

A GENÔMICA BOVINA - ORIGEM E EVOLUÇÃO DE TAURINOS E ZEBUINOS

Wilham Jorge¹

RESUMO

As duas formas de gado, identificadas como taurinos e zebuínos, são basicamente diferenciadas entre si pela ausência e presença de cupim ou giba. Os fetos com poucas semanas já possuem o cupim. Os bovinos são hoje representados por cerca de 800 raças, numa população mundial de 1,4 bilhões de animais. Destas, cerca de 480 são taurinos e estão na Europa. No Brasil são cerca de 60 raças, o que representa 7,5% do total. Os trabalhos sobre o sequenciamento e análise do genoma bovino publicados na Science em 2009, realizado em taurinos, zebuínos e seus cruzamentos, representam o esforço de um Consorcio de três centenas de pesquisadores de 25 países. Os resultados são capazes de identificar a variabilidade genética que afetam a produção de leite e carne, a reprodução, a resistência às doenças, bem como um guia para a seleção individual nos programas de cruzamentos. Os estudos recentes do DNA mitocondrial de fósseis e de animais vivos indicam que populações do extinto auroque (*Bos primigenius*) foram os progenitores do gado europeu (*Bos taurus taurus*) e do gado zebu (*Bos taurus indicus*). Daí a proposta de denominação das duas subespécies de bovinos: *Bos primigenius taurus* para os taurinos e *Bos primigenius indicus* para os zebuínos. Evidências arqueológicas mostraram que taurinos e zebuínos surgiram independentemente em pelo menos dois locais de domesticação entre 10.000 a 8.000 anos atrás provenientes de distintos grupos de auroque. Os taurinos emergiram do Oriente Próximo (Crescente Fértil) e os zebuínos do Vale do rio Indo (hoje Paquistão) com difusão pela Índia e mais recentemente (3.000 anos) com a introdução de machos no norte da África. Dados moleculares sugerem que o gado zebu do norte da África originou-se do cruzamento de linhagens primitivas locais de taurinos utilizando a introgressão com machos zebuínos. Posteriormente, o gado acompanhou a migração humana pela Ásia, África, Europa e Américas, levando a dispersão e cruzamentos de taurinos e zebuínos. O genoma dos bovinos contém, ao menos, 22.000 genes e o tempo estimado de divergência indica que *taurus* e *indicus* se separaram há 1,7 a 2,0 milhões de anos atrás com sequência de nucleotídeos 16.338 e 16.339 respectivamente, diferindo entre si em 237 posições.

Palavras-chave: origem, evolução, taurinos, zebuínos.

THE BOVINE GENOMIC - ORIGIN AND EVOLUTION OF TAURINE AND ZEBUINE CATTLE

ABSTRACT

The two forms of livestock, identified as taurine and zebu, are basically differentiated from each other by the absence and presence of hump. Fetuses with a few weeks already have hump. Cattle are now represented by about 800 races, a world population of 1.4 billion animals. Around 480 are in Europe and are taurines. In Brazil, about 60 races, which accounts for 7.5% of the total. Work on the sequencing and analysis of the bovine genome published in Science in 2009, held in taurine, zebu cattle and their crosses, represent the effort of a Consortium of three hundred researchers from 25 countries. The results are able to identify

¹ Professor de Genética aposentado da UFMG (Departamento de Biologia Geral) e UNESP (Departamento de Genética) wjorge2@gmail.com. Telefone 14 3882 0925.
Correspondência: Caixa Postal 079 18.603-970 - Botucatu, SP.

the genetic variability affecting the production of milk and meat, reproduction, disease resistance, as well as a guide for individual selection in breeding programs. Recent studies of mitochondrial DNA from fossils and living animals indicate that populations of the extinct aurochs (*Bos primigenius*) were the progenitors of European cattle (*Bos taurus taurus*) and zebu cattle (*Bos taurus indicus*). Hence the proposed designation of two subspecies of cattle, *Bos primigenius taurus* for taurines and *Bos primigenius indicus* for zebu. Archaeological evidence showed that taurine and zebu cattle have arisen independently in at least two places of domestication between 10,000 to 8,000 years ago from different groups of aurochs. Taurines have emerged from the Near East (Fertile Crescent) and zebu from Indus Valley (now Pakistan) with diffusion by India and more recently (3000 years) with the introduction of males in North Africa. Molecular data suggest that zebu cattle in North Africa originated from the crossing of local primitive lineage of taurines using the male zebu introgression. Subsequently, cattle accompanied human migration throughout Asia, Africa, Europe and the Americas, leading to dispersion and crosses of taurine and zebu cattle. The cattle genome contains at least 22,000 genes and the estimated time of divergence indicates that taurus and indicus split from 1.7 to 2.0 million years ago with 16,338 nucleotide sequence and 16,339 respectively, differing among themselves in 237 positions .

Keywords: origin, evolution, taurine, zebuine cattle

LA GENOMICA BOVINA - ORIGEN Y EVOLUCIÓN DE TAURINOS Y CEBUINOS

RESUMEN

Las dos formas de ganado, identificadas como taurinos y cebuinos, son básicamente diferenciadas entre sí por la ausencia y presencia de giba. Los fetos con pocas semanas ya poseen giba. Los bovinos son actualmente representados por cerca de 800 razas, en una población mundial de mil cuatrocientos millones de animales. De estas, cerca de 480 son taurinos y se encuentran en Europa. En Brasil hay alrededor de 60 razas, lo que representa 7,5% del total. Los trabajos sobre el secuenciamiento y análisis del genoma bovino publicados en la revista Science en 2009, realizado en taurinos, cebuinos y sus cruza, representan el esfuerzo de una sociedad de tres centenas de investigadores de 25 países. Los resultados son capaces de identificar la variabilidad genética que afectan la producción de leche y carne, la reproducción y la resistencia a enfermedades, siendo también usados como guía para la selección individual en los programas de cruzamiento. Los estudios recientes del ADN mitocondrial de fósiles y de animales vivientes indican que poblaciones del extinto uro (*Bos primigenius*) fueron los progenitores del ganado europeo (*Bos taurus taurus*) y del ganado cebú (*Bos taurus indicus*). Por ello se considera la propuesta de denominación de las dos subespecies de bovinos: *Bos primigenius taurus* para los taurinos y *Bos primigenius indicus* para los cebuinos. Evidencias arqueológicas muestran que taurinos y cebuinos surgieron independientemente en por lo menos dos sitios de domesticación entre 10.000 y 8.000 años atrás, provenientes de distintos grupos de uros. Los taurinos surgieron del Oriente Próximo (Creciente Fértil) y los cebuinos del Valle del rio Indo (hoy Pakistán) y se difundieron por la India y más recientemente (3.000 años), con la introducción de machos, en el norte de África. Datos moleculares sugieren que el ganado cebú del norte de África se originó del cruzamiento de linajes primitivas locales de taurinos utilizando la introgresión con machos cebuinos. Posteriormente, el ganado acompañó la migración humana a través de Asia, África, Europa y América, lo que promovió la dispersión y cruzamientos de taurinos y cebuinos.

El genoma de los bovinos contiene, por lo menos, 22.000 genes y el tiempo estimado de divergencia indica que taurus e indicus se separaron hace 1,7 a 2,0 millones de años, con secuencia de nucleótidos 16.338 y 16.339 respectivamente, que difieren entre si en 237 posiciones.

Palabras clave: origen, evolución, taurinos, cebuinos.

INTRODUÇÃO

Genômica é o estudo completo do genoma de um organismo. Esta ciência reúne todos os métodos para analisar o DNA incluindo os marcadores moleculares, o sequenciamento, os microarrays, o mapeamento de genes, a bioinformática e as análises da expressão dos genes. Genoma é a sequência completa do DNA, contendo toda a informação genética de um organismo. O genoma bovino está contido em 29 pares de autossomos mais os cromossomos sexuais, X ou Y. Os gametas (células haplóides) possuem uma cópia do genoma, enquanto as células somáticas (diplóides) possuem duas.

Toda a informação genética para a formação de um novo organismo está contida em código, na sequência de bases que compõem a molécula de DNA. Ela contém a informação genética que controla as funções vitais do organismo. Todas as características morfológicas de etiologia genética são determinadas por genes que são sequências específicas de bases nitrogenadas.

Dada a estrutura das quatro diferentes bases, uma base A (adenina) sempre se liga a uma T (timina) e uma C (citosina) sempre se liga a uma G (guanina). Assim, a sequência de nucleotídeos A-C-T-G em uma cadeia permite deduzir que a cadeia complementar é T-G-A-C. O código genético é o código por meio do qual a informação genética contida na sequência de três bases (códon) especifica um dos 20 aminoácidos da proteína. O RNA é também composto por nucleotídeos. As diferenças com o DNA é que no RNA o açúcar é a ribose e não a desoxirribose e a base timina é substituída pela uracila. O DNA é formado pela dupla hélice e o RNA é encontrado principalmente como uma cadeia simples de nucleotídeos. Um dos três tipos de RNA, o RNA mensageiro (mRNA) é aquele que copia a mensagem de um gene do DNA e a transporta até o citoplasma. Os outros RNAs são: o RNA ribossômico (rRNA) e o RNA transportador (tRNA). Uma mensagem presente no DNA é transcrita para o mRNA. A mensagem do mRNA é lida resultando na formação de uma proteína (tradução) com função celular específica.

