

В. И. Глазко, О. И. Боронецкая, Т. А. Эркенов, Б. В. Кахович, Т. Т. Глазко

Генетические взаимосвязи между *Bos taurus* и *Bos indicus* (обзор)

Аннотация. Зебувидный крупный рогатый скот является одним из базовых видов аграрной цивилизации. Современные проблемы сокращения биоразнообразия животных сельскохозяйственных видов, плодородных почв, изменений климатических условий и повышения важности не только продуктивного, но и адаптивного потенциала животных, приводят к особому вниманию к зебувидному скоту. Его использование в селекционных программах по усовершенствованию европейского крупного рогатого скота могло бы способствовать преодолению некоторых из перечисленных проблем. В этой связи в работе представлен обзор накопленных к настоящему времени данных о генофондных особенностях зебувидного скота, внутривидовой дифференциации по характеристикам мясной и молочной продуктивности, адаптивному потенциалу и популяционно-генетическим взаимоотношениям с другими представителями рода «настоящие» быки (*Bos*). Зебувидный скот относится к видам сельскохозяйственных животных универсального использования, африканско-азиатского происхождения, фенотипически отличается от европейского крупного рогатого скота наличием горба, служащим жировым депо. Зебувидный скот устойчив к ряду инфекционных заболеваний, в частности, к пироплазмозу, что позволяет его использовать для гибридизации с европейским скотом для повышения адаптивного потенциала последнего. Выполненный сравнительный анализ генофонда зебувидного скота с другими представителями рода *Bos* позволяет заключить, что его гибридизация с европейским скотом могла бы повысить генетическое разнообразие последнего, адаптивный потенциал, а также оказать влияние на желательные качества конечной животноводческой продукции.

Ключевые слова: зебувидный скот, европейский скот, полногеномное секвенирование, domestикация, гибридизация, генетические потоки.

Авторы:

Глазко Валерий Иванович — д.с.-х.н., профессор кафедры зоологии, академик РАН (иностраный член); email: vigvalery@gmail.com;

Боронецкая Оксана Игоревна — к.с.-х.н., доцент, ведущий научный сотрудник, секретарь Ученого совета факультета зоотехнии и биологии, руководитель музея животноводства имени Е. Ф. Лискуна; e-mail: liskun@rgau-msha.ru;

Эркенов Тимур Алипович — к.с.-х.н., руководитель лаборатории нанобиотехнологий, биологии и животноводства; email: cnbt@rgau-msha.ru;

Кахович Бажена Викторовна — магистр, лаборант лаборатории нанобиотехнологий, биологии и животноводства; email: cnbt@rgau-msha.ru;

Глазко Татьяна Теодоровна — д.с.-х.н., профессор, профессор кафедры кормления и разведения животных; email: tglazko@rambler.ru.

ФГБОУ ВО Российский государственный аграрный университет — МСХА им. К. А. Тимирязева, 127550, Россия, г. Москва, ул. Тимирязевская, 49.

Введение. Современные проблемы сокращения биоразнообразия животных сельскохозяйственных видов, широкого распространения монопопородности при их использовании, генетическая эрозия наиболее распространенных пород и соответствующие риски, связанные с их «вырождением», приводят к необходимости поиска методов и приемов по поддержанию их генетического разнообразия [1]. Особое значение приобретает развитие таких методов в связи с известными изменениями кли-

мата, сокращением площадей плодородных почв, распространением инфекционных заболеваний [2].

Одним из подходов к поддержанию биоразнообразия сельскохозяйственных видов является поиск таких видов, гибридизация с которыми могла бы повысить эффективность получения от них животноводческой продукции, а также увеличить их адаптивный потенциал. В каждом случае этот вопрос решается с использованием соответствующих

ресурсов: в кролиководстве — с использованием диких кроликов [3], в собаководстве — с использованием диких видов — шакалов и волков, в овцеводстве — путем гибридизации овец с предковым видом муфлоном [4], в разведении крупного рогатого скота — путем скрещивания представителей двух видов — европейского (*Bos taurus*) и зебувидного (*Bos indicus*) [1]. Гибридизация между зебувидным и европейским скотом в разных странах проводится достаточно давно с целью увеличения адаптивного и продуктивного потенциала потомства, на его основе создана, в частности, порода крупного рогатого скота мясного направления санта-гертруда, зарегистрированная в США в 1940 г. Селекционно-племенная работа, основанная на такой межвидовой гибридизации, широко проводилась в разных странах, в том числе и в России, ее результаты представлены в большом количестве научных изданий [5, 6].

В то же время, для того, чтобы эффективно использовать такие подходы, необходимо накопление информации об особенностях генетических структур видов, выбранных для гибридизации. Развитие современных ДНК методов, геномики, позволяющих непосредственно сопоставлять гены и геномы представителей разных видов позволяют выявлять их популяционно-генетические особенности и способствуют введению в селекционно-племенную работу ДНК маркеры полиморфизма разных геномных элементов, что может в дальнейшем упростить и сократить время такой работы. В этой связи, целью настоящего обзора является оценка особенностей генетической структуры зебувидного скота по сравнению с рядом других видов рода «настоящие быки» (*Bos*), на основании имеющихся современных литературных данных.

***Bos indicus* (зебувидный, «горбатый» крупный рогатый скот)**

Зебу (*Bos indicus*) — домашний крупный рогатый скот африканско-азиатского происхожде-

ния, в формировании которого, по мнению ряда исследователей, принимал участие бантенг (*Bos javanicus*). Зебу универсальное животное с комбинированной продуктивностью, которые в разных районах обитания используются для получения молока, мяса или в качестве рабочих животных [5, 6].

Масть зебу разнообразная: бурая, рыжая, черно-пестрая и черная. Наиболее характерная особенность зебу — горб в области холки, представляющий собой скопление мышечной ткани, пронизанной жировыми отложениями, который у разных типов зебу выражен слабее или сильнее (рис. 1).

