

VI SINH VẬT PHÂN GIẢI CELLULOSE TRONG ĐƯỜNG TIÊU HÓA HƯƠU CAO CỎ (*Giraffa camelopardalis*)

Trần Thị Thảo Hiền*, Đoàn Thị Tuyết Lê
Trường Đại học Lạc Hồng, Số 10 Huỳnh Văn Nghệ, Bửu Long, Biên Hòa, Đồng Nai, Việt Nam
*Tác giả liên hệ: tuyetledt@lhu.edu.vn

THÔNG TIN BÀI BÁO

Ngày nhận: 10/07/2023
Ngày hoàn thiện: 15/09/2023
Ngày chấp nhận: 05/01/2024
Ngày đăng: 20/05/2024

TỪ KHÓA

Vi sinh vật;
Cellulose;
Đường tiêu hóa;
Hươu cao cổ.

TÓM TẮT

Hươu cao cổ (HCC, *Giraffa camelopardalis*) là loài động vật nhai lại với nguồn thức ăn chính là thực vật. Đường tiêu hóa của HCC chứa hệ vi sinh vật cộng sinh rất phong phú. Hệ này hoạt động rất hiệu quả để phân hủy cơ chất cellulose từ thức ăn thành glucose và tạo ra nguồn năng lượng cho các hoạt động của HCC. Hệ vi sinh vật trong đường tiêu hóa của HCC khác nhau giữa các cá thể. Thành phần thức ăn mà HCC tiêu thụ cũng ảnh hưởng đến sự đa dạng và số lượng của các loài vi sinh vật trong hệ tiêu hóa. Bài tổng quan này sẽ khái quát về hệ tiêu hóa của HCC và đồng thời cung cấp thêm các kết quả nghiên cứu mới về hệ vi sinh vật trong đường tiêu hóa của HCC có khả năng phân giải cellulose cũng như một số cơ chế chuyển hóa chúng. Ngoài ra, việc phân lập và định danh được các vi sinh vật có khả năng phân giải cellulose có trong đường tiêu hóa của HCC sẽ góp phần đa dạng hóa nguồn cung vi sinh vật phân giải cellulose. Những nguồn này cũng có thể được khai thác để phục vụ cho việc xử lý rác thải và các phế phụ phẩm có chứa thành phần cellulose.

CELLULOSE-DEGRADING MICROORGANISMS IN THE DIGESTIVE TRACT OF *Giraffa camelopardalis*

Tran Thi Thao Hien^{1*}, Doan Thi Tuyet Le¹
¹ Lac Hong University, No. 10 Huynh Van Nghe, Buu Long Ward, Bien Hoa, Dong Nai, Vietnam
*Corresponding Author: tuyetledt@lhu.edu.vn

ARTICLE INFO

Received: July 10th, 2023
Revised: Sep 15th, 2023
Accepted: Jan 5th, 2024
Published: May 20th, 2024

KEYWORDS

Microorganisms;
Cellulose;
Digestive tract;
Giraffa camelopardalis.

ABSTRACT

The giraffe (*Giraffa camelopardalis*) is a ruminant whose main food source is plant. Their digestive system has a diverse symbiotic flora. This microbial community converts cellulose in food to glucose and energy for giraffe activities. Different giraffes have a different microbiota in the digestive system. The composition of the food consumed by *G. camelopardalis* also affects the diversity and number of microbial species in the digestive system. This review provides an overview of the digestive system of giraffes and updates new research results on the microbiota in the digestive system of *G. camelopardalis* that is able to degrade cellulose and some metabolism mechanisms. In addition, the isolation and identification of cellulose-degrading microorganisms present in the gastrointestinal tract of *G. camelopardalis* will contribute to diversifying the supply of cellulose-degrading microorganisms. These resources can also be applied for treating cellulosic wastes.

DOI: <https://doi.org/10.61591/jslhu.14.642>

Available online at: <https://js.lhu.edu.vn/index.php/lachong>

1. Giới thiệu

Ngày nay, việc đẩy mạnh sản xuất nông - lâm nghiệp đã tạo ra một lượng lớn các nguồn chất thải ra môi trường, với thành phần chủ yếu cellulose. Tuy nhiên, chỉ một lượng chất thải trong số đó được tái sử dụng trong chăn nuôi để làm thức ăn cho gia súc và các chất độn hoặc làm phân bón cho cây trồng, trong khi lượng còn lại đều được để phân hủy tự nhiên hoặc được tiêu hủy bằng việc sử dụng các biện pháp thủ công như đốt cháy. Chính vì thế, một lượng lớn các khí độc hại như methan (CH_4), cacbon dioxide (CO_2), và cacbon monooxit (CO) đã được thải ra môi trường. Điều này dẫn đến sự ô nhiễm môi trường và hiện tượng hiệu ứng nhà kính. Vì vậy, tính cấp bách hiện nay là tìm ra các cách hữu hiệu để xử lý các nguồn rác thải và phế phụ phẩm từ sản xuất nông nghiệp vừa hiệu quả lại vừa đảm bảo thân thiện với môi trường. Một trong những xu hướng hiện nay là sử dụng các nguồn vi sinh vật tự nhiên để giúp phân hủy và chuyển hóa các chất thải đó, cụ thể hơn là nhóm vi sinh vật có thể phân giải cellulose. Tính đến thời điểm hiện tại, tuy đã có nhiều bài nghiên cứu về vi sinh vật phân giải cellulose nhưng vẫn còn một số hạn chế trong hiệu quả thực nghiệm và ứng dụng. Chính vì thế, các nhà khoa học trên thế giới nói chung và Việt Nam nói riêng vẫn đang tập trung tìm tòi và nghiên cứu nhằm đa dạng hóa các nguồn cung cấp vi sinh vật có khả năng phân giải cellulose với hoạt lực mạnh.

Hươu cao cổ (HCC, *Giraffa camelopardalis*) là một loài động vật nhai lại, chỉ ăn thực vật như cỏ, lá, vỏ cây mà thành phần chủ yếu là cellulose và được coi là một loài động vật mô hình lí tưởng phục vụ cho nghiên cứu [1]. Trong hệ tiêu hóa của HCC, dạ cỏ là nơi tiêu hóa chính của thức ăn và ở đó hệ vi sinh vật cộng sinh phân giải cellulose để chuyển thành glucose. Quá trình này cũng đồng thời tạo ra các acid béo dễ biến đổi và đó cũng là nguồn năng lượng chính để cho HCC hấp thụ [2]. Hệ vi sinh vật trong đường tiêu hóa của HCC đảm nhiệm vai trò quan trọng trong việc phân giải và tiêu thụ những nguồn thức ăn. Chính vì điều này, việc nghiên cứu về hệ vi sinh vật hoạt động trong đường tiêu hóa của HCC có khả năng phân giải cellulose cũng như cơ chế phân giải của chúng là điều rất cần thiết.

