử dụng để đánh giá mức độ tương đồng của các trình tự gen *COI* đã hiệu chỉnh với các dữ liệu trình tự đã được công bố trên thế giới. Những kết quả đánh giá tương đồng bằng công cụ BLAST chỉ mang tính chất kiểm tra gen cần xác định và sai sót trong kết quả giải trình tự.

Cấu trúc của cây phát sinh loài được xây dựng bằng phương pháp Maximum Likelihood, mô tả mối quan hệ tiến hóa giữa các cá thể, trong đó, chiều dài của các nhánh tương ứng với khoảng cách tiến hóa. Các bootstrap được tính toán (lặp lại 1.000 lần) để đánh giá mức độ tin cậy của các thứ tự phân nhánh trong cây phát sinh loài.

Đa dạng di truyền một số loài tôm có giá trị thương mại được đánh giá thông qua đa dạng haplotype (H_d) và đa dạng nucleotide (π) bằng phần mềm DnaSP ver. 6 [106]. Sáu loài tôm được đánh giá bao gồm: TCX (*Macrobrachium rosenbergii*), tôm bầu (*Macrobrachium equidens*), tép bạc đất (*Metapenaeus ensis*), tép bạc nghệ (*Metapenaeus brevicornis*), tôm sắt cứng (*Parapenaeopsis hardwickii*), tôm sắt rần (*Parapenaeopsis sculptilis*). Mỗi loài có 4 cá thể được đánh số thứ tự từ 1 đến 4 được thu vào đợt tháng 3 ở vị trí cửa sông ngoài, tương ứng ở các cửa: Cỏ Chiên, Hàm

Luông, Cửa Đại và Ba Lai. Loài tép bạc nghệ chỉ có 3 cá thể vì không thu được cá thể ở cửa Ba Lai vào đợt tháng 3.

❖ Phân tích đặc điểm hệ gen ty thể tôm càng xanh

Thu mẫu và ly trích DNA

Mẫu TCX được thu tại cửa Cỏ Chiên (tọa độ 9°53'11,1"N, 106°30'58"E) vào tháng 11 năm 2022. Mẫu được bảo quản trong cồn ethanol 95% và được định danh dưới kính hiển vi soi nổi (Olympus SZ61) dựa trên các đặc điểm hình thái mô tả bởi Đặng Ngọc Thanh và Hồ Thanh Hải (2012) [72]. DNA tổng số được chiết tách từ mô chân bơi bằng bộ kit QIAamp DNA Mini Kit (Qiagen, Mỹ) theo hướng dẫn của nhà sản xuất. Chất lượng và nồng độ DNA được đánh giá bằng Qubit 3.0 Fluorometer sử dụng bộ thử dsDNA HS (Thermo Fisher Scientific) và độ toàn vẹn của DNA được kiểm tra bằng phương pháp điện di trên gel agarose 1%.

Giải trình tự và lắp ráp hệ gen ty thể

Bộ kit NEBNext Ultra II DNA Library Prep Kit for Illumina (NEB, Mỹ) được sử dụng để chuẩn bị thư viện giải trình tự toàn bộ hệ gen theo hướng dẫn của nhà sản xuất. Nồng độ thư viện được xác định bằng phương pháp định lượng huỳnh quang, trong khi kích thước trung bình của thư viện được đo bằng thiết bị Agilent Bioanalyzer theo hướng dẫn đánh giá thư viện của Illumina. Các thư viện được xem là đủ điều kiện giải trình tự khi nồng độ đạt $\geq 0,50$ ng/ μ L đối với độ phân giải dưới 1 Gb hoặc ≥ 2 ng/ μ L đối với độ phân giải trên 1 Gb. Việc giải trình tự được thực hiện bằng nền tảng Illumina MiSeq, dựa trên công nghệ giải trình tự thế hệ mới (NGS). Các đoạn đọc thô (raw reads) có điểm chất lượng trung bình %Q30 > 80% được giữ lại để phân tích tiếp theo. Lắp ráp *de novo* được tiến hành bằng phần mềm GetOrganelle ver. 1.7.7.0 [107] và chất lượng lắp ráp được đánh giá bằng QUAST ver. 5.2.0 [108].

Chú giải gen và phân tích trình tự

Bộ gen ty thể được chú giải bằng công cụ trực tuyến MITOS với mã di truyền của động vật không xương sống (<http://mitos.bioinf.uni-leipzig.de>) [109]. Việc tinh chỉnh chú giải, bao gồm hiệu chỉnh codon khởi đầu và kết thúc, được thực hiện bằng công cụ Expasy (<https://web.expasy.org/>) [110] và phần mềm MEGA X [111]. Thành phần nucleotide và đặc điểm sử dụng codon của các gen mã hóa protein (PCGs) được phân tích, trong đó thành phần nucleotide được ước tính bằng MEGA X. Việc sử dụng codon cho từng gen được dự đoán theo mã di truyền ty thể của động vật không xương sống thông qua công cụ Codon Usage (http://www.bioinformatics.org/sms2/codon_usage.html) [112].

Thành phần bazơ được phân tích theo công thức: $AT\ skew = (A - T) / (A + T)$ và $GC\ skew = (G - C) / (G + C)$, dựa trên thành phần nucleotide [113]. Cấu trúc bậc hai của các phân tử tRNA được dự đoán bằng công cụ trực tuyến tRNAscan-SE v2.0 (<http://trna.ucsc.edu/tRNAscan-SE/>) [114] và được trực quan hóa bằng RNAfold (<http://rna.tbi.univie.ac.at/cgi-bin/RNAWebSuite/RNAfold.cgi>) [115]. Bản đồ hệ gen ty thể được xây dựng bằng công cụ OrganellarGenomeDRAW (<https://chlorobox.mpimp-golm.mpg.de/OGDraw.html>) [116].

Trình tự DNA ty thể hoàn chỉnh của TCX Mê Kông (*Macrobrachium rosenbergii*) đã được nộp vào cơ sở dữ liệu NCBI với số hiệu truy cập PV138027.

Phân tích phát sinh loài

Mười sáu trình tự hệ gen ty thể từ 12 loài thuộc họ Palaemonidae đã được thu thập từ cơ sở dữ liệu GenBank để phục vụ phân tích phát sinh loài (Phụ lục 2.1). Ngoài ra, hệ gen ty thể của *Panulirus simpsoni* (GQ292768.1) và *Panulirus ornatus* (GQ223286.1) cũng được lấy từ GenBank và sử dụng làm nhóm ngoài (outgroup).

Trình tự nucleotide của 13 gen mã hóa protein (PCGs) từ các hệ gen này được căn chỉnh bằng Clustal W, tích hợp trong phần mềm MEGA X [111], với các tham số mặc định. Mô hình Tamura và Nei được áp dụng để ước tính khoảng cách di truyền. Mỗi quan hệ phát sinh loài được suy luận bằng phương pháp Maximum Likelihood và phân tích bootstrap với 1.000 lần lặp lại được thực hiện nhằm đánh giá độ tin cậy và mức hỗ trợ cho các nhánh trong cây phát sinh loài.

2.2.3.2. Đặc điểm khu hệ tôm

Mật độ (cá thể/1.000 m²) và các chỉ số sinh học như: Độ phong phú loài (S), chỉ số đa dạng Margalef (d), chỉ số đa dạng Shannon - Wiener (H', log_e) và chỉ số đồng đều Pielou (J'), được tính bằng phần mềm PRIMER v6.1 [117]. Phân tích phương sai đa biến hoán vị PERMANOVA 3 yếu tố [118] được sử dụng để kiểm tra sự khác biệt có ý nghĩa trong cấu trúc và đặc điểm của khu hệ tôm theo các yếu tố: *Mùa* (fixed, gồm: Khô, mưa), *cửa sông* (fixed, gồm: Cửa Đại, Ba Lai, Hàm Luông và Cỏ Chiên) và *khu vực khảo sát* (fixed, gồm: Cửa sông trong và cửa sông ngoài). Phân tích PERMANOVA sử dụng ma trận tương đồng Bray - Curtis với 9.999 phép hoán vị. Sau đó, kết quả PERMANOVA được kiểm tra bằng phân tích PERMDISP (Permutational Analysis of Multivariate Dispersions) ($p > 0,05$) [118].

Để trực quan hóa phân bố khu hệ tôm theo không gian (cửa sông, khu vực khảo sát) và thời gian (mùa), biểu đồ xếp hạng đa chiều phi tuyến nmMDS (non - metric Multidimensional Scaling), dựa trên chỉ số tương đồng Bray - Curtis, được thực hiện. Phân tích tỷ lệ đóng góp tương đồng SIMPER (Similarity Percentage Analysis, ngưỡng cắt 95%) được tiến hành nhằm xác định mức đóng góp của từng loài vào sự

tương đồng và khác biệt được quan sát giữa các mùa, các cửa sông và các khu vực [117].

2.2.3.3. *Tương quan giữa môi trường và khu hệ tôm*

❖ Số liệu các tính chất môi trường nước

Dữ liệu các thông số môi trường nước được phân tích bằng biểu đồ Draftsman nhằm đánh giá độ lệch và tính đồng nhất. Sau đó, phân tích thành phần chính (Principal Component Analysis, PCA) được áp dụng để xác định các gradient môi trường chi phối chính trong tập dữ liệu. Thiết kế của phân tích PERMANOVA tương tự như trong phần phân tích khu hệ tôm. Dữ liệu môi trường cho phân tích PCA và PERMANOVA được chuẩn hóa về dạng căn bậc hai và xây dựng ma trận tương đồng dựa trên khoảng cách Euclid (Euclidean distance).

❖ Phân tích tương quan

Phân tích mô hình tuyến tính dựa trên khoảng cách DistLM (Distance - based Linear Model) [118] và phân tích so khớp sinh học - môi trường BIOENV (Biota - Environment Matching) [117] được thực hiện nhằm xác định các yếu tố môi trường (đơn biến và tổ hợp) ảnh hưởng đến sự biến động trong cấu trúc quần xã tôm. DistLM sử dụng quy trình chọn biến từng bước (stepwise selection process), với tiêu chí lựa chọn là hệ số xác định R^2 hiệu chỉnh và kết quả được trực quan hóa thông qua biểu đồ dbRDA (Distance - based Redundancy Analysis).

Phân tích BIOENV, dựa trên hệ số tương quan Spearman, xác định tổ hợp tối ưu các biến môi trường giải thích mô hình phân bố của khu hệ tôm. Bên cạnh đó, phân tích RDA (Redundancy Analysis) được sử dụng để khảo sát mối quan hệ giữa mật độ loài và các yếu tố môi trường, trong khi tương quan hạng Spearman ($p < 0,05$) đánh giá mối quan hệ giữa các yếu tố môi trường và từng đặc điểm đơn biến của khu hệ tôm.

Tất cả các phân tích PERMANOVA, MDS, SIMPER, DistLM và BIOENV đều được thực hiện bằng phần mềm PRIMER v6 + PERMANOVA add-on package) [117, 118]. Các phân tích RDA và tương quan hạng Spearman được thực hiện lần lượt bằng phần mềm CANOCO ver. 4.5 [119] và Statgraphics 18 [120].

2.2.3.4. *Đặc điểm hình thái và biến động quần thể tôm càng xanh*

❖ Đo đạc các đặc điểm hình thái

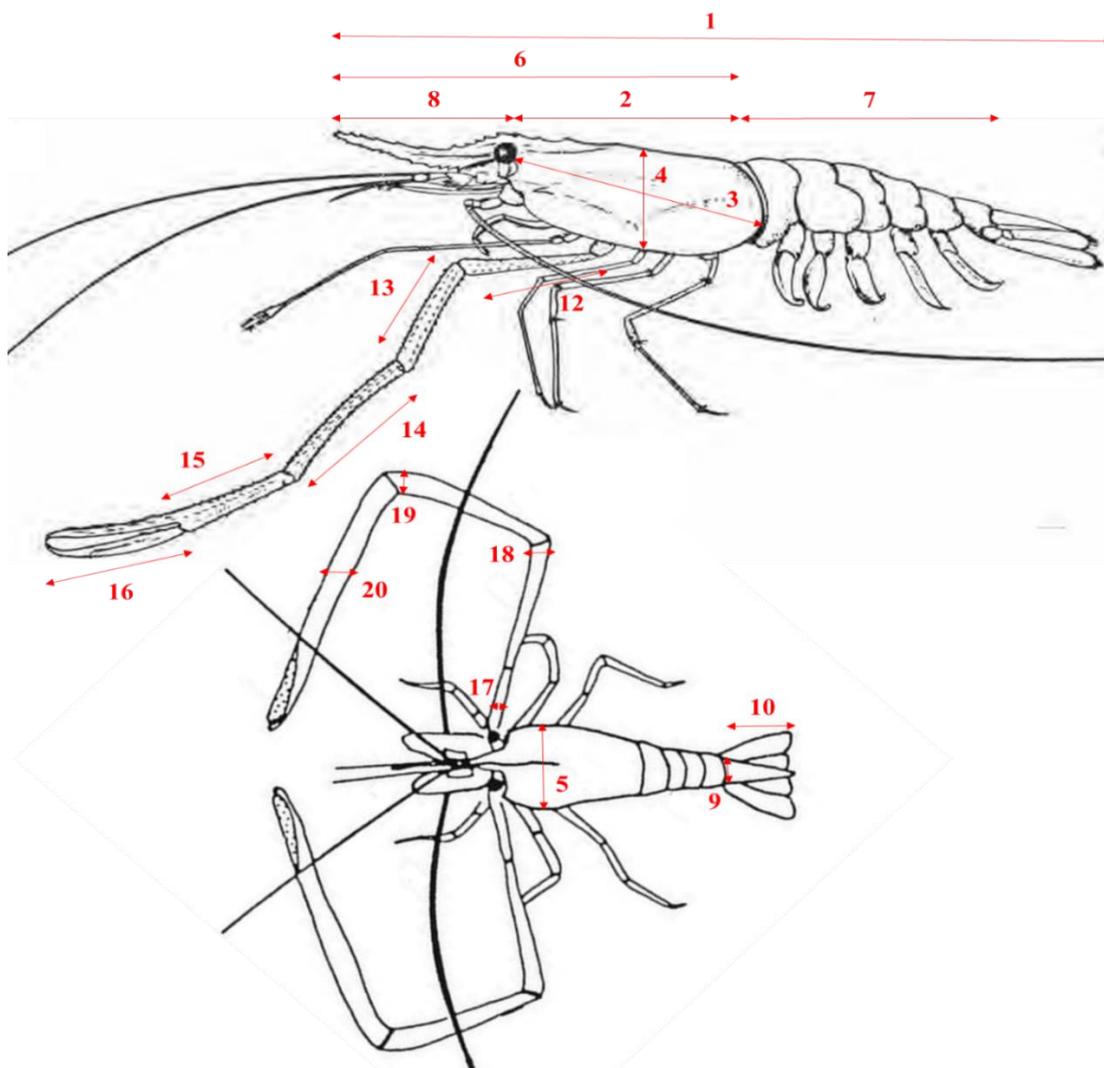
Tổng cộng 187 cá thể TCX cái thu được ở cửa sông Mê Kông qua 4 đợt khảo sát được tiến hành đo đạc 20 đặc điểm hình thái [121] và cân trọng lượng (Bảng 2.1, Hình 2.2). Do 2 chân ngực thứ 2 (càng) của TCX cái đều bằng nhau nên càng bên phải được đo đạc kích thước [122]. Những mẫu bị hỏng hoặc thiếu chi tiết bị loại bỏ. Tất cả các số đo được thực hiện bằng thước cặp Vernier (0 - 300 mm, độ chính xác \pm

0,01 mm). Trọng lượng được xác định bằng cân điện tử có độ chính xác $\pm 0,01$ g. Chiều dài giáp đầu ngực (CL, mm) được dùng làm chuẩn vì tính chính xác và dễ xác định [123].

Bảng 2.1. Mô tả các đặc điểm hình thái tôm càng xanh được sử dụng trong nghiên cứu

TT	Đ. Điểm	Viết tắt	Mô tả
1	Tổng chiều dài	TL (Total length)	Khoảng cách từ đầu mũi chùy đến chóp xa của đuôi kiểm khi tôm được duỗi thẳng
2	Chiều dài giáp đầu ngực	CL (Carapace length)	Khoảng cách từ mép sau của hóc mắt đến điểm cuối của mép sau giáp đầu ngực
3	Chiều dài chéo giáp đầu ngực	DCW (Diagonal carapace length)	Khoảng cách từ góc cuống mắt đến đáy của mép sau giáp đầu ngực
4	Chiều cao giáp đầu ngực	CH (Carapace height)	Khoảng cách từ mép trên đến mép dưới của giáp đầu ngực
5	Chiều rộng giáp đầu ngực	CW (Carapace width)	Khoảng cách hai mép bên của giáp đầu ngực
6	Chiều dài đầu	HL (Head length)	Khoảng cách từ đầu mũi chùy đến mép sau của giáp đầu ngực
7	Chiều dài phần bụng	AL (Abdominal length)	Khoảng cách từ mép trước đốt bụng thứ nhất đến mép sau đốt bụng thứ sáu khi tôm được duỗi thẳng
8	Chiều dài chùy (gai đầu)	RL (Rostrum length)	Khoảng cách từ đầu mũi chùy đến góc răng gai trán (epigastric tooth)
9	Chiều dài đuôi kiểm	TeL (Telson length)	Khoảng cách từ mép sau của đốt bụng thứ sáu đến chóp của đuôi kiểm
10	Chiều rộng đuôi kiểm	TeW (Telson width)	Khoảng cách giữa hai mép bên của đuôi kiểm, đo tại phần gốc
11	Chiều dài chân ngực số 2	PL (Pereiopod length)	Tổng chiều dài các đốt hông (ischium), đùi (merus), cổ tay (carpus), bàn (palm) và ngón (dactylus)
12	Chiều dài đốt hông*	IsL (Ischium length)	Khoảng cách từ mép gần gốc của đốt hông đến mép gốc của đốt đùi
13	Chiều dài đốt đùi*	MeL (Merus length)	Khoảng cách từ mép gần gốc của đốt đùi đến mép gốc của đốt cổ tay
14	Chiều dài đốt cổ tay*	CaL (Carpus length)	Khoảng cách từ mép gần gốc của đốt cổ tay đến mép gốc của đốt bàn
15	Chiều dài đốt bàn*	PaL (Palm length)	Khoảng cách từ mép gần gốc của đốt bàn đến mép gốc của đốt ngón
16	Chiều dài đốt ngón*	DaL (Dactylus length)	Khoảng cách từ mép gần gốc đến mép cuối của đốt ngón
17	Chiều rộng đốt hông*	IsW (Ischium width)	Khoảng cách giữa hai mép bên của đốt hông, đo tại phần rộng nhất
18	Chiều rộng đốt đùi*	MeW (Merus width)	Khoảng cách giữa hai mép bên của đốt đùi, đo tại phần rộng nhất
19	Chiều rộng đốt cổ tay*	CaW (Carpus width)	Khoảng cách giữa hai mép bên của đốt cổ tay, đo tại phần rộng nhất
20	Chiều rộng đốt bàn*	PaW (Palm width)	Khoảng cách giữa hai mép bên của đốt bàn, đo tại phần rộng nhất
21	Tổng trọng lượng	Tw (Total weight)	Tổng trọng lượng tôm (g)

Ghi chú: * của chân ngực số 2 (càng)



Hình 2.2. Các đặc điểm hình thái tôm càng xanh được sử dụng trong nghiên cứu.

Hình minh họa, không theo tỷ lệ

❖ Phân tích đa biến hình thái

Phân tích thành phần chính (Principal Components Analysis, PCA) được sử dụng để xác định các đặc điểm hình thái quan trọng, ảnh hưởng đến biến động hình thái TCX theo không gian (cửa sông) và thời gian (mùa). Ngoài ra, biểu đồ PCA cũng được sử dụng để trực quan hóa các biến động không gian và thời gian của TCX. Trước khi đưa vào phân tích PCA, toàn bộ số liệu hình thái được chuẩn hóa theo công thức [124]: $M_s = M_0(L_s/L_0)^b$, trong đó: M_s : Giá trị đã được chuẩn hóa; M_0 : Giá trị đo thực tế của từng đặc điểm hình thái; L_s : Chiều dài chuẩn trung bình của toàn bộ mẫu; L_0 : Chiều dài chuẩn (CL) của từng cá thể; b : Hệ số tăng trưởng của từng đặc điểm hình thái từ phương trình chiều dài và trọng lượng.

Phân tích đa biến PERMANOVA (Permutational Multivariate ANOVA) 2 yếu tố (*Mùa*: Khô, mưa, fixed; *Cửa sông*: Ba Lai, Cửa Đại, Cỏ Chiên, Hàm Luông, fixed) để đánh giá sự khác biệt trong tổng hợp tất cả các đặc điểm hình thái theo không gian

và thời gian ($\alpha = 0,05$). Phân tích PERMANOVA sử dụng ma trận khoảng cách Euclid (Euclidean distance), sau đó kết quả được kiểm tra bằng phân tích PERMDISP (Permutational Analysis of Multivariate Dispersions) ($p > 0,05$).

Phân tích PCA được thực hiện bằng Python trong môi trường Google Colab, trong khi PERMANOVA và PERMDISP được thực hiện bằng phần mềm PRIMER v6 + PERMANOVA add-on package) [118].

❖ Phân tích đơn biến hình thái

Phân tích Shapiro - Wilk và Levene dùng để kiểm tra điều kiện phân phối chuẩn (normal distributions) và tính đồng nhất trong phương sai (homogeneity of variances) ($p > 0,05$) của từng đặc điểm hình thái. Số liệu được chuyển về dạng log nếu không thỏa mãn điều kiện phân phối chuẩn và phương sai đồng nhất. Nếu thỏa mãn điều kiện, phân tích phương sai ANOVA được sử dụng để kiểm tra sự khác biệt ý nghĩa thống kê của từng đặc điểm hình thái theo từng yếu tố *mùa* (Khô và mưa) và *cửa sông* (Ba Lai, Cửa Đại, Cỏ Chiên, Hàm Luông). Nếu không thỏa mãn điều kiện (kể cả đã chuyển đổi số liệu), phân tích phi tham số Kruskal - Wallis được sử dụng để thay thế. Khi ghi nhận sự khác biệt có ý nghĩa thống kê ($p < 0,05$) thì phân tích hậu kiểm Tukey HSD được sử dụng để so sánh khác biệt theo cặp giữa các đặc điểm hình thái theo từng yếu tố (*Mùa, cửa sông*). Ngoài ra, tương quan phân hạng Spearman được sử dụng để phân tích mối liên hệ giữa một số thông số môi trường và các đặc điểm hình thái. Các phân tích được thực hiện bằng phần mềm Statgraphics 18 [120].

❖ Xác định mối quan hệ chiều dài và chiều dài, chiều dài và trọng lượng và kiểu tăng trưởng hình thái

Phương trình mô tả quan hệ chiều dài và chiều dài dạng tuyến tính $y = a + b \cdot x$ (chuyển thành dạng log: $\log(y) = \log(a) + b \cdot \log(x)$), trong đó: y: Các đặc điểm hình thái TCX (mm); x: Chiều dài giáp ngực (CL, mm); a: Hằng số (intercept); b: Hệ số tăng trưởng (growth exponent). Kiểm định One - sample Student t test để kiểm tra hệ số b có khác biệt ý nghĩa với 1. Nếu b có khác biệt có ý nghĩa ($p < 0,05$), kiểu tăng trưởng hình thái là dị hướng âm A^- (Negative allometric, nếu $b < 1$), dị hướng dương A^+ (Positive allometric, nếu $b > 1$). Trường hợp, không có khác biệt có ý nghĩa ($p > 0,05$), kiểu tăng trưởng hình thái là đẳng hướng I (Isometric) [125].

Phương trình mô tả quan hệ chiều dài và trọng lượng dạng phi tuyến [126] $y = a \cdot x^b$, trong đó: y (g): Trọng lượng TCX (Tw); x (mm): Tổng chiều dài (TL); a: Hệ số hình dạng (condition factor); b: Hệ số tăng trưởng. Tương tự, kiểm định One - sample Student t test vẫn được sử dụng để kiểm tra hệ số b có khác biệt ý nghĩa với 3. Nếu b có khác biệt có ý nghĩa ($p < 0,05$), kiểu tăng trưởng hình thái là A^- ($b < 1$), A^+ ($b > 1$).

Trường hợp, không có khác biệt có ý nghĩa ($p > 0,05$), kiểu tăng trưởng hình thái là I [125].

Hệ số xác định (R^2 , coefficient of determination) được sử dụng để đánh giá mức độ (%) biến thiên của biến phụ thuộc (y) có thể được giải thích bởi biến độc lập (x) thông qua mô hình hồi quy. Các phương trình mối quan hệ chiều dài và chiều dài, chiều dài và trọng lượng được trực quan bằng Python trong môi trường Google Colab.

❖ Xác định các thông số trong mô hình tăng trưởng Von Bertalanffy

Số liệu tần số chiều dài TCX cá (mm) ở cửa sông Mê Kông được phân tích dựa vào phần mềm FiSAT II (FAO - ICLARM stock Assessment Tools II, ver. 1.2.2) [127] để xác định các thông số biến động quần thể, trong đó: Chiều dài tối đa (Asymptotic length L_∞ , mm) và hệ số tăng trưởng (Growth coefficients K, /năm) được xác định bằng phương pháp ELEFAN I [128]. Biến động quần thể theo phương trình tăng trưởng von Bertalanffy Growth Function VBGF [127] được xác định như sau: $L_t = L_\infty * (1 - e^{-K(t-t_0)})$, trong đó: L_t (mm): Chiều dài dự đoán tại thời điểm t (năm); L_∞ (mm): Chiều dài tối đa mà tôm có khả năng đạt được; t_0 : Tuổi lý thuyết tại đó tôm có chiều dài bằng 0; K: Hệ số tăng trưởng để đạt đến chiều dài L_∞ . Thời điểm kích thước tôm bằng 0 (t_0): $\log(-t_0) = -0,3922 - 0,2752 * (\log L_\infty) + 1,038 * (\log K)$ [129]. Tuổi tối đa của cá (t_{max}) được xác định bằng công thức $t_{max} = \frac{3}{K} + t_0$ [130].

❖ Bổ sung quần thể

Sử dụng kỹ thuật chiếu ngược thời gian theo mô hình tăng trưởng von Bertalanffy, các tần số chiều dài của tôm được truy ngược lại thời điểm sinh tương ứng và gắn với chuỗi thời gian thu mẫu. Nhờ đó, có thể xây dựng được biểu đồ phản ánh xu hướng sinh sản theo mùa. Khi cần thiết, các mẫu dữ liệu đã được tái cấu trúc theo phương pháp của Moreau và Cuende (1991) để cải thiện độ chính xác trong phân tích [131].

❖ Xác định hệ số chết trong quần thể

Hệ số chết tổng (Total mortality rate, Z) được xác định bằng công thức Beverton và Holt (1956) [132]: $Z = K * \left[\frac{L_\infty - \bar{L}}{L_\infty - L_c} \right]$, trong đó: Z (/Năm): Hệ số chết tổng, K (/Năm): Hệ số tăng trưởng trong mô hình von Bertalanffy; L_∞ (mm): Chiều dài tối đa lý thuyết mà tôm có thể đạt được; \bar{L} (mm): Chiều dài trung bình của các cá thể trên ngưỡng chọn lọc L_c , L_c (mm): Ngưỡng chiều dài chọn lọc (cut - off length), chiều dài nhỏ nhất của cá thể được khai thác. Hệ số chết tự nhiên (Natural mortality rate, M) được xác định bằng công thức $\log M = -0,0066 - 0,279 * \log L_\infty + 0,6543 * \log K + 0,4634 * \log T$ [129] trong đó, L_∞ và K là các thông số được xác định từ kết quả phân tích ELEFAN I. Nhiệt độ trung bình 30°C được áp dụng trong phương trình. Hệ số chết do khai thác (Fishing mortality rate, F): $F = Z - M$ [129].

- ❖ Sản lượng tương đối trên mỗi cá thể (Relative yield-per-recruit, Y'/R) và sinh khối còn lại trên mỗi cá thể (Relative biomass-per-recruit, B'/R)

Sản lượng tương đối trên mỗi cá thể Y'/R được tính bằng công thức Beverton và Holt [124]: $Y'/R = E * U^{M/K} \left\{ 1 - \frac{3U}{(1+m)} + \frac{3*U^2}{(1+2m)} - \frac{U^3}{(1+3m)} \right\}$, trong đó: E: Tỷ lệ khai thác (Exploitation rate) = $\frac{F}{Z}$ [130], F (/Năm): Hệ số chết do khai thác, Z (/Năm): Hệ số chết tổng; M (/Năm): Hệ số chết tự nhiên; K (/Năm): Hệ số tăng trưởng trong mô hình von Bertalanffy, L_c (mm): Chiều dài bắt đầu bị khai thác (cut - off length); L_∞ (mm): Chiều dài tối đa lý thuyết mà tôm có thể đạt được; U: % vòng đời còn lại sau khi bị khai thác = $1 - \frac{L_c}{L_\infty}$; m: Biến phụ thuộc vào tỷ lệ tử vong và sinh trưởng = $\frac{1-E}{M/K} = \frac{K}{Z}$. Sau đó, sinh khối còn lại trên mỗi cá thể B'/R được tính bằng: $B'/R = (Y'/R)/F$, trong đó: Y'/R : Sản lượng tương đối trên mỗi cá thể, F (/Năm): Hệ số chết do khai thác. E_{max} : Mức khai thác cho sản lượng tối đa, $E_{0,1}$: Mức khai thác khi độ dốc hàm sản lượng giảm còn 10%; $E_{0,5}$: Mức khai thác tại đó sinh khối giảm còn 50%.

Đây là những phương trình dùng để ước tính lượng khai thác tương đối của quần thể sinh vật dựa trên các yếu tố sinh trưởng và tử suất. Từ đó, có thể xác định mức khai thác bền vững và tránh khai thác quá mức.

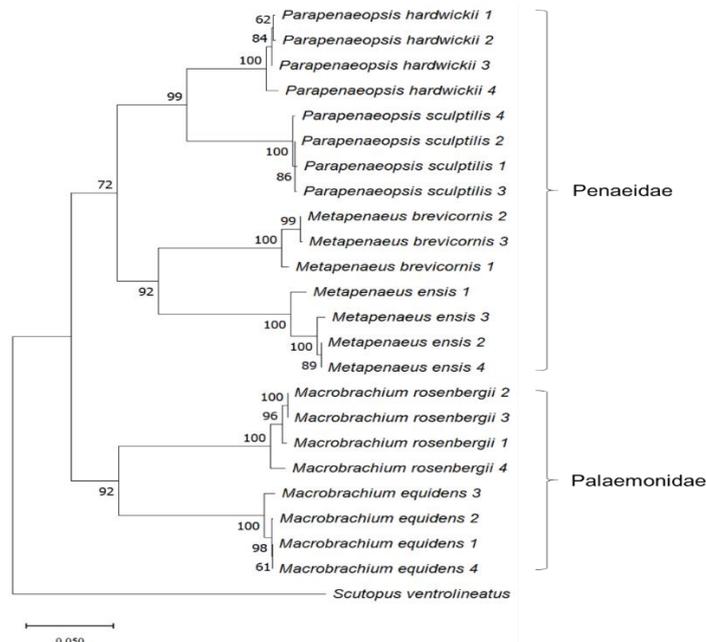
Chương 3. KẾT QUẢ VÀ THẢO LUẬN

3.1. Bước đầu xây dựng cơ sở dữ liệu đa dạng di truyền một số loài tôm bằng gen *COI* và hệ gen ty thể tôm càng xanh vùng cửa sông Mê Kông

3.1.1. Đa dạng và quan hệ di truyền một số loài tôm có giá trị thương mại ở vùng cửa sông Mê Kông

Phân tích quan hệ di truyền gen *COI* cho thấy có sự tách biệt di truyền giữa các loài thuộc họ tôm he (Penaeidae) và tôm càng (Palaemonidae), phản ánh quá trình phân hóa di truyền và tiến hóa độc lập giữa hai nhóm. Sự khác biệt này có thể bắt nguồn từ chiến lược sinh thái và thích nghi môi trường khác nhau. Nhóm tôm he thích nghi tốt với điều kiện nước lợ - mặn, gắn với khu vực ven biển và vùng khơi; trong khi nhóm tôm càng chủ yếu sinh sống ở vùng nước ngọt - lợ, có khả năng chịu biến động độ mặn rộng và thường di cư sinh sản vào vùng cửa sông. Kết quả này cho thấy các yếu tố môi trường, trong đó có độ mặn, đã góp phần duy trì ranh giới di truyền giữa hai nhóm, qua đó định hình cấu trúc khu hệ tôm vùng cửa sông Mê Kông.

Giữa các giống trong cùng 1 họ cũng có sự tách biệt rõ ràng về đặc điểm di truyền như trường hợp của giống *Metapenaeus* và *Parapenaeopsis* trong họ Penaeidae. Thậm chí, trong cùng 1 giống, các loài cũng có sự khác biệt đáng kể trong cấu trúc gen *COI*, ví dụ giữa loài *M. rosenbergii* và *M. equidens* (cùng giống *Macrobrachium*), giữa loài *M. ensis* và *M. brevicornis* (cùng giống *Metapenaeus*) và giữa loài *P. hardwickii* và *P. sculptilis* (cùng giống *Parapenaeopsis*) (Hình 3.1).



Hình 3.1. Quan hệ di truyền các loài có giá trị thương mại trong khu hệ tôm vùng cửa sông Mê Kông dựa vào gen *COI*. Phương pháp phân tích Maximum Likelihood + bootstrap 1.000 lần

Chỉ số đa dạng haplotype (H_d) phản ánh mức độ phong phú của các haplotype trong quần thể, trong khi chỉ số đa dạng nucleotide (π) phản ánh mức độ sai khác di truyền ở cấp độ nucleotide; hai chỉ số này thường được sử dụng bổ sung cho nhau trong đánh giá đa dạng di truyền. Tuy nhiên, trong trường hợp cỡ mẫu nhỏ, việc ước lượng H_d có thể chịu ảnh hưởng đáng kể của số lượng mẫu, do xác suất các cá thể mang haplotype khác nhau có xu hướng tăng khi số mẫu hạn chế. Trong nghiên cứu này, mỗi loài chỉ có 3 - 4 cá thể được phân tích, dẫn đến việc H_d đạt giá trị tối đa ($H_d = 1$) ở một số loài như *Parapenaeopsis hardwickii* và *P. sculptilis*. Mặc dù H_d cho thấy sự phong phú về haplotype trong tập mẫu hiện có, giá trị π của hai loài này lại ở mức thấp (lần lượt 0,00850 và 0,00316), phản ánh mức độ sai khác di truyền giữa các trình tự không lớn. Do đó, trong bối cảnh cỡ mẫu hạn chế, chỉ số π được xem là ít nhạy cảm hơn với biến động, và có thể phản ánh ổn định hơn mức độ biến dị di truyền trong quần thể. Tuy vậy, để đánh giá đầy đủ và chính xác đa dạng di truyền, các nghiên cứu tiếp theo cần tăng cỡ mẫu lên khoảng 10 - 30 cá thể cho mỗi loài, như thường được khuyến nghị trong các nghiên cứu di truyền quần thể.

Kết quả nghiên cứu này cung cấp đánh giá bước đầu về đa dạng di truyền của một số loài tôm có giá trị thương mại trong khu hệ tôm vùng cửa sông Mê Kông (Bảng 3.1). Trong họ tôm he Penaeidae, giống *Metapenaeus* ghi nhận giá trị π cao hơn giống *Parapenaeopsis*; trong đó *M. ensis* có đa dạng di truyền cao hơn *M. brevicornis*, và *P. hardwickii* cao hơn *P. sculptilis*. Giá trị π của các loài Penaeidae trong nghiên cứu dao động từ 0,00316 đến 0,01819, nằm trong khoảng biến động đã được ghi nhận ở một số loài tôm he khác, như *Penaeus monodon* ở Vịnh Thái Lan ($\pi = 0,00327 - 0,02640$; $N = 11 - 26$) [133] và *Penaeus japonicus* ở vùng ven biển Trung Quốc ($\pi = 0,0285 - 0,0446$; $N = 27 - 72$) [134], cho thấy mức độ đa dạng di truyền ghi nhận trong nghiên cứu này là không nằm ngoài xu hướng chung của nhóm tôm he.

Trong giống *Macrobrachium* (họ Palaemonidae), loài tôm càng xanh *M. rosenbergii* ghi nhận giá trị π cao hơn *M. equidens*. Giá trị π của quần thể *M. rosenbergii* vùng cửa sông Mê Kông ($\pi = 0,01262$) cao hơn so với các nghiên cứu trước đó tại sông Cỏ Chiên và sông Đồng Nai ($\pi \approx 0,0027 - 0,0029$; $N = 30$) [135]. Sự khác biệt này có thể liên quan đến sự khác nhau về thiết kế lấy mẫu giữa các nghiên cứu, bao gồm cỡ mẫu và phạm vi không gian khảo sát. Dù vậy, kết quả cho thấy quần thể *M. rosenbergii* vùng cửa sông Mê Kông có mức độ biến dị di truyền khá cao, qua đó nhấn mạnh sự cần thiết của các nghiên cứu tiếp theo với cỡ mẫu đủ lớn và phạm vi lấy mẫu phù hợp, nhằm đánh giá đầy đủ hơn đa dạng di truyền của

loài này tại khu vực ĐBSCL, phục vụ công tác bảo tồn và phát triển nguồn lợi thủy sản.

Bảng 3.1. Đa dạng di truyền một số loài tôm có giá trị thương mại trong khu hệ tôm cửa sông Mê Kông

Loài	Tên tiếng Việt	H _d	π
<i>Macrobrachium rosenbergii</i>	Tôm càng xanh	0,833	0,01262
<i>Macrobrachium equidens</i>	Tôm bầu	0,833	0,00689
<i>Metapenaeus ensis</i>	Tép bạc đất	0,833	0,01819
<i>Metapenaeus brevicornis</i>	Tép bạc nghệ	1	0,01027
<i>Parapenaeopsis hardwickii</i>	Tôm sắt cứng	1	0,00850
<i>Parapenaeopsis sculptilis</i>	Tôm sắt rần	1	0,00316

Ghi chú: Mỗi loài phân tích 4 cá thể, riêng loài tép bạc nghệ phân tích 3 cá thể

3.1.2. Đặc điểm bộ gen ty thể tôm càng xanh Mê Kông

3.1.2.1. Kết quả kiểm tra mẫu và chuẩn bị thư viện WGS

Kết quả đánh giá nồng độ, tinh sạch và kích thước của mẫu như sau: Nồng độ DNA (ng/μL): 30,20; OD260/OD280: 1,65; lượng (ng): 1510. Kết quả điện di kiểm tra mẫu thể hiện ở Phụ lục 3.1.

Trước khi giải NGS, thư viện DNA cần được đánh giá, đảm bảo đủ nồng độ và kích thước đoạn trình tự của thư viện cho bước giải trình tự. Kết quả xác định các chỉ số chất lượng thư viện như sau: Nồng độ thư viện (ng/μL): 41,70; kích thước trung bình: 470. Kết quả phân tích kích thước trung bình thể hiện ở Phụ lục 3.2.

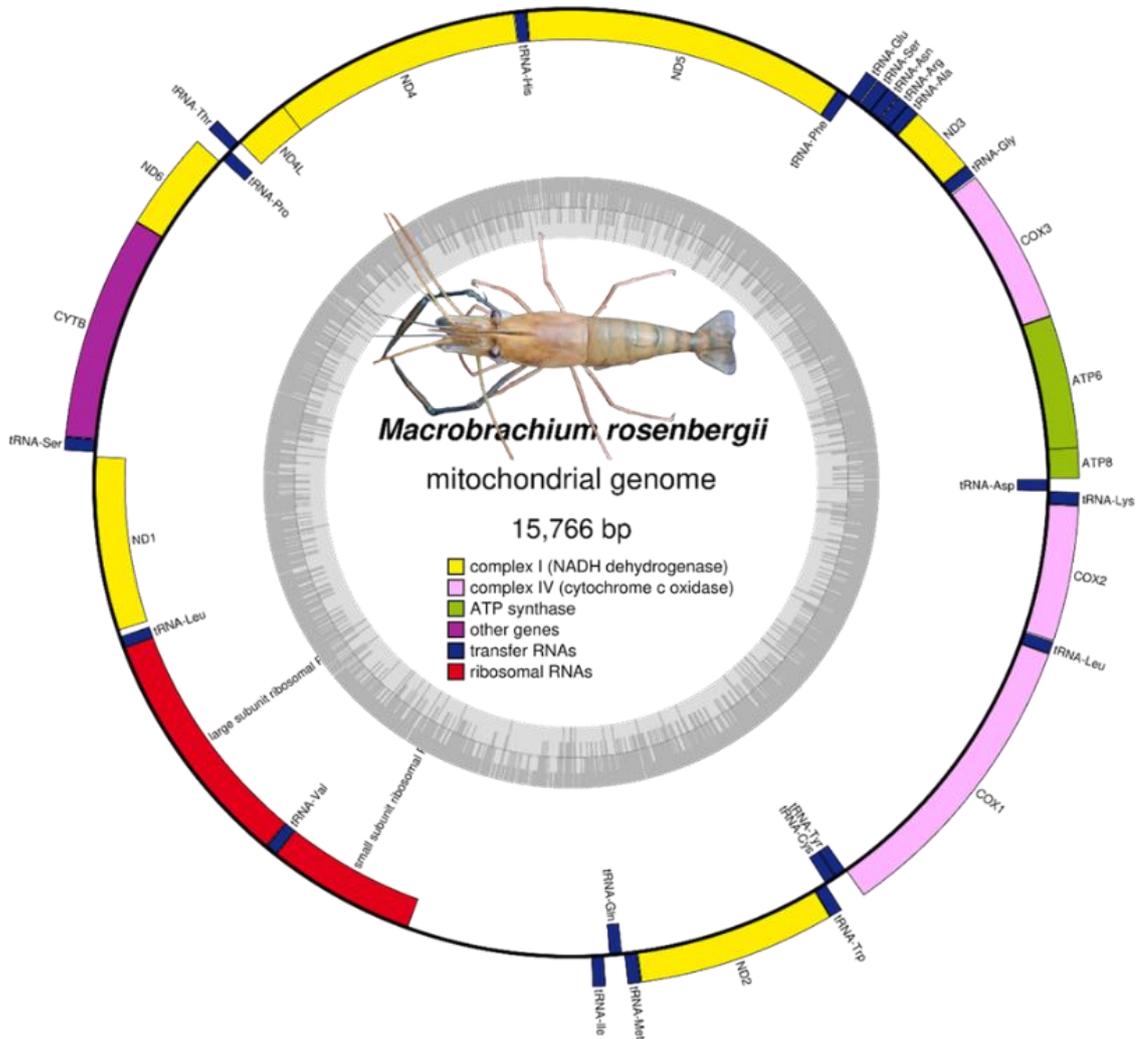
3.1.2.2. Cấu trúc bộ gen ty thể tôm càng xanh Mê Kông

Cấu trúc tổng thể

Bộ gen ty thể TCX Mê Kông dạng vòng, có chiều dài 15.766 bp, ngắn hơn so với bộ gen ty thể TCX ở Indonesia (15.772 bp) [136] nhưng lại tương đồng về kích thước với bộ gen TCX được ghi nhận ở Trung Quốc (15.766 bp) [137]. Chiều dài này nằm trong phạm vi chung của các bộ gen ty thể các loài thuộc họ Palaemonidae, dao động từ 15.694 đến 15.967 bp [138]. Bộ gen ty thể này gồm 37 gen, trong đó có 13 gen mã hóa protein (protein - coding genes PCG), 22 gen RNA vận chuyển (tRNA) và 2 gen RNA ribosome (*12S* và *16S*), cùng với một vùng điều hòa (vùng không mã hóa control region CR) (Hình 3.2, Bảng 3.2).

Vùng không mã hóa lớn nhất dài 982 bp và có hàm lượng A + T cao (64,7%). Vùng này nằm giữa các gen *rrnS* và *tRNA^{Ile}* và được cho là vùng bảo tồn điển hình ở các loài chân khớp [139]. Các vùng điều hòa của TCX Mê Kông có tổng chiều dài là 1.097 bp, nằm trong khoảng dao động ở các loài giáp xác mười chân khác, với độ dài

từ 467 đến 1.822 bp [140]. Tuy nhiên, không ghi nhận sự khác biệt đáng kể về chiều dài vùng điều hòa của TCX Mê Kông với TCX ở Indonesia (931 bp) [137].



Hình 3.2. Sơ đồ thể hiện bộ gen ty thể dạng vòng của tôm càng xanh Mê Kông. Các gen nằm phía ngoài vòng tròn được phiên mã từ mạch nhẹ (L strand), trong khi các gen nằm phía trong được phiên mã từ mạch nặng (H strand). Vòng trong cùng thể hiện sự phân bố hàm lượng GC. Vùng điều hòa chưa được chú thích

Thành phần nucleotide của bộ gen ty thể (A: 35,6%, T: 26,2%, G: 13,6%, C: 24,6%), như vậy bộ gen ty thể thiên về A + T, chiếm 61,8% tổng số base (Bảng 3.3), điều này giống với bộ gen ty thể của các loài không xương sống, thường giàu A và T [141]. Tỷ lệ A và T của bộ gen ty thể TCX Mê Kông tương đương với TCX (62,3%), nhưng thấp hơn so với tôm *M. lanchesteri* (67,1%) và *M. nipponense* (66,0%) trong nghiên cứu của Ma và cộng sự (2011) [141]. Tuy nhiên, hàm lượng A + T thay đổi tùy theo vùng gen. Vùng điều hòa (CR) có hàm lượng A + T cao nhất (64,6%), trong

Bảng 3.2. Cấu trúc các gen của bộ gen ty thể tằm còng xanh Mê Kông

Gen	Vị trí	Chiều	Chiều dài (bp)	Amino acid	Start/Stop codon	Anticodon	Vùng liên gen (bp)
<i>ATP8</i>	20-178	+	159	52	ATC/TAA		-7
<i>ATP6</i>	172-846	+	675	224	ATG/TAA		-1
<i>COX3</i>	846-1634	+	789	262	ATG/TAA		6
<i>tRNA^{Gly}</i>	1641-1705	+	65			TCC	6
<i>NAD3</i>	1712-2059	+	348	117	ATT/TAA		0
<i>tRNA^{Ala}</i>	2060-2122	+	63			TGC	-1
<i>tRNA^{Arg}</i>	2122-2183	+	62			TCG	1
<i>tRNA^{Asn}</i>	2185-2249	+	65			GTT	-1
<i>tRNA^{Ser1}</i>	2249-2316	+	68			TCT	2
<i>tRNA^{Glu}</i>	2319-2387	+	69			TTC	-2
<i>tRNA^{Phe}</i>	2386-2452	-	67			GAA	0
<i>NAD5</i>	2453-4129	-	1677	574	ATT/TAA		48
<i>tRNA^{His}</i>	4178-4241	-	64			GTG	2
<i>NAD4</i>	4244-5578	-	1335	444	ATG/TAA		-7
<i>NAD4L</i>	5572-5871	-	300	99	ATG/TAA		2
<i>tRNA^{Thr}</i>	5874-5937	+	64			TGT	-1
<i>tRNA^{Pro}</i>	5937-6002	-	66			TGG	-47
<i>NAD6</i>	6016-6519	+	504	167	ATT/TAA		-1
<i>CYTB</i>	6519-7653	+	1135	378	ATG/T--		0
<i>tRNA^{Ser2}</i>	7654-7722	+	69			TGA	20
<i>NAD1</i>	7743-8681	-	939	312	ATA/TAG		31
<i>tRNA^{Leu1}</i>	8713-8777	-	65			TAG	-24
<i>rRNAL</i>	8754-10126	-	1373				-45
<i>tRNA^{Val}</i>	10082-10148	-	67			TAC	0
<i>rRNAS</i>	10149-10947	-	799				0
<i>CR</i>	10948-11929	+	982				0
<i>tRNA^{Ile}</i>	11930-11996	+	67			GAT	28
<i>tRNA^{Gln}</i>	12025-12092	-	68			TTG	11
<i>tRNA^{Met}</i>	12104-12171	+	68			CAT	0
<i>NAD2</i>	12172-13167	+	996	331	ATT/TAA		-2
<i>tRNA^{Trp}</i>	13166-13234	+	69			TCA	1
<i>tRNA^{Cys}</i>	13236-13299	-	64			GCA	0
<i>tRNA^{Tyr}</i>	13300-13362	-	63			GTA	-48
<i>COX1</i>	13315-14848	+	1534	511	ATC/T--		49
<i>tRNA^{Leu2}</i>	14898-14961	+	64			TAA	51
<i>COX2</i>	15013-15678	+	666	229	ATG/TAA		-26
<i>tRNA^{Lys}</i>	15653-15720	+	68			TTT	0
<i>tRNA^{Asp}</i>	15721-19	+	65			GTC	0

Ghi chú: T-- thể hiện stop codons chưa hoàn thiện

khi các gen mã hóa protein (PCGs) có giá trị thấp nhất (60,3%) (Bảng 3.3). Việc giàu hàm lượng A và T trong bộ gen ty thể TCX Mê Kông phù hợp với “giả thuyết phiên mã trong việc sử dụng codon” (transcription hypothesis of codon usage) do Sun và cộng sự (2009) đề xuất [142]. Giả thuyết này cho rằng trong tế bào, mức độ của các loại nucleotide triphosphate (nguyên liệu để tổng hợp RNA) không đồng đều. ATP (adenosine triphosphate), nguồn năng lượng chính của tế bào, thường tồn tại ở mức cao hơn so với GTP, CTP và UTP. Khi ATP dồi dào mà các NTP khác lại khan hiếm, quá trình phiên mã RNA sẽ ưu tiên sử dụng những codon mà có thể được tạo ra từ A nhiều hơn, dẫn đến xu hướng thiên lệch về A + T trong chuỗi gen. Điều này góp phần lý giải tại sao trong bộ gen ty thể (như ở TCX) lại có thiên lệch mạnh về A + T, đặc biệt trong các vùng phiên mã (ví dụ như các gen mã hóa protein).

Ngoài ra, bộ gen ty thể TCX Mê Kông thể hiện lệch AT dương (0,152) và lệch GC âm (-0,288). Giá trị lệch AT này tương tự với các giá trị đã được ghi nhận ở các loài *Macrobrachium* (dao động từ 0,151 ở *M. rosenbergii* đến 0,157 ở *M. bullatum*) và cao hơn so với các loài *Exopalaemon* (từ -0,049 ở *E. modestus* đến 0,057 ở *E. carinicauda*), cũng như một số loài *Macrobrachium* khác (0,100 ở *M. lanchesteri* đến 0,126 ở *M. nipponense*) [138]. Trong khi đó, lệch GC của TCX Mê Kông giống với phần lớn các bộ gen ty thể họ tôm càng Palaemonidae đã được giải trình tự trước đó [138].

Bảng 3.3. Thành phần nucleotide của các gen và độ lệch trong bộ gen ty thể tôm càng xanh Mê Kông

Gen	%A	%T	%G	%C	%AT	%GC	AT skew	GC skew
<i>ATP8</i>	37,7	30,8	8,2	23,3	68,6	31,4	0,101	-0,480
<i>ATP6</i>	30,4	27,1	13,8	28,7	57,5	42,5	0,057	-0,352
<i>COX3</i>	27,1	27,2	17,2	28,4	54,4	45,6	-0,002	-0,244
<i>tRNA^{Gly}</i>	32,3	36,9	15,4	15,4	69,2	30,8	-0,067	0,000
<i>NAD3</i>	29,6	29,6	13,5	27,3	59,2	40,8	0,000	-0,338
<i>tRNA^{Ala}</i>	30,2	31,7	20,6	17,5	61,9	38,1	-0,026	0,083
<i>tRNA^{Arg}</i>	25,8	22,6	24,2	27,4	48,4	51,6	0,067	-0,062
<i>tRNA^{Asn}</i>	38,5	29,2	15,4	16,9	67,7	32,3	0,136	-0,048
<i>tRNA^{Ser1}</i>	30,9	25,0	23,5	20,6	55,9	44,1	0,105	0,067
<i>tRNA^{Glu}</i>	31,9	36,2	14,5	17,4	68,1	31,9	-0,064	-0,091
<i>tRNA^{Phe}</i>	23,9	25,4	32,8	17,9	49,3	50,7	-0,030	0,294
<i>NAD5</i>	20,1	42,8	23,9	13,2	62,9	37,1	-0,361	0,289
<i>tRNA^{His}</i>	32,8	42,2	18,8	6,3	75,0	25,0	-0,125	0,500
<i>NAD4</i>	17,7	43,4	26,1	12,8	61,0	39,0	-0,421	0,342

Gen	%A	%T	%G	%C	%AT	%GC	AT skew	GC skew
<i>NAD4L</i>	18,0	45,3	24,0	12,7	63,3	36,7	-0,432	0,309
<i>tRNA^{Thr}</i>	32,8	39,1	17,2	10,9	71,9	28,1	-0,087	0,222
<i>tRNA^{Pro}</i>	28,8	37,9	25,8	7,6	66,7	33,3	-0,136	0,545
<i>NAD6</i>	28,6	32,7	10,1	28,6	61,3	38,7	-0,068	-0,477
<i>CYTB</i>	28,5	28,9	16,0	26,6	57,4	42,6	-0,008	-0,248
<i>tRNA^{Ser2}</i>	33,3	30,4	17,4	18,8	63,8	36,2	0,045	-0,040
<i>NAD1</i>	19,6	43,7	23,4	13,3	63,3	36,7	-0,380	0,275
<i>tRNA^{Leu1}</i>	29,2	36,9	23,1	10,8	66,2	33,8	-0,116	0,364
<i>rRNAL</i>	26,9	38,5	23,6	11,0	65,4	34,6	-0,176	0,364
<i>tRNA^{Val}</i>	23,9	31,3	22,4	22,4	55,2	44,8	-0,135	0,000
<i>rRNAS</i>	28,4	36,3	22,5	12,8	64,7	35,3	-0,122	0,277
<i>CR</i>	29,4	35,3	20,6	14,7	64,7	35,3	-0,091	0,167
<i>tRNA^{Ile}</i>	34,3	31,3	20,9	13,4	65,7	34,3	0,045	0,217
<i>tRNA^{Gln}</i>	29,4	38,2	25,0	7,4	67,6	32,4	-0,130	0,545
<i>tRNA^{Met}</i>	32,4	27,9	13,2	26,5	60,3	39,7	0,073	-0,333
<i>NAD2</i>	30,0	28,8	13,3	27,9	58,8	41,2	0,020	-0,356
<i>tRNA^{Trp}</i>	40,6	30,4	10,1	18,8	71,0	29,0	0,143	-0,300
<i>tRNA^{Cys}</i>	26,6	34,4	23,4	15,6	60,9	39,1	-0,128	0,200
<i>tRNA^{Tyr}</i>	25,4	31,7	28,6	14,3	57,1	42,9	-0,111	0,333
<i>COX1</i>	27,6	27,9	17,8	26,7	55,5	44,5	-0,006	-0,201
<i>tRNA^{Leu2}</i>	37,5	31,3	15,6	15,6	68,8	31,3	0,091	0,000
<i>COX2</i>	34,1	26,3	15,5	24,2	60,4	39,6	0,129	-0,220
<i>tRNA^{Lys}</i>	33,8	32,4	17,6	16,2	66,2	33,8	0,022	0,043
<i>tRNA^{Asp}</i>	44,6	32,3	10,8	12,3	76,9	23,1	0,160	-0,067
Mitogenome	35,6	26,2	13,6	24,6	61,8	38,2	0,152	-0,288
PCGs	26,8	33,4	17,1	22,6	60,3	39,7	-0,109	-0,137
tRNAs	31,8	32,5	19,8	15,9	64,3	35,7	-0,011	0,110
rRNAs	27,7	37,4	23,1	11,9	65,1	34,9	-0,149	0,320
CR	29,4	35,3	20,6	14,7	64,7	35,3	-0,091	0,167

Các gen mã hóa protein (protein-coding genes PCGs) và cách sử dụng codon (codon usage)

Tổng chiều dài của các gen mã hóa protein (PCGs) trong bộ gen ty thể TCX Mê Kông là 11.057 bp, chiếm 70,13% tổng chiều dài bộ gen. Trong số 13 gen PCGs, kích thước dao động từ 159 bp (*ATP8*) đến 1.677 bp (*NAD5*) (Bảng 3.2). Trong đó, 9 gen (*COX1*, *COX2*, *ATP8*, *ATP6*, *COX3*, *NAD3*, *NAD6*, *CYTB* và *NAD2*) được mã hóa

trên mạch nặng (H strand), trong khi bốn gen còn lại (*NAD5*, *NAD4*, *NAD4L* và *NAD1*) nằm trên mạch nhẹ (L strand). Sự phân cực phiên mã này phù hợp với các ghi nhận trước đó về bộ gen ty thể ở các loài giáp xác mười chân [143]. Ngoài ra, hai cặp gen chồng lấp khung đọc được xác định trên cùng một mạch: *ATP6* và *ATP8*, cũng như *NAD4* và *NAD4L*, mỗi cặp chia sẻ 7 nucleotide (Bảng 3.2). Vùng chồng lấp tại ranh giới các gen là hiện tượng phổ biến ở các loài động vật đa bào [139]. Tất cả 13 PCGs đều bắt đầu bằng codon khởi đầu chuẩn ATN, điển hình cho bộ gen ty thể ở động vật đa bào [144]. Phần lớn các gen PCGs kết thúc bằng codon TAA hoặc TAG, trong khi *CYTB* và *COI* kết thúc bằng codon kết thúc không hoàn chỉnh (T--). Các codon kết thúc không hoàn chỉnh này thường gặp ở bộ gen ty thể của động vật đa bào và được giả định là được hoàn chỉnh thành TAA thông qua quá trình polyadenyl hóa sau phiên mã [145].

Thành phần nucleotide của 13 gen mã hóa protein (PCGs) tuân theo thứ tự $T > A > C > G$, với hàm lượng A + T cao (60,3%), phản ánh thiên lệch A + T rõ rệt. Tỷ lệ A + T này thấp hơn ở *M. lanchesteri* (65,2%), nhưng gần bằng giá trị được ghi nhận từ mẫu TCX ở Indonesia (60,1%) [136]. Sự ưu thế của adenine (A) và thymine (T) là phù hợp với xu hướng giàu A + T phổ biến trong bộ gen ty thể của động vật đa bào. Thiên lệch này ảnh hưởng đến thành phần amino acid được mã hóa và liên quan đến mô hình tiến hóa dựa trên cả đột biến và chọn lọc dịch mã, trong đó cả đột biến và chọn lọc đều định hình việc sử dụng codon [141]. Cách sử dụng codon của các gen mã hóa protein ở TCX Mê Kông được trình bày trong Bảng 3.4. Các gen PCGs mã hóa tổng cộng 5.255 amino acid, trong đó amino acid phổ biến nhất là leucine (Leu) (11,30%), tiếp theo là serine (Ser) (10,66%), threonine (Thr) (7,75%) và lysine (Lys) (7,06%).