Горб служит своего рода питательным и водным депо для организма. Зебу хорошо переносит трудные условия жаркого климата, и благодаря плотности и толщине своей кожи, выделяющей к тому же чрезвычайно пахучий жиропот, отпугивающий переносчиков пироплазмидозов — клещей, он устойчив к этому заболеванию. На основании этого считается, что и помеси его с крупным рогатым скотом устойчивы к нему. Зебу представлен большим числом разновидностей, которых разводят в Индии и Африке, на Ближнем Востоке, в Азии и Азербайджане [5, 6].

Молочная продуктивность зебу составляет в среднем 500–800 кг при содержании жира в молоке



Рис. 1. Представители зебувидного скота разной масти и с разными размерами горба

5–6%. В лучших условиях кормления удои повышаются до 1200–2000 кг. Зебу — позднеспелое животное с хорошей способностью к откорму, но мясо у них грубое и менее вкусное, чем у крупного рогатого скота; убойный выход 42–48%.

В Средней Азии и Азербайджане проводили гибридизацию зебу с швицкой породой крупного рогатого скота [6]. Живая масса гибридов в Азербайджане составляла 400–450 кг, годовой удой 2000–2500 кг при жирности молока 4,3–4,5%. Лучшая корова за вторую лактацию дала 3180 кг молока жирностью 5%. В хозяйстве «Снегири» Московской области гибридизацией зебу с чернопестрым скотом создало хорошее стадо с удоем коров 4638 кг при содержании жира в молоке 4,39%. В развитие зебуводства большой вклад внес азербайджанский профессор З. К. Вердиев. В США в результате спаривания зебу с крупным рогатым скотом созданы породы мясного направления санта-гертруда, бифмастер, брафорд, чарбрей, брангус и др. [5, 6].

Филогенетический анализ показал, что все гаплотипы Y-хромосом зебу подразделяются на три различные линии: YZ_A, наиболее преобладающая общая линия; YZ_B, наблюдаемая только в Западной Африке; и YZ_C, преобладающая в Южной и Северо-Восточной Индии. Полученные данные поддерживают либо версию о «de novo» одомашнивании генетически разных отцовских линий, либо более сложный процесс, включая генный поток между дикими и domesticiрованными животными, экспорте различных линий зебу из центров доместикации во времени. Почти исключительное присутствие гаплотипов YZ_A в Восточной Африке согласуется с недавним пополнением поголовья скота в этой области. Загадочное присутствие гаплотипов YZ_B в Западной Африке, нигде больше не встречающееся, предполагает, что эти гаплотипы могут представлять старейшую линию зебу, представленную в Африке с 3 тыс. лет до нашей эры [7].

История происхождения и селекции крупного рогатого скота.

Одомашнивание крупного рогатого скота исходного примитивного скота (*Bos primigenius*) было одним из наиболее значительных достижений периода неолита. Поставляя мясо, кожу и тяловую силу для вспашки и транспортировки, крупный рогатый скот стал самым важным скотом в восточноазиатском сельскохозяйственном обществе. Сегодня крупный рогатый скот по-прежнему является важным домашним животным ресурсом в Восточной Азии. Современные породы крупного рогатого скота, вероятно, произошли от

многочисленных событий одомашнивания предковой формы, присутствующей в разных географических районах примерно ~10000 лет до настоящего времени. Два основных центра одомашнивания на Ближнем Востоке и в долине Инда привели к появлению двух основных видов крупного рогатого скота (*Bos taurus*) и горбатого зебу (*Bos indicus*). Как правило, зебувидный скот может выдерживать высокие температуры по сравнению с европейским скотом. Популяционный анализ, основанный на данных полногеномного секвенирования и выявления мононуклеотидных полиморфизмов (Single Nucleotide Polymorphisms — SNP), выявил три основные группы крупного рогатого скота, включая азиатский зебувидный скот, евразийский европейский и африканский европейский, что позволило восстановить исторические миграционные маршруты крупного рогатого скота из их центров происхождения по всему миру [8].

Археологические данные свидетельствуют о том, что представители *Bos taurus*, вероятно, были импортированы в Восточную Азию из Западной Азии в период позднего неолита (между 5000 и 4000 лет до нашей эры). Предки зебувидного скота двигались от Индийского субконтинента до Восточной Азии на более позднем этапе, от 3500 до 2500 лет до нашей эры, что привело к гибридизации между европейским и зебувидным скотом. Судя по накопленным к настоящему времени результатам полногеномного секвенирования, межвидовая гибридизация сопровождала использование крупного рогатого скота на протяжении длительного времени. Все эти события внесли свой вклад в сложную историю Восточноазиатского скотоводства [8].

В настоящее время в мире насчитывается более 1600 пород крупного рогатого скота [1] в основном, это породы европейского скота (*Bos taurus*), в отдельных случаях полученные при участии зебувидного (*Bos indicus*) скота. Геномы *Bos taurus* и *Bos indicus* существенно отличаются по митохондриальной ДНК [9] и по микросателлитам хромосомы Y [10]. Принято считать, что представители *Bos taurus* лучше приспособлены к умеренному и холодному климату, а *Bos indicus* — к жаркому [11].

Следует отметить, что в настоящее время накапливаются данные, свидетельствующие о том, что исторически основной вклад в особенности генетических структур пород крупного рогатого скота последовательно вносят социо-культурные особенности формирующих их популяций человека и только затем — эколого-географические особенности условий обитания [12]. Существенно влияние человека на генетическую структуру,

«геномный ландшафт» групп гаяла, воспроизводимых в хозяйствах Индии, по сравнению с животными этого же вида, свободными от давления искусственного отбора [13].

Происхождение европейского и зебувидного скота является предметом особого интереса не только в связи с их отличиями в продуктивном и адаптивном потенциалах, но и для реконструкции истории формирования и распространения аграрной цивилизации человека. Предполагается несколько событий одомашнивания дикого тура (*Bos primigenius*) — предкового вида для крупного рогатого скота [14].

Между поздним плейстоценом и началом голоцена одним из самых распространенных видов рода настоящие быки (*Bos*) был *Bos primigenius*, охвативший территорию с Северной Африки до Атлантического и Тихого побережья Евразии. Последний представитель этого вида вымер в 1627 году в Польше [15].