A informação genética dos bovinos está organizada em dois tipos de genoma: genoma nuclear que contém cerca de 99% do DNA da célula. O restante 1% é composto pelo genoma mitocondrial localizado nas mitocôndrias ou DNA mitocondrial (abreviadamente DNAm). O DNA das mitocôndrias é transmitido por herança materna, passando de uma geração a outra, pelo citoplasma do ovócito. Dessa forma, o DNAm de um indivíduo é inteiramente derivado da sua mãe. A variação na sequência de nucleotídeos do DNAm tem sido a base para a maioria dos estudos sobre a origem e evolução de taurinos e zebuínos.

Por meio da sequência de nucleotídeos do DNA nuclear e do DNAm podem ser analisadas questões relacionadas com a extensão da divergência molecular entre taurinos e zebuínos, a filogenia, suas origens no processo evolutivo, os locais e centros de domesticação, migração, expansão, etc.

A biologia molecular aplicada à bovinocultura teve seu início com o advento dos marcadores de aloenzimas nas décadas de 60 e 70. A partir daí tem auxiliado no aumento da produção da cadeia produtiva da carne e do leite por meio de avaliações genéticas que levam aos acasalamentos direcionados para um melhor desempenho dos animais.

Nos últimos 10.000 anos a criação de gado tem sustentado os seres humanos em suas necessidades de alimentação com carne e leite, de agasalho com couro e pele e como animais de transporte e companhia. No último século, a origem e evolução dos bovinos tem sido tema para os pesquisadores e mais recentemente é assunto predominante para geneticistas e arqueologistas. Nas duas últimas décadas, os estudos de filogenética molecular permitiram comparar a diversidade genética dentro e entre as raças levando à construção das filogenias moleculares, história das raças e de suas origens.

Uma das descobertas mais importantes do século XX foi a de que as moléculas evoluem da mesma forma que as estruturas macroscópicas. Quanto mais próximo o parentesco entre dois organismos, mais semelhantes são as suas moléculas. Quando as evidências morfológicas são ambíguas, as semelhanças das moléculas podem revelar o grau de parentesco entre as espécies. A estrutura das moléculas sofrem mudanças da mesma forma que as estruturas macroscópicas. A maioria das moléculas sofrem mutações constantes ao longo do tempo e podem servir como um “relógio molecular” definido como a “regularidade observada nas mudanças de uma molécula, semelhante a um relógio, ao longo do tempo geológico”(1). O relógio molecular foi utilizado, por exemplo, para demonstrar que a bifurcação entre o homem e o chimpanzé aconteceu entre cinco e oito milhões de anos e não entre 14 e 16 milhões de anos como se pensava antes.

Elsik et al. (2) mostraram que o genoma bovino possui aproximadamente 3 bilhões de unidades de informação ou pares de bases do DNA e pelo menos 22 mil genes. Especificamente estes resultados são capazes de identificar as variações genéticas que afetam a produção e representam também um guia para seleção individual nos programas de cruzamentos.

Com base nas informações do genoma, o processo de seleção pode ser mais preciso, com descarte de animais inferiores e otimização do melhoramento genético. Com ele será possível dispor antecipadamente de informações sobre as características individuais de produtividade e na identificação de portadores de doenças genéticas recessivas.

O genoma mitocondrial das duas formas de gado, taurinos e zebuínos, contem 16.338 e 16.339 nucleotídeos respectivamente, e diferem em 237 posições. O tempo estimado de divergência indica que os dois táxons se separaram há 1,7 a 2,0 milhões de anos atrás (3).

Os taurinos e zebuínos compreendem a maior parte do gado do mundo, entretanto a sua origem, classificação sistemática e domesticação ainda geram controvérsia: o próprio Lineu os considerou como duas espécies separadas, designando-as *Bos taurus* e *Bos indicus*, animais sem e com cupim, respectivamente. A classificação de Lineu e seus seguidores deu ênfase à morfologia do crânio e o comprimento e morfologia dos chifres.

Os estudos recentes de DNAm de fósseis e de animais viventes indicam que populações do extinto auroque (*Bos primigenius*) foram os progenitores do gado europeu (*Bos taurus*) e do gado zebu (*Bos indicus*), daí a proposta de uma nova denominação para as duas subespécies: *Bos primigenius taurus* e *Bos primigenius indicus*, para taurinos e zebuínos, respectivamente (3).

Nesta revisão, os enfoques são os cromossomos e a genômica bovina, com os recentes avanços na pesquisa, visando o entendimento sobre a origem e o processo evolutivo de taurinos e zebuínos.

AS TÉCNICAS PARA ANÁLISE DO DNA GENÔMICO DE BOVINOS FÓSSEIS E VIVENTES

Para estudar a história genética dos bovinos bem como a análise filogenética e demográfica, inúmeras pesquisas foram realizadas nas duas últimas décadas.

Os novos conhecimentos sobre a análise de marcadores moleculares nucleares, mitocondriais e do cromossomo Y, utilizando DNA de fósseis e de raças atuais, tem causado um grande impacto nos recentes avanços sobre a origem, a domesticação e a história evolucionária dos bovinos.

Para a extração de material antigo (período Neolítico, 10 mil anos) o DNAm_t foi extraído de fragmentos de ossos bem preservados, provenientes de museus de História Natural, sítios arqueológicos, escavações, cavernas, etc. utilizando técnicas específicas de extração para DNAm_t. Os extratos de DNA foram preparados por técnicas de amplificação por PCR e análise do sequenciamento de nucleotídeos. Este DNA apresenta três propriedades que lhe causam dano: contaminação, fragmentação e degradação, tornando-o mais difícil de analisar quando comparado com amostras recém-coletadas de animais viventes.

A análise do genoma bovino de animais viventes foram e tem sido realizadas pela extração do DNA nuclear proveniente de amostras de sangue fresco (leucócitos), sêmen, bulbos de pelos, fibroblastos e biópsias de tecidos. O DNAm_t foi isolado e o D Loops amplificado utilizando a reação de PCR com “primers” construídos. Para analisar a variação na sequência de nucleotídeos utilizam-se DNA citoplasmático das mitocôndrias, DNA genômico do núcleo e DNA microssatélite do cromossomo Y.

Uma ampla bibliografia com detalhes dessas metodologias estão disponíveis nas referências: (4-13).

Detalhes técnicos para a análise de DNA genômico autossomal e de haplótipos de cromossomo Y de animais viventes, podem ser obtidos nas referências: 3, 10-23.

DNA CITOPLASMÁTICO DAS MITOCÔNDRIAS – DNAm_t D LOOP - MARCADORES MITOCONDRIAIS

As mitocôndrias são organelas citoplasmáticas que possuem os seus próprios cromossomos e são relacionadas com a produção da energia da célula. Marcadores mitocondriais são variações normais na sequência de nucleotídeos, espalhadas no genoma, chamadas polimorfismos. A variação na sequência de nucleotídeos do DNAm_t tem sido a base para estudos sobre a origem e evolução de taurinos e zebuínos.

As variações mais comuns entre os indivíduos são os SNPs que são diferenças na sequência de DNA envolvendo somente um par de bases nas quais a variação encontrada envolve uma única base de DNA.

No DNAm_t existe uma região não-codificadora, denominada D-Loop, que é muito variável, sendo importante na identificação de indivíduos e espécies e na caracterização de raças. O genoma mitocondrial é, em grande parte, idêntico entre os indivíduos, com exceção da região D-Loop de aproximadamente 1.100 pares de bases. Apresenta grandes diferenças entre as espécies animais devido a sua alta taxa de mutação.

Machos e fêmeas herdaram os seus DNAm_t de suas mães, que os herdaram das avós maternas, bisavós maternas etc. Os machos não transmitem suas mitocôndrias para as suas proles pois os espermatozoides só possuem algumas moléculas de DNAm_t que não entram no ovócito. Assim, o DNAm_t de um indivíduo é todo derivado da sua mãe (Figura 1).

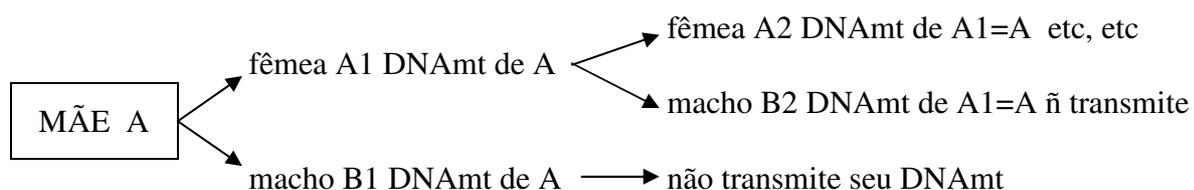


Figura 1. A mãe A transmitiu o seu DNAm_t para sua filha A1 e o seu filho B1. Este não transmite o seu DNAm_t e encerra a sua carreira em termos de transmissão de DNAm_t. A filha

A1 transmite o seu DNAm_t para a sua filha A2 e para o seu filho B2. O DNAm_t de A2 e B2 é o mesmo da sua avó, ou seja, da mãe A. A transmissão foi portanto: fêmea A > fêmea A1 > fêmea A2.

A taxa de mutação do DNAm_t é cerca de 10 vezes maior que no DNA nuclear o que o torna ideal para a diferenciação de espécies e estudos de evolução.