RNA vận chuyển (tRNAs) và RNA ribosome (rRNAs)

Tương tự như phần lớn các loài động vật đa bào, bộ gen ty thể của TCX Mê Kông có 22 tRNA (Hình 3.3). Các trình tự tRNA có độ dài từ 62 bp (*tRNA^{Arg}*) đến 69 bp (*tRNA^{Glu}*, *tRNA^{Ser2}* và *tRNA^{Trp}*). Tổng chiều dài của 22 gen tRNA là 1.450 bp, nằm trong khoảng đã ghi nhận ở hầu hết các loài tôm caridea (1.445 - 1.451 bp) [146]. Hàm lượng A + T trung bình trong các gen tRNA là 64,3%, với giá trị cao nhất ở *tRNA^{Asp}* (76,9%) và thấp nhất ở *tRNA^{Arg}* (48,4%), phù hợp với phạm vi ghi nhận ở các loài caridea khác (63,8 - 67,3%) [146]. Tất cả các tRNA đều có cấu trúc bốn nhánh điển hình (cấu trúc lá cỏ), ngoại trừ *tRNA^{Ser1}*, trong đó nhánh DHU (dihydrouridine) bị thay thế bằng một vòng đơn giản (Hình 3.3), đây là một đặc điểm thường gặp ở nhiều loài giáp xác [147]. Mặc dù có sự thay đổi về cấu trúc, *tRNA^{Ser1}* vẫn hoạt động bình thường như các tRNA tiêu chuẩn sau khi trải qua quá trình biên

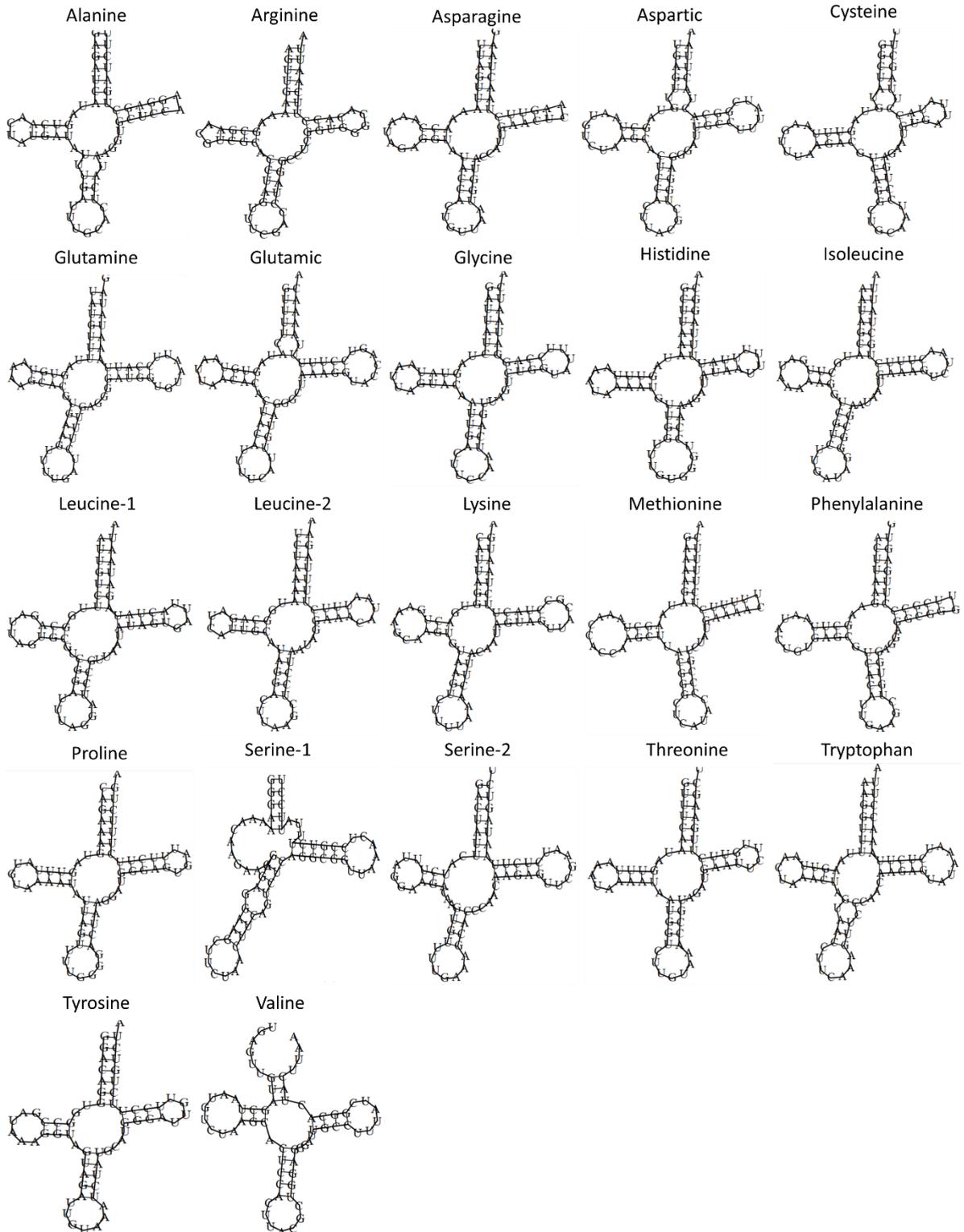
tập RNA sau phiên mã (post - transcriptional RNA editing) [148]. Trong một số bộ gen ty thể của động vật không xương sống, CTT và GCT thường được ghi nhận là anticodon của các *tRNA^{Lys}* và *tRNA^{Ser1}* [149]. Tuy nhiên, ở TCX Mê Kông, *tRNA^{Lys}* và *tRNA^{Ser1}* lại mang các anticodon lần lượt là TTT và TCT. Các anticodon của các tRNA còn lại đều giống với trình tự đã được xác định ở các loài giáp xác lớn (Malacostraca) khác [150].

Bộ gen ty thể của TCX Mê Kông còn mã hóa hai gen rRNA: *16S* (chiều dài 1.373 bp) và *12S* (chiều dài 799 bp). Hàm lượng A + T của chúng lần lượt là 65,4% và 64,7%, nằm trong phạm vi ghi nhận ở các loài giáp xác khác (60,3 - 71,3%) [146]. Gen *16S* nằm giữa hai gen *tRNA^{Leu}* và *tRNA^{Val}*, trong khi *12S* nằm giữa *tRNA^{Val}* và vùng điều hòa. Cả hai gen rRNA đều được mã hóa trên mạch nặng (H strand).

Bảng 3.4. Cách sử dụng codon của các gen mã hóa protein (PCGs) trong bộ gen ty thể loài tôm càng xanh Mê Kông

AA	Codon	N	Freq	AA	Codon	N	Freq	AA	Codon	N	Freq
Ala	GCG	18	0,34	Leu	TTG	31	0,59	Ser	AGT	36	0,69
	GCA	76	1,45		TTA	171	3,25		AGC	43	0,82
	GCT	56	1,07		CTG	44	0,84		TCG	34	0,65
Cys	GCC	79	1,50	Met	CTA	164	3,12	Thr	TCA	145	2,76
	TGT	21	0,40		CTT	80	1,52		TCT	96	1,83
Asp	TGC	22	0,42	Asn	CTC	104	1,98	Val	TCC	86	1,64
	GAT	59	1,12		ATG	45	0,86		ACG	31	0,59
Glu	GAC	70	1,33	Pro	ATA	154	2,93	Tyr	ACA	172	3,27
	GAG	49	0,93		AAT	155	2,95		ACT	101	1,92
Phe	GAA	96	1,83	Gln	AAC	159	3,03	Trp	ACC	103	1,96
	TTT	126	2,40		CCG	29	0,55		GTG	19	0,36
Gly	TTC	124	2,36	Arg	CCA	123	2,34	Stop	GTA	68	1,29
	GGG	38	0,72		CCT	97	1,85		GTT	38	0,72
His	GGA	67	1,27	Ser	CCC	89	1,69	Tyr	GTC	34	0,65
	GGT	37	0,70		CAG	94	1,79		TAT	126	2,40
Ile	GGC	32	0,61	Arg	CAA	158	3,01	Trp	TAC	83	1,58
	CAT	69	1,31		CGG	19	0,36		TGG	18	0,34
Lys	CAC	100	1,90	Ser	CGA	41	0,78	Stop	TGA	63	1,20
	ATT	147	2,80		CGT	21	0,40		TAG	94	1,79
Lys	ATC	126	2,40	Ser	CGC	27	0,51	Stop	TAA	157	2,99
	AAG	106	2,02		AGG	36	0,69				
	AAA	265	5,04		AGA	84	1,60				

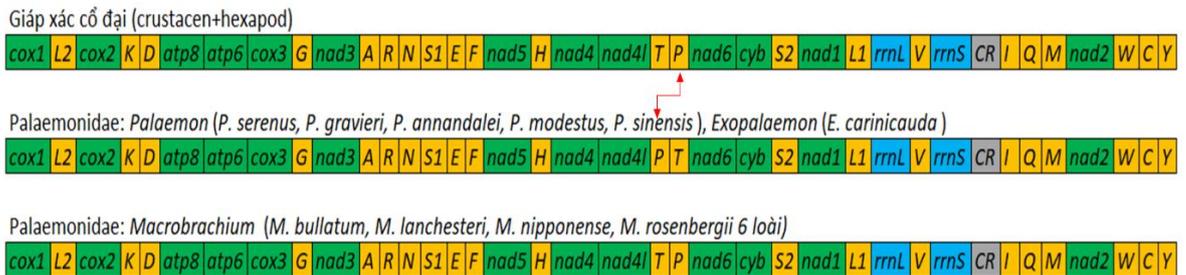
Ghi chú: AA: acid amin (amino acids), N: tổng số acid amin, Freq (%): tỷ lệ phần trăm sử dụng codon trong tổng số codon



Hình 3.3. Cấu trúc bậc 2 của các tRNA trong bộ gen ty thể tôm càng xanh Mê Kông
Sắp xếp gen

Các trình tự hệ gen ty thể đã biết của họ tôm càng Palaemonidae có hai kiểu sắp xếp gen khác nhau. Nhóm thứ nhất bao gồm các loài thuộc giống *Macrobrachium*, cụ thể là *M. bullatum*, *M. lanchesteri*, *M. nipponense* và sáu mẫu *M. rosenbergii* (bao gồm cả mẫu TCX Mê Kông). Các loài này thể hiện trình tự gen phù hợp với mô hình

gốc của Pancrustacea: 5'-*NAD4L-tRNA^{Thr}-tRNA^{Pro}-NAD6*-3' [151]. Nhóm thứ hai gồm các loài thuộc các giống *Palaemon* (*P. serenus*, *P. gravieri*, *P. annandalei*, *P. modestus* và *P. sinensis*) và *Exopalaemon* (*E. carinicauda*), thể hiện sự tái sắp xếp gen liên quan đến hiện tượng hoán vị vị trí giữa *tRNA^{Pro}* và *tRNA^{Thr}*, dẫn đến trình tự: 5'-*NAD4L-tRNA^{Pro}-tRNA^{Thr}-NAD6*-3' (Hình 3.4). Việc tái sắp xếp trình tự gen trong bộ gen ty thể là hiện tượng phổ biến ở lớp Malacostraca [152]. Sự hoán vị vị trí giữa *tRNA^{Pro}* và *tRNA^{Thr}* có thể là đặc trưng ty thể của các giống *Exopalaemon* và *Palaemon*. Ngoài ra, dựa trên kết quả nghiên cứu này, vì 9 loài đều có kiểu sắp xếp gen giống nhau, có thể xem giống *Macrobrachium* là một giống đặc biệt nhờ vào kiểu sắp xếp gen riêng biệt của nó.

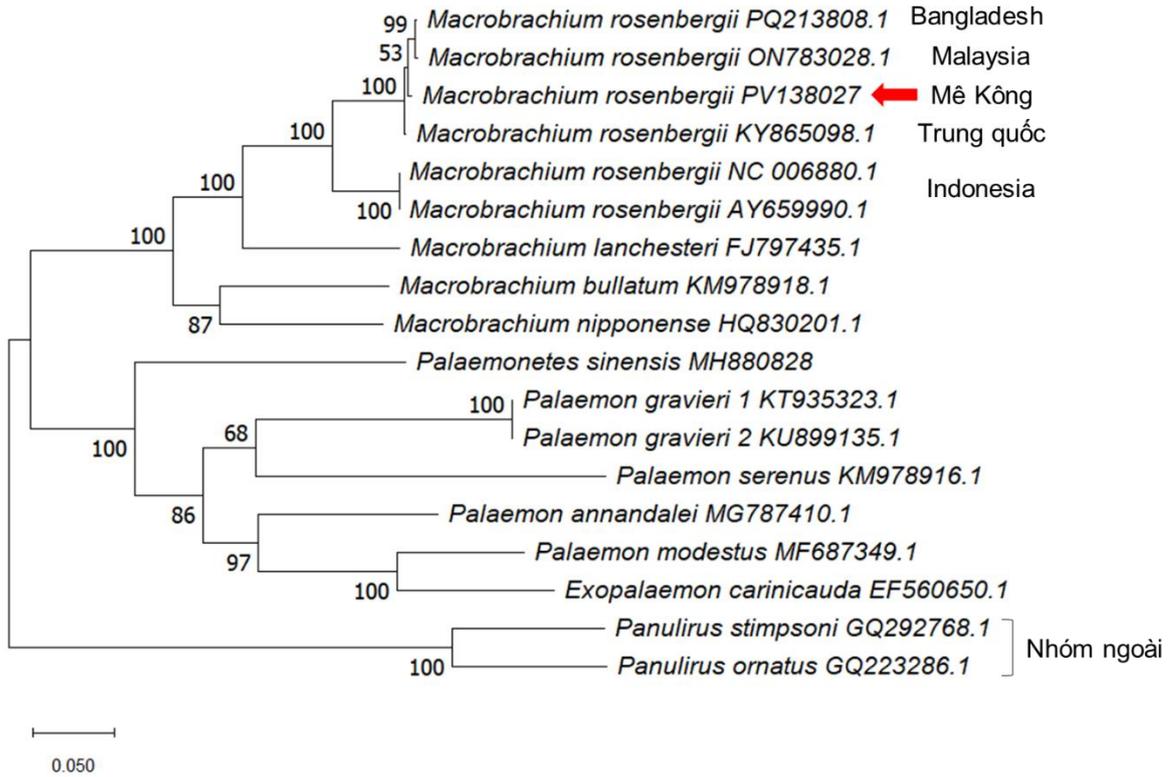


Hình 3.4. Kiểu sắp xếp các gen trong bộ gen ty thể các loài trong họ tôm càng Palaemonidae. Hình không mang tính so sánh theo kích thước

3.1.2.3. Quan hệ di truyền các loài trong họ tôm càng Palaemonidae dựa vào bộ gen ty thể

Mặc dù là họ tôm càng Palaemonidae có số lượng loài rất phong phú, bao gồm 118 giống với khoảng 981 loài [153] nhưng Palaemonidae chỉ có khoảng 16 bộ gen ty thể từ 11 loài được giải trình tự đầy đủ (không bao gồm mẫu TCX trong nghiên cứu này). Phân tích phát sinh chủng loài, được thực hiện bằng cách chỉ sử dụng các gen mã hóa protein (PCGs) từ 16 bộ gen ty thể này, từ 3 giống: *Palaemon*, *Exopalaemon* và *Macrobrachium* cho thấy rằng: *Exopalaemon carinicauda* cùng nhóm với các loài *Palaemon* như *P. annandalei* và *P. modestus*, chứng tỏ chúng có mối quan hệ tiến hóa gần gũi. Ngược lại, giống *Macrobrachium* hình thành một nhánh đơn ngành (monophyletic clade) riêng biệt, trong đó 6 mẫu *M. rosenbergii* cùng nhóm với *M. bullatum*, *M. lancesteri* và *M. nipponense* (Hình 3.5).

Loài TCX (*M. rosenbergii*) phân bố chủ yếu tại bán đảo Mã Lai, các đảo Indonesia, Bangladesh và Ấn Độ [154]. Malaysia được xem là nguồn gốc của tất cả các dòng giống nuôi phổ biến hiện nay của TCX trên toàn thế giới [137]. Mẫu TCX Mê Kông có một vài biến dị nucleotide và cho thấy mức độ tương đồng di truyền cao hơn với các quần thể từ Malaysia (ON783028.1), Bangladesh (PQ213808.1) và Trung Quốc (KY865098.1) so với các quần thể từ Indonesia (NC_006880.1, AY659990.1).



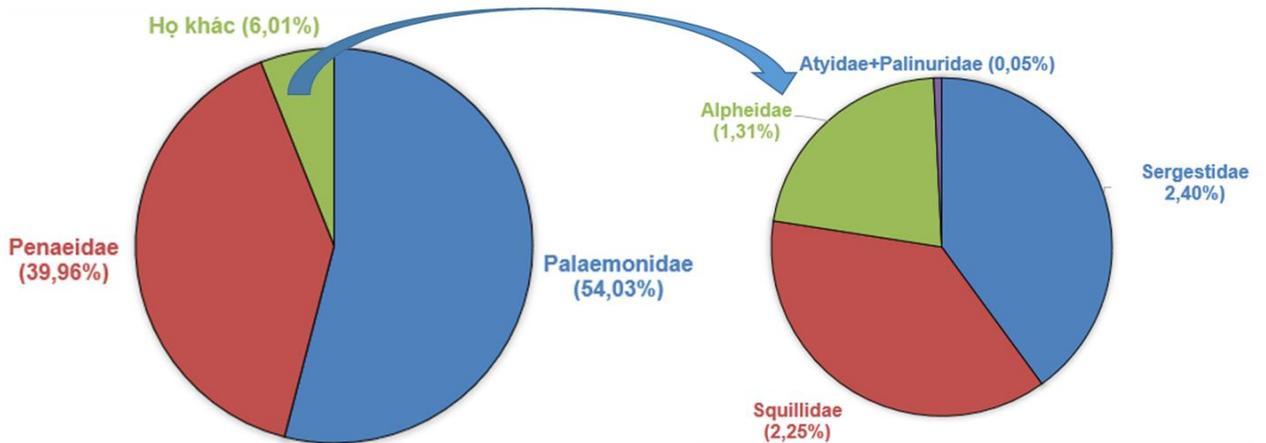
Hình 3.5. Cây phát sinh chủng loài được xây dựng theo phương pháp Maximum Likelihood (ML) dựa trên 13 gen mã hóa protein (PCGs) trong bộ gen ty thể của các loài thuộc họ Palaemonidae. Các con số bên cạnh các nút nhánh biểu thị giá trị bootstrap (%) từ phân tích ML

3.2. Đa dạng quần xã tôm cửa sông Mê Kông

3.2.1. Đa dạng thành phần loài

3.2.1.1. Cấu trúc thành phần loài

Qua 4 đợt khảo sát, nghiên cứu đã thu thập được 13.142 cá thể tôm ở cửa sông Mê Kông. Cấu trúc thành phần loài khu hệ tôm bao gồm 62 loài thuộc 18 giống, 7 họ (Alpheidae, Atyidae, Palaemonidae, Palinuridae, Penaeidae và Sergestidae) và 2 bộ: Mươi chân Decapoda và Chân miệng Stomatopoda. Bộ Mươi chân chiếm ưu thế tuyệt đối trong quần xã, với 12.846 cá thể, chiếm 97,75% tổng số cá thể. Bộ Chân miệng chỉ ghi nhận 296 cá thể, chiếm 2,25% tổng số cá thể. Tất cả các cá thể của bộ Chân miệng đều thuộc về họ Squillidae. Các họ còn lại bao gồm Alpheidae, Atyidae, Palaemonidae, Palinuridae, Penaeidae, Sergestidae đều thuộc bộ Mươi chân. Họ tôm còng Palaemonidae ưu thế trong quần xã, ghi nhận 7.100 cá thể, chiếm tới 54,03% tổng số cá thể. Sau đó là họ tôm he Penaeidae có 5.252 cá thể, chiếm 39,96% tổng số cá thể. Tổng 2 họ ưu thế nhất chiếm tới 93,99% tổng số cá thể, do đó hầu hết các loài tôm đều thuộc 2 họ Palaemonidae và Penaeidae. Các họ khác như ruốc Sergestidae, tôm gõ mõ Alpheidae, tôm riu Atyidae và tôm hùm gai Palinuridae, chiếm tỷ lệ thấp trong quần xã, lần lượt là 2,40%, 2,25%, 1,31%, 0,03% và 0,02% (Hình 3.6).

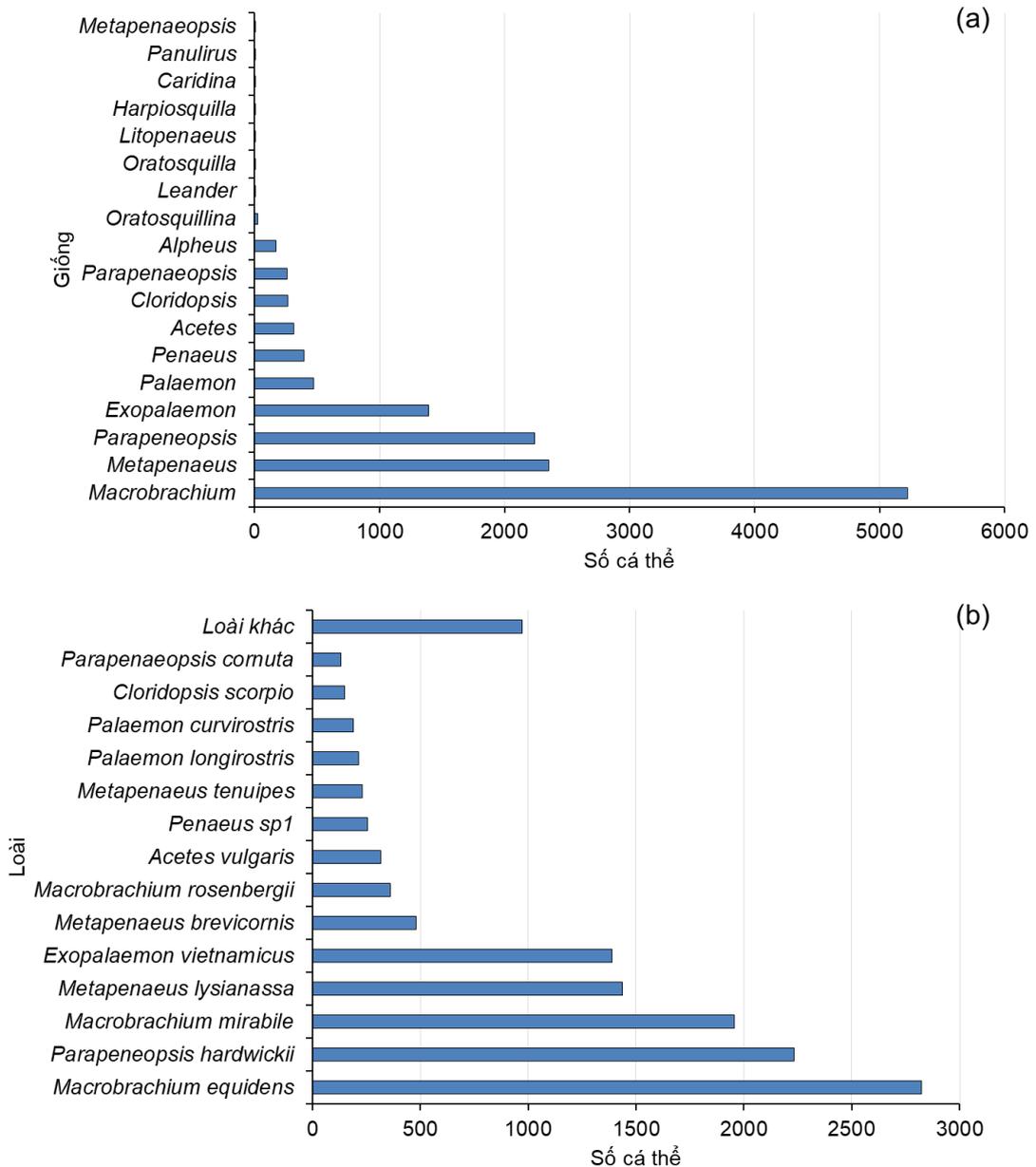


Hình 3.6. Tỷ lệ các họ trong quần xã tôm cửa sông Mê Kông

Macrobrachium có 5.226 cá thể, được ghi nhận là giống chiếm ưu thế cao nhất trong quần xã, tới 39,77% tổng số cá thể. Hai giống *Metapenaeus* và *Parapeneopsis* có số lượng cá thể gần tương đương nhau, tương ứng là 2.350 (chiếm 17,88% tổng số cá thể) và 2.238 (17,03%). Giống *Exopalaemon* cũng nằm trong số các giống ưu thế trong quần xã, với 1.394 cá thể, chiếm 10,61% tổng số cá thể. Các giống *Palaemon*, *Penaeus*, *Acetes*, *Cloridopsis*, *Parapenaeopsis* và *Alpheus* có số cá thể từ 172 đến 472, chiếm từ 1,31% đến 3,59% tổng số cá thể. Một số còn lại có số cá thể rất thấp, chỉ chiếm từ 0,02% đến 0,15% tổng số cá thể trong khu hệ (Hình 3.7a).

Ba loài gồm *Macrobrachium equidens*, *Parapenaeopsis hardwickii* và *Macrobrachium mirabile* đã chiếm hơn 50% tổng số cá thể. Cụ thể, loài *M. equidens* và *P. hardwickii* có lần lượt 2.824 và 2.234 cá thể, chiếm 21,49% và 17% tổng số cá thể. Loài *M. mirabile* có 1.956 cá thể, chiếm 14,88% tổng số cá thể. Hai loài *Metapenaeus lysianassa* và *Exopalaemon vietnamicus* có số cá thể gần tương đương, mỗi loài khoảng 1.400 cá thể, chiếm khoảng 10% tổng số cá thể mỗi loài. Các loài còn lại có số cá thể từ 1 đến 114, chiếm tỷ lệ từ 0,02% đến 0,87% tổng số cá thể (Hình 3.3b). Loài ruốc *Acetes vulgaris* thường sống trong cột nước nhưng vẫn ghi nhận khoảng 316 cá thể (2,40% tổng số cá thể) trong nghiên cứu này (vốn sử dụng ngư cụ cào đáy) do khi kéo lưới cào lên bề mặt để thu mẫu đã kéo theo loài này, khi chúng có số lượng rất lớn trong cột nước. Có 49 loài trong tổng số 62 loài ghi nhận có thể khai thác làm thực phẩm và có giá trị thương mại, chiếm gần 80%. Các loài có giá trị thương mại chủ yếu đến từ họ tôm he Penaeidae, có tất cả 24 loài đều có giá trị thương mại và thực phẩm và họ tôm càng Palaemonidae, có toàn bộ 16 loài đều có giá trị thương phẩm (Phụ lục 3.3). Mặc dù có kích thước nhỏ nhưng loài ruốc *Acetes vulgaris* xuất hiện với mật độ rất lớn ở cửa sông Mê Kông, cũng là nguồn thực phẩm và thu nhập chính của người dân vào các tháng mùa khô. Ngoài ra 7 loài thuộc họ tôm tít Squillidae cũng có giá trị khai thác. Đặc biệt, trong lần khảo sát mùa khô (tháng 3/2022), ghi nhận 1 cá thể tôm hùm tre *Panulirus polyphagus*, đây là ghi nhận

đầu tiên về tôm hùm xuất hiện ở cửa sông và rừng ngập mặn ven biển ĐBSCL (Phụ lục 3.4).



Hình 3.7. Số cá thể ghi nhận của các giống (a) và loài (b) trong quần xã tôm

Thành phần loài quần xã tôm cửa sông Mê Kông phong phú hơn khu vực như hạ lưu sông Hiếu, Quảng Trị (12 loài) [155]. Có rất ít nghiên cứu đánh giá toàn bộ khu hệ tôm, hầu hết chỉ tập trung vào một số nhóm tôm có giá trị thương mại. Điển hình như nghiên cứu của tác giả Tôn Thất Chất và cộng sự (2008) tập trung vào họ tôm he (Penaeidae) ở một số tỉnh vùng ven biển Miền Trung như Quảng Bình, Quảng Trị, Thừa Thiên Huế và Đà Nẵng, ghi nhận 29 loài thuộc 3 giống [156]. Nghiên cứu của tác giả Lê Thị Thu Huệ và Nguyễn Văn Thuận (2015) cũng tập trung vào đánh giá thành phần loài họ tôm he ở vùng ven biển Nghệ An - Hà Tĩnh, ghi nhận 25 loài thuộc 6 giống [157]. Khu hệ tôm cửa sông Mê Kông ghi nhận 24 loài thuộc 5 giống

họ tôm he, như vậy gần tương đương với nghiên cứu của Lê Thị Thu Huệ và Nguyễn Văn Thuận (2015) [157]. Mặc dù số loài tôm he ở cửa sông Mê Kông ít hơn nghiên cứu của tác giả Tôn Thất Chất và cộng sự (2008) [156] nhưng ghi nhận số giống nhiều hơn.

Cửa sông Mê Kông có thành phần loài tôm đa dạng hơn một số cửa sông khác trên thế giới như cửa sông Bakkhali (Bangladesh) có 11 loài, 3 giống [158]; cửa sông Pará và Guamá (Brazil) có 8 loài đều thuộc giống *Macrobrachium* [159]; cửa sông Penor (Malaysia) ghi nhận 5 giống [160]; cửa sông Merbok (Malaysia) 9 loài, 5 giống [161]; cửa sông Guadalquivir (Tây Ban Nha) 20 loài, 13 giống [162]; cửa sông Pearl (Hong Kong) 23 loài, 15 giống [100].

So sánh và bổ sung cho khu hệ tôm Đồng bằng sông Cửu Long

Theo các nghiên cứu trước đây của Nguyễn Văn Thường và Trương Quốc Phú (2004) [104], Đặng Ngọc Thanh và Hồ Thanh Hải (2012) [72] và Nguyễn Văn Thường và Phạm Minh Đức (2014) [163] về khu hệ tôm ở ĐBSCL, cấu trúc thành phần loài khu hệ gồm 55 loài, 16 giống, 5 họ và 2 bộ (Decapoda và Stomatopoda). Khi tổng hợp cùng với kết quả từ nghiên cứu này thì thành phần loài có sự đa dạng tăng lên rõ rệt. Cấu trúc thành phần loài tổng hợp gồm 93 loài, 22 giống, 7 họ, thuộc 2 bộ Decapoda và Stomatopoda. Trong đó, 38 loài ghi nhận mới, 23 loài tiếp tục được ghi nhận (Phụ lục 3.5). Các loài ghi nhận mới cho khu hệ tôm ĐBSCL chủ yếu đến từ giống *Alpheus* thuộc họ tôm gõ mõ Alpheidae. Do các loài thuộc nhóm này không có giá trị thương mại nên ít được quan tâm nghiên cứu, mặc dù chúng có đa dạng loài rất cao và có vai trò quan trọng trong hệ sinh thái nền đáy [164].

Hầu hết các nghiên cứu về khu hệ tôm ĐBSCL tập trung vào nhóm tôm nước mặn vùng ven biển, vùng khơi [97, 163], hoặc thủy vực ngọt điển hình [72]. Nghiên cứu này tập trung đánh giá khu hệ tôm ở vùng cửa sông, nơi có sự giao thoa và biến đổi giữa các hệ sinh thái ngọt - lợ - mặn, dẫn tới khu vực này có đa dạng thành phần loài tôm cao hơn khi so với các khu vực khác. Không chỉ tôm mà các loài thủy sinh khác cũng ghi nhận cửa sông Mê Kông có thành phần loài đa dạng hơn khi so với các khu vực khác như suối, hồ, đầm lầy, vùng trũng ngập lụt [5]. Nghiên cứu này đã bổ sung đáng kể vào thành phần loài khu hệ tôm ĐBSCL, làm cơ sở cho các nghiên cứu tiếp theo về sinh thái học và bảo tồn nguồn lợi.

So sánh với khu hệ tôm ở một số khu vực trên thế giới

Cấu trúc thành phần loài khu hệ tôm cửa sông Mê Kông ghi nhận sự ưu thế tuyệt đối của họ tôm còng Palaemonidae và tôm he Penaeidae, điều này hoàn toàn tương đồng với các nghiên cứu về khu hệ tôm ở các cửa sông nhiệt đới như Bakkhali (Bangladesh) [161], cửa sông Penor và Merbok (Malaysia) [160, 161], Amazon, Pará

và Guamá (Brazil) [159, 165]. Tuy nhiên, họ tôm càng Palaemonidae (điển hình là giống *Macrobrachium*) gần như chiếm ưu thế tuyệt đối trong khu hệ tôm các cửa sông nhiệt đới Nam Mỹ. Sự ưu thế của giống *Macrobrachium* do lưu lượng nước ngọt rất lớn, quanh năm từ các con sông ở Nam Mỹ, ví dụ Amazon, làm cho độ mặn vùng cửa sông thấp (tối đa 8 PSU) và duy trì trong thời gian dài [159], trở thành điều kiện sống lý tưởng cho các loài tôm nước lợ thuộc giống *Macrobrachium*. Ở các cửa sông nhiệt đới Đông Nam Á (Mê Kông, Penor và Merbok) và Trung Á (Bakkhali), họ tôm càng Palaemonidae ưu thế nhưng họ tôm he Penaeidae vẫn có tỷ lệ đáng kể trong quần xã. Nguyên nhân là các khu vực này có độ mặn thay đổi tăng giảm theo mùa làm cho họ tôm càng Palaemonidae ưu thế cao vào mùa ngọt nhưng khi vào mùa mặn, họ tôm he Penaeidae lại chiếm ưu thế.

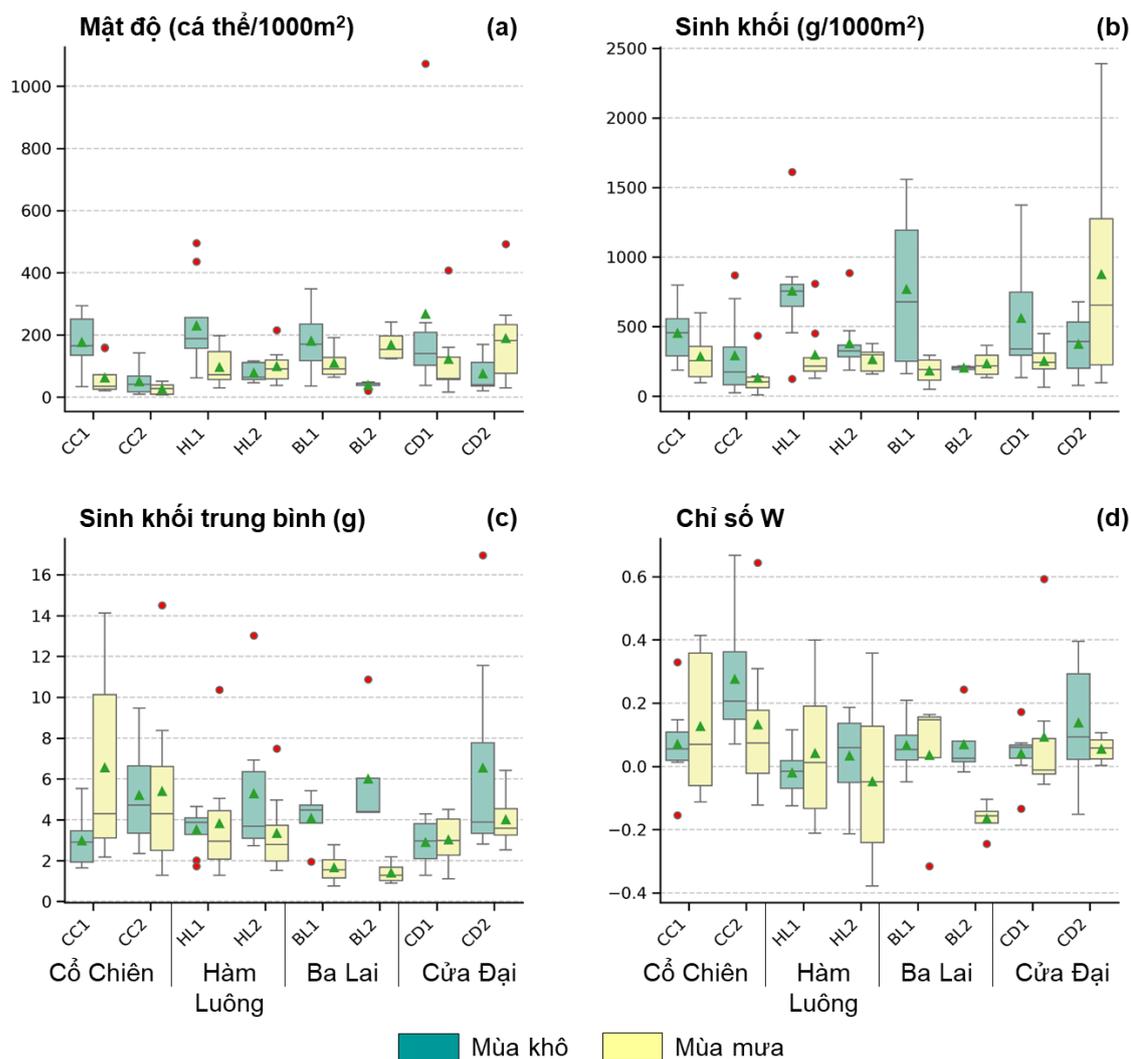
Các giống *Penaeus*, *Macrobrachium* và *Metapenaeus* ưu thế ở cửa sông Penor và Merbok (Malaysia) [160, 161], tương tự các giống trên cũng ưu thế ở cửa sông Mê Kông. Tuy nhiên, giống ưu thế nhất ở cửa sông Penor và Merbok là *Penaeus* (ví dụ *P. merguensis*), trong khi giống ưu thế nhất ở cửa Mê Kông gồm *Macrobrachium* (ví dụ *M. equidens*) và *Parapenaeopsis* (ví dụ *P. hardwickii*). Giá trị thương phẩm của các loài thuộc giống *Penaeus* thường cao hơn các loài thuộc *Macrobrachium* và *Parapenaeopsis*. Ở cửa sông Mê Kông, tỷ lệ *Penaeus* chiếm tỷ lệ khá thấp trong quần xã. Nguyên nhân là các loài thuộc giống này bị khai thác quá mức do có giá trị thương phẩm cao. Ở các thập niên trước, các loài thuộc *Penaeus* (ví dụ *P. monodon*) có sản lượng tự nhiên khá cao nhưng hiện tại đang bị suy giảm mạnh [166].

3.2.1.2. Mật độ và sinh khối

Hầu hết các vị trí khảo sát có trung bình tổng mật độ và sinh khối mùa khô cao hơn mùa mưa, trừ BL2 và CD2. Do loài tôm bầu *Macrobrachium equidens*, tép bạc trắng *Metapenaeus lysianassa* và tôm sắt *Parapeneopsis hardwickii* xuất hiện với số lượng lớn ở hầu hết các vị trí khảo sát ở mùa khô, làm cho tổng mật độ và sinh khối mùa khô cao hơn mùa mưa. Đặc biệt là tôm sắt ghi nhận mật độ rất cao ở hầu hết các vị trí khảo sát trong mùa khô. Ở vị trí CD1 vào mùa khô ghi nhận đến 744 cá thể/1.000 m² tôm sắt, tuy nhiên hầu hết là cá thể chưa trưởng thành và số lượng không đồng đều giữa các lần lặp lại. Ở BL2 và CD2 có tổng mật độ và sinh khối mùa mưa cao hơn mùa khô vì 2 vị trí này mùa mưa ghi nhận số lượng lớn loài tép mỏng *Macrobrachium mirabile* và tôm chông *Exopalaemon vietnamicus* (Hình 3.8a, b). Mặc dù tôm bầu có mật độ cao vào mùa khô nhưng mùa mưa vẫn ghi nhận số lượng đáng kể loài này khi so với các loài tôm khác trong khu hệ.

Sinh khối trung bình các vị trí CC1, CC2, HL1, CD1 mùa mưa có xu hướng cao hơn mùa khô. Chứng tỏ, các cá thể tôm ở các vị trí này có sinh khối lớn hơn vào mùa

mưa. Các vị trí còn lại có sinh khối trung bình mùa khô cao hơn mùa mưa (Hình 3.8c). Chỉ số W cho biết vị trí của đường cong mật độ và đường cong sinh khối. Trung bình chỉ số W hầu hết các vị trí lớn hơn 0, chứng tỏ ở các vị trí này có đường cong sinh khối cao hơn đường cong mật độ. Một số vị trí như HL1 vào mùa khô, HL2 vào mùa mưa có trung bình chỉ số W âm, chứng tỏ ở hai vị trí này đường cong mật độ nằm trên đường cong sinh khối. Đặc biệt, vị trí BL2 vào mùa mưa có trung bình chỉ số W rất thấp, điều đó cho thấy ở vị trí này vào mùa mưa có nhiều cá thể tôm nhưng sinh khối các cá thể này lại thấp (Hình 3.8d).

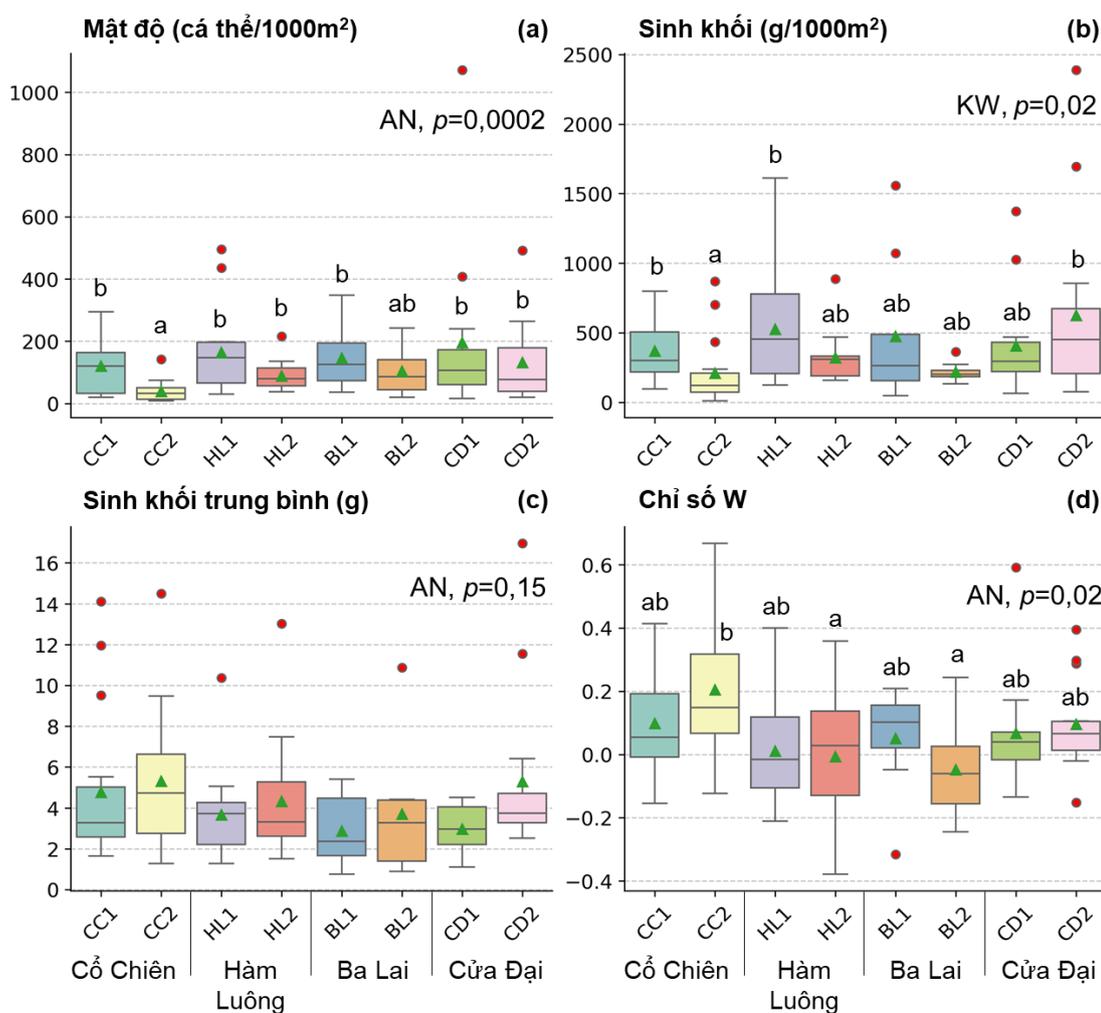


Hình 3.8. Mật độ và sinh khối khu hệ tôm cửa sông Mê Kông ở các vị trí thu mẫu trong 2 mùa khảo sát. (Chú thích biểu đồ hộp: Chấm đỏ: Giá trị ngoại lệ, tam giác xanh lá: Giá trị trung bình, đường gạch ngang: Giá trị trung vị)

Nhìn chung, khu hệ tôm cửa sông Mê Kông có trung bình tổng mật độ từ $38,62 \pm 34,44$ cá thể/1.000 m² (CC2) đến $194,86 \pm 271,85$ cá thể/1.000 m² (CD1), trung bình tổng sinh khối từ $211,30 \pm 247,48$ g/1.000 m² (CC2) đến $625,34 \pm 660,04$ g/1.000 m² (CD2), sinh khối trung bình cá thể từ $2,86 \pm 1,72$ g/1.000 m² (BL1) đến $5,30 \pm 3,50$ g/1.000 m² (CC2), trung bình chỉ số W từ $-0,05 \pm 0,16$ (BL2) đến $0,20 \pm$

0,23 (CC2). Mật độ, sinh khối và chỉ số W có khác biệt ý nghĩa thống kê theo vị trí thu mẫu ($p < 0,05$) (Hình 3.9). So sánh tổng mật độ và sinh khối khu hệ tôm cửa sông Mê Kông cao hơn một số khu vực khác trên thế giới như vùng ven biển phía Tây và Đông Hong Kong có mật độ trung bình từ 18,68 đến 27,80 cá thể/1.000 m², sinh khối trung bình từ 161,02 đến 236 g/1.000 m² [100], vịnh Antalya ở Thổ Nhĩ Kỳ có mật độ trung bình từ 0,02 đến 20 cá thể/1.000 m², sinh khối trung bình từ 0,2 đến 244 g/1.000 m² (có bao gồm nhóm của Brachyura) [167].

Thông qua trung bình chỉ số W cho thấy hầu hết các vị trí thu mẫu (CC1, CC2, BL1, CD1, CD2) có đường cong sinh khối nằm trên đường cong mật độ ($W > 0$), vị trí HL1 và HL2 có 2 đường nằm trùng lên nhau ($W \sim 0$), ngược lại, vị trí BL2 có trung bình chỉ số $W < 0$, cho thấy đường cong sinh khối nằm dưới đường cong mật độ. Dựa vào sự tích lũy về mật độ và sinh khối của quần xã giáp xác để đánh giá hiện trạng môi trường nền đáy thông qua phương pháp đường cong ưu thế ABC kết hợp với chỉ số W đã được áp dụng hiệu quả ở một số thủy vực trên thế giới như vịnh Biscay (Pháp) [168], Tolo Harbour, Channel, đảo Tuen Mun và đảo Lantau ở Hong Kong [100], eo biển Dardanelles (Thổ Nhĩ Kỳ) [169]. Ở Việt Nam, phương pháp đường cong ưu thế ABC và chỉ số W của quần xã tuyến trùng sống tự do được chứng minh là hiệu quả trong đánh giá hiện trạng môi trường nền đáy ở sông Cầu [170], rừng ngập mặn Cà Mau [171], sông Sài Gòn [172]. Nghiên cứu này là nỗ lực đầu tiên áp dụng phương pháp đường cong ưu thế ABC và chỉ số W của quần xã giáp xác để đánh giá hiện trạng môi trường nền đáy các cửa sông Mê Kông. Kết quả cho thấy khu vực trong đập Ba Lai (BL2) có môi trường nền đáy đang bị xáo trộn, nhất vào mùa mưa. Kết quả này tiếp tục củng cố nhận định từ các nghiên cứu của Tran và cộng sự (2018, 2022), thực hiện ở sông Ba Lai và cho rằng hiện trạng nền đáy sông Ba Lai đang bị xáo trộn và ô nhiễm [173, 174].



Hình 3.9. Mật độ, sinh khối và chỉ số W trung bình của khu hệ tôm cửa sông Mê Kông ở các vị trí thu mẫu. AN: ANOVA, KW: Kruskal-Wallis, các ký tự *a, b* là phân tích hậu kiểm, cùng ký tự là khác biệt không ý nghĩa thống kê ($p > 0,05$). (Chú thích biểu đồ hộp: Chấm đỏ: Giá trị ngoại lệ, tam giác xanh lá: Giá trị trung bình, đường gạch ngang: Giá trị trung vị)

3.2.1.3. Các chỉ số đa dạng sinh học

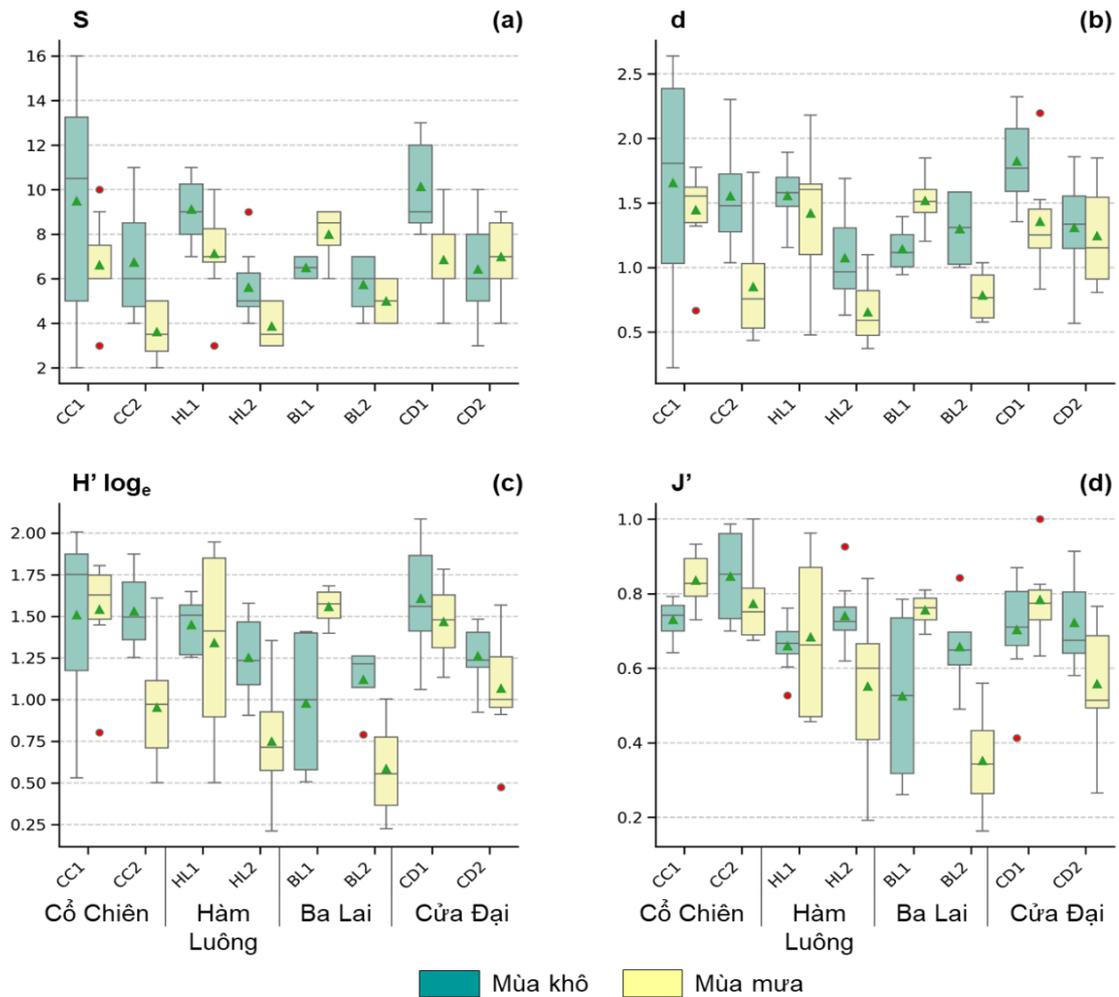
Hầu hết các vị trí thu mẫu có trung bình chỉ số phong phú loài (S) mùa khô cao hơn mùa mưa, trừ vị trí BL1 và CD2. Điều này tiếp tục được thể hiện ở trung bình chỉ số đa dạng Margalef (d). Tuy nhiên, khác với chỉ số S, vị trí CD2 có trung bình chỉ số d mùa khô cao hơn mùa mưa. Nguyên nhân do chỉ số d ngoài tính số lượng loài còn tính đến tổng số cá thể (mật độ). Mặc dù vị trí CD2 có số loài S mùa mưa cao hơn mùa khô nhưng mật độ mùa mưa ở CD2 cao hơn nhiều khi so với mật độ mùa khô làm chỉ số d mùa khô cao hơn mùa mưa (Hình 3.10a, b).

Chỉ số đa dạng Shannon - Wiener (H') cũng giống với ghi nhận của chỉ số d là ở hầu hết các vị trí thu mẫu có chỉ số đa dạng mùa khô cao hơn mùa mưa, trừ BL1. Tuy nhiên, chỉ số d và H' có sự khác biệt ở vị trí CC1. Trong khi chỉ số d ghi nhận

mùa khô cao hơn mùa mưa, chỉ số H' lại ghi nhận ngược lại. Nguyên nhân là khi tính toán độ đa dạng, chỉ số H' còn đánh giá sự đồng đều giữa các loài. Do ở vị trí CC1 mùa khô xuất hiện loài tôm bầu *Macrobrachium equidens* và tôm sắt *Parapeneopsis hardwickii*, ưu thế cao hơn các loài còn lại, dẫn tới chỉ số H' mùa khô thấp hơn mùa mưa (Hình 3.10c).

Tổng hợp đánh giá của 3 chỉ số đa dạng S, d và H', nhìn chung, mùa khô có đa dạng sinh học cao hơn mùa mưa, trừ vị trí BL1. Vị trí BL1 ở cửa Ba Lai có các chỉ số đa dạng sinh học trong mùa mưa cao hơn mùa khô, điều này khác với ghi nhận ở các vị trí thu mẫu ở các cửa sông còn lại.

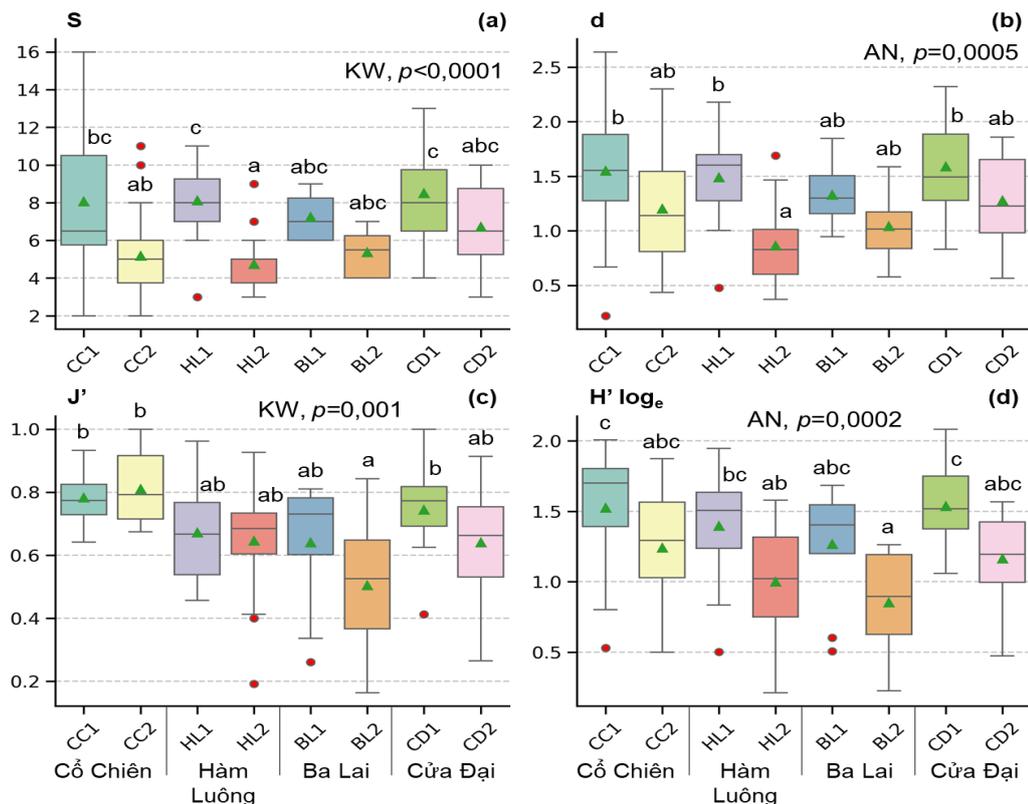
Khi đánh giá độ đồng đều loài Pielou's (J') thì có một ghi nhận thú vị là các vị trí ở cửa sông ngoài như CC1, HL1, BL1 và CD1 thì mùa khô có độ đồng đều thấp hơn mùa mưa. Ngược lại, các vị trí ở cửa sông trong như CC2, HL2, BL2 và CD2 thì mùa khô có độ đồng đều cao hơn mùa mưa (Hình 3.10d).



Hình 3.10. Các chỉ số đa dạng khu hệ tôm cửa sông Mê Kông ở các vị trí thu mẫu trong 2 mùa khảo sát. (Chú thích biểu đồ hộp: Chấm đỏ: Giá trị ngoại lệ, tam giác xanh lá: Giá trị trung bình, đường gạch ngang: Giá trị trung vị)

Tổng thể, khu hệ tôm Mê Kông có trung bình chỉ số S từ $4,75 \pm 1,61$ đến $8,50 \pm 2,59$, trung bình chỉ số d từ $0,87 \pm 0,37$ đến $1,59 \pm 0,45$, trung bình chỉ số H' từ $0,85 \pm 0,39$ đến $1,54 \pm 0,30$ và trung bình chỉ số J' từ $0,50 \pm 0,22$ đến $0,81 \pm 0,12$. Nhìn chung, vị trí HL2 và BL2 ghi nhận có đa dạng sinh học thấp, ngược lại vị trí CC1 và CD1 có đa dạng cao. Theo chỉ số S và d thì vị trí HL2 có đa dạng sinh học thấp nhất nhưng khi xét đến độ đồng đều của các cá thể trong quần xã (chỉ số H' và J') thì vị trí BL2 (trong đập Ba Lai) có đa dạng sinh học thấp nhất. Tất cả chỉ số đa dạng đều có khác biệt ý nghĩa thống kê theo vị trí thu mẫu ($p < 0,05$) (Hình 3.11).

Nhìn chung, mức độ đa dạng sinh học của khu hệ tôm cửa sông Mê Kông cao hơn một số khu vực khác trên thế giới. Chỉ số S của khu hệ tôm cửa sông Mê Kông cao hơn cửa sông Amazon (Brazil) nhưng thấp hơn vịnh Antalya (Thổ Nhĩ Kỳ) và vùng ven biển Hong Kong. Nhìn chung, chỉ số d, H', J' của khu hệ tôm cửa sông Mê Kông cao hơn cửa sông Amazon, Pará và Guamá (Brazil), cửa sông Guadalquivir (Tây Ban Nha), vịnh Antalya (Thổ Nhĩ Kỳ), vịnh Laizhou (Trung Quốc) và ven biển Hong Kong. Tuy nhiên, chỉ số d và H' của khu hệ tôm cửa sông Mê Kông lại thấp hơn cửa sông Guadalquivir (Tây Ban Nha) và ven biển Hong Kong (Bảng 3.5).



Hình 3.11. Các chỉ số đa dạng tổng hợp khu hệ tôm cửa sông Mê Kông ở các vị trí thu mẫu. AN: ANOVA, KW: Kruskal-Wallis, các ký tự *a*, *b*, *c* là phân tích hậu kiểm, cùng ký tự là khác biệt không ý nghĩa thống kê ($p > 0,05$)

Bảng 3.5. So sánh các chỉ số đa dạng sinh học giữa khu hệ tôm cửa sông Mê Kông và một số khu vực khác trên thế giới

Khu vực	Đa dạng sinh học	Tham khảo
Cửa Mê Kông	S: 4,75 - 8,50; d: 0,87 - 1,59; H': 0,85 - 1,54; J': 0,50 - 0,81	NCN*
Cửa sông Amazon (Brazil)	S: 2 - 4,93; d: 0,19 - 0,79; H': 0,2 - 0,57; J': 0,13 - 0,52	[165]**
Cửa sông Pará và Guamá (Brazil)	d: 0,32 - 0,61; H': 0,31 - 0,73; J': 0,15 - 0,44	[159]**
Cửa sông Guadalquivir (Tây Ban Nha)	d: 5,75 - 9,26; H': 0,38 - 1,16; J': 0,24 - 0,53	[162]**
Vịnh Antalya (Thổ Nhĩ Kỳ)	S: 6 - 19; d: 0,60 - 1,36; H': 0,64 - 1,94; J': 0,22 - 0,57	[167]**
Vịnh Laizhou (Trung Quốc)	d: 0,47 - 0,80; H': 0,72 - 1,17; J': 0,46 - 0,66	[175]**
Ven biển Hong Kong	S: 0 - 16,10; H': 0 - 2; J': 0 - 0,77	[100]**

Ghi chú: NCN: Nghiên cứu này, * Mức độ đa dạng không bao gồm nhóm của Brachyura, * Đã bao gồm nhóm của Brachyura

Kết quả nghiên cứu cho thấy khu hệ tôm cửa sông Mê Kông có mật độ, sinh khối và đa dạng sinh học cao khi so với một số khu vực trên thế giới. Nghiên cứu ghi nhận 80% loài trong khu hệ tôm cửa sông Mê Kông có giá trị thương phẩm. Do đó, khu hệ tôm đóng vai trò quan trọng không chỉ đối với sinh kế người dân mà còn đối với hệ sinh thái cửa sông. Thật vậy, tôm là nguồn lợi thủy sản quan trọng với người dân vùng cửa sông Mê Kông. Ngoài việc tự tiêu thụ, người dân còn khai thác tôm để bán, tạo thu nhập trang trải cuộc sống. Nhờ vào nguồn lợi tôm, nhiều gia đình ven biển có thể duy trì kinh tế ổn định, đặc biệt trong những mùa đánh bắt thuận lợi. Do có thành phần loài đa dạng, khu hệ tôm đóng một vai trò quan trọng trong dòng chảy năng lượng, chu trình dinh dưỡng và sự chuyển đổi dinh dưỡng qua các bậc dinh dưỡng trong hệ sinh thái cửa sông Mê Kông. Đối với hệ sinh thái nền đáy, tôm cũng như các động vật đáy khác giúp tăng tốc độ phân hủy mùn bã hữu cơ thông qua nhiều cách thức trực tiếp hoặc gián tiếp, bao gồm: (i) giảm kích thước các hạt mùn bã bằng cách tiêu hóa và đi qua hệ tiêu hóa, làm cho mùn bã dễ bị phân hủy bởi vi khuẩn hơn; (ii) tăng lượng oxy trong trầm tích do khuấy động trầm tích (bioturbation), thúc đẩy quá trình phân hủy hiếu khí; (iii) di chuyển, giải phóng, hoặc phân phối các chất dinh dưỡng từ một khu vực hoặc trạng thái ít di chuyển sang một nơi khác hoặc trạng thái dễ tiếp cận hơn. Nhờ vào đó, tốc độ giải phóng chất dinh dưỡng từ trầm tích được gia tăng, làm tăng năng suất sinh học trong nước. Một vai trò quan trọng khác của khu hệ tôm là trung gian chuyển hóa dinh dưỡng từ các bậc dinh dưỡng thấp hơn như tảo và sinh vật phù du sang các loài lớn hơn [19]. Tuy nhiên, hệ sinh thái cửa sông và

nguồn lợi tôm đang đối mặt với nhiều nguy cơ đe dọa như ô nhiễm nguồn nước, khai thác quá mức và biến đổi khí hậu, gây suy thoái môi trường sống và ảnh hưởng đến sản lượng tôm [34]. Dù vậy, hiện vẫn còn ít nghiên cứu về hệ sinh thái cửa sông và khu hệ tôm, điều này làm hạn chế việc đưa ra các giải pháp bảo vệ và quản lý bền vững cho cả hệ sinh thái và nguồn lợi tôm.