Cho đến nay, đã có nhiều báo cáo về hệ vi sinh vật đường ruột của nhiều loài động vật có vú [3-6] nhưng lại có rất ít các nghiên cứu về hệ vi sinh vật trong đường tiêu hóa của HCC. Vì vậy, bài tổng quan này sẽ khái quát lại về hệ tiêu hóa của HCC, đồng thời cung cấp thêm các kết quả mới về hệ vi sinh vật trong hệ tiêu hóa của HCC có khả năng phân giải cellulose cũng như một số cơ chế chuyển hóa của chúng.

2. Nội dung

2.1 HCC loài động vật nhai lại chỉ ăn thực vật

HCC (*Giraffa camelopardalis*, họ Giraffidae) là một loài động vật nhai lại, có chiều cao lớn nhất trong các loài động vật trên cạn (5-6m), cân nặng lên đến 1,400kg và thường sống ở các đồng cỏ và rừng thưa ở châu Phi [7]. Ngoài ra, loài này có thể được tìm thấy nhiều ở trong các vườn thú, công viên quốc gia và các khu vực được bảo tồn hoặc cấm săn bắn. HCC có cổ và chân dài rõ rệt nhưng cơ thể lại tương đối ngắn. Bộ lông có những đốm hoặc mảng sẫm màu và có một cấu trúc giống như cặp sừng ở trên đầu. HCC gặm nhấm các bộ phận như chồi, hoa, quả, lá và cành của các loài cây khác nhau [8], trong đó có các loài cây mà các động vật khác không thể tiếp cận như cây keo (*Acacia*), cây một dược (mộc dược, *Commiphora*) và cây chiêu liêu (cây bàng, *Terminalia*)

[9] hay các loài cây có hàm lượng protein thô và lignin cao hơn cỏ hoặc cũng có thể chứa các chất chuyển hóa thực vật thứ cấp như tannin [10].

2.2 Hệ tiêu hóa của HCC

Động vật ăn cỏ và vi sinh vật chuyển hóa vật chất thực vật luôn sống cộng sinh với nhau để có thể lấy được năng lượng từ các chất hữu cơ khó tiêu. Hệ thống mạng lưới vi sinh vật trong dạ cỏ của động vật nhai lại được coi là một hệ thống cộng sinh phát triển nhất [11,12]. Động vật ăn cỏ tiến hóa và có đường tiêu hóa kéo dài (mở rộng phần ruột trước hoặc phần ruột sau) để có thể tăng thời gian lưu trữ thức ăn nhằm tạo điều kiện thu thêm nhiều năng lượng nhờ quá trình lên men của hệ vi sinh vật. Thành phần có trong dạ cỏ có thể được chia thành hai phần gồm dịch dạ cỏ (hỗn hợp dịch vật chủ, vi sinh vật và các chất chuyển hóa) và vật chất rắn (các hạt thức ăn và vi sinh vật bám sợi) [13]. Hệ tiêu hóa HCC gồm các phần như tuyến nước bọt hàm, tuyến nước bọt mang tai, mô lưới, dạ cỏ trên (dạ cỏ), dạ cỏ dưới (dạ tổ ong), dạ cỏ trước (dạ lá sách), dạ cỏ sau (dạ túi khế), ruột non, ruột già, và manh tràng. Ngoài ra, trạng thái của HCC có thể đã tác động đến kích thước của các bộ phận tiêu hóa của chúng. Cụ thể, các cơ quan này cần sự trao đổi chất mạnh mẽ nên có thể bị giảm kích thước nếu ở trong trạng thái bị thiếu chất dinh dưỡng dài ngày. Điều này đã được chứng minh trong các nghiên cứu về chế độ ăn kiêng của động vật nhai lại như gia súc [14] và cừu [15].

Quá trình tiêu hóa thức ăn của HCC được diễn ra qua một số bước. Khởi đầu, thức ăn khi đưa vào được trộn lẫn với nước bọt trong hai ngăn dạ dày đầu tiên đó là dạ cỏ và dạ tổ ong. Tiếp đến, thức ăn được phân tách thành hai lớp đó là thức ăn rắn và thức ăn lỏng. Lớp thức ăn rắn được kết lại với nhau tạo thành khối và được đưa vào dạ cỏ để trở thành thức ăn nhai lại trước khi được ợ trở lại vào khoang miệng. Lúc này, HCC nhai chậm phần thức ăn này kỹ hơn với nước bọt để tác động vào các sợi thức ăn giúp phân giải kỹ hơn. Sau khi các sợi thức ăn bị phân hủy thành glucose nhờ hệ vi sinh vật trong đường tiêu hóa của HCC thì chúng được chuyển từ thức ăn dạng rắn thành dạng thức ăn lỏng và tiếp tục được truyền từ dạ cỏ tới dạ lá sách để loại bỏ nước. Thức ăn này sau đó tiếp tục được chuyển đến dạ túi khế, nơi đảm nhiệm chức năng tiêu hóa thức ăn cho HCC giống như dạ dày của con người. Cuối cùng, thức ăn được đi đến ruột non để các chất dinh dưỡng được hấp thụ.