Результаты полногеномного секвенирования свидетельствуют о том, что предки европейского крупного рогатого скота (*Bos taurus*) были одомашнены в Плодородном полумесяце во время неолита примерно 10000 лет, затем около 1500 лет спустя второе независимое событие одомашнивания *Bos primigenius nomadicus* произошло в долине Инда, в результате которого сформировалась ветвь, отделенная от *Bos taurus* примерно 250–330000 годами, и в конечном счете приведшая

к дошедшему до настоящего времени зебувидного скота (*Bos indicus*). Была гипотеза о третьем событии одомашнивания, которое произошло на северо-востоке Африки примерно 8000–9000 лет назад, что привело к расхождению африканского купного рогатого скота от европейского и зебувидного. Тем не менее, к настоящему времени предпочтительными являются представления о том, что наблюдаемые отличия могут объясняться гибридизацией между двумя видами с имеющимися интрогрессиями генетического материала от предкового вида в Африке, Восточной Азии и Европе [1, 11, 14, 16–17].

Европейский скот после его одомашнивания быстро распространился к северо-западу от Плодородного полумесяца через Турцию на Балканы и в северную Италию, либо через средиземноморское побережье или частично вдоль реки Дунай, а затем и по всей Европе. От Плодородного полумесяца этот скот мог также мигрировать вдоль северного побережья Африки, проникая в Пиренейский полуостров, смешиваясь с местным крупным рогатым скотом. Точно так же зебувидный скот вышел далеко за пределы центра одомашнивания из долины Инда, достигнув Китая и захватив большую часть Юго-Восточной Азии. Через скотоводов зебувидный скот мигрировал в Восточную Африку (около 2500–3500 лет назад), а затем по всем центральным и южным областям континента (рис. 2) [14, 17].

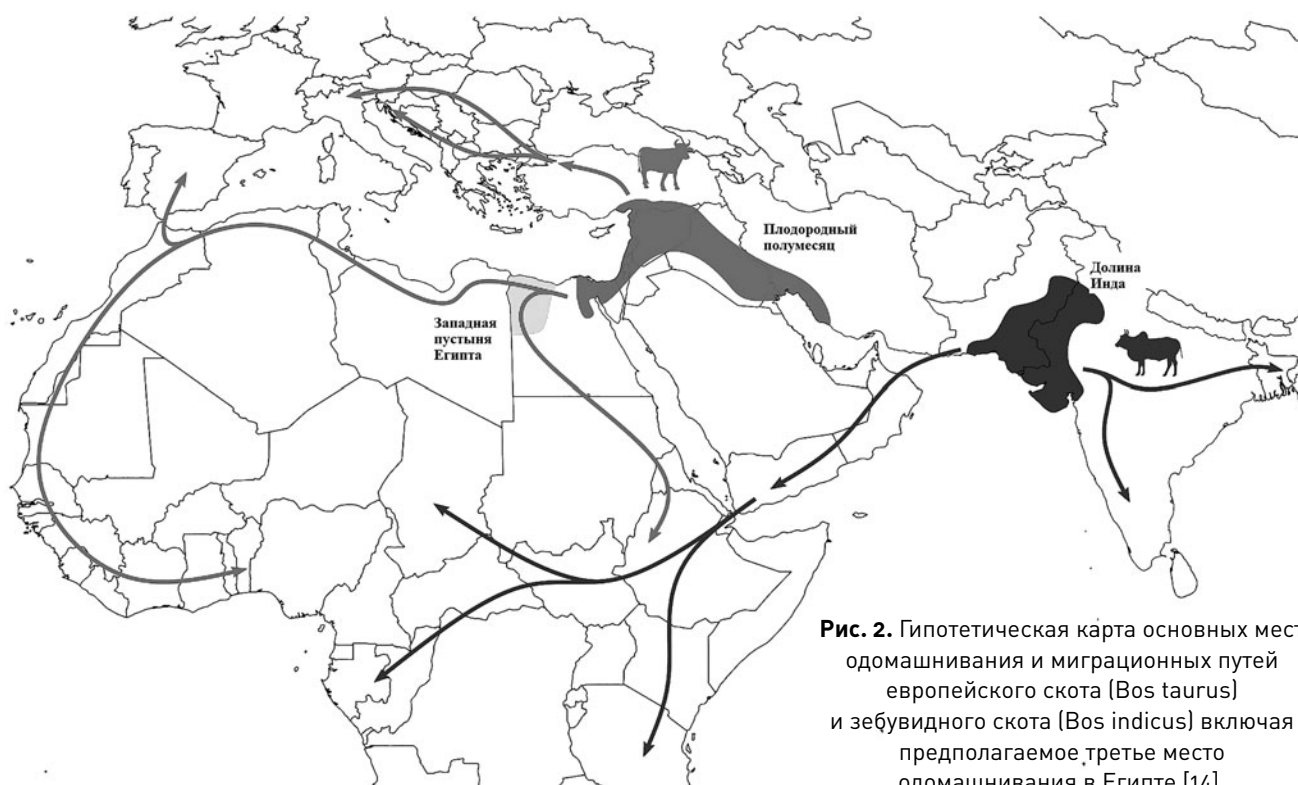


Рис. 2. Гипотетическая карта основных мест одомашнивания и миграционных путей европейского скота (*Bos taurus*) и зебувидного скота (*Bos indicus*) включая предполагаемое третье место одомашнивания в Египте [14].

Восточная Азия.

Одомашнивание крупного рогатого скота и сложная история восточноазиатских пород крупного рогатого скота требуют дальнейшего изучения. Анализ геномов 49-ти современных и 8-ми восточноазиатских древних пород позволил прийти к выводу, что во всем мире крупный рогатый скот классифицируется на пять континентальных групп на основе гаплотипов микросателлитов Y-хромосомы и аутомомных вариантов [8]. Найдены Восточноазиатские популяции, состоящие из потомства трех различных предков, в том числе ранней Восточно-азиатской группы европейского скота, которая достигла Китая по крайней мере около 3,9 тыс. лет назад. Позже была выявлена группа Евразийского европейского скота и нового китайского зебу, которые отличаются от индийских зебу по происхождению примерно на 36,6–49,6 тыс. лет. Обнаружены также исторические интрогрессии, которые помогли крупному рогатому скоту из Южного Китая и Тибетского плато достичь быстрой адаптации путем приобретения ~2,93% и ~1,22% геномов у бантенга и яка.

