

고고학 및 유전학적 연구결과를 중심으로 살펴본 사육 말의 기원과 확산에 관한 검토

홍종하¹, 강인욱¹, 신동훈², 김지은²

¹경희대학교 한국 고대사·고고학연구소, ²서울대학교 의과대학 해부학교실

Origin and Diffusion of *Equus caballus* from the Archaeological and Genetic Perspectives

Jong Ha Hong¹, In Uk Kang¹, Dong Hoon Shin², Jieun Kim²

¹Institute of Korean Archaeology and Ancient History, Kyung Hee University

²Department of Anatomy and Cell Biology, Seoul National University College of Medicine

Abstract : In terms of history, horses are domesticated animals that has most affected the development of human civilization. Genetic studies to date revealed that domesticated horses have extremely low Y chromosome polymorphism whereas their mitotypes are very diverse. This means that there was a genetic bottleneck by a few stallions that were first domesticated in the Eurasian steppe about 5,500 years ago. However, the most recent analyses also showed the possibility that wild horse's gene might have been introgressed into the current genetic pool of *Equus caballus* during the spread of the domesticated horses. This review deals with the current view on the origin and diffusion of horses from archaeological, historical and genetic perspectives. Historical records of various types of horses raised on the Korean Peninsula have been found, but there is not much genetic research yet. According to historical records, the steppe horses introduced to the Korean Peninsula through Mongolia in the 13th century are believed to have greatly influenced the genotype of ancient Korean horses. However, it is clear that a lot of data is still needed to be academically convinced of this possibility, and genetic research on horse bones found at archaeological sites in Korea and East Asia needs to continue to be conducted in the future.

Keywords : *Equus caballus*, Animal domestication, Phylogenetic analysis

서론

이 연구는 2019년 대한민국 교육부와 한국연구재단의 지원을 받아 수행되었음(NRF-2019S1A5C2A01083578).

저자(들)는 '의학논문 출판윤리 가이드라인'을 준수합니다.

저자(들)는 이 연구와 관련하여 이해관계가 없음을 밝힙니다.

Received: March 19, 2020; **Revised:** April 29, 2020;

Accepted: May 1, 2020

Correspondence to: 홍종하 (경희대학교 한국 고대사·고고학연구소)

E-mail: archaeov@gmail.com

인류 문명 발전을 논할 때 빠지지 않고 거론되는 역사적 사건의 하나는 인간이 야생동물을 길들여 가축으로 삼기 시작한 것이다. 인간 사회에 가축으로 편입된 동물들은 인간 사회에 귀중한 노동력을 제공하는 한편 고기, 유제품, 가죽 등 생필품도 안정적으로 공급하여 인류 문명의 유지와 발전

에 큰 역할을 하였다[1-3]. 지금까지 가축화된 동물들 중 인간 사회에 큰 영향을 주어서 흔히 “big five”라 불리는 다섯 종의 가축들은 소(*Bos taurus*), 돼지(*Sus scrofa*), 말(*Equus caballus*), 양(*Ovis aries*), 염소(*Capra hircus*) 등을 들 수 있는데[4-6], 그중에서도 인류사에 가장 심대한 영향을 끼친 것으로 판단되는 동물로는 말이 첫 손에 꼽힌다[6-8].

말은 소나 양, 돼지와 같이 육류로 소비되는 가축보다는 개체 밀집도가 낮음에도 불구하고 사육되는 동물 중 전 세계적으로 가장 광범위한 분포를 보인다[9]. 이러한 말의 특이성은 단순히 고기와 유제품을 공급하는 것이 주목적인 다른 가축들과 달리 역사적으로 인류의 주요한 교통수단으로 역할을 담당했다는 데에 기인한다. 근대 이후 다양한 교통수단의 등장으로 예전과 달리 말이 사람과 물자의 운송 및 수송에 자주 이용되는 경우는 줄어들었지만, 이는 어디까지나 최근의 일로 세계사적으로 볼 때 말의 사육이 인류 문명의 성립과 발전, 전파에 매우 중요한 역할을 하였다는 사실은 자명하다[10]. 인류사에서 말이 주요한 교통수단으로 활용되는 과정에서 다양한 마구와 사육에 대한 지식이 개발되는 한편 사회적으로 말을 체계적으로 관리하는 방법이 발달하였고 말의 사육과 이용을 통해 언어, 종교, 과학, 예술 등의 지역 간 교류나 질병의 확산, 상품의 순환 등 역사적 변천이 매개되었다[6-8]. 말의 등장과 사용은 세계사의 변혁을 유도한 기마 문화의 등장이나[11], 인도-유럽어족의 기원과 확산과 관련지어 설명되며[12], 중세사에서는 농업 생산력을 발전시킨 유력한 수단으로 거론되는 등[6,8], 그 세계사적 의미는 아무리 강조해도 지나치지 않다.