HCC có kích thước lớn nên cần có quá trình tiêu hóa phát triển và vì thế HCC không cần đến dạ cỏ to lớn để thu nạp năng lượng cho quá trình trao đổi chất như những gì xảy ra ở các loài động vật ăn cỏ khác. Chúng cần đến sự giúp đỡ của các bộ phận khác trong đường tiêu hóa và bằng cách khai thác năng lượng hiệu quả hơn từ việc nhai lại. Việc khai thác năng lượng không chỉ phụ thuộc vào kích thước của đường tiêu hóa [16] mà còn phụ thuộc vào khả năng tiêu hóa và tốc độ lên men của quá trình gặm nhấm, giảm kích thước hạt bằng cách nhai lại, thời gian lưu trữ lâu hơn của thức ăn và việc lựa chọn chế độ ăn có chất lượng cao hoặc sự kết hợp tối ưu của chúng. HCC dành trung bình 13 tiếng/ngày cho việc kiếm ăn và 4,5 tiếng/ngày cho việc nhai lại thức ăn [8, 17, 18]. Việc nuốt, nhai và nhai lại phụ thuộc rất nhiều vào lưỡi để phục vụ quá trình nhai và vào cả các cơ nâng để nâng hàm trên so với hàm dưới. Thời gian lưu trữ thức ăn lâu hơn trong dạ cỏ và thời gian lên men lâu hơn giúp làm tăng quá trình khai thác năng lượng. Đồng thời, thời gian lưu trữ thức ăn trong dạ cỏ cũng phụ thuộc vào kích thước của loại thức ăn. Nghiên cứu chỉ ra rằng thời gian lưu giữ thức ăn dạng

lông và thức ăn dạng hạt trung bình lần lượt là 33,7 và 40 giờ [8, 17]. Tỷ lệ giữa thời gian lưu giữ thức ăn dạng hạt và lưu giữ thức ăn dạng lông trong dạ cỏ trung bình là 1,4 giờ, và điều này cho thấy rằng thức ăn dạng lông di chuyển ra khỏi dạ cỏ nhanh hơn thức ăn dạng hạt.

2.3 Vi sinh vật phân giải cellulose

Khả năng phân hủy polysaccharide có trong thành tế bào thực vật của các loài động vật nhai lại giúp đáp ứng nhu cầu dinh dưỡng và đòi hỏi năng lượng cao của chúng. Cellulose là thành phần chủ yếu của thành tế bào thực vật và là polysaccharide phong phú nhất trong tự nhiên. Động vật nhai lại có khả năng tiêu hóa nguồn cellulose nhờ những vi sinh vật cộng sinh có trong dạ cỏ có khả năng phân hủy các polysaccharide phức tạp [21]. Những vi sinh vật này bao gồm các vi khuẩn, nấm và động vật nguyên sinh [22]. Các vi sinh vật phân giải này lên men thức ăn trong dạ cỏ, manh tràng và ruột kết của động vật có vú ăn cỏ thành các acid béo dễ bay hơi, sinh khối vi sinh vật và các thể khí gồm methan và cacbon dioxide. Ngoài ra, các vi sinh vật còn tạo ra tập hợp các enzyme có hoạt tính cao trong phân hủy thành tế bào thực vật như cellulase, hemicellulase và cellobiase [23-25]. Các enzyme thủy phân của vi sinh vật thường hoạt động hữu hiệu và được cảm ứng sản xuất ra nhiều nhất khi được tiếp xúc hoặc gắn vào các vật chất nền. Thêm nữa, hiệu suất và mức độ thủy phân của các enzyme còn phụ thuộc vào đặc tính sinh lý và cấu trúc của các chất nền.

Thực chất, cellulase không phải là một enzyme đơn lẻ mà chúng là một phức hợp các enzyme cộng hưởng lại khi hoạt động bao gồm endoglucanase, exoglucanase và β -glucosidase [26]. Các enzyme cellulase làm đứt các liên kết β -1, 4 của cellulose ở thành tế bào thực vật để tạo thành các phân tử đường, ví dụ như glucose [26]. Trong quá trình phân hủy cellulose ở dạ cỏ động vật, các vi khuẩn tiết ra các enzyme cellulase để thực hiện quá trình này [27]. Mỗi một enzyme lại có một chức năng nhiệm vụ riêng. Enzyme endoglucanase cắt ngẫu nhiên các liên kết β -glycosidic của chuỗi cellulose, tạo ra các sản phẩm mới (glucose và cellobiose) có lợi cho cả vi sinh vật và động vật chủ [24]. Exoglucanase được mô tả như một cellobiohydrolase và đóng vai trò quan trọng trong thủy phân cellulose kết tinh thành oligosaccharide, cellobiose hoặc glucose [26], còn β -glucosidase có nhiệm vụ phân tách các đơn vị cellobiose thành các glucose. Quá trình thủy phân sợi cũng bị ảnh hưởng bởi hemicellulose [29]. Xylan là một hemicellulose phổ biến nhất trong cỏ và gỗ cũng như chiếm tới 45% polysaccharide trong thức ăn cho động vật nhai lại [30]. Mỗi quan hệ tương hỗ của quần thể vi sinh vật dạ cỏ liên quan tới hiệu quả phân hủy xylan trong dạ cỏ. Xylan được phân giải thành xylose bằng những loài vi sinh vật có khả năng tạo ra enzyme xylanase phân giải sợi có hoạt tính cao [28].

Như đã nhắc đến ở trên, cellulase được sản xuất ra trong tự nhiên bởi nhiều loại vi khuẩn và nấm khác nhau. Các enzym này thường tồn tại dưới dạng các cellulosome được gắn trực tiếp vào thành tế bào của vi khuẩn nhưng lại được tiết ra môi trường đối với nấm [31]. Cellulosome được gắn vào bề mặt tế bào vi khuẩn bằng cách bám giữ các protein. Cellulosome chứa các mô hình liên kết carbohydrate (Carbohydrate-binding module, CBM) để giúp hỗ trợ trong việc liên kết toàn bộ kiến trúc với chất nền [31]. Mỗi một sản phẩm của vi sinh vật hay cụ thể là enzyme cellulase đều được kiểm soát bởi một hay một nhóm gene. Sự điều khiển của gene trong vi sinh vật giúp cảm ứng ra enzyme cellulase. Cụ thể, trong tất cả 1495 (100%) bộ gen vi khuẩn được thử

nghiệm thì có 575 (38%) bộ gen chứa ít nhất một loại enzyme tham gia vào quá trình thủy phân cellulose [31].