Археологические данные свидетельствуют о том, что *B. taurus* мог быть импортирован в Восточную Азию из Западной Азии в период позднего неолита (между 5 и 4 тыс. лет назад до нашего времени) и *B. indicus*, возможно, рассеялись от Индийского субконтинента в Восточной Азии на более позднем этапе от 3,5 и 2,5 тыс. лет до настоящего времени, которые привели к гибридизации между *B. taurin* и *B. indicus* крупного рогатого скота в Центральном Китае.

Китайские породы.

Секвенирование генома является мощным инструментом для выявления генетической изменчивости, которая может обеспечить целый ряд преимуществ при разведении крупного рогатого скота. Наниянг (Nanyang — *Bos indicus*) и Квинчуан (Qinchuan — *Bos taurus*) — две важные китайские коренные породы крупного рогатого скота с различными фенотипами. Для того, чтобы идентифицировать генетические характеристики, отличающие эти породы, были впервые секвенированы геномы их представителей [18]. Сравнение с референтным геномом *Bos taurus* (UMD 3.1) позволило обнаружить 9,010,096 мононуклеотидных отличий (Single Nucleotide Polymorphisms — SNP) для Nanyang и 6,965,062 SNP для Qinchuan крупного рогатого скота, 51% и 29% из которых были уникальными для каждой из пород. В общей сложности 154,934 и 115,032 малых инсерций и делеций (от 1 до 3 пар оснований — п.о.) были обнаружены в геномах Nanyang и Qinchuan. Распределение выявленных отличий показало, что

Nanyang обладает более высоким генетическим разнообразием по сравнению с Qinchuan. Кроме того, обнаружено в общей сложности 2,907 полиморфизмов по изменчивости числа копий небольших геномных участков (от 40 до 1000 п.о., Copy Number Variability — CNV). 783 из CNV (27%) были локализованы в кодирующих областях 495 функциональных генов. Анализ генов показал, что функции многих из этих генов связаны с иммунной системой и адаптацией к факторам окружающей среды. Особый интерес представляют данные о том, что один из таких генов, в которых обнаруживалось CNV, кодирует рецептор к лептину (Lepr) — гормону, продуцируемому адипоцитами — системному регулятору липидного обмена. Обнаружено более высокое число CNV у животных породы Qinchuan по сравнению с Nanyang. Далее было выяснено, что число CNV в Lepr гена положительно коррелирует с транскрипционной экспрессией и фенотипическими признаками, что свидетельствует о том, что Lepr CNV может способствовать более высокому отложению жира в мышцах у представителей породы Qinchuan, и что различные фенотипы Nanyang и Qinchuan пород могут быть ассоциированы с различными генетическими вариантами.

Породы Nanyang и Qinchuan заметно отличаются по ряду фенотипических признаков, например, скот Qinchuan имеет более высокое качество мяса, что позволяет его оценивать более высоко, не смотря на мраморность мяса животных породы Nanyang. Результаты секвенирования показали, что Nanyang имеет относительно более высокую генетическую изменчивость, чем Qinchuan, что может быть обусловлено относительно большим эффективным размером породы, в то время как порода Qinchuan имеет меньше племенных быков, что приводит к потере генетической изменчивости из-за дрейфа генов. Сравнение с референтной последовательностью свидетельствует о том, что животные породы Nanyang унаследовали генетические характеристики от *Bos indicus*.

Для определения генетического разнообразия и структуры популяции китайского крупного рогатого скота были проанализированы также геномы шести фенотипически и географически отличающихся китайских пород крупного рогатого скота, в качестве «внешних» групп в исследования были включены представители ангусской и черной японской пород [19]. Китайские породы делятся на три группы: южная, в основном связанная по происхождению с *Bos indicus*, северная — с *Bos taurus*, и средняя, представляющая по происхождению помесных животных. Обнаружено, что уровень генетической изменчивости в китай-

ском крупном рогатом скоте зависит от степени участия геномов *B.indicus*. Результаты секвенирования свидетельствуют о соответствии популяционно-генетических отличий особенностям происхождения разных пород.

Африканский молочный скот Butana и Kenana

Бутана и Кенана — два типа зебу, воспроизводящиеся в Судане, которые по своей молочной продуктивности существенно отличаются от всех других представителей *B.indicus*. [20]. Бутанский скот содержат в основном кочевники и агроскотоводы, а кенанский — полукочевые скотоводы. Фенотипически бутанский скот имеет темно-красную окраску, в то время как кенанский — пятнистый коричнево-красной окраски (рис. 4).

На научно-исследовательских станциях Бутана коровы производят около 1662 кг молока за лактацию, а Кенана — от 1400 до 2100 кг. Средняя продолжительность лактации для коров Бутана составляет 268,17 дней, Кенана — в пределах от 198 до 257 дней. С целью оценки популяционно-генетических особенностей их структур выполнено генотипирование с использованием ДНК матриц Illumina Bovine HD Genotyping BeadChip. Анализ их генетических структур показал, что обе породы имеют смешанный геном, состоящий из доли *B.indicus* ($0,75 \pm 0,03$ у бутанского типа, $0,76 \pm 0,006$ у кенанского типа) и *B.taurus* ($0,23 \pm 0,009$ у бутанских животных, $0,24 \pm 0,006$ у кенанских). Из 87 идентифицированных геномных участков локализации главных генов количественных признаков (QTL) 61 охватывают гены, связанные с биологическими показателями, которые имеют важное значение для адаптации к окружающей среде (например, иммунитет, воспроизводство и термостойкость, цвет шерсти). Отмечается, что крупный рогатый скот кенана обладает трипанотолерантностью. При исследовании 30 участков локализации главных генов количественных признаков, отвечающих за харак-

теристики молочной продуктивности, 15 из них пересекаются с выявленными у таких молочных пород как джерсейская и голштинская.