A análise do DNAm_t de taurinos e zebuínos permitiu identificar 237 polimorfismos e estimar o tempo de divergência entre taurus e indicus em 1,7 a 2,0 milhões de anos (3). A sequência completa do DNAm_t da raça Brahman foi analisada mostrando que haplótipos taurinos de gado de corte europeu estavam presentes em 90% do genoma desta raça (17).

MARCADORES MICROSSATÉLITES OU STR

O microssatélite é um tipo de DNA nuclear. São sequências de 2 a 8 nucleotídeos repetidos em “tandem”, também chamados de STR (Short (Simple) Tandem Repeats) distribuídos ao longo do genoma nuclear. O DNA satélite possui composição diferente de bases, apresenta densidade própria, permitindo purificá-lo por centrifugação. Recebe esse nome por formar “satélites” em relação ao DNA genômico. A denominação mini e microssatélite está relacionada com o número de pares de bases. Os minissatélites são sequências com maior número de bases que os microssatélites. Um exemplo são os telômeros dos cromossomos que possuem minissatélites formados por sequências “em tandem” de 6 bases (TTAGGG)_n, repetidas “em seguida” n vezes.

São utilizados na caracterização das raças, na análise da diversidade entre e dentro das raças, do nível de endogamia, da introgressão, etc. Por meio dos microssatélites foi possível analisar e entender a grande bifurcação entre as origens distintas de taurinos e zebuínos.

Os STRs são excelentes marcadores genéticos por causa do grande polimorfismo e a sua abundante distribuição em todo genoma. Ihara et al. (11) utilizaram 3802 microssatélites e 3960 marcadores para a construção do mapa genético de alta densidade dos bovinos.

MARCADORES SNPS OU POLIMORFISMOS DE BASE ÚNICA

São diferenças na sequência de DNA envolvendo somente um par de bases. SNPs (pronuncia-se snips). São as variações mais comuns entre os indivíduos nas quais a diferença encontrada envolve uma única base de DNA. Até hoje existem cerca de 1.800.000 SNPs no genoma bovino. São menos polimórficos que os microssatélites porém mais frequentes. Marcadores SNPs de cromossomo Y foram utilizados por Bollongino et al. (13) que verificaram que não houve hibridação entre machos auroque da Europa e o gado doméstico.

HAPLÓTIPOS DE CROMOSSOMO Y OU MARCADORES MICROSSATÉLITES DO CROMOSSOMO Y

Marcadores microssatélites do Y são de grande interesse porque são haplóides e de herança paterna. A falta de recombinação do Y em 95% da sua extensão implica na sua herança em bloco como um haplótipo. O cromossomo Y é um dos menores do cariótipo bovino (2 a 3% do cariótipo). A variabilidade observada no Y (polimorfismos do Y) é decorrente unicamente de mutações na linhagem germinativa sendo, portanto, menos diversificada. Os marcadores genéticos, específicos de Y, têm sido utilizados para identificar e acompanhar o fluxo de genes entre populações mediados por machos nos bovinos. Liu, Beattie e Ponce de Leon (18) identificaram nos bovinos 46 marcadores microssatélites na região não-recombinante (inclusive o SRY) e 13 genes na PAR.

Estudos de DNA antigo de bovinos por meio de haplótipos de Y são mais raros porque o Y é exclusivo dos machos. Além disso, a preservação do DNA nuclear é mais difícil do que o DNAm (13).

Sondas Y-específicas permitiram a discriminação entre taurinos e zebuínos (19). A utilização de marcadores micros satélites localizados no Y que apresentam alelos de zebus, permitiu verificar a introgressão mediada por machos no gado africano (15, 20, 21) o que foi observado também na formação de raças japonesas, coreanas e mongólicas (22).

Götherström et al. (23) identificaram três tipos de haplótipos de Y: Y1 e Y2 de várias raças taurinas européias e Y3 dos zebuínos. Esses últimos originaram-se de eventos de domesticação separados dos taurinos, no que se refere ao tempo e a área geográfica. Na formação do haplótipo Y1 houve introgressão de machos selvagens com o gado domesticado.

MICROARRANJOS, CHIPE DE DNA, CHIPE BIOLÓGICO OU DNA MICROARRAY

De acordo com Farah (24), a tecnologia de microarranjos de DNA é talvez a mais poderosa para a análise dos ácidos nucleicos. Permite uma investigação completa e simultânea dos genomas, permitindo estabelecer a relação funcional entre todos os genes presentes no genoma. Esta metodologia tem impulsionado o estudo das funções gênicas (genômica funcional) em diferentes organismos, incluindo caracteres normais ou patológicos. O termo microarranjo é uma tradução do termo microarray pelo qual esta técnica é mais conhecida. São utilizados na detecção e quantificação de ácidos nucleicos (mRNA na forma de cDNA ou DNA genômico). Aqui o DNA genômico é fixado em um filtro e hibridizado com uma sonda que reconhece o gene ou uma região do gene. Cada gene ou região do gene em estudo utiliza uma hibridação em separado com sondas específicas. Como cada sonda ocupa uma posição definida e conhecida no filtro, o conjunto de sondas, dessa forma distribuídas, forma um “array” que significa arranjo, ordem. Um microarray bovino foi desenvolvido por Wiggans et al. (25) (Illumina BovineSNP BeadChip) contendo aproximadamente 57.000 SNPs para associações com características de importância econômica nos bovinos.

COMBINAÇÃO DE MARCADORES NUCLEARES E MITOCONDRIAIS

Hassanin e Douzery (26) descrevem uma metodologia em que dois marcadores mitocondriais e dois nucleares foram combinados e submetidos a análise filogenética na família Bovidae.

O TEMPO GEOLÓGICO, OS BOVINOS E SEUS ANCESTRAIS

O tempo geológico compreende as várias transformações ocorridas na paisagem terrestre, de forma gradual. Representa a linha do tempo desde a formação da terra até o presente. A ordem cronológica dos períodos geológicos tem como base o princípio da superposição das rochas isto é rochas mais jovens estão depositadas sobre as mais antigas. No campo as rochas são datadas pela análise dos fósseis.

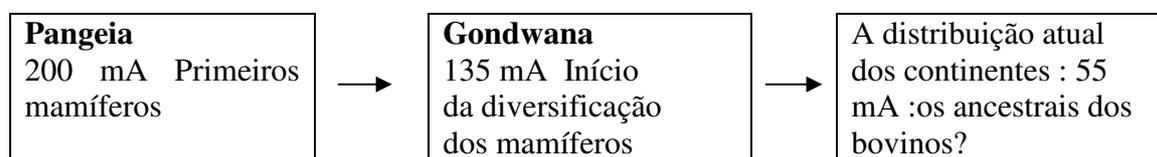
Com base na idade dos registros fósseis, o tempo geológico é dividido em eons, eras, períodos, épocas e idades, medidos em bilhões, milhões ou milhares de anos e com diferentes durações. Não há concordância entre os pesquisadores quanto aos nomes e limites das divisões.

Os estratos ou camadas podem se referir a períodos geológicos ou a estágios (épocas) dentro dos períodos com base no seu conteúdo de fósseis (27).

O intervalo mais longo e antigo do tempo geológico é o Pré-Cambriano com 4.560 milhões de anos, representando a maior parte da história da terra. O mais recente é o Eon Fanerozóico (vida abundante) que corresponde aos tempos modernos. O Fanerozóico está dividido em três Eras: Paleozóico (vida antiga), Mesozóico (vida média) e Cenozóico (vida recente). Estas Eras estão subdivididas em Períodos e estes em Épocas (Tabela 1).

Tabela 1. Escala do tempo geológico da Sociedade Americana de Geologia de 1999 modificado de Benton (29) mostrando as divisões do tempo geológico e suas datações atualmente aceitas. A versão de 2009, completa e detalhada pode ser vista em Geosociety.org./science/timescale. (MiA = milhões de anos)

Eon	Era	Período	Época	Data do começo (MiA)
Fanerozóico	Cenozóica	Quaternário	Holoceno	0,01
			Pleistoceno	1,8
		Terciário	Plioceno	5
			Mioceno	24
			Oligoceno	34
			Eoceno	55
			Paleoceno	65
	Mesozoica	Cretáceo		144
		Jurássico		200
		Triássico		251
	Paleozóica	Permiano		290
		Carbonífero		354
		Devoniano		417
		Siluriano		443
		Ordoviciano		495
		Cambriano		545
Precambriano				4560



Na Era Mesozóica do Tempo geológico há cerca de 250 milhões de anos, os continentes estavam agregados em uma única massa continental, a Pangeia, circundada por um único oceano, o Pan Thalassa. Foi no início da Era Mesozóica que surgiram os primeiros dinossauros e os primeiros mamíferos (27) e provavelmente os ancestrais dos bovinos. Foi nesta Era (há 135 milhões de anos) que ocorreu o fenômeno denominado Deriva continental (28) que é o deslocamento ou movimento dos continentes e oceanos, uns em relação aos outros, por efeito da tectônica de placas continentais.