Với sự có mặt của các cơ chất nền, các enzyme được cảm ứng sản xuất ra nhiều hơn, cụ thể là trường hợp của chất nền cellulose và enzyme cellulase. Trong nhiều trường hợp, vi sinh vật cần được nuôi cấy hoặc được ủ với cơ chất để kích thích chúng sản xuất ra các enzyme đặc hiệu tương ứng [32]. Ngoài ra, việc xử lý nhiệt trước khi chuẩn bị enzyme đã giúp hoạt hóa các hoạt động của enzyme exo- và endo-glucanase, đồng thời cải thiện sự bền của enzyme trong thời gian phân ứng. Do đó, hiệu quả của các enzym phân giải cellulose có thể được tăng lên bằng cách xử lý nhiệt, bên cạnh việc ủ các chế phẩm enzym đậm có cellulose hoặc cơ chất trước khi quá trình đường hóa [32]. Thêm nữa, việc áp dụng các kỹ thuật sinh học phân tử mới để chỉnh sửa và làm tăng sự hoạt hóa của gene điều khiển việc sản xuất cellulase cũng là một cách để làm tăng lượng cellulase có thể được sản xuất ra. Để ứng dụng các enzyme cellulase trong công nghiệp, nhiều nghiên cứu đã sinh tổng hợp thành công enzyme cellulase với hiệu suất cao thông qua các biện pháp lên men như lên men lỏng, lên men chìm và lên men bán rắn.

2.4 Vi sinh vật trong hệ tiêu hóa của HCC và các yếu tố ảnh hưởng

Hành động nuôi nhốt trong môi trường nhân tạo (chăn nuôi, phục hồi hoặc vườn thú) đối với hầu hết các loài động vật có sự khác biệt lớn so với môi trường sống trong tự nhiên. Trong quá trình nuôi nhốt, động vật nói chung và HCC phải trải qua các biến đổi về môi trường nên gây ra sự thay đổi lớn đến hệ vi sinh vật của chúng. Cụ thể, chế độ ăn uống, can thiệp y tế, thuốc kháng sinh, sự hạn chế trong việc tương tác, tiếp xúc với nhiều loài động vật, môi trường sống khác, khả năng tiếp xúc với vi sinh vật phân giải và vi sinh vật phát triển mạnh trong môi trường nhân tạo cũng tăng [33].

Trong khi chế độ ăn của HCC có thể là điểm mấu chốt trong việc hình thành sự đa dạng của hệ vi sinh vật trong dạ cỏ thì nguồn thức ăn được tiêu thụ là nguyên nhân cho sự khác biệt về thành phần vi sinh vật giữa các cá thể HCC [34]. Ngoài ra, sự khác nhau về cấu trúc và đa dạng hệ vi sinh vật trong cùng một loài động vật có vú còn được quyết định bởi vị trí địa lý và môi trường sống [3]. Một nghiên cứu đã chỉ ra sự năng động của hệ vi sinh vật đường ruột, có thể biến đổi theo thời gian để phản ánh sự thay đổi của chế độ ăn uống và môi trường sống [35]. Một số vi sinh vật có trong đường tiêu hóa của HCC được tổng hợp trong bảng 2.

2.5 Vi sinh vật phân giải cellulose trong hệ tiêu hóa của HCC

Hệ tiêu hóa của HCC gồm đa dạng quần xã của các vi sinh vật cộng sinh. Một trong những nơi sinh vật cộng sinh phát triển nhất là hệ thống lưới dạ cỏ của HCC cũng như các động vật nhai lại khác [49]. Cơ quan này được coi như là một bồn lên men trong đó vật chủ cung cấp các điều kiện kỵ khí cần thiết nhất để vi sinh vật sử dụng các vật liệu thực vật giàu cellulose [50].

Chế độ ăn uống ảnh hưởng trực tiếp đến thành phần quần xã vi sinh vật ở dạ cỏ của động vật nhai nói chung và HCC nói riêng, với tác động lớn nhất đến sự phân bố của các ngành vi khuẩn [50, 51]. Tuy nhiên, sự khác biệt giữa hệ vi sinh vật ở phần dịch lỏng (hỗn hợp của dịch vị, vi sinh vật và các chất chuyển hóa) và phần rắn (các hạt thức ăn và các vi sinh vật bám dính vào các chất xơ) trong dạ cỏ của HCC lại rất nhỏ [50]. Nghiên cứu cho thấy rằng dạ cỏ của HCC là nơi trú ngụ phổ biến nhất các ngành vi khuẩn như Firmicutes và

Bacteroidetes mà hoàn toàn không bị phụ thuộc vào chế độ ăn của HCC. Điều này cho thấy hai ngành này đóng vai trò quan trọng nhất trong việc phân giải và tiêu thụ các thức ăn giàu chất xơ của HCC [52]. Thêm nữa, các chi *Prevotella*, *Succinlasticium* và *Methanobrevibacter* chiếm số lượng lớn nhất trong các chi vi khuẩn đã được định danh và phân loại. Ngoài ra, 21% các chuỗi trình tự của vi khuẩn có được từ hệ vi sinh vật trong dạ cỏ chưa từng được định danh tới mức độ phân loại ngành. Điều này cho thấy rằng, dạ cỏ của HCC là một nơi trú ngụ cho rất nhiều vi khuẩn mà trước đây chưa từng được xác định [50]. Tuy nhiên, sự đa dạng của nấm và động vật nguyên sinh trong dạ cỏ của HCC và tác động của chúng đến sự phân giải thức ăn lại không được xác định trong nghiên cứu này, do vậy để lại một khoảng trống mà cần các nghiên cứu trong tương lai để làm sáng tỏ.

Trong một nghiên cứu về hệ vi sinh vật đường ruột của HCC, Proteobacteria, Firmicutes và Bacteroidetes là ba ngành vi khuẩn chiếm ưu thế nhất [53]. Điều này cũng tương tự như hệ vi sinh vật đường ruột của một số loài động vật có vú khác như dê, ngựa và cừu. Kết quả này cho thấy rằng những ngành vi khuẩn này có vai trò quan trọng trong hệ sinh thái cũng như chức năng của hệ đường ruột của HCC và động vật có vú [53].