Считается, что история крупного рогатого скота Африки началась ~5000 лет назад до н. э. с начала миграции *B. taurus* на континент от их центра одомашнивания через Ближний Восток. За этим последовало внедрение *B. indicus* от их центра одомашнивания в долине Инда. Широко распространена точка зрения, что продвижение *B.indicus* в Африке включало две волны ~в 2000 г. до н.э. и в 700 н.э., что и привело к смешению генетических потоков этих двух форм, *B.taurus* и *B.indicus*. К настоящему времени в Африке насчитывается более 150 пород крупного рогатого скота с ориентировочной численностью 312 млн голов.

Гаял и зебу

Гаур (*Bos gaurus*) является самым высоким и самым крупным сохранившимся диким представителем рода «настоящих» быков, которого еще называют индийским бизоном. Гаур связан с полудоместичированным гаялом (*Bos frontalis*). Гаял является уникальным видом крупного рогатого скота с ограниченным географическим распределением — с востока Бутана через Аруначал-Прадеш в Индии и на холмах Нага и Чин в Аракане, который определяет границы между Индией, Бангладешем и Мьянмой. Его важность, в частности, тесно связана с необходимостью для устойчивого развития сохранения и использования генетических ресурсов и их разнообразия. Ряд исследований показал, что гаял является самостоятельным видом бычьих. Численность популяции гаяла сокращается в связи с антропогенным давлением, у животных наблюдается повышение гомозиготности. Таким образом, уникальные характеристики и особенности этого вида нуждаются в сохранении и контроле генетической структуры. Особый интерес этот вид привлекает еще и в связи с тем, что в последние годы накапливаются данные, сви-



Рис. 3. Бутанский и кенанский зебувидный скот

детельствующие о том, что гаял может быть потомком гибридизации между *B. taurus* и *B. indicus* [21].

В индийских Нага и Чин гаялы являются важными жертвенными животными и рассматриваются как символ социального статуса для народа нага. В сырых лесах этих областей гаял живет свободно и поэтому иногда его называют полудоместифицированным. Люди нага поощряют скрещивание между дикими гаурами и гаялами. Гаялы являются ценными животными для скрещивания с местным скотом, например, с *B. indicus* в восточной части Бутана и Аруначал Прадеша. Гибриды первого поколения, полученные с участием местных пород, известны как ятша (Jatsha — мужской) и ятшам (Jatsham — женский пол). Jatsham является ценной молочной коровой для этих людей, но Jatsha имеет проблемы с фертильностью. Из-за бесплодия по мужской линии, Бутанские скотоводы практикуют обратное скрещивание женских гибридов домашнего скота на domestифицированных быков (*B. indicus*) в течение четырех поколений [22]. Интересно отметить, что сходное бесплодие отмечается и у гибридов первого поколения (хайнаки) между крупным рогатым скотом и яком [23].

Результаты исследований митохондриальной ДНК однозначно указывают на участие зебувидного скота в материнском происхождении гаяла, в то же время, генотипы микросателлитов хромосомы Y тесно связывают гаяла с гауrom. Это позволяет предположить, что гаял может быть потомком гибридизации между мужскими особями гаура и женскими особями зебувидного скота. Ряд авторов указывает также на присутствие среди митохондриальной ДНК гаялов маркеров, типичных не только для *B. indicus* и *B. taurus* [24].

Построение филогенетических дерева рода *Bos* позволило обнаружить, что гаялы подразделяются на три ветви: одно разветвление входило в кластеризацию с *Bos gaurus*, другое — с *Bos taurus*, и третье — с *Bos indicus* [21].

В некоторых исследованиях филогенетических связей между представителями рода «настоящие» быки *B. taurus* и *B. indicus* рассматриваются как два подвида (*Bos taurus taurus*) и зебу (*Bos taurus indicus*). Они являются наиболее распространенными крупными одомашненными копытными, и оба считаются членами того же вида (*Bos taurus*). Еще три вида из рода настоящие быки, гаял (*Bos gaurus*), бантенг (*Bos javanicus*) и як (*Bos grunniens*), были независимо одомашнены человеком. Гаур (*Bos gaurus*), американский бизон (*Bison bison*) и зубр (*Bison bonasus*) являются только тремя сохранившимися не domestikифицированными видами настоящих быков.

Последние данные полногеномного секвенирования значительно улучшили представления эволюции этих крупных копытных и помогли пролить свет на сложный процесс одомашнивания и адаптации этих видов, генетических потоков при формировании разных пород крупного рогатого скота, тесного участия, в частности, зебувидного скота в формировании ряда европейских пород [11, 16, 25, 26, 27].

В то же время, многие аспекты генетических взаимоотношений между представителями рода «настоящих» быков до сих пор остаются достаточно противоречивыми. Благодаря миграции, опосредованной человеком, европейский и зебувидный скот в настоящее время занимают почти все районы мира и, возможно, благодаря интрогрессии, помогли облегчить domestификацию региональных видов (например, гаяла, бантенга, яка). Аналогичным образом, региональные виды, возможно, внесли свой вклад в генофонд европейского и зебувидного скота, таким образом, помогая им адаптироваться к местным условиям.

Оценка сетевых взаимоотношений между видами этого рода, основанная на результатах полногеномного секвенирования, позволила получить данные, свидетельствующие о наличии межвидовой интрогрессии генетического материала у разных видов. Показано, что у разных представителей рода *Bos* наблюдается выраженная интрогрессия и что она во многих случаях связана с генами, имеющими существенное адаптивное значение [25]. Полученные результаты иллюстрируют важность интрогрессии как источника адаптивной изменчивости и в процессе одомашнивания, а также предполагают, что род *Bos* развивается как комплекс генетически взаимосвязанных видов с общими эволюционными траекториями.