Com a fragmentação da Pangeia, formaram-se dois continentes, um ao norte com a América do Norte e a Eurásia (Laurásia) o outro ao sul a Gondwana formada pela África e América do Sul. No fim do Cretáceo e ainda no Mesozóico há 65 ma, a Laurásia rompeu-se no sentido norte/sul dando origem a América do Norte e a Eurásia. Neste período ocorreram a diversificação dos dinossauros e dos primeiros mamíferos com o surgimento dos ancestrais dos bovinos.

A Gondwana começa então a se fragmentar em África, América do Sul, Austrália, Índia e Antártica até ser como é hoje com os continentes amplamente separados (27). Após a separação, ocorre a grande diversificação dos mamíferos. O exemplo clássico é a fauna dos mamíferos endêmicos da Austrália e Nova Zelândia ser composta apenas de marsupiais.

A ORIGEM DOS ARTIODÁCTILOS, UM ENIGMA?

O mais antigo ancestral fóssil dos bovinos, o artiodáctilo *Diacodexis*, um pequeno animal de membros compridos e menor do que um coelho, foi considerado como o mais primitivo Artiodactyla conhecido. Aparece em estratos do início do Eoceno (55 ma) na América do Norte, Europa e Ásia, bem após a Deriva continental da América do Sul e África. Aparece também em estratos na Índia e no Paquistão na mesma Época. A descoberta do *Diacodexis* na Índia e no Paquistão (*Diacodexis paquistanensis*) levanta a dúvida deste último ser mais primitivo que a forma existente na América do Norte e Eurásia. Com isso, a origem geográfica da Ordem Artiodactyla, permanece sem solução (28).

Não é sempre que são encontrados os registros fósseis. Com a ausência de formas intermediárias, a origem da Ordem Artiodactyla é ainda um enigma, diferentemente do *Equus caballus* em que todos os elos foram encontrados. No caso dos artiodáctilos, o aparecimento súbito do *Diacodexis*, sem registro de ancestrais é um mistério na trajetória evolutiva dos bovinos, permanecendo até hoje a questão: como e onde originaram-se os artiodáctilos? (28)

A ORIGEM DOS RUMINANTES

Todo o processo de diferenciação dos bovinos surgiu a partir deste artiodáctilo basal que sobreviveu até o Oligoceno (34 ma) na América do Norte, Europa e Ásia. No Oligoceno (34 ma) surgem os artiodáctilos Selenodontes cujo principal grupo é constituído pelos Ruminantes que são os bois, antílopes, cervos e cervos-camundongos (29). O *Hypertragulus*, uma das primeiras formas de Ruminantes, um animal do tamanho de um coelho, surgiu no Eoceno / Oligoceno.

Hoje os ruminantes constituem um grupo de mamíferos com 192 espécies distribuídas em todo mundo com exceção da Austrália e Antártica (30). Na classificação atual dos bovinos (a seguir), a subOrdem Ruminantia está subdividida nas InfraOrdens Tragulina e Pecora. Tragulina é representado por uma única família vivente: Tragulidae (com três gêneros de trágulos ou cervos-camundongo (mouse-deer). Na InfraOrdem Pecora, além da família Bovidae (boi, carneiro e antílope), outras quatro famílias viventes são atualmente reconhecidas como pertencentes a esta InfraOrdem: Cervidae (cervídeos) Antilocapridae (*Antilocapra americana*) Giraffidae (girafas e ocapis da África) e Moschidae (musk deer ou “boi” almiscarado da Ásia).

Os representantes da família Bovidae são encontrados em todos os continentes exceto na América do Sul, Austrália e Antártica. Nos registros fósseis, esta família é facilmente identificada pela presença de chifres. Na tribo Bovini, além do gênero *Bos* estão também outros gêneros: *Bison* (bisão); *Bubalus* (búfalos); *Syncerus* (búfalo africano). Segundo alguns autores, a Anoa ou búfalo anão, pertence a uma única espécie do gênero *Anoa*.

A classificação da tribo Bovini é ainda contraditória. Alguns colocam como pertencentes a essa tribo, o iaque (*Phoepagus grunniens*), o banteng, kolprey, gaur e gaial (gênero Bibos).

Ordem Artiodactyla

SubOrdem Ruminantia

InfraOrdem Pecora

Família Bovidae

Tribo Bovini

Gênero Bos

A análise morfológica e genética indicam que os cetáceos e os artiodáctilos tem um ancestral comum (31). Esta intrigante descoberta coloca os bovinos mais aparentados da baleia, do boto e do golfinho, do que do cavalo.

A ORIGEM DOS BOVINOS

A origem dos bovinos deixou os arqueologistas perplexos durante quase todo século XX quando existiram várias teorias controversas. Um dos pontos de maior discussão foi a de que os bovinos teriam uma única origem (teoria monofilética) ou várias origens (teoria polifilética) (32).

A **teoria polifilética** abrange várias hipóteses confluentes em duas grandes tendências, a difilética e a polifilética propriamente dita.

A difilética defende que os bovinos domésticos descenderam paralelamente de duas formas pré-históricas: o uro europeu (*Bos taurus primigenius*) de chifres longos e o uro de chifres curtos (*Bos taurus brachycherus*).

A polifilética propriamente dita defende a evolução da espécie a partir de várias formas primitivas, que diferiam entre si pela estatura, peso, local de domesticação, dimorfismo sexual e pelas exuberantes diferenças entre os chifres (tamanho, morfologia e direção). Essas formas primitivas são as seguintes: *Bos taurus primigenius*; *Bos t. brachycherus* (de chifres curtos); *Bos t. frontosus* (considerado também como o resultado do cruzamento entre *B. t. primigenius* e *B. t. brachycherus*); *Bos t. aqueratus* (considerado como a forma sem chifre), *Bos t. brachycephalus* (de chifres curtos); *Bos t. orthoceros* e *Bos t. hamiticus*. Para os defensores da teoria polifilética, a domesticação teria acontecido simultaneamente em vários lugares, a partir de formas locais.

A TEORIA MONOFILÉTICA: AUROQUE, O ANCESTRAL DOS BOVINOS

A teoria monofilética baseia-se em um único ancestral, o Auroque ou uru (*Bos primigenius*). Antes de ser extinto em 1627, o auroque foi difundido em toda a Europa, norte da África e sul da Ásia. O auroque é aceito como o ancestral silvestre ou o precursor de todo o gado doméstico tanto taurinos como zebuínos e cuja domesticação começou há 10 mil anos e foi, do ponto de vista econômico, a mais importante espécie domesticada.

Auroque traduzido do alemão significa boi primitivo ou proto-boi, estando representado em cenas de caçadas nas pinturas rupestres existentes em rochas de cavernas do Pleistoceno (Idade da Pedra Lascada 2,5 mA). Descrito por Julius Cesar “como um animal um pouco menor que um elefante e com aparência, pelagem e forma de um boi”.

Possivelmente os auroques da Eurásia e do norte da África teriam variações nos fenótipos tais como cor da pelagem e forma do chifre, o que poderia indicar a existência de outras subespécies além daquelas já documentadas. Os atuais padrões de pelagem dos

bovinos teriam surgido a partir da forma dominante escura do auroque, por mutação genética e seleção.

O auroque era um animal possivelmente agressivo, de grande porte, de cor negra ou castanha escura, pesando até 1.000 kg e medindo de 1,80 a 2,00 e 1,50 a 1,70 metros de altura, para machos e fêmeas, respectivamente (33). Cabeça grande, pescoço forte, perfil retilíneo, fronte plana e pernas longas. Chifres grossos com mais de um metro de comprimento saindo lateralmente em linha reta para depois se dirigirem para frente e em seguida para cima (Figura 2).

O dimorfismo sexual no Auroque é evidente com as fêmeas pesando e medindo bem menos que os machos. Observa-se também que o gado doméstico atual é significativamente menor do que o seu progenitor selvagem.



Figura 2. *Bos primigenius primigenius* ou Auroque, considerado o ancestral do gado doméstico, extinto no século 17. Museu de História Natural de Nova York <http://www.prehistory.com/bosprimi.htm>

A sua vasta distribuição geográfica, do Atlântico ao Pacífico, foi documentada por meio dos seus fósseis localizados em toda a Eurásia e norte da África e em locais tão distantes como as Ilhas Britânicas e a China, o que deve ter propiciado a formação de três subespécies ou raças geográficas denominadas: *Bos primigenius primigenius* do norte da Eurásia, *B. p. opisthonomus* do norte da África e *B. p. nanadicus* do sul da Ásia (34).

As espécies de auroque africanas e da Ásia foram extintas há cerca de 2.000 anos porém a espécie da Europa Central sobreviveu até 1627 (34). Na Europa o auroque alcançou a maior densidade populacional no começo do Holoceno (0,01mA). As razões do seu declínio foram as caçadas, a perda de habitats e a competição com o gado doméstico o que resultou na sua não-sobrevivência. Acredita-se que o auroque foi extinto no Egito no começo do século XIV porém sobreviveu mais tempo em outras regiões inclusive na Europa: a última fêmea foi abatida em 1627 numa reserva florestal, próxima a Varsóvia na Polônia. Lamentavelmente o uru não pode ser visto em nossas Exposições, entretanto o seu genoma mitocondrial sobrevive no nosso gado.

A análise do DNA do *Bos primigenius* da Europa mostrou que as sequências são filogeneticamente mais próximas dos atuais taurinos do que dos zebuínos. A similaridade entre o *B. primigenius* e o *Bos taurus* sugerem que poderiam ser membros de uma única espécie (35). Segundo MacHugh et al. (20), a subespécie de auroque *Bos primigenius nanadicus*, do sul da Ásia, seria o mais provável ancestral dos zebuínos.