2.6 Ứng dụng vi sinh vật phân giải cellulose

Đã có nhiều nghiên cứu được tiến hành để phân lập các dòng vi sinh vật có khả năng phân giải cellulose thông qua các enzyme thủy phân cellulase mà chúng sản xuất ra. Nguồn mẫu được dùng cho việc phân lập các vi sinh vật có khả năng phân giải cellulose ngoài vi sinh vật có trong đường tiêu hóa của HCC còn có thể lấy từ dịch dạ cỏ bò [54], ruột mối [55] và bột cành thanh long [56]. Người ta sử dụng các vi khuẩn có tạo ra enzyme cellulase trong chiết xuất và chế biến thực phẩm cùng đồ uống, công nghiệp giấy, may mặc, thức ăn chăn nuôi, nông nghiệp, đặc biệt là xử lý rác thải và phân giải cellulose có trong rơm rạ [54, 55]. Trong nông nghiệp, các vi sinh vật có khả năng sản xuất ra cellulase cũng có thể được sử dụng để giúp bảo vệ cây trồng khỏi các sự tấn công của bệnh hại và đồng thời còn giúp kích thích sinh trưởng cho cây [57]. Ngoài ra, cellulase được sản xuất bởi các vi sinh vật cũng được coi là một sự thay thế hoàn hảo và hiệu quả cho các chất kháng sinh để có thể ức chế và ngăn chặn sự hình thành màng sinh học (biofilm) ở vi khuẩn *Pseudomonas* gây bệnh. Chính vì vậy, việc nghiên cứu ứng dụng cellulase trong việc phòng trừ các vi khuẩn gây bệnh kháng kháng sinh đang được coi là một xu hướng tiềm năng, nhất là trong lĩnh vực y tế [57]. Tất cả những điều trên đã cho thấy rõ ràng tầm quan trọng và nhu cầu cần thiết của các vi khuẩn có khả năng tạo enzyme cellulase trong sản xuất và phục vụ đời sống.

3. Kết luận

Hệ vi sinh vật có trong đường tiêu hóa HCC phong phú và có đa dạng các loài vi khuẩn chung sống giúp cho khả năng tiêu hóa thức ăn để cung cấp năng lượng cho HCC được dễ dàng. Một trong những nơi sinh vật cộng sinh phát triển nhất là hệ thống lưới dạ cỏ của HCC.

Bài tổng quan này đã khái quát về hệ tiêu hóa của HCC và đồng thời cũng đã cập nhật thêm các kết quả nghiên cứu mới về hệ vi sinh vật trong đường tiêu hóa của HCC có khả năng phân giải cellulose cũng như một số cơ chế chuyển hóa chúng. Ngoài ra, việc phân lập và định danh được các vi sinh vật có khả năng phân giải cellulose có trong đường tiêu hóa của HCC sẽ góp phần đa dạng hóa nguồn cung vi sinh vật phân giải cellulose. Những ứng dụng của các vi sinh vật có

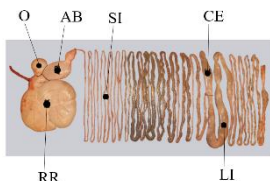
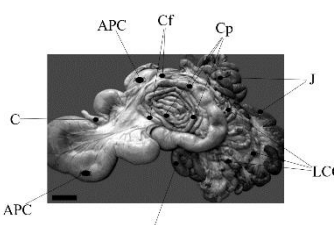
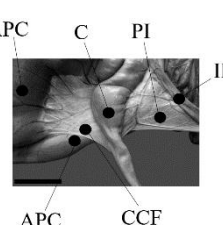
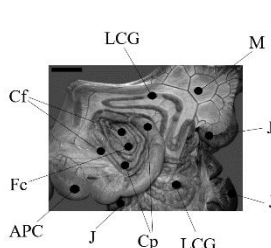
khả năng sản xuất enzyme cellulase để phân hủy cellulose giúp phục vụ cho việc xử lý rác thải và các phế phụ phẩm cũng như phục vụ cho cuộc sống của con người cũng đã được liệt kê trong bài tổng quan này.

4. Tài liệu tham khảo

- [1] Clauss, M.; Lechner-Doll, M. Differences in Selective Reticulo-ruminal Particle Retention as a Key Factor in Ruminant Diversification. *Oecologia*. **2001**, 129 (3), 321–327.
- [2] Saengerkerdsub, S.; Ricke, S. C. Ecology and Characteristics of Methanogenic *Archaea* in Animals and Humans. *Crit. Rev. Microbiol.* **2013**, 40 (2), 97–116.
- [3] Ley, R. E.; Hamady, M.; Lozupone, C.; Turnbaugh, P. J.; Ramey, R. R.; Bircher, J. S.; Tucker, T. A.; Schlegel, M. L.; Schrenzel, M. D.; Knight R.; Gordon, J. I. Evolution of Mammals and Their Gut Microbes. *Science*. **2008**, 320 (5883), 1647–1651.
- [4] Ley, R. E.; Lozupone, C. A.; Hamady, M.; Knight, R.; Gordon, J. I. Worlds Within Worlds: Evolution of The Vertebrate Gut Microbiota. *Nat. Rev. Microbiol.* **2008**, 6 (10), 776–788.
- [5] O’Donnell, M. M.; Harris, H. M.; Jeffery, I. B.; Claesson, M. J.; Younge, B.; O’Toole, P. W.; Ross, R. P. The Core Faecal Bacterial Microbiome of Irish Thoroughbred Racehorses. *Lett. Appl. Microbiol.* **2013**, 57 (6), 492–501.
- [6] Liu, X.; Fan, H.; Ding, X.; Hong, Z.; Nei, Y.; Liu, Z.; Li, G.; Guo, H. Analysis of The Gut Microbiota by Highthroughput Sequencing of the V5-V6 Regions of The 16S rRNA Gene in Donkey. *Curr. Microbiol.* **2014**, 68 (5), 657–662.
- [7] Hall-Martin, A. J. Giraffe Weight Estimation Using Dissected Leg Weight and Body Measurements. *J. Wildl. Manag.* **1977**, 41, 740–745.
- [8] Leuthold, B. M.; Leuthold, W. Food Habits of Giraffe in Tsavo National Park, Kenya. *Afr. J. Ecol.* **1972**, 10 (2), 129–141.
- [9] Kingdon, J. *The Kingdon Field Guide to African Mammals (First edition)*, Christopher A. Helm, C. Black, Publishers Ltd., London. **2003**.
- [10] Shipley, L.; Blomquist, S.; Danell, K. Diet Choices Made by Free-Ranging Moose in Northern Sweden in Relation to Plant Distribution, Chemistry, and Morphology. *Can. J. Zool.* **1998**, 76 (9), 1722–1733.
- [11] Hume, I.; Warner, A. Evolution of Microbial Digestion in Mammals, in Digestive Physiology and Metabolism in Ruminants. *Oecologia*. **1980**, 78: 665–684.
- [12] Hackmann, T.; Spain, J. Invited Review – Ruminant Ecology and Evolution: Perspectives Useful to Ruminant Livestock Research and Production. *J. Dairy Sci.* **2010**, 93 (4), 1320–1334.
- [13] Chen, X.; Whang, J. K.; Wu, Y. M.; Liu, J. X. Effects of Chemical Treatments of Rice Straw on Rumen Fermentation Characteristics, Fibrolytic Enzyme Activities and Populations of Liquid- and Solid-Associated Ruminant Microbes *in vitro*. *Anim. Feed Sci. Technol.* **2008**, 141 (1-2), 1–14.
- [14] Carnegie, A. B.; Tulloh, N. M.; R. M. Developmental Growth and Body Weight Loss of Cattle. V. Changes in the Alimentary Tract. *Aust. J. Agric. Res.* **1969**, 20 (2), 405–415.
- [15] Aziz, N. N.; Murray D. M.; Ball, R. O. The Effect of Live Weight Gain and Live Weight Loss on Body Composition of Merino Wethers: Noncarcass Organs. *J. Anim. Sci.* **1993**, 71 (2), 400–407.
- [16] Demment, M. W.; van Soest, P. J. A Nutritional Explanation for Body-Size Patterns of Ruminant and Non-Ruminant Herbivores. *Am. Nat.* **1985**, 125 (5), 641–672.
- [17] Pelling, R. A. The Feeding Ecology of A Selective Browser, The Giraffe (*Giraffa camelopardalis tippelskirchi*). *J. Zool.* **1984**, 202 (1), 57–81.
- [18] du Toit, J. T.; Yetman, C. A. Effects of Body Size on the Diurnal Activity Budgets of African Browsing Ruminants. *Oecologia*. **2005**, 143 (2), 317–325.
- [19] Sauer, C.; Bertelsen, M. F.; Lund, P.; Weisbjerg, M. R.; Clauss, M. Quantitative Macroscopic Anatomy of the Giraffe (*Giraffa camelopardalis*) Digestive Tract. *Anat. Histol. Embryol.* **2015**, 45(5), 338–349.
- [20] Pérez, W.; Lima, M.; Clauss, M. Gross Anatomy of The Intestine in the Giraffe (*Giraffa camelopardalis*). *Anat. Histol. Embryol.* **2009**, 38 (6), 432–435.
- [21] Wilson, D. B. Three Microbial Strategies for Plant Cell Wall Degradation. *Ann. N. Y. Acad. Sci.* **2008**, 1125 (1), 289–297.
- [22] Salem, A. Z. M.; Elghandour, M. M. Y.; Kholif, A. E.; Odongo, N. E.; Jimenez, F. J. P.; Montes-de-Oca, R.; Domínguez, I. A.; Dibarrata, J. A. The Effect of Feeding Horses