Заключение. Зебувидный скот является уникальным скотом по своим продуктивным и адаптивным качествам. Скрещивание его с различными породами дает плодовитое потомство и хорошую продуктивность. Исследования различных пород разных стран мира позволили обнаружить примеси генетического материала *B. indicus* и *B. taurus* (в Африке, Восточной Азии, Северной Америке и т.д.), носители которых показали значительное увеличение генетического разнообразия по сравнению с другими породами крупного рогатого скота.

Интрогрессия генов зебу в различные породы крупного рогатого скота является возможным альтернативным подходом при работе с европейскими породами крупного рогатого скота с низким генетическим разнообразием, а также в целях влияния на качество конечной животноводческой продукции в желательном направлении и повышения адаптивного потенциала животных.

Литература

1. FAO, 2015 — FAO. (2015). The Second Report on the State of the World's Animal Genetic Resources for Food and Agriculture, edited by B. D. Scherf & D. Pilling. FAO Commission on Genetic Resources for Food and Agriculture Assessments. Rome (available at <http://www.fao.org/3/a-i4787e/index.html>)
2. Glazko V. I. Globalization and agrarian civilization / V. I. Glazko, G. Y. Kosovski // *Advances in social sciences*. — 2018. — № 5 (2). — P. 179–189.
3. Thulin C. G. Wild opportunities with dedomestication genetics of rabbits / C. G. Thulin, P. C. Alves et al. // *Journal of Society for Ecological Restoration*. — 2017. — №25. — P. 330–332.
4. Barbato M. Genomic signatures of adaptive introgression from European mouflon into domestic sheep / M. Barbato, F. Hailer, P. Orozco-terWengel et al. // *Sci Rep*. — 2017. — Vol. 7 (1). — P. 7623.
5. Амерханов Х. А. Гибридизация крупного рогатого скота с зебу на Северном Кавказе / Х. А. Амерханов, А. Ф. Шевхужев, Б. А. Эльдаров — Москва: Илекса, 2014. — 419 с.
6. Лумбунов С. Г. Гибридизация симментальского скота с зебу в условиях Бурятии: монография / С. Г. Лумбунов, Т. Н. Хамируев, С. Б. Ешижамсоева, Ж. Г. Болотова — Улан-Удэ: Изд-во БГСХА им. В. Р. Филиппова, 2011. — 114 с.
7. Perez-Pardal L. Legacies of domestication, trade and herder mobility shape extant male zebu cattle diversity in South Asia and Africa / L. Pérez-Pardal, A. Sónchez-Gracia, I. Blvarez et al. // *Sci Rep*. — 2018. — № 8 (1). — P. 18027.
8. Chen N. Whole-genome resequencing reveals world-wide ancestry and adaptive introgression events of domesticated cattle in East Asia / N. Chen, Y. Cai, Q. Chen, R. Li et al. // *Nat Commun*. — 2018. — № 9 (1). — P. 2337.
9. Hiendleder S. Complete mitochondrial genomes of *Bos taurus* and *Bos indicus* provide new insights into intra-species variation, taxonomy and domestication / S. Hiendleder, H. Lewalski, A. Janke // *Cytogenet Genome Res*. — 2008. — № 120 (1-2). — P. 150–156.
10. Li M. H. Reduced genetic structure of north Ethiopian cattle revealed by Y-chromosome analysis / M. H. Li, M. Zerabruk, O. Vangen, I. Olsaker, J. Kantanen // *Heredity (Edinb)*. — 2007. — № 98 (4). — P. 214–221
11. Decker J. E. Resolving the evolution of extant and extinct ruminants with high-throughput phylogenomic / J. E. Decker, J. C. Pires, G. C. Conant, S. D. McKay et al. // *Proc Natl Acad Sci U S A*. — 2009. — № 106 (44). — P. 18644–18649.
12. Colino-Rabanal V. J. Human and ecological determinants of the spatial structure of local breed diversity / V. J. Colino-Rabanal, R. Rodríguez-Díaz, M. J. Blanco-Villegas, S. J. Peris, M. Lizana // *Sci Rep*. — 2018. — P. 8(1). — P. 6452.
13. Mukherjee A. High-density Genotyping reveals Genomic Characterization, Population Structure and Genetic Diversity of Indian Mithun (*Bos frontalis*) / A. Mukherjee, S. Mukherjee, R. Dhakal, M. Mech et al. // *Sci Rep*. — 2018. — № 8 (1). — P. 10316.
14. Pitt D. Domestication of cattle: Two or three events? / D. Pitt, N. Sevane, E. L. Nicolazzi et al. // *Evol. Appl.* — 2019. — №12. — P. 123–136.
15. Götherström A. Cattle domestication in the Near East was followed by hybridization with aurochs bulls in Europe / A. Götherström, C. Anderung, L. Hellborg et al // *Proceedings of the Royal Society of London B: Biological Sciences*. — 2005. — № 272 (1579). — P. 2345–2351.
16. Decker J. E. Worldwide patterns of ancestry, divergence, and admixture in domesticated cattle / J. E. Decker, S. D. McKay, M. M. Rolf et al. // *PLoS Genet*. — 2014. — № 10 (3). — e1004254.
17. Pitt D. On the origin of cattle: How aurochs became cattle and colonized the world // D. Pitt, P. Ajmone-Marsan, J. F. Garcia, J. A. Lenstra *Evolutionary Anthropology: Issues, News, and Reviews*. — 2010. — № 19 (4). — P. 148–157.
18. Xu Y. Whole-genome sequencing reveals mutational landscape underlying phenotypic differences between two widespread Chinese cattle breeds / Y. Xu, Y. Jiang, T. Shi et al. // *PLoS One*. — 2017. — № 12 (8). — e0183921.
19. Mei C. Genetic architecture and selection of Chinese cattle revealed by whole genome resequencing / C. Mei, H. Wang, Q. Liao, L. Wang et al. // *Mol Biol Evol*. — 2017.
20. Bahbahani H. Signatures of positive selection in African Butana and Kenana dairy zebu cattle / H. Bahbahani, B. Salim, F. Almathen et al. // *PLoS One*. — 2018. — № 13 (1). — e0190446.
21. Uzzaman R. Semi-domesticated and Irreplaceable Genetic Resource Gayal (*Bos frontalis*) Needs Effective Genetic Conservation in Bangladesh: A Review / R. Uzzaman, S. A. Md. Bhuiyan, Z. Edea, K-S. Kim // *Asian-Australas J. Anim Sci*. — 2014. — №27 (9). — P. 1368-1372.
22. Namikawa T. The traditional cattle breeding systems in Bhutan: genetic implication in the hybrid production process / T. Namikawa, T. Dorji, M. Kurachi, T. Yamagata, Y. Kurosawa, Y. Yamamoto. — *Rep Soc Res Native Livest*. — № 24. — P. 61–68.