AS SUBESPÉCIES DE AUROQUE

Epstein e Mason (34) reconhecem ao menos três subespécies de auroque que são diferenciadas pelo tamanho do corpo e a forma do chifre em: *B. p. primigenius* do norte da Eurásia, *B. p. opisthomonus* do norte da África e *B. p. namadicus* do sul da Ásia. Esta última é, provavelmente, a progenitora do gado zebu domesticado. Bailley et al. (35) relatam que a sequência do DNAm de *Bos primigenius* das cavernas da Inglaterra é filogeneticamente mais próxima dos atuais taurinos, a ponto de os considerarem como membros de uma mesma espécie.

A taxonomia das raças ou variedades de auroque é bastante controversa. Com base na análise do crânio, Grigson (36) propõe que *B. p. nanadicus* e *B. p. primigenius* sejam classificadas como espécies separadas. Segundo Feliuss, Koolmees e Theunissen (37) do *Bos primigenius* existem apenas duas subespécies: o *B. p. primigenius* que deu origem ao gado europeu sem cupim (*Bos taurus*) e o *B. p. nanadicus*, das regiões tropicais que deu origem ao gado de cupim (*Bos indicus*)

A DOMESTICAÇÃO DE TAURINOS E ZEBUINOS

A domesticação é definida como “o processo pelo qual ocorre um aumento da dependência mútua entre a sociedade humana e as populações de animais e plantas” (2).

A domesticação dos bovinos e sua capacidade de transformar capim em carne, leite e pele, tendo a celulose como fonte de energia, foi acompanhada de substanciais mudanças na história da humanidade no Período Neolítico, com modificações na dieta, no comportamento e na estrutura socioeconômica das populações humanas (9).

Durante os séculos XIX e XX, após o processo de domesticação, as principais forças evolucionárias como mutação, seleção natural, migração, adaptação, deriva genética etc desenvolveram uma grande diversidade das populações de bovinos, o que culminou com a formação de novas raças para os mais diferentes propósitos, definindo-se como “animais da mesma raça” aqueles que, por meio de cruzamentos e seleção, adquiriram semelhanças entre si passando-as uniformemente para a descendência.

Nas últimas décadas os programas de seleção aceleraram o melhoramento genético com o emprego dos marcadores moleculares para a seleção fenotípica bem como a utilização da inseminação artificial, transferência de embriões e fertilização *in vitro*.

Os bovinos são hoje representados por cerca de 800 raças (2) e (35), algumas em perigo de extinção. Das 800 raças de bovinos hoje existentes, cerca de 480 estão na Europa, todas do tipo taurino (9). No Brasil existe cerca de 60 raças, o que representa 7,5% do total.

Os arqueologistas foram os primeiros a tentar reconstruir, por meio de caracteres morfológicos, a origem e a história evolutiva dos bovinos. Várias hipóteses contraditórias foram propostas, entre elas a de que os bovinos emergiram de vários centros de domesticação localizados em diferentes partes da Europa e da Ásia.

As evidências arqueológicas e a análise do DNAm mostram que a domesticação do auroque aconteceu independentemente em dois diferentes locais, entre 10.000 e 8.000 anos atrás. É universalmente aceito, com base nas evidências e estudos citados, que o gado moderno emergiu a partir do extinto auroque (*Bos primigenius*), em pelo menos dois eventos separados de domesticação a partir de duas subespécies de auroque no final do Pleistoceno e começo do Holoceno. Um dos eventos deu origem aos taurinos e aconteceu no Oriente Próximo ou Sudoeste da Ásia hoje representados por Anatólia (região asiática da Turquia), Síria, Líbano, Jordânia, Chipre, Israel, Iraque e Palestina, entre o mar Mediterrâneo e o Irã.

O outro evento ocorreu no Baluquistão (hoje Paquistão), dando origem aos zebuínos.

Com base na sequência de DNAmT de raças taurinas européias, zebuínas indianas e taurinas e zebuínas africanas Troy et al. (38) e Loftus et al. (39) sugerem que todas as raças européias e africanas pertencem a uma linhagem e as indianas a uma outra. A aplicação do relógio molecular sugere que os dois clados principais de DNAmT divergiram há, ao menos 200.000 anos e no máximo 1 milhão de anos. A grande divergência é interpretada como dois eventos de domesticação separados, proposição apoiada por Loftus et al. (40), provavelmente de duas diferentes subespécies de *Bos primigenius*.

Conforme Bradley et al. (41), o gado doméstico moderno revela que eles são derivados de progenitores taurinos, zebuínos ou resultante do cruzamento entre esses dois. Por outro lado, a magnitude da divergência entre taurus e indicus indicam uma pré-domesticação em separado e que os taurinos da Europa e da África sofreram influência genética de duas linhagens separadas de auroque.

Loftus et al. (42) utilizando marcadores microssatélites de oito populações de bovinos do Oriente Próximo, da Europa, do Oeste da África e da Índia, demonstram que taurinos e zebuínos tiveram origens separadas e que o Oriente Próximo foi o centro de domesticação do gado taurino. O trabalho também demonstra fortes evidências da introgressão do zebu no gado do Oriente Próximo, com cruzamentos e seleção e possivelmente uma adaptação para as mudanças climáticas da região.

De acordo com Troy et al. (38), todas as raças européias inclusive as britânicas, tiveram a sua origem no Oriente Próximo ou mais especificamente na sua área mais ocidental, o denominado Crescente Fértil que teria sido o centro de origem dos taurinos posteriormente expandido para a Europa. O outro evento teria ocorrido no Subcontinente indiano, no Vale do Rio Indo, dando origem aos zebuínos. A análise genética do DNAmT revelou uma notável diferença entre os dois haplótipos. Esses autores examinaram a variação na sequência de DNAmT de 392 bovinos da Europa, África e Oriente Próximo e compararam com dados de quatro bovinos selvagens extintos da Inglaterra. Identificaram quatro diferentes haplótipos de *Bos taurus*. Um desses haplótipos predominou na Europa e é um dos três encontrados com grande frequência no Oriente Próximo o que evidencia a origem do gado taurino europeu. Por outro lado, o gado africano mostrou pertencer a um haplogrupo separado que raramente é encontrado em outros locais.

Cymbron et al. (43) supõe que no continente europeu, a migração tenha ocorrido a partir do Oriente, seguindo dois caminhos principais: a Rota do Danúbio, expandindo-se pelas planícies do norte e do centro da Europa e a Rota ao longo da costa do Mediterrâneo.

De acordo com Götherström et al. (23) com base nos dados de DNAmT e haplótipos do cromossomo Y, a domesticação do gado no Oriente Próximo foi seguida de hibridização com machos auroques na Europa, o que deixou um “imprinting” paterno na composição genética das raças modernas do norte e centro da Europa.

BOS PRIMIGENIUS TAURUS E B. PRIMIGENIUS INDICUS: UMA NOVA CLASSIFICAÇÃO?

Segundo Heindleder, Lewalski e Jenke (3), o tempo estimado de divergência entre taurus e indicus é de 1,7 a 2,0 milhões de anos atrás. A análise completa da sequência de nucleotídeos do DNAmT foi de 16.338 e 16.339 nucleotídeos para taurinos e zebuínos, respectivamente. O número de pares de bases do auroque (*Bos primigenius*) é o mesmo do de taurinos (4). A análise realizada por Heindleder revelou que as duas subespécies diferem entre si em 237 posições. A análise filogenética “combinada” de taurinos e zebuínos vivos e do auroque, levou os autores a sugerirem uma nova denominação para as duas formas de gado domesticado: *B. primigenius taurus* para taurinos e *B. primigenius indicus*, para zebuínos, como “status” de duas subespécies de bovinos.

Beja-Pereira et al. (9) com base na sequência de DNAm de auroques italianos relatam que os seus dados são compatíveis com vários eventos de domesticação local na Europa e a favor da hipótese da origem múltipla do gado europeu. Algumas raças domesticadas do Oriente Próximo teriam sido introduzidas na Europa e provavelmente inter cruzadas com raças silvestres locais e também com o gado africano introduzido, formando uma importante fonte de recursos genéticos. Entretanto as sequências de SNPs de cromossomo Y não indicam hibridização entre o auroque europeu e o gado doméstico (13).

Negrini, Nijman e Milanesi (44) utilizando resultados de AFLP, enfatizando a divergência entre raças taurinas européias, indicando uma grande influência do gado Oriente nas raças italianas e húngaras.

A ORIGEM E DOMESTICAÇÃO DOS ZEBUINOS

A domesticação dos zebuínos, segundo os estudos, teria ocorrido no Vale do Rio Indo (hoje Paquistão) com difusão pela Índia e só mais recentemente (há menos de 3.000 anos) teria sido introduzido na África pelos machos.

Como já foi assinalado, a análise do DNAm tem demonstrado que taurinos e zebuínos e taurinos europeus e africanos tiveram domesticações independentes. Os auroques do sul da Europa aparentemente foram os que mais contribuíram na domesticação dos bovinos.