3.2.1.4. Một số loài điển hình trong quần xã tôm

Kết quả phân tích SIMPER cho thấy tỷ lệ tương đồng của khu hệ tôm khi phân tích tương đồng theo cửa sông từ 19,4% (cửa Cỏ Chiên) đến 27,2% (cửa Hàm Luông). Khi phân tích phân bố theo khu vực khảo sát thì tỷ lệ tương đồng trong khu hệ tôm ở cửa sông trong cao hơn cửa sông ngoài, tương ứng là 23,2% và 21,7%. Trong khi, mùa khô có tương đồng trong khu hệ tôm cao hơn mùa mưa, tỷ lệ lần lượt là 24,02% và 21,63% (Bảng 3.6). Ngoài ra, phân tích SIMPER còn ghi nhận 13 loài tôm có tỷ lệ đóng góp và ảnh hưởng cao nhất vào sự tương đồng của khu hệ tôm khi phân tích theo phân bố không gian (cửa sông, khu vực khảo sát) và thời gian (mùa khảo sát). Các loài tôm này đến từ 4 họ Palaemonidae, Alpheidae, Penaeidae và Squillidae nhưng đóng vai trò chủ chốt vẫn là họ Palaemonidae và Penaeidae. Các loài thuộc giống *Macrobrachium* (họ Palaemonidae) và giống *Parapeneopsis*, *Metapenaeus* (họ Penaeidae) ghi nhận có tỷ lệ đóng góp cao vào sự tương đồng giữa các quần xã tôm khi phân tích theo phân bố không gian và thời gian. Ngược lại, một số loài chỉ ghi nhận đóng góp vào 1 khu vực hay thời gian nhất định. Ví dụ, loài *Palaemon longirostris* ghi nhận có đóng góp cao vào sự tương đồng ở cửa Ba Lai, khu vực cửa sông ngoài và vào mùa mưa. Tương tự, loài *Penaeus* sp1 ghi nhận có đóng góp cao vào sự tương đồng ở cửa Cỏ Chiên, khu vực cửa sông ngoài và vào mùa khô. Loài *Alpheus buckupi* chỉ có đóng góp cao vào sự tương đồng ở cửa Đại, trong khi loài *Metapenaeus ensis* có đóng góp cao vào sự tương đồng chỉ ở cửa Ba Lai (Bảng 3.6). Trong số 13 loài ghi nhận có vai trò quan trọng trong quần xã, chỉ có loài *Palaemon longirostris* và tôm gõ mõ *Alpheus buckupi* là không có giá trị thương mại. Các loài còn lại đều là đối tượng khai thác chính, cung cấp nguồn thực phẩm cũng như thu nhập chính cho cộng đồng cư dân vùng cửa sông Mê Kông.

Bảng 3.6. Kết quả phân tích SIMPER các loài (mật độ cá thể/1.000 m² và tỷ lệ đóng góp %) đóng góp vào sự tương đồng theo cửa sông (Cổ Chiên CC, Hàm Luông HL, Ba Lai BL, Cửa Đại CD), khu vực (CS. Trong CST, CS. Ngoài CSN) và mùa (Khô K, mưa M). Giới hạn đóng góp: 95%

Loài	Viết tắt	Cửa sông				Khu vực		Mùa	
		CC	HL	BL	CD	CST	CSN	K	M
TB tương đồng (%)		19,4	27,2	22,3	20,4	23,2	21,7	24,02	21,63
Decapoda									
Palaemonidae									
<i>Macrobrachium equidens</i> (Tôm bầu)	Meq	21,1 (45,6)	20,2 (33,6)	21,0 (51,0)	41,6 (55,4)	22,3 (41,6)	29,8 (45,7)	32,56 (55,86)	19,70 (31,50)
<i>Macrobrachium rosenbergii</i> (Tôm càng xanh)	Mro	2,6 (9,4)	5,2 (8,7)	1,8 (2,6)	3,0 (3,1)	4,7 (12,2)	2,0 (2,1)	3,96 (6,42)	2,74 (5,43)
<i>Macrobrachium mirabile</i> (Tép mỏng sen)	Mmi	4,4 (11,8)	34,8 (32,1)	37,8 (18,9)	3,4 (3,3)	27,0 (30,2)	9,2 (2,7)	2,81 (1,72)	33,41 (38,39)
<i>Palaemon longirostris</i>	Plo			8,4 (5,9)			3,2 (1,2)		3,56 (1,81)
<i>Exopalaemon vietnamicus</i> (Tôm chông)	Evi	4,0 (6,8)	9,6 (7,3)	6,4 (4,7)	30,3 (15,7)	16,7 (9,0)	9,0 (8,0)	10,48 (9,08)	15,19 (7,46)
Alpheidae									
<i>Alpheus buckupi</i> (Tôm gõ mõ)	Abu				1,9 (1,8)				
Penaeeidae									
<i>Parapeneopsis hardwickii</i> (Tôm sắt)	Pha	8,0 (3,0)	17,1 (6,8)	32,1 (4,5)	32,8 (2,2)	3,2 (1,1)	38,2 (10,2)	39,22 (10,77)	
<i>Metapenaeus lysianassa</i> (Tép bạc trắng)	Mly	14,4 (10,5)	21,6 (6,0)	4,4 (5,9)	7,6 (3,5)	3,6 (1,6)	23,0 (15,2)	19,70 (8,11)	6,89 (4,98)
<i>Metapenaeus tenuipes</i> (Tép bạc nghệ)	Mte		3,5 (4,1)		2,9 (3,5)		2,7 (3,7)		2,52 (3,9)
<i>Metapenaeus brevicornis</i> (Tép bạc nghệ)	Mbr	4,3 (2,0)			10,4 (4,6)		8,3 (8,7)	3,04 (1,20)	5,85 (1,72)
<i>Metapenaeus ensis</i> (Tép bạc đất)	Men			1,4 (3,6)					
<i>Penaeus</i> sp1	Psp	4,4 (2,1)					4,4 (1,1)	4,56 (1,11)	
Stomatopoda									
Squillidae									
<i>Cloridopsis scorio</i> (Tôm tít)	Csc	1,9 (3,8)			1,5 (2,0)		1,6 (1,3)	1,85 (1,14)	

3.2.2. Đa dạng phân bố

3.2.2.1. Phân bố theo không gian (cửa sông)

Trung bình mật độ ở cửa Cỏ Chiên ($79,31 \pm 81,45$ cá thể/1.000 m²) thấp hơn các cửa còn lại, từ $124,63 \pm 89,94$ cá thể/1.000 m² (Ba Lai) đến $163,50 \pm 211,15$ cá thể/1.000 m² (cửa Đại). Tương tự, trung bình tổng sinh khối cửa Cỏ Chiên cũng thấp nhất ($290,20 \pm 237,16$ g/1.000 m²), cửa Ba Lai cũng ghi nhận trung bình tổng sinh khối khá thấp ($346,36 \pm 395,36$ g/1.000 m²), trong khi cửa Hàm Luông và cửa Đại có trung bình tổng sinh khối khá cao, lần lượt là $424,22 \pm 322,70$ g/1.000 m² và $516,11 \pm 533,59$ g/1.000 m². Sinh khối trung bình, trung bình chỉ số W và các chỉ số đa dạng đều ghi nhận thấp nhất ở cửa Ba Lai và cao nhất ở cửa Cỏ Chiên và cửa Đại. Ví dụ, trung bình chỉ số W ở cửa Ba Lai là $0,0014 \pm 0,16$, trong khi cửa Cỏ Chiên là $0,15 \pm 0,21$. Tương tự, trung bình chỉ số H' và J' ở cửa Ba Lai thấp nhất, lần lượt là $1,06 \pm 0,46$ và $0,57 \pm 0,22$, ngược lại, ở cửa Cỏ Chiên có trung bình chỉ số H' và J' lần lượt là $1,38 \pm 0,44$ và $0,80 \pm 0,10$ (Hình 3.12).

Kết quả phân tích PERMANOVA (Yếu tố “Cửa sông” Cs) cho thấy chỉ số d không có sự khác biệt theo cửa sông, trong khi trung bình tổng mật độ, tổng sinh khối, sinh khối trung bình, trung bình chỉ số W, S, H' và J' có sự khác biệt ý nghĩa theo cửa sông (Bảng 3.7). Tuy nhiên, giá trị $p_{PERMDISP_Cs}$ của mật độ và chỉ số J' lần lượt là 0,04 và 0,0007, đều $< 0,05$, do đó cần phải đánh giá lại, liệu mật độ và chỉ số J' của khu hệ tôm có thực sự khác biệt ý nghĩa theo cửa sông hay không. Phân tích pair-wise PERMANOVA cho thấy chỉ mật độ ở cửa Cỏ Chiên và Hàm Luông; cửa Cỏ Chiên và Ba Lai có $p_{PERMANOVA_Cs} < 0,05$ và $p_{PERMDISP_Cs} > 0,05$ (Bảng 3.8). Do đó, mật độ có sự khác biệt thống kê theo cửa sông và sự khác biệt này xuất phát từ mật độ ở cửa Cỏ Chiên khác biệt ý nghĩa với cửa Hàm Luông và Ba Lai. Đối với chỉ số J', phân tích pair - wise PERMANOVA cho thấy không có cặp cửa sông nào thỏa mãn cả 2 điều kiện $p_{PERMANOVA_Cs} < 0,05$ và $p_{PERMDISP_Cs} > 0,05$ (Bảng 3.8). Cho nên, chưa đủ cơ sở khoa học về chỉ số J' khác biệt ý nghĩa thống kê theo cửa sông.

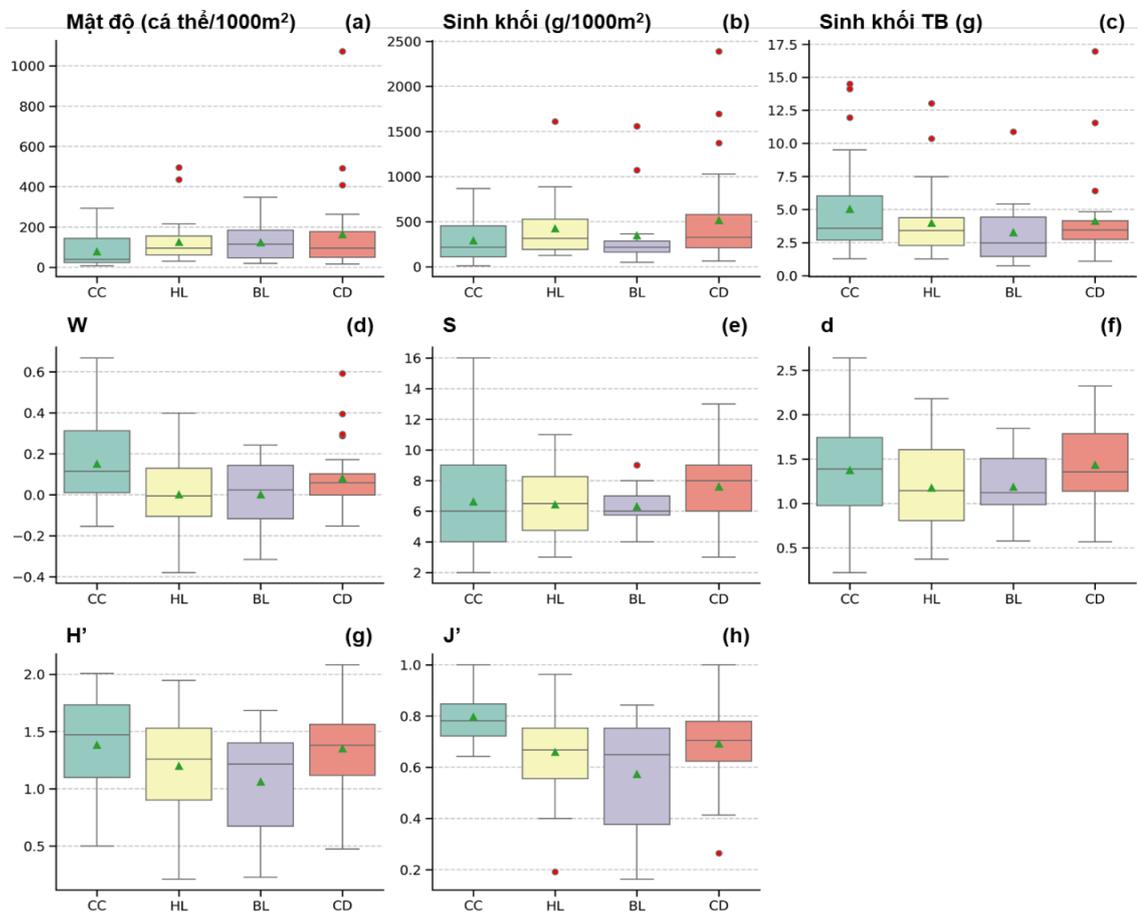
Do đó, chỉ có mật độ, sinh khối, sinh khối trung bình, chỉ số W, S và H' là có khác biệt ý nghĩa thống kê theo cửa sông. Nhìn chung, cửa Cỏ Chiên có tổng mật độ thấp nhưng đa dạng sinh học cao. Nguyên nhân là ở các cửa Hàm Luông, Ba Lai và cửa Đại có loài ưu thế với mật độ cao, dẫn đến mật độ cao nhưng đa dạng sinh học tổng thể thấp đi. Điều này thể hiện rõ nhất thông qua trung bình chỉ số đồng đều J' ở cửa Cỏ Chiên, Hàm Luông, Ba Lai và cửa Đại lần lượt là 0,80; 0,66; 0,57; 0,69. Cụ thể hơn, 2 loài đóng góp quan trọng nhất cho sự tương đồng ở cửa Cỏ Chiên có tổng tỷ lệ đóng góp là 57,4%, trong khi tỷ lệ này với các cửa Hàm Luông, Ba Lai và cửa Đại lần lượt là 65,7%; 69,9%; 71,1% (Bảng 3.9).

Cửa Ba Lai ghi nhận tổng sinh khối, sinh khối trung bình và đa dạng sinh học tổng thể (chỉ số H') khu hệ tôm thấp nhất trong các cửa sông nghiên cứu. Hơn nữa, mặc dù kết quả phân tích PERMANOVA cho thấy cấu trúc khu hệ tôm có sự khác biệt ý nghĩa theo cửa sông ($p_{\text{PERMANOVA_Cs}} = 0,0001$) (Bảng 3.7). Tuy nhiên kết quả này chưa đạt độ tin cậy vì $p_{\text{PERMDISP_Cs}} = 0,017 < 0,05$. Điều này có nghĩa là ở các cửa sông có độ phân tán nội nhóm khác nhau, dẫn đến kết quả phân tích PERMANOVA có thể bị sai lệch. Thực vậy, khoảng cách trung tâm (\pm SE) của cấu trúc khu hệ tôm (mật độ) ở cửa Cỏ Chiên, Hàm Luông, Ba Lai, cửa Đại lần lượt là $51,92 \pm 1,35$; $43,14 \pm 1,64$; $47,64 \pm 2,75$; $48,89 \pm 2,12$. Do đó, cửa Ba Lai và cửa Đại có phân nội nhóm lớn, dẫn đến kết quả PERMANOVA cho cấu trúc khu hệ tôm theo cửa sông có thể chưa chính xác. Cấu trúc phân bố khu hệ tôm theo cửa sông được trực quan hóa bằng biểu đồ nMDS, tiếp tục xác nhận sự phân tán nội nhóm lớn ở cửa Ba Lai và cửa Đại (Phụ lục 3.6). Để kiểm tra xem cấu trúc khu hệ tôm có khác biệt ý nghĩa theo cửa sông không, nghiên cứu tiến hành phân tích pairwise PERMANOVA và kiểm tra PERMDISP cho từng cặp cửa sông. Kết quả cho thấy, tất cả các cặp cửa sông đều có $p_{\text{PERMANOVA}} < 0,05$ nhưng p_{PERMDISP} của cặp cửa Cỏ Chiên & Hàm Luông; Hàm Luông & Cửa Đại $< 0,05$ (Bảng 3.8), chứng tỏ cấu trúc khu hệ tôm ở cửa Cỏ Chiên & Hàm Luông; Hàm Luông & Cửa Đại là không khác biệt ý nghĩa thống kê. Từ các phân tích trên, có thể rút ra kết luận rằng cấu trúc khu hệ tôm có khác biệt ý nghĩa theo cửa sông và sự khác biệt này chủ yếu đến từ sự khác biệt trong cấu trúc khu hệ tôm cửa Ba Lai với các cửa sông còn lại. Ví dụ, tỷ lệ khác biệt cửa Ba Lai với các cửa Cỏ Chiên, Hàm Luông, cửa Đại lần lượt là 82,23 %; 76,56%; 81,09%. Các loài có đóng góp lớn vào sự khác biệt này chủ yếu đến từ họ Palaemonidae với các loài *Macrobrachium mirabile*, *M. equidens*, *Exopalaemon vietnamicus*, họ Penaeidae với loài *Parapeneopsis hardwickii* (Bảng 3.9).

Thực tế, cửa Ba Lai là cửa sông duy nhất trong hệ thống cửa sông Mê Kông chịu sự ảnh hưởng của đập chắn. Đã có nhiều nghiên cứu cho thấy dưới ảnh hưởng của đập, nền đáy sông Ba Lai đang bị xáo trộn, cũng như tăng tích lũy vật chất hữu cơ, khí nhà kính và kim loại nặng, từ đó tác động đến cấu trúc nhóm động vật đáy không xương sống cỡ trung bình (meiobenthos), đặc biệt là nhóm tuyến trùng sống tự do [174, 176, 177]. Hơn nữa, trung bình chỉ số W của khu hệ tôm ở cửa Ba Lai thấp nhất trong số các cửa sông, điều này gián tiếp cho thấy nền đáy cửa Ba Lai đang bị xáo trộn mạnh hơn các cửa sông khác, phản ánh qua chỉ thị sinh học khu hệ tôm. Để tiếp tục chứng minh tính nhạy cảm và chính xác của khu hệ tôm khi dùng làm công cụ chỉ thị sinh học, các nghiên cứu trong tương lai cần tiếp tục đánh giá tương tác giữa khu hệ tôm và các yếu tố gây ô nhiễm, cả tự nhiên và nhân tạo. Nhìn chung,

những xáo trộn trong điều kiện môi trường nền đáy cửa Ba Lai có thể là nguyên nhân dẫn đến sinh khối trung bình cá thể và đa dạng sinh học khu hệ tôm cửa sông này thấp nhất trong các cửa sông nghiên cứu.

Đập chắn có thể làm giảm tốc độ lưu thông của dòng chảy và hạn chế sự tuần hoàn của nước [178], điều này có thể đã làm giảm nồng độ oxy hòa tan và hạn chế sự vận chuyển ấu trùng trong khu vực [179], dẫn đến sự suy giảm về mật độ, sinh khối và đa dạng sinh học các loài giáp xác, trong đó có tôm [100]. Hơn nữa, sự tích tụ vật chất trong trầm tích dưới tác động của đập Ba Lai [176, 180], dẫn đến sự gia tăng hàm lượng hữu cơ trầm tích và có thể dẫn tới suy giảm oxy do hiện tượng phú dưỡng [181], từ đó gây ra sự suy giảm nghiêm trọng về đa dạng loài tôm [100]. Do đó, các tác động của đập chắn lên hệ sinh thái, nhất là ở ĐBSCL cần được nghiên cứu thêm.



Hình 3.12. Các chỉ số sinh thái khu hệ tôm cửa sông Mê Kông phân bố theo cửa sông (Cỏ Chiên CC, Hàm Luông HL, Ba Lai BL, Cửa Đại CD). (Chú thích biểu đồ hộp: Chấm đỏ: Giá trị ngoại lệ, tam giác xanh lá: Giá trị trung bình, đường gạch ngang: Giá trị trung vị)

Bảng 3.7. Kết quả phân tích PERMANOVA 3 yếu tố (Cửa sông *Cs*; Khu vực khảo sát *Kv*; Mùa *Ma*) các đặc điểm khu hệ (đơn biến) và toàn bộ khu hệ (đa biến) tôm cửa sông Mê Kông). Giá trị $p < 0,05$ được in đậm

Yếu tố	df	P (perm)	perms	ECV	p_{PD}	df	P (perm)	perms	ECV	p_{PD}
Mật độ						Sinh khối				
Cs	3	0,0003	9953	56,41	0,04*	3	0,01	9941	24,94	0,17
Kv	1	0,0009	9946	57,67	0,97	1	0,049	9931	15,79	0,52
Ma	1	0,57	9951	-3,33	0,83	1	0,002	9935	45,39	0,69
Cs×Kv	3	0,13	9935	16,97		3	0,01	9958	51,56	
Cs×Ma	3	0,007	9950	63,93		3	0,50	9958	-4,05	
Kv×Ma	1	0,0001	9947	193,09		1	0,008	9943	65,47	
Cs×Kv×Ma	3	0,73	9927	-22,86		3	0,52	9929	-9,76	
Res	92			320,62		92			329,39	
Total	107					107				
Sinh khối TB						W				
Cs	3	0,06	9947	8,99	0,11	3	0,005			
Kv	1	0,054	9926	99,26	0,50	1	0,90			
Ma	1	0,002	9919	27,01	0,04*	1	0,17			
Cs×Kv	3	0,62	9947	-5,03		3	0,28			
Cs×Ma	3	0,001	9935	62,49		3	0,70			
Kv×Ma	1	0,03	9939	24,57		1	0,02			
Cs×Kv×Ma	3	0,86	9957	-18,76		3	0,97			
Res	92			180,75		92				
Total	107					107				
S						d				
Cs	3	0,057	9961	4,25	0,01*	3	0,08	9945	4,04	0,05
Kv	1	0,0001	9919	41,18	0,64	1	0,0001	9924	30,92	0,17
Ma	1	0,003	9905	11,8	0,97	1	0,003	9915	14,41	0,13
Cs×Kv	3	0,36	9934	0,29		3	0,23	9951	2,97	
Cs×Ma	3	0,15	9945	4,44		3	0,64	9935	-2,78	
Kv×Ma	1	0,45	9932	-1,20		1	0,009	9944	20,07	
Cs×Kv×Ma	3	0,05	9958	16,50		3	0,05	9957	21,38	
Res	92			74,73		92			90,56	
Total	107					107				
H'						J'				
Cs	3	0,008	9946	8,40	0,09	3	0,0002	9956	13,15	0,0007*
Kv	1	0,0001	9926	30,27	0,16	1	0,02	9935	3,29	0,16
Ma	1	0,002	9932	11,89	0,001*	1	0,08	9915	1,66	0,01*
Cs×Kv	3	0,72	9951	-2,84		3	0,24	9950	1,2	
Cs×Ma	3	0,37	9949	0,29		3	0,44	9959	-0,30	
Kv×Ma	1	0,0001	9941	54,37		1	0,0001	9929	41,05	
Cs×Kv×Ma	3	0,05	9945	16,32		3	0,02	9948	13,35	
Res	92			74,02		92			40,81	
Total	107					107				
Khu hệ										
Cs	3	0,0001	9895	166,83	0,017*					
Kv	1	0,0001	9939	442,5	0,34					
Ma	1	0,0001	9928	293,47	0,99					
Cs×Kv	3	0,01	9890	93,49						
Cs×Ma	3	0,0001	9881	274,63						
Kv×Ma	1	0,0003	9921	184,07						
Cs×Kv×Ma	3	0,0001	9889	439,72						
Res	92			1843,1						
Total	107									

Ghi chú: ECV: Estimates of components of variation, p_{PD} : p (perm) PERMDISP, * $p_{PD} < 0,05$. Chỉ số W phân tích bằng MANOVA (multivariate ANOVA)

Bảng 3.8. Phân tích pairwise PERMANOVA các đặc điểm khu hệ tôm cửa sông Mê Kông (Cửa sông Cs (Cổ Chiên CC, Hàm Luông HL, Ba Lai BL, Cửa Đại CD), khu vực Kv (CS. Trong CST, CS. Ngoài CSN và mùa Ma (khô, mưa). Giá trị $p < 0,05$ được in đậm)

Yếu tố	Cặp	p_{PM}	p_{PD}	p_{PM}	p_{PD}	p_{PM}	p_{PD}
		Mật độ		Sinh khối		Sinh khối TB	
Cs	CC & HL	0,0003	0,005*	0,004	0,02*	0,25	0,21
	CC & BL	0,004	0,16	0,54	0,16	0,01	0,41
	CC & CD	0,003	0,55	0,02	0,52	0,29	0,11
	HL & BL	0,85	0,32	0,07	0,96	0,06	0,06
	HL & CD	0,54	0,04*	0,64	0,16	0,98	0,61
	BL & CD	0,87	0,44	0,17	0,36	0,05	0,05
Kv	CST & CSN	0,0003	0,97	0,04	0,53	0,05	0,50
Ma	Khô & Mưa	0,57	0,83	0,002	0,69	0,002	0,04*
		W		S		d	
Cs	CC & HL	<0,05		0,58	0,20	0,22	0,73
	CC & BL	<0,05		0,43	0,009*	0,48	0,09
	CC & CD			0,02	0,03*	0,28	0,05
	HL & BL			0,59	0,01*	0,48	0,06
	HL & CD			0,01	0,19	0,006	0,03*
	BL & CD			0,06	0,21	0,05	0,88
Kv	CST & CSN			0,0001	0,65	0,0002	0,18
Ma	Khô & Mưa			0,002	0,97	0,003	0,13
		H'		J'			
Cs	CC & HL	0,22	0,73	0,0001	0,001*		
	CC & BL	0,48	0,09	0,0001	0,0001*		
	CC & CD	0,28	0,05	0,001	0,006*		
	HL & BL	0,48	0,06	0,06	0,05*		
	HL & CD	0,006	0,03*	0,44	0,67		
	BL & CD	0,04	0,88	0,01	0,02*		
Kv	CST & CSN	0,0002	0,18	0,02	1,95		
Ma	Khô & Mưa	0,003	0,12	0,07	0,01*		

Ghi chú: p_{PM} : p (perm) PERMANOVA, p_{PD} : p (perm) PERMDISP, * $p_{PD} < 0,05$

Bảng 3.9. Phân tích pairwise PERMANOVA và SIMPER khu hệ tôm cửa sông Mê Kông (Cửa sông (Cổ Chiên CC, Hàm Luông HL, Ba Lai BL, Cửa Đại CD), khu vực (CS. Trong CST, CS. Ngoài CSN và mùa (khô, mưa)). Giá trị $p < 0,05$ được **in đậm**

Cặp	PERMANOVA	PERMDISP	Khác biệt TB (%)	SIMPER	
	p (perm)	p (perm)		Loài đóng góp lớn vào sự khác biệt	ĐG (%)
Cửa sông					
CC & HL	0,0002	0,001*	80,07	<i>Macrobrachium mirabile</i>	24,92
				<i>Macrobrachium equidens</i>	15,98
				<i>Metapenaeus lysianassa</i>	12,73
CC & BL	0,01	0,16	82,23	<i>Macrobrachium mirabile</i>	22,64
				<i>Macrobrachium equidens</i>	18,28
				<i>Parapeneopsis hardwickii</i>	14,49
HL & BL	0,006	0,19	76,56	<i>Macrobrachium mirabile</i>	30,09
				<i>Parapeneopsis hardwickii</i>	17,84
				<i>Macrobrachium equidens</i>	13,02
CC & CD	0,001	0,21	81,84	<i>Macrobrachium equidens</i>	23,26
				<i>Exopalaemon vietnamicus</i>	13,76
				<i>Parapeneopsis hardwickii</i>	9,20
HL & CD	0,0001	0,041*	80,17	<i>Macrobrachium mirabile</i>	19,25
				<i>Macrobrachium equidens</i>	18,16
				<i>Exopalaemon vietnamicus</i>	12,73
BL & CD	0,001	0,76	81,09	<i>Macrobrachium equidens</i>	18,63
				<i>Macrobrachium mirabile</i>	17,81
				<i>Parapeneopsis hardwickii</i>	15,32
Khu vực					
CST & CSN	0,0001	0,34	81,72	<i>Macrobrachium mirabile</i>	17,86
				<i>Macrobrachium equidens</i>	17,70
				<i>Parapeneopsis hardwickii</i>	13,03
Mùa					
Khô & Mưa	0,0001	0,98	82,11	<i>Macrobrachium mirabile</i>	19,04
				<i>Macrobrachium equidens</i>	18,56
				<i>Parapeneopsis hardwickii</i>	13,06

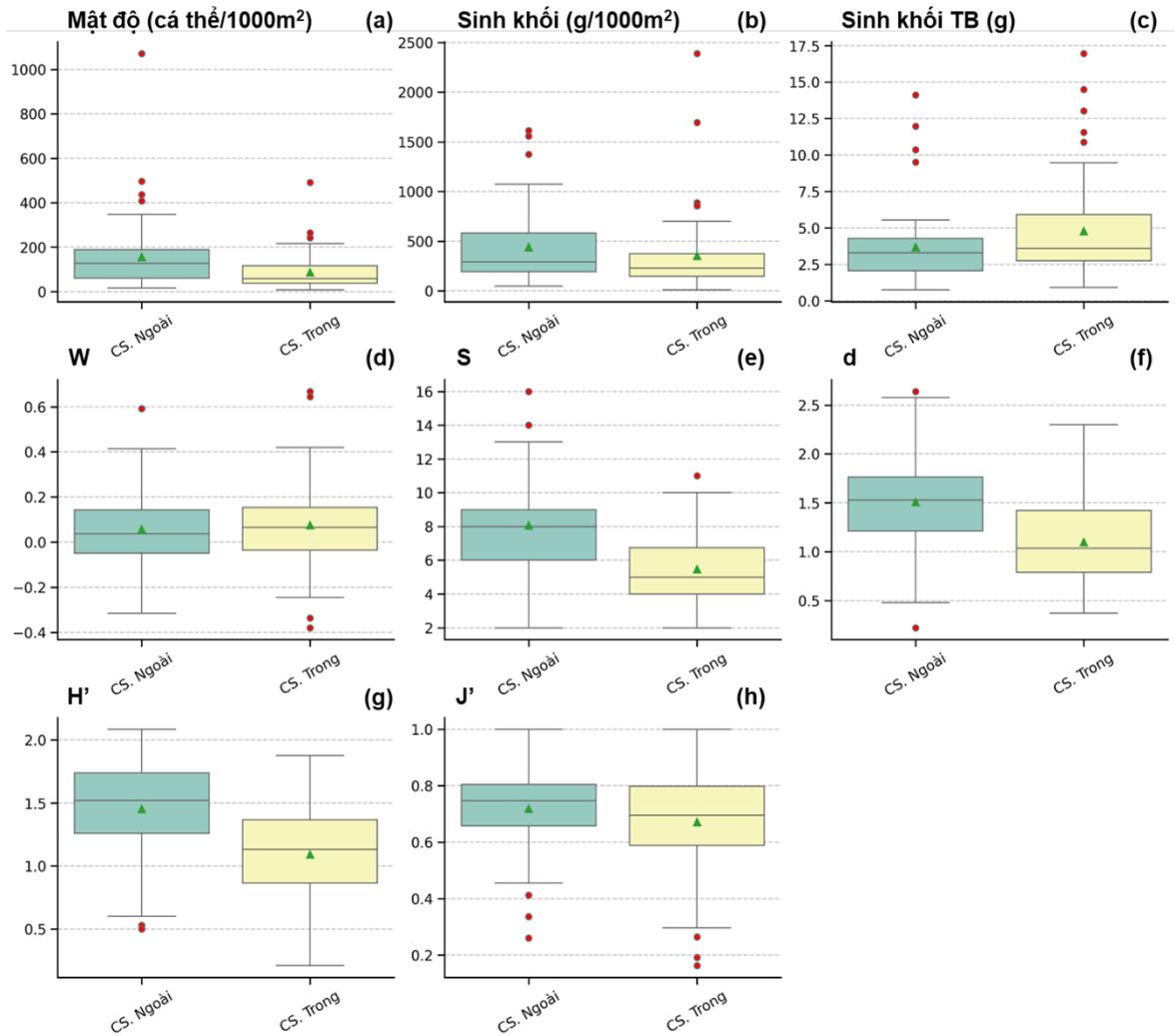
Ghi chú: ĐG: Đóng góp vào sự khác biệt, * $p_{PD} < 0,05$

3.2.2.2. Phân bố theo không gian (khu vực khảo sát)

Sinh khối trung bình khu hệ tôm khu vực trong cửa sông cao hơn ngoài cửa sông, lần lượt là $4,77 \pm 3,42$ g/1.000 m² và $3,69 \pm 2,57$ g/1.000 m². Trung bình chỉ số W trong và ngoài cửa sông đều lớn hơn 0, tương ứng là $0,08 \pm 0,21$ và $0,06 \pm 0,17$ (Hình 3.13). Tuy nhiên, kết quả phân tích thống kê cho thấy không có sự khác biệt ý nghĩa theo khu vực khảo sát với sinh khối trung bình và trung bình chỉ số W (Bảng 3.7). Ngược lại, trung bình tổng mật độ, trung bình tổng sinh khối, các chỉ số đa dạng S, d, H' và J' đều ghi nhận có sự khác biệt ý nghĩa theo khu vực khảo sát

($p_{\text{PERMANOVA_Kv}} < 0,05$) (Bảng 3.7). Kết quả này tiếp tục được khẳng định bằng các kiểm tra PERMDISP với các giá trị p đều $> 0,05$. Thật vậy, trung bình tổng mật độ và trung bình tổng sinh khối ở ngoài cửa sông cao hơn trong cửa sông. Trung bình tổng mật độ ở ngoài và trong cửa sông lần lượt là $155,95 \pm 166,74$ cá thể/1.000 m² và $87,41 \pm 84,23$ cá thể/1.000 m². Trung bình tổng sinh khối ở ngoài và trong cửa sông lần lượt là $441,17 \pm 364,22$ g/1.000 m² và $352,43 \pm 402,52$ g/1.000 m². Tương tự, các chỉ số đa dạng S, d, H' và J' đều ghi nhận ở ngoài cửa sông cao hơn trong cửa sông. Trung bình chỉ số S, d, H' và J' ở ngoài cửa sông lần lượt là $8,07 \pm 2,79$; $1,51 \pm 0,49$; $1,45 \pm 0,39$; $0,72 \pm 0,15$, trong khi trong cửa sông tương ứng là $5,48 \pm 2,13$; $1,10 \pm 0,46$; $1,09 \pm 0,39$; $0,67 \pm 0,19$ (Hình 3.13). Nhìn chung, quần xã tôm khu vực cửa sông ngoài có tổng mật độ, sinh khối và đa dạng sinh học cao hơn đáng kể khi so với quần xã tôm khu vực cửa sông.

Hơn nữa, cấu trúc quần xã tôm khu vực cửa sông ngoài khác biệt ý nghĩa khi so với quần xã tôm khu vực cửa sông trong ($p_{\text{PERMANOVA_Kv}} = 0,0001$, $p_{\text{PERMDISP_Kv}} = 0,34$) (Bảng 3.7) với tỷ lệ khác biệt lớn, đến 81,72% (Bảng 3.9). Tuy cấu trúc có sự khác biệt và phân tách làm quần xã tôm trong và ngoài cửa sông nhưng giữa 2 quần xã này vẫn có sự chồng lấn nhất định (Phụ lục 3.7), nguyên nhân là có xuất hiện các loài có khả năng thích nghi cao, xuất hiện đồng thời ở cả khu vực trong và ngoài cửa sông. Điển hình là loài tôm bầu *Macrobrachium equidens*, ưu thế cả ở quần xã cửa sông trong và ngoài với mật độ trung bình khoảng 22,3 cá thể/1.000 m² và 29,8 cá thể/1.000 m². Ngoài ra, sự khác biệt trong cấu trúc quần xã tôm trong và ngoài cửa sông do sự đóng góp của các loài như *Macrobrachium mirabile* (ưu thế ở cửa sông trong với mật độ khoảng 27 cá thể/1.000 m²), *Parapeneopsis hardwickii* (ưu thế ở cửa sông ngoài với mật độ khoảng 38,2 cá thể/1.000 m²) (Bảng 3.9).



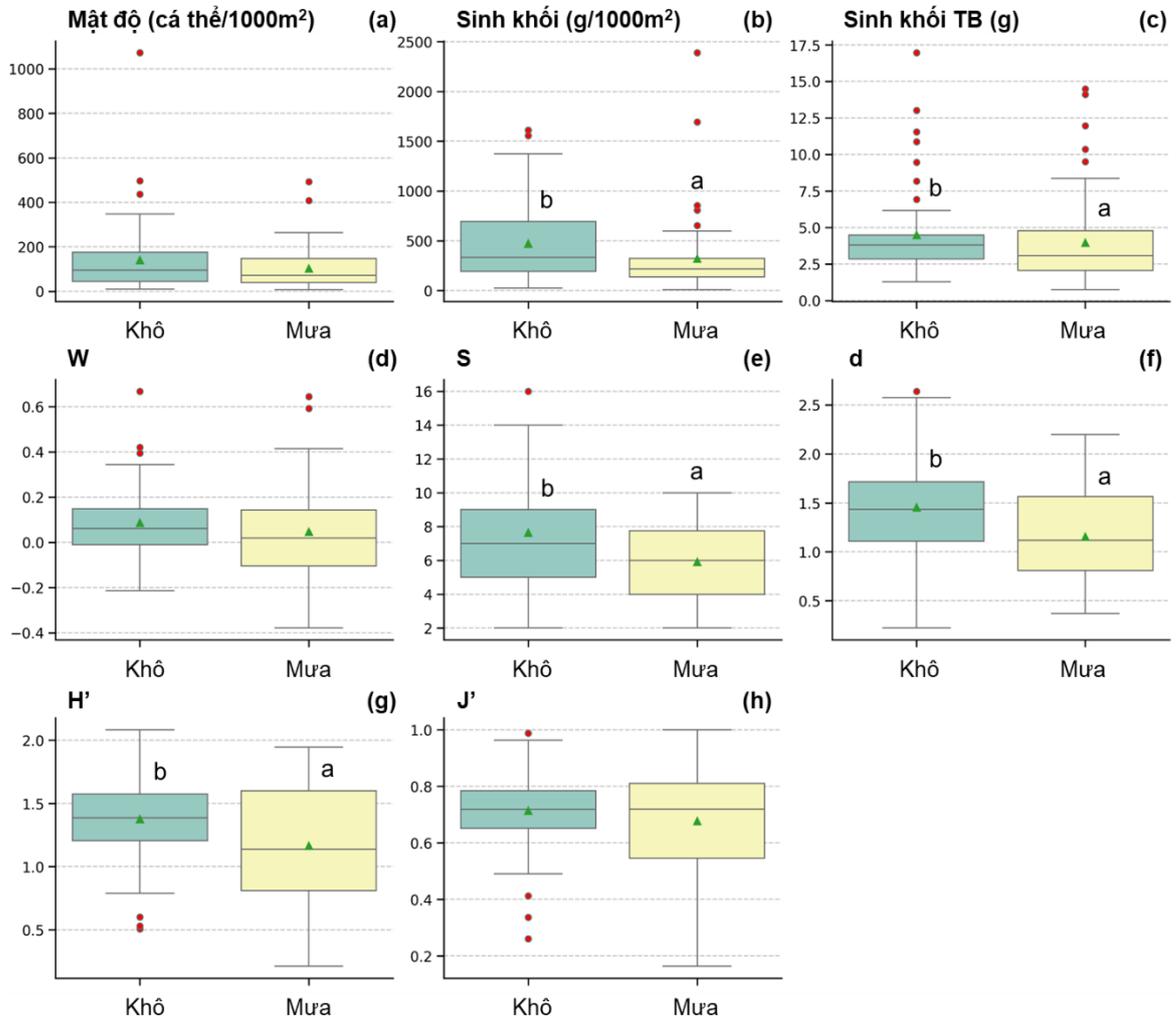
Hình 3.13. Các đặc điểm khu hệ tôm cửa sông Mê Kông phân bố theo khu vực khảo sát. (Chú thích biểu đồ hộp: Chấm đỏ: Giá trị ngoại lệ, tam giác xanh lá: Giá trị trung bình, đường gạch ngang: Giá trị trung vị)

3.2.2.3. Phân bố theo thời gian (mùa)

Trung bình tổng mật độ khu hệ tôm mùa khô ($140,19 \pm 165,81$ cá thể/1.000 m²) cao hơn mùa mưa ($103,19 \pm 95,39$ cá thể/1.000 m²). Chỉ số J' mùa khô là $0,71 \pm 0,14$, ghi nhận cao hơn mùa mưa là $0,68 \pm 0,20$ (Hình 3.12). Kết quả kiểm tra PERMANOVA cho thấy không có sự khác biệt thống kê ở trung bình tổng mật độ và chỉ số J' theo mùa (Bảng 3.7). Sinh khối trung bình mùa khô và mùa mưa lần lượt là $4,49 \pm 2,98$ và $3,97 \pm 3,15$. Sinh khối trung bình có giá trị $p_{\text{PERMONOVA_Ma}} = 0,002$ nhưng giá trị $p_{\text{PERMDISP_Ma}} = 0,04$ (Bảng 3.7), có nghĩa là chưa đủ bằng chứng kết luận sinh khối trung bình có khác biệt theo mùa.

Trung bình tổng sinh khối, các chỉ số đa dạng S, d, H' đều có giá trị $p_{\text{PERMONOVA_Ma}} < 0,05$ và giá trị $p_{\text{PERMDISP_Ma}} > 0,05$ (Bảng 3.7). Chứng tỏ, tổng sinh khối và các chỉ số đa dạng có sự khác biệt ý nghĩa theo mùa khảo sát. Thật vậy, trung bình tổng sinh khối, chỉ số S, d, H' ở mùa khô ghi nhận cao hơn đáng kể khi so với

mùa mưa. Mùa khô, tổng sinh khối, chỉ số S, d, H' lần lượt là $471,66 \pm 368,42$; $7,65 \pm 3,04$; $1,45 \pm 0,51$; $1,38 \pm 0,35$, trong khi mùa mưa là $321,94 \pm 389,28$; $5,91 \pm 2,22$; $1,16 \pm 0,49$; $1,17 \pm 0,48$ (Hình 3.14). Nhìn chung, quần xã tôm mùa khô có tổng sinh khối và đa dạng sinh học cao hơn đáng kể khi so với quần xã tôm vào mùa mưa.



Hình 3.14. Các đặc điểm khu hệ tôm cửa sông Mê Kông phân bố theo mùa. (Chú thích biểu đồ hộp: Chấm đỏ: Giá trị ngoại lệ, tam giác xanh lá: Giá trị trung bình, đường gạch ngang: Giá trị trung vị)

Ngoài ra, cấu trúc quần xã tôm mùa khô có sự khác biệt ý nghĩa khi so với quần xã tôm mùa mưa ($p_{PERMANOVA_Ma} = 0,0001$, $p_{PERMDISP_Kv} = 0,99$) (Bảng 3.7) với tỷ lệ khác biệt lớn, đến 82,11% (Bảng 3.9). Mặc dù cấu trúc khu hệ có sự khác biệt và phân tách thành quần xã tôm mùa khô và mùa mưa nhưng giữa 2 quần xã này vẫn có sự chồng lấn (Phụ lục 3.8), nguyên nhân là có xuất hiện các loài có khả năng thích nghi cao, xuất hiện đồng thời ở cả 2 mùa. Điển hình là loài tôm bầu *Macrobrachium equidens*, ưu thế cả mùa khô và mùa mưa, với mật độ trung bình khoảng 32,56 cá thể/1.000 m² và 19,70 cá thể/1.000 m². Ngoài ra, sự khác biệt trong cấu trúc quần xã tôm mùa khô và mưa còn do sự đóng góp của các loài như *Macrobrachium mirabile*

(ưu thế ở mùa mưa với mật độ khoảng 33,41 cá thể/1.000 m²), *Parapeneopsis hardwickii* (ưu thế ở mùa khô với mật độ khoảng 39,22 cá thể/1.000 m²) (Bảng 3.9).

3.3. Một số yếu tố môi trường nước mặt ảnh hưởng đến đa dạng sinh học khu hệ tôm cửa sông Mê Kông

3.3.1. Đặc điểm môi trường nước mặt cửa sông Mê Kông

Giá trị các thông số môi trường sống của quần xã tôm cửa sông Mê Kông theo mùa, cửa sông và khu vực khảo sát được thể hiện qua Bảng 3.10. Trung bình giá trị pH có sự khác biệt ý nghĩa thống kê theo mùa, cửa sông và cả khu vực khảo sát (Bảng 3.11, 3.12). Trung bình giá trị pH mùa khô là $7,49 \pm 0,35$, cao hơn khi so với mùa mưa là $7,19 \pm 0,37$. Nguyên nhân là nước mưa thường có tính axit nhẹ do nước kết hợp với một số khí như carbon dioxide (CO₂), sulfur dioxide (SO₂) và nitrogen oxides (NO_x) trong không khí tạo thành các axit như carbonic, sulfuric và nitric [182]. Hơn nữa, nước mưa chảy ra khu vực đất phèn sẽ cuốn trôi và oxy hóa các khoáng chất sunfua, tạo ra axit sunfuric, làm giảm độ pH của nước nước mặt [183]. Ngoài ra, mùa khô có độ mặn tăng sẽ tăng khả năng đệm kiềm của nước do nước mặn chứa nhiều ion kiềm như HCO₃⁻, CO₃²⁻ và OH⁻, giúp tăng khả năng trung hòa axit. Vì vậy, khi tăng mặn vào mùa khô, pH nước thường tăng nhẹ (kiềm hơn). Giá trị pH ở cửa sông Ba Lai ($7,01 \pm 0,44$) thấp hơn đáng kể khi so với các cửa sông còn lại (từ $7,33 \pm 0,41$ đến $7,48 \pm 0,28$). Nguyên nhân có thể do ảnh hưởng của đập Ba Lai, cửa sông này có tốc độ bồi lắng và tích lũy chất hữu cơ cao so với các cửa sông khác thuộc hệ thống sông Mê Kông [174, 176, 177, 184]. Quá trình phân hủy các chất hữu cơ này tạo ra carbon dioxide và axit cacbonic, từ đó làm giảm độ pH của nước mặt [185].

Nhìn chung pH ở các cửa sông Mê Kông ở mức kiềm nhẹ như ghi nhận ở các nghiên cứu trước đây [177, 186]; tuy nhiên, ở các nghiên cứu này ghi nhận pH không có sự khác biệt ý nghĩa theo mùa và theo cửa sông. Điều này có thể được giải thích là nghiên cứu của Tran Yen và cộng sự (2022) tiến hành ở phạm vi khảo sát lớn hơn, bao gồm cả vùng ngọt của cửa sông Mê Kông, cách biển khoảng 100 km về thượng nguồn [186]. Nghiên cứu của Ngo và cộng sự (2022) tập trung vào pH của trầm tích và ghi nhận pH không có sự khác biệt theo mùa [177]. Nghiên cứu này tập trung vào đánh giá pH nước mặt, do đó có sự khác biệt trong pH trầm tích và nước mặt, vấn đề này có thể tiếp tục được làm rõ.

Trung bình nhiệt độ không có sự khác biệt thống kê theo khu vực khảo sát nhưng có sự khác biệt thống kê theo mùa và cửa sông (Bảng 3.11, 3.12). Nhiệt độ ở cửa sông Mê Kông ổn định, ít biến động, từ 29,5°C đến 30,5°C. Một số cửa sông vùng nhiệt đới cũng ghi nhận nhiệt độ ổn định, ví dụ như Amazon có nhiệt độ từ 24,63°C đến 29,55°C [165]. Cửa Ba Lai ghi nhận nhiệt độ trung bình là $30,66 \pm 1,48$ °C, cao hơn

các cửa còn lại, từ $29,59 \pm 1,02^{\circ}\text{C}$ đến $29,97 \pm 0,86^{\circ}\text{C}$. Điều này có thể đến từ ảnh hưởng của đập Ba Lai. Vận tốc nước cao làm tăng sự nhiễu loạn và trộn lẫn, thúc đẩy trao đổi nhiệt với lớp không khí phía trên và làm giảm nhiệt độ nước mặt [187]. Khi có đập chắn dòng, làm giảm tốc độ dòng chảy hoặc ứ đọng nguồn nước, làm cho nước mặt hấp thụ nhiều bức xạ mặt trời, dẫn đến nhiệt độ nước mặt cao hơn [188].

Giá trị DO trung bình ghi nhận chỉ có sự khác biệt ý nghĩa thống kê theo khu vực khảo sát, cụ thể khu vực cửa sông ngoài có DO cao hơn khu vực cửa sông trong, tương ứng với $6,60 \pm 0,38$ mg/L và $6,25 \pm 0,38$ mg/L (Bảng 3.10). Vùng cửa sông ngoài có sự trộn lẫn bởi các chuyển động của các dòng nước, hoạt động mạnh của sóng và thủy triều, làm tăng sự khuếch tán oxy vào cột nước [189]. Nghiên cứu này ghi nhận DO không khác biệt ý nghĩa thống kê theo mùa (Bảng 3.11, 3.12). Tuy nhiên, DO trong nghiên cứu này ghi nhận mùa mưa cao hơn mùa khô, tương ứng là $6,50 \pm 0,30$ mg/L và $6,35 \pm 0,50$ mg/L, điều này phù hợp với nghiên cứu trước đây của Tran Yen và cộng sự (2022) tại cửa sông Mê Kông. Nguyên nhân do lượng lớn nước ngọt vào mùa mưa làm tăng hoạt động của các loài thực vật phù sinh cửa sông, từ đó tăng lượng oxy hòa tan vào cột nước [186]. Mặc dù giá trị DO không có sự khác biệt thống kê theo cửa sông (Bảng 3.11, 3.12) nhưng nhìn chung, trung bình giá trị DO cửa Ba Lai vẫn thấp hơn các cửa sông khác. Nguyên nhân được cho là tác động của đập Ba Lai làm giảm tốc độ dòng chảy, từ đó giảm xáo trộn và giảm diện tích tiếp xúc nước - không khí (water - air interface), dẫn tới giảm sự khuếch tán oxy từ khí quyển vào nước [190].

Giá trị độ mặn thấp nhất là 0,06 PSU ghi nhận tại vị trí CC2.3 vào mùa mưa, trong khi giá trị cao nhất là 22,63 PSU ghi nhận tại vị trí CD1.4 vào mùa khô. Như vậy, theo thang phân loại của Venice (1959) [191], nước mặt ở các cửa sông Mê Kông được phân loại từ nước ngọt ($< 0,5$ PSU) đến nước rất mặn (polyhaline: 18 - 30 PSU). Có sự khác biệt lớn giữa trung bình độ mặn mùa khô ($8,22 \pm 7,04$ PSU, nước mặn vừa - mesohaline) và mùa mưa ($2,09 \pm 3,09$ PSU, nước hơi mặn - oligohaline) và giữa cửa sông ngoài ($7,79 \pm 7,30$ PSU, nước mặn vừa - mesohaline) và cửa sông trong ($2,48 \pm 3,27$ PSU, nước hơi mặn - oligohaline). Độ mặn Cửa Đại ($6,68 \pm 6,62$ PSU) và cửa Ba Lai ($5,82 \pm 7,53$) ghi nhận cao hơn cửa Hàm Luông ($4,48 \pm 5,31$) và Cổ Chiên ($4,11 \pm 6,03$), tuy nhiên, không ghi nhận có sự khác biệt thống kê về độ mặn theo cửa sông (Bảng 3.10-3.12).

Độ sâu trung bình có sự khác biệt thống kê theo cửa sông, với độ sâu ở cửa Hàm Luông ($5,03 \pm 2,42$ m) thấp nhất khi so với cửa Ba Lai ($8,16 \pm 4,17$ m) và Cửa Đại ($7,68 \pm 3,31$ m). Ngoài ra, độ sâu trung bình ở cửa sông ngoài ($5,70 \pm 2,56$ m) thấp

hơn cửa sông trong ($7,50 \pm 4,40$ m). Nguyên nhân là khu vực cửa sông ngoài (nhất là ở cửa Ba Lai) đang hình thành các cồn cát giữa sông do bồi tụ trầm tích [192].

Hàm lượng tổng chất rắn lơ lửng (TSS) mùa mưa cao hơn hẳn mùa khô, tương ứng đạt $89,26 \pm 69,90$ mg/L và $61,08 \pm 37,81$ mg/L. Nguyên nhân do nước mưa cuốn trôi trầm tích bề mặt từ đó làm tăng hàm lượng TSS, ngoài ra, lưu lượng nước tăng vào mùa mưa có thể gây xói mòn bờ sông, dẫn tới tăng hàm lượng TSS trong nước mặt. Một điều thú vị là mặc dù cửa Ba Lai có hiện tượng tích lũy vật chất hữu cơ cao [174, 176, 177, 184], nhưng hàm lượng TSS trong nước mặt lại thấp ($54,07 \pm 21,14$ mg/L) hơn khi so với các cửa sông còn lại (từ $56,39 \pm 32,77$ mg/L đến $101,53 \pm 77,86$ mg/L). Điều này có thể được giải thích do đập Ba Lai tác động làm tốc độ dòng chảy của sông Ba Lai giảm mạnh, từ đó tăng hiện tượng lắng đọng các chất lơ lửng trong cột nước xuống trầm tích. Ngoài ra, không có sự khác biệt đáng kể trong hàm lượng TSS theo vị trí khảo sát ở cửa sông trong và cửa sông ngoài.

Các thông số môi trường sống của khu hệ tôm cửa sông Mê Kông có sự khác biệt đáng kể theo không gian (cửa sông và khu vực khảo sát) và thời gian (mùa). Sự khác biệt theo cửa sông chủ yếu đến từ sự khác nhau của các thông số môi trường sống khu hệ tôm cửa Ba Lai và các cửa sông khác. Sự khác nhau này chủ yếu xuất phát từ ảnh hưởng của đập Ba Lai vì cửa Ba Lai là cửa sông Mê Kông duy nhất có đập chắn dòng chính. Những sự khác biệt này có thể ảnh hưởng đến hệ thủy sinh vật cửa Ba Lai, làm quần xã sinh vật đáy ở đây có đặc điểm và cấu trúc quần xã khác biệt với các cửa sông khác [37, 38]. Từ đây, một vấn đề đặt ra là có hay không sự khác biệt giữa khu hệ tôm cửa Ba Lai và các cửa sông khác.

Bảng 3.10. Giá trị trung bình (\pm độ lệch chuẩn) các thông số môi trường sống của khu hệ tôm cửa sông Mê Kông theo mùa, cửa sông và khu vực khảo sát

	pH	Nhiệt độ (°C)	DO (mg/L)	Độ mặn (PSU)	Độ sâu (m)	TSS (mg/L)
Mùa						
Khô	7,49 \pm 0,35	30,45 \pm 1,07	6,35 \pm 0,50	8,22 \pm 7,04	6,29 \pm 3,07	61,08 \pm 37,81
Mưa	7,19 \pm 0,37	29,43 \pm 0,93	6,50 \pm 0,30	2,09 \pm 3,09	6,82 \pm 4,17	89,26 \pm 69,90
Cửa sông						
Ba Lai	7,01 \pm 0,44	30,66 \pm 1,48	6,29 \pm 0,30	5,82 \pm 7,53	7,68 \pm 3,31	54,07 \pm 21,14
Cổ Chiên	7,38 \pm 0,35	29,59 \pm 1,02	6,44 \pm 0,39	4,11 \pm 6,03	6,39 \pm 4,08	74,11 \pm 53,82
Cửa Đại	7,48 \pm 0,28	29,97 \pm 0,86	6,56 \pm 0,42	6,68 \pm 6,62	8,16 \pm 4,17	56,39 \pm 32,77
Hàm Luông	7,33 \pm 0,41	29,89 \pm 1,12	6,35 \pm 0,47	4,48 \pm 5,31	5,03 \pm 2,42	101,53 \pm 77,86
Khu vực khảo sát						
Cửa sông trong	7,25 \pm 0,38	30,02 \pm 1,12	6,25 \pm 0,38	2,48 \pm 3,27	7,50 \pm 4,40	71,73 \pm 48,65
Cửa sông ngoài	7,42 \pm 0,39	29,84 \pm 1,14	6,60 \pm 0,38	7,79 \pm 7,30	5,70 \pm 2,56	77,61 \pm 65,34

Bảng 3.11. Kết quả phân tích PERMANOVA ba yếu tố kiểm tra sự khác biệt của các thông số môi trường sống khu hệ tôm theo “Mùa”, “Cửa sông”, “Khu vực khảo sát” và tương tác giữa các yếu tố. Giá trị $p < 0,05$ được in đậm

Yếu tố	df	pH	Nhiệt	DO	Độ mặn	Sâu	TSS
Mùa	1	0,001	0,001	0,053	0,001	0,213	0,023
Cửa sông	3	0,001	0,004	0,077	0,089	0,002	0,004
Khu vực	1	0,001	0,206	0,001	0,001	0,002	0,787
Mùa×Cửa sông	3	0,115	0,043	0,487	0,708	0,354	0,006
Mùa×Khu vực	1	0,128	0,373	0,148	0,003	0,027	0,149
Cửa sông×Khu vực	3	0,001	0,708	0,198	0,012	0,047	0,621
Mùa×Cửa sông×Khu vực	3	0,308	0,771	0,996	0,717	0,678	0,226
Res	92						
Total	107						

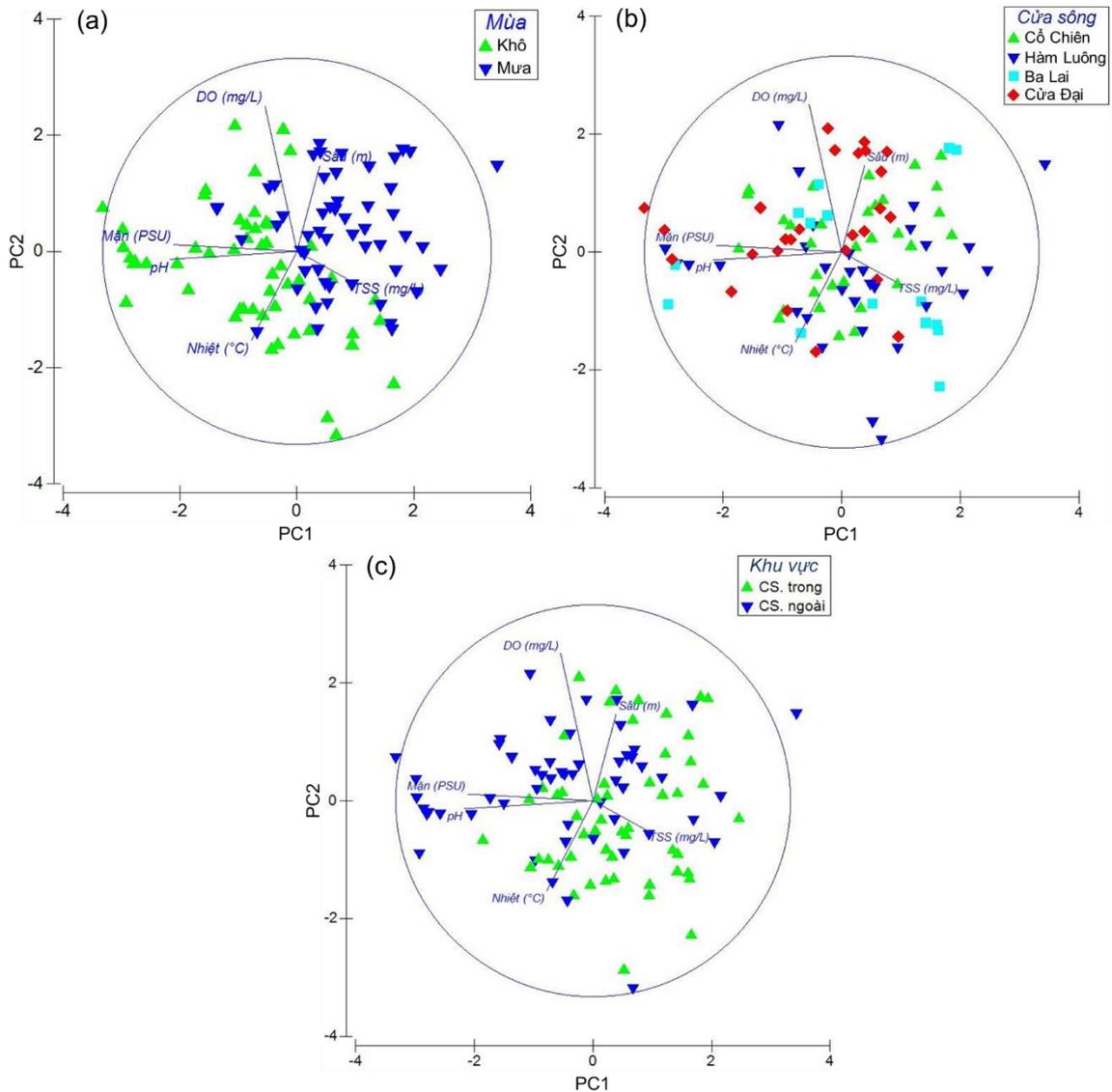
Bảng 3.12. Phân tích hậu kiểm từng thông số môi trường sống của khu hệ tôm cửa sông Mê Kông theo từng yếu tố “Mùa: Khô, mưa”, “Cửa sông: Ba Lai BL, Cửa Đại CD, Hàm Luông HL, Cỏ Chiên CC” và “Khu vực khảo sát: Cs. Ngoài, Cs. Trong”

Thông số	Yếu tố	Cặp so sánh (Giá trị p)
pH	Mùa	Khô≠Mưa (0,001)
	Cửa sông	BL≠CC (0,001), BL≠CD (0,001), BL≠HL (0,004)
	Khu vực	Cs. Ngoài≠Cs. Trong (0,001)
Nhiệt	Mùa	Khô≠Mưa (0,001)
	Cửa sông	BL≠CC (0,005), BL≠CD (0,028), BL≠HL (0,024)
DO	Khu vực	Cs. Ngoài≠Cs. Trong (0,001)
Độ mặn	Mùa	Khô≠Mưa (0,001)
	Khu vực	Cs. Ngoài≠Cs. Trong (0,001)
Sâu	Cửa sông	BL≠HL (0,001), CD≠HL (0,001)
	Khu vực	Cs. Ngoài≠Cs. Trong (0,001)
TSS	Mùa	Khô≠Mưa (0,025)
	Cửa sông	BL≠HL (0,006), CC≠HL (0,074), CD≠HL (0,001)

Ghi chú: Chỉ thể hiện các yếu tố và các cặp so sánh có giá trị $p < 0,05$

Sự biến thiên trong các thông số môi trường sống của quần xã tôm theo thời gian (mùa) và không gian (cửa sông và khu vực khảo sát) được nghiên cứu thông qua phân tích thành phần chính (Hình 3.15). Thành phần chính thứ 1 (PC1), các thông số như pH (giá trị eigenvector: -0,653) và độ mặn (-0,635) có vai trò chính. Các thông số nhiệt độ (-0,461), DO (0,752) và độ sâu (0,443) có vai trò chính ở thành phần chính

thứ 2 (PC2). Do đó, hầu hết các thông số khảo sát đều đóng vai trò quan trọng trong sự khác biệt không gian và thời gian của môi trường sống quần xã tôm, trừ TSS.