- a High Fiber Diet With or Without Exogenous Fibrolytic Enzymes Supplementation on Nutrient Digestion, Blood Chemistry, Fecal Coliform Count, and *in vitro* Fecal Fermentation. *J. Equine Vet. Sci.* **2015**, 35 (9), 735-743.
- [23] Koike, S.; Pan, J.; Kobayashi, Y.; Tanaka, K. Kinetics of In Sacco Fiber-Attachment of Representative Ruminant Cellulolytic Bacteria Monitored by Competitive PCR. *J. Dairy Sci.* **2003**, 86 (4), 1429-1435.
- [24] Dashtban, M.; Maki, M.; Leung, K. T.; Mao, C.; Qin, W. Cellulase Activities in Biomass Conversion: Measurement Methods and Comparison. *Crit. Rev. Biotechnol.* **2010**, 30 (4) 302-309.
- [25] Zhang, X. -Z.; Zhang, Y.-H. P. Cellulases: Characteristics, Sources, Production, and Applications. In: *Bioprocessing Technologies in Biorefinery for Sustainable Production of Fuels, Chemicals, and Polymers*. Shang-Tian Yang, Hesham A. El-Enshasy, Nuttha Thongchul. John Wiley & Sons, Inc. Published. **2013**, 131-146.
- [26] Horn, S. J.; Vaaje-Kolstad, G.; Westereng, B.; Eijsink, V. G. Novel Enzymes for The Degradation of Cellulose. *Biotechnol Biofuels.* **2012**, 5 (1), 1-13.
- [27] Wilson, D. B. Microbial Diversity of Cellulose Hydrolysis. *Curr. Opin. Microbiol.* **2011**, 14 (3), 259-263.
- [28] Wang, Y.; McAllister, T. Rumen Microbes, Enzymes and Feed Digestion - A Review. *Asian-Aust. J. Anim. Sci.* **2002**, 15 (11), 1659-1676.
- [29] de Souza, B. Microbial Degradation of Lignocellulosic Biomass. In: *Sustainable Degradation of Lignocellulosic Biomass-Techniques, Applications and Commercialization*. Chandel, A. K.; da Vilsa, S. S. InTech Published. **2013**, Chapter 9, 207-247.
- [30] Malherbe, S.; Cloete, T. E. Lignocellulose Biodegradation: Fundamentals and Applications. *Rev. Environ. Sci. Biotechnol.* **2002**, 1 (2), 105-114.
- [31] Msimango, N. N. P.; Fon, F. N. Monitoring the Fibrolytic Potential of Microbial Ecosystems from Domestic and Wild Ruminants Browsing Tanniferous Forages. *Anim. Nutr.* **2016**, 2 (1), 40-44.
- [32] Gameda, B. S.; Hassen, A. Effect of Tannin and Species Variation on *in vitro* Digestibility, Gas, and Methane Production of Tropical Browse Plants. *Asian-Aust. J. Anim.* **2015**, 28 (2), 188-199.
- [33] Hyde, E. R.; Navas-Molina, J. A.; Song, S. J.; Kueneman, J. G.; Ackermann, G.; Cardona, C.; Humphrey, G.; Boyer, D.; Weaver, T.; Mendelson III, J. R.; McKenzie V. J.; Gilbert J. A.; Knight, R. The Oral and Skin Microbiomes of Captive Komodo Dragons are Significantly Shared With Their Habitat. *mSystems.* **2016**, 1 (4), 00046-16.
- [34] Roggenbuck, M.; Sauer, C.; Poulsen, M.; Bertelsen, M. F.; Sørensen, S. J. The Giraffe (*Giraffa camelopardalis*) Rumen Microbiome. *FEMS Microbiol. Ecol.* **2014**, 90 (1), 237-246.
- [35] Caporaso, J. G.; Lauber, C. L.; Costello, E. K.; Berg-Lyons, D.; Gonzalez, A.; Stombaugh, J.; Knights, D.; Gajer, P.; Ravel, J.; Fierer, N.; Gordon, J. I.; Knight, R. Moving Pictures of The Human Microbiome. *Genome. Biol.* **2011**, 12 (5), 1-8.
- [36] McKenzie, V. J.; Song, S. J.; Delsuc, F.; Prest, T. L.; Oliverio, A. M.; Korpita, T. M.; Alexiev, A.; Amato, K. R.; Metcalf, J. L.; Kowalewski, M.; Avenant, N. L.; Link, A.; Fiore, A. D.; Seguin-Orlando, A.; Feh, C.; Orlando, L.; Mendelson, J. R.; Sanders, J.; Knight, R. The Effects of Captivity on the Mammalian Gut Microbiome. *Integr. Comp. Biol.* **2017**, 57 (4), 690-704.
- [37] Bushman, F. D.; Lewis, J. D.; Wu, G. D. Diet, Gut Enterotypes and Health: Is There a Link? *Nestle Nutr. Inst. Workshop Ser.* **2013**, 77: 65-73.
- [38] Morotomi, M.; Nagai, F.; Sakon, H.; Tanaka, R. *Dialister succinatiphilus* sp. nov. and *Barnesiella intestinhominis* sp. nov., Isolated from Human Faeces. *Int. J. Syst. Evol.* **2008**, 58 (12), 2716-2720.
- [39] Wang, J.; Wang, Y.; Ding, Y.; Suljid, J.; Wang, W. Oral and Pulmonary Necrobacillosis in a Juvenile Reticulated Giraffe. *J. Vet. Diagn. Invest.* **2021**, 33 (2), 345-347.
- [40] Vacca, M.; Celan, G.; Calabrese, F. M.; Portincasa, P.; Gobetti, M.; De Angelis, M. The Controversial Role of Human Gut Lachnospiraceae. *Microorganisms.* **2020**, 8 (4), 573.