23. Medugorac I., Graf A., Grohs C. et al. Whole-genome analysis of introgressive hybridization and characterization of the bovine legacy of Mongolian yaks / I. Medugorac, A. Graf, C. Grohs et al. // Nat Genet. — 2017. — № 49 (3). — P. 470–475
24. Gou X. Genetic diversity and origin of Gayal and cattle in Yunnan revealed by mtDNA control region and SRY gene sequence variation / X. Gou, Y. Wang, S. Yang, W. Deng, H. Mao // J Anim Breed Genet. — 2010. — № 127(2). — P. 154–60
25. Sermyagin A. A. Whole-genome SNP analysis elucidates the genetic structure of Russian cattle and its relationship with Eurasian taurine breeds / A. A. Sermyagin, A. V. Dotsev, E. A. Gladys et al. // Genet Sel Evol. — 2018. — № 50 (1). — P. 37
26. Yurchenko A. Genome-wide genotyping uncovers genetic profiles and history of the Russian cattle breeds / A. Yurchenko, N. Yudin, R. Aitnazarov et al. // Heredity (Edinb). — 2018. — № 120 (2). — P. 125–137.
27. Yurchenko A. A. Scans for signatures of selection in Russian cattle breed genomes reveal new candidate genes for environmental adaptation and acclimation / A. A. Yurchenko, H. D. Daetwyler, N. Yudin // Sci Rep. — 2018. — № 8 (1). — P. 12984.

Glazko V., Boronetskaya O., Erkenov T., Kakhovich B., Glazko T.

Genetic relationship between *Bos taurus* and *Bos indicus*

Abstract. Zebu cattle (*Bos indicus*) is one of the basic species of agricultural civilization. Modern problems of reduction of animal biodiversity of agricultural species, fertile soils, changes in climatic conditions and increasing the importance of not only productive, but also the adaptive potential of animals, lead to special attention to zebu cattle. Its use in breeding programs for the improvement of European cattle (*Bos taurus*) could help to overcome some of these problems. In this regard, this paper presents an overview of the data accumulated on the gene pool features of zebu cattle, intraspecific differentiation by characteristics of meat and dairy productivity, adaptive potential and population-genetic relationships with other members of the genus «real» bulls (*Bos*). Zebu cattle belongs to the types of farm animals of universal using, of African-Asian origin, phenotypically differs from European cattle by the presence of a hump serving as a fat depot. Zebu cattle are resistant to a number of infectious diseases, in particular, to pyroplasmidosis, which allows it to be used for hybridization with European cattle to increase the adaptive capacity of the latter. The comparative analysis of the zebu gene pool with other representatives of the genus *Bos* allows to conclude that its hybridization with European cattle could increase the genetic diversity of the latter, adaptive potential, as well as influence on the desired quality of the final livestock products.

Keywords: zebu cattle, European cattle, full-genome sequencing, domestication, hybridization, genetic flows

Authors:

Glazko V. — Dr. Habil. (Agr. Sci.), Professor, Professor of the Department of Zoology, Academician of the Russian Academy of Sciences (foreign member); email: vigvalery@gmail.com;

Boronetskaya O. — PhD (Agr. Sci.), associate professor, leading researcher, secretary of the Academic Council of the faculty of livestock and biology, head of the livestock museum named after E. F. Liskun; e-mail: liskun@rgau-msha.ru;

Erkenov T. — PhD (Agr. Sci.), head of the laboratory of nanobiotechnology, biology and animal husbandry; email: cnbt@rgau-msha.ru;

Kakhovich B. — laboratory assistant at the laboratory of nanobiotechnology, biology and animal husbandry; email: cnbt@rgau-msha.ru;

Glazko T. — Dr. Habil. (Agr. Sci.), Professor, Professor of the Department of Animal Feeding and Breeding; email: tglazko@rambler.ru

Timiryazev Russian State Agrarian University — Moscow Agrarian Academy, 127550, Russia, Moscow, ul. Timiryazevskaya, 49.

References

1. FAO, 2015 — FAO. (2015). The Second Report on the State of the World's Animal Genetic Resources for Food and Agriculture, edited by B.D. Scherf & D. Pilling. FAO Commission on Genetic Resources for Food and Agriculture Assessments. Rome (available at <http://www.fao.org/3/a-i4787e/index.html>).
2. Glazko V. I. Globalization and agrarian civilization / V. I. Glazko, G. Y. Kosovski // Advances in social sciences. — 2018. — № 5 (2). — P. 179–189.
3. Thulin C. G. Wild opportunities with dedomestication genetics of rabbits / C. G. Thulin, P. C. Alves et al. // Journal of Society for Ecological Restoration. — 2017. — №25. — P. 330–332.