말 사육이 갖는 세계사적 의의는 한국에서도 예외는 아니었다. 우리나라 역사 문헌에서 말에 관한 최초의 언급은 기원전 109년 사기 조선열전(史記 朝鮮列傳)에 등장하는데, 이 기사에는 위만조선이 漢과 화친하기 위해 말 5천 필을 주려 했다고 기록되어 있다(天子爲兩將未有利, 乃使衛山因兵威往諭右渠. 右渠見使者頓首謝: 「願降, 恐兩將詐殺臣; 今見信節, 請服降.」 遣太子入謝, 獻馬五千匹, 及饋軍糧) [13-15]. 삼국시대가 정립된 이후부터는 각국이 말 생산에 더욱 박차를 가했는데 삼국사기에 따르면 신라 문무왕(文武王) 9년에 전국에 174개소의 말 목장을 설치하였다는 기록이 보인다 [16]. 고려 및 조선시대에도 들어서 한국 사회에서 말의 사육과 이용은 더욱 증가하였고[17], 그 관리가 보다 체계화되면서 말에 관한 내용을 역사 연구 및 고고학 발굴 조사에서 찾아볼 수 있게 되었다. 예를 들어 말은 조선시대에 가장 중요한 교통수단의 하나였지만 승마 중 낙마하여 입은 손상에 대한 역사적 분석에 대한 보고를 보면 당시 사람들이 말을 타고 다니던 중 이로 인해 심각한 부상을 입거나 심지어는 사망에 이른 경우도 많았다는 것을 알 수 있다[18].

최근에는 고고유전학적 연구가 급격히 발전하여 좁은 지역 단위 연구에서 벗어나 말의 기원과 확산을 보다 역사지리적으로 넓은 차원에서 규명하려는 움직임이 구체화되고 있다. 이러한 학문적 흐름은 인류학, 고고학, 분자생물학 등 다양한 분야 학자들이 말에 대한 학제 간 연구를 수행하는 방향으로 발전하였는데 이러한 작업은 물론 학술적으로 매우 의미있는 것이지만 충분한 정도에 이르지 못했다. 유전학적으로 보면 말의 경우 병목현상(genetic bottleneck)이 매우 심한데 최근까지 보고된 연구 결과를 보아도 전 세계 말 사육이 단일기원인지 또는 다중기원인지에 대해서도 일치된 견해가 아직 없다[6,10,19-22].

이처럼 말의 역사적 기원과 변천 과정에 대해 전 세계적으로 아직 밝혀지지 못한 부분이 많으니 우리나라에서도 해당 주제에 대해 불명확한 부분이 많을 수밖에 없다. 이를 규명하기 위하여 우리나라를 포함한 전 세계 여러 지역 고고학 유적에서 다양한 말 시료를 채취하여 이로부터 유전체 수집 및 분석이 필요하다. 이에 대한 작업의 첫 단계로 고고학 및 유전학적 관점에서 말의 기원과 그 변천에 대한 그동안의 성과를 정리하여 다루어 보고자 한다. 이 연구에서는 말이 인류사에서 처음으로 가축화된 후 어떻게 확산되었는지에 대한 최신 학설을 이해하고 이를 바탕으로 우리나라 옛말에 대한 여러 역사 유전학적 정황을 추정하여 이 분야 향후 연구의 수행과 관련하여 긴요한 정보를 얻고자 한다.