- [41] Rosenberg, E.; DeLong, E. F.; Lory, S.; Stackebrandt, E.; Thompson, F. *The Prokaryotes: Other Major Lineages of Bacteria and The Archaea*, Springer Berlin Heidelberg Publisher. **2014**.
- [42] Flint, H. J.; Duncan, S. H.; Louis P. Gut Microbial Ecology. In: *Designing Functional Foods*. McClements, D. J.; Decker, E. A. Woodhead Publishers. **2009**, 38-67.
- [43] Iino, T.; Mori, K.; Tanaka, K.; Suzuki, K.; Harayama, S. *Oscillibacter valericigenes* gen. nov., sp. nov., a Valerate-Producing Anaerobic Bacterium Isolated from the Alimentary Canal of a Japanese Corbicula Clam. *Int. J. Syst. Evol.* **2007**, 57 (8), 1840-1845.
- [44] Ozbayram, E. G.; Akyol, Ç. A. Ğ. R. I.; Ince, B.; Karakoç, C.; Ince, O. (2018). Rumen Bacteria at Work: Bioaugmentation Strategies to Enhance Biogas Production from Cow Manure. *J. Appl. Microbiol.* **2018**, 124 (2), 491-502.
- [45] Van Gylswyk, N. O.; Hippe, H.; Rainey, F. A. *Pseudobutyrvibrio ruminis* gen. nov., sp. nov., a Butyrate-Producing Bacterium from the Rumen That Closely Resembles *Butyrvibrio fibrisolvens* in Phenotype. *Int. J. Syst. Evol.* **1996**, 46 (2), 559-563.
- [46] Berg Miller, M. E.; Antonopoulos, D. A.; Rincon, M. T.; Band, M.; Bari, A.; Akraiko T.; Hernandez, A.; Thimmapuram, J.; Henrissat, B.; Coutinho, P. M.; Borovok, I.; Jindou, S.; Lamed, R.; Flint, H. J.; Bayer, E. A.; White, B. A. Diversity and Strain Specificity of Plant Cell Wall Degrading Enzymes Revealed by the Draft Genome of *Ruminococcus flavefaciens* FD-1. *PLoS One.* **2009**, 4 (8), 0006650.
- [47] Ze, X.; Duncan, S. H.; Louis, P.; Flint, H. J. *Ruminococcus bromii* is a Keystone Species for the Degradation of Resistant Starch in the Human Colon. *ISME J.* **2012**, 6 (8), 1535-1543.
- [48] Van Gylswyk, N. O. *Succiniclasticum ruminis* gen. nov., sp. nov., a Ruminant Bacterium Converting Succinate to Propionate as the Sole Energy-Yielding Mechanism. *Int. J. Syst. Evol.* **1995**, 45 (2), 297-300.
- [49] Hackmann, T.; Spain, J. Invited review – Ruminant Ecology and Evolution: Perspectives Useful to Ruminant Livestock Research and Production. *J. Dairy Sci.* **2010**, 93 (4), 1320-1334.
- [50] Roggenbuck, M.; Sauer, C.; Poulsen, M.; Bertelsen, M. F.; Sørensen, S. J. The Giraffe (*Giraffa camelopardalis*) Rumen Microbiome. *FEMS Microbiol. Ecol.* **2014**, 90 (1), 237-246.
- [51] Fernando, S. C.; Purvis, H. T.; Najar, F. Z.; Sukharnikov, L. O.; Krehbiel, C. R.; Nagaraja, T. G.; Roe, B. A.; Desilva, U. Rumen Microbial Population Dynamics During Adaptation to a High-Grain Diet. *Appl. Environ. Microbiol.* **2010**, 76 (22), 7482-7490.
- [52] Brulc, J. M.; Antonopoulos, D. A.; Miller, M. E. B.; Wilson, M. K.; Yannarella, A. C.; Dinsdale, E. A.; Edwards, R. E.; Frank, E. D.; Emersoni J. B.; Wacklini, P.; Coutinho, P. M.; Henrissat, B.; Nelsoni, K. E.; White, B. A. Gene-Centric Metagenomics of the Fiber-Adherent Bovine Rumen Microbiome Reveals Forage Specific Glycoside Hydrolases. *Proc. Natl. Acad. Sci. U.S.A.* **2009**, 106 (6), 1948-1953.
- [53] Xi, L.; Song, Y.; Qin, X.; Han, J.; Chang, Y. F. Microbiome Analysis Reveals the Dynamic Alternations in Gut Microbiota of Diarrheal *Giraffa camelopardalis*. *Front. Vet. Sci.* **2021**, 8.
- [54] Võ, T. V. S.; Đỗ, H. C. T.; Hồ, Đ. Q.; Trần, D. N. Phân Lập, Tuyển Chọn và Định Danh Vi Khuẩn Dạ Cỏ Của Bò Đê Phân Giải Bột Bã Mía Trong Điều Kiện *in vitro*. *Tạp chí Khoa học Trường Đại học Cần Thơ.* **2017**, 48 (B), 71-80.
- [55] Ngô, P. T.; Nguyễn, V. C. T.; Nguyễn, D. H. T.; Bùi, V. T. Xác Định Khả Năng Phân Giải cellulose Của Các Chủng Vi Khuẩn, Năm Phân Lập Từ Ruột Mỏ (*Microcerotermes* spp.) Thu Nhận ở Huyện Bình Tân, Tỉnh Vĩnh Long. *Tạp chí Khoa học Trường Đại học Cần Thơ.* **2021**, 57 (4A), 65-72.
- [56] Nguyễn, T. N. T. Phân Lập, Tuyển Chọn và Định Danh Vi Khuẩn Phân Giải Xenlulo Từ Cành Thanh Long. Viện khoa học nông nghiệp Việt Nam. *Hội thảo Quốc gia về Khoa học Cây trồng lần thứ hai.* **2016**, 972-982.
- [57] Jayasekara, S.; Ratnayake, R. Microbial cellulases: an overview and applications. *Cellulose.* **2019**,