O evento de domesticação que deu origem aos zebuínos ocorreu no Sul da Ásia conhecido como Subcontinente indiano (hoje representado pela Índia, Paquistão, Bangladesh, Nepal, Butão, Maldivias e Sri Lanka). Provavelmente o Vale do Rio Indo, localizado nesta região, foi o centro de domesticação dos zebuínos na mesma época dos taurinos (4). Entretanto a domesticação dos zebuínos aconteceu também no norte da África e na Europa, atestada pelos esqueletos e pinturas das cavernas do Paleolítico.

A partir da utilização de dados moleculares várias raças bovinas da Ásia e da África começaram a ser analisadas, com o intuito de descobrir os progenitores do gado zebuino. Todas as raças asiáticas e africanas foram consideradas como zebuínos *Bos indicus*, com exceção da N'Dama, morfológicamente considerada como *Bos taurus*, existente em alguns países do Oeste da África como Gâmbia, Guiné, Guiné-Bissau, Nigéria e Senegal.

Segundo alguns autores a população de zebu desenvolveu-se independentemente em grupo separado no Neolítico (8 a 10 mil anos) no Baluquistão (hoje Paquistão). A subespécie de Auroque do sul da Ásia (*Bos primigenius nanadicus*) seria a mais provável progenitora desse gado (39).

Outras evidências arqueológicas e genéticas sugerem que os zebuínos são resultantes de um evento de domesticação do auroque (*Bos primigenius*) no sudoeste asiático. Entretanto uma domesticação independente pode ter ocorrido no norte da África e no leste da Ásia com possibilidade de introgressão local com o auroque silvestre. Embora as evidências arqueológicas apontam com segurança que a domesticação do zebu tenha sido no subcontinente indiano, a origem geográfica exata e a história filogenética do zebu permanecem incertas (45). Estes pesquisadores, analisando o DNAm, identificaram dois diferentes haplogrupos (I1 e I2) no Subcontinente indiano (1) consistente com a hipótese de que todo gado zebu teve origem nesta região. Para o haplogrupo I1 foi sugerido que o Vale do rio Indo (Indus Valley) que é uma sub-região do Subcontinente indiano (2). Este local teria sido o mais provável centro de domesticação dos zebuínos indicado também pelas evidências arqueológicas. Outros apóiam que a subespécie *Bos primigenius nanadicus* habitou o sul da Ásia dando origem aos zebuínos (36).

A CLASSIFICAÇÃO GENÉTICA DOS BOVINOS DA ÁFRICA

A origem do gado africano moderno é ainda controversa. No presente elas representam um mosaico de morfologias bovinas com o zebu e com predomínio de formas intermediárias referidas como “sangas”. Os sangas são uma mistura de gado taurino da África sem cupim e de chifres compridos com o gado zebu introduzido na África nos últimos milênios, provenientes da Ásia.

Os exemplos vivos de que o gado africano é um taurino na sua origem são as raças do Oeste da África como a N'Dama da Guiné que não teve qualquer influência do gado zebu e tem o seu DNAm_t exclusivamente de *Bos taurus*. As representações pictóricas da África mostram animais sem giba e os esqueletos encontrados não têm evidências de animais zebuínos. O gado com cupim são os migrantes mais recentes pois só estiveram presentes na África nos últimos milênios por meio de machos (36). De acordo com Anderung et al. (46), inicialmente o gado africano domesticado era do tipo taurino. Hoje o gado africano é do tipo taurino, zebuino e de seus cruzamentos. Foram identificados haplótipos de origem taurina e zebuina, tanto no cromossomo X como no Y.

As raças bovinas africanas com cupim são classificadas como zebuínos, entretanto devem ser diferenciados dois tipos: com giba torácica, típica dos nossos zebuínos e classificadas como zebu e com giba cervico-torácica classificadas como sangas. Os sangas envolvem uma mistura do gado original africano sem giba e chifres longos com o gado zebu com giba torácica ou cervico-torácica de origem asiática (47).

A partir da utilização de dados moleculares as raças bovinas da África e da Ásia foram analisadas, com o intuito de descobrir os progenitores do gado moderno. Todas as raças asiáticas e africanas foram consideradas como zebuínos *Bos indicus*, com exceção da raça N'Dama do Oeste da África (Gâmbia, Guiné, Guiné-Bissau, Nigéria e Senegal) morfologicamente considerada como *Bos taurus*, juntamente com as européias e britânicas e cujos descendentes sobreviveram graças às adaptações para a resistência a doenças como a tripanosomíase e sofreram uma domesticação independente (44). Nas populações de Gâmbia, a raça N'Dama tem haplótipos de DNAm_t taurino e cromossomos Y zebuino (100%). Nas populações de Guiné Bissau há um polimorfismo de Y (19,41).

A utilização de sondas Y específicas (lôcus DYZ1) evidenciou a introgressão mediadas por machos zebuínos nas populações de N'Dama ocorrida há três mil anos (19). Essa introgressão nas populações de gado africano também foi observada na formação de raças japonesas, coreanas e da Mongólia (22).

Nas últimas décadas, com a utilização de dados cromossômicos e moleculares uma nova classificação dos bovinos africanos foi sugerida por Frisch et al. (47) (Figura 3), considerando que quase nunca há uma concordância entre o tipo morfológico (com ou sem cupim) e os resultados dos marcadores de DNA (DNAm_t taurino ou zebuino) e cromossômicos (Y submetacêntrico ou acrocêntrico).

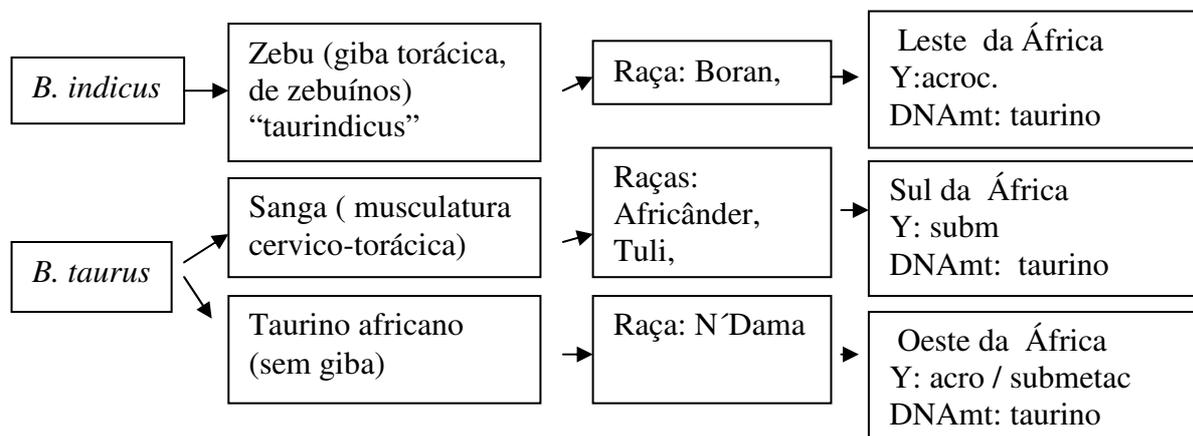


Figura 3. Classificação dos bovinos africanos modificado (47).

Nesta nova classificação, as raças do sul da África como o Tuli (Zimbábue) e o Africânder (África do Sul) foram chamadas de sangas, identificadas como *Bos taurus* e não como *Bos indicus* como era anteriormente. Os sangas tem cromossomo Y e DNAm taurino, portanto com ancestrais zebuínos e taurinos ou seja resultantes do cruzamento entre machos taurinos e fêmeas zebuínas com giba. Não apresentam cupim torácico característico, mas um desenvolvimento da musculatura cérvico-torácica nos machos.

As raças africanas com cupim torácico típico de zebuínos são classificadas como *Bos indicus* (ou “taurindicus”). O exemplo é o Boran do Leste da África (Quênia), que é o mais zebuínu das raças africanas com Y zebuínu e DNAm taurino.

O Africânder e seus derivados como o Bonsmara e Belmond Red tem Y taurino e DNAm taurino.

A ORIGEM DO GADO CHINES

A análise da sequência do DNAm do gado da China indicam uma grande diversidade do gado chinês. Jia et al. (48) relatam que a proporção de *Bos taurus* e *Bos indicus* no gado chinês foi de 64,3 e 35,7%, respectivamente. De acordo com Lei et al. (49) o gado chinês revelou sequências tanto de taurinos como de zebuínos e a domesticação teria ocorrido na região de Yunnan-Guizhou.

O CONCEITO DE SUBESPÉCIE PARA TAURINOS E ZEBUÍNOS

A classificação de Lineu distingue duas espécies de bovinos domésticos: o *Bos indicus* com cupim e o *Bos taurus* sem cupim. Entretanto, a completa inter-fertilidade entre taurinos e zebuínos levaram os autores a considerarem ambos como subespécies.

A maioria classifica taurinos e zebuínos como duas subespécies separadas, definindo subespécie como “populações parcialmente diferenciadas dentro da espécie podendo diferir em um certo número de características e com padrões de distribuição geográfica” (34).

De acordo com a FAO (50), a subespécie *Bos taurus taurus* é da Europa setentrional (Norte) de clima temperado; são animais sem cupim, com chifres curtos, pele clara e pelos longos e o *Bos taurus indicus* são animais das regiões tropicais, com cupim, barbela abundante e pregueada, pele pigmentada e solta, pelos curtos e finos. Essas duas formas de bovinos divergiram em duas linhagens separadas, há 1,7 a 2,0 milhões de anos atrás, em uma clara dicotomia, mostrada pelo DNAm (35, 39).