Hình 3.15. Biểu đồ PCA dựa trên các thông số môi trường sống của quần xã tôm cửa sông Mê Kông theo mùa (a), cửa sông (b) và khu vực khảo sát (c)

Tổng hai thành phần chính giải thích 51,4% (PC1 28,9% + PC2 22,5%) sự biến thiên trong các thông số môi trường theo không - thời gian. Do đó, các thông số ảnh hưởng mạnh đến PC1 như pH và độ mặn sẽ có vai trò mạnh và quyết định hơn các thông số nhiệt độ, DO và độ sâu (vốn chi phối PC2). PC1 và PC2 mới giải thích được 51,4% tổng phương sai, vẫn còn thấp khi so với các biến môi trường (nhiệt, độ mặn, pH, EC, DO, độ đục, coliform, NO_2^- , NO_3^- , NH_4^+ , thành phần hạt trầm tích) trong nghiên cứu của Ngo và cộng sự (2013) đã giải thích được 70% tổng phương sai [193]. Như vậy, cần tiếp tục nghiên cứu bổ sung thêm các đặc điểm lý - hóa khác, vốn tiềm năng ảnh hưởng đến môi trường sống của quần xã tôm cửa sông Mê Kông.

3.3.2. Ảnh hưởng của các yếu tố môi trường đến đặc điểm quần xã tôm cửa sông Mê Kông

Thông số DO và độ mặn cho thấy tương quan thuận với các đặc điểm khu hệ tôm ở cả 2 mùa khô và mưa, trừ sinh khối trung bình và chỉ số W, ghi nhận tương quan nghịch với DO trong mùa khô. Ở mùa khô, nhiệt độ tương quan nghịch với các chỉ số đa dạng khu hệ như S, d, J', H' nhưng sang mùa khô chỉ tương quan thuận với duy nhất chỉ số W. Thông số pH không có tương quan ý nghĩa với các đặc điểm khu hệ tôm mùa khô, sang mùa mưa, pH chỉ ghi nhận tương quan thuận với H'. Độ sâu và TSS không ghi nhận tương quan ý nghĩa với các đặc điểm khu hệ tôm ở cả 2 mùa khô và mưa (Bảng 3.13). Khi xem xét tổng hợp 2 mùa khảo sát thì DO và độ mặn đóng vai trò quan trọng trong chi phối các đặc điểm khu hệ tôm, 2 thông số này tương quan thuận với các đặc điểm như mật độ, sinh khối và đa dạng. Cụ thể, DO tương quan thuận với mật độ ($r = 0,279, p < 0,01$), sinh khối ($r = 0,206, p < 0,05$), chỉ số S ($r = 0,378, p < 0,001$), d ($r = 0,286, p < 0,01$) và H' ($r = 0,238, p < 0,05$). Độ mặn tương quan thuận với mật độ ($r = 0,460, p < 0,001$), sinh khối ($r = 0,466, p < 0,001$), chỉ số S ($r = 0,524, p < 0,001$), d ($r = 0,381, p < 0,01$) và H' ($r = 0,327, p < 0,01$). Ngoài ra, pH tương quan thuận với sinh khối ($r = 0,251, p < 0,01$), chỉ số S ($r = 0,225, p < 0,05$) và H' ($r = 0,227, p < 0,05$). Ngược lại, độ sâu tương quan nghịch với chỉ số d ($r = -0,222, p < 0,05$) và H' ($r = -0,280, p < 0,01$) (Bảng 3.13). Nhìn chung, độ mặn và DO đóng vai trò chi phối mạnh các đặc điểm khu hệ tôm cửa sông Mê Kông. Trong các chỉ số đa dạng của khu hệ tôm, chỉ số S, d và H' nhạy cảm hơn so với chỉ số J' và W.

Bảng 3.13. Kết quả phân tích tương quan Spearman giữa các đặc điểm khu hệ tôm và một số thông số môi trường nước mặt cửa sông Mê Kông. * ($p < 0,05$); ** ($p < 0,01$); *** ($p < 0,001$)

	pH	Nhiệt độ	DO	Độ mặn	Độ sâu	TSS
Mùa khô (N = 54)						
Mật độ	0,230	0,000	0,481**	0,548***	0,033	-0,096
Sinh khối	0,252	0,052	0,321*	0,561***	-0,049	-0,061
Sinh khối TB	-0,039	0,150	-0,388**	-0,117	-0,098	0,018
W	-0,100	-0,199	-0,274*	-0,154	-0,007	0,067
S	0,150	-0,273*	0,358**	0,487***	-0,122	0,027
d	0,056	-0,374**	0,176	0,289*	-0,164	0,092
J'	-0,141	-0,390**	-0,248	-0,243	-0,068	-0,009
H'	-0,018	-0,527***	0,104	0,198	-0,255	0,053
Mùa mưa (N = 54)						

	pH	Nhiệt độ	DO	Độ mặn	Độ sâu	TSS
Mật độ	0,019	-0,065	0,032	0,463**	-0,131	-0,052
Sinh khối	0,119	0,036	0,140	0,281*	-0,131	-0,041
Sinh khối TB	0,128	0,175	0,123	-0,199	0,064	0,001
W	0,148	0,296*	0,162	0,069	0,038	-0,069
S	0,182	0,086	0,583***	0,531***	-0,220	-0,028
d	0,203	0,174	0,610***	0,353*	-0,250	0,029
J'	0,247	0,180	0,305*	-0,034	-0,080	-0,019
H'	0,305*	0,199	0,531***	0,335*	-0,244	0,056
Tổng hợp (N = 108)						
Mật độ	0,150	0,045	0,279**	0,460***	-0,057	-0,105
Sinh khối	0,251**	0,148	0,206*	0,466***	-0,102	-0,128
Sinh khối TB	0,063	0,179	-0,186	-0,066	-0,013	-0,062
W	0,067	0,096	-0,093	0,038	-0,004	-0,047
S	0,225*	0,013	0,378***	0,524***	-0,174	-0,072
d	0,193*	0,005	0,286**	0,381***	-0,222*	-0,001
J'	0,116	-0,070	0,001	-0,076	-0,062	-0,018
H'	0,227*	-0,045	0,238*	0,327**	-0,280**	0,015

Phân tích BIOENV được sử dụng để đánh giá tương quan đa biến giữa toàn bộ các loài trong khu hệ tôm cửa sông Mê Kông và các thông số môi trường (Bảng 3.14). Kết quả cho thấy, vào mùa khô, độ mặn chi phối mạnh nhất với các loài trong khu hệ tôm ($\rho_w = 0,258$, $p = 0,002$). Tổ hợp tương tác giữa độ mặn, độ sâu, TSS (độ mặn + độ sâu + TSS) và tổ hợp tương tác giữa độ mặn, độ sâu (độ mặn + độ sâu) cũng ghi nhận có chi phối đến các loài trong khu hệ tôm với $\rho_w = 0,247$ và $p = 0,002$. Rõ ràng, ở mùa khô, duy nhất độ mặn đã chi phối đến gần 26% biến động của cấu trúc khu hệ tôm. Sang mùa mưa, độ mặn vẫn tiếp tục là thông số quan trọng, có chi phối đến các loài trong khu hệ tôm nhưng thông số DO cũng có vai trò đáng kể. Cụ thể, tổ hợp tương tác giữa độ mặn và DO chi phối mạnh nhất với các loài trong khu hệ tôm ($\rho_w = 0,273$, $p = 0,002$). Ngay sau đó là tổ hợp tương tác nhiệt độ, độ mặn, độ sâu cũng ghi nhận có chi phối đến các loài trong khu hệ tôm với $\rho_w = 0,263$ và $p = 0,002$. Nhìn chung, thông số độ mặn và DO là hai thông số quan trọng, chi phối đến khu hệ tôm. Trong đó, độ mặn đóng vai trò quan trọng nhất khi chi phối đến gần 33% biến động của cấu trúc khu hệ tôm ($\rho_w = 0,327$, $p = 0,001$). Nếu xét tổ hợp tương tác giữa độ mặn và DO thì chi phối gần 25% biến động của cấu trúc khu hệ ($\rho_w = 0,248$, $p = 0,001$).

Bảng 3.14. Kết quả phân tích BIOENV giữa khu hệ tôm và một số thông số môi trường nước mặt cửa sông Mê Kông

Số thông số môi trường	Tương quan	Thông số
Mùa khô ($p = 0,002$)		
1	0,258	Độ mặn
3	0,247	Độ mặn, sâu, TSS
2	0,247	Độ mặn, TSS
4	0,231	DO, độ mặn, sâu, TSS
4	0,228	Nhiệt, độ mặn, sâu, TSS
3	0,227	DO, độ mặn, TSS
2	0,223	Độ mặn, sâu
2	0,223	DO, độ mặn
3	0,219	Nhiệt, độ mặn, TSS
3	0,215	DO, độ mặn, sâu
Mùa mưa ($p = 0,002$)		
2	0,273	DO, độ mặn
3	0,263	Nhiệt, DO, độ mặn
1	0,235	Độ mặn
2	0,233	Nhiệt, độ mặn
3	0,233	pH, DO, độ mặn
3	0,231	DO, độ mặn, sâu
4	0,220	Nhiệt, DO, độ mặn, sâu
4	0,216	pH, nhiệt, DO, độ mặn
4	0,182	pH, DO, độ mặn, sâu
3	0,181	Nhiệt, độ mặn, sâu
Tổng hợp ($p = 0,001$)		
1	0,327	Độ mặn
2	0,248	DO, độ mặn
2	0,238	Nhiệt, độ mặn
2	0,229	pH, độ mặn
3	0,208	pH, DO, độ mặn
2	0,206	Độ mặn, sâu
3	0,205	pH, nhiệt, độ mặn
2	0,202	Độ mặn, TSS
3	0,194	Nhiệt, DO, độ mặn, sâu, TSS
3	0,198	pH, độ mặn, TSS

Trong số các yếu tố môi trường khảo sát, độ mặn và DO là hai yếu tố môi trường chi phối mạnh nhất đến cấu trúc và phân bố của khu hệ tôm vùng cửa sông Mê Kông. Trong đó, độ mặn được xem là yếu tố giới hạn chính, quyết định sự đa dạng và phân bố của các nhóm động vật đáy [194]. Austen và Warwick (1989) [195] ghi nhận xu thế giảm dần đa dạng sinh học từ vùng mặn ngoài cửa sông vào thượng nguồn nước ngọt, tương tự như ghi nhận của Tran và cộng sự (2022) [174] khi nghiên cứu quần xã tuyến trùng ở cửa Ba Lai. Kết quả nghiên cứu này cho thấy xu hướng tương tự: mật độ, sinh khối và đa dạng loài tôm tăng theo độ mặn, phản ánh khả năng thích nghi khác nhau của các loài trong cùng khu hệ. Ở cấp độ sinh lý, độ mặn ảnh hưởng mạnh đến quá trình trao đổi chất và sinh sản của giáp xác. Khi độ mặn ngoài ngưỡng thích nghi, năng lượng dành cho điều hòa thẩm thấu tăng lên, làm giảm năng lượng cho tăng trưởng và sinh sản [196]. Ví dụ, ở *Macrobrachium nipponense*, độ mặn cao gây stress khiến hoạt tính các enzyme chuyển hóa glucose như pyruvate kinase, hexokinase và 6-phosphofructokinase tăng mạnh [197]. Tương tự, ở *Litopenaeus vannamei*, độ mặn không thích hợp làm tăng biểu hiện $\text{Na}^+\text{-K}^+\text{-ATPase}$ α -subunit và carbonic anhydrase mRNA, phản ánh sự gia tăng nhu cầu năng lượng cho cân bằng thẩm thấu [198]. Độ mặn cũng đóng vai trò then chốt trong sinh sản và phát triển ấu trùng. Ở TCX *M. rosenbergii*, tỷ lệ sống của ấu trùng cao nhất đạt 89,61% ở độ mặn 12‰ [199]; trong khi *M. carcinus* có tỷ lệ sống tối ưu 71,3% ở 28‰ [200]. Đối với các loài thuộc họ tôm he Penaeidae, như *Farfantepenaeus aztecus* và *Penaeus semisulcatus*, độ mặn tối ưu khoảng 28 - 35‰ giúp duy trì tỷ lệ sống và tăng trưởng cao nhất, trong khi lệch khỏi ngưỡng này làm giảm đáng kể khả năng sống sót [201]. Như vậy, độ mặn không chỉ là yếu tố sinh thái quyết định cấu trúc và phân bố khu hệ tôm mà còn ảnh hưởng trực tiếp đến hiệu quả sinh lý và sinh sản của chúng, qua đó định hình tính ổn định của quần xã trong môi trường cửa sông biến động mạnh.

Tương tự độ mặn, trong số các yếu tố môi trường khảo sát, DO là yếu tố then chốt chi phối cấu trúc và phân bố khu hệ tôm vùng cửa sông Mê Kông. Giống như hầu hết các loài giáp xác khác, tôm hô hấp hiếu khí. Do đó, khi DO giảm, chúng dễ bị stress, giảm khả năng bắt mồi và thậm chí tử vong [202]. Kết quả nghiên cứu này phù hợp với nghiên cứu của Lui và cộng sự (2007) [100], khi DO được xác định là yếu tố quyết định mật độ và phân bố của giáp xác mười chân và giáp xác chân miệng ở vùng ven biển Hong Kong. Hàm lượng DO cao giúp tăng tỷ lệ sống, nâng mật độ quần thể, trong khi nồng độ thấp ($< 2 \text{ mg/L}$) có thể gây suy giảm nghiêm trọng số lượng cá thể do di cư hoặc chết hàng loạt [203]. Cơ chế ảnh hưởng của DO thể hiện ở cả cấp độ sinh hóa và sinh thái. Khi oxy giảm, hoạt động phân hủy của vi khuẩn hiếu khí bị hạn chế, tạo điều kiện cho vi khuẩn kỵ khí phát triển, sinh ra các khí độc

như H_2S và NH_3 [204]. Các khí này làm giảm chất lượng môi trường đáy, ảnh hưởng đến sinh trưởng và khả năng sống của khu hệ tôm. Mặt khác, DO cao giúp tối ưu hóa quá trình hô hấp hiếu khí, gia tăng sản xuất ATP, qua đó cải thiện tăng trưởng và sinh khối của tôm. Ngược lại, điều kiện thiếu oxy làm giảm tốc độ trao đổi chất và năng suất sinh học. Ở cấp độ quần xã, DO còn quyết định mức độ đa dạng sinh học: các vùng nước giàu oxy thường có nhiều loài cùng tồn tại, trong khi khu vực thiếu oxy chỉ duy trì được một số loài chống chịu tốt [204]. Ngoài ra, nước giàu oxy thúc đẩy sự phát triển của phiêu sinh và tảo đáy, tạo nguồn thức ăn dồi dào cho tôm và các loài giáp xác khác, trong khi thiếu oxy làm gián đoạn chuỗi thức ăn và thay đổi cấu trúc quần xã [205]. Do đó, DO không chỉ là yếu tố phản ánh sức khỏe môi trường mà còn là nhân tố điều hòa trực tiếp năng suất, sinh khối và đa dạng của khu hệ tôm vùng cửa sông.

Ở nhiều cửa sông vùng ôn đới, độ mặn và nhiệt độ được xem là hai yếu tố chính chi phối mật độ, đa dạng và phân bố của các loài giáp xác [162]. Tuy nhiên, kết quả tại vùng cửa sông Mê Kông cho thấy sự khác biệt rõ rệt: độ mặn và DO mới là hai thông số quyết định cấu trúc khu hệ tôm, trong khi nhiệt độ chỉ thể hiện vai trò thứ yếu, không có tương quan rõ ràng với các đặc điểm quần xã tôm. Điều này có thể được lý giải bởi sự ổn định nhiệt độ đặc trưng vùng nhiệt đới, với biên độ hẹp giữa các mùa: cửa sông Amazon dao động $24,63 - 29,55^\circ C$ [165], trong khi cửa sông Mê Kông chỉ $28,89 - 30,66^\circ C$. Ngược lại, các hệ cửa sông ôn đới có sự biến động nhiệt lớn hơn, dẫn đến ảnh hưởng sinh thái rõ rệt hơn. Dù vậy, nhiệt độ vẫn có vai trò nhất định, đặc biệt trong các giai đoạn sinh sản của tôm. Nhiệt độ ảnh hưởng trực tiếp đến phát triển tuyến sinh dục, hành vi giao phối và thành công sinh sản [206]. Ví dụ, ở loài tôm hùm đất (*Procambarus clarkii*), tăng nhiệt độ nước từ $22^\circ C$ lên $28^\circ C$ kích thích sự trưởng thành tuyến sinh dục, trong khi loài tôm hùm đất khác (*Procambarus llama*) và cua xanh (*Scylla serrata*) phát triển buồng trứng thuận lợi trong khoảng $15 - 25^\circ C$ [207]. Ngoài ra, nhiệt độ cao hơn trong giai đoạn giao phối có thể làm tăng tỷ lệ thành công, nhưng sự biến động trước giao phối lại không có ảnh hưởng đáng kể [208]. Ở các loài tép Amano (*Caridina multidentata* và *C. typus*), số lượng ấu trùng mới nở giảm khi nhiệt độ tăng từ $20^\circ C$ lên $26^\circ C$; đồng thời, trứng có kích thước nhỏ hơn, làm giảm khả năng sống sót của con non [209].

Độ pH là một trong những yếu tố quan trọng ảnh hưởng trực tiếp đến sinh lý, tăng trưởng và sinh sản của tôm. Các nghiên cứu cho thấy điều kiện quá axit ($< 4,5$) hoặc quá kiềm (> 9) đều ảnh hưởng tiêu cực đến giáp xác [210]. Ở vùng cửa sông Mê Kông, giá trị pH dao động trong khoảng thuận lợi ($7,08 - 7,63$), có tương quan thuận với sinh khối và các chỉ số đa dạng (d, H'), cho thấy môi trường ổn định về pH có thể

góp phần duy trì năng suất và đa dạng khu hệ tôm. pH ảnh hưởng đến quá trình lột xác và hình thành vỏ, các quá trình phụ thuộc vào canxi cacbonat (CaCO_3). Môi trường kiềm nhẹ (pH 7,5 - 8,5) giúp tăng sẵn có của CaCO_3 , hỗ trợ lột xác và giảm tỷ lệ tử vong [211]. Ngược lại, môi trường axit làm hòa tan vỏ, gây lột xác không hoàn chỉnh và làm chậm tăng trưởng [212]. Ngoài ra, pH còn điều tiết trao đổi chất và cân bằng ion: mức pH tối ưu giúp giảm căng thẳng thẩm thấu, cải thiện hiệu quả năng lượng cho tăng trưởng và sinh sản [213]. Ở *Penaeus monodon*, pH thấp (< 6,5) hoặc cao (> 9) làm giảm hiệu suất trao đổi chất, dẫn đến giảm mật độ quần thể [214]. Về mặt sinh sản, pH trung tính đến kiềm nhẹ (7,5 - 8,5) là khoảng tối ưu cho tỷ lệ nở và sống sót của ấu trùng [215]. Môi trường axit ảnh hưởng đến khả năng di chuyển tinh trùng, phát triển trứng và làm giảm tỷ lệ nở [216], trong khi pH cao hơn giúp giảm dị tật phôi và tăng tỷ lệ sống ở TCX *Macrobrachium rosenbergii* [48]. Bên cạnh đó, pH còn ảnh hưởng đến độc tính môi trường: pH cao giúp giảm độc tính của kim loại nặng, trong khi pH thấp làm tăng khả năng hòa tan và độc tính của các kim loại như nhôm, chì [217]. Tuy nhiên, pH quá cao (> 9) có thể làm tăng độc tính của amoniac, gây hại cho nhiều loài giáp xác [218]. Môi trường nước vùng cửa sông Mê Kông duy trì pH ổn định trong khoảng trung tính, kiềm nhẹ không chỉ tạo điều kiện thuận lợi cho tăng trưởng và sinh sản của tôm, mà còn góp phần ổn định cấu trúc quần xã và giảm rủi ro độc chất trong hệ sinh thái.

Phân tích tương quan tổng hợp cho thấy độ sâu có tương quan nghịch với các chỉ số đa dạng d và H' , nghĩa là khi độ sâu tăng, độ đa dạng khu hệ tôm của sông Mê Kông có xu hướng giảm. Kết quả này phù hợp với quan sát ở vùng biển Địa Trung Hải, nơi mật độ và sinh khối giáp xác mười chân cũng giảm dần theo độ sâu [219]. Sự suy giảm này có thể được giải thích bởi nhiều yếu tố môi trường liên quan đến sự thay đổi trong cấu trúc và điều kiện sống. Vùng nước nông thường giàu chất hữu cơ hơn do năng suất sơ cấp cao từ thực vật phù du, thảm cỏ biển và vật chất mùn ven bờ, trong khi vùng nước sâu nhận ít chất hữu cơ hơn do phần lớn hạt thức ăn bị phân hủy trước khi lắng đến đáy, làm giảm nguồn dinh dưỡng và giới hạn phát triển quần xã giáp xác [220]. Ngoài ra, nhiệt độ nước giảm theo độ sâu, khiến tốc độ trao đổi chất, tăng trưởng và sinh sản của giáp xác bị chậm lại [221]. Áp suất thủy tĩnh cũng tăng đáng kể khi độ sâu tăng, ảnh hưởng đến hoạt động enzyme và chức năng tế bào, gây khó khăn cho việc thích nghi của các loài tôm sống ở vùng nước sâu [222]. Mặt khác, vùng nước nông thường có cấu trúc môi trường sống đa dạng hơn (rạn san hô, thảm cỏ biển, rừng ngập mặn), cung cấp nơi trú ẩn và khu vực sinh sản cho nhiều loài giáp xác, trong khi vùng nước sâu thường đơn giản hơn (bùn mềm, cát), ít nơi ẩn nấp khỏi kẻ săn mồi [223]. Hàm lượng oxy hòa tan cũng thường giảm theo độ sâu do

khuấy trộn nước yếu và phân hủy hữu cơ mạnh, khiến nhiều loài giáp xác có nhu cầu oxy cao không thể tồn tại trong điều kiện thiếu oxy phổ biến ở vùng sâu [224]. Như vậy, độ sâu ảnh hưởng đến khu hệ tôm thông qua các cơ chế gián tiếp gồm giảm nguồn thức ăn, nhiệt độ và oxy, đồng thời làm đơn giản hóa cấu trúc môi trường sống, dẫn đến suy giảm mật độ và đa dạng loài.

Mặc dù tổng chất rắn lơ lửng (TSS) không ghi nhận tương quan có ý nghĩa với các đặc điểm khu hệ tôm cửa sông Mê Kông (Bảng 3.13), nhưng lại ảnh hưởng đến sự phân bố loài, đặc biệt trong mùa khô (Bảng 3.14). Tác động của TSS dường như phụ thuộc vào sự tương tác với các yếu tố môi trường khác như độ mặn và độ sâu (Bảng 3.14). TSS có thể ảnh hưởng đến giáp xác, nhất là tôm, thông qua các cơ chế sinh lý và sinh thái khác nhau. Nồng độ TSS cao gây tắc nghẽn và tổn thương mang, làm giảm khả năng hấp thụ oxy và gây căng thẳng hô hấp [225], dẫn đến giảm tăng trưởng như ghi nhận ở *Penaeus monodon* [226]. Các hạt lơ lửng còn cản trở quá trình lọc và tiêu thụ thức ăn [227], trong khi lắng đọng trầm tích quá mức có thể chôn vùi nguồn thức ăn đáy, làm suy giảm năng suất sinh học [228]. Thực nghiệm trên *Litopenaeus vannamei* cho thấy TSS cao (> 500 mg/L) làm giảm hiệu suất chuyển hóa thức ăn và kìm hãm tăng trưởng [229]. Ngoài ra, TSS góp phần làm tăng độ đục, giảm cường độ ánh sáng và hạn chế sản xuất sơ cấp, ảnh hưởng gián tiếp đến nguồn thức ăn cho tôm [230]. Trong điều kiện TSS cao, quá trình phân hủy hữu cơ có thể dẫn đến thiếu oxy, gây căng thẳng và chết hàng loạt ở tôm [203].

Tác động tổng hợp giữa các yếu tố môi trường, bao gồm TSS, là một cơ chế phức tạp cần được nghiên cứu sâu hơn. Các yếu tố như độ mặn, pH và nhiệt độ có thể tương tác, tạo nên ảnh hưởng cộng hưởng lên khu hệ tôm. Chẳng hạn, tỷ lệ sống của ấu trùng TCX *M. rosenbergii* cao nhất (89,61%) ở độ mặn 12 PSU và nhiệt độ 31°C, trong khi giảm đáng kể ở nhiệt độ cao hơn cùng điều kiện độ mặn [199]. Khi pH ổn định trong khoảng 7,5 - 8,5 và nhiệt độ 26 - 30°C, tôm có thể thích nghi tốt với biến động độ mặn [214]; ngược lại, nếu nhiệt độ > 32°C và pH < 6,5, chúng chịu áp lực thẩm thấu nghiêm trọng, làm giảm tỷ lệ sống [231]. Loài *Litopenaeus vannamei* có khả năng chịu mặn rộng (10 - 35 ppt) nếu pH và nhiệt độ ổn định, nhưng biến động đột ngột của hai yếu tố này có thể gây sốc thẩm thấu và tử vong hàng loạt [202].

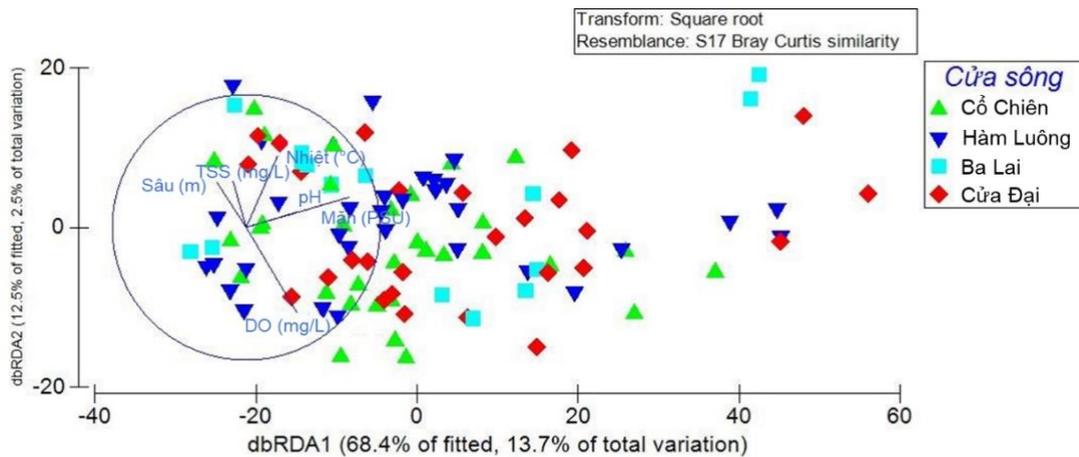
3.3.3. Ảnh hưởng đến phân bố không - thời gian của quần xã tôm cửa sông Mê Kông

3.3.3.1. Biến động không - thời gian của quần xã

Phân bố theo không gian (cửa sông)

Kết quả phân tích DistLM cho thấy pH, nhiệt độ, DO, độ mặn, độ sâu và TSS chỉ giải thích tối đa khoảng 16,2% (13,7% dbRDA1 + 2,5% dbRDA2) biến động

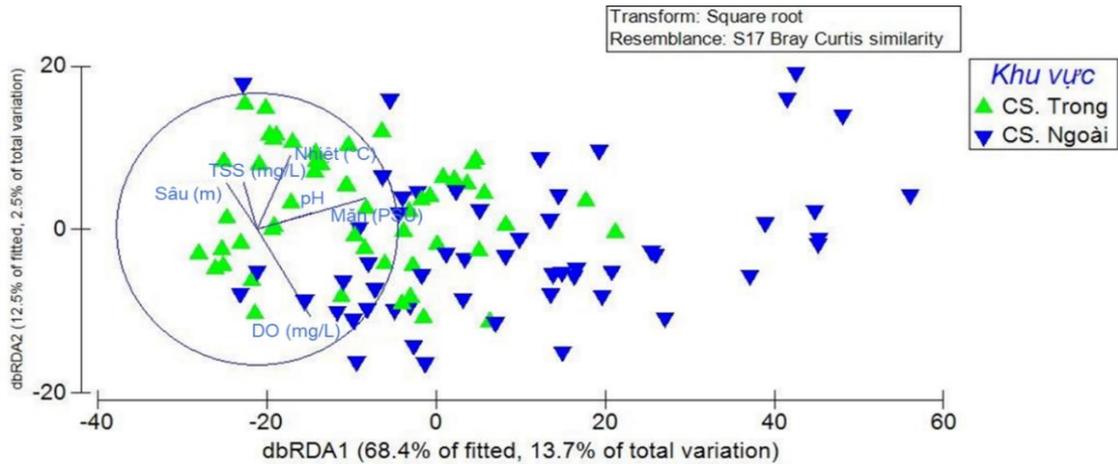
phương sai khu hệ tôm (Hình 3.16). Nghiên cứu này dùng 6 biến môi trường để giải thích biến động cấu trúc khu hệ tôm cửa sông Mê Kông, số lượng này tương đương với các nghiên cứu khu hệ giáp xác ở Vịnh Mexico [232], cửa sông Guadalquivir [233], sông Paraná, Saladillo, Salado, Coronda [101], vịnh Laizhou [175], như cửa sông Bakkhali [158], ven biển Nam Brazil [234]. Tuy nhiên, số biến môi trường trong nghiên cứu này chỉ giải thích được 16,2%, trong khi các nghiên cứu khác giải thích từ 37,55% đến 86,2% biến động phương sai (Phụ lục 3.9). Có 2 nguyên nhân lý giải cho tỷ lệ giải thích phương sai của nghiên cứu này thấp hơn các nghiên cứu khác: (1) Số loài trong khu hệ tôm cửa sông Mê Kông quá đa dạng khi so với các cửa sông khác (Bảng 3.5). Rõ ràng, khi chỉ phân tích tương tác giữa các biến môi trường với một số loài ưu thế trong quần xã thì các biến này giải thích hơn 80% phương sai (Hình 3.19); tuy nhiên, nếu phân tích toàn bộ quần xã thì tỷ lệ giải thích phương sai giảm chỉ còn 16,2%. (2) Các biến môi trường trong nghiên cứu này là các thông số nước mặt cơ bản, thiếu các đặc điểm môi trường trầm tích, vốn có khả năng ảnh hưởng đến khu hệ tôm như: Dinh dưỡng (TN, OM, Chl, NH_4^+ , NO_3^- , NO_2^- , PO_4^{3-}), thành phần trầm tích, lưu lượng, v.v.



Hình 3.16. Phân tích DistLM (Distance based linear models) và minh họa qua biểu đồ dbRDA (Distance-based redundancy analysis) mô tả mối liên hệ đa biến giữa khu hệ tôm và các thông số môi trường theo cửa sông

Phân bố theo không gian (khu vực khảo sát)

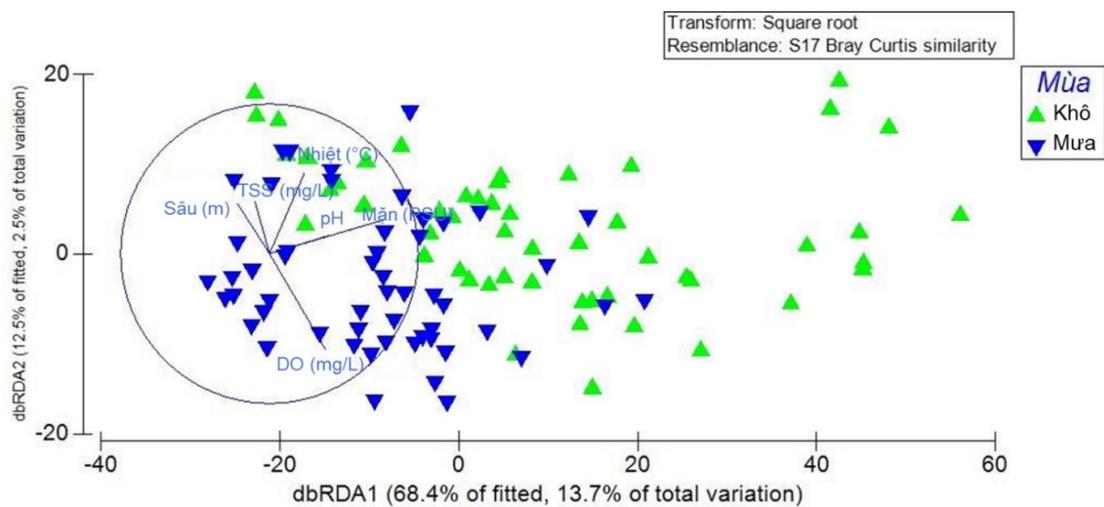
Phân tích DistLM cho thấy khu vực cửa sông ngoài chịu sự chi phối chính của DO, độ mặn và pH, trong khi cửa sông trong chịu sự chi phối của độ sâu, TSS và nhiệt độ (Hình 3.17). Các đặc điểm của khu hệ tôm như mật độ, sinh khối và đa dạng sinh học ghi nhận tương quan thuận với DO, độ mặn và pH nhưng tương quan nghịch với độ sâu (Bảng 3.13). Đó là lý do tại sao quần xã tôm khu vực cửa sông ngoài có mật độ, sinh khối và đa dạng sinh học cao hơn khi so với quần xã tôm khu vực cửa sông.



Hình 3.17. Phân tích DistLM (Distance based linear models) và minh họa qua biểu đồ dbRDA (Distance-based redundancy analysis) mô tả mối liên hệ đa biến giữa khu hệ tôm và các thông số môi trường theo khu vực khảo sát

Phân bố theo thời gian (mùa)

Phân tích DistLM cho thấy mùa khô chịu sự chi phối chính của độ mặn, nhiệt độ và pH, trong khi mùa mưa chịu sự chi phối của DO, độ sâu và TSS (Hình 3.18). Độ mặn và DO là 2 thông số môi trường chi phối mạnh nhất đến khu hệ tôm cửa sông Mê Kông. Tuy nhiên, trong phân tích tương quan tổng hợp, hệ số tương quan r của độ mặn từ 0,327 đến 0,524, cao hơn hệ số tương quan r của DO từ 0,206 đến 0,378 (Bảng 3.13). Do đó, độ mặn chi phối đến các đặc điểm của khu hệ tôm mạnh hơn DO. Hơn nữa, phân tích BIOENV cũng cho thấy độ mặn đóng vai trò chính trong chi phối cấu trúc thành phần loài khu hệ tôm (Bảng 3.14). Cho nên, quần xã tôm mùa khô có sinh khối và đa dạng sinh học cao hơn khi so với quần xã tôm mùa mưa.



Hình 3.18. Phân tích DistLM (Distance based linear models) và minh họa qua biểu đồ dbRDA (Distance-based redundancy analysis) mô tả mối liên hệ đa biến giữa khu hệ tôm và các thông số môi trường theo mùa

Tóm lại, các đặc điểm và cấu trúc khu hệ tôm vùng cửa sông Mê Kông có biến động theo không gian và thời gian. Với phân bố theo không gian cửa sông, mật độ, sinh khối và đa dạng ở cửa Ba Lai, nhìn chung, thấp hơn các cửa sông còn lại. Hơn nữa, cấu trúc khu hệ tôm cửa Ba Lai cũng có khác biệt với các cửa sông khác. Nguyên nhân có thể xuất phát từ ảnh hưởng của đập chắn lên điều kiện môi trường thủy văn sông Ba Lai, từ đó ảnh hưởng đến hệ thủy sinh vật, trong đó có nhóm tôm. Với phân bố theo không gian khu vực khảo sát, khu vực ngoài cửa sông có mật độ, sinh khối và đa dạng sinh học cao hơn hẳn khu vực trong cửa sông. Về phân bố theo thời gian, mùa khô có sinh khối và đa dạng sinh học cao hơn đáng kể khi so với mùa mưa. Sự khác biệt và biến động trong độ mặn là nguyên nhân chính, khiến cho các đặc điểm và cấu trúc thành phần loài khu hệ tôm biến động theo khu vực và mùa khảo sát. Căn cứ vào mức độ giải thích biến động phương sai (Estimates of components of variation ECV, Phụ lục 3.10), hầu hết các đặc điểm và cả cấu trúc khu hệ tôm biến động mạnh nhất theo khu vực khảo sát, sau đó là thời gian và cửa sông. Biến động theo cửa sông giải thích ít nhất biến động trong phương sai vì sự khác biệt theo cửa sông chủ yếu đến từ sự khác biệt giữa cửa Ba Lai với các cửa còn lại. Các cửa này nhìn chung không có sự khác biệt trong đặc điểm và cả cấu trúc khu hệ tôm.

3.3.3.2. Phân bố các nhóm sinh thái

Các nhóm sinh thái

Dựa vào tương tác đa biến giữa giữa 13 loài điển hình trong khu hệ tôm (Bảng 3.6) và các thông số môi trường, tập trung vào độ mặn (Hình 3.19, Bảng 3.15), có thể chia các loài tôm điển hình làm 4 nhóm chính:

(1) Nhóm tôm “lợ hướng mặn”: Nhóm này sống chủ yếu ở vùng cửa sông ngoài ra biển. Chúng có đặc trưng là tương quan thuận chặt chẽ với độ mặn (Bảng 3.15) vì chúng chủ yếu là các loài tôm biển (chủ yếu họ Penaeidae). Nhóm tôm này có môi trường sống chủ yếu là vùng nước mặn ngoài khơi, tại đây chúng tiến hành sinh sản. Ấu trùng sau đó trôi dạt vào các vùng rừng ngập mặn, cửa sông, ven biển. Nơi đây chúng phát triển thành con non, sau đó di cư về lại vùng biển khơi. Nhóm này thích nghi với điều kiện mặn cao, có khả năng (nhưng kém) chống chịu với độ mặn thấp. Trong khu hệ tôm cửa sông Mê Kông, nhóm “lợ hướng mặn” gồm các loài của giống *Parapenaeopsis*: *P. cornuta*, *P. hungerfordi*, *P. sculptilis*, *P. hardwickii* và giống *Penaeus*: *P. esculentus*, *P. indicus*, *P. marginatus*, *P. merguensis*, *P. monodon*, *P. silasi*. Điển hình của nhóm “lợ hướng mặn” là loài tôm sắt cứng *P. hardwickii*.

(2) Nhóm tôm “lợ hướng ngọt”: Sống chủ yếu ở vùng cửa sông trong lên vùng nước ngọt thượng nguồn. Đặc trưng nhóm tôm này là tương quan nghịch chặt chẽ với độ mặn (Bảng 3.15) vì chúng có nguồn gốc chủ yếu là các loài tôm nước ngọt (chủ

yếu họ Palaemonidae). Nhóm này có môi trường sống chủ yếu là vùng nước ngọt thượng nguồn, tuy nhiên, chúng sẽ di cư về vùng cửa sông và tiến hành sinh sản tại đây. Sau đó ấu trùng phát triển thành con non và di cư lên thượng nguồn nước ngọt để tiếp tục sinh trưởng và phát triển. Nhóm này rất nhạy cảm với độ mặn, chúng có khả năng (nhưng kém) chống chịu với độ mặn cao. Trong khu hệ tôm cửa sông Mê Kông, nhóm “lợ hướng ngọt” gồm một bộ phận của giống *Macrobrachium*: TCX *M. rosenbergii* và tép mỏng sen *M. mirabile*. Loài tép mỏng sen có khả năng chống chịu mặn kém hơn TCX vì hệ số tương quan (nghịch) với độ mặn của tép mỏng ($r = -0,549$) cao hơn tôm càng ($r = -0,147$). Do đó, điển hình của nhóm “lợ hướng ngọt” là loài tép mỏng sen *M. mirabile*.

Nhóm tôm “thuần lợ”: Nhóm này sinh trưởng và sinh sản chủ yếu ở giữa cửa sông trong và cửa sông ngoài. Đặc trưng của nhóm này là khả năng thích nghi cao với điều kiện nước lợ và liên tục biến động theo không - thời gian, do đó, chúng vừa có khả năng chống chịu khi độ mặn lên cao và cả khi điều kiện độ mặn xuống thấp. Để hiểu rõ đặc tính sinh thái của nhóm này, phải chia chúng thành hai nhóm nhỏ: “thuần lợ hướng mặn” và “thuần lợ điển hình”:

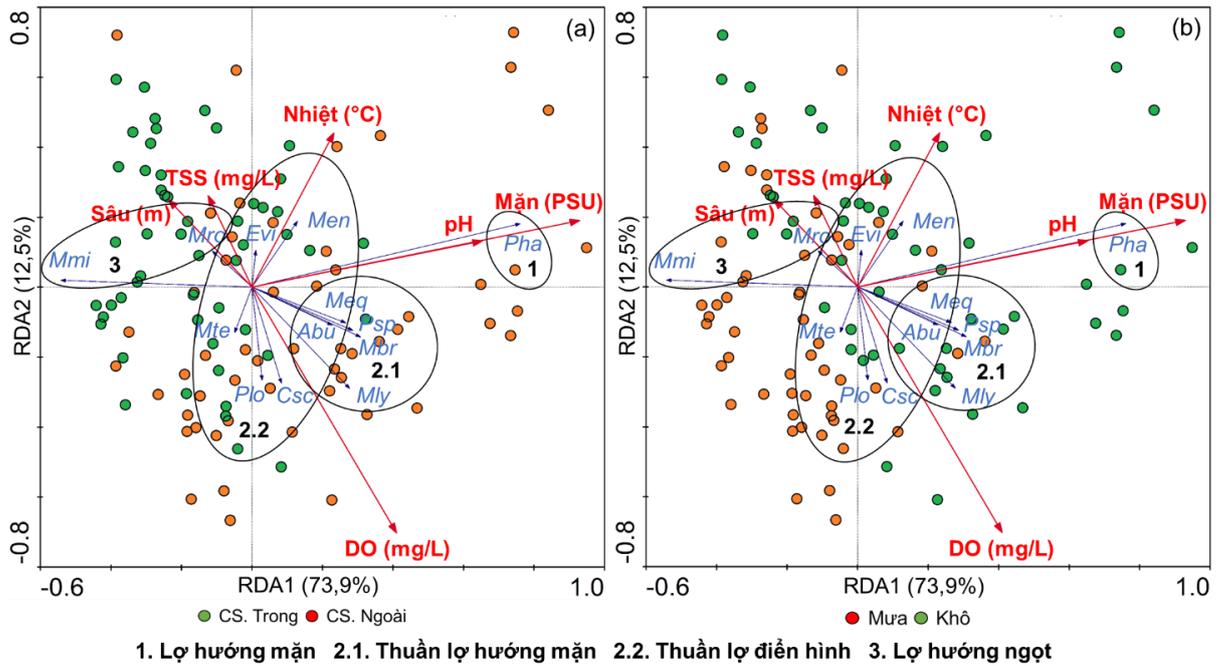
(3) Nhóm “thuần lợ hướng mặn” có đặc trưng là tương quan thuận với độ mặn nhưng không mạnh bằng nhóm “lợ hướng mặn” (Bảng 3.15). Do đó, nhóm tôm này vẫn ưu tiên khu vực nước lợ có độ mặn cao để sinh trưởng. Trong khu hệ tôm cửa sông Mê Kông, nhóm “thuần lợ hướng mặn” gồm một bộ phận của giống *Macrobrachium*: Tôm bầu *M. equidens*, một bộ phận của giống *Metapenaeus*: Tép bạc trắng *M. lysianassa*, tép bạc nghệ *M. brevicornis*; tôm gõ mõ *Alpheus buckupi*. Mặc dù loài *M. brevicornis* tương quan với độ mặn mạnh nhất trong các loài thuộc nhóm này. Tuy nhiên, loài *M. equidens* được lựa chọn làm điển hình của nhóm “thuần lợ hướng mặn” vì có tương quan dương với độ mặn ($r = 0,335$) và chúng chiếm ưu thế trong hầu hết các cửa sông, khu vực và mùa khảo sát (Bảng 3.15).

(4) Đối với nhóm “thuần lợ điển hình” có đặc trưng là tương quan thuận (không có ý nghĩa) với độ mặn (Bảng 3.15). Do đó, nhóm tôm này có khả năng sinh trưởng bất kỳ vùng nước lợ nào trong khu vực trong đến ngoài cửa sông. Trong khu hệ tôm cửa sông Mê Kông, nhóm “thuần lợ điển hình” gồm một bộ phận của giống *Metapenaeus*: Tép bạc nghệ *M. tenuipes*, tép bạc đất *M. ensis*; tôm tít *Cloridopsis scorpio*; *Palaemon longirostris*; tôm chông *Exopalaemon vietnamicus*. Điển hình của nhóm “thuần lợ điển hình” là loài tôm chông *Exopalaemon vietnamicus* vì chúng ưu thế hơn các loài còn lại trong nhóm.

Tóm lại, theo mức độ chịu mặn, các nhóm sinh thái tôm sắp xếp theo thứ tự “lợ hướng ngọt” < “thuần lợ” < “lợ hướng mặn”. Chưa có bằng chứng so sánh về khả

năng chịu mặn của 2 nhóm “thuần lợ hướng mặn” và “thuần lợ điển hình”. Chỉ có thể kết luận nhóm “thuần lợ hướng mặn” ưu tiên sinh trưởng ở vùng lợ có độ mặn cao, trong khi nhóm “thuần lợ điển hình” không có sự ưu tiên trong phân bố vì chúng có thể sinh trưởng tốt ở bất kỳ vùng lợ nào ở cửa sông. Theo mức độ đa dạng loài (định tính), các nhóm sinh thái tôm sắp xếp theo thứ tự “lợ hướng ngọt” < “lợ hướng mặn” < “thuần lợ”.

Nghiên cứu này đã chỉ ra rằng các loài trong cùng một giống có thể có những đặc tính sinh thái khác nhau, minh chứng qua khác biệt trong khả năng chịu mặn. Ví dụ, trong giống *Metapenaeus*, khả năng chịu mặn tăng dần từ *M. tenuipes* đến *M. brevicornis* (*M. tenuipes* < *M. ensis* < *M. lysianassa* < *M. brevicornis*), trong khi ở giống *Macrobrachium*, *M. mirabile* có khả năng chịu mặn thấp nhất so với *M. rosenbergii* và *M. equidens* (*M. mirabile* < *M. rosenbergii* < *M. equidens*). Những khác biệt này phản ánh khả năng lực sinh lý đặc trưng theo loài (species - specific physiological capacities) trong việc thích nghi với các đặc điểm môi trường. Các phản ứng khác nhau giữa các loài trong cùng một giống cũng được ghi nhận qua một số nghiên cứu trên thế giới. Ví dụ, Mashiko và Shy (2008) đã nghiên cứu các loài tôm nước ngọt thuộc chi *Macrobrachium* (*M. nipponense*, *M. formosense*, *M. asperulum*) sinh sống ở Đông Bắc Á: Nhật Bản, Đài Loan và khu vực lân cận. Mặc dù các loài này có hình thái cơ thể rất giống nhau về kích thước trứng, số lượng trứng, mức độ phát triển của ấu trùng [235]. González-Ortegón và cộng sự (2006) đã phân tích khả năng điều hòa áp suất thẩm thấu của một số loài tôm phổ biến trong hệ sinh thái cửa sông Guadalquivir, Tây Ban Nha. Kết quả cho thấy loài *Palaemon serratus*, có điểm đẳng thẩm cao và phạm vi điều hòa hẹp, chỉ vào cửa sông vào giai đoạn sinh sản. Trong khi, loài *P. longirostris* và *P. macrodactylus* có điểm đẳng thẩm thấp hơn và phạm vi điều hòa rộng hơn, hoàn thành sống trong môi trường nước lợ [233]. Các nghiên cứu này cho thấy, ngay cả trong cùng một giống, các loài tôm có thể sở hữu những đặc điểm sinh lý và sinh thái riêng biệt, dẫn đến phản ứng khác nhau với các yếu tố môi trường, ví dụ độ mặn. Điều này chứng minh tiềm năng sử dụng các loài trong khu hệ tôm làm chỉ thị sinh học trong việc theo dõi và hiểu rõ các biến động môi trường.



Hình 3.19. Phân tích RDA (Redundancy analysis) mô tả mối liên hệ đa biến giữa các loài điển hình trong khu hệ tôm và các thông số môi trường theo không gian (a) và thời gian (b). Tên loài viết tắt thể hiện trong Bảng 3.6

Bảng 3.15. Kết quả phân tích tương quan Spearman giữa mật độ các loài điển hình trong khu hệ tôm và một số thông số môi trường nước mặn cửa sông Mê Kông ($p < * 0,05; ** 0,01; *** 0,001$)

	Độ mặn	DO	pH	Độ sâu	Nhiệt độ	TSS
1. Đại diện nhóm tôm lợ hướng mặn						
<i>Pha</i>	0,628***	0,191*	0,445***	-0,197*	0,194*	-0,043
2. Đại diện nhóm tôm thuận lợ hướng mặn						
<i>Meq</i>	0,335**	0,284**	0,120	-0,096	0,115	-0,053
<i>Psp</i>	0,297**	0,229*	0,121	-0,100	-0,171	-0,083
<i>Mbr</i>	0,360***	0,317**	0,160	-0,109	-0,171	0,039
<i>Mly</i>	0,303**	0,354***	0,060	-0,190	-0,020	-0,119
<i>Abu</i>	0,198*	0,081	0,155	-0,083	0,006	-0,095
3. Đại diện nhóm tôm thuận lợ điển hình						
<i>Evi</i>	0,099	0,082	-0,021	0,168	0,093	-0,006
<i>Csc</i>	0,076	0,282**	0,006	0,139	-0,161	-0,141
<i>Men</i>	0,101	-0,054	-0,066	-0,058	0,295**	0,012
<i>Mte</i>	0,029	0,143	-0,010	0,020	-0,145	0,105
<i>Plo</i>	0,036	0,240*	-0,094	-0,038	-0,148	-0,103
4. Đại diện nhóm tôm lợ hướng ngọt						
<i>Mro</i>	-0,147	-0,141	-0,063	-0,105	0,076	0,046
<i>Mmi</i>	-0,549***	-0,327**	-0,477***	0,105	-0,160	0,163

Ghi chú: Tên loài viết tắt thể hiện trong Bảng 3.6

Phân bố các nhóm sinh thái thông qua các loài điển hình

+ Theo không gian (Cửa sông)

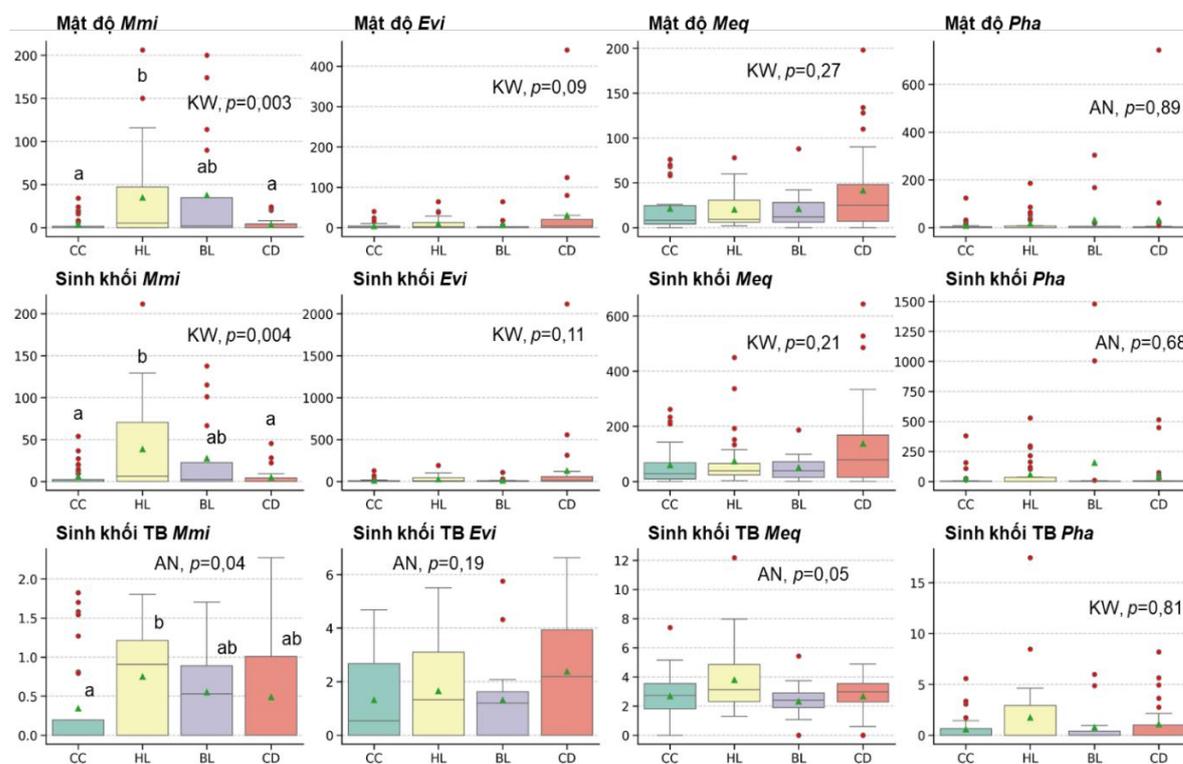
Mật độ trung bình loài *M. mirabile* ở cửa Ba Lai và Hàm Luông gần tương đương và không khác biệt ý nghĩa thống kê, tương ứng là $37,75 \pm 67,75$ cá thể/1.000 m², $34,81 \pm 52,09$ cá thể/1.000 m². Tuy nhiên, mật độ loài *M. mirabile* có ghi nhận sự khác biệt thống kê giữa cửa Hàm Luông và cửa Cỏ Chiên ($4,44 \pm 67,75$ cá thể/1.000 m²) và cửa Đại ($3,43 \pm 67,75$ cá thể/1.000 m²), nơi ghi nhận mật độ loài thấp hơn. Mật độ trung bình các loài *E. vietnamicus*, *M. equidens*, *P. hardwickii*, gần tương đương và không có sự khác biệt thống kê theo cửa sông. Mật độ loài *E. vietnamicus*, dao động từ $4,00 \pm 8,36$ cá thể/1.000 m² (Cỏ Chiên) đến $30,29 \pm 84,76$ cá thể/1.000 m² (cửa Đại). Mật độ loài *M. equidens* từ $20,19 \pm 19,87$ cá thể/1.000 m² (Hàm Luông) đến $41,64 \pm 49,25$ cá thể/1.000 m² (cửa Đại). Mật độ loài *P. hardwickii* từ $8,00 \pm 22,87$ cá thể/1.000 m² (Cỏ Chiên) đến $32,79 \pm 140,83$ cá thể/1.000 m² (cửa Đại) (Hình 3.20).

Sinh khối trung bình ghi nhận biến động giống với mật độ trung bình. Sinh khối trung bình loài *M. mirabile* có sự khác biệt thống kê theo cửa sông; tuy nhiên các loài còn lại không ghi nhận có sự khác biệt. Sinh khối trung bình loài *M. mirabile* ở cửa Hàm Luông với $38,53 \pm 54,19$ g/1.000 m² cao hơn cửa Cỏ Chiên ($6,03 \pm 12,74$ g/1.000 m²) và cửa Đại ($4,75 \pm 10,46$ g/1.000 m²). Sinh khối trung bình loài *M. mirabile* ở cửa Hàm Luông không ghi nhận khác biệt với các cửa còn lại ($27,56 \pm 48,18$ g/1.000 m²). Sinh khối trung bình loài *E. vietnamicus*, dao động từ $10,89 \pm 25,40$ g/1.000 m² (Cỏ Chiên) đến $129,20 \pm 407,08$ g/1.000 m² (cửa Đại). Sinh khối trung bình loài *M. equidens* từ $49,93 \pm 49,06$ g/1.000 m² (Ba Lai) đến $137,37 \pm 171,12$ g/1.000 m² (cửa Đại). Sinh khối trung bình loài *P. hardwickii* từ $22,36 \pm 72,93$ g/1.000 m² (Cỏ Chiên) đến $156,53 \pm 125,77$ g/1.000 m² (cửa Đại) (Hình 3.20).

Chỉ có sinh khối trung bình cá thể loài *M. mirabile* là có sự khác biệt ý nghĩa theo cửa sông, các loài còn lại có sinh khối trung bình cá thể không có sự khác biệt ý nghĩa theo cửa sông. Cửa Hàm Luông có sinh khối trung bình cá thể loài *M. mirabile* cao nhất ($0,75 \pm 0,65$ g), trong khi cửa Cỏ Chiên thấp nhất với $0,35 \pm 0,64$ g. Cửa Ba Lai và cửa Đại có sinh khối trung bình cá thể gần tương đương, tương ứng là $0,55 \pm 0,60$ g và $0,49 \pm 0,73$ g. Sinh khối trung bình cá thể các loài *E. vietnamicus*, *M. equidens*, *P. hardwickii* gần tương đương giữa các cửa sông. Cụ thể, loài *E. vietnamicus* có sinh khối trung bình cá thể từ $1,32 \pm 1,55$ g đến $2,38 \pm 2,06$ g, loài *M. equidens* từ $2,33 \pm 1,35$ g đến $3,81 \pm 2,25$ g, loài *P. hardwickii* từ $0,61 \pm 1,25$ g đến $1,75 \pm 3,51$ g (Hình 3.20).

Khi phân tích biến động mật độ và sinh khối 4 loài tôm điển hình theo biến động không gian cửa sông thì chỉ có loài tép mỏng sen *M. mirabile* (điển hình cho nhóm “lợ hướng ngọt”) có thể hiện sự khác biệt theo cửa sông. Cụ thể, mật độ và sinh khối

loài này ghi nhận cao nhất ở cửa Hàm Luông và thấp nhất ở cửa Đại. Sự khác biệt trong đặc điểm môi trường các cửa sông dường như vẫn chưa đủ để gây ra biến động trong mật độ và sinh khối của 3 loài *E. vietnamicus*, *M. equidens*, *P. hardwickii*. Nói cách khác, chúng có sức chống chịu với môi trường tốt hơn khi so với *M. mirabile*, vốn nhạy cảm với sự thay đổi môi trường.



Hình 3.20. Mật độ (cá thể/1.000 m²), sinh khối (g/1.000 m²) và sinh khối trung bình cá thể (g) của 4 loài tôm điển hình cho 4 nhóm sinh thái tôm phân bố theo cửa sông.