Bảng 1. Bảng mô tả hình ảnh bộ phận tiêu hóa hươu cao cổ

STT	Hình ảnh	Kí hiệu	Chú thích
1	 <p>Đường tiêu hóa của một cá thể HCC đực nặng 195 kg bị nuôi nhốt [19]</p>	RR	Mạng lưới dạ cỏ (Reticulorumen)
		O	Khoang dạ dày thứ ba (Omasum)
		AB	Khoang dạ dày thứ tư (Abomasum)
		SI	Ruột non (Small intestine)
		CE	Manh tràng (Caecum)
		LI	Ruột già (Large intestine, bao gồm đại tràng và trực tràng)
2	 <p>Phía bên trái của ruột của HCC [20]</p>	J	Hỗng tràng (Jejunum)
		C	Manh tràng (Caecum)
		APC	Quai gần kết tràng (Ansa proximalis coli)
		Cp	Nếp cuộn hướng tâm của quai xoắn ốc (Centripetal gyri of the spiral ansa)
		Cf	Nếp cuộn ly tâm của quai xoắn ốc (Centrifugal gyri of the spiral ansa)
		LCG	Các nếp cuộn ly tâm cuối cùng của quai xoắn ốc (Lastcentrifugal gyri of the spiral ansa)
3	 <p>Các nếp gấp phúc mạc của manh tràng HCC [20]</p>	IL	Hồi tràng (Ileum)
		C	Manh tràng (kéo dài về phía dưới cùng của hình) (Caecum)
		APC	Quai gần trung tâm kết tràng (Ansa proximalis coli)
		PI	Nếp gấp hồi tràng (Ileocaecal fold)
		CCF	Nếp gấp manh tràng - kết tràng (Caecocolic fold)
		M	Trung bì (Mesenterium)
4	 <p>Phía bên trái của đại tràng đi lên của HCC [20]</p>	J	Hỗng tràng (Jejunum)
		APC	Quai gần trung tâm kết tràng (Ansa proximalis coli)
		Cp	Nếp cuộn hướng tâm của quai xoắn ốc (Centripetal gyri of the spiral ansa)
		Fc	Trung tâm kết tràng (Flexura centralis)
		Cf	Nếp cuộn ly tâm của quai xoắn ốc (Centrifugal gyri of the spiral ansa)
		LCG	Các nếp cuộn ly tâm cuối cùng của quai xoắn ốc (Lastcentrifugal gyri of the spiral ansa)

Bảng 2. Các vi sinh vật có trong đường tiêu hóa của hươu cao cổ

STT	Vi sinh vật (ngành)	Cơ chất phân hủy	Vị trí trong đường tiêu hóa	TLTK
1	<i>Bacteroidetes</i>	Carbohydrate, cellulose	Đường ruột	[3, 36, 37]
2	<i>Barnesiella</i>	Glucose	Phân	[34, 38]
3	<i>Firmicutes</i>	Carbohydrate, cellulose, protein	Đường ruột	[3, 36, 37]
4	<i>Fusobacteria</i>	Lysine	Khoang miệng, Đường ruột	[3, 34, 39]
5	<i>Lachnospiraceae</i>	Cellulose, vitamin, peptide	Đường ruột	[34, 40]
6	<i>Methanobacteriaceae</i>	Methanol	Dạ dày, ruột	[34, 41]
7	<i>Methanobrevibacter</i>	Methanol	Dạ dày, ruột kết	[34, 42]
8	<i>Oscillibacter</i>	Glucose	Dạ cỏ	[34, 43]
9	<i>Porphyromonadaceae</i>	Polysaccharides	Đường ruột	[34, 44]
10	<i>Prevotella</i>	Protein, carbohydrate	Đường ruột	[34, 36]
11	<i>Prevotellaceae</i>	Protein, carbohydrate	Đường ruột	[34, 44]
12	<i>Proteobacteria</i>	Nito, carbohydrate	Đường ruột	[3, 34, 36, 37]
13	<i>Pseudobutyrvibrio</i>	Carbohydrate, glucose	Dạ cỏ	[34, 45]
14	<i>Ruminococcaceae</i>	Cellulose	Dạ cỏ	[34, 46]
15	<i>Ruminococcus</i>	Cellulose	Dạ cỏ	[34, 47]
16	<i>Spirochaetes</i>	Carbohydrate	Đường ruột	[3, 36]
17	<i>Streptophyta</i>	Tannin	Dạ cỏ	[34]
18	<i>Succiniclasticum</i>	Succinate (Acid succinic)	Dạ dày	[34, 48]
19	<i>Veillonellaceae</i>	Succinate	Phân, dạ cỏ	[34]