O cupim, giba ou bossa, a principal característica dos zebuínos, é uma mistura de músculo, gordura e tecido conectivo. O cupim pode ser torácico (da 1ª. a 9ª. vértebra torácica) ou cérvico-torácico (da 6ª. vértebra cervical a 5ª. vértebra torácica), não se sabendo ao certo a sua função. Nos cruzamentos de zebuínos com taurinos o cupim quase desaparece na descendência. Como exemplo, o gado girolando. As fêmeas F1 são desprovidas de cupim e os machos podem apresentar musculatura mais desenvolvida na região cérvico-torácica. Não existem pesquisas formais sobre a genética desta característica. Aparentemente trata-se de uma característica monogênica recessiva ou poligênica com mais de um gene recessivo.

O CARIÓTIPO DOS BOVINOS - O POLIMORFISMO DO CROMOSSOMO Y

A revisão sobre o cariótipo dos bovinos por raça é uma tarefa complicada, pois as dezenas de trabalhos sobre a descrição do cariótipo não especificam a raça ou identificam a origem da cultura de fibroblastos. Muitos são provenientes de animais taurinos europeus de

corde ou mestiços de frigoríficos. Uma alternativa foi utilizar o Atlas de Cromossomos de Mamíferos, publicado em 1967 para os taurinos e em 1968 para os zebuínos com a descrição (considerada definitiva) para os dois cariótipos (51).

A análise dos cromossomos mitóticos mostrou um polimorfismo do cromossomo Y entre as duas formas de bovinos, com centrômero terminal (acrocêntrico) nos zebuínos e mediano ou submediano (meta/submetacêntrico) nos taurinos. Dessa forma, o cromossomo Y pode ser considerado como um marcador diferencial entre essas duas subespécies. A análise detalhada dos cromossomos é muitas vezes realizada quando há interesse desse estudo para saber a origem da raça ou na identificação de translocações equilibradas como a 1/29.

Pouco se conhece sobre a relação do Y e problemas de infertilidade nos bovinos como as microdeleções, por exemplo. O SRY (região do cromossomo Y responsável pela formação de testículo). Nos taurinos está localizado na porção distal do braço longo e nos zebuínos na porção distal do pequeno braço curto. Nos humanos está localizado no braço curto.

O CARIÓTIPO ULTRAESTRUTURAL DOS BOVINOS - O COMPLEXO SINAPTONÊMICO (CS) POR MICROSCOPIA ELETRÔNICA

O cariótipo ultra-estrutural é aquele resultante de uma técnica citológica que se baseia na análise dos cromossomos na meiose. Com isso só é possível visualizá-lo a partir de células germinativas utilizando microscopia eletrônica. Todavia isso não impede de inferir o cariótipo comum (de células mitóticas) a partir do cariótipo ultra-estrutural.

Durante a meiose I da divisão celular, cada cromossomo tem um parceiro (homólogo). O processo de pareamento dos homólogos acontece durante o estágio de paquíteno e é denominado sinapse. Esta requer, para a sua formação, uma estrutura protéica, denominada complexo sinaptonêmico (CS). Como nessa fase os cromossomos estão bastante desespiralizados, é possível uma análise da sua estrutura, daí o nome de cariótipo ultra-estrutural. A sinapse só acontece quando ocorrer homologia, portanto os indivíduos resultantes do cruzamento entre duas diferentes espécies a sinapse não acontece e a posterior disjunção dos homólogos é desorganizada, levando à esterilidade dos híbridos. É o que acontece com o produto resultante do cruzamento entre duas espécies diferentes (*Equus caballus* X *Equus asinus*) dando origem ao burro e a mula.

No caso do cruzamento entre duas subespécies como o *B. taurus* X *B. indicus* esta análise revelou diferenças no CS dos machos com um elevado grau de anormalidades de pareamento na meiose (52-54). Dollin, Murray e Gilles (53) analisam o CS dos produtos de cruzamento Brahman X Hereford e detectam que as anormalidades mais comuns foram pareamento parcial, falha no pareamento e entrelaçamentos.

AS ADAPTAÇÕES DE TAURINOS, ZEBUÍNOS E SANGAS

Atualmente as raças de bovinos estão agrupadas em três subdivisões: os taurinos que sofreram o processo da adaptação e estão ambientados a regiões de clima temperado; os zebuínos e o sanga africano adaptados às regiões de clima tropical. Os taurinos compreendem as raças continentais e britânicas que se caracterizam por não possuírem cupim, chifres geralmente curtos, pele clara e pelos longos. Os zebuínos foram adaptados a regiões de clima tropical, possuem cupim, chifres geralmente compridos, barbela abundante, pele pigmentada e solta, pelos curtos e finos. Os Sangas originaram-se da hibridização do zebu com raças taurinas africanas que foram introduzidas na África há 2.000 a 3.000 anos e também sofreram adaptações para o clima tropical. Pode ser distinguido do zebu puro por possuir cromossomo Y taurino, giba menor localizada mais próxima ao pescoço (região cérvico-torácica), barbela abundante, orelha média, e pele pigmentada. Exemplos de alguns sangas africanos ou tipo

biólogo africano existentes no Brasil são: Africânder, Tuli e Boran. O Africânder é originário da África do Sul, chifrudo com variedade mocha, chifres compridos saindo para baixo ou para trás. A pelagem é vermelha nas suas várias tonalidades com cromossomo Y taurino. Os machos chegam a pesar 1.000 kg. O Tuli, com cromossomo Y zebuino, é originário do Zimbábue (Sul da África) e o Boran da Somália e Etiópia.

Outros destaques nas propriedades dos zebuínos são: a baixa taxa de metabolismo basal, a maior atividade das glândulas sudoríparas e maior resistência ao calor, aos ecto e endo parasitas. Quanto ao comportamento, há uma maior tendência à dispersão nos taurinos e ajuntamento nos zebuínos quando são colocados em espaço aberto, bem como diferenças na emissão dos sons vocais.

EXISTEM ZEBUINOS “PUROS” NAS AMÉRICAS?

Marcadores de DNA mitocondrial foram utilizados por Meirelles et al. (55) para verificar a influência das raças taurinas na formação dos zebuínos na América do Sul e também na raça Brahman nos Estados Unidos. Estes últimos apresentaram DNAm exclusivamente de taurinos (e em menor escala, o nelore e o gir). Isso indica que na formação do Brahman houve cruzamento absorvente de machos zebuínos com fêmeas de origem taurina. A sequência completa do DNAm da raça Brahman foi analisada por Qu et al. (17) mostrando que haplótipos taurinos de gado de corte europeu estavam presentes em 90% do genoma desta raça.

Com isso podemos afirmar: nem sempre é perfeita a associação: presença de cupim = DNAm zebuino + Y zebuino ou ausência de cupim = mtDNA taurino + Y taurino.

REFERÊNCIAS

1. Mayr E. O que é a evolução? Rio de Janeiro: Editora Rocco Ltda; 2005.
2. Elsik CG, Tellam RL, Worley KC, Gibbs RA, Muzny DM, Weinstock GM, et al. The bovine hapmap consortium the genome sequence of taurine cattle: a window to ruminant biology and evolution. *Science*. 2009;324:522-8.
3. Hiendleder S, Lewalski H, Jenke A. Complete mitochondrial genomes of *Bos taurus* and *Bos indicus* provide new insights into intra-species variation, taxonomy and domestication. *Cytogenet Genome Res*. 2008;120:150-6.
4. Edwards CJ, Magee DA, Park SD, McGettigan PA, Lohan AJ, Murphy A, et al. A complete mitochondrial genome sequence from a mesolithic wild aurochs (*Bos primigenius*). *PLoS One*. 2010;5:e9255.
5. Perez-Pardal L, Royo LJ, Beja-Pereira A, Chen S, Cantet RJC, Trairpe A, et al. Multiple paternal origins of domestic cattle revealed by Y-specific interspersed multilocus microsatellites. *Heredity*. 2010;105:511-9.
6. Mona S, Catalano G, Lari M, Larson G, Boscato P, Casoli A, et al. Population dynamic of the extinct European aurochs: genetic evidence of a north-south differentiation pattern and no evidence of post-glacial expansion. *BMC Evol Biol*. 2010;10:83.
7. Edwards CJ, Bellongino R, Scheu A, Chamberlain A, Tresset A, Vigne JD, et al. Mitochondrial DNA analysis shows a Near Eastern Neolithic origin of domestic cattle and