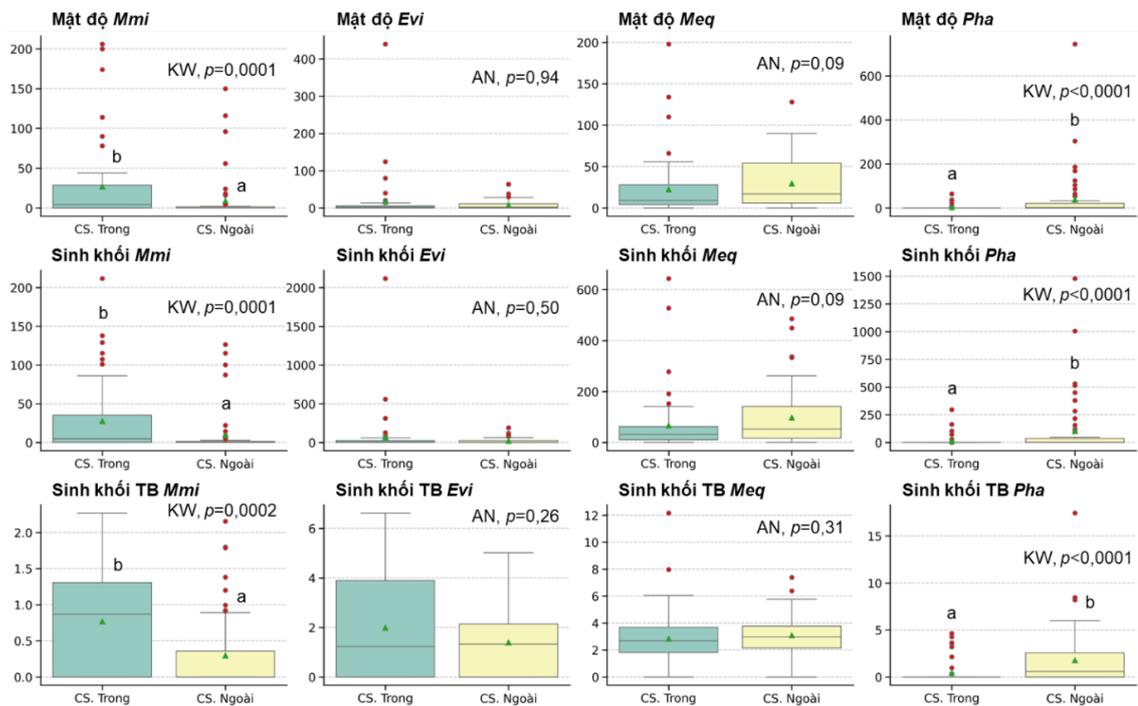
AN: ANOVA, KW: Kruskal-Wallis, các ký tự *a*, *b* là phân tích hậu kiểm, cùng ký tự là khác biệt không ý nghĩa thống kê ($p > 0,05$). Tên loài viết tắt thể hiện trong Bảng 3.6. (Chú thích biểu đồ hộp: Chấm đỏ: Giá trị ngoại lệ, tam giác xanh lá: Giá trị trung bình, đường gạch ngang: Giá trị trung vị)

+ Theo không gian (Vị trí khảo sát)

Chỉ có mật độ, sinh khối và sinh khối trung bình cá thể loài *M. mirabile* và *P. hardwickii* thể hiện sự biến động theo khu vực khảo sát. Loài *M. mirabile* điển hình cho nhóm “lợ hướng ngọt”, ngược lại loài *P. hardwickii* điển hình cho nhóm “lợ hướng mặn” nên 2 loài này biến động ngược chiều nhau. Cụ thể, mật độ, sinh khối và sinh khối trung bình loài *M. mirabile* ghi nhận cao ở khu vực trong cửa sông, trong khi loài *P. hardwickii* ghi nhận cao ở khu vực ngoài cửa sông. Trong cửa sông, mật độ, sinh khối và sinh khối trung bình loài *M. mirabile* tương ứng là $27,00 \pm 49,59$ cá thể/1.000 m², $27,73 \pm 44,71$ g/1.000 m², $0,77 \pm 0,69$ g, cao hơn đáng kể khi so với ngoài cửa sông, lần lượt là $9,22 \pm 29,12$ cá thể/1.000 m², $9,31 \pm 28,53$ g/1.000 m², $0,30 \pm 0,56$ g. Trong khi đó, mật độ, sinh khối và sinh khối trung bình loài *P.*

hardwickii khu vực ngoài cửa sông tương ứng là $38,22 \pm 112,85$ cá thể/1.000 m², $102,57 \pm 264,50$ g/1.000 m², $1,78 \pm 3,07$ g, cao hơn đáng kể khi so với trong cửa sông, lần lượt là $3,15 \pm 11,09$ cá thể/1.000 m², $12,44 \pm 48,10$ g/1.000 m², $0,42 \pm 1,16$ g (Hình 3.21).

Mật độ, sinh khối và sinh khối trung bình cá thể 2 loài thuần lợi, bao gồm “thuần lợi điển hình” *E. vietnamicus* và “thuần lợi hướng mặn” *M. equidens*, điều không cho thấy sự khác biệt ý nghĩa theo khu vực khảo sát. Mật độ loài *E. vietnamicus* từ 8,96 - 16,70 cá thể/1.000 m², loài *M. equidens* từ 22,48 - 29,78 cá thể/1.000 m². Sinh khối loài *E. vietnamicus* từ 21,78 - 71,16 g/1.000 m², loài *M. equidens* từ 67,72 - 98,08 g/1.000 m². Sinh khối trung bình cá thể loài *E. vietnamicus* từ 1,40 - 1,99 g, loài *M. equidens* từ 2,83 - 3,08 g (Hình 3.21).



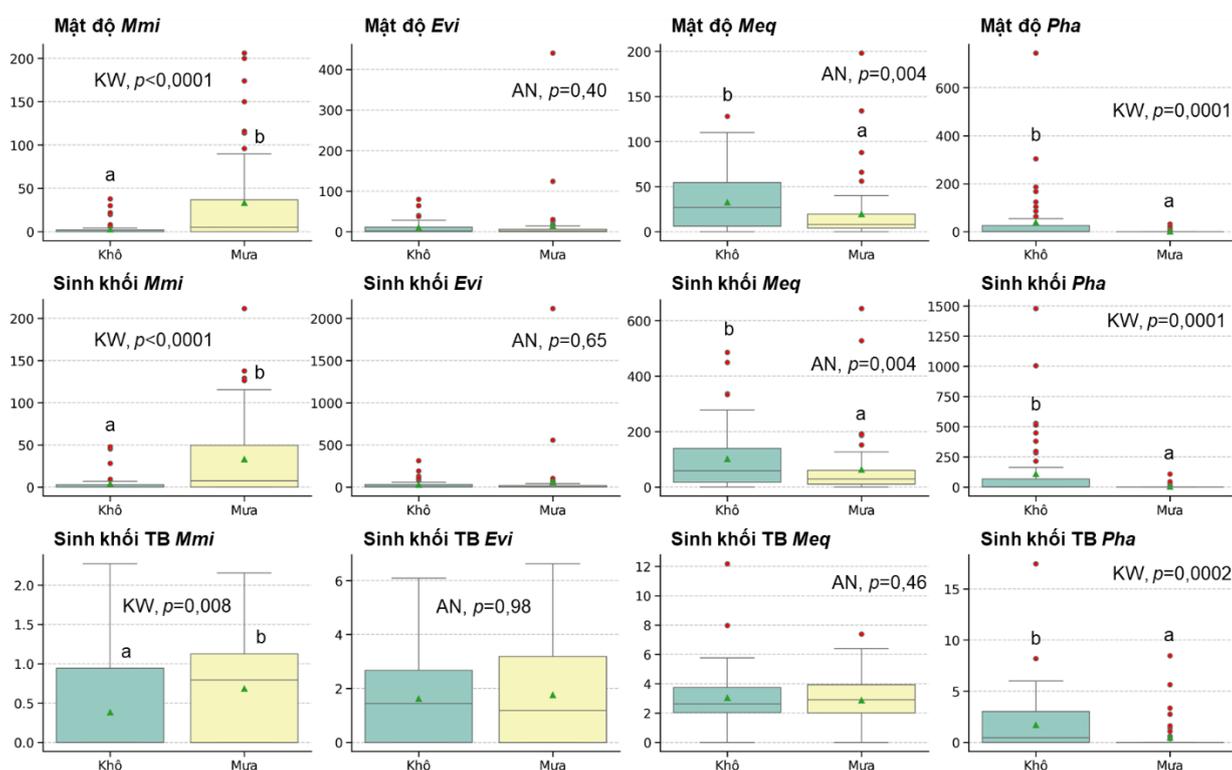
Hình 3.21. Mật độ (cá thể/1.000 m²), sinh khối (g/1.000 m²) và sinh khối trung bình (g) của 4 loài tôm điển hình cho 4 nhóm sinh thái tôm phân bố theo khu vực khảo sát. AN: ANOVA, KW: Kruskal-Wallis, các ký tự *a*, *b* là phân tích hậu kiểm, cùng ký tự là khác biệt không ý nghĩa thống kê ($p > 0,05$). Tên loài viết tắt thể hiện trong Bảng 3.6. (Chú thích biểu đồ hộp: Chấm đỏ: Giá trị ngoại lệ, tam giác xanh lá: Giá trị trung bình, đường gạch ngang: Giá trị trung vị)

+ Theo thời gian (Mùa)

Khi đánh giá biến động theo mùa khảo sát thì chỉ có mật độ, sinh khối và sinh khối trung bình cá thể loài *M. mirabile* và *P. hardwickii* thể hiện sự khác biệt ý nghĩa giữa mùa khô và mùa mưa. Giống như biến động theo khu vực khảo sát, 2 loài này cũng biến động ngược chiều nhau. Cụ thể, mật độ, sinh khối và sinh khối trung bình loài *M. mirabile* ghi nhận cao ở mùa mưa, trong khi loài *P. hardwickii* ghi nhận cao

ở mùa khô. Mùa mưa, mật độ, sinh khối và sinh khối trung bình loài *M. mirabile* tương ứng là $33,41 \pm 54,17$ cá thể/1.000 m², $32,97 \pm 49,31$ g/1.000 m², $0,68 \pm 0,65$ g, cao hơn đáng kể khi so mùa khô, lần lượt là $2,81 \pm 7,53$ cá thể/1.000 m², $4,06 \pm 11,33$ g/1.000 m², $0,38 \pm 0,66$ g. Ngược lại, mật độ, sinh khối và sinh khối trung bình loài *P. hardwickii* mùa khô tương ứng là $39,22 \pm 112,91$ cá thể/1.000 m², $110,43 \pm 265,40$ g/1.000 m², $1,72 \pm 2,96$ g, cao hơn đáng kể khi so với mùa mưa, lần lượt là $2,15 \pm 6,09$ cá thể/1.000 m², $4,58 \pm 16,44$ g/1.000 m², $0,48 \pm 1,48$ g (Hình 3.22).

Mật độ, sinh khối và sinh khối trung bình cá thể 2 loài thuần lợ *E. vietnamicus* và *M. equidens*, vẫn không cho thấy sự khác biệt ý nghĩa theo mùa khảo sát. Mật độ loài *E. vietnamicus* từ 10,48-15,19 cá thể/1.000 m², loài *M. equidens* từ 19,70 - 32,56 cá thể/1.000 m². Sinh khối loài *E. vietnamicus* từ 29,48 - 63,46 g/1.000 m², loài *M. equidens* từ 63,31 - 101,79 g/1.000 m². Sinh khối trung bình cá thể loài *E. vietnamicus* từ 1,63 - 1,76 g, loài *M. equidens* từ 2,88 - 3,04 g (Hình 3.22).



Hình 3.22. Mật độ (cá thể/1.000 m²), sinh khối (g/1.000 m²) và sinh khối trung bình (g) của 4 loài tôm điển hình cho 4 nhóm sinh thái tôm phân bố theo mùa. AN: ANOVA, KW: Kruskal-Wallis, các ký tự *a*, *b* là phân tích hậu kiểm, cùng ký tự là khác biệt không ý nghĩa thống kê ($p > 0,05$). Tên loài viết tắt thể hiện trong Bảng 3.6. (Chú thích biểu đồ hộp: Chấm đỏ: Giá trị ngoại lệ, tam giác xanh lá: Giá trị trung bình, đường gạch ngang: Giá trị trung vị)

Như vậy, 2 loài “lợ hướng ngọt” *M. mirabile* và “lợ hướng mặn” *P. hardwickii* có phần nhạy cảm hơn khi so với 2 loài thuần lợ (*E. vietnamicus* và *M. equidens*). Cụ

thể, loài *M. mirabile*, có đặc tính “hướng ngọt”, nhạy cảm với độ mặn cao nên thường ưu thế ở khu vực trong cửa sông và vào mùa mưa; ngược lại, loài *P. hardwickii*, có tính “hướng mặn”, nhạy cảm với điều kiện độ mặn thấp nên thường ưu thế ở khu vực ngoài cửa sông và vào mùa khô. Khi so sánh tính nhạy cảm của *M. mirabile* và *P. hardwickii* thì dường như loài *M. mirabile* có phản nhạy cảm hơn vì loài này thể hiện cả sự biến động theo cửa sông, trong khi các biến động theo cửa sông dường như chưa đủ để dẫn tới biến động trong mật độ và sinh khối của và *P. hardwickii*.

Mặc dù 2 loài thuần lợ là *E. vietnamicus* và *M. equidens* đều không ghi nhận có sự khác biệt ý nghĩa trong mật độ và sinh khối theo cửa sông, khu vực và cả mùa khảo sát nhưng sự phân bố của 2 loài này vẫn có xu hướng nhất định. Cụ thể, với loài thuần lợ *E. vietnamicus*, chúng vẫn có xu hướng thiên về vùng nước ngọt. Ví dụ, mật độ (cá thể/1.000 m²), sinh khối (g/1.000 m²) và sinh khối trung bình cá thể (g) loài này ở khu vực cửa sông trong (tương ứng là 16,70; 71,16; 1,99) vẫn ghi nhận cao hơn cửa sông ngoài (8,96; 21,78; 1,40); mùa mưa (15,19; 63,46; 1,76) cao hơn mùa khô (10,48; 29,48; 1,63). Đối với loài “thuần lợ hướng mặn” *M. equidens*, thích nghi tốt với cả độ mặn cao và thấp nhưng có xu hướng thiên về vùng nước mặn. Ví dụ, mật độ (cá thể/1.000 m²), sinh khối (g/1.000 m²) và sinh khối trung bình cá thể (g) loài này ở khu vực cửa sông ngoài (tương ứng là 29,78; 98,08; 3,08) vẫn ghi nhận cao hơn cửa sông trong (22,48; 67,02; 2,83); mùa khô (32,56; 101,79; 3,04) cao hơn mùa mưa (19,70; 63,31; 2,88).

3.4. Nghiên cứu diễn hình tôm càng xanh cửa sông Mê Kông

3.4.1. Mật độ, sinh khối

3.4.1.1. Mật độ, sinh khối

Bảng 3.16 thể hiện trung bình tổng mật độ, trung bình tổng sinh khối TCX ở từng điểm khảo sát theo cửa sông, khu vực và mùa khảo sát. Cửa sông Ba Lai và Cỏ Chiên có trung bình tổng mật độ TCX thấp, tương ứng $1,75 \pm 2,62$ cá thể/1.000 m² và $2,63 \pm 4,64$ cá thể/1.000 m², ngược lại, cửa Hàm Luông có trung bình tổng mật độ TCX cao, $5,19 \pm 5,23$ cá thể/1.000 m² (p - cửa sông = 0,02, Phụ lục 3.11). Trong cửa sông có trung bình tổng mật độ cá thể cao hơn ngoài cửa sông, $4,70 \pm 5,84$ cá thể/1.000 m² và $2,00 \pm 3,56$ cá thể/1.000 m² (p - khu vực = 0,0008, Phụ lục 3.11). Không có sự khác biệt ý nghĩa theo mùa trong trung bình tổng mật độ TCX, $3,96 \pm 5,89$ cá thể/1.000 m² vào mùa khô và $2,74 \pm 3,89$ cá thể/1.000 m² vào mùa mưa (p - mùa = 0,26, Phụ lục 3.11).

Trung bình tổng sinh khối và sinh khối trung bình cá thể chỉ ghi nhận có sự khác biệt theo khu vực khảo sát (Phụ lục 3.11). Cụ thể, trong cửa sông có trung bình tổng sinh khối và sinh khối trung bình cá thể lần lượt là $134,62 \pm 184,70$ g/1.000 m², $21,43$

$\pm 18,54 \text{ g}/1.000 \text{ m}^2$ cao hơn khi so với ngoài cửa sông, tương ứng là $65,03 \pm 117,77 \text{ g}/1.000 \text{ m}^2$, $14,85 \pm 21,07 \text{ g}/1.000 \text{ m}^2$. Theo cửa sông và mùa khảo sát, không có sự khác biệt trong trung bình tổng sinh khối và sinh khối trung bình cá thể (Phụ lục 3.11).

Bảng 3.16. Giá trị trung bình (\pm độ lệch chuẩn) mật độ, sinh khối, sinh khối trung bình (sinh khối TB) của tôm càng xanh cửa sông Mê Kông theo cửa sông, khu vực và mùa khảo sát

	Mật độ (Cá thể/1.000 m ²)	Sinh khối (g/1.000 m ²)	Sinh khối TB (g/1.000 m ²)
Cửa sông			
Ba Lai	1,75 \pm 2,62	48,09 \pm 65,59	14,22 \pm 20,05
Cổ Chiên	2,63 \pm 4,64	82,66 \pm 114,99	19,28 \pm 23,37
Cửa Đại	3,00 \pm 5,75	101,64 \pm 214,50	16,69 \pm 20,91
Hàm Luông	5,19 \pm 5,23	141,27 \pm 165,77	20,23 \pm 15,72
Khu vực khảo sát			
Cửa sông trong	4,70 \pm 5,84	134,62 \pm 184,70	21,43 \pm 18,54
Cửa sông ngoài	2,00 \pm 3,56	65,03 \pm 117,77	14,85 \pm 21,07
Mùa			
Khô	3,96 \pm 5,89	106,05 \pm 156,02	18,13 \pm 19,13
Mưa	2,74 \pm 3,89	93,60 \pm 161,34	18,15 \pm 21,06

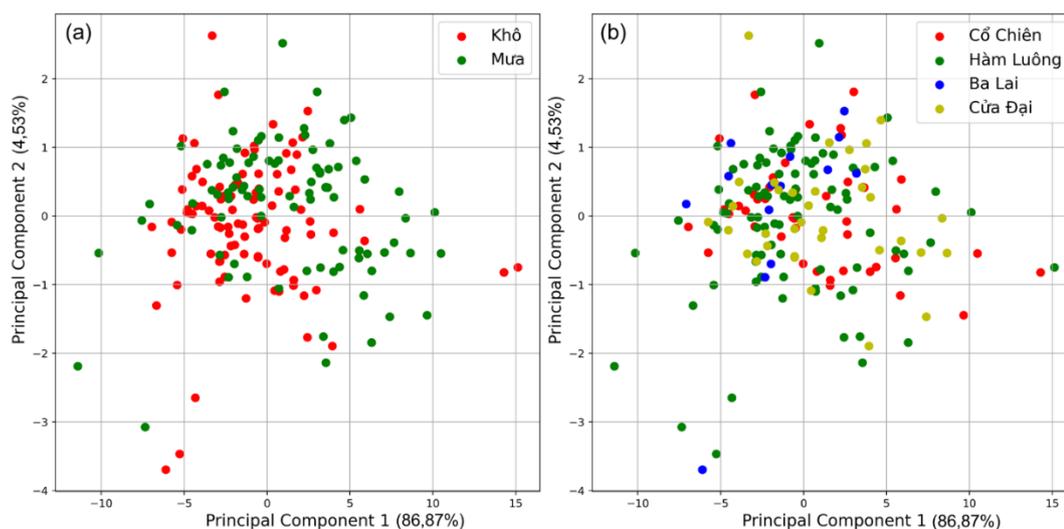
3.4.1.2. Hình thái

Đặc điểm hình thái tôm càng xanh

Phân tích thành phần chính (PCA) đối với các đặc điểm hình thái của một số cá thể TCX thu được ở cửa sông Mê Kông cho thấy hai trục đầu tiên của PCA đã giải thích phần lớn phương sai toàn bộ dữ liệu, đến 91,41%, trong đó trục PC1 chiếm ưu thế với 86,87% (Hình 3.23). Tất cả các đặc điểm hình thái trên trục PC1 đều dương, phản ánh sự biến thiên về kích thước tổng thể của các cá thể. Điều này có nghĩa là phần lớn các cá thể tôm cái khi phát triển tăng chiều dài (TL, CL, HL, AL, RL, TeL, càng, đốt càng) thì cũng tăng chiều cao (CH), ngang (DCL), rộng (CW, TeW, càng, đốt càng). Trong khi đó, PC2 (giải thích 4,54% phương sai) thể hiện sự khác biệt về hình dạng giữa các đặc điểm kích thước thân (có hệ số tải dương như TL, CL, DCL, CH, CW, HL, AL, RL, TeL và TeW) và đặc điểm hình thái càng (có hệ số tải âm như PL, IsL, MeL, CaL, PaL, DaL, IsW, MeW, CaW và PaW). Tương tự, trục PC2 cũng ghi nhận một số cá thể có sự phân cực giữa các chiều dài tổng thể và chiều dài, chiều rộng của càng (Phụ lục 3.12). Nói cách khác, đặc điểm hình thái của các cá thể mà trục PC2 tách ra được là chính là các cá thể tôm cái vừa thả trứng để hoàn thành quá trình sinh sản. Ở cuối quá trình sinh sản, năng lượng dự trữ của tôm cái gần như đã

cạn kiệt, mặc dù kích thước (dài, rộng) của cang lớn (vì tôm đã trưởng thành hoàn toàn) nhưng kích thước tổng thể có phần bị giảm đi.

Phân tích PCA cho thấy không có đặc điểm hình thái nào có chi phối mạnh, quyết định (hệ số tải > 0,7) [122] đến biến thiên phương sai của bộ số liệu. Nguyên nhân là (i) số liệu đã được chuyển đổi sang định dạng chuẩn (standardization) để so sánh đồng bộ giữa các biến có đơn vị và biên độ khác nhau, ví dụ tổng chiều dài TL có độ biến thiên từ 69,9 mm đến 215,0 mm trong khi IsW từ 0,9 mm đến 3,4 mm; (ii) biến thiên phương sai của bộ số liệu là thấp. Do đó, để kiểm tra có sự khác biệt trong tổng hợp các đặc điểm hình thái TCX theo yếu tố mùa (mưa, khô) và cửa sông (Ba Lai, Cổ Chiên, Cửa Đại và Hàm Luông), phân tích đa biến PERMANOVA 2 yếu tố được tiến hành. Kết quả cho thấy, các đặc điểm hình thái TCX có sự khác biệt ý nghĩa theo mùa (p -Permanova-Mùa = 0,018, p -Permdisp-Mùa = 0,44) nhưng không ghi nhận khác biệt theo cửa sông (p -Permanova-Cửa sông = 0,289, p -Permdisp-Cửa sông = 0,36) và tương tác mùa \times cửa sông (p -Permanova-Tương tác = 0,067). Cho nên, mặc dù có sự khác biệt ý nghĩa trong các đặc điểm hình thái theo mùa nhưng sự khác biệt này không quá lớn, điều này cũng thể hiện qua sự phân tách không rõ ràng của biểu đồ PCA (Hình 3.23b).



Hình 3.23. Biểu đồ phân tán thể hiện hai thành phần chính đầu tiên (PC1 và PC2) từ phân tích thành phần chính (PCA). (a) Theo thời gian (mùa), (b) theo không gian (cửa sông)

Giá trị trung bình các đặc điểm hình thái TCX ghi nhận theo mùa và cửa sông được thể hiện trong Bảng 3.17 và Phụ lục 3.13. Tổng chiều dài (TL) trung bình của các cá thể TCX Mê Kông là $141,6 \pm 23,0$ mm, thấp hơn chiều dài trung bình của các cá thể TCX ghi nhận ở Bắc Kalimantan, Indonesia ($134,2 \pm 17,7$ mm - $297,6 \pm 10,8$ mm) [236]; tuy nhiên, chiều dài trung bình TCX ở Mê Kông cao hơn hầu hết các khu vực khác như: Cửa sông Iko, Đông Nam Nigeria ($65,1 \pm 2,4$ mm) [237]; Các sông

Bandama, Bia, Comoe và Sassandra ở Tây Phi ($129,87 \pm 16,98$ mm) [121]; Sông Kariango, Waelawi và hồ Tempe ở Indonesia ($70,45 \pm 8,46$) [238]. Mặc dù, kích thước tổng thể của TCX ở các cửa sông Mê Kông nằm trong khoảng kích thước được ghi nhận của TCX phân bố ở các khu vực trên thế giới; tuy nhiên, nhìn chung, kích thước TCX Mê Kông tương đối lớn hơn một số khu vực trên thế giới. Thật vậy, TCX phân bố tự nhiên tập trung ở khu vực Ấn Độ Dương - Thái Bình Dương, từ Nam Á đến Đông Nam Á và Bắc Úc [72]. Ở vùng cửa sông Mê Kông, nơi hội đủ các điều kiện sinh thái và thủy văn lý tưởng cho loài này phát triển và đạt kích thước lớn. Ví dụ, TCX cần nước lợ nhẹ (2 - 10‰) trong giai đoạn ấu trùng, điều kiện cửa sông Mê Kông rất phù hợp. Sau đó, tôm có thể phát triển ở vùng nước ngọt nội đồng trong mạng lưới sông ngòi tự nhiên và nhân tạo rất phát triển ở ĐBSCL.

Bảng 3.17 cho thấy giá trị của hầu hết các đặc điểm hình thái TCX đều ghi nhận mùa mưa cao hơn mùa khô ($p < 0,05$), trừ CaW, điều này có nghĩa là mùa mưa TCX có kích thước và trọng lượng cao hơn mùa khô. Mặc dù, giá trị của tất cả các đặc điểm hình thái TCX ở cửa Ba Lai đều thấp hơn các cửa sông còn lại nhưng kết quả phân tích thống kê cho thấy không có sự khác biệt ý nghĩa của các đặc điểm hình thái giữa các cửa sông (p -values $> 0,05$, Phụ lục 3.13). Nguyên nhân kích thước và trọng lượng TCX ở cửa Ba Lai thấp hơn các cửa sông còn lại (mặc dù không có ý nghĩa rõ rệt) có thể được giải thích tương tự như mật độ và đa dạng, đều ghi nhận thấp nhất ở cửa Ba Lai, là do tác động của đập chắn gây ra điều kiện phát triển không tối ưu cho tôm.

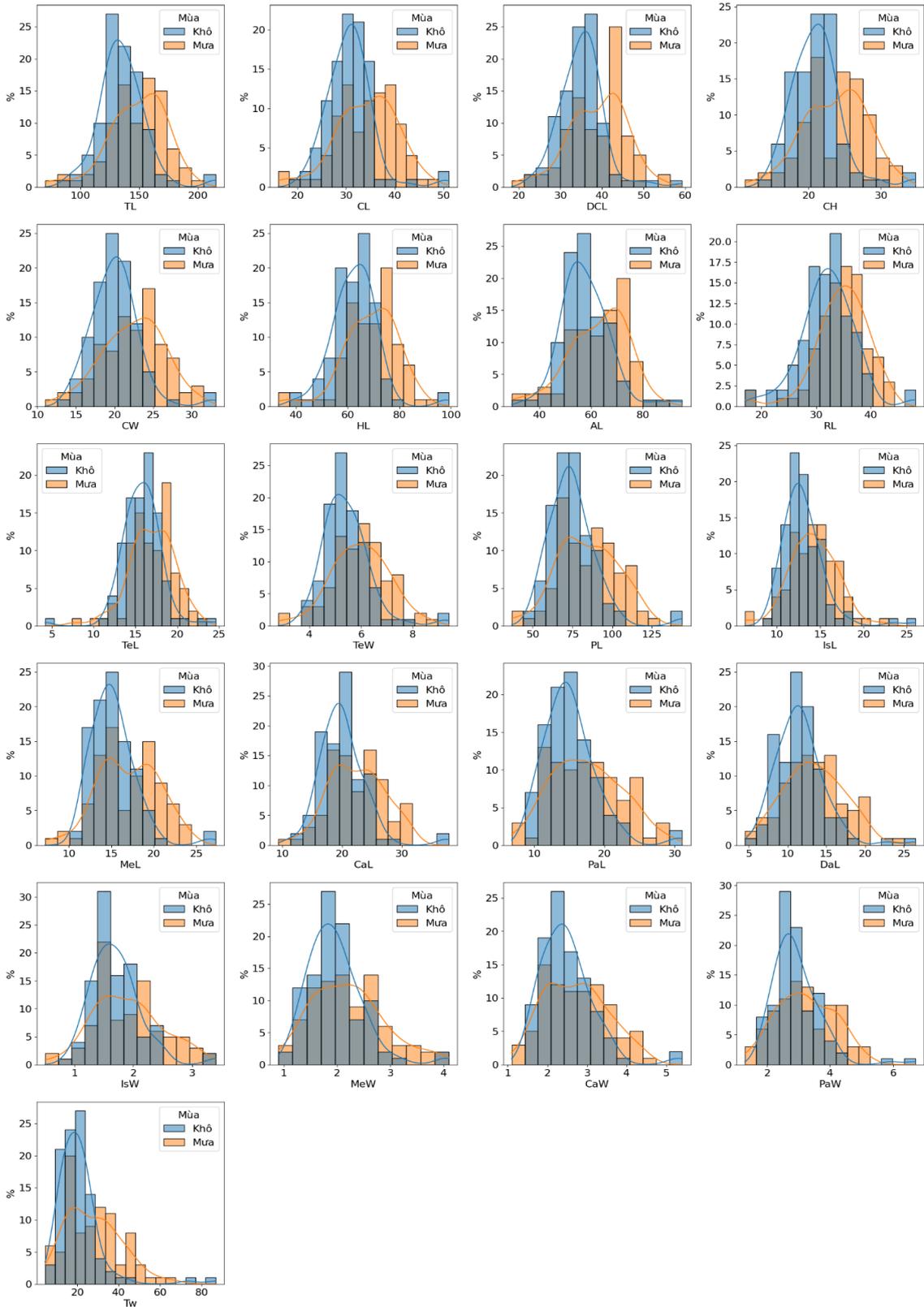
Bảng 3.17. Giá trị trung bình các đặc điểm hình thái của các cá thể tôm càng xanh thu được ở cửa sông Mê Kông vào mùa khô và mùa mưa

Đặc điểm	Khô (N = 99)		Mưa (N = 88)		Tổng hợp (N = 187)
	TB±SD	Min-Max	TB±SD	Min-Max	TB±SD
TL ^{***}	135,4 ^a ±19,9	89,2-215,0	148,5 ^b ±24,3	69,9-197,1	141,6±23,0
CL ^{***}	30,7 ^a ±4,7	20,4-51,1	34,2 ^b ±6,2	16,1-47,8	32,4±5,7
DCL ^{***}	35,1 ^a ±5,4	22,6-59,3	38,9 ^b ±6,9	18,3-54,1	36,9±6,4
CH ^{***}	21,1 ^a ±3,4	14,8-34,8	23,7 ^b ±4,3	11,2-32,5	22,3±4,1
CW ^{***}	20,1 ^a ±3,1	14,1-33,1	22,4 ^b ±4,0	11,0-30,7	21,2±3,8
HL ^{***}	62,8 ^a ±9,0	38,5-99,2	69,0 ^b ±10,6	33,1-90,9	65,7±10,2
AL ^{**}	57,7 ^a ±9,5	33,5-95,3	62,6 ^b ±11,6	29,1-88,1	60,0±10,8
RL ^{***}	32,1 ^a ±4,9	18,1-48,1	34,7 ^b ±4,8	17,0-43,1	33,3±5,0
TeL ^{**}	15,8 ^a ±2,4	4,2-24,6	16,9 ^b ±2,7	7,7-22,7	16,3±2,6
TeW ^{**}	5,4 ^a ±0,9	3,7-9,4	6,0 ^b ±1,1	2,8-8,7	5,7±1,1

Đặc điểm	Khô (N = 99)		Mưa (N = 88)		Tổng hợp (N = 187)
	TB±SD	Min-Max	TB±SD	Min-Max	TB±SD
PL ^{***}	75,1 ^a ±15,5	48,7-144,0	84,4 ^b ±18,9	36,8-126,0	79,5±17,7
IsL ^{**}	13,0 ^a ±2,5	9,1-26,0	14,2 ^b ±2,7	6,3-22,2	13,6±2,7
MeL ^{**}	15,2 ^a ±2,7	10,7-27,3	17,0 ^b ±3,5	7,2-24,0	16,1±3,2
CaL ^{***}	20,1 ^a ±4,0	11,5-37,9	22,4 ^b ±4,7	9,3-30,9	21,2±4,5
PaL ^{**}	15,1 ^a ±3,8	9,0-31,1	17,5 ^b ±5,0	6,8-28,6	16,2±4,5
DaL ^{**}	11,6 ^a ±3,2	4,5-26,5	13,4 ^b ±3,9	4,7-24,2	12,5±3,6
IsW [*]	1,7 ^a ±0,4	0,9-3,4	1,9 ^b ±0,6	0,5-3,3	1,8±0,5
MeW ^{**}	2,0 ^a ±0,5	1,1-4,1	2,2 ^b ±0,7	0,9-4,0	2,1±0,6
CaW ^{n.s}	2,5±0,7	1,5-5,4	2,7±0,8	1,1-4,5	2,6±0,7
PaW [*]	2,9 ^a ±0,8	1,8-6,7	3,2 ^b ±0,9	1,3-5,1	3,1±0,8
Tw ^{***}	20,7 ^a ±10,9	8,2-86,8	27,6 ^b ±13,2	4,5-66,8	23,9±12,5

Ghi chú: TB: Giá trị trung bình, SD (standard deviation): Độ lệch chuẩn, Min: Giá trị nhỏ nhất, Max: Giá trị lớn nhất, *p*-values của kiểm tra sự khác biệt thống kê của các đặc điểm hình thái theo mùa: * $p < 0,05$; ** $p < 0,01$; *** $p < 0,001$; *n.s* not significant (không có ý nghĩa thống kê). Các ký tự *a*, *b* là phân tích hậu kiểm, cùng ký tự là khác biệt không ý nghĩa thống kê ($p > 0,05$)

Phân phối tần suất của các đặc điểm hình thái TCX được đánh giá theo mùa (Hình 3.24). Các biểu đồ phân phối tần suất cho thấy sự khác biệt rõ rệt giữa hai mùa khô và mùa mưa trong các đặc điểm hình thái. Nhìn chung, trong mùa khô, phân bố hình thái có dạng gần chuẩn. Ví dụ, phân bố TL có đỉnh rơi vào khoảng 130 - 135 mm và tần suất cao nhất vượt 25%, phản ánh quần thể có kích thước đồng đều, có thể thuộc cùng một nhóm tuổi. Ngược lại, trong mùa mưa, phân bố hình thái bị lệch phải rõ rệt. Ví dụ, phân bố TL, với đỉnh dịch chuyển về khoảng 140 - 150 mm và xuất hiện nhiều cá thể lớn hơn 170 mm. Sự mở rộng về phía kích thước lớn hơn trong mùa mưa cho thấy điều kiện môi trường thuận lợi hơn, thúc đẩy sinh trưởng và làm tăng tính không đồng đều về kích thước trong quần thể. Kết quả này gợi ý rằng mùa mưa có thể là giai đoạn tăng trưởng mạnh và có sự chồng lấp giữa các nhóm tuổi, trong khi mùa khô phản ánh trạng thái phát triển ổn định và đồng đều hơn của quần thể.

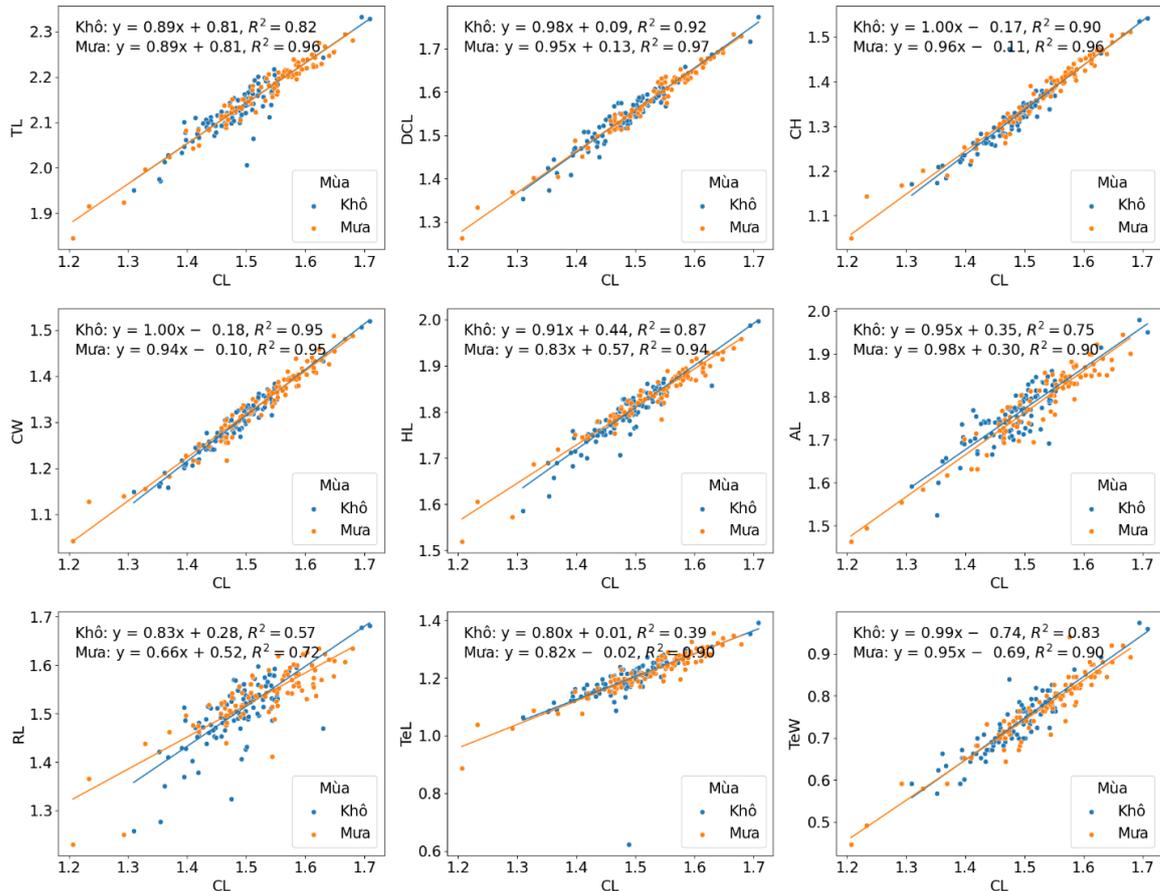


Hình 3.24. Phân phối tần suất của các đặc điểm hình thái tôm càng xanh theo mùa
Mối quan hệ giữa các đặc điểm hình thái tôm càng xanh

Mối quan hệ giữa các đặc điểm chiều dài TCX thể hiện qua các phương trình hồi quy tuyến tính trong Hình 3.25, 3.26, trong đó chiều dài giáp ngực CL được sử dụng làm tiêu chuẩn (biến độc lập). Một điều dễ nhận thấy là hệ số xác định R^2 của

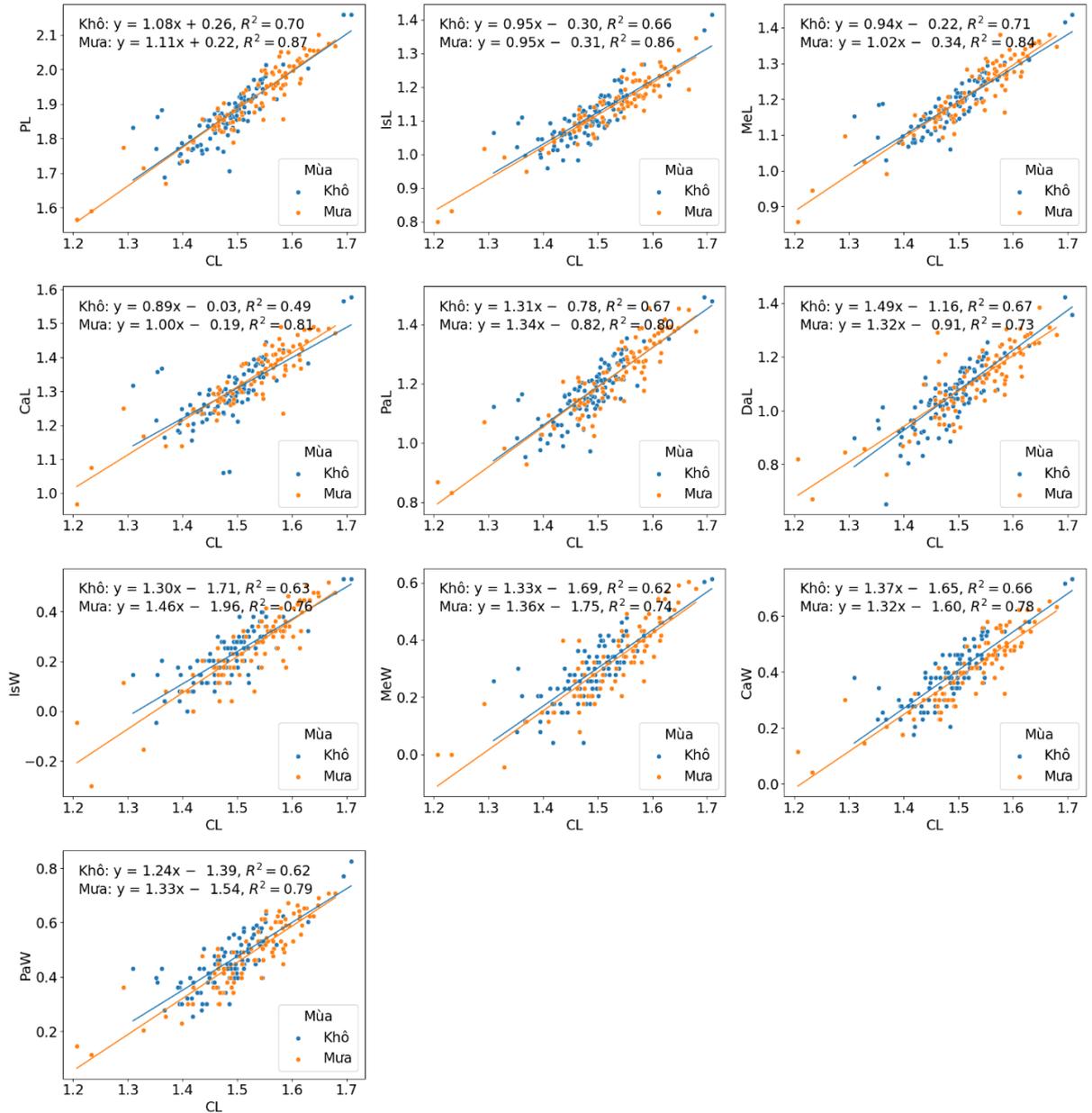
các phương trình hồi quy thể hiện quan hệ giữa các đặc điểm chiều dài TCX đều ghi nhận mùa khô thấp hơn mùa mưa. Đối với mối quan hệ các đặc điểm chiều dài thân, R^2 mùa khô từ 0,39 đến 0,95, mùa mưa cao hơn từ 0,72 đến 0,97. Hầu hết các R^2 của các phương trình thể hiện mối quan hệ chiều dài thân trong mùa khô đều $> 0,70$ còn mùa mưa $> 0,90$. Tuy nhiên, phương trình hồi quy giữa RL/CL trong cả 2 mùa và TeL/CL trong mùa khô có R^2 khá thấp, thể hiện biến động mạnh của RL và TeL khi so sánh với CL. Đối với mối quan hệ các đặc điểm chiều dài càng (chân ngược thứ 2), R^2 trong các phương trình hồi quy đều thấp hơn khi so với R^2 trong các phương trình hồi quy thể hiện quan hệ chiều dài thân. Cụ thể, mùa khô, R^2 từ 0,49 đến 0,71, mùa mưa từ 0,73 đến 0,87.

Đối với phương trình quan hệ giữa chiều dài và trọng lượng ở 2 mùa gần tương tự nhau với hệ số xác định R^2 của các phương trình này cũng tương đồng ở 2 mùa, lần lượt là 0,77 và 0,76 cho mùa khô và mưa (Hình 3.27).

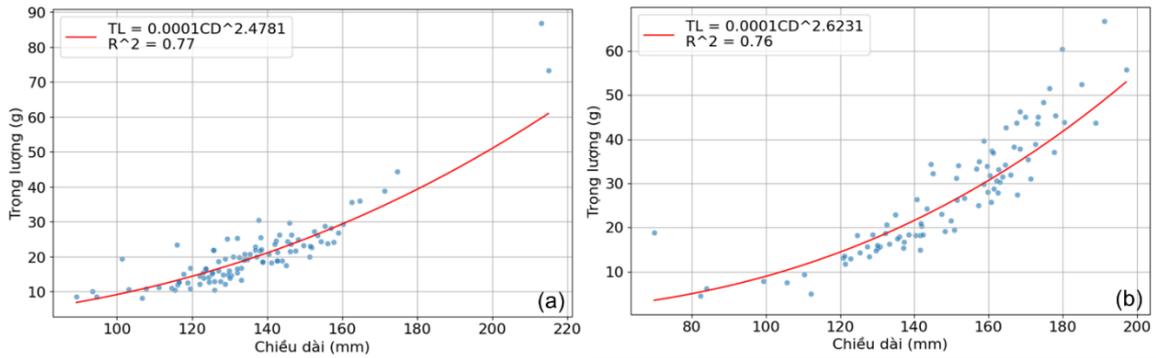


Hình 3.25. Mô hình hồi quy tuyến tính giữa các đặc điểm hình thái tôm càng xanh (biến phụ thuộc y, TL, DCL, CH, CW, HL, AL, RL, TeL, TeW) và chiều dài đầu ngược (biến độc lập x, CL). Tất cả các đặc điểm hình thái đều chuyển về dạng logarit (log). Mô hình dạng $\log(y) = \log(a) + b \cdot \log(x)$. Các đặc điểm hình thái viết tắt trong

Bảng 2.1



Hình 3.26. Mô hình hồi quy tuyến tính giữa các đặc điểm hình thái chân ngực thứ hai của tôm càng xanh (biến phụ thuộc y, PL, IsL, MeL, CaL, PaL, DaL, IsW, MeW, CaW, PaW) và chiều dài đầu ngực (biến độc lập x, CL). Tất cả các đặc điểm hình thái đều chuyển về dạng logarit (log). Mô hình dạng $\log(y) = \log(a) + b \cdot \log(x)$. Các đặc điểm hình thái viết tắt trong Bảng 2.1



Hình 3.27. Quan hệ giữa chiều dài và trọng lượng tôm càng xanh cửa sông Mê Kông vào mùa khô (a) và mùa mưa (b)

Hệ số tăng trưởng b được xác định trong các phương trình hồi quy thể hiện mối quan hệ chiều dài TCX và kiểu tăng trưởng hình thái thể hiện trong Bảng 3.18. Dễ thấy, chiến lược phát triển hình thái thân và càng cũng khá giống nhau theo mùa, chỉ khác biệt ở DCL, CW và PL. Đối với DCL và CW, mùa khô là kiểu tăng trưởng đẳng hướng (I), sang mùa mưa chuyển thành tăng trưởng dị hướng âm (A^-). Với PL, chuyển từ tăng trưởng đẳng hướng (I) thành tăng trưởng dị hướng dương (A^+) từ mùa khô sang mùa mưa. Chiến lược tăng trưởng hình thái TCX với các đặc điểm hình thái còn lại giống nhau ở cả 2 mùa, cụ thể như sau: TL, HL, RL và TeL tăng trưởng dị hướng âm (A^-), CH, AL, TeW, IsL, MeL và CaL tăng trưởng đẳng hướng (I), trong khi PaL, DaL, IsW, MeW, CaW và PaW đều tăng trưởng dị hướng dương (A^+).

Đối với mối quan hệ giữa chiều dài và trọng lượng, hệ số tăng trưởng b cũng cho thấy chúng khá tương đồng giữa 2 mùa, mặc dù mùa mưa có phần cao hơn mùa khô, b lần lượt là 2,62 và 2,48. Kết quả kiểm tra t-test đều cho thấy hệ số b ở cả 2 mùa đều < 3 ($p < 0,05$). Do đó, chiến lược phát triển hình thái TCX ở mùa khô và mưa đều là tăng trưởng dị hướng âm (A^-), có nghĩa là trọng lượng tăng chậm hơn chiều dài (Bảng 3.18). Kiểu tăng trưởng hình thái A^- ở TCX được ghi nhận phổ biến ở Indonesia như vùng Bắc Kalimantan có b từ 0,75 đến 2,73 [179], vùng Sarawak có b từ 0,79 đến 1,17 [239]. Tuy nhiên, TCX ở một số khu vực khác lại có kiểu tăng trưởng hình thái A^+ . Ví dụ, giá trị b ở cửa sông Hooghly và Orissa (Ấn Độ) từ 3,19 đến 3,39 [240]; Telula và Mymensingh (Bangladesh) từ 3,08 đến 3,40 [241]; Sao Paulo (Brazil) là 3,43 [242], trong khi Hawaii (Mỹ) là 3,26 [243]. Một số loài trong giống *Macrobrachium* cũng có giá trị $b > 3$, tức là phát triển hình thái kiểu A^+ (Phụ lục 3.14). Sự khác nhau trong chiến lược phát triển hình thái của TCX có thể đến từ khác nhau trong điều kiện môi trường ở từng khu vực địa lý và đặc điểm riêng biệt của từng giai đoạn phát triển. Ví dụ, đều là TCX cái vào giai đoạn từ giao vĩ đến sinh sản nhưng hệ số b của TCX ngoài tự nhiên ở cửa sông Mê Kông (2,48 - 2,62) thấp hơn so với TCX trong điều kiện nuôi thương phẩm (3,02 - 3,39) [240].

Bảng 3.18. Hệ số tăng trưởng (growth exponent b) và kiểu tăng trưởng hình thái trong quan hệ chiều dài và chiều dài và chiều dài và trọng lượng tôm càng xanh. Mô hình chiều dài và chiều dài giữa các đặc điểm hình thái (y) và chiều dài đầu ngực (x) dạng $\log(y) = \log(a) + b \cdot \log(x)$. Mô hình chiều dài và trọng lượng dạng $T_w = a \cdot TL^b$

Đ. điểm	Khô				Mưa			
	$b \pm SE$	95%CI	t	TTHT	$b \pm SE$	95%CI	t	TTHT
Chiều dài và chiều dài								
TL	0,89±0,04	0,81-0,97	-2,66**	A ⁻	0,89±0,02	0,85-0,93	-5,48***	A ⁻
DCL	0,98±0,03	0,92-1,03	-0,84 ^{n.s}	I	0,95±0,02	0,92-0,99	-2,91**	A ⁻
CH	1,00±0,03	0,94-1,07	0,05 ^{n.s}	I	0,96±0,02	0,92-1,00	-1,71 ^{n.s}	I
CW	1,00±0,02	0,95-1,04	-0,20 ^{n.s}	I	0,94±0,02	0,90-0,99	-2,61*	A ⁻
HL	0,91±0,04	0,84-0,98	-2,45*	A ⁻	0,83±0,02	0,78-0,87	-7,81***	A ⁻
AL	0,95±0,06	0,84-1,06	-0,88 ^{n.s}	I	0,98±0,04	0,91-1,05	-0,68 ^{n.s}	I
RL	0,83±0,07	0,68-0,97	-2,41*	A ⁻	0,66±0,04	0,58-0,75	-7,62***	A ⁻
TeL	0,80±0,10	0,60-0,99	-2,05*	A ⁻	0,82±0,03	0,76-0,88	-6,12***	A ⁻
TeW	0,99±0,05	0,90-1,08	-0,21 ^{n.s}	I	0,95±0,04	0,88-1,02	-1,39 ^{n.s}	I
PL	1,08±0,07	0,94-1,22	1,14 ^{n.s}	I	1,11±0,05	1,02-1,21	2,38*	A ⁺
IsL	0,95±0,07	0,81-1,08	-0,80 ^{n.s}	I	0,95±0,04	0,87-1,04	-1,07 ^{n.s}	I
MeL	0,94±0,06	0,82-1,06	-0,98 ^{n.s}	I	1,02±0,05	0,93-1,11	0,49 ^{n.s}	I
CaL	0,89±0,09	0,71-1,08	-1,16 ^{n.s}	I	1,00±0,05	0,90-1,11	0,01 ^{n.s}	I
PaL	1,31±0,09	1,13-1,49	3,35**	A ⁺	1,34±0,07	1,20-1,48	4,71***	A ⁺
DaL	1,49±0,11	1,28-1,70	4,58***	A ⁺	1,32±0,09	1,15-1,49	3,66***	A ⁺
IsW	1,30±0,10	1,10-1,50	2,99**	A ⁺	1,45±0,09	1,28-1,63	5,20***	A ⁺
MeW	1,33±0,11	1,12-1,54	3,11**	A ⁺	1,36±0,09	1,19-1,53	4,17***	A ⁺
CaW	1,37±0,10	1,17-1,57	3,67***	A ⁺	1,32±0,08	1,17-1,47	4,27***	A ⁺
PaW	1,24±0,09	1,05-1,44	2,45*	A ⁺	1,33±0,07	1,18-1,47	4,46***	A ⁺
Chiều dài và trọng lượng								
TL-Tw	2,48±0,14	2,21-2,75	-3,83***	A ⁻	2,62±0,16	2,31-2,94	-2,37*	A ⁻

Ghi chú: b : Hệ số tăng trưởng hình thái; SE: Sai số chuẩn (Standard Error); TTHT: Kiểu tăng trưởng hình thái; I: Isometric (Tăng trưởng đẳng hướng), A⁻: Negative allometric (Tăng trưởng dị hướng âm), A⁺: Positive allometric (Tăng trưởng dị hướng dương); 95% CI (95% Confidence Interval); t: t-statistic; p -values của kiểm định One-sample t-test kiểm tra sự khác biệt thống kê giữa hệ số b với 1: * $p < 0,05$; ** $p < 0,01$; *** $p < 0,001$; $n.s$ not significant (không có ý nghĩa thống kê)

3.4.2. Ảnh hưởng của một số yếu tố môi trường nước mặt lên mật độ, sinh khối và hình thái tôm càng xanh

3.4.2.1. Mật độ và sinh khối

Phân tích tương quan Spearman cho thấy tất cả các yếu tố môi trường đều ghi nhận không có tương quan ý nghĩa với mật độ, sinh khối TCX cửa sông Mê Kông (Bảng 3.19). Trong nghiên cứu này, TCX dường như thích nghi tốt với điều kiện môi trường cửa sông. Thật vậy, nhiều loài trong giống *Macrobrachium* ghi nhận tích nghi cao với môi trường, kể cả môi trường cửa sông. Ví dụ loài *M. amazonicum*, là loài ngoại lai có khả năng phát triển mạnh tại cửa sông Amazon [165]. Cả *M. equidens* và

M. amazonicum đều chiếm ưu thế cao hơn so với các loài khác trong khu hệ tôm cửa sông do có khả năng chịu đựng tốt trước các biến động môi trường, một đặc điểm phổ biến ở các loài tôm nước ngọt và nước lợ vùng nhiệt đới và cận nhiệt đới, vốn sinh sống trong các hệ sinh thái từ vùng nội địa đến vùng ven biển với độ mặn thay đổi [244].

Các cơ chế mà qua đó các loài tôm di cư ở cửa sông như TCX có thể thích nghi với biến động môi trường, nhất là độ mặn vẫn chưa được nghiên cứu sâu. Tuy nhiên, các loài giáp xác được biết đến với khả năng thích ứng tốt trước thay đổi độ mặn [245]. Các cơ chế thích ứng của chúng bao gồm: (i) thay đổi sinh lý, như điều chỉnh chức năng điều hòa thẩm thấu, thay đổi hàm lượng ion, độ thẩm thấu của dịch thể (hemolymph), cấu trúc mang và điều hòa thể tích tế bào [246]; (ii) phản ứng sinh hóa, bao gồm biến đổi axit béo tự do, axit amin, số lượng tế bào máu, serotonin và mức glucose [247]; và (iii) phản ứng di truyền, thông qua sự thay đổi biểu hiện gen nhằm điều chỉnh quá trình tổng hợp protein [248].

Bảng 3.19. Kết quả phân tích tương quan Spearman giữa các mật độ, sinh khối và sinh khối trung bình (sinh khối TB) tôm càng xanh và các thông số môi trường cửa sông Mê Kông (N = 108). Giá trị $p < 0,05$ được **in đậm**

Đặc điểm		pH	Nhiệt	DO	Độ mặn	Sâu	TSS
Mật độ	r	-0,063	0,076	-0,141	-0,147	-0,105	0,046
	p	0,514	0,430	0,146	0,129	0,278	0,632
Sinh khối	r	-0,105	0,049	-0,126	-0,162	-0,132	0,074
	p	0,278	0,611	0,191	0,094	0,172	0,444
Sinh khối TB	r	-0,105	0,086	-0,075	-0,171	-0,102	0,114
	p	0,276	0,372	0,436	0,078	0,290	0,238

3.4.2.2. Hình thái

Kết quả phân tích tương quan Spearman cho thấy nhiệt độ và TSS gần như không ghi nhận tương quan có ý nghĩa với các đặc điểm hình thái TCX ở cửa sông Mê Kông ($p > 0,05$). Ngược lại, pH, độ mặn, DO và độ sâu ghi nhận tương quan có ý nghĩa với các đặc điểm hình thái TCX ($p < 0,05$) (Bảng 3.20). Trong khi pH và độ mặn ghi nhận tương quan nghịch thì độ sâu có tương quan thuận với các đặc điểm hình thái. Tuy nhiên, hệ số tương quan giữa độ sâu và các đặc điểm hình thái khá thấp, từ 0,14 đến 0,21. Tương tự, pH và độ mặn chỉ ghi nhận tương quan có ý nghĩa với các đặc điểm hình thái thân với r cũng khá thấp, từ 0,15 đến 0,20. DO ghi nhận là thông số ảnh hưởng mạnh nhất tới các đặc điểm hình thái vì hệ số tương quan r khá cao, từ 0,23 đến 0,36. Chỉ có DO ghi nhận tương quan có ý nghĩa với tất cả các đặc điểm hình thái TCX.

Bảng 3.20. Kết quả phân tích tương quan Spearman giữa các đặc điểm hình thái tôm càng xanh và các thông số môi trường cửa sông Mê Kông (N = 187). $p < * 0,05$; ** 0,01; *** 0,001; *n.s* not significant (không có ý nghĩa thống kê)

Đặc điểm	pH	Nhiệt	DO	Độ mặn	Sâu	TSS
TL	-0,18*	-0,11 ^{n.s}	0,29***	-0,15*	0,18*	0,05 ^{n.s}
CL	-0,17*	-0,10 ^{n.s}	0,33***	-0,15*	0,17*	0,06 ^{n.s}
DCL	-0,15*	-0,10 ^{n.s}	0,33***	-0,13 ^{n.s}	0,16*	0,04 ^{n.s}
CH	-0,20**	-0,08 ^{n.s}	0,31***	-0,17*	0,20**	0,04 ^{n.s}
CW	-0,20**	-0,08 ^{n.s}	0,35***	-0,16*	0,19**	0,03 ^{n.s}
HL	-0,20**	-0,13 ^{n.s}	0,31***	-0,15*	0,19**	-0,01 ^{n.s}
AL	-0,13 ^{n.s}	-0,04 ^{n.s}	0,30***	-0,16*	0,17*	0,07 ^{n.s}
RL	-0,22**	-0,14 ^{n.s}	0,25**	-0,14 ^{n.s}	0,19*	-0,08 ^{n.s}
TeL	-0,14 ^{n.s}	-0,04 ^{n.s}	0,30***	-0,09 ^{n.s}	0,16*	0,07 ^{n.s}
TeW	-0,15*	-0,08 ^{n.s}	0,27***	-0,08 ^{n.s}	0,14*	0,02 ^{n.s}
PL	-0,11 ^{n.s}	-0,05 ^{n.s}	0,34***	-0,05 ^{n.s}	0,19*	0,03 ^{n.s}
IsL	-0,09 ^{n.s}	-0,02 ^{n.s}	0,27***	-0,04 ^{n.s}	0,19*	0,05 ^{n.s}
MeL	-0,14 ^{n.s}	-0,02 ^{n.s}	0,31***	-0,09 ^{n.s}	0,21**	0,02 ^{n.s}
CaL	-0,10 ^{n.s}	-0,03 ^{n.s}	0,33***	-0,03 ^{n.s}	0,23**	0,01 ^{n.s}
PaL	-0,08 ^{n.s}	-0,06 ^{n.s}	0,36***	-0,03 ^{n.s}	0,15*	0,03 ^{n.s}
DaL	-0,09 ^{n.s}	-0,07 ^{n.s}	0,31***	-0,04 ^{n.s}	0,15*	0,05 ^{n.s}
IsW	-0,10 ^{n.s}	-0,05 ^{n.s}	0,23**	-0,03 ^{n.s}	0,15*	0,02 ^{n.s}
MeW	-0,07 ^{n.s}	-0,06 ^{n.s}	0,30***	0,04 ^{n.s}	0,16*	-0,04 ^{n.s}
CaW	-0,01 ^{n.s}	-0,03 ^{n.s}	0,30***	0,08 ^{n.s}	0,10 ^{n.s}	0,00 ^{n.s}
PaW	-0,03 ^{n.s}	-0,06 ^{n.s}	0,34***	0,10 ^{n.s}	0,10 ^{n.s}	0,01 ^{n.s}
Tw	-0,11 ^{n.s}	-0,02 ^{n.s}	0,33***	-0,08 ^{n.s}	0,17*	0,04 ^{n.s}

Sự khác biệt về hình thái xuất hiện rất phổ biến ở nhiều loài tôm cùng loài thuộc chi *Macrobrachium*, tuy nhiên, sự khác biệt lại chủ yếu xuất hiện ở hình thái càng, trong khi sự khác biệt về hình thái phần thân lại không thực sự rõ ràng, điều này hay bắt gặp ở những cá thể đực [249]. Một số ví dụ có thể kể đến như loài *M. amazonicum*, dựa vào hình dạng càng, có thể phân các cá thể đực thành Green Claw, Cinnamon Claw, Orange Claw và Translucent Claw [250]. Đối với TCX, có ít nhất 4 nhóm tôm đực được phân loại dựa vào hình thái càng: Small Male (càng nhỏ), Blue Claw (càng xanh), Orange Claw (càng cam) và Old Blue Claw (càng xanh già) [251]. Không chỉ khác biệt trong hình thái càng, các cá thể TCX đực còn khác biệt trong kiểu tăng trưởng hình thái. Ví dụ, đối với tăng trưởng hình thái thân, tôm đực càng nhỏ có kiểu tăng trưởng dị hướng âm, tôm đực càng xanh và càng cam tăng trưởng đẳng hướng,

trong khi tôm đực càng xanh già tăng trưởng dị hướng dương [251]. Đối với tăng trưởng hình thái càng, tôm đực càng nhỏ có kiểu tăng trưởng dị hướng âm, tôm đực càng xanh và càng cam tăng trưởng đẳng hướng và tăng trưởng dị hướng dương với tôm đực càng xanh già. Khác với các cá thể TCX đực, các cá thể TCX cái trong nghiên cứu này có các đặc điểm hình thái, kể cả hình thái càng gần như không khác biệt ý nghĩa thống kê theo cửa sông, chỉ khác biệt ý nghĩa theo mùa (Bảng 3.17, Phụ lục 3.13). Ngoài ra, chiến lược phát triển hình thái thân và càng cũng khá giống nhau theo mùa. Một thực tế là các cá thể TCX cái thu được ở cửa sông Mê Kông đều là các cá thể trưởng thành, di cư về cửa sông để tham gia sinh sản. Do đó, chiến lược phát triển hình thái TCX cái từ mùa khô đến mùa mưa như sau: Đối với phần thân, khi tôm phát triển, tăng CL thì TL tăng chậm hơn CL ở cả 2 mùa (A^-), hơn nữa khi CL tăng, các đặc điểm khác như DCL, CW, HL, RL, TeL cũng đều tăng chậm lại (A^-). Ngoài ra, khi tăng chiều dài tổng thể TL thì trọng lượng Tw cũng tăng chậm. Có thể tôm cái đang tập trung năng lượng để chuẩn bị sinh sản. Một trong những sự chuẩn bị đó là tăng mạnh kích thước các bộ phận của càng (A^+). Kết quả này gây ra sự ngạc nhiên vì khi phát triển (tăng CL) thì kích thước các bộ phận của càng càng tăng mạnh (A^+) tương tự như chỉ xảy ra với tôm đực, giúp tăng sự cạnh tranh và thu hút con cái trong quá trình sinh sản [252]. Đối với tôm cái thuộc phân thứ bộ Caridea, các nghiên cứu trước đây cho thấy vào mùa sinh sản, tôm tăng mạnh kích thước phần bụng bụng (AL) vì đây là nơi giữ và ấp trứng [125]. Nghiên cứu này cho thấy kích thước càng cũng có vai trò với con cái, nhất trong quá trình sinh sản. Ở tôm cái, càng phát triển lớn không phải để cạnh tranh sinh sản, mà để hỗ trợ kiếm ăn hiệu quả và chăm sóc trứng tốt hơn. Đây là nguyên nhân có thể dẫn đến kiểu tăng trưởng A^+ , mặc dù có thể mức độ ít hơn so với con đực.