4. Barbato M. Genomic signatures of adaptive introgression from European mouflon into domestic sheep / M. Barbato, F. Hailer, P. Orozco-terWengel et al. // Sci Rep. — 2017. — Vol. 7 (1). — P. 7623.
5. Amerkhanov H. A. Hybridization of cattle with zebu in the North Caucasus / H. A. Amerkhanov, A. F. Shevkhuzhev, B. A. Eldarov — Moscow: Ilekxa, 2014. — 419 p.
6. Lumbunov S. G. Hybridization of Simmental cattle with zebu in the conditions of Buryatia: monograph / S. G. Lumbunov, T. N. Khamiruyev, S. B. Yeshizhamsoeva, G. G. Bolotova — Ulan-Ude: Publishing House of BSAA them. V.R. Filippova, 2011. 114 p.
7. Perez-Pardal L. Legacies of domestication, trade and herder mobility shape extant male zebu cattle diversity in South Asia and Africa / L. Páirez-Pardal, A. Sónchez-Gracia, I. Blvarez et al. // Sci Rep. — 2018. — № 8 (1). — P. 18027.
8. Chen N. Whole-genome resequencing reveals world-wide ancestry and adaptive introgression events of domesticated cattle in East Asia / N. Chen, Y. Cai, Q. Chen, R. Li et al. // Nat Commun. — 2018. — № 9 (1). — P. 2337.
9. Hiendleder S. Complete mitochondrial genomes of *Bos taurus* and *Bos indicus* provide new insights into intra-species variation, taxonomy and domestication / S. Hiendleder, H. Lewalski, A. Janke // Cytogenet Genome Res. — 2008. — № 120 (1–2). — P. 150–156.
10. Li M. H. Reduced genetic structure of north Ethiopian cattle revealed by Y-chromosome analysis / M. H. Li, M. Zerabruk, O. Vangen, I. Olsaker, J. Kantanen // Heredity (Edinb). — 2007. — № 98 (4). — P. 214–221.
11. Decker J. E. Resolving the evolution of extant and extinct ruminants with high-throughput phylogenomic / J. E. Decker, J. C. Pires, G. C. Conant, S. D. McKay et al. // Proc Natl Acad Sci U S A. — 2009. — № 106 (44). — P. 18644–18649.
12. Colino-Rabanal V. J. Human and ecological determinants of the spatial structure of local breed diversity / V. J. Colino-Rabanal, R. Rodríguez-Díaz, M. J. Blanco-Villegas, S. J. Peris, M. Lizana // Sci Rep. — 2018. — P. 8 (1). — P. 6452.
13. Mukherjee A. High-density Genotyping reveals Genomic Characterization, Population Structure and Genetic Diversity of Indian Mithun (*Bos frontalis*) / A. Mukherjee, S. Mukherjee, R. Dhakal, M. Mech et al. // Sci Rep. — 2018. — № 8 (1). — P. 10316.
14. Pitt D. Domestication of cattle: Two or three events? / D. Pitt, N. Sevane, E. L. Nicolazzi et al. // Evol. Appl. — 2019. — № 12. — P. 123–136.
15. Götherström A. Cattle domestication in the Near East was followed by hybridization with aurochs bulls in Europe / A. Götherström, C. Anderung, L. Hellborg et al // Proceedings of the Royal Society of London B: Biological Sciences. — 2005. — № 272 (1579). — P. 2345–2351.
16. Decker J. E. Worldwide patterns of ancestry, divergence, and admixture in domesticated cattle / J. E. Decker, S. D. McKay, M. M. Rolf et al. // PLoS Genet. — 2014. — №10(3). — e1004254.
17. Pitt D. On the origin of cattle: How aurochs became cattle and colonized the world // D. Pitt, P. Ajmone-Marsan, J. F. Garcia, J. A. Lenstra Evolutionary Anthropology: Issues, News, and Reviews. — 2010. — № 19 (4). — P. 148–157.
18. Xu Y. Whole-genome sequencing reveals mutational landscape underlying phenotypic differences between two widespread Chinese cattle breeds / Y. Xu, Y. Jiang, T. Shi et al. // PLoS One. — 2017. — № 12 (8). — e0183921.
19. Mei C. Genetic architecture and selection of Chinese cattle revealed by whole genome resequencing / C. Mei, H. Wang, Q. Liao, L. Wang et al. // Mol Biol Evol. — 2017.
20. Bahbahani H. Signatures of positive selection in African Butana and Kenana dairy zebu cattle / H. Bahbahani, B. Salim, F. Almathen et al. // PLoS One. — 2018. — №13(1). — e0190446.
21. Uzzaman R. Semi-domesticated and Irreplaceable Genetic Resource Gayal (*Bos frontalis*) Needs Effective Genetic Conservation in Bangladesh: A Review / R. Uzzaman, S. A. Md. Bhuiyan, Z. Edea, K-S. Kim // Asian-Australas J. Anim Sci. — 2014. — № 27 (9). — P. 1368–1372.
22. Namikawa T. The traditional cattle breeding systems in Bhutan: genetic implication in the hybrid production process / T. Namikawa, T. Dorji, M. Kurachi, T. Yamagata, Y. Kurosawa, Y. Yamamoto. — Rep Soc Res Native Livest. — № 24. — P. 61–68.
23. Medugorac I., Graf A., Grohs C. et al. Whole-genome analysis of introgressive hybridization and characterization of the bovine legacy of Mongolian yaks / I. Medugorac, A. Graf, C. Grohs et al. // Nat Genet. — 2017. — № 49(3). — P. 470–475.
24. Gou X. Genetic diversity and origin of Gayal and cattle in Yunnan revealed by mtDNA control region and SRY gene sequence variation / X. Gou, Y. Wang, S. Yang, W. Deng, H. Mao // J Anim Breed Genet. — 2010. — № 127 (2). — P. 154–60.
25. Sermyagin A. A. Whole-genome SNP analysis elucidates the genetic structure of Russian cattle and its relationship with Eurasian taurine breeds / A. A. Sermyagin, A. V. Dotsev, E. A. Gladyr et al. // Genet Sel Evol. — 2018. — № 50(1). — P. 37.
26. Yurchenko A. Genome-wide genotyping uncovers genetic profiles and history of the Russian cattle breeds / A. Yurchenko, N. Yudin, R. Aitnazarov et al. // Heredity (Edinb). — 2018. — № 120(2). — P. 125–137.
27. Yurchenko A. Scans for signatures of selection in Russian cattle breed genomes reveal new candidate genes for environmental adaptation and acclimation / A. A. Yurchenko, H. D. Daetwyler, N. Yudin // Sci Rep. — 2018. — № 8 (1). — P. 12984.