- no indication of domestication of European aurochs. *Proc R Soc Lond Ser B Biol Sci.* 2007;274:1377-85.
8. Pruvost M, Schwarz R, Correia VB, Champlot S, Braguier S, Morel N, et al. Freshly excavated fossil bones are best for amplification of ancient DNA. *Proc Natl Acad Sci USA.* 2007;104:739-44.
 9. Beja-Pereira A, Caranelli D, Lalueza-Fox C, Vernesi C. The origin of European cattle: evidence from modern and ancient DNA. *Proc Natl Acad Sci USA.* 2006;103: 8113-8.
 10. Fan B, Zhi-Qiang D, Gorbach DM, Rothschild MF. Development and application of high-density SNP Arrays in genomic studies of domestic animals. *Asian Aust J Anim Sci.* 2010;23:833-47.
 11. Ihara N, Takasuga A, Mizoshita K, Takeda H, Sugimoto M, Mizoguchi Y, et al. A comprehensive genetic map of cattle genome based on 3802 microsatellites. *Genome Res.* 2004;14:1987-98.
 12. Li MH, Kantanen J. Genetic structure of Eurasian cattle (*Bos taurus*) based on microsatellites: clarification for their breed classification. *Anim Genet.* 2010;41:150-8.
 13. Bollongino R, Elsner J, Vigne JD, Burger J. Y-SNPs do not indicate hybridization between European Auroque and domestic cattle. *PLoS One.* 2008;3:e3418.
 14. Shodi M, Mukesh M, Mishra BP. Evaluation of genetic differentiation in *Bos indicus* cattle breeds from Marathwada region of India using microsatellite polymorphism. *Anim Biotechnol.* 2005;16:127-37.
 15. Freeman AR, Bradley DG, Nagda S, Gibson JP, Hanotte O. Combination of multiple microsatellite data sets to investigate genetic diversity and admixture of domestic cattle. *Anim Genet.* 2005;37:1-9.
 16. Miretti MM, Pereira Jr HA, Poli MA, Contel EPB, Ferro JA. African-derived mitochondria in South American native cattle breeds (*Bos taurus*): evidence of a new taurine mitochondrial lineage. *J Hered.* 2002;93:323-30.
 17. Qu K, Wu G, Liao X, Jin X, Shao G, Yang G, et al. Mitochondrial DNA D-loop variation and genetic background of Brahman cattle. *Zool Res.* 2006;27:615-20.
 18. Liu WS, Beattie CW, Ponce de León FA. Bovine Y chromosome microsatellite polymorphisms. *Cytogenet Genome Res.* 2003;102:53-8.
 19. Bradley DG, MacHugh DE, Loftus RT, Sow RS, Hoste CH, Cunningham EP. Zebu-taurine variation in Y chromosome DNA: a sensitive assay for genetic introgression in West African trypanotolerant cattle population. *Anim Genet.* 1994;25:7-12.
 20. MacHugh DE, Shriver MD, Loftus RT, Cunningham P, Bradley DG. Microsatellite DNA variation and the evolution, domestication and phylogeography of taurine and zebu cattle (*Bos taurus* and *Bos indicus*). *Genetics.* 1997;146:1071-86.

21. Hanotte O, Tawah CL, Bradley DG, Okomo M, Verjee Y, Ochieng J, et al. Geographic distribution and frequency of a taurine *Bos Taurus* an indicine *Bos indicus* Y specific allele amongst sub-Saharan African cattle breeds. *Mol Ecol.* 2000;9:387-96.
22. Mannen H, Kohno M, Nagat Y, Tsuji S, Bradley DG. Independent mitochondrial origin and historical genetic differentiation in North Eastern Asian cattle. *Mol Phylogenet Evol.* 2004;32:539-44.
23. Gotherström A, Anderung C, Hellborg L, Elburg R, Smith C, Bradley DG, et al. Cattle domestication in the Near East was followed by hybridization with aurochs bulls in Europe. *Proc R Soc Lond B Biol Sci.* 2005;272:2345-50.
24. Farah BF. *DNA Segredos e mistérios.* São Paulo: Sarvier Editora de Livros Médicos; 2007.
25. Wiggans GR, Sonstegard TS, VanRaden PM, Matukumalli LK, Schnabel RD, Taylor JF, et al. Selection of single-nucleotide polymorphism and quality of genotypes used in genomic evaluation of dairy cattle in the United States and Canada. *J Dairy Sci.* 2009;92:3431-6.
26. Hassanin A, Douzery EJP. Evolutionary affinity of the enigmatic Saola (*Pseudorix nghetinhensis*) in the context of the molecular phylogeny of Bovidae. *Proc R Soc Lond B Biol Sci.* 1999;266:893-900.
27. Futuyama DJ. *Biologia evolutiva.* 2ª ed. São Paulo: Sociedade Brasileira de Genética; 1997.
28. Rose KD. On the origin of the order Artiodactyla. *Proc Natl Acad Sci USA.* 1996;93:1705-9.
29. Benton MJ. *Paleontologia dos vertebrados.* São Paulo: Atheneu; 2006.
30. Hassanin A, Douzery EJP. Molecular and morphological phylogenies of Ruminantia and the alternative position of the Moschidae. *Syst Biol.* 2003;52:206-28.
31. Buntjer JB, Hoff IA, Lenstra JA. Artiodactyl interspersed DNA repeat in cetacean genome. *J Mol Evol.* 1997;4:66-9.
32. Athanassof N. *Manual do criador de bovinos.* 6ª ed. São Paulo: Melhoramentos; 1957.
33. Garcia-Fierro B. *Ganado vacuno.* Barcelona: Salvat; 1956.
34. Epstein H, Mason IL. Cattle. In: Mason IL. *Evolution of domesticated animals.* London: Longman; 1984. p.6-27.
35. Bailey JF, Richards MB, Macauley VA, Colson IB, James IT, Bradley DG, et al. Ancient DNA suggests a recent expansion of European cattle from a diverse wild progenitor species. *Proc R Soc Lond B Biol Sci.* 1996;263:1467.

36. Grigson C. The craniology and relationship of four species of Bos 5. Bos indicus. *J Archaeol Sci.* 1980;7:3-32.
37. Felius M, Koolmees PA, Theunissen B. On the breeds of cattle – historic and current classification. *Diversity.* 2011;3:660-92.
38. Troy CS, MacHugh DE, Balley JF, Magee DA, Loftus RT, Cunningham P, et al. Genetic evidence for Near-Eastern origin of European cattle. *Nature.* 2001;410:1088-91.
39. Loftus RT, MacHugh DE, Bradley DG, Sharp PM, Cunningham P. Evidence for two independent domestications of cattle. *Proc Natl Acad Sci USA.* 1994;91:2757-61.
40. Loftus RT, MacHugh DE, Negere LO, Balain DS, Badi AM, Bradley DG. Mitochondrial genetic variation in European, African and Indian cattle populations. *Anim Genet.* 1994;25:265-71.
41. Bradley DG, Loftus RT, Cunningham P, MacHugh DE. Genetics and domestic cattle origins. *Evol Anthropol.* 1998;6:79-86.
42. Loftus RT, Ertugrul O, Harba AH, El-Barody MAA, MacHugh DE, Park SDE, et al. A microsatellite survey of cattle from centre of origin: the Near East. *Mol Ecol.* 1999;8:2015-22.
43. Cymbrom T, Freeman AR, Malheiro MI, Vigne JD, Bradkey DG. Microsatellite diversity suggests different histories for Mediterranean and Northern European cattle populations. *Proc R Soc Lond B Biol Sci.* 2005;272:1837-43.
44. Negrini R, Nijman IJ, Milanesi E. Differentiation of European cattle by AFLP fingerprinting. *Anim Genet.* 2007;38:60-6.
45. Chen S, Lin BZ, Baig M, Lopes RJ, Santos AM, Magee DA, et al. Zebu cattle are an exclusive legacy of the South Asia neolithic. *Mol Biol Evol.* 2010;27:1-6.
46. Anderung C, Hellborg L, Sedon J, Hanotte O, Göterström A. Investigation of X-and Y-specific single nucleotide polymorphism in taurine (*Bos taurus*) and indicine (*Bos indicus*) cattle. *Anim Genet.* 2007;38:595-600.
47. Frisch JE, Drinkwater R, Harrison B, Johnson S. Classification of the southern African sanga and East African shorthorned zebu. *Anim Genet.* 1997;28:77-83.
48. Jia S, Chen H, Zang G, Wang S, Lei C, Yao R, et al. Genetic variation of mitochondrial D-Loop Region and Evolution analysis in some Chinese cattle breed. *J Genet Genomics.* 2007;34:510-8.
49. Lei CZ, Chen H, Zang HC, Cai X, Liu RY, Luo LY, et al. Origin and phylogeographical structure of Chinese cattle. *Anim Genet.* 2006;37:579-82.
50. Food and Agriculture Organization - FAO. The state of the world's animal genetic resources for food and agriculture - first draft. Roma; 2006.

51. Hsu TC, Benirschke K. An atlas of mammalian chromosomes. New York: Springer; 1967.
52. Switonski M, Ansari HA, Mathew A, Jung HR, Stranzinger G. Synaptonemal complex analysis in primary spermatocytes of cattle X zebu hybrids (Bos Taurus X Bos indicus). J Anim Breed Genet. 1990;107:229-38.
53. Dollin AE, Murray JD, Gilles CB. Synaptonemal complex analysis of hybrid cattle. II. Bos indicus X Bos taurus F1 and backcross hybrids. Genome. 1991;34:220-7.
54. Switonski M, Stranzinger G. Studies of Synaptonemal complexes in farm mammals – a review. J Hered. 1998;89:473-80.
55. Meirelles FV, Rosa AJM, Lobo RB, Garcia JM, Smith LC, Duarte AM. Is the american zebu really Bos indicus? Genet Mol Biol. 1999;22:343-6.

Recebido em: 26/04/12

Aceito em: 14/12/12