Các đặc điểm hình thái TCX ở cửa sông Mê Kông chỉ khác biệt theo thời gian (mùa) mà không ghi nhận khác biệt ý nghĩa theo không gian (cửa sông). Sự tương đồng trong các đặc điểm hình thái của tôm trong một khu vực địa lý được ghi nhận khá phổ biến, ví dụ loài *Farfantepenaeus notialis* ở biển Caribe (thuộc Colombia) [253], *Macrobrachium macrobrachion* ở sông Mono, Nigeria [254], *Pandalus borealis* ở vịnh Arnarfjörður và Ísafjarðardjúp, Iceland [255]. Sự khác biệt hình thái các loài giáp xác có thể đến từ 2 nguyên nhân chính: Ảnh hưởng của các yếu tố môi trường và sự khác biệt trong cấu trúc di truyền [255, 256]. Sự tương đồng trong hình thái TCX ở các cửa sông Mê Kông có thể đến từ việc chúng cùng một quần thể nên ít có sự cách biệt về di truyền. Vùng cửa sông Mê Kông là nơi sinh sản của các cá thể TCX cái, khu vực này một không gian hoàn toàn mở nên ấu trùng TCX (thường kéo dài khoảng 3 tháng [257]) theo dòng chảy có thể tự do di chuyển giữa các cửa sông

và cả vùng ĐBSCL thông qua mạng lưới kênh rạch chằng chịt, dẫn tới hòa trộn vật liệu di truyền TCX ở toàn khu vực. Diện tích toàn vùng ĐBSCL khoảng 40.000 km², trong khi vùng cửa sông khoảng 3.000 km², hoàn toàn nằm trong khả năng phát tán của ấu trùng TCX. Thật vậy, nghiên cứu về phát tán ấu trùng tôm ở vùng nước phía Tây đảo Greenland ghi nhận ấu trùng có thể di chuyển khoảng 3,1 km/ngày [258] và khoảng cách di chuyển xa nhất mà chúng có thể đạt tới khoảng 500 km [259]. Ngoài ra, các cá thể TCX ghi nhận ở vùng cửa sông Mê Kông đều là các cá thể đã trưởng thành, chúng có đặc tính là di cư rất mạnh, khắp các thủy vực từ cửa sông đến nội địa của vùng ĐBSCL, làm đẩy mạnh quá trình hòa trộn nguồn gen trong khu vực. Kết quả tương tự được ghi nhận đối với loài tôm *Pandalus borealis* ở vịnh Arnarfjörður và Ísafjarðardjúp, Iceland, các cá thể càng lớn tuổi thì sự khác biệt về hình thái càng giảm [255] do chúng có khả năng di cư khoảng 85 km/năm [260]. Tuy nhiên, một điều cần phải lưu ý rằng chưa có bất kỳ nghiên cứu nào chứng minh các quần thể TCX ở vùng ĐBSCL gắn gũi về đặc điểm di truyền. Nghiên cứu tiếp theo cần làm sáng tỏ vấn đề này vì mặc dù có khác biệt đáng kể trong đặc điểm di truyền, một số loài tôm he Nhật Bản *Penaeus japonicus* vẫn có sự tương đồng lớn trong đặc điểm hình thái [261]. Việc đánh giá đồng thời đặc điểm hình thái và di truyền hỗ trợ rất lớn trong chiến lược quản lý nguồn lợi theo đơn vị di truyền (management units, MUs) vì các quần thể sinh vật, nếu có khác biệt về di truyền, được xem là đơn vị quản lý riêng biệt, mặc dù chúng có thể không phải là loài hay phân loài khác nhau.

Sự khác biệt theo mùa trong các đặc điểm hình thái TCX Mê Kông có thể đến từ ảnh hưởng của các yếu tố môi trường giống như nhận định của Ferrito và cộng sự (2007) [262], Jónsdóttir và cộng sự (2016) [255], khi giải thích sự khác biệt trong hình thái một số loài giáp xác trong cùng quần thể. Ví dụ, loài *Penaeus aztecus* kích thước lớn thường xuất hiện ở môi trường có thành phần trầm tích là bùn mịn để thuận tiện trong việc đào hang, tránh các thay đổi trong điều kiện môi trường. Ngược lại, loài có kích thước nhỏ, vốn có khả năng chống chịu cao với thay đổi môi trường, thường chọn trầm tích có kích thước lớn [263]. Hơn nữa, hệ số xác định R² trong phương trình quan hệ chiều dài và chiều dài mùa mưa cũng cao hơn rõ rệt khi so với mùa khô. Điều này có nghĩa là trong mùa mưa, tôm phát triển cân đối và ổn định hơn, nên các phần chiều dài có mối quan hệ tuyến tính rõ ràng, ít biến động cá thể. Ở môi trường thuận lợi, R² trong phương trình quan hệ hình thái thường có giá trị cao hơn môi trường kém thích hợp [264]. Ví dụ, môi trường nuôi thương phẩm R² trong phương trình quan hệ hình thái có thể lên đến 0,93 - 0,98 [240]. Thật vậy, rất có thể pH và độ mặn thấp, trong khi DO và độ sâu cao vào mùa mưa khi so với mùa khô, đã tạo ra môi trường phù hợp cho sự phát triển của TCX nên các chỉ tiêu hình thái thể

hiện sự tương quan ổn định hơn. Nghiên cứu này ghi nhận pH, độ mặn, độ sâu và DO là các yếu tố môi trường chính, ảnh hưởng đến hình thái TCX ở cửa sông Mê Kông. pH tỷ lệ nghịch với kích thước TCX nhưng phải lưu ý rằng không phải pH càng nhỏ thì kích thước tôm càng lớn mà pH giảm trong ngưỡng tối ưu sinh lý (từ 7,5 - 8,5 theo Liu, 1989 [265] hoặc 6,0 - 9,0 theo Boyd và Green, 2002 [266]). Giá trị pH vùng cửa sông Mê Kông thường dao động từ 7,0 đến 7,5 nên hoàn toàn nằm trong ngưỡng tối ưu cho tôm phát triển. Việc kích thước TCX tăng ở điều kiện pH “thấp” có thể được giải thích bằng cơ chế thích nghi với môi trường sống. Do hơn 40% diện tích đất của vùng ĐBSCL là đất phèn [267] nên một số quần thể TCX sống trong môi trường nước có pH thấp tự nhiên (ví dụ < 7), từ đó phát triển khả năng thích nghi để phát triển trong điều kiện môi trường có pH “thấp”.

Tương tự, độ mặn cũng là một yếu tố thiết yếu cho quá trình sinh sản và hoàn tất vòng đời của TCX và hầu hết các loài thuộc giống *Macrobrachium* [268]. Iketani và cộng sự (2016) đã ghi nhận sự hiện diện của TCX cái mang trứng tại các vùng cửa sông, ven biển, cho thấy loài này đã thích nghi với môi trường nước lợ để hoàn tất chu trình sinh sản [269]. Tuy nhiên, do là loài tôm sống phần lớn thời gian ở vùng nước ngọt nên độ mặn thấp sẽ giúp chúng sinh trưởng và phát triển tốt hơn, đó là lý do các đặc điểm hình thái TCX tương quan nghịch với độ mặn.

Nghiên cứu này cũng ghi nhận độ sâu tương quan thuận với kích thước TCX, điều này giống với loài tôm *Penaeus semisulcatus* phân bố ở vịnh Ba Tư thường ghi nhận loài có kích thước lớn ở các vùng nước sâu, trong khi cá thể nhỏ thích nghi với vùng nông [270]. Điều này có thể được giải thích thông qua hiện tượng “không lồ hóa ở biển sâu” (deep - sea gigantism) thường gặp ở các loài giáp xác. Khi tăng độ sâu, các loài giáp xác với kích thước lớn sẽ phân bố áp lực đều hơn dưới điều kiện áp suất thủy tĩnh cao, hơn nữa kích thước lớn có thể giúp các sinh vật biển duy trì nhiệt độ cơ thể ổn định hơn trong điều kiện nhiệt độ thấp vùng sâu [271]. Tuy nhiên, độ sâu vùng cửa sông Mê Kông không quá lớn và ít dao động do đó kích thước TCX tương quan thuận với độ sâu có thể đến từ nguyên nhân chủ yếu là ở độ sâu lớn tôm lớn ít cạnh tranh về thức ăn và khó bị khai thác, đánh bắt hơn, điều này có thể tạo điều kiện cho các cá thể phát triển kích thước lớn.

DO tương quan thuận với kích thước TCX và là yếu tố môi trường chi phối mạnh nhất đến các đặc điểm hình thái TCX ở vùng cửa sông Mê Kông. Điều này dễ dàng được giải thích vì DO đóng vai trò sống còn đối với sự sống và phân bố của các loài giáp xác, nếu DO thấp (< 2 mg/L) gây ra stress, làm giảm khả năng ăn, kích thích sự di cư, hoặc dẫn đến hiện tượng chết hàng loạt [200]. Điều kiện thiếu oxy (hypoxia) còn thúc đẩy hoạt động của vi sinh vật kỵ khí, giải phóng các khí độc như H₂S và

NH₃, làm suy giảm quá trình phát triển của giáp xác, trong khi nồng độ DO cao giúp tăng sản xuất ATP, hỗ trợ sinh trưởng và đạt kích thước cơ thể lớn hơn, đồng thời gián tiếp làm tăng nguồn thức ăn nhờ thúc đẩy quá trình sản xuất sơ cấp [272].

Ngược lại, nhiệt độ và TSS không ghi nhận tương quan với các đặc điểm hình thái. Trường hợp độ mặn có thể được lý giải đơn giản vì nhiệt độ vùng cửa sông nhiệt đới khá ổn định, ví dụ cửa sông Amazon (24,63 - 29,55°C) [165] và cửa sông Mê Kông (28,89 - 30,66°C). Do đó, nhiệt độ không phải là yếu tố chính chi phối các đặc điểm khu hệ tôm vùng cửa sông nhiệt đới. Trường hợp, TSS không ảnh hưởng đến hình thái tôm cần phải tiếp tục nghiên cứu thêm vì các nghiên cứu trước cho thấy tôm sú *Penaeus monodon* giảm tăng trưởng khi tiếp xúc với nồng độ TSS cao, kéo dài [273], do tắc nghẽn và tổn thương mang, làm giảm hấp thụ oxy và tăng tử vong [226]. Ngoài ra, TSS cao làm tăng độ đục, giảm ánh sáng, hạn chế sản xuất sinh khối sơ cấp [230], là thức ăn của tôm.

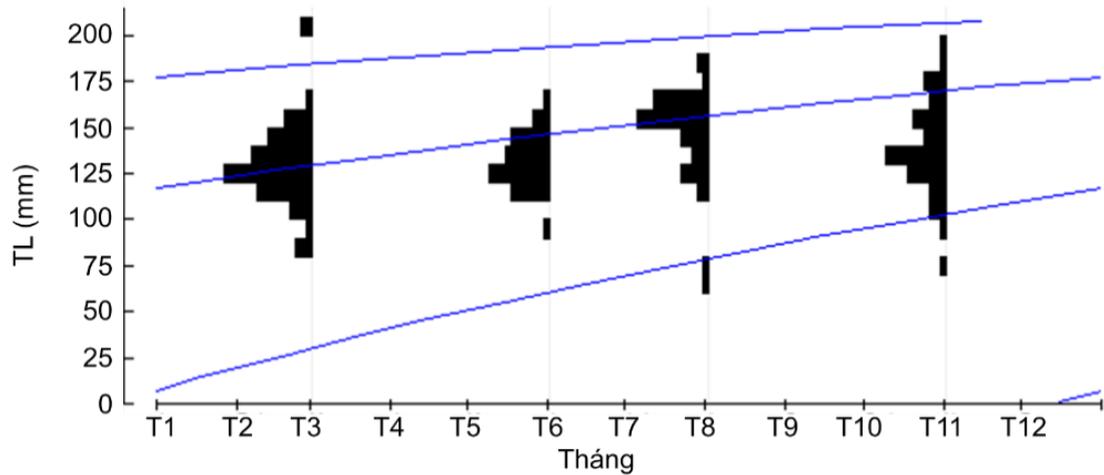
3.4.3. Biến động quần thể và giải pháp khai thác bền vững

3.4.3.1. Chiều dài tối đa L_{∞} và hệ số tăng trưởng K

Kết quả phân tích bằng phần mềm FiSAT II cho thấy quần thể TCX cửa sông Mê Kông có các tham số tăng trưởng như sau: Chiều dài tối đa mà cá thể cái có thể đạt được là $L_{\infty} = 253,25$ mm, hệ số tăng trưởng $K = 0,59/\text{năm}$ (Phụ lục 3.15), $t_0 = -0,051$ (thời điểm (tuổi) TCX có chiều dài bằng 0), $t_{\max} = 5,03$ năm (đây không phải là tham số trong mô hình, nhưng thường được dùng để ước lượng tuổi tối đa có thể đạt được của sinh vật dựa trên mô hình). Do đó, phương trình von Bertalanffy mô phỏng tăng trưởng quần thể TCX cửa sông Mê Kông là $L_t = 253,25 * (1 - e^{-0,59*(t + 0,051)})$.

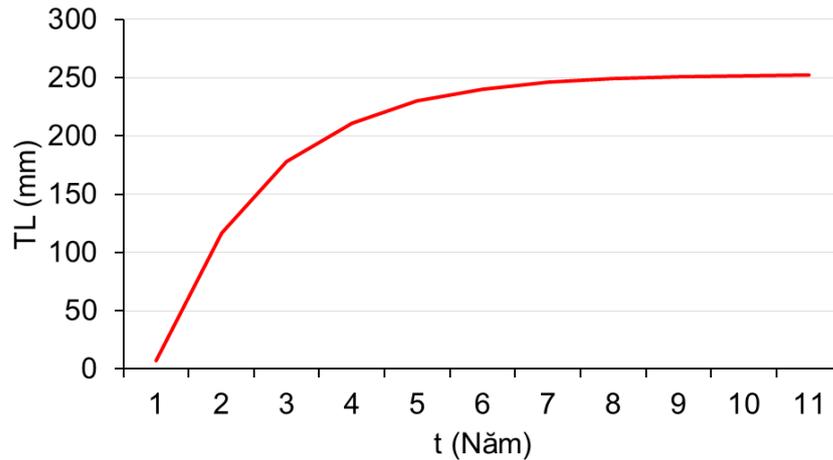
Biểu đồ thể hiện các đường cong tăng trưởng chiều dài lý thuyết (TL, mm) của TCX theo mô hình von Bertalanffy, qua đó phản ánh quá trình sinh trưởng của các nhóm tuổi tại những thời điểm khác nhau. Mỗi đường cong màu xanh biểu thị sự phát triển chiều dài thân theo thời gian của một nhóm tuổi cụ thể, bắt đầu từ kích thước nhỏ và tăng dần qua các tháng. Các cột đen cho thấy phân bố chiều dài thực tế của tôm ở từng thời điểm. Sự xuất hiện của nhiều đường cong tăng trưởng khác nhau cho thấy có ít nhất 3 nhóm tuổi, phản ánh đặc điểm sinh sản nhiều đợt trong năm của loài. Ví dụ, vào tháng 1, nhóm tuổi I (mới được bổ sung) có TL rất nhỏ (< 1 mm), sau khoảng 12 tháng đã có thể phát triển TL dài hơn 100 mm. Cũng trong tháng 1 này, nhóm tuổi 2 và 3, vốn được bổ sung trước đó, có TL lần lượt ~ 120 mm và ~ 175 mm. Hai nhóm tuổi này sau khoảng 12 tháng có thể phát triển TL lần lượt đến 175 mm và 200 mm. Sự ổn định về hình dạng và độ dốc giữa các đường cong cũng gợi ý rằng

các nhóm tôm có tốc độ sinh trưởng tương đối đồng đều trong điều kiện môi trường khảo sát (Hình 3.28).



Hình 3.28. Phân phối tần số tổng chiều dài (TL, mm) và các đường cong tăng trưởng chiều dài lý thuyết (growth curves) theo mô hình von Bertalanffy của các nhóm tôm càng xanh ứng với các chiều dài khác nhau

Dựa trên mô hình tăng trưởng von Bertalanffy sử dụng các thông số sinh trưởng $L_{\infty} = 253,25$ mm, $K = 0,59$ và $t_0 = -0,051$ (tính theo công thức của Pauly, 1983 [274]), kết quả mô phỏng cho thấy mô hình phản ánh khá hợp lý quá trình tăng trưởng của TCX trong tự nhiên. Tại 1 năm tuổi, tôm đạt kích thước khoảng 117,03 mm, tương đương $\sim 46,2\%$ L_{∞} ; đến 2 năm tuổi, chiều dài đạt 177,7 mm ($\sim 70\%$ L_{∞}); và tại 3 năm tuổi, thời điểm được cho là gần với tuổi thọ tối đa ngoài tự nhiên, chiều dài đạt 211,4 mm, tương đương khoảng 83,5% kích thước cực đại lý thuyết. Sau 3 năm tuổi, tốc độ tăng trưởng giảm rõ rệt, cụ thể, ở 5 năm tuổi, TCX đạt 240,4 mm ($\sim 95\%$ L_{∞}) và từ năm thứ 7 trở đi, kích thước gần như tiệm cận, đạt từ 249 đến 251 mm, tức 98 - 99% L_{∞} . Điều này phản ánh đúng bản chất sinh học của loài là tăng trưởng nhanh ở giai đoạn đầu, chậm lại về sau, phù hợp với vòng đời ngắn (khoảng 2,5 - 3 năm). Giá trị $t_0 = -0,051$ nhỏ, cho thấy mô hình giả định bắt đầu tăng trưởng gần sát thời điểm 0 tuổi, hoàn toàn hợp lý với đặc điểm sinh học của các loài tôm phát triển nhanh như TCX. Vì vậy, mô hình tăng trưởng này khá phù hợp và có thể sử dụng trong phân tích sinh thái và quản lý nguồn lợi loài (Hình 3.29).



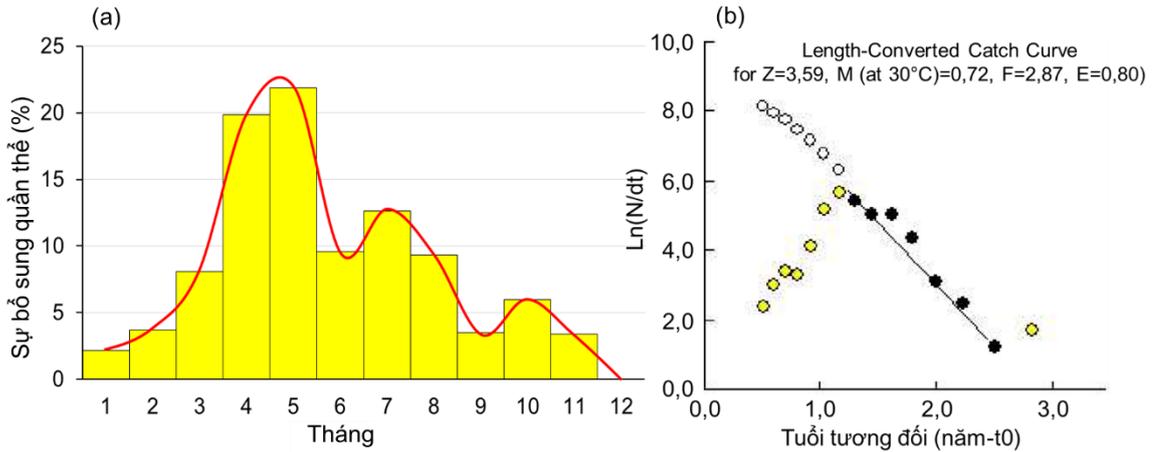
Hình 3.29. Đường cong tăng trưởng chiều dài lý thuyết (TL, mm) theo thời gian của tôm càng xanh, xây dựng từ mô hình von Bertalanffy

3.4.3.2. Bổ sung quần thể

Sự bổ sung quần thể thể hiện sự gia nhập của các cá thể TCX non đã đã đạt đến một kích thước hoặc độ tuổi nhất định đủ để bị khai thác. Sự bổ sung quần thể TCX ở cửa sông Mê Kông diễn ra gần như quanh năm nhưng tăng mạnh từ tháng 4 đến tháng 8, với đỉnh điểm vào tháng 4 và 5 với tỷ lệ bổ sung lần lượt là 19% và 22% (Hình 3.30a). Điều này hoàn toàn phù hợp với quan sát của nhóm nghiên cứu khi ghi nhận mùa sinh sản của TCX ở cửa sông Mê Kông thường bắt đầu tăng dần khi bắt đầu mùa mưa, cao điểm từ tháng 7 đến tháng 11 hằng năm. Hoặc như nghiên cứu trên loài tôm bầu (*Macrobrachium equidens*) ở cửa sông Mê Kông, một loài tôm có đặc tính sinh thái gần với TCX cũng ghi nhận loài này sinh sản quanh năm nhưng cao điểm vào tháng 8 đến tháng 11 hằng năm [275]. Do đó, số lượng lớn các cá thể TCX sinh ra từ mùa sinh sản cao điểm sẽ đạt kích thước khoảng 117 mm chiều dài (theo mô hình von Bertalanffy) sau khoảng gần 1 năm phát triển. Như vậy, sự bổ sung quần thể diễn ra đỉnh điểm vào khoảng tháng 4 và 5 năm sau. Việc quản lý nguồn lợi sẽ thường sử dụng thông tin này để điều chỉnh thời vụ khai thác hợp lý nhằm tránh khai thác sớm khi tôm còn quá nhỏ hoặc vào mùa sinh sản.

3.4.3.3. Ước lượng hệ số chết

Kết quả phân tích bằng đường cong sản lượng chuyển đổi thành chiều dài (Length - converted catch curve, LCCC) cho thấy hệ số chết tổng cộng (Z), hệ số chết tự nhiên (M) và hệ số chết do khai thác (F) của TCX lần lượt là $Z = 3,59/\text{năm}$ (CI: 2,8 - 4,38), $M = 0,72/\text{năm}$ và $F = 2,87/\text{năm}$ (Hình 3.30b). Như vậy, hệ số chết của TCX cửa sông Mê Kông do điều kiện tự nhiên là khá thấp vì điều kiện sống tự nhiên phù hợp, trong khi đó hệ số chết do khai thác là rất lớn.



Hình 3.30. Sự bổ sung quần thể (recruitment patterns) của tôm càng xanh cửa sông Mê Kông trong 1 năm (a) và đường cong sản lượng chuyển đổi thành chiều dài (Length - converted catch curve) của tôm càng xanh (b)

Chiều dài tối đa lý thuyết TCX ở Mê Kông nằm trong khoảng biến thiên L_{∞} của loài TCX ở các khu vực trên thế giới, từ 184 mm đến 312 mm (Bảng 3.19). Giá trị L_{∞} của TCX cái ở Mê Kông khoảng 253,23 mm rất giống với nhận định từ nghiên cứu trước đây cho rằng L_{∞} của TCX cái vào khoảng 250 mm và đực khoảng 320 mm [276]. Thực tế cho thấy cá thể TCX đực và cái có kích thước lớn nhất đã từng được ghi nhận ở hồ Songkhla (Thái Lan) lần lượt là 350 mm và 280 mm [277]. Khi so sánh giá trị L_{∞} của TCX ở một số thủy vực, tác giả Jutagate và Kwangkhang (2015) đã đi đến nhận xét rằng các thủy vực nước lợ thường có L_{∞} của TCX lớn nhất [278].

Hệ số tăng trưởng K của TCX Mê Kông nằm trong khoảng biến thiên hệ số K của loài TCX ở các khu vực trên thế giới, từ 0,1/năm đến 1,37/năm; tuy nhiên, TCX Mê Kông có hệ số K khá cao (0,59/năm), chỉ sau TCX ở Ấn Độ (từ 1,1/năm đến 1,37/năm) (Bảng 3.21). Một số loài tôm thuộc giống *Macrobrachium* như *M. americanum*, *M. macrobrachion*, *M. occidentale*, *M. panamense* và *M. vollehovenii* có kích thước nhỏ hơn TCX (*M. rosenbergii*) nên có hệ số tăng trưởng K cao hơn, từ 0,65/năm đến 2,58/năm. Tương tự, một số loài giáp xác nhỏ hơn TCX ở cửa sông Mê Kông cũng có hệ số tăng trưởng K cao, từ 0,45/năm đến 1,3/năm (Bảng 3.21).

Hệ số chết do khai thác (Z) của TCX là 3,59 đang ở mức rất cao khi so với phần lớn các loài giáp xác có giá trị thương mại ở cửa sông Mê Kông, từ 1,49 đến 3,35. Chỉ có loài tôm chì (*Metapenaeus affinis*) và tôm sắt (*Parapenaeopsis maxillipedo*) có Z cao hơn TCX, lần lượt là 5,78 và 4,88. Một điều cần đặc biệt lưu ý là TCX cửa sông Mê Kông có hệ số chết do khai thác (F) cao hơn gần 4 lần khi so với hệ số chết do tự nhiên (M). Tương tự, loài tôm chì (*Metapenaeus affinis*) cũng có hệ số F cao hơn M nhưng chỉ cao hơn khoảng 2 lần. Ngược lại, ở hầu hết các loài giáp xác còn

lại đều có hệ số M cao hơn hệ số F (Bảng 3.21). Điều này chứng tỏ, TCX ở cửa sông Mê Kông đang bị khai thác quá mức, nguy cơ suy giảm nghiêm trọng nguồn lợi.

Bảng 3.21. So sánh các thông số trong mô hình phát triển quần thể của một số loài tôm thuộc giống *Macrobrachium* từ các nghiên cứu trên thế giới và với một số loài giáp xác phổ biến ở cửa sông Mê Kông

Loài	L_{∞} (mm)	K	M	F	Z	t_{max}	Khu vực	Nguồn
<i>M. rosenbergii</i>	253,25	0,59	0,72	2,87	3,59	5,0 3	Mê Kông	NCN
	270-312	0,15- 0,153					Thái Lan	[278]
	218	0,1-0,38					Brazil	[289]
	184-234	0,24-0,37					Brazil	[242]
	297,4-308	1,1-1,37					Ấn Độ	[280]
<i>M. americanum</i>	98,32	0,28				10, 6	Costa Rica	[281]
	126,6-141,4	0,66-0,91					Brazil	[282]
	168,4-193,2	0,2-0,4					Brazil	[282]
<i>M. digueti</i>	48,17	0,38				7,7	Costa Rica	[280]
<i>M. macrobrachion</i>	117,6	1,6					Nigeria	[283]
	29,3-82,7	0,18-2,58					Nigeria	[284]
<i>M. hancocki</i>	38,58	0,38				7,9	Costa Rica	[280]
<i>M. occidentale</i>	38,96	0,75				3,9	Costa Rica	[281]
<i>M. panamense</i>	84,82	0,65				4,6	Costa Rica	[281]
<i>M. tenellum</i>	85,43	0,26				11, 5	Costa Rica	[281]
<i>M. vollenhovenii</i>	198,4	1,25					Nigeria	[285]
Một số loài giáp xác ở cửa sông Mê Kông								
<i>Haliporoides sibogae</i>	128	0,77	1,88	0,39	2,27		Mê Kông	[286]
<i>Harpiosquilla harpax</i>	210	0,89	1,80	1,43	3,23		Mê Kông	
<i>Metapenaeus affinis</i>	190	1	2,00	3,78	5,78		Mê Kông	
<i>M. brevicornis</i>	155	0,87	1,93	1,42	3,35		Mê Kông	
<i>M. tenuipes</i>	145	0,78	1,83	0,91	2,74		Mê Kông	
<i>Parapenaeopsis cultrirostris</i>	190	0,45	1,17	0,32	1,49		Mê Kông	
<i>P. gracillima</i>	102	0,79	2,07	0,22	2,29		Mê Kông	
<i>P. maxillipedo</i>	135	1,30	2,61	2,27	4,88		Mê Kông	

Ghi chú: NCN: Nghiên cứu này

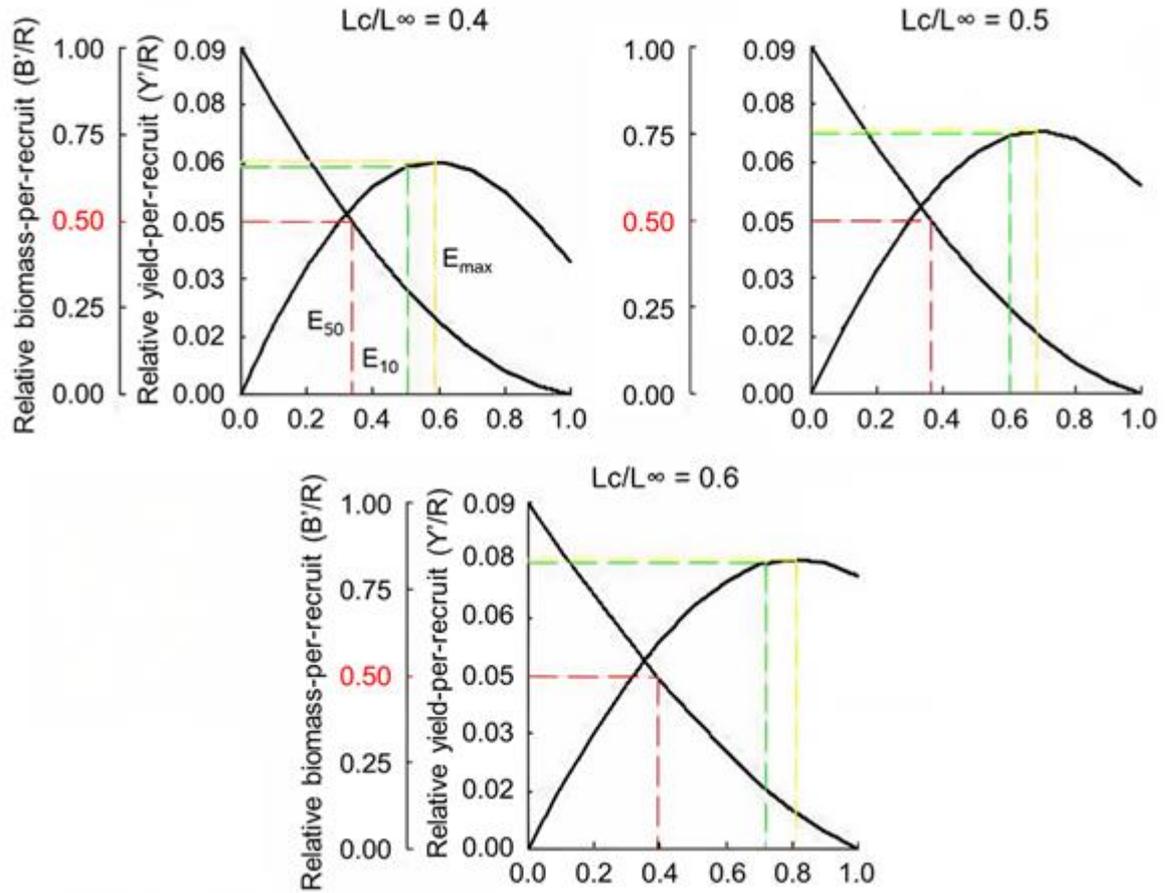
3.4.3.4. Đề xuất giải pháp khai thác bền vững tôm càng xanh cửa sông Mê Kông

Dựa trên kết quả mô phỏng mô hình sản lượng tương đối trên mỗi cá thể (Y/R) và sinh khối còn lại trên mỗi cá thể (B/R) theo ba kịch bản chiều dài khai thác lần đầu ($L_c/L_\infty = 0,4; 0,5; 0,6$) với $M/K = 1,22$, cho thấy rằng việc điều chỉnh ngưỡng kích thước khai thác lần đầu có ảnh hưởng đáng kể đến hiệu quả khai thác và mức độ bảo tồn nguồn lợi. Khi tăng L_c/L_∞ từ 0,4 lên 0,6, giá trị sản lượng tương đối cực đại (Y/R_{\max}) tăng từ 0,060 lên 0,075, trong khi hệ số khai thác (E) tương ứng tại điểm cực đại cũng tăng từ E_{\max} từ 0,589 lên 0,809. Tuy nhiên, tại các mức E_{\max} , sinh khối còn lại B/R lại giảm mạnh, chỉ còn 0,114 ở $L_c/L_\infty = 0,6$, điều này tiềm ẩn nguy cơ suy giảm nghiêm trọng nguồn lợi nếu khai thác kéo dài (Hình 3.31, Phụ lục 3.16).

Ngược lại, khi xét tại mức khai thác $E = 0,5$ (mức cường độ khai thác trung bình phổ biến), các kịch bản đều cho thấy Y/R tương đối xấp xỉ nhau (0,059 - 0,063), nhưng sinh khối còn lại có xu hướng cao hơn khi L_c/L_∞ tăng. Cụ thể, B/R đạt 0,307 (với $L_c/L_\infty = 0,4$), 0,345 ($L_c/L_\infty = 0,5$) và cao nhất là 0,381 ($L_c/L_\infty = 0,6$). Điều này cho thấy tăng ngưỡng kích thước khai thác lần đầu không những không làm giảm đáng kể sản lượng mà còn cải thiện đáng kể khả năng duy trì sinh khối quần thể. Với $L_\infty = 253,25$ mm, việc lựa chọn ngưỡng $L_c/L_\infty = 0,6$ tương đương chiều dài khai thác ban đầu khoảng $L_c \geq 151,95$ mm là hợp lý. Đồng thời, nếu duy trì cường độ khai thác quanh mức $E = 0,5$, vừa đảm bảo đạt được khoảng 84% sản lượng cực đại, vừa duy trì được khoảng 38% sinh khối ban đầu. Đây là mức cân bằng giữa hiệu quả kinh tế và mục tiêu bảo tồn. Tuy nhiên, trong điều kiện cần ưu tiên kinh tế cho ngư dân thì ngưỡng $L_c/L_\infty = 0,5$ tương đương chiều dài khai thác ban đầu khoảng $L_c \geq 126,6$ mm vẫn có thể được xem xét vì B/R đạt 0,345 (với $E = 0,5$), không quá thấp khi so với $B/R = 0,381$ ($L_c/L_\infty = 0,6, E = 0,5$). Ngoài ra, tuy ngưỡng E_{10} (E tại đó Y/R giảm 10% so với cực đại) thường được dùng làm giới hạn sinh thái khai thác hợp lý [287], nhưng trong trường hợp này, $E_{10} = 0,717$ vẫn dẫn đến mức B/R khá thấp (khoảng 0,18), do đó không nên xem đây là ngưỡng an toàn dài hạn.

Kết hợp với phân tích bổ sung quần thể diễn ra đỉnh điểm vào tháng 4 và tháng 5, lúc này số lượng lớn tôm non đã có thể phát triển đạt gần 117 mm chiều dài, khá gần với ngưỡng $L_c/L_\infty = 0,5$ ($L_c \geq 126,6$ mm). Như vậy, mùa khai thác TCX ở cửa sông Mê Kông nên bắt đầu từ nửa cuối tháng 4 và kết thúc vào khoảng tháng 7 hằng năm. Trong mùa khai thác, chiến lược khai thác bền vững được đề xuất là: **Nâng chiều dài khai thác lần đầu lên từ 60% L_∞ ($L_c \geq 151,95$ mm) và duy trì cường độ khai thác không vượt quá $E = 0,5$** , để vừa đảm bảo sản lượng ổn định, vừa duy trì khả năng tái tạo của quần thể TCX cửa sông Mê Kông trong dài hạn. Tuy nhiên,

trường hợp cần ưu tiên kinh tế cho ngư dân thì ngưỡng $L_c/L_\infty = 0,5$ ($L_c \geq 126,6$ mm) vẫn có thể được chấp nhận.



Hình 3.31. So sánh Y/R và B/R theo các kịch bản khai thác L_c/L_∞

KẾT LUẬN VÀ KIẾN NGHỊ

Kết luận

Phân tích di truyền dựa trên gen *COI* và hệ gen ty thể đã bước đầu đánh giá đa dạng di truyền của một số loài tôm có giá trị thương mại ở vùng cửa sông Mê Kông và xây dựng được cơ sở dữ liệu di truyền cho nhóm đối tượng nghiên cứu. Kết quả cho thấy sự phân hóa di truyền rõ rệt giữa họ Penaeidae và Palaemonidae, cũng như giữa các giống và loài trong cùng một họ; trong điều kiện số mẫu hạn chế, chỉ số đa dạng nucleotide (π) phản ánh biến dị di truyền ổn định hơn so với H_d . Mức đa dạng di truyền có sự khác biệt giữa các giống và loài, trong đó giống tép bạc *Metapenaeus* đa dạng di truyền cao hơn giống tôm sấu *Parapenaeopsis* và loài TCX (*M. rosenbergii*) có đa dạng di truyền cao hơn tép bầu (*M. equidens*). Phân tích hệ gen ty thể và phát sinh chủng loại khẳng định giống *Macrobrachium* tạo thành một nhánh riêng biệt trong họ Palaemonidae.

Khu hệ tôm vùng cửa sông Mê Kông thể hiện đa dạng cao cả về thành phần loài và phân bố, với 62 loài thuộc 18 giống, 7 họ và 2 bộ (Decapoda và Stomatopoda), trong đó khoảng 80% loài có giá trị thương mại; kết quả này đã bổ sung đáng kể dữ liệu về khu hệ tôm vùng Đồng bằng sông Cửu Long, nâng tổng số loài đã ghi nhận lên 93 loài thuộc 22 giống, 7 họ và 2 bộ. Bên cạnh sự đa dạng về thành phần loài, khu hệ tôm còn thể hiện đa dạng phân bố rõ rệt, được phản ánh qua sự phân hóa về mật độ, sinh khối và mức độ đa dạng sinh học theo không gian, thời gian và sinh thái, với các giá trị nhìn chung cao hơn ở khu vực ngoài cửa sông và trong mùa khô. Về phương diện sinh thái, khu hệ tôm được phân chia thành bốn nhóm chính gồm lợ hướng mặn, lợ hướng ngọt, thuần lợ hướng mặn và thuần lợ điển hình; riêng khu vực cửa Ba Lai ghi nhận cấu trúc quần xã và mức độ đa dạng khác biệt so với các cửa sông còn lại.

Kết quả nghiên cứu cho thấy các yếu tố môi trường nước mặt có mối liên hệ chặt chẽ với đa dạng sinh học khu hệ tôm vùng cửa sông Mê Kông. Trong số các yếu tố được khảo sát, độ mặn và hàm lượng oxy hòa tan (DO) thể hiện ảnh hưởng rõ rệt nhất đến sự biến động về cấu trúc quần xã tôm theo cả không gian và thời gian, qua đó góp phần định hình sự phân bố và mức độ đa dạng sinh học của khu hệ tôm trong khu vực nghiên cứu.

Nghiên cứu điển hình đối về biến động mật độ, sinh khối, hình thái, đặc điểm quần thể và đề xuất giải pháp khai thác bền vững tôm càng xanh cửa sông Mê Kông cho thấy biến động hình thái TCX chủ yếu diễn ra theo mùa, với kích thước cơ thể lớn hơn trong mùa mưa. Trong số các yếu tố môi trường khảo sát, DO là yếu tố ảnh hưởng chính đến hình thái TCX. Sự bổ sung quần thể TCX diễn ra quanh năm, tăng

mạnh từ tháng 4 đến tháng 8, đạt đỉnh vào tháng 4 - 5. Tuy nhiên, kết quả cho thấy nguồn lợi loài này đang chịu áp lực khai thác quá mức.

Kiến nghị

Tăng số lượng cá thể (từ 10 đến 30) đồng thời thu thập ở đa dạng các thủy vực trong đánh giá đa dạng di truyền, đồng thời mở rộng số loài cần đánh giá đa dạng di truyền, kể cả loài chưa có giá trị thương mại. Ngoài đa dạng haplotype (H_d) và đa dạng nucleotide (π), số lượng haplotype, mối quan hệ giữa các haplotype đó (haplotype network), khác biệt di truyền (genetic differentiation F_{ST}) của các quần thể tôm giữa các khu vực địa lý (trong ĐBSCL và trên thế giới) cần được đánh giá. Nên có nghiên cứu, đánh giá hoàn thiện dữ liệu đa dạng di truyền ở cấp độ toàn hệ gen ty thể một số loài tôm khác trong khu hệ tôm cửa sông Mê Kông.

Các nghiên cứu tiếp theo cần đẩy mạnh phân tích các đặc điểm hình thái đối với các loài tôm khác, nhất là các loài có giá trị thương mại cao, vì đây là cơ sở để đánh giá và quản lý nguồn lợi. Hầu hết các phân tích hình thái học đều dùng các phép đo đặc kích thước, điều này dẫn tới các biến động hoặc sai khác nhỏ trong đặc điểm hình thái thường bị bỏ qua. Do đó, các nghiên cứu tiếp theo có thể áp dụng cách tiếp cận đo đặc hình thái mới như phép đo hình học dựa trên mốc (geometric morphometric), phân tích này cho phép phát hiện sai khác nhỏ trong đặc điểm hình thái của các loài trong một vùng địa lý nhỏ (microgeographical scale) như trường hợp các cửa sông Mê Kông.

Các nghiên cứu tiếp theo cần tiến hành đánh giá biến động quần thể của một số loài tôm khác, nhất là các loài có giá trị thương mại cao. Nghiên cứu này kiến nghị giải pháp khai thác bền vững nguồn lợi TCX cửa sông Mê Kông như sau: Mùa khai thác TCX nên bắt đầu từ nửa cuối tháng 4 và kết thúc vào khoảng tháng 7 hằng năm. Nâng chiều dài khai thác lần đầu lên $L_c \geq 151,95$ mm và duy trì cường độ khai thác không vượt quá $E = 0,5$.

DANH MỤC CÔNG TRÌNH CÔNG BỐ LIÊN QUAN ĐẾN LUẬN ÁN

1. **Tran T.T.**, Nguyen T.P.T., Pham T.L., Ngo X.Q., 2025, Spatio-temporal variations in abundance and biomass of three commercial shrimp species in the Mekong estuaries, Southern Vietnam, *Biology Bulletin*, 52(2), 74. <https://doi.org/10.1134/S106235902461228X>. SCIE Q3, IF = 0,5.
2. **Tran T.T.**, Ngo X.Q., Nguyen T.P.T., Pham T.L., 2025, Diversity and distribution of Decapoda and Stomatopoda from the Mekong estuaries in relation to environmental parameters, *Aquatic Sciences*, 87(4), 79. <https://doi.org/10.1007/s00027-025-01206-x>. SCIE Q2, IF = 1,8.
3. **Tran T.T.**, Ngo X.Q., Nguyen T.P.T., Pham T.L., 2025, Spatial and temporal variation in abundance and biomass of different sex classes of the estuary prawn *Macrobrachium equidens* (Dana, 1852) (Decapoda, Palaemonidae) from the Mekong estuaries, with notes on its salinity tolerance, *Asian Fisheries Science*, 38(3), 143-156. <https://doi.org/10.33997/j.afs.2025.38.3.002>. Scopus Q3.
4. **Tran T.T.**, Nguyen T.P.T., Pham T.L., Huynh V.B., Nguyen X.D., Nguyen T.T., Le P.M.C., Ngo X.Q., 2025, The first mitochondrial genome of giant freshwater prawn *Macrobrachium rosenbergii* (Crustacea: Decapoda) from Mekong Delta: Gene characterization and phylogenetic considerations, *Biology Bulletin*, 52(10), 290. <https://doi.org/10.1134/S1062359025609334>. SCIE Q3, IF = 0,5.

DANH MỤC TÀI LIỆU THAM KHẢO

- [1] Tran T., 2016, *Transboundary Mekong River Delta (Cambodia and Vietnam)*, In: Finlayson C., Milton G., Prentice R., Davidson N., Eds., *The Wetland Book*. Springer, Dordrecht.
- [2] Basset A., Elliott M., West R.J., Wilson J.G., 2013, Estuarine and lagoon biodiversity and their natural goods and services, *Estuarine, Coastal and Shelf Science*, 132, pp. 1-4.
- [3] Albertoni E.F, Palma-Silva C., Esteves F.D.A., 2003, Natural diet of three species of shrimp in a tropical coastal lagoon, *Brazilian Archives of Biology and Technology*, 46, pp. 395-403.
- [4] Cavalcante D.V., Silva B.B.D., Martinelli-Lemos J.M., 2012, Biodiversity of decapod crustaceans in the estuarine floodplain around the city of Belém (Pará) in Brazilian Amazonia, *Zoologia*, 29, pp. 203-209.
- [5] Valbo-Jørgensen J., Coates D., Hortle K., 2009, Fish diversity in the Mekong River basin, In: Campbell I.C., Ed., *The Mekong*, Elsevier, pp. 161-196.
- [6] Truong S.H., Ye Q., Stive M.J., 2017, Estuarine mangrove squeeze in the Mekong Delta, Vietnam, *Journal of Coastal Research*, 33, pp. 747-763.
- [7] Pritchard D.W., 1967, What is an estuary: a physical viewpoint, *American Association for the Advancement of Science*, 83, pp. 3-5.
- [8] Fairbridge R.W., 1980, *The estuary: its definition and geochemical role*, In: Olausson E., Cato I., Eds., *Chemistry and Geochemistry of Estuaries*, Wiley, New York, pp. 1-35.
- [9] Snedden G.A., Cable J.E., Kjerfve B., 2013, *Estuarine geomorphology and coastal hydrology*, In: Day J.W., Crump B.C., Kemp W.M, Yáñez-Arancibia A., Eds., *Estuarine Ecology*, Wiley-Blackwell, pp. 19-38.
- [10] McLusky D.S., 1993, Marine and estuarine gradients, *Netherland Journal of Aquatic Ecology*, 27, pp. 489-493.
- [11] Vorosmarty C.J., Fekete B.M., Tucker B.A., 1998, *Global river discharge, 1807-1991*, ORNL DAAC.

- [12] Islam S.N., Gnauck A., Mangrove wetland ecosystems in Ganges-Brahmaputra delta in Bangladesh, *Frontiers of Earth Science in China*, 2(4), pp. 439-448.
- [13] Ngo X.Q., Vanreusel A., Thanh N.V., Smol N., 2007, Biodiversity of meiofauna in the intertidal Khe Nhan mudflat, Can Gio mangrove forest, Vietnam with special emphasis on free living nematodes, *Ocean Science Journal*, 42(3), pp. 135-152.
- [14] Day J.W., Yáñez-Arancibia A., Kemp W.M., Crump B.C., 2012, *Introduction to estuarine ecology*, In: Day J.W., Crump B.C., Kemp W.M., Yáñez-Arancibia A., Eds., *Estuarine ecology*, Wiley-Blackwell, pp. 1-18.
- [15] Choy E., An S., Kang C.K., 2008, Pathways of organic matter through food webs of diverse habitats in the regulated Nakdong River estuary (Korea), *Estuarine, Coastal and Shelf Science*, 78(1), pp. 215-226.
- [16] Darnell R., 1961, Trophic spectrum of an estuarine community, based on studies of Lake Pontchartrain, Louisiana, *Ecology*, 42(3), pp. 553-568.
- [17] Odum E., Cruz A., 1963, Detritus as a major component of ecosystems, *AIBS Bull*, 13, pp. 39-40.
- [18] Cebrian J., 1999, Patterns in the fate of production in plant communities, *The American Naturalist*, 154(4), pp. 449-468.
- [19] Wilson J.G., Fleeger J.W., 2013, *Estuarine benthos*, In: Day J.W., Crump B.C., Kemp W.M., Yáñez-Arancibia A., Eds., *Estuarine ecology*, Wiley-Blackwell, pp. 303-324.
- [20] Attrill M.J., 2002, A testable linear model for diversity trends in estuaries, *Journal of Animal Ecology*, 71(2), pp. 262-269.
- [21] Adamson P.T., Rutherford I.D., Peel M.C., Conlan I.A., 2009, *The hydrology of the Mekong River*, In: Campbell I.C., Ed., *The Mekong*, Elsevier, pp. 53-76.
- [22] Odum W., Odum E., Odum H., 1995, Nature's pulsing paradigm, *Estuaries*, 18, pp. 547-555.
- [23] Carling P.A., 2009, *Geomorphology and sedimentology of the Lower Mekong River*, In: Campbell I.C., Ed., *The Mekong*, Elsevier, pp. 77-111.

- [24] Syvitski J.P.M., Vorosmarty C.J., Kettner A.J., Green P., 2005, Impact of humans on the flux of terrestrial sediment to the global coastal ocean, *Science*, 308(5720), pp. 376-380.
- [25] Milliman J.H., Syvitski J.P.M., 1992, Geomorphic/Tectonic control of sediment discharge to the ocean: The importance of small mountainous rivers, *Journal of Geology*, 100(5), pp. 325-344.
- [26] Pantulu V.R., 1986, *The mekong river system*, In: Davies B.R., Walker K.F., Eds., *The Ecology of River Systems*, Dr. Junk Publishers, Dordrecht, The Netherlands, pp. 695-720.
- [27] Oanh T.T.K., Lap N.V., Tateishi M., Kobayashi I., Tanabe S., Saito Y., 2002, Holocene Delta evolution and sediment discharge of the Mekong River, Southern Vietnam, *Quaternary Science Reviews*, 21(16-17), pp. 1807-1819.
- [28] Yoshiki S., 2002, Deltas in Southeast and East Asia: their evolution and current problems, *Proceedings of the APN/SURVAS/LOICZ joint conference on coastal impacts of climate change and adaptation in the Asia-Pacific Region*, pp. 185-191.
- [29] Truong T.V., 2006, *Identification, forecasting and control the floods in the Mekong River Delta*, Agriculture Publishing House, Hanoi, Vietnam, pp. 1-472.
- [30] Nguyen A.D., Savenije H.H.G., Pham D.N., Tang D.T., 2008, Using salt intrusion measurements to determine the freshwater discharge distribution over the branches of a multi-channel estuary: The Mekong Delta case, *Estuarine, Coastal and Shelf Science*, 73, pp. 433-445.
- [31] Wolanski E., Huan N.N., Dao L.T., Nhan N.H., Thuy N.N., 1996, Fine-sediment dynamics in the Mekong River Estuary, Vietnam, *Estuarine, Coastal and Shelf Science*, 43(5), pp. 565-582.
- [32] Le Dien Duc, 2012, *The Mekong Delta*. www.arcabc.org.ph.
- [33] McLusky D.S., Elliott M., 2004, *The estuarine ecosystem ecology, threats, and management*, Chapman and Hall, London, pp. 1-224.
- [34] Valbo-Jørgensen J., Coates D., Hortle K., 2009, *Fish diversity in the Mekong River basin*, In: Campbell I.C., Ed., *The Mekong*, Elsevier, pp. 161-196.

- [35] Nguyễn Thanh Tùng, 2019, *Bảo vệ và phát triển nguồn lợi các loài cá nước ngọt Đồng bằng sông Cửu Long*, NXB Nông nghiệp, tr. 1-271.
- [36] Tran T.T., Le V.T., Ha H.H., Pham N.H., Nguyen T.H., Nguyen T.T.U., Ngo X.Q., Pham T.L., 2024, Biodiversity of epibenthic invertebrates in the subtidal Mekong estuaries, Southern Vietnam with remarks on decapod assemblages, *Biology Bulletin*, 51(5), pp. 1466-1478.
- [37] Ngo X.Q., Vanreusel A., Smol N., Chau N.N., 2010, Meiobenthos assemblages in the Mekong estuarine system with special focus on free-living marine nematodes, *Ocean Science Journal*, 45, pp. 213-224.
- [38] Ngo X.Q., Chau N.N., Smol N., Prozorova L., Vanreusel A., 2016, Intertidal nematode communities in the Mekong estuaries of Vietnam and their potential for biomonitoring, *Environmental Monitoring and Assessment*, 188(2), 91.
- [39] Sor R., Ngor P.B., Boets P., Goethals P.L., Lek S., Hogan Z.S., Park Y.S., 2020, Patterns of mekong mollusc biodiversity: Identification of emerging threats and importance to management and livelihoods in a region of globally significant biodiversity and endemism, *Water*, 12(9), 2619.
- [40] Lohman D.J., de Bruyn M., Page T., von Rintelen K., Hall R., Ng P.K., Shih H.T., Carvalho G.R., von Rintelen T., 2011, Biogeography of the Indo-Australian archipelago, *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics*, 42, pp. 205-226.
- [41] Cumberlidge N., Ng P.K., Yeo D.C., Magalhães C., Campos M.R., Alvarez F., Naruse T., Daniels S.R., Esser L.J., Attipoe F.Y.K., Clotilde-Ba F., Darwall W., McIvor A., Baillie J.E.M., Collen B., Ram M., 2009, Freshwater crabs and the biodiversity crisis: importance, threats, status, and conservation challenges, *Biological Conservation*, 142(8), pp. 1665-1673.
- [42] Zhang J.B., Hanner R., 2011, DNA barcoding is a useful tool for the identification of marine fishes from Japan, *Biochemical Systematics and Ecology*, 39(1), pp. 31-42.
- [43] Jalal K., 2012, Limit of DNA barcode in delineating *Penaeus monodon* and in its developing stages, *Sains Malaysiana*, 41(12), pp. 1527-1533.

- [44] Jamaluddin J.A.F., Mohammed Akib N.A., Ahmad S.Z., Abdul Halim S.A.A., Abdul Hamid N.K., Mohd Nor S.A., 2019, DNA barcoding of shrimps from a mangrove biodiversity hotspot, *Mitochondrial DNA Part A*, 30(4), pp. 618-625.
- [45] Holthuis L.B., 1980, *FAO species catalogue. Volume 1-Shrimps and prawns of the world. An annotated catalogue of species of interest to fisheries*, FAO Fisheries Synopsis, pp. 1-271.
- [46] Murphy N.P., Austin C.M., 2005, Phylogenetic relationships of the globally distributed freshwater prawn genus *Macrobrachium* (Crustacea: Decapoda: Palaemonidae): Biogeography, taxonomy and the convergent evolution of abbreviated larval development, *Zoologica Scripta*, 34, pp. 187-197.
- [47] De Grave S., Fransen C.H.J.M., 2011, Carideorum catalogus: The recent species of the dendrobranchiate, stenopodidean, procarididean and caridean shrimps (Crustacea: Decapoda), *Zoologische Mededelingen*, 89, pp. 195-589.
- [48] New M.B., 2002, *Farming freshwater prawns: A manual for the culture of the giant river prawn (Macrobrachium rosenbergii)*, FAO Fisheries Technical Paper, No. 428.
- [49] Monod T., 1980, *Décapodes*, In: Durand J.R., Leveque C., Eds., Flore et faune aquatiques de l'Afrique sahélo-soudanienne, Paris, France, pp. 369-389.
- [50] Qing-yi Z., Qi-qun C., Wei-bing G., 2009, Mitochondrial COI gene sequence variation and taxonomy status of three *Macrobrachium* species, *Zoological Research*, 30, pp. 613-619.
- [51] Lefébure T., Douady C.J., Gouy M., Gilbert J., 2006, Relationship between morphological taxonomy and molecular divergence within crustacea: Proposal of molecular threshold to help species delimitation, *Molecular Phylogenetics and Evolution*, 40(2), pp. 435-447.
- [52] Pileggi L.G., Mantelatto F.L., 2010, Molecular phylogeny of the freshwater prawn genus *Macrobrachium* (Decapoda, Palaemonidae), with emphasis on the relationship among selected American species, *Invertebrate Systematics*, 24, pp. 194-208.

- [53] Dall W., Hill B., Rothlisberg P., Sharples D., 1990, *The biology of the Penaeidae*, Vol. 27, Cambridge, MA, Academic Press, pp. 1-489.
- [54] Timm L., Browder J.A., Simon S., Jackson T.L., Zink I.C., Bracken-Grissom H.D., 2019, A tree money grows on: The first inclusive molecular phylogeny of the economically important pink shrimp (Decapoda: *Farfantepenaeus*) reveals cryptic diversity, *Invertebrate Systematics*, 33(2), pp. 488-500.
- [55] Pérez Farfante I., Kensley B., 1997, *Penaeoid and sergestoid shrimps and prawns of the world: Keys and diagnoses for the families and genera*, Paris, France: Editions du Museum National d'Histoire Naturelle.
- [56] Flegel T., 2008, Confirmation of the right to refuse revision in the genus *Penaeus*, *Aquaculture*, 280(1-4), pp. 1-4.
- [57] Baldwin J.D., Bass A.L., Bowen B.W., Clark W.H.J., 1998, Molecular phylogeny and biogeography of the marine shrimp *Penaeus*, *Molecular Phylogenetics and Evolution*, 10(3), pp. 399-407.
- [58] Lavery S., Chan T., Tam Y., Chu K., 2004, Phylogenetic relationships and evolutionary history of the shrimp genus *Penaeus* s.l. derived from mitochondrial DNA, *Molecular Phylogenetics and Evolution*, 31(1), pp. 39-49.
- [59] Ma K.Y., Chan T.Y., Chu K.H., 2009, Phylogeny of penaeoid shrimps (Decapoda: Penaeoidea) inferred from nuclear protein-coding genes, *Molecular Phylogenetics and Evolution*, 53(1), pp. 45-55.
- [60] Hebert P.D., Cywinska A., Ball S.L., DeWaard J.R., 2003, Biological identifications through DNA barcodes, *Proceedings of the Royal Society of London. Series B: Biological Sciences*, 270(1512), pp. 313-321.
- [61] Tassanakajon A., Klinbunga S., Paunglarp N., Rimphanitchayakit V., Udomkit A., Jitrapakdee S., Sritunyalucksana K., Phongdara A., Pongsomboon S., Supungul P., Tang S., Kuphanumart K., Pichyangkura R., Lursinsap C., 2006, *Penaeus monodon* gene discovery project: The generation of an EST collection and establishment of a database, *Gene*, 384, pp. 104-112.
- [62] Rajkumar G., Bhavan P.S., Udayasuriyan R., Vadivalagan C., 2015, Molecular identification of shrimp species, *Penaeus semisulcatus*, *Metapenaeus dobsoni*,

- Metapenaeus brevicornis*, *Fenneropenaeus indicus*, *Parapenaeopsis stylifera* and *Solenocera crassicornis* inhabiting in the Coromandel coast (Tamil Nadu, India) using MT-COI gene, *International Journal of Fisheries and Aquatic Studies*, 2(4), pp. 96-106.
- [63] Lo P.C., Liu S.H., Nor S.A.M., Chen W.J., 2017, Molecular exploration of hidden diversity in the Indo-West Pacific sciaenid clade, *PLoS ONE*, 12(4), e0176623.
- [64] Nguyễn Thành Tâm, Phạm Thanh Liêm, 2012, So sánh sự đa dạng di truyền của tôm càng xanh Việt Nam và Trung Quốc, *Tạp chí khoa học-Đại học Huế*, 75A(6), pp. 135-142.
- [65] Yen D.T., Liem P.T., Ky H., Hai T.N., 2013, Strain evaluation of giant freshwater prawn (*Macrobrachium rosenbergii*) based on morphology and genetic diversity, The proceedings of the International Fisheries Symposium, organized at Can Tho University, Vietnam, 6-8th December, 2012, pp. 239-244.
- [66] Siriwut W., Jeratthitikul E., Panha S., Chanabun R., Ngor P.B., Sutcharit C., 2021, Evidence of cryptic diversity in freshwater *Macrobrachium* prawns from Indochinese riverine systems revealed by DNA barcode, species delimitation and phylogenetic approaches, *Plos One*, 16(6), e0252546.
- [67] De Grave S., Cai Y., Anker A., 2008, Global diversity of shrimps (Crustacea: Decapoda: Caridea) in freshwater, *Hydrobiologia*, 595(1), pp. 287-293.
- [68] Marquet G., 1991, Freshwater crustaceans from French Polynesia: Taxonomy, distribution and biomass (Decapoda), *Crustaceana*, 61(2), pp. 125-140.
- [69] Abele L.G., 1991, Comparison of morphological and molecular phylogeny of the Decapoda, *Memoirs of the Queensland Museum*, 31, pp. 101-108.
- [70] Sakai K., Shinomiya S., 2011, Preliminary report on eight new genera formerly attributed to *Parapenaeopsis* Alcock, 1901, sensu lato (Decapoda, Penaeidae), *Crustaceana*, 84(4), pp. 491-504.
- [71] Hurzaid A., Chan T.Y., Mohd Nor S.A., Muchlisin Z.A., Chen W.J., 2020, Molecular phylogeny and diversity of penaeid shrimps (Crustacea: Decapoda) from South-East Asian waters, *Zoologica Scripta*, 49(5), pp. 596-613.

- [72] Đặng Ngọc Thanh, Hồ Thanh Hải, 2012, *Tôm cua nước ngọt Việt Nam*, NXB Khoa học Tự nhiên và Công nghệ, Hà Nội, pp. 1-265.
- [73] Đặng Ngọc Thanh, Thái Trần Bái, Phạm Văn Miên, 1980, *Định loại động vật không xương sống nước ngọt Bắc Việt Nam*, NXB Khoa học và Kỹ thuật, Hà Nội.
- [74] Đặng Ngọc Thanh, Nguyễn Huy Yết, 2009, *Bảo tồn đa dạng sinh học biển Việt Nam*, NXB Khoa học Tự nhiên và Công nghệ.
- [75] UBND tỉnh Bến Tre, 2003a, *Báo cáo tóm tắt Quy hoạch chi tiết nuôi thủy sản huyện Bình Đại, tỉnh Bến Tre, đến năm 2010*.
- [76] UBND tỉnh Bến Tre, 2003b, *Báo cáo tóm tắt Quy hoạch chi tiết nuôi thủy sản huyện Thạnh Phú, tỉnh Bến Tre thời kỳ 2003-2010*.
- [77] Từ Hoàng Nhân, Đào Thị Liên, Cao Văn Hùng, 2023, Hiện trạng và phân bố nguồn giống thủy sản ở vùng biển tỉnh Bến Tre, *Tạp chí Khoa học Đại học Cần Thơ*, 59(1), tr. 85-98.
- [78] Johnson M.A., Kenyon N.H., Belderson R.H., Stride A.H., 1982, *Sand transport*, In: Stride A.H., Ed., *Offshore Tidal Sands*, Chapman and Hall, London, pp. 58-94.
- [79] Fuss J.C.M., Ogren L.H., 1966, Factors affecting activity and burrowing habits of the pink shrimp, *Penaeus duorarum* Burkenroad, *The Biological Bulletin*, 130(2), pp. 170-191.
- [80] Wickham D.A., 1967, Observations on the activity patterns in juveniles of the pink shrimp, *Penaeus duorarum*, *Bulletin of Marine Science*, 17(4), pp. 769-786.
- [81] Coles R.G., 1979, Catch size and behaviour of pre-adults of three species of penaeid prawns as influenced by tidal current direction, trawl alignment, and day and night periods, *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, 38(3), pp. 247-260.
- [82] Grady J.R., 1971, The distribution of sediment properties and shrimp catch on two shrimping grounds on the continental shelf of the Gulf of Mexico,

- Proceedings of the Gulf and Caribbean Fisheries Institute*, 23rd, Annual Session, pp. 139-148.
- [83] Rulifson R.A., 1981, Substrate preferences of juvenile penaeid shrimps in estuarine habitats, *Contributions in Marine Science*, 24, pp. 35-52.
- [84] Ruello N.V., 1973, Burrowing, feeding, and spatial distribution of the school prawn *Metapenaeus macleayi* (Haswell) in the Hunter River region, Australia, *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, 13(3), pp. 189-206.
- [85] Somers I.F., 1987, Sediment type as a factor in the distribution of commercial prawn species in the western Gulf of Carpentaria, Australia, *Marine and Freshwater Research*, 38(1), pp. 133-149.
- [86] Hill B.J., 1985, *Effect of temperature on duration of emergence, speed of movement and catchability of the prawn Penaeus esculentus*, In: Rothlisberg P.C., Hill B.J., Staples D.J., Eds., Second Australian National Prawn Seminar, Cleveland, Australia, pp. 77-83.
- [87] Gunter G., 1951, Destruction of fishes and other organisms on the south Texas coast by the cold wave of January 28-February 3, 1951, *Ecology*, 32(4), pp. 731-736.
- [88] Joyce E.A., 1965, *The commercial shrimps of the northeast coast of Florida*, Professional Papers Series, Florida Board of Conservation Marine Laboratory, St Petersburg, Florida 6, pp. 1-224.
- [89] Wiesepape L.M., Aldrich D.V., Strawn K., 1972, Effects of temperature and salinity on thermal death in postlarval brown shrimp, *Penaeus aztecus*, *Physiological Zoology*, 45(1), pp. 22-33.
- [90] Dall W., 1958, Observations on the biology of the greentail prawn, *Metapenaeus mastersii* (Haswell) (Crustacea Decapoda: Penaeidae), *Marine and Freshwater Research*, 9(1), pp. 111-134.
- [91] Dall W., 1981, Osmoregulatory ability and juvenile habitat preference in some penaeid prawns, *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, 54(1), pp. 55-64.

- [92] Biesiot P., Venkataramich A., 1974, Effect of salinity on behaviour and survival of postlarval shrimp, *Penaeus aztecus* in relation to ageing, *American Zoologist*, 14(4), 1259.
- [93] Renaud M.L., 1986, Detecting and avoiding oxygen deficient sea water by brown shrimp, *Penaeus aztecus* (Ives), and white shrimp *Penaeus setiferus* (Linnaeus), *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, 98(3), pp. 283-292.
- [94] Egusa S., 1961, Studies on the respiration of the “Kuruma” prawn *Penaeus japonicus* Bate. II. Preliminary experiments on its oxygen consumption, *Bulletin of the Japanese Society of Scientific Fisheries*, 27, pp. 650-659.
- [95] Binh C.T., Phillips M.J., Demaine H., 1997, Integrated shrimp-mangrove farming systems in the Mekong delta of Vietnam, *Aquaculture Research*, 28(8), pp. 599-610.
- [96] Sneddon C., 2002, Water conflicts and river basins: The contradictions of co-management and scale in northeast Thailand, *Society and Natural Resources*, 15(8), pp. 725-741
- [97] Welcomme R.L., Vidthayanon C., 2003, *The impacts of introductions and stocking of exotic species in the Mekong Basin and policies for their control*, MRC Technical Paper No. 9. Mekong River Commission.
- [98] Tran T.T., Ngo X.Q., Nguyen T.P.T., Pham T.L., 2025, Diversity and distribution of Decapoda and Stomatopoda from the Mekong estuaries in relation to environmental parameters, *Aquatic Sciences*, 87(4), 79.
- [99] de Carvalho A.S.S., Martinelli-Lemos J.M., das Nevis A.B., Isaac V., 2016, Spatio-temporal variation of the density of shrimps *Farfantepenaeus subtilis*, *Litopenaeus schmitti* and *Xiphopenaeus kroyeri* (Crustacea; Decapoda) in the Curuçá Estuary, North of Brazil, *Boletim do Instituto de Pesca*, 42(3), pp. 598-610.
- [100] Lui K.K., Ng J.S., Leung K.M., 2007, Spatio-temporal variations in the diversity and abundance of commercially important Decapoda and Stomatopoda in subtropical Hong Kong waters, *Estuarine, Coastal and Shelf Science*, 72(4), pp. 635-647.

- [101] Torres M.V., Giri F., Collins P.A., 2018, Temporal and spatial patterns of freshwater decapods associated with aquatic vegetation from floodplain rivers, *Hydrobiologia*, 823, pp. 169-189.
- [102] Zintzen V., Norro A., Massin C., Mallefet J., 2008, Spatial variability of epifaunal communities from artificial habitat: Shipwrecks in the Southern Bight of the North Sea, *Estuarine, Coastal and Shelf Science*, 76(2), pp. 327-344.
- [103] Chaitiamvong S., Supongpan M., 1992, *A Guide to penaeoid shrimp found in Thai waters*, Australian Institute of Marine Science, Townsville, Australia, pp. 1-77.
- [104] Nguyễn Văn Thường, Trương Quốc Phú, 2004, *Giáo trình Ngư loại II (Giáp xác & Nhuyễn thể)*. NXB Đại học Cần Thơ.
- [105] Folmer O., Black M., Hoeh W., Lutz R., Vrijenhoek R., 1994, DNA primers for amplification of mitochondrial cytochrome c oxidase subunit I from diverse metazoan invertebrates, *Molecular Marine Biology and Biotechnology*, 3, pp. 294-299.
- [106] Rozas J., Ferrer-Mata A., Sánchez-DelBarrio J.C., Guirao-Rico S., Librado P., Ramos-Onsins S.E., Sánchez-Gracia A., 2017, DnaSP 6: DNA sequence polymorphism analysis of large data sets, *Molecular Biology and Evolution*, 34(12), 3299-3302.
- [107] Jin J.J., Yu W.B., Yang J.B., Song Y., DePamphilis C.W., Yi T.S., Li D.Z., 2020, GetOrganelle: A fast and versatile toolkit for accurate de novo assembly of organelle genomes, *Genome Biology*, 21, pp. 1-31.
- [108] Gurevich A., Saveliev V., Vyahhi N., Tesler G., 2013, QUAST: quality assessment tool for genome assemblies, *Bioinformatics*, 29(8), pp. 1072-1075.
- [109] Bernt M., Donath A., Jühling F., Externbrink F., Florentz C., Fritsch G., Pütz J., Middendorf M., Stadler P.F., 2013, MITOS: improved de novo metazoan mitochondrial genome annotation, *Molecular Phylogenetics and Evolution*, 69(2), pp. 313-319.

- [110] Artimo P., Jonnalagedda M., Arnold K., Baratin D., Csardi G., De Castro E., Duvaud S., Flegel V., Fortier A., Stockinger H., 2012, ExPASy: SIB bioinformatics resource portal, *Nucleic Acids Research*, 40(W1), pp. 597-603.
- [111] Kumar S., Stecher G., Li M., Knyaz C., Tamura K., 2018, MEGA X: molecular evolutionary genetics analysis across computing platforms, *Molecular Biology and Evolution*, 35(6), pp. 1547-1549.
- [112] Stothard P., 2000, The sequence manipulation suite: JavaScript programs for analyzing and formatting protein and DNA sequences, *Biotechniques*, 28(6), pp. 1102-1104.
- [113] Perna N.T., Kocher T.D., 1995, Patterns of nucleotide composition at fourfold degenerate sites of animal mitochondrial genomes, *Journal of Molecular Evolution*, 41, pp. 353-358.
- [114] Lowe T.M., Chan P.P., 2016, tRNAscan-SE Online: integrating search and context for analysis of transfer RNA genes, *Nucleic Acids Research*, 44(W1), pp. W54-W57.
- [115] Hofacker I.L., 2003, Vienna RNA secondary structure server, *Nucleic Acids Research*, 31(13), pp. 3429-3431.
- [116] Lohse M., Drechsel O., Kahlau S., Bock R., 2013, OrganellarGenomeDRAW- a suite of tools for generating physical maps of plastid and mitochondrial genomes and visualizing expression data sets, *Nucleic Acids Research*, 41(W1), pp. W575-W581.
- [117] Clarke K.R., Gorley R.N., 2006, *PRIMER V6: User Manual/Tutorial*. PRIMER-E, Plymouth, UK, pp. 1-189.
- [118] Anderson M.J., Gorley R.N., Clarke K.R., 2008, *PERMANOVA for PRIMER: Guide to software and statistical methods*, PRIMER-E, Plymouth, pp. 1-218.
- [119] Braak T., 2002, *CANOCO reference manual and CanoDraw for Windows user's guide: Software for canonical community ordination (version 4.5)*, pp. 1-500.
- [120] Statgraphics, 2017, *Centurion 18 User Manual*, 321 pp.

- [121] Konan M.K., Allassane O., Beatrice A.G.A., Germain G., 2008, Morphometric differentiation between two sympatric *Macrobrachium* Bate, 1868 shrimps (Crustacea: Decapoda: Palaemonidae) in West-African rivers, *Journal of Natural History*, 42(31-32), pp. 2095-2115.
- [122] Konan K.M., Adépo-Gourène A.B., Ouattara A., Nyiny W.D., Gourène G., 2010, Morphometric variation among male populations of freshwater shrimp *Macrobrachium vollenhovenii* Herklots, 1851 from Côte d'Ivoire Rivers, *Fisheries Research*, 103(1-3), pp. 1-8.
- [123] Grandjean F., Romain D., Avila-Zarza C., Bramard M., Souty-Grosset C., Mocquard J.P., 1997, Morphometry, sexual dimorphism and size at maturity of the white-clawed crayfish *Austropotamobius pallipes pallipes* (Lereboullet) from a wild French population at Deux-Sèvres (Decapoda, Astacidea), *Crustaceana*, 70(1), pp. 31-44.
- [124] Hurlbut T., Clay D., 1998, Morphometric and meristic differences between shallow-and deep-water populations of white hake (*Urophycis tenuis*) in the southern Gulf of St. Lawrence, *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*, 55(10), pp. 2274-2282.
- [125] Carvalho C.D., Keunecke K.A., Lavrado H.P., 2019, Morphometric variation in pink shrimp populations at Rio de Janeiro coast (SE Brazil): Are they really similar in closer areas?, *Anais da Academia Brasileira de Ciências*, 91, e20180252.
- [126] Le Cren E.D., 1951, The length-weight relationship and seasonal cycle in gonad weight and condition in the perch (*Perca fluviatilis*), *The Journal of Animal Ecology*, 20(2), pp. 201-219.
- [127] Gayanilo F.C., Sparre P., Pauly D., 2005, *FAO-ICLARM Stock Assessment Tools II (FISAT II), User's Guide*, FAO Computerized Information, Rome.
- [128] Pauly D., David N., 1981, ELEFAN I, a BASIC program for the objective extraction of growth parameters from length-frequencies data, *Meeresforschung*, 28(4), pp. 205-211.

- [129] Pauly D., 1980, On the interrelationships between natural mortality, growth parameters and mean environmental temperature in 175 fish stocks, *ICES journal of Marine Science*, 39(2), pp. 175-192.
- [130] Pauly D., 1983, *Some simple methods for the assessment of tropical fish stocks*, FAO Fish, Tech. Pap. (234), pp. 1-52.
- [131] Moreau J., Cuende F.X., 1991, On improving the resolution of the recruitment patterns of fishes, *Fishbyte*, 9(1), pp. 45-46.
- [132] Beverton R.J.H., Holt S.J., 1956, A review of methods for estimating mortality rates in exploited fish populations, with special reference to sources of bias in catch sampling, *Rapp Proces-verb Reun Cons Int Explor Mer*, 140, pp. 67-83.
- [133] Khamnamtong B., Klinbunga S., Menasveta P., 2009, Genetic diversity and geographic differentiation of the giant tiger shrimp (*Penaeus monodon*) in Thailand analyzed by mitochondrial COI sequences, *Biochemical Genetics*, 47(1), pp. 42-55.
- [134] Shih C., Haung H., Chu T., Lee Y., Wang C., Tzeng T., 2011, Genetic diversity and historical demography of kuruma shrimp (*Penaeus japonicus*) species complex off China based on mitochondrial DNA analysis, *African Journal of Biotechnology*, 10(7), pp. 1065-1072.
- [135] Thanh H.N., Liu Q., Zhao L., Zhang H., Liu J., Hai D.N., 2015, Genetic diversity of cultured populations of giant freshwater prawn (*Macrobrachium rosenbergii*) in China using mtDNA COI and 16S rDNA markers, *Biochemical Systematics and Ecology*, 62, pp. 261-269.
- [136] Miller A.D., Murphy N.P., Burrige C.P., Austin C.M., 2005, Complete mitochondrial DNA sequences of the decapod crustaceans *Pseudocarcinus gigas* (Menippidae) and *Macrobrachium rosenbergii* (Palaemonidae), *Marine Biotechnology*, 7, pp. 339-349.
- [137] Li Y., Song J., Shen X., Cai Y., Cheng H., Zhang X., Yan B., Chu K.H., 2019, The first mitochondrial genome of *Macrobrachium rosenbergii* from China: Phylogeny and gene rearrangement within Caridea, *Mitochondrial DNA Part B*, 4(1), pp. 134-136.

- [138] Zhao Y., Zhu X., Li Y., Han Z., Xu W., Dong J., Wei H., Li, X., 2019, Mitochondrial genome of Chinese grass shrimp, *Palaemonetes sinensis* and comparison with other Palaemoninae species, *Scientific Reports*, 9(1), 17301.
- [139] Miller A.D., Austin C.M., 2006, The complete mitochondrial genome of the mantid shrimp *Harpiosquilla harpax*, and a phylogenetic investigation of the Decapoda using mitochondrial sequences, *Molecular Phylogenetics and Evolution*, 38(3), pp. 565-574.
- [140] Umetsu K., Iwabuchi N., Yuasa I., Saitou N., Clark P.F., Boxshall G., Osawa M., Igarashi, K., 2002, Complete mitochondrial DNA sequence of a tadpole shrimp (*Triops cancriformis*) and analysis of museum samples, *Electrophoresis*, 23(24), pp. 4080-4084.
- [141] Ma K., Feng J., Lin J., Li J., 2011, The complete mitochondrial genome of *Macrobrachium nipponense*, *Gene*, 487(2), pp. 160-165.
- [142] Sun Z., Wan D.G., Murphy R.W., Ma L., Zhang X.S., Huang D.W., 2009, Comparison of base composition and codon usage in insect mitochondrial genomes, *Genes & Genomics*, 31, pp. 65-71.
- [143] Liu Y., Cui Z., 2011, Complete mitochondrial genome of the Chinese spiny lobster *Panulirus stimpsoni* (Crustacea: Decapoda): genome characterization and phylogenetic considerations, *Molecular Biology Reports*, 38, pp. 403-410.
- [144] Wolstenholme D.R., 1992, Animal mitochondrial DNA: structure and evolution, *International Review of Cytology*, 141, pp. 173-216.
- [145] Boore J.L., 1999, Animal mitochondrial genomes, *Nucleic Acids Research*, 27(8), pp. 1767-1780.
- [146] Shen X., Li X., Sha Z., Yan B., Xu Q., 2012, Complete mitochondrial genome of the Japanese snapping shrimp *Alpheus japonicus* (Crustacea: Decapoda: Caridea): Gene rearrangement and phylogeny within Caridea, *Science China Life Sciences*, 55, pp. 591-598.
- [147] Shen X., Ren J., Cui Z., Sha Z., Wang B., Xiang J., Liu, B., 2007, The complete mitochondrial genomes of two common shrimps (*Litopenaeus vannamei* and

- Fenneropenaeus chinensis*) and their phylogenomic considerations, *Gene*, 403(1-2), pp. 98-109.
- [148] Masta S.E., Boore J.L., 2004, The complete mitochondrial genome sequence of the spider *Habronattus oregonensis* reveals rearranged and extremely truncated tRNAs, *Molecular Biology and Evolution*, 21(5), pp. 893-902.
- [149] Li T., Yang J., Li Y., Cui Y., Xie Q., Bu W., Hillis D.M., 2016, A mitochondrial genome of Rhyparochromidae (Hemiptera: Heteroptera) and a comparative analysis of related mitochondrial genomes, *Scientific Reports*, 6(1), 35175.
- [150] Baeza J.A., 2018, The complete mitochondrial genome of the Caribbean spiny lobster *Panulirus argus*, *Scientific Reports*, 8(1), 17690.
- [151] Boore J.L., Lavrov D.V., Brown W.M., 1998, Gene translocation links insects and crustaceans, *Nature*, 392, pp. 667-668.
- [152] Xin Z.Z., Liu Y., Zhang D.Z., Chai X.Y., Wang Z.F., Zhang H.B., Zhou C.L., Tang B.P., Liu Q.N., 2017, Complete mitochondrial genome of *Clistocoeloma sinensis* (Brachyura: Grapsoidea): Gene rearrangements and higher-level phylogeny of the Brachyura, *Scientific Reports*, 7(1), 4128.
- [153] De Grave S., Pentcheff N.D., Ahyong S.T., et al., 2009, A classification of living and fossil genera of decapod crustaceans, *Raffles Bulletin of Zoology*, 21, pp. 1-109.
- [154] Hurwood D.A., Dammannagoda S., Krosch M.N., Jung H., Salin K.R., Youssef M.A.B.H., de Bruyn M., Mather P.B., 2014, Impacts of climatic factors on evolution of molecular diversity and the natural distribution of wild stocks of the giant freshwater prawn (*Macrobrachium rosenbergii*), *Freshwater Science*, 33(1), pp. 217-231.
- [155] Hoàng Đình Trung, 2012, Dẫn liệu bước đầu về thành phần loài động vật đáy ở hạ lưu sông Hiếu, tỉnh Quảng Trị, *Tạp chí Sinh học*, 34(3), tr. 309-316.
- [156] Tôn Thất Chất, Phan Thế Hữu Tó, Nguyễn Đình Mão, Nguyễn Văn Chung, 2008, Nghiên cứu phân loại họ tôm he (Penaeidae) ở một số tỉnh vùng ven biển Miền Trung Việt Nam, *Tạp chí Khoa học-Công nghệ Thủy sản*, 4, tr. 11-16.

- [157] Lê Thị Thu Huệ, Nguyễn Văn Thuận, 2015, Thành phần loài họ tôm He (Penaeidae) ở vùng ven biển Nghệ An-Hà Tĩnh, *Tạp chí Khoa học và Giáo dục*, 1(3), tr. 124-130.
- [158] Rashed-Un-Nabi M., Al-Mamun M.A., Ullah M.H., Mustafa M.G., 2011, Temporal and spatial distribution of fish and shrimp assemblage in the Bakkhali river estuary of Bangladesh in relation to some water quality parameters, *Marine Biology Research*, 7(5), pp. 436-452.
- [159] Cavalcante D.V., Silva B.B.D., Martinelli-Lemos J.M., 2012, Biodiversity of decapod crustaceans in the estuarine floodplain around the city of Belém (Pará) in Brazilian Amazonia, *Zoologia (curitiba)*, 29, pp. 203-209.
- [160] Yusof M.F., Abdurahman S.W., Mohamed A.A., 2021, Diversity of decapods in Penor river estuaries in Kuantan, Pahang, *Revelation and Science*, 11(1), pp. 23-29.
- [161] Ab-Doroh N.I.A., Abd-Hamid M., Idris I., Md-Zain K., Mohd-Nor S.A., Isa M.M., 2023, Diversity and spatial variation of shrimp assemblages in a mangrove estuary of Malaysia, *Life and Environment*, 73(1/2), pp. 1-11.
- [162] González-Ortegón E., de Carvalho-Souza G.F., Vilas C., Baldó F., Cuesta J.A., 2023, Trends in the decapod crustacean community at the southernmost estuary of the Atlantic coast of Europe, *Scientific Reports*, 13(1), 22857.
- [163] Nguyễn Văn Thường, Phạm Minh Đức, 2014, Thành phần loài và phân bố của tôm họ Squillidae ở vùng ven biển Đồng bằng sông Cửu Long, *Tạp chí Khoa học Đại học Cần Thơ*, 2, tr. 270-277.
- [164] Soledade G.O., Almeida A.O., 2013, Snapping shrimps of the genus *Alpheus* Fabricius, 1798 from Brazil (Caridea: Alpheidae): updated checklist and key for identification, *Nauplius*, 21, pp. 89-122.
- [165] Lutz Í., Nascimento M., Beasley C.R., Cardoso C., Isaac V., Bentes B., 2022, Spatio-temporal variation in the density and diversity of decapods captured with artisanal traps in an Amazon estuary, *Acta Limnologica Brasiliensia*, 34, e9.
- [166] Vo S.N., Cu T.T.L., Chau T.T., Nguyen L.T., Tang T.T., Au H.V., Tran D.N.K., Nguyen D.Q., Ho V.V., Trinh Q.T., Phan T.B., Norden W., Nguyen P.T., 2024,

- Capture-based hatchery of black tiger shrimp (*Penaeus monodon*) in Vietnam: an analysis of resource utilisation and challenges, *Frontiers in Marine Science*, 11, 1434255.
- [167] Deval M.C., Yılmaz S., Kapiris K., 2017, Spatio temporal variations in decapod crustacean assemblages of bathyal ground in the Antalya Bay (Eastern Mediterranean), *Turkish Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*, 17(5), pp. 967-979.
- [168] Vergnon R., Blanchard F., 2006, Evaluation of trawling disturbance on macrobenthic invertebrate communities in the Bay of Biscay, France: Abundance Biomass Comparison (ABC method), *Aquatic Living Resources*, 19(3), pp. 219-228.
- [169] Aslan-Cihangir H., Pancucci-Papadopoulou M., 2011, Aspects of decapod crustacean assemblages from soft bottoms submitted to strong hydrodynamic conditions: an example from Canakkale Strait (Turkish Strait System), *Fresenius Environmental Bulletin*, 20(9a), pp. 2400-2411
- [170] Nguyễn Vũ Thanh., 2005, Sử dụng phương pháp ABC và hệ điểm BMWPVIETNAM đánh giá nhanh chất lượng nước sông Cầu, *Tạp chí Khoa học Công nghệ*, 43(1), tr. 58-68.
- [171] Tran T.T., Le D.L., Nguyen T.M.Y., Ngo X.Q., 2018, Assessment of the ecological quality status of sediment at the organic shrimp farming ponds in Ca Mau province by applying the Abundance/Biomass Comparison (ABC) method on nematode communities, *Science and Technology Development Journal-Natural Sciences*, 2(3), pp. 50-58.
- [172] Nguyễn Thị Mỹ Yên, Trần Thành Thái, Nguyễn Thị Phương Thảo, Hoàng Nghĩa Sơn, Ngô Xuân Quảng, 2019, Áp dụng chỉ số môi trường W của quần xã tuyến trùng sống tự do để đánh giá nhanh chất lượng môi trường trầm tích sông Sài Gòn, *Vietnam Journal of Marine Science and Technology*, 19(1), pp. 79-86.
- [173] Tran T.T., Nguyen-Le Q.L., Nguyen T.M.Y., Ngo X.Q., Hoang N.S., 2018, Nematode communities as a tool for the assessment of ecological quality status of sediment: The case of Ba Lai River, Ben Tre Province, *Journal of Biotechnology*, 15(3A), pp. 295-302.

- [174] Tran T.T., Nguyen T.M.Y., Quang N.X., Hoai P.N., Veetil B.K., 2022, Ecological impact assessment of irrigation dam in the Mekong Delta using intertidal nematode communities as bioindicators, *Environmental Science and Pollution Research*, 29(60), pp. 90752-90767.
- [175] Wu Q., Wang J., Zhang B., Chen R., Jin X., 2016, Monthly variation in crustacean assemblage (decapod and stomatopod) and its relationships with environmental variables in Laizhou Bay, China, *Journal of Ocean University of China*, 15, pp. 370-378.
- [176] Nguyễn Thọ Sáo, Nguyễn Minh Huân, 2011, Nghiên cứu bìa lấp cửa Ba Lai, Bến Tre, *Tạp chí Khoa học ĐHQGHN*, 27(1S), tr. 211-217.
- [177] Ngo X.Q., Yen N.T.M., Thai T.T., Yen N.T.H., Van Dong N., Hoai P.N., Lins L., Vanreusel A., Veetil B.K., Nguyen D.H., Ho Q.B., Nguyen, H.Q., Prozorova L., 2022, Impact of a dam construction on the intertidal environment and free-living nematodes in the Ba Lai, Mekong Estuaries, Vietnam, *Environmental Monitoring and Assessment*, 194(Suppl 2), 770.
- [178] Chan A.L.C., Wong C.K., 1993, *Impact of eutrophication on marine plankton in Tolo Harbour*, In: Morton B., Ed., *The Marine Biology of the South China Sea*, Hong Kong University Press, Hong Kong, pp. 543-558.
- [179] Wildsmith M.D., Potter I.C., Valesini F.J., Platell M.E., 2005, Do the assemblages of benthic macroinvertebrates in nearshore waters of Western Australia vary among habitat types, zones and seasons?, *Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom*, 85(2), pp. 217-232.
- [180] Tran T.T., Nguyen T.M.Y., Tran H.G., Pham N.H., Tran T., Ngo T.T., Lam V.T., Veetil B.K., Vanreusel A., Ngo X.Q., 2021, Effects of dam construction on the main-stream river, a lesson from Ba Lai dam, Ben Tre Province, *Science and Technology Development Journal-Natural Science*, 5(2), pp. 1040-1054.
- [181] Lee J.H.W., Arega F., 1999, Eutrophication dynamics of Tolo Harbour, Hong Kong, *Marine Pollution Bulletin*, 39(1-12), pp. 187-192.
- [182] Stumm W., Morgan J.J., 2013, *Aquatic chemistry: chemical equilibria and rates in natural waters*, John Wiley & Sons.

- [183] Dent, 1986. *Acid Sulfate Soils: A Baseline for Research and Development*, The Netherlands: ILRI.
- [184] Nguyen N.T.M., Vanreusel A., Lins L., Thai T.T., Nara Bezerra T., Quang N.X., 2020, The effect of a dam construction on subtidal nematode communities in the Ba Lai Estuary, Vietnam, *Diversity*, 12(4), pp.137-155.
- [185] Ojok W., John W., Ntambi E., 2017, Assessment of seasonal variation in water quality in river Rwizi using multivariate statistical techniques, Mbarara Municipality, Uganda, *Journal of Water Resource and Protection*, 09(01), 73822.
- [186] Tran T.H.Y., Tran T.T., Nguyen T.M.Y., Ngo X.Q., Nguyen X.D., Pham T.L., 2022, Seasonal changes in phytoplankton assemblages and environmental variables in highly turbid tropical estuaries of the Mekong River, Vietnam, *Environmental Monitoring and Assessment*, 194(Suppl 2), 776.
- [187] Caissie D., 2006, The Thermal Regime of Rivers: A Review, *Freshwater Biology*, 51(8), pp. 1389-1406.
- [188] Ren L., Song C., Wu W., Guo M., Zhou X., 2020, Reservoir effects on the variations of the water temperature in the upper Yellow River, China, using principal component analysis, *Journal of Environmental Management*, 262, 110339.
- [189] Cloern J.E., 2001, Our evolving conceptual model of the coastal eutrophication problem, *Marine Ecology Progress Series*, 210, pp. 223-253.
- [190] Wetzel R.G., 2001, *Limnology: Lake and River Ecosystems*, Gulf Professional Publishing.
- [191] Venice System, 1959, *Symposium on the classification of brackish waters*, Venice, pp. 1-248.
- [192] Tran T.T., Nguyen T.M.Y., Tran T.H.Y., Pham T.L., Ngo X.Q., 2020, Distribution patterns of macrofauna communities in the Ba Lai estuary, Ben Tre Province, *Science and Technology Development Journal-Natural Science*, 4(SI), pp. 1-10.

- [193] Ngo X.Q., Smol N., Vanreusel A., 2013, The meiofauna distribution in correlation with environmental characteristics in 5 Mekong estuaries, Vietnam, *Cahiers de Biologie Marine*, 54, pp. 71-83.
- [194] Van Diggelen A.D., Montagna P.A., 2016, Is salinity variability a benthic disturbance in estuaries?, *Estuaries Coast*, 39, pp. 967-980.
- [195] Austen M.C., Warwick R.M., 1989, The specificity of meiobenthic community response to different pollutants: Results from micro-cosm experiments, *Marine Pollution Bulletin*, 28(9), pp. 557-563.
- [196] Su Y., Ma S., Feng C., 2010, Effects of salinity fluctuation on the growth and energy budget of juvenile *Litopenaeus vannamei* at different temperatures, *Journal of Crustacean Biology*, 30(3), pp. 430-434.
- [197] Li Y., Ye Y., Li W., Liu X., Zhao Y., Jiang Q., Che X., 2023, Effects of salinity stress on histological changes, glucose metabolism index and transcriptomic profile in freshwater shrimp, *Macrobrachium nipponense*, *Animals*, 13(18), 2884.
- [198] Gao W., Tian L., Huang T., Yao M., Hu W., Xu Q., 2016, Effect of salinity on the growth performance, osmolarity and metabolism-related gene expression in white shrimp *Litopenaeus vannamei*, *Aquaculture Reports*, 4, pp. 125-129.
- [199] Mohanty A.K., Mohanty S.S., Sekhar D., 2016, The combined effects of salinity and temperature on the survival of zoeae and postlarvae of *Macrobrachium rosenbergii* at hatchery condition in Odisha, India, *International Journal of Fisheries and Aquatic Studies*, 4, pp. 576-580.
- [200] Lima J.P.V., Melo F.P., Ferreira M.G.P., Flickinger D.L., Andrade H.A., Correia E.S., 2021, Lethal salinity and survival for *Macrobrachium carcinus* larvae subjected to osmotic stress, *Estuarine, Coastal and Shelf Science*, 262, 107602.
- [201] Christopher J.J., Burford M.A., 2003, The effects of temperature and salinity on growth and survival of larval shrimp *Penaeus semisulcatus* (Decapoda: Penaeoidea), *Journal of Crustacean Biology*, 23(4), pp. 819-826.

- [202] Boyd C.E., Tucker C.S., 1998, *Pond Aquaculture Water Quality Management*, Springer Science & Business Media.
- [203] Diaz R.J., Rosenberg R., 2008, Spreading dead zones and consequences for marine ecosystems, *Science*, 321(5891), pp. 926-929.
- [204] Patkaew S., Direkbusarakom S., Hirono I., Wuthisuthimethavee S., Powtongsook S., Pooljun C., 2024, Effect of supersaturated dissolved oxygen on growth-, survival-, and immune-related gene expression of Pacific white shrimp (*Litopenaeus vannamei*), *Veterinary World*, 17(1), 50.
- [205] Mohanty R.K., 1999, Some observations on phytoplankton bloom, water pH and dissolved oxygen in aerated shrimp ponds, *Journal of Aquaculture*, 7, pp. 59-64.
- [206] Siegel V., Groger J., Neudecker T., Damm U., Jansen S., 2005, Long-term variation in the abundance of the brown shrimp *Crangon crangon* (L.) population of the German Bight and possible causes for its interannual variability, *Fisheries Oceanography*, 14(1), pp. 1-16.
- [207] Ren X., Wang Q., Shao H., Xu Y., Liu P., Li J., 2021, Effects of low temperature on shrimp and crab physiology, behavior, and growth: a review, *Frontiers in Marine Science*, 8, 746177.
- [208] Pilakouta N., Baillet A., 2022, Effects of temperature on mating behaviour and mating success: A meta-analysis, *Journal of Animal Ecology*, 91(8), pp. 1642-1650.
- [209] Ohara R., Nakamoto Y., Dan S., Hamasaki K., 2024, Effects of temperature on reproduction of the atyid shrimp species *Caridina multidentata* and *Caridina typus* (Decapoda: Caridea: Atyidae) under laboratory conditions, *Aquatic Animals*, 2024, AA2024-5.
- [210] Yang J., Sun S., 2023, Combined effects of temperature, photoperiod, and salinity on reproduction of the brine shrimp *Artemia sinica* (Crustacea: Anostraca), *PeerJ*, 11, e15945.
- [211] Whiteley N.M., 2011, Physiological and ecological responses of crustaceans to ocean acidification, *Marine Ecology Progress Series*, 430, pp. 257-271.

- [212] Wickins J.F., 1984, The effect of reduced pH on carapace calcium, strontium and magnesium levels in the prawn *Penaeus monodon* (Fabricius), *Aquaculture*, 41(1), pp. 49-60.
- [213] Pörtner H.O., Langenbuch M., Reipschläger A., 2004, Biological impact of elevated ocean CO₂ concentrations: Lessons from animal physiology and earth history, *Journal of Oceanography*, 60(4), pp. 705-718.
- [214] Cheng W., Chen J.C., 2000, Effects of pH on the immune response of *Penaeus monodon*, *Fish & Shellfish Immunology*, 10(6), pp. 559-570.
- [215] Gibson R., Barker P.L., 1979, The decapod hepatopancreas, *Oceanography and Marine Biology: An Annual Review*, 17, pp. 285-346.
- [216] Li E., Wang X., Chen K., Xu C., Qin J.G., Chen L., 2019, Physiological changes and nutritional requirement of Pacific white shrimp *Litopenaeus vannamei* at low salinity, *Reviews in Aquaculture*, 11(2), pp. 601-619.
- [217] McDonald D.G., Wood C.M., Rhem R.G., 1989, Acid toxicity in the aquatic environment: Perspectives of the gill, *Canadian Journal of Zoology*, 67(11), pp. 2746-2755.
- [218] Randall D.J., Tsui T.K.N., 2002, Ammonia toxicity in fish, *Marine Pollution Bulletin*, 45(1-12), pp. 17-23.
- [219] Politou C.Y., Maiorano P., D'Onghia G., Mytilineou C., 2005, Deep-water decapod crustacean fauna of the Eastern Ionian Sea, *Belgian Journal of Zoology*, 135(2), pp. 235-242.
- [220] Cartes J.E., Sardà F., Company J.B., 2002, Abundance of deep-sea decapod crustaceans in the NW Mediterranean: A quantitative study, *Deep-Sea Research Part I: Oceanographic Research Papers*, 49(6), pp. 1033-1050.
- [221] Childress J.J., 1995, Are there physiological and biochemical adaptations of metabolism in deep-sea animals?, *Trends in Ecology & Evolution*, 10(1), pp. 30-36.
- [222] Somero G.N., 1992, Adaptations to high hydrostatic pressure, *Annual Review of Physiology*, 54(1), pp. 557-577.

- [223] Baba K., Macpherson E., Poore G.C.B., Ahyong S.T., Bermudez A., Cabezas P., Lin C.W., Nizinski M., Rodrigues C., Schnabel K.E., 2008, Catalogue of squat lobsters of the world (Crustacea: Decapoda: Anomurafamilies Chirostylidae, Galatheidae and Kiwaidae), *Zootaxa*, 1905(1), pp. 10-220.
- [224] Levin L.A., 2003, *Oxygen minimum zone benthos: Adaptation and community response to hypoxia*, In: Gibson R.N., Atkinson R.J.A., Gordon J.D., Eds., *Oceanography and Marine Biology, An annual review*, Volume 45, CRC Press, pp. 1-45.
- [225] Chen J.C., Lei S.C., 1994, Effects of ammonia on growth and molting of juvenile *Penaeus japonicus*, *Aquaculture*, 122(1-4), pp. 91-100.
- [226] Beveridge M.C.M., Ross L.G., Kelly L.A., 1993, Aquaculture and water quality management in reservoirs, *Fisheries Research*, 18(3-4), pp. 215–226.
- [227] Newcombe C.P., MacDonald D.D., 1991, Effects of suspended sediments on aquatic ecosystems, *North American Journal of Fisheries Management*, 11(1), pp. 72-82.
- [228] Bilotta G.S., Brazier R.E., 2008, Understanding the influence of suspended solids on water quality and aquatic biota, *Water Research*, 42(12), pp. 2849-2861.
- [229] Avnimelech Y., 1999, Carbon/Nitrogen ratio as a control element in aquaculture systems, *Aquaculture*, 176(3-4), pp. 227-235.
- [230] Kirk J.T.O., 1994, *Light and photosynthesis in aquatic ecosystems*, Cambridge University Press, pp. 1-528.
- [231] Henry R.P., Wheatly M.G., 1992, Interaction of respiration, ion regulation, and acid-base balance in marine crabs, *American Zoologist*, 32(3), pp. 407-416.
- [232] Sánchez A.J., Barba E., 2020, Spatial and temporal habitat use by penaeid shrimp (Decapoda: Penaeidae) in a coastal lagoon of the southwestern Gulf of Mexico, *Regional Studies in Marine Science*, 34, 101052.
- [233] González-Ortegón E., Pascual E., Cuesta J.A., Drake P., 2006, Field distribution and osmoregulatory capacity of shrimps in a temperate European

- estuary (SW Spain), *Estuarine, Coastal and Shelf Science*, 67(1-2), pp. 293-302.
- [234] Brandão M.C., Garcia C.A.E., Freire A.S., 2015, Large-scale spatial variability of decapod and stomatopod larvae along the South Brazil Shelf, *Continental Shelf Research*, 107, pp. 11-23.
- [235] Mashiko K., Shy J.Y., 2008, Derivation of four morphologically affiliated species of *Macrobrachium* (Caridea: Palaemonidae) with divergent reproductive characteristics in northeastern Asia, *Journal of Crustacean Biology*, 28(2), pp. 370-377.
- [236] Indarjo A., Salim G., Nugraeni C.D., Zein M., Ransangan J., Prakoso L.Y., Suhirwan, Anggoro S., 2021, Length-weight relationship, sex ratio, mortality and growth condition of natural stock of *Macrobrachium rosenbergii* from the estuarine systems of North Kalimantan, Indonesia, *Biodiversitas Journal of Biological Diversity*, 22(2), pp. 846-857.
- [237] Udoinyang E.P., Amali O., Iheukwumere C.C., Ukpatu J.E., 2016, Length-weight relationship and condition factor of seven shrimp species in the artisanal shrimp fishery of Iko river estuary, southeastern Nigeria, *International Journal of Fisheries and Aquatic Studies*, 4(2), pp. 109-114.
- [238] Wahidah O.S., Trijuno D.D., Nugroho E., 2015, Morphometric variance of South Sulawesi's freshwater prawn *Macrobrachium rosenbergii* and *Macrobrachium*idae, *International Journal of Scientific Research*, 5(4), pp. 1-5.
- [239] Khairul A.A.R., Nicholas F.F., Long S.M., Naquiuddin A.S., Esa Y., 2016, Short Communication: Fecundity of freshwater prawn (*Macrobrachium rosenbergii*) in selected rivers of Sarawak, *Malaysia, Biodiversitas*, 17(2), pp. 498-502.
- [240] Lalrinsanga P.L., Pillai B.R., Patra G., Mohanty S., Naik N.K., Sahu S., 2012, Length weight relationship and condition factor of giant freshwater prawn *Macrobrachium rosenbergii* (De Man, 1879) based on developmental stages, culture stages and sex, *Turkish Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*, 12(4), pp. 917-924.

- [241] Kunda M., Dewan S., Uddin M.J., Karim M., Kabir S., Uddin M.S., 2008, Length-weight relationship, condition factor and relative condition factor of *Macrobrachium rosenbergii* in rice fields, *Asian Fisheries Science*, 21(4), pp. 451-456.
- [242] Sampaio C.M., Valenti W.C., 1996, Growth curves for *Macrobrachium rosenbergii* in semi-intensive culture in Brazil, *Journal of the World Aquaculture Society*, 27(3), pp. 353-358.
- [243] Wang J.K., 1985, Weight and width relationship of freshwater prawn (*Macrobrachium rosenbergii*), *Aquacultural Engineering*, 4(1), pp. 21-32.
- [244] Pileggi L.G., Mantelatto F.L., 2010, Molecular phylogeny of the freshwater prawn genus *Macrobrachium* (Decapoda, Palaemonidae), with emphasis on the relationships among selected American species, *Invertebrate Systematics*, 24, pp. 194-208.
- [245] Vogt G., 2013, Abbreviation of larval development and extension of brood care as key features of the evolution of freshwater Decapoda. *Biological Reviews*, 88, pp. 81-116.
- [246] Rahi M.L., Moshtaghi A., Mather P.B., Hurwood D.A., 2018, Osmoregulation in decapod crustaceans: Physiological and genomic perspectives, *Hydrobiologia*, 825, pp. 177-188.
- [247] Tantulo U., Fotedar R., 2016, Physiological performance and serum Na⁺, K⁺ Ca²⁺ and Mg²⁺ regulation of black tiger prawn (*Penaeus monodon* Fabricius 1798) reared in varying Na⁺/K⁺ ratios of inland saline water, *Aquaculture*, 479, pp. 52-59.
- [248] Rahi M.L., Mather P.B., Ezaz T., Hurwood D.A., 2019, The molecular basis of freshwater adaptation in prawns: Insights from comparative transcriptomics of three *Macrobrachium* species, *Genome Biology and Evolution*, 11, pp. 1002-1018.
- [249] Karplus I., 2005, Social control of growth in *Macrobrachium rosenbergii* (De Man): a review and prospects for future research, *Aquaculture Research*, 36(3), pp. 238-254.

- [250] Moraes-Riodades P.M., Valenti W.C., 2004, Morphotypes in male Amazon River prawns, *Macrobrachium amazonicum*, *Aquaculture*, 236(1-4), pp. 297-307.
- [251] Ibrahim S., Zhong Z., Lan X., Luo J., Tang Q., Xia Z., Yi S., Yang G., 2023, Morphological diversity of different male morphotypes of giant freshwater prawn *Macrobrachium rosenbergii* (De Man, 1879), *Aquaculture Journal*, 3(2), pp. 133-148.
- [252] Karplus I., Barki A., 2019, Male morphotypes and alternative mating tactics in freshwater prawns of the genus *Macrobrachium*: a review, *Reviews in Aquaculture*, 11(3), pp. 925-940.
- [253] Paramo J., Saint-Paul U., 2010, Morphological homogeneity of shrimp *Farfantepenaeus notialis* (Perez Farfante, 1967) in Colombian Caribbean Sea, *Proceedings of the Gulf and Caribbean Fisheries Institute*, Gulf and Caribbean Fisheries Institute, pp. 98-104.
- [254] Adite A., Abou Y., Sossoukpe E., Gbaguidi M.H.A.G., Fiogbe E.D., 2013, Meristic and morphological characterization of the freshwater prawn, *Macrobrachium macrobrachion* (Herklots, 1851) from the Mono River-Coastal Lagoon system, Southern Benin (West Africa): Implications for species conservation, *International Journal of Biodiversity and Conservation*, 5(11), pp. 705-714.
- [255] Jónsdóttir I.G., Guðlaugsdóttir A.K., Karlsson H., 2016, Morphometric differences between sub-populations of northern shrimp (*Pandalus borealis*). A case study from two adjacent fjords in Iceland, *Regional Studies in Marine Science*, 3, pp. 42-48.
- [256] Bissaro F.G., Gomes-Jr J.L., Di Benedetto A.P.M., 2013, Morphometric variation in the shape of the cephalothorax of shrimp *Xiphopenaeus kroyeri* on the east coast of Brazil, *Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom*, 93(3), pp. 683-691.
- [257] Ouellet P., Allard J.P., 2006, Vertical distribution and behaviour of shrimp *Pandalus borealis* larval stages in thermally stratified water columns: laboratory

- experiment and field observations, *Fisheries Oceanography*, 15(5), pp. 373-389.
- [258] Pedersen S.A., Storm L., Simonsen C.S., 2002, Northern shrimp (*Pandalus borealis*) recruitment in West Greenland waters. Part I. Distribution of *Pandalus* shrimp larvae in relation to hydrography and plankton, *Journal of Northwest Atlantic Fishery Science*, 30, pp. 1-28.
- [259] Storm L., Pedersen S.A., 2003, Development and drift of northern shrimp larvae (*Pandalus borealis*) at West Greenland, *Marine Biology*, 143, pp. 1083-1093.
- [260] Simard Y., Savard L., 1990, Variability, spatial patterns and scales of similarity in size–frequency distributions of the northern shrimp (*Pandalus borealis*) and its migrations in the Gulf of St. Lawrence, *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*, 47(4), pp. 794-804.
- [261] Tsoi K.H., Wang Z.Y., Chu K.H., 2005, Genetic divergence between two morphologically similar varieties of the kuruma shrimp *Penaeus japonicus*, *Marine Biology*, 147, pp. 367-379.
- [262] Ferrito V., Mannino M.C., Pappalardo A.M., Tigano C., 2007, Morphological variation among populations of *Aphanius fasciatus* Nardo, 1827 (Teleostei, Cyprinodontidae) from the Mediterranean, *Journal of Fish Biology*, 70(1), pp. 1-20.
- [263] Noleto-Filho E.M., Pucciarelli P., Dumont L.F.C., 2017, Spatial and temporal variation in juvenile size distribution of the pink shrimp (*Penaeus paulensis*) in the Patos Lagoon Estuary, Brazil, *Marine Biology Research*, 13(1), pp. 62-73.
- [264] Lawal-Are A.O., Owolabi A.T., 2012, Comparative biology of the prawns *Macrobrachium macrobrachion* (Herklots) and *Macrobrachium vollenhovenii* (Herklots) from two interconnecting fresh/brackish water lagoons in south-west Nigeria, *Journal of Marine Science: Research & Development*, 2(108), pp. 1-8.
- [265] Liu C.I., 1989, *Shrimp disease prevention and treatment*. In: Akiyama D.M., Ed., Proceedings of the Southeast Asia Shrimp farm Management Workshop Philippines, Indonesia, and Thailand.

- [266] Boyd C.E., Green B.W., 2002, *Coastal water quality monitoring in shrimp farming areas, an example from Honduras*, Report prepared under the World Bank, NACA, WWF and FAO Consortium Program on Shrimp Farming and the Environment, Consortium, pp. 1-38.
- [267] Duong T.N., Le V.P., Le Q.T., Vo Q.M., Ngo N.H., 2010, Some morphology characteristics of acid sulfate soils profiles in the Mekong Delta, *CTU Journal of Science*, 14, pp. 243-249 (In Vietnamese).
- [268] Ammar D., Müller Y.M.R., Nazari E.M., 2001, Biologia reproductiva de *Macrobrachium olfersii* (Wiegman) (Crustacea, Decapoda, Palaemonidae) coletados na Ilha de Santa Catarina, Brasil, *Revista Brasileira de Zoologia*, 18(2), pp. 529-537.
- [269] Iketani G., Aviz M.A.B., Maciel C., Valenti W., Schneider H., Sampaio I., 2016, Successful invasion of the Amazon Coast by the giant river prawn, *Macrobrachium rosenbergii*: Evidence of a reproductively viable population, *Aquatic Invasions*, 11(3), pp. 277-286.
- [270] Daliri M., Paighambari S.Y., Shabani M.J., Davoodi R., 2013, The effect of depth variation on size and catch rate of green tiger shrimp, *Penaeus semisulcatus* (De Haan, 1884) in Bushehr coastal waters, Northern Persian Gulf, *African Journal of Biotechnology*, 12(20), pp. 3058-3063.
- [271] McClain C.R., Boyer A.G., Rosenberg G., 2006, The island rule and the evolution of body size in the deep sea, *Journal of Biogeography*, 33(9), pp. 1578-1584.
- [272] Booth J.M., Giomi F., Daffonchio D., Mcquaid C.D., Fusi M., 2023, Disturbance of primary producer communities disrupts the thermal limits of the associated aquatic fauna, *Science of the Total Environment*, 872, 162135.
- [273] Liu C.H., Chen J.C., 2004, Effect of ammonia on the immune response of white shrimp *Litopenaeus vannamei* and its susceptibility to *Vibrio alginolyticus*, *Fish & Shellfish Immunology*, 16(3), pp. 321-334.
- [274] Pauly D., 1983, *Some simple methods for the assessment of tropical fish stocks*, FAO Fish, Tech. Pap. (234), pp. 1-52.

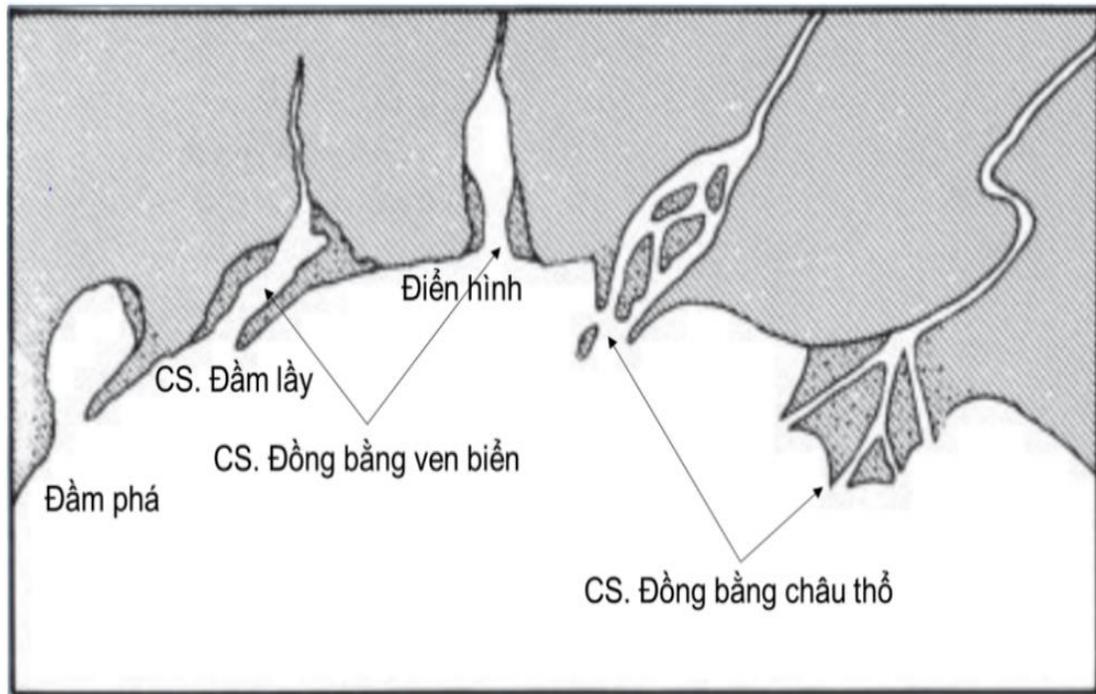
- [275] Tran T.T., Vo B.X., Nguyen T.M.Y., Tran T.H.Y., Nguyen X.D., Pham T.L., Ngo X.Q., 2024, Influence of salinity and geographical locations of Mekong river estuaries on the abundance and biomass of rough river shrimp *Macrobrachium equidens* Dana, 1852 (Crustacea, Palaemonidae), *Version B of Vietnam Journal of Science and Technology*, 66(7), pp. 43-50 (In Vietnamese).
- [276] Brown J.H., New M.B., Ismael D., 2010, *Biology*, In: New M.B., Valenti W.C., Tidwell J.H., D'Abramo L.R., Kutty M.N., Eds., *Freshwater Prawns: Biology and Farming*, Blackwell, Oxford, pp. 18-39.
- [277] Pongsuwan A., Phrommanon P., Sahawatcharin T., 1967, *Preliminary study on the life history of Macrobrachium rosenbergii in Songkhla Lake*, Annual Report 1966-1967, Songkhla Marine Fisheries Station, Songkhla, pp. 145-173.
- [278] Jutagate T., Kwangkhang W., 2015, *Culture-based fishery of giant freshwater prawn: Experiences from Thailand*, In: Sena S., De Silva B.A., Ingram, Wilkinson S., Eds., *Perspectives on culture-based fisheries developments in Asia*, Network of Aquaculture Centres in Asia-Pacific, Bangkok, Thailand, pp. 91-97.
- [279] Valenti W.C., de Mello J., Castagnolli N., 1993, The effect of stocking density on *Macrobrachium rosenbergii* (De Man) growth curves in earthen ponds (Crustacea, Palaemonidae), *Revista Brasileira de Zoologia*, 10, pp. 427-438.
- [280] Harikrishnan M., Madhusoodana K.B., 1997, Growth, mortality and exploitation of male and female populations of *Macrobrachium rosenbergii* (de Man) in the Vembanad lake, India, *Indian Journal of Fisheries*, 44, pp. 337-344
- [281] Ibarra M.A., Wehrtmann I.S., 2020, Estimates of growth and longevity of six species of freshwater shrimps (*Macrobrachium* spp.) (Decapoda: Caridea: Palaemonidae) from Costa Rica, *The Journal of Crustacean Biology*, 40(1), pp. 45-57.
- [282] Freire J.L., Marques C.B., Silva B.B., 2012, Estrutura populacional e biologia reprodutiva do camarão-da-amazônia *Macrobrachium amazonicum* (Heller, 1862) (Decapoda: Palaemonidae) em um estuário da região nordeste do Pará, Brasil, *Brazilian Journal of Aquatic Science and Technology*, 16(2), pp. 65-76.

- [283] Nwosu F.M., Holzlöhner S., Enin U.I., 2007, The exploited population of the brackish river prawn (*Macrobrachium macrobrachion* Herklots 1851) in the Cross River estuary, Nigeria, *Scientia Marina*, 71(1), pp. 115-121.
- [284] Deekae S.N., Abowei J.F.N., 2010, Some growth parameters of *Macrobrachium macrobrachion* (Herklots, 1851) from Luubara creek in Ogoni land, Niger Delta, Nigeria, *Research Journal of Applied Sciences, Engineering and Technology*, 2(6), pp. 558-567.
- [285] Nwosu F.M., Wolfi M., 2006, Population dynamics of the giant African river prawn *Macrobrachium vollenhovenii* Herklots 1857 (Crustacea, Palaemonidae) in the Cross River estuary, Nigeria, *West African Journal of Applied Ecology*, 9(1), pp. 1-14.
- [286] Dinh T.D., Moreau J., Van M.V., Phuong N.T., Toan V.T., 2010, Population dynamics of shrimps in littoral marine waters of the Mekong Delta, South of Viet Nam, *Pakistan Journal of Biological Sciences*, 13(14), pp. 683-690.
- [287] Sparre P., Venema S.C., 1998, *Introduction to Tropical Fish Stock Assessment. Part 1: Manual*, FAO Fisheries Technical Paper No. 306, Rev. 2, FAO, Rome.
- [288] Rao R.M., 1967, Studies on the biology of *Macrobrachium rosenbergii* (de Man) of the Hooghly Estuary with notes on its fishery, *Proceedings of the National Institute of Sciences of India: Biological sciences*, 33 (5), pp. 252-279.
- [289] Hossain M., Miah M.I., Dewan S., 1987, Length-weight relationship and condition (Dmn) factor of *Macrobrachium rosenbergii* (Deman) of Tetulia River [Bangladesh], *Bangladesh Journal of Fisheries (Bangladesh)*, 10(1), pp. 89-95.
- [290] Davies J.L., 1973, *Geographical variation in coastal development*, New York: Hafner.

PHỤ LỤC

Phụ lục 1.1. Định nghĩa các vùng cửa một dòng sông [16]

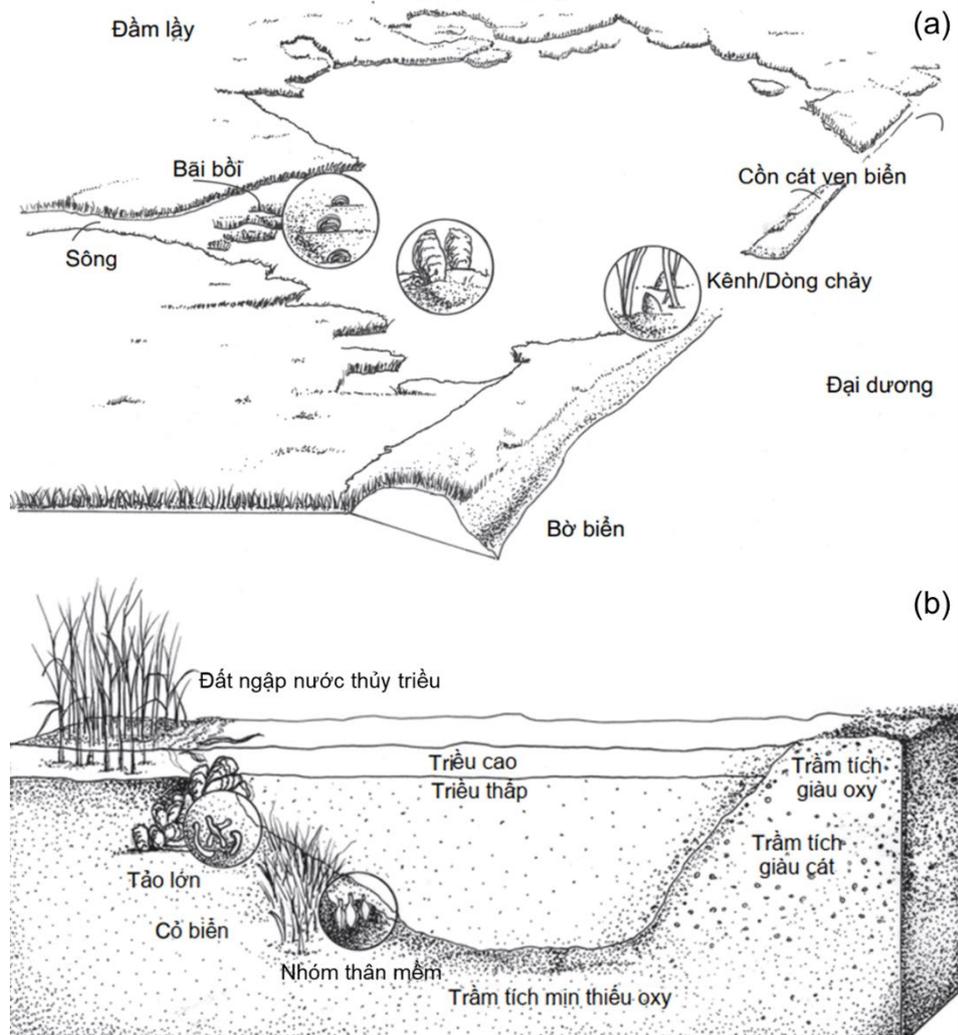
Khu vực	Thủy triều	Độ mặn (PSU)	Phân loại mặn	
Sông	Sông	Không chịu ảnh hưởng	<0,5	Nước ngọt (Limnetic)
Cửa sông	Sông triều, vùng giao thoa (Tidal fresh)	Đến mức thủy triều dâng cao nhất	<0,5	Nước ngọt (Limnetic)
	Vùng trên cùng (Upper)	Có triều	0,5-5	Độ mặn thấp (Oligohaline)
Cửa sông thực thụ	Vùng trên (Inner)	Có triều	5-18	Độ mặn trung bình (Mesohaline)
	Vùng giữa (Middle)	Có triều	18-25	Độ mặn trung bình cao (Polyhaline)
	Vùng dưới (Lower)	Có triều	25-30	Độ mặn trung bình cao (Polyhaline)
	Vùng cửa (Mouth)	Có triều	>30	Độ mặn cao (Euhaline)



Phụ lục 1.2. Phân loại cửa sông [290]

Phụ lục 1.3. So sánh các dạng cửa sông phân loại theo địa chất học

Loại cửa sông	Hình thức hình thành	Đặc điểm chính	Ví dụ
Cửa sông đồng bằng ven biển	Khi mực nước biển dâng lên, làm ngập các thung lũng sông cạn	Thường nông, rộng và có hình chữ V hoặc phễu	Chesapeake Bay (Hoa Kỳ)
Cửa sông đồng bằng châu thổ	Do sự tích tụ trầm tích ở cửa sông, nơi sông phân nhánh trước khi ra biển	Có các dải đất bồi hình tam giác với nhiều kênh nhánh	Đồng bằng sông Mississippi (Hoa Kỳ), đồng bằng sông Mê Kông
Đầm phá	Khi dải cát hoặc rặng san hô ngăn cách vùng nước ven biển với biển	Thường nông, yên tĩnh, có độ mặn thay đổi, thường nước lợ	Đầm phá Venice (Ý)
Vịnh hẹp	Do băng hà bào mòn thung lũng, sau đó nước biển lấp đầy	Rất sâu, hẹp, có thành dốc đứng, thường có điều kiện yếm khí ở đáy	Sognefjord (Na Uy)
Cửa sông kiến tạo	Từ hoạt động kiến tạo, nơi đất bị sụt lún hoặc nâng lên	Có thể sâu và hẹp, có các đặc điểm địa chất phức tạp	Vịnh San Francisco (Mỹ)
Cửa sông ngầm	Từ các dòng chảy nước ngầm chảy vào cửa sông hoặc vùng ven biển	Có sự pha trộn giữa nước ngầm và nước biển, điều kiện sinh thái đặc biệt	Nguồn nước ngầm gần bờ biển

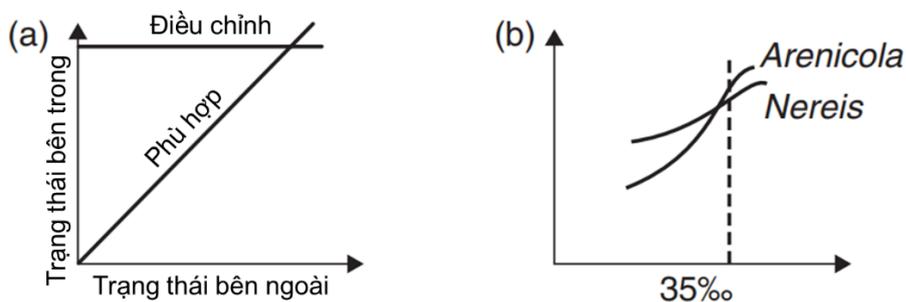


Phụ lục 1.4. Một số tiểu hệ sinh thái vùng cửa sông đồng bằng đầm lầy ven biển. (a) Theo mặt cắt ngang, (b) theo mặt cắt đứng [14]

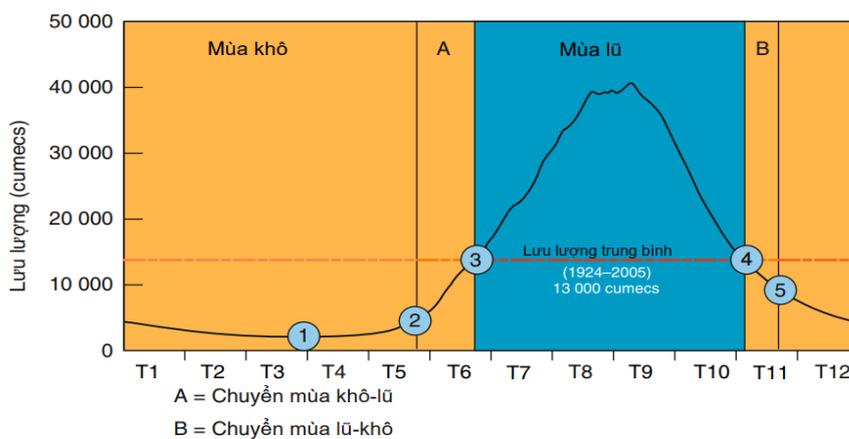
Phụ lục 1.5. Đặc điểm các tiểu hệ sinh thái trong sự chi phối của môi trường ở hệ sinh thái cửa sông đồng bằng đầm lầy ven biển [14]

Tiểu hệ sinh thái	Đặc điểm lý hóa	Thành phần sinh học
Bãi bồi, kênh thủy triều, cồn cát ven biển	Thường có dòng chảy và sóng mạnh, nước trong, giàu trầm tích thô như cát, cột nước và trầm tích được oxy hóa tốt, thường có độ mặn cao	Động vật đáy thường là loài ăn lọc (filter feeders), đa dạng sinh học và sinh khối cao, tỷ lệ trao đổi chất cao do dòng chảy mạnh mang thức ăn, các sinh vật có vòng đời ngắn
Cột nước có ánh sáng	Sóng và dòng chảy từ mạnh đến vừa, độ mặn từ 10-25 ppt, cột nước giàu oxy, độ trong của nước ở mức trung bình	Chủ yếu là thực vật phù du, động vật phù du, cá, tảo silic, tảo giáp, giáp xác chân chèo và ấu trùng những động vật phù du, tốc độ sản xuất sơ cấp cao, sự trao đổi chất cân

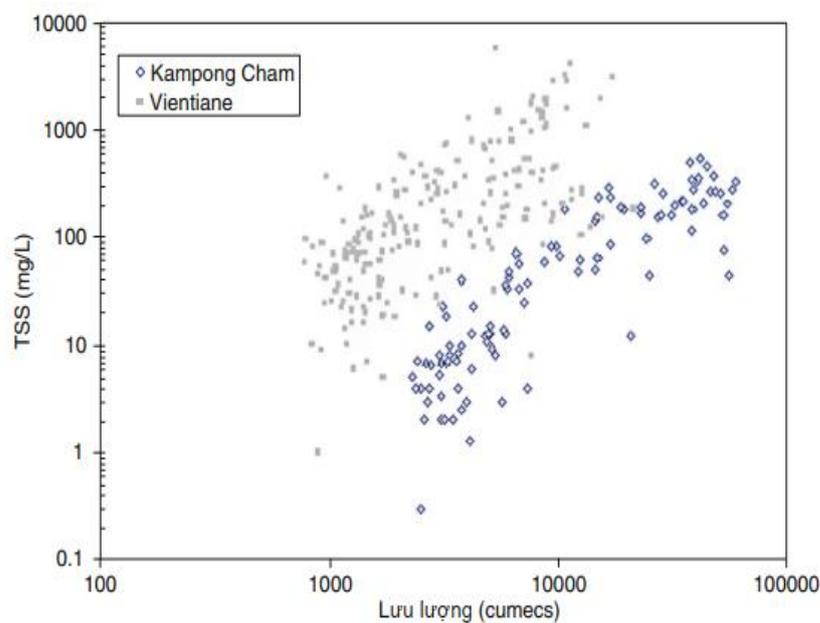
Tiểu hệ sinh thái	Đặc điểm lý hóa	Thành phần sinh học
Vùng đáy	Dòng chảy chậm, trầm tích mịn, vùng đáy không có ánh sáng, dưới bề mặt trầm tích là điều kiện khử	bằng trong quần xã, đa dạng sinh học ở mức trung bình Chủ yếu là sinh vật ăn trầm tích (deposit feeders) (giun và amphipods), mật độ, đa dạng và sinh khối thấp Thảm cỏ vùng nước có độ mặn cao, chủ yếu là cỏ lươn (<i>Zostera</i>) ở vùng ôn đới và cỏ rùa (<i>Thalassia</i>) ở vùng nhiệt đới
Vùng cạn, cỏ biển	Dòng chảy vừa phải đến mạnh; đáy nằm trong vùng ánh sáng; cột nước được oxy hóa; trầm tích bị khử ngay bên dưới bề mặt; trầm tích có độ hạt từ cát đến mịn	đới; tổng năng suất sơ cấp rất cao; cả loài ăn trầm tích và loài lọc đều quan trọng trong hệ sinh vật đáy; sinh khối cao, đa dạng cao; chu trình hóa học phức tạp; là nơi sinh sản và nguồn thức ăn quan trọng cho các loài di cư
Vùng cạn, tảo lớn	Nước nông, trong, thường có độ mặn cao; trầm tích từ cát đến bùn mịn; mức độ khử mạnh dưới lớp trầm tích; sự thay đổi lớn về oxy do hoạt động trao đổi chất Dòng chảy chậm, là nơi lưu giữ trầm tích, trầm tích thường rất mềm, đôi khi chứa than bùn; điều kiện khử mạnh trong trầm tích, đôi khi đến tận bề mặt trầm tích; nồng độ oxy trong cột nước thường thấp; chu trình hóa học phức tạp; các vùng đất ngập nước có thể xuất hiện từ môi trường nước ngọt đến môi trường biển	Năng suất rất cao, tỷ lệ sản xuất/tiêu thụ gần bằng một
Đất ngập nước	Dòng chảy chậm, là nơi lưu giữ trầm tích, trầm tích thường rất mềm, đôi khi chứa than bùn; điều kiện khử mạnh trong trầm tích, đôi khi đến tận bề mặt trầm tích; nồng độ oxy trong cột nước thường thấp; chu trình hóa học phức tạp; các vùng đất ngập nước có thể xuất hiện từ môi trường nước ngọt đến môi trường biển	Đầm lầy cỏ (<i>Spartina</i>) ở vùng ôn đới và rừng ngập mặn (cây đước <i>Rhizophora</i>) ở vùng nhiệt đới; sinh vật ăn trầm tích chiếm ưu thế; khu vực quan trọng cho việc sinh sản và kiếm ăn của các loài di cư



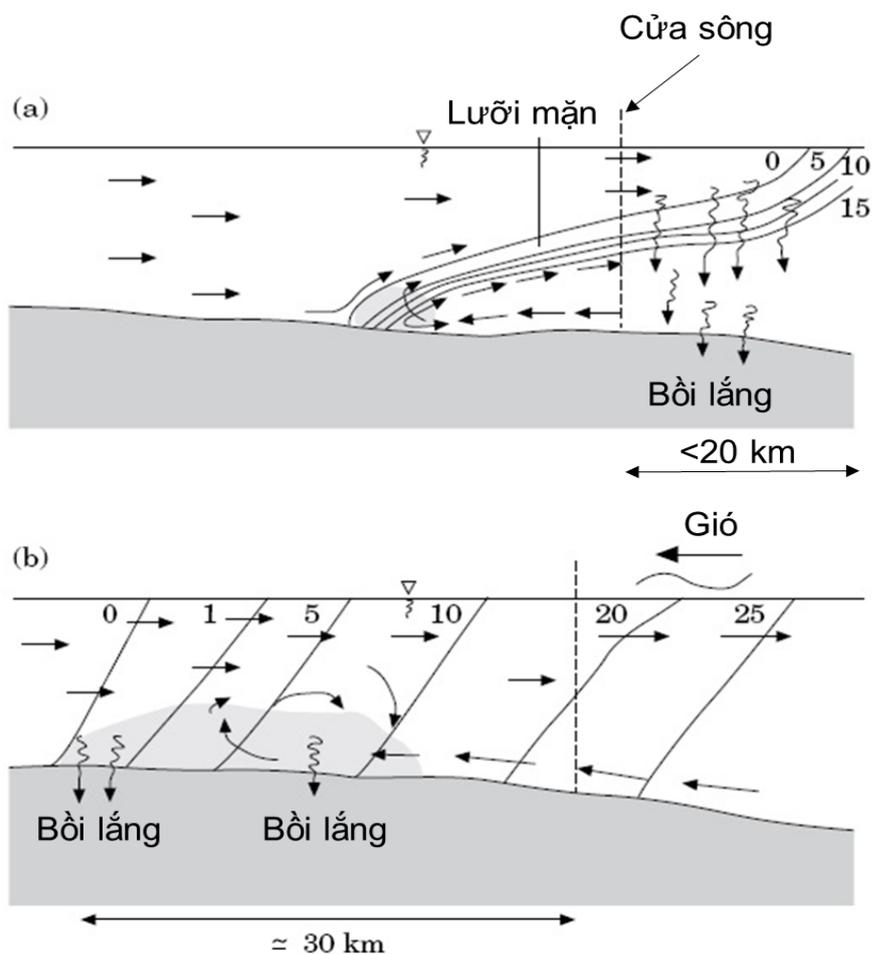
Phụ lục 1.8. Hai chiến lược đáp ứng với thay đổi độ mặn (a) *Nereis* và *Arenicola* (ví dụ sinh vật điều chỉnh) (b) [19]



Phụ lục 1.9. Chế độ thủy văn 4 mùa của sông Mê Kông [21]



Phụ lục 1.10. Mối quan hệ giữa lưu lượng và hàm lượng tổng chất rắn lơ lửng (TSS) của sông Mê Kông tại Kampong Cham và Viêng Chăn [23]



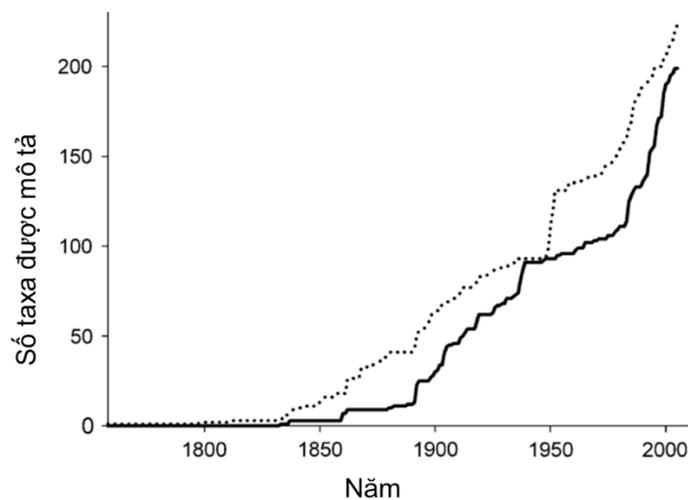
Phụ lục 1.13. Trầm tích bồi lắng vùng cửa sông trong mùa mưa (a) và mùa khô (b)
[31]

Phụ lục 1.14. Số lượng loài tôm Caridea nước ngọt trên thế giới [67]

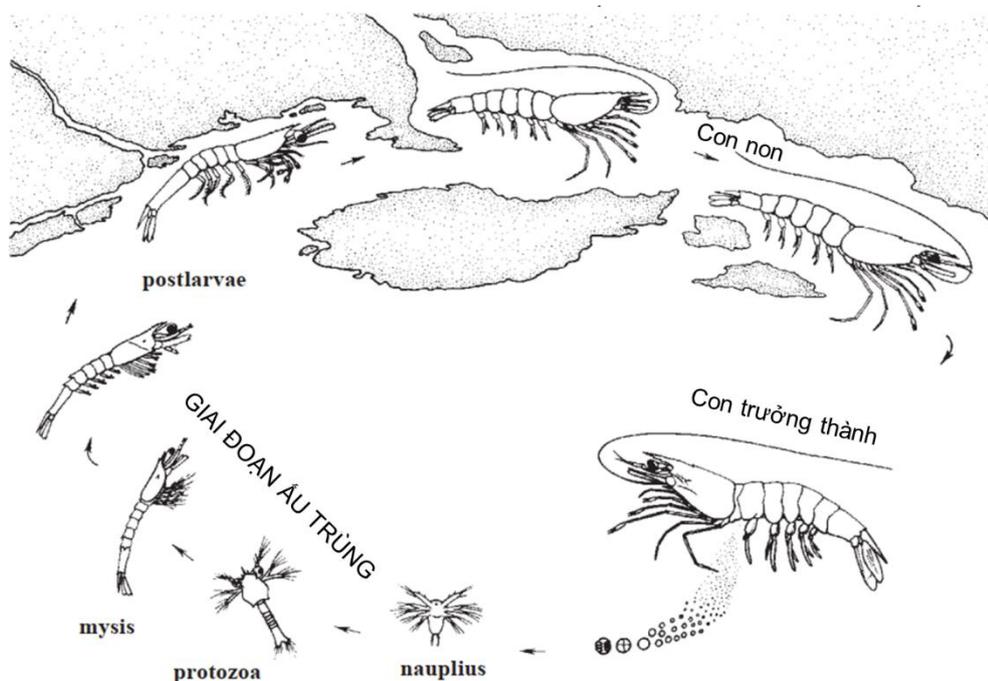
Họ/Phân họ	PA	NA	NT	AT	OL	AU	PAC	ANT	Thế giới
Số họ/Phân họ									
Alpheidae			1	1	2				4
Atyidae	31	4	19	59	209	55	13		359
Desmocarididae				2					2
Kakudicarididae		1				2			3
Palaemonidae	13	12	83	28	138	30	12		276
Euryrhynchinae			4	2					6
Typhlocaridinae	3								3
Xiphocarididae			2						2
Tổng	47	17	109	92	349	87	25		655
Số giống									
Alpheidae			1	1	2				4

Họ/Phân họ	PA	NA	NT	AT	OL	AU	PAC	ANT	Thế giới
Atyidae	9	2	5	11	13	11	4		35
Desmocarididae				1					1
Kakudicarididae		1				2			3
Palaemonidae	4	2	9	2	7	2	2		13
Euryrhynchinae			1	2					3
Typhlocaridinae	1								1
Xiphocarididae			1						1
Tổng	14	5	17	17	21	15	6		59

Ghi chú: Họ Typhlocarididae được tách thành 2 phân họ: Typhlocaridinae và Euryrhynchinae. PA: Cổ Bắc Cực (Palearctic), NA: Cận Bắc Cực (Nearctic), NT: Tân nhiệt đới (Neotropical), AT: Châu Phi nhiệt đới (Afrotropical), OL: Phương Đông (Oriental), AU: Australasia, PAC: Các đảo đại dương Thái Bình Dương (Pacific Oceanic Islands), ANT: Nam Cực (Antarctic)



Phụ lục 1.15. Số loài được ghi nhận mới của 2 giống phổ biến nhất của tôm Caridea nước ngọt. *Caridina* (nét liền) và *Macrobrachium* (nét đứt) [67]



Phụ lục 1.16. Vòng đời điển hình của họ tôm he [45]

Phụ lục 1.17. Danh mục các loài tôm họ Palaemonidae ở Việt Nam [72] (TB: Tây Bắc, ĐB: Đông Bắc, ĐBBB: Đồng bằng Bắc Bộ, BTB: Bắc Trung Bộ, NTB: Nam Trung Bộ, ĐBNB: Đồng bằng Nam Bộ, TN: Tây Nguyên)

STT	Taxa	TB	ĐB	ĐBBB	BTB	NTB	ĐBB	TN
	Giống <i>Exopalaemon</i>							
1	<i>Exopalaemon mani</i>			+				
2	<i>Exopalaemon vietnamicus</i>						+	
	Giống <i>Laptocarpus</i>							
3	<i>Laptocarpus potamiscus</i>						+	
	Giống <i>Leandrites</i>							
4	<i>Leandrites indicus</i>						+	
	Giống <i>Macrobrachium</i>							
5	<i>Macrobrachium dienbienphuense</i>	+						
6	<i>Macrobrachium equidens</i>						+	
7	<i>Macrobrachium hainanense</i>			+	+	+		
8	<i>Macrobrachium lanchesteri</i>					+	+	+
9	<i>Macrobrachium mekongense</i>						+	
10	<i>Macrobrachium mieni</i>	+						
11	<i>Macrobrachium mirabile</i>						+	
12	<i>Macrobrachium nipponense</i>	+	+	+	+	+	+	+
13	<i>Macrobrachium pilimanus</i>						+	+
14	<i>Macrobrachium rosenbergii</i>					+	+	
15	<i>Macrobrachium secamanense</i>							+

STT	Taxa	TB	ĐB	ĐBBB	BTB	NTB	ĐBB	TN
16	<i>Macrobrachium vietnamense</i>		+					
17	<i>Macrobrachium yeti</i>	+						
	Giống Palaemon							
18	<i>Palaemon concinnus</i>					+	+	
19	<i>Palaemon curvirostris</i>						+	
20	<i>Palaemon pacificus</i>					+	+	
21	<i>Palaemon semmelinkii</i>					+	+	
22	<i>Palaemon serrifer</i>					+	+	
	Giống Palaemonetes							
23	<i>Palaemonetes sinensis</i>			+				
24	<i>Palaemonetes tonkinensis</i>			+				

Ghi chú: + có xuất hiện

Phụ lục 1.18. Danh mục thành phần loài khu hệ tôm cửa sông Mê Kông từ các nghiên cứu trước đây

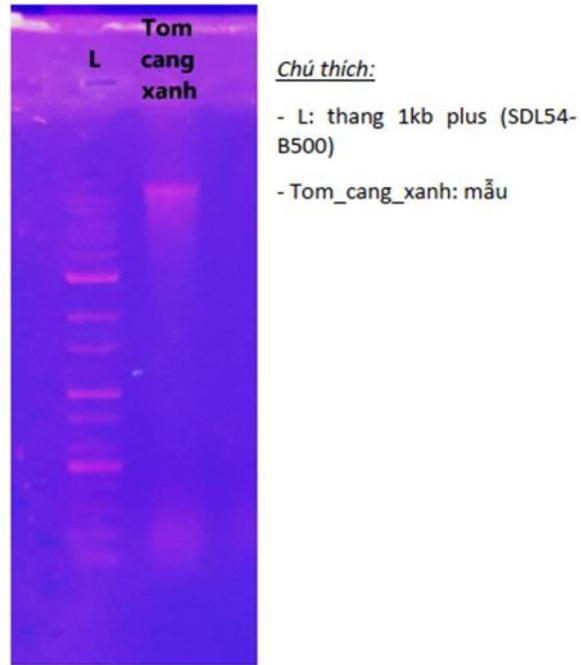
STT	Thành phần loài
	Bộ DECAPODA
	Họ Hippolytidae
	Giống <i>Eretmocarid</i>
1	<i>Eretmocarid</i> sp.
	Giống <i>Latreutes</i>
2	<i>Latreutes planirostris</i> (De Haan, 1844)
	Họ Palaemonidae
	Giống <i>Leander</i>
3	<i>Leander</i> sp.
	Giống <i>Macrobrachium</i>
4	<i>Macrobrachium equidens</i> (Dana, 1852)
5	<i>Macrobrachium mirabile</i> (Kemp, 1917)
6	<i>Macrobrachium rosenbergii</i> (De Man, 1879)
	Họ Pandalidae
	Giống <i>Chlorotocella</i>
7	<i>Chlorotocella gracilis</i> Balss, 1914
8	<i>Chlorotocella spinicaudus</i> (H. Milne Edwards, 1837)
	Họ Pasiphaeidae

STT	Thành phần loài
	Giống <i>Leptochela</i>
9	<i>Leptochela</i> sp.
	Họ Penaeidae
	Giống <i>Litopenaeus</i>
10	<i>Litopenaeus vannamei</i> (Boone, 1931)
	Giống <i>Metapenaeopsis</i>
11	<i>Metapenaeopsis barbata</i> (De Haan, 1844)
12	<i>Metapenaeopsis</i> sp.
	Giống <i>Metapenaeus</i>
13	<i>Metapenaeus affinis</i> (H. Milne Edwards, 1837)
14	<i>Metapenaeus brevicornis</i> (H. Milne Edwards, 1837)
15	<i>Metapenaeus ensis</i> (De Haan, 1844)
16	<i>Metapenaeus lysianassa</i> (De Man, 1888)
17	<i>Metapenaeus tenuipes</i> Kubo, 1949
	Giống <i>Parapenaeopsis</i>
18	<i>Parapenaeopsis hardwickii</i> (Miers, 1878)
19	<i>Parapenaeopsis sculptilis</i> (Heller, 1862)
	Giống <i>Penaeus</i>
20	<i>Penaeus esculentus</i> Haswell, 1879
21	<i>Penaeus indicus</i> H. Milne Edwards, 1837
22	<i>Penaeus merguensis</i> De Man, 1888
23	<i>Penaeus monodon</i> Fabricius, 1798
	Họ Sergestidae
	Giống <i>Acetes</i>
24	<i>Acetes japonicus</i> Kishinouye, 1905
	Họ Stenopodidae
	Giống <i>Stenopus</i>
25	<i>Stenopus hispidus</i> (Olivier, 1811)
	Bộ STOMATOPODA
	Họ Squillidae
	Giống <i>Erugosquilla</i>
26	<i>Erugosquilla woodmasoni</i> (Kemp, 1911)
	Giống <i>Harpiosquilla</i>

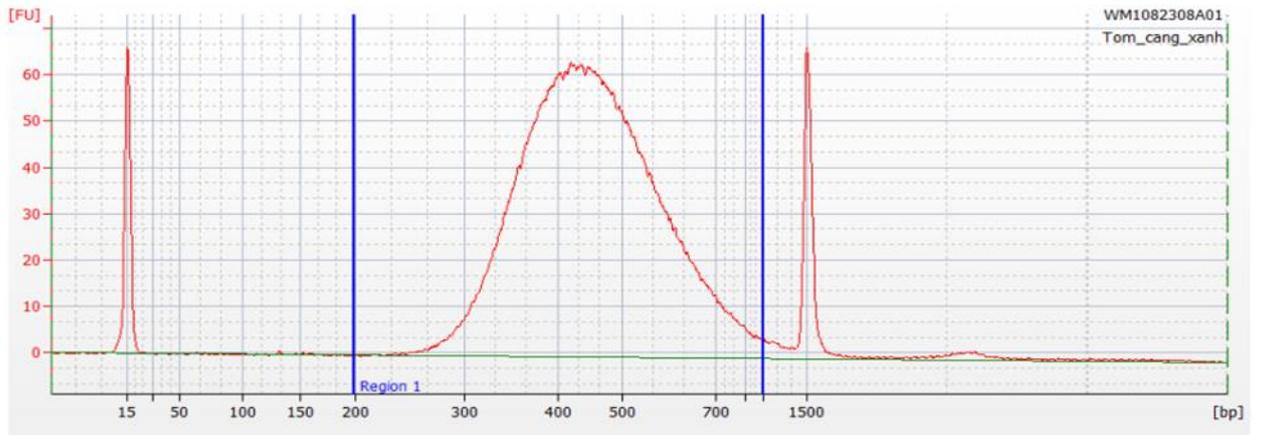
STT	Thành phần loài
27	<i>Harpiosquilla harpax</i> (de Haan, 1844)
	Giống <i>Miyakea</i>
28	<i>Miyakea nepa</i> (Latreille, 1828)
	Giống <i>Oratosquillina</i>
29	<i>Oratosquillina interrupta</i> (Kemp, 1911)

Phụ lục 2.1. Thông tin hệ gen ty thể của một số loài tôm trong họ tôm càng Palaemonidae từ GenBank

Ghi chú	Loài	Accession no.
Trong nhóm	<i>Macrobrachium rosenbergii</i>	PV138027
	<i>Macrobrachium rosenbergii</i>	NC_006880.1
	<i>Macrobrachium rosenbergii</i>	AY659990.1
	<i>Macrobrachium rosenbergii</i>	KY865098.1
	<i>Macrobrachium rosenbergii</i>	PQ213808.1
	<i>Macrobrachium rosenbergii</i>	ON783028.1
	<i>Macrobrachium bullatum</i>	KM978918.1
	<i>Macrobrachium lanchesteri</i>	FJ797435.1
	<i>Macrobrachium nipponense</i>	HQ830201.1
	<i>Palaemon serenus</i>	KM978916.1
	<i>Palaemon gravieri</i> 1	KT935323.1
	<i>Palaemon gravieri</i> 2	KU899135.1
	<i>Palaemon annandalei</i>	MG787410.1
	<i>Palaemon modestus</i>	MF687349.1
	<i>Palaemon sinensis</i>	MH880828.1
	<i>Exopalaemon carinicauda</i>	EF560650.1
Nhóm ngoài	<i>Panulirus stimpsoni</i>	GQ292768.1
	<i>Panulirus ornatus</i>	GQ223286.1



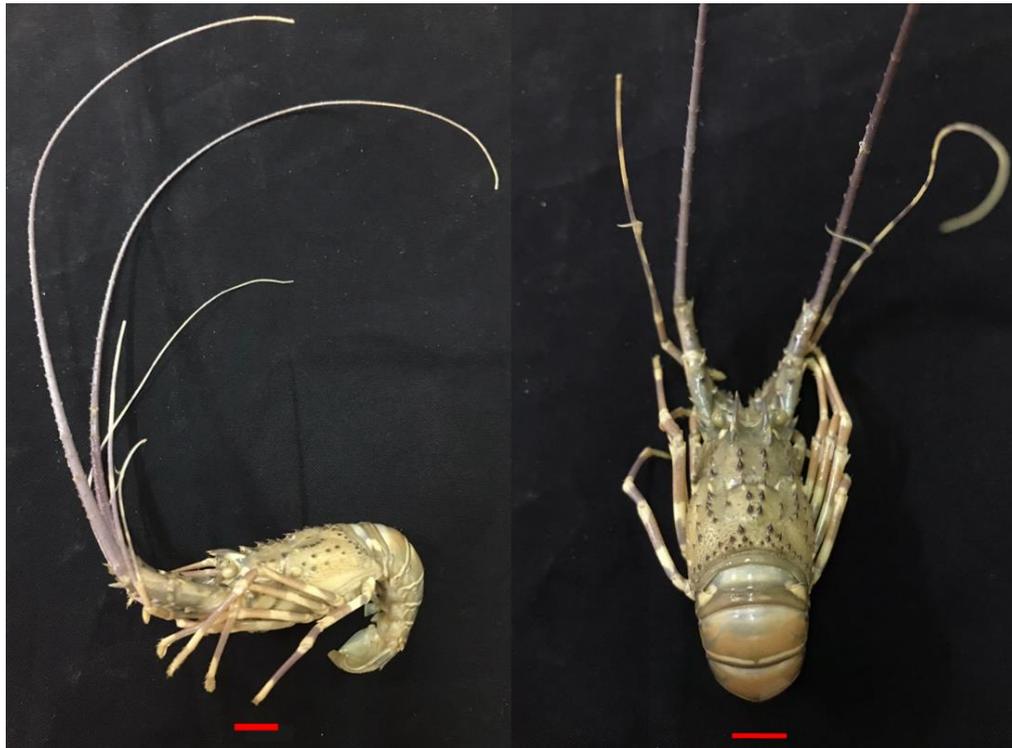
Phụ lục 3.1. Kết quả điện di mẫu DNA tôm càng xanh Mê Kông



Phụ lục 3.2. Kết quả phân tích kích thước trung bình của thư viện bằng Bioanalyzer



Phụ lục 3.3. Một số loài tôm có giá trị thương mại và thực phẩm tại cửa sông Mê Kông. Thước tỷ lệ 1 cm



Phụ lục 3.4. Cá thể tôm hùm tre *Panulirus polyphagus* ghi nhận tại Cửa Đại. Thước tỷ lệ 1 cm

Phụ lục 3.5. Tổng hợp cấu trúc thành phần loài khu hệ tôm Đồng bằng sông Cửu Long

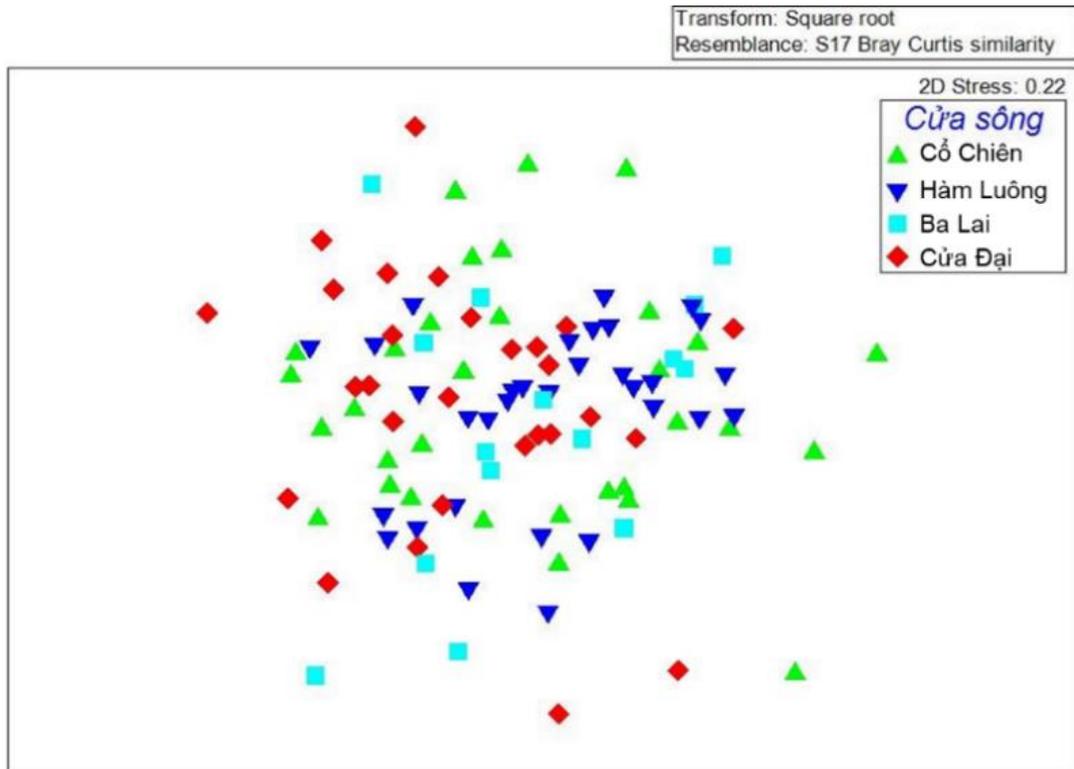
STT	Taxa	[1]	[2]	[3]	[4]
	Decapoda				
	Alpheidae				
	<i>Alpheus</i>				
1	<i>Alpheus agilis</i>	+			
2	<i>Alpheus angulosus</i>	+			
3	<i>Alpheus buckupi</i>	+			
4	<i>Alpheus chacei</i>	+			
5	<i>Alpheus estuariensis</i>	+			
6	<i>Alpheus floridanus</i>	+			
7	<i>Alpheus nuttingi</i>	+			
8	<i>Alpheus packardii</i>	+			
9	<i>Alpheus pontederiae</i>	+			
10	<i>Alpheus simus</i>	+			
11	<i>Alpheus</i> sp1	+			
	Atyidae				
	<i>Caridina</i>				
12	<i>Caridina acuminata</i>		+		
13	<i>Caridina nilotica bengalensis</i>		+		
14	<i>Caridina nilotica typica</i>		+		
15	<i>Caridina</i> sp1	+			
16	<i>Caridina</i> sp2	+			
17	<i>Caridina weberi sumatrensis</i>		+		
	Palaemonidae				
	<i>Exopalaemon</i>				
18	<i>Exopalaemon styliferus</i>	+	+		
19	<i>Exopalaemon vietnamicus</i>	+			+
	<i>Leander</i>				
20	<i>Leander tenuicornis</i>	+			
	<i>Leandrites</i>				
21	<i>Leandrites indicus</i>				+
	<i>Leptocarpus</i>				
22	<i>Leptocarpus potamiscus</i>		+		+

STT	Taxa	[1]	[2]	[3]	[4]
	<i>Macrobrachium</i>				
23	<i>Macrobrachium equidens</i>	+	+		+
24	<i>Macrobrachium esculentum</i>		+		
25	<i>Macrobrachium idea</i>		+		
26	<i>Macrobrachium javanicum</i>		+		
27	<i>Macrobrachium lanchesteri</i>	+	+		+
28	<i>Macrobrachium latidactylus</i>	+			
29	<i>Macrobrachium mammillodactylus</i>		+		
30	<i>Macrobrachium mirabile</i>	+	+		+
31	<i>Macrobrachium mekongense</i>				+
32	<i>Macrobrachium nipponense</i>				+
33	<i>Macrobrachium rosenbergii</i>	+	+		+
34	<i>Macrobrachium sintangense</i>		+		
35	<i>Macrobrachium pilimanus</i>				+
36	<i>Macrobrachium</i> sp1	+			
37	<i>Macrobrachium</i> sp2	+			
	<i>Palaemon</i>				
38	<i>Palaemon curvirostris</i>	+			+
39	<i>Palaemon concinnus</i>				+
40	<i>Palaemon longirostris</i>	+			
41	<i>Palaemon macrodactylus</i>	+			
42	<i>Palaemon styliferus</i>	+	+		+
43	<i>Palaemon semmelinkii</i>				
44	<i>Palaemon pacificus</i>				+
45	<i>Palaemon</i> sp1	+			
46	<i>Palaemon</i> sp2	+			
	Palinuridae				
	<i>Panulirus</i>				
47	<i>Panulirus polyphagus</i>	+			
	Penaeidae				
	<i>Litopenaeus</i>				
48	<i>Litopenaeus vannamei</i>	+			
	<i>Metapenaeopsis</i>				
49	<i>Metapenaeopsis barabata</i>		+		

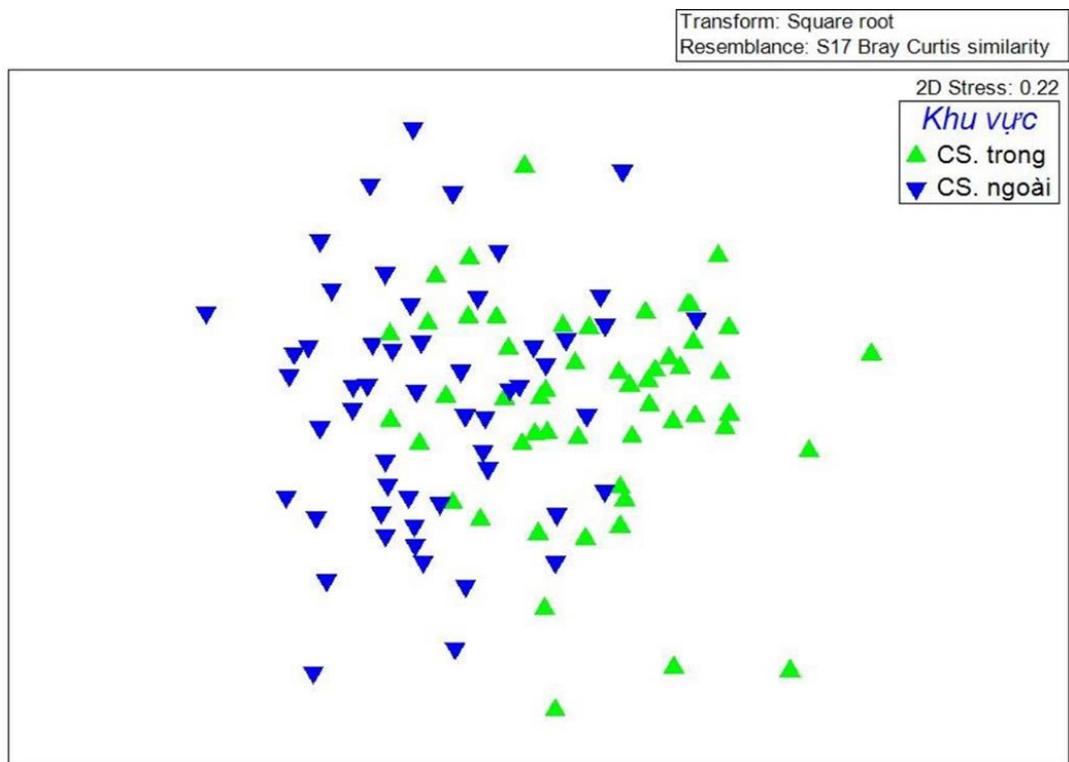
STT	Taxa	[1]	[2]	[3]	[4]
50	<i>Metapenaeopsis lamellata</i>		+		
51	<i>Metapenaeopsis mogiensis</i>	+	+		
52	<i>Metapenaeopsis palmensis</i>		+		
53	<i>Metapenaeopsis stridulans</i>		+		
	<i>Metapenaeus</i>				
54	<i>Metapenaeus affinis</i>	+	+		
55	<i>Metapenaeus brevicornis</i>	+	+		
56	<i>Metapenaeus conjunctus</i>	+			
57	<i>Metapenaeus elegans</i>	+			
58	<i>Metapenaeus ensis</i>	+	+		
59	<i>Metapenaeus lysianassa</i>	+	+		
60	<i>Metapenaeus sp1</i>	+			
61	<i>Metapenaeus tenuipes</i>	+	+		
	<i>Parapenaeopsis</i>				
62	<i>Parapenaeopsis cornuta</i>	+	+		
63	<i>Parapenaeopsis cultrirostris</i>		+		
64	<i>Parapenaeopsis gracillima</i>	+	+		
65	<i>Parapenaeopsis hardwickii</i>	+	+		
66	<i>Parapenaeopsis hungerfordi</i>	+	+		
67	<i>Parapenaeopsis sculptilis</i>	+	+		
68	<i>Parapenaeopsis sp1</i>	+			
69	<i>Parapenaeopsis tenella</i>		+		
	<i>Penaeus</i>				
70	<i>Penaeus esculentus</i>	+			
71	<i>Penaeus indicus</i>	+	+		
72	<i>Penaeus japonicus</i>		+		
73	<i>Penaeus latisulcatus</i>		+		
74	<i>Penaeus marginatus</i>	+			
75	<i>Penaeus merguiensis</i>	+	+		
76	<i>Penaeus monodon</i>	+	+		
77	<i>Penaeus semisulcatus</i>		+		
78	<i>Penaeus silasi</i>	+			
79	<i>Penaeus sp1</i>	+			
80	<i>Penaeus sp2</i>	+			

STT	Taxa	[1]	[2]	[3]	[4]
	<i>Trachysalambria</i>				
81	<i>Trachysalambria curvirostris</i>		+		
82	<i>Trachysalambria malaianus</i>		+		
83	<i>Trachysalambria pescadoreensis</i>		+		
	Sergestidae				
	<i>Acetes</i>				
84	<i>Acetes vulgaris</i>	+	+		
	Stomatopoda				
	Squillidae				
	<i>Cloridopsis</i>				
85	<i>Cloridopsis immaculata</i>	+			
86	<i>Cloridopsis scorpio</i>	+			
	<i>Erugosquilla</i>				
87	<i>Erugosquilla woodmasoni</i>			+	
	<i>Harpiosquilla</i>				
88	<i>Harpiosquilla harpax</i>	+		+	
89	<i>Harpiosquilla</i> sp1	+			
	<i>Miyakea</i>				
90	<i>Miyakea nepa</i>			+	
	<i>Oratosquilla</i>				
91	<i>Oratosquilla oratoria</i>	+			
	<i>Oratosquillina</i>				
92	<i>Oratosquillina interrupta</i>	+		+	
93	<i>Oratosquillina quinquedentata</i>	+			

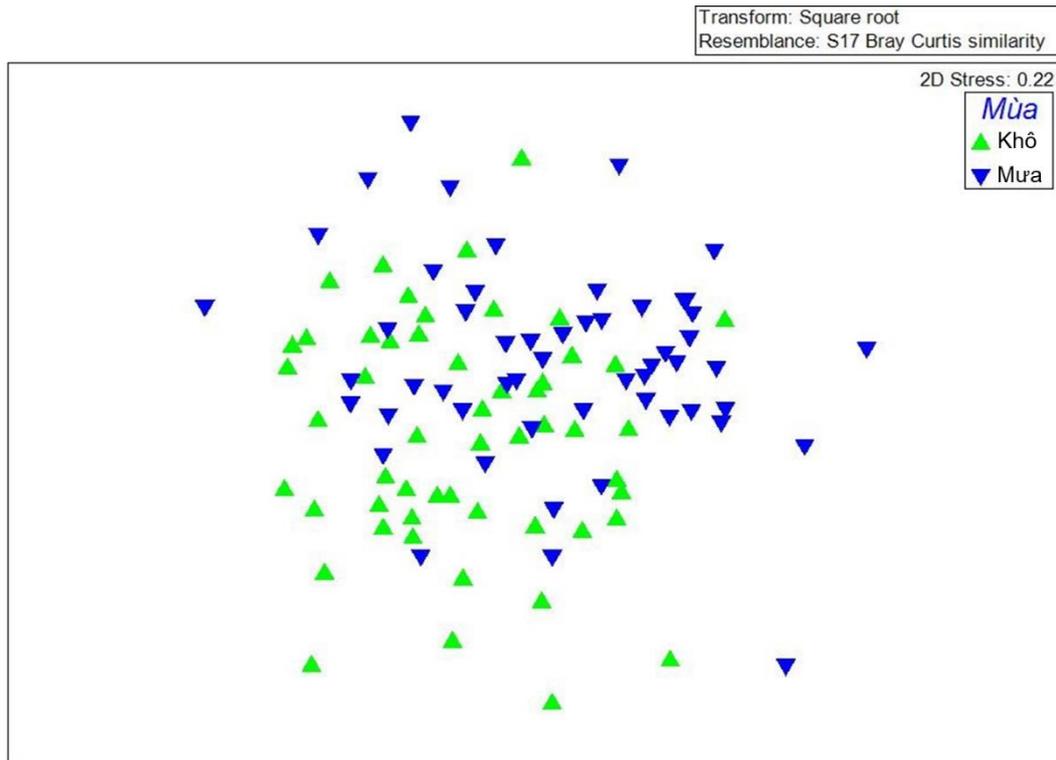
Ghi chú: [1] Nghiên cứu này, [2] Nguyễn Văn Thường và Trương Quốc Phú (2004) [104], [3] Nguyễn Văn Thường và Phạm Minh Đức (2014) [163], [4] Đặng Ngọc Thanh và Hồ Thanh Hải (2012) [72]



Phụ lục 3.6. Phân tích nMDS (Non-Multidimensional scaling) cấu trúc phân bố khu hệ tôm theo cửa sông



Phụ lục 3.7. Phân tích nMDS (Non-Multidimensional scaling) cấu trúc phân bố khu hệ tôm theo khu vực khảo sát



Phụ lục 3.8. Phân tích nMDS (Non-Multidimensional scaling) cấu trúc phân bố khu hệ tôm theo mùa khảo sát

Phụ lục 3.9. So sánh số lượng các biến môi trường đề giải thích biến động phương sai của quần xã giáp xác ở một số nghiên cứu trên thế giới

Biến	[1]	[2]	[3]	[4]	[5]	[6]	[7]
TN		+					
OM		+					
Tỷ lệ hạt trầm tích (%)		+					
DO	+	+			+	+	+
Độ mặn	+	+	+		+	+	+
Nhiệt độ	+	+	+	+	+	+	+
Ánh sáng			+				
Lượng mưa			+				
Độ đục (TSS)	+		+			+	
Lưu lượng			+	+			
Độ dẫn				+			
Thảm thực vật				+			
Độ sâu	+				+		

Biến	[1]	[2]	[3]	[4]	[5]	[6]	[7]
pH	+			+		+	
Chl							+
NH ₄ ⁺							+
NO ₃ ⁻							+
NO ₂ ⁻							+
PO ₄ ³⁻							+
Số biến	6	6	6	5	4	6	8
Phương sai giải thích (%)	16,2	86,2	52,9	80,54	67,5	37,5	54

Ghi chú: [1] Nghiên cứu này, [2] Sánchez và Barba (2020) [232], [3] González-Ortegón và cs. (2023) [162], [4] Torres và cs. (2018) [101], [5] Wu và cs. (2016) [175], [6] Rashed-Un-Nabi và cs. (2011) [158], [7] Brandão và cs. (2015) [234]

Phụ lục 3.10. Mức độ ảnh hưởng đến đặc điểm và cấu trúc khu hệ tôm cửa sông Mê Kông theo các yếu tố “Cửa sông”, “Khu vực”, “Mùa”. Từ 1 đến 3 thể hiện thứ tự quan trọng của mức độ ảnh hưởng

Đặc điểm	Không gian		Thời gian
	Cửa sông	Khu vực	Mùa
Mật độ	2	1	3
Sinh khối	2	3	1
Sinh khối trung bình	3	1	2
S	3	1	2
d	3	1	2
H'	2	1	2
J'	1	2	3
Khu hệ	3	1	2

Phụ lục 3.11. Kết quả phân tích MANOVA (multivariate ANOVA) 3 yếu tố (Cửa sông *Cs*: Cỏ Chiên CC, Hàm Luông HL, Ba Lai BL, Cửa Đại CD, khu vực *Kv*: CS. Trong CST, CS. Ngoài CSN và mùa *Ma*: khô, mưa) và hậu kiểm Tukey HSD mật độ, sinh khối, sinh khối trung bình của tằm cày xanh cửa sông Mê Kông. Giá trị $p < 0,05$ được in đậm)

Yếu tố	Df	MS	F-ratio	p	Tukey HSD*
Mật độ					
Cs	3	0,59	3,62	0,02	BL≠HL, CC≠HL
Kv	1	1,94	12,01	0,0008	CST≠CSN
Ma	1	0,21	1,28	0,26	
Cs×Kv	3	0,10	0,59	0,62	
Cs×Ma	3	0,02	0,10	0,96	
Kv×Ma	1	0,12	0,72	0,40	
Cs×Kv×Ma	3	0,08	0,48	0,69	
Res	92	0,16			
Total	107				
Sinh khối					
Cs	3	2,72	2,55	0,06	
Kv	1	12,40	11,61	0,001	CST≠CSN
Ma	1	1,31	1,22	0,27	
Cs×Kv	3	1,49	1,39	0,25	
Cs×Ma	3	0,48	0,45	0,72	
Kv×Ma	1	1,26	1,18	0,28	
Cs×Kv×Ma	3	0,20	0,19	0,90	
Res	92	1,07			
Total	107				
Sinh khối trung bình					
Cs	3	0,87	1,64	0,18	
Kv	1	4,97	9,41	0,003	CST≠CSN
Ma	1	0,61	1,16	0,28	
Cs×Kv	3	0,96	1,82	0,15	
Cs×Ma	3	0,49	0,94	0,43	
Kv×Ma	1	0,72	1,36	0,25	
Cs×Kv×Ma	3	0,09	0,17	0,92	
Res	92	0,53			
Total	107				

Ghi chú: MS: Mean Square, * Chỉ kiểm tra hậu kiểm các yếu tố *Cs*, *Kv*, *Ma* nếu có $p < 0,05$

Phụ lục 3.12. Các hệ số tải (loading scores), giá trị riêng (eigenvalues) và tỷ lệ giải thích tổng phương sai trên 2 trục đầu tiên được tách xuất theo phân tích thành phần chính (PCA) sử dụng các đặc điểm hình thái tôm càng xanh thu được ở các cửa sông Mê Kông

Đặc điểm	PC1	PC2
TL	0,23	0,27
CL	0,23	0,15
DCL	0,23	0,16
CH	0,23	0,12
CW	0,23	0,15
HL	0,23	0,30
AL	0,22	0,27
RL	0,19	0,43
TeL	0,21	0,17
TeW	0,23	0,08
PL	0,23	-0,19
IsL	0,22	-0,05
MeL	0,23	-0,14
CaL	0,22	-0,20
PaL	0,23	-0,25
DaL	0,22	-0,21
IsW	0,22	-0,21
MeW	0,22	-0,27
CaW	0,22	-0,26
PaW	0,22	-0,27
Giá trị riêng	17,45	0,91
Phương sai (%)	86,87	4,54

Phụ lục 3.13. Giá trị trung bình các đặc điểm hình thái của các cá thể tôm càng xanh theo cửa sông

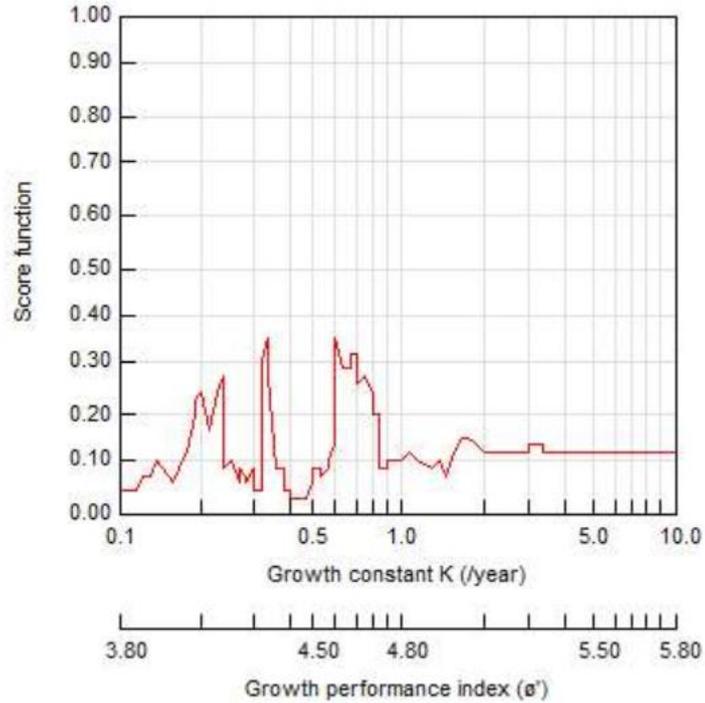
Đặc điểm	Ba Lai (N=14)		Cổ Chiên (N=45)		Cửa Đại (N=36)		Hàm Luông (N=92)	
	TB±SD	Min-Max	TB±SD	Min-Max	TB±SD	Min-Max	TB±SD	Min-Max
TL ^{n.s}	133,6±21,4	89,2-162,5	146,4±22,3	106,7-215,0	147,3±20,7	112,2-188,9	138,2±23,7	69,9-213,1
CL ^{n.s}	30,1±4,9	20,4-37,3	33,2±5,9	23,3-49,5	33,9±5,1	25,6-44,4	31,8±5,9	16,1-51,1
DCL ^{n.s}	33,9±5,8	22,6-42,0	38,0±6,3	25,9-54,1	38,6±5,7	29,5-50,0	36,2±6,6	18,3-59,3
CH ^{n.s}	20,9±3,5	14,8-26,3	22,9±4,1	15,3-34,3	23,2±3,9	16,4-31,9	21,9±4,2	11,2-34,8
CW ^{n.s}	20,3±3,4	14,1-24,9	21,6±3,9	14,4-32,1	22,2±3,5	16,1-30,7	20,7±3,8	11,0-33,1
HL ^{n.s}	63,0±10,2	38,5-77,4	67,7±10,0	48,2-97,1	67,9±8,4	50,9-85,0	64,3±10,8	33,1-99,2
AL ^{n.s}	55,5±9,7	39,1-68,6	61,9±10,5	45,4-95,3	63,0±10,8	42,9-83,5	58,6±10,8	29,1-89,3
RL ^{n.s}	32,9±5,6	18,1-41,6	34,5±4,5	23,4-47,6	34,0±4,0	25,3-43,1	32,6±5,4	17,0-48,1
TeL ^{n.s}	15,0±2,2	11,6-18,6	16,8±2,4	12,3-22,6	16,4±2,9	4,2-20,7	16,2±2,6	7,7-24,6
TeW ^{n.s}	5,3±0,8	3,9-6,5	5,9±1,1	4,3-9,4	5,9±1,0	4,4-8,3	5,5±1,0	2,8-9,1
PL ^{n.s}	71,6±12,3	46,8-89,6	82,3±20,2	48,7-143,9	82,5±16,5	50,9-115,2	78,1±17,3	36,8-144,0
IsL ^{n.s}	12,5±2,3	8,9-17,8	14,1±2,8	9,9-23,4	13,7±2,3	9,1-18,0	13,4±2,8	6,3-26,0
MeL ^{n.s}	14,9±2,4	9,8-18,1	16,6±3,7	10,7-26,0	16,5±2,9	11,5-23,1	15,8±3,2	7,2-27,3
CaL ^{n.s}	19,4±2,8	13,8-24,0	21,6±4,9	11,5-36,9	22,0±4,3	11,6-30,3	20,9±4,5	9,3-37,9
PaL ^{n.s}	14,2±3,1	8,5-19,2	17,0±5,3	9,0-31,1	17,3±4,2	9,4-26,1	15,8±4,3	6,8-30,1
DaL ^{n.s}	10,6±2,7	5,8-15,6	13,0±4,4	4,5-26,5	13,1±3,5	6,4-20,1	12,2±3,3	4,7-22,7
IsW ^{n.s}	1,6±0,3	1,2-2,2	1,9±0,5	1,1-3,4	1,8±0,5	1,0-3,2	1,8±0,5	0,5-3,4
MeW ^{n.s}	2,0±0,4	1,3-2,6	2,2±0,7	1,1-4,0	2,3±0,6	1,4-3,7	2,0±0,6	0,9-4,1
CaW ^{n.s}	2,3±0,4	1,6-3,2	2,8±0,8	1,6-5,2	2,8±0,7	1,6-4,2	2,5±0,7	1,1-5,4
PaW ^{n.s}	2,7±0,5	1,8-3,5	3,2±0,9	1,9-5,9	3,3±0,7	2,0-4,6	3,0±0,9	1,3-6,7
Tw ^{n.s}	19,3±8,0	7,6-35,5	25,4±13,2	8,2-73,3	25,8±11,6	5,0-60,4	23,3±13,0	4,5-86,8

Ghi chú: TB: Giá trị trung bình, SD (standard deviation): Độ lệch chuẩn, Min: Giá trị nhỏ nhất, Max: Giá trị lớn nhất, *p*-values của kiểm tra sự khác biệt thống kê của các đặc điểm hình thái theo cửa sông: *n.s* not significant (không có ý nghĩa thống kê)

Phụ lục 3.14. So sánh hệ số a và b trong mô hình chiều dài-trọng lượng $T_w = a \cdot TL^b$ giữa các cá thể tôm thuộc giống *Macrobrachium* từ các nghiên cứu trên thế giới

Loài	a	b	Khu vực	Nguồn
<i>M. rosenbergii</i>	1×10^{-4}	2,48-2,62	Mê Kông	NCN
	-1,89-0,64	0,75-2,73	Kalimantan, Indonesia	[236]
	6,2-7,3	0,79-1,17	Sarawak, Indonesia	[239]
	$7,2 \times 10^{-5}$	3,19	Cửa sông Hooghly, Ấn Độ	[288]
	0,087	3,02-3,39	Orissa, Ấn Độ	[240]
	$3,2 \times 10^{-4}$	3,26	Hawaii, Mỹ	[243]
	3×10^{-3}	3,40	Sông Telula, Bangladesh	[289]
	$8,8 \times 10^{-3}$	3,07	Mymensingh, Bangladesh	[241]
	$1,21 \times 10^{-6}$	3,43	Sao Paulo, Brazil	[242]
<i>M. americanum</i>	$3,2 \times 10^{-4}$	3,5	Ven biển Costa Rica	[281]
<i>M. digueti</i>	$1,6 \times 10^{-3}$	3,1		
<i>M. hancocki</i>	$1,1 \times 10^{-4}$	3,3		
<i>M. occidentale</i>	$2,2 \times 10^{-4}$	3,1		
<i>M. panamense</i>	$6,3 \times 10^{-5}$	3,1		
<i>M. tenellum</i>	$2,9 \times 10^{-5}$	3,3		

Ghi chú: NCN: Nghiên cứu này



Phụ lục 3.15. Tìm hệ số tăng trưởng K phù hợp cho mô hình von Bertalanffy

Phụ lục 3.16. Tổng hợp chỉ số đánh giá của 3 kịch bản khai thác

Chỉ số	$L_c/L_\infty = 0,4$	$L_c/L_\infty = 0,5$	$L_c/L_\infty = 0,6$
L_c (mm)	101,3	126,6	151,95
Y/R_{\max}	0,060	0,068	0,075
E_{\max}	0,589	0,684	0,809
E_{10}	0,507	0,603	0,717
E_{50}	0,263	0,337	0,392
Y/R tại $E = 0,5$	0,059	0,063	0,063
B/R tại $E = 0,5$	0,307	0,345	0,381
B/R tại E_{\max}	0,21	0,161	0,114
B/R tại E_{10}	~0,25	~0,23	~0,28

Ghi chú: $L_\infty = 253,25$ mm; $L_c = L_c/L_\infty \times L_\infty$; Các giá trị Y/R và B/R là đơn vị tương đối từ mô hình Beverton và Holt (Y/R, B/R)