말 사육 개시에 대한 여러 이론

인간이 다양한 종류의 야생 동물을 순화하여 가축화하는 시기는 대체로 대략 12,000~11,000년 전이다[23]. Zeder [24]는 이 순화의 과정을 크게 세 가지로 나누어 설명하였다. 첫째는 “공생 경로(Commensal Pathway)”라 부르는 방법이 있는데 이는 동물이 먹이를 찾아 인간의 생활권에 스스로 접근하여 편입되는 경우이다. 개(*Canis familiaris*), 닭(*Gallus domesticus*) 및 고양이(*Felis catus*) 등이 이에 해당한다[6,25]. 두 번째는 “포식(捕食) 혹은 수확 경로(Prey or Harvest Pathway)”라 부르는 과정으로 사냥감 감소에 따라 안정적인 먹거리 확보를 위한 수단으로 사냥감 중에서 선택적으로 가축화를 하는 것이다. 소(*Bos taurus*), 양(*Ovis aries*), 염소(*Capra hircus*) 등이 이에 해당한다[6,25,26]. 세 번째는 “기획 경로(Directed Pathway)”라 부르는 방법으로 인간의 가축화에 대한 가장 적극적인 개입이 잘 드러난다. 앞에 서술한 “공생 경로” 및 “포식(捕食) 혹은 수확 경로” 등 두 가지 가설은 인간과 야생동물의 자연적 교류 혹은 자연 환경의 변화에 따른 다소 수동적인 인간의 생존을 위한 선

택이었다면, “기획 경로”는 인간이 먹거리 확보를 넘어 다른 목적으로 야생동물을 포획하여 사육하려는 시도를 말한다 [6,24,26]. 이 경우 가축화 대상으로 하는 동물은 단순히 식량자원이라기보다는 그 육체적 기능을 활용하기 위한 도구로 취급되었다. 그 결과 인간은 가축화하는 동물의 형질 개량 및 번식에 적극적으로 개입하였고, 그로 인해 강력한 유전학적 병목현상이 발생하게 된다[6,25]. 이러한 과정에 관련된 가축은 말(*Equus caballus*), 당나귀(*Equus asinus*) 및 단봉 낙타(*Camelus dromedarius*) 등이다[26]. “기획 경로”를 통해 말이 가축화한 다음 인간은 이를 사육하기 위해 보다 더 많은 전문 지식을 축적해야 한다[6,24,26]. 인류 고대 문명은 말을 길들이기 위한 장인들이 있었고, 말을 효율적으로 개량하고 관리하는 수준이 해당 문명이나 국가의 운명을 좌우하기도 했다. 기원전 14세기 고대 메소포타미아 히타이트 왕국에서 말의 조련을 담당했던 키클리(Kikkuli)가 남긴 문서는 고대 시기 인류가 말의 가축화에 개입한 노력을 생생히 보여준다[11].

말은 고대 이후 식용보다는 전쟁 및 교통의 수단으로 사용되었기 때문에 “기획 경로”를 그 가축화의 주요 목적으로 보는 것이 전통적인 견해였다. 하지만 최근에는 기원전 4천년을 전후한 시기 유라시아 일대의 고고학적 자료가 충분히 축적되며 이에 대해 수정된 견해들이 등장하고 있다. 우선 최근 Dammgard 등[20]은 “포식 경로”도 말의 가축화의 방법이 될 수도 있다고 새롭게 제안했다. 그의 견해는 말은 순록과 마찬가지로 운송수단 역할뿐 아니라 말 젖의 생산도 반드시 감안해야 할 요소라는 것이다. 순록의 경우 북극권을 중심으로 에벤키, 네네츠 등 시베리아 수렵민이 이를 완전히 가축화하지 않은 채 수천 년간 사육화한 정황이 이들에 대한 민족지 자료에도 풍부하게 남아있는데 말과 순록 사육을 비교하여 말이 최초로 사육화된 과정을 추정하는 이러한 주장은 상당히 설득력이 높다. 이에 따르면 말을 최초로 사육한 집단은 역사적으로 사냥꾼 혹은 유목민으로 말을 교통수단이자 지속적 식량 공급원으로 이용하였을 것으로 보았다 [20].

야생마 문제에 대한 동물고고학적 논의

지금까지 통설에 따르면 오늘날 우리가 볼 수 있는 사육마(*Equus ferus caballus*) 대부분은 현재 멸종된 것으로 알려진 중앙아시아(남 시베리아) 유래 야생마(*Equus ferus*)의 자손이다[6,27]. 말이 가축화된 과정에 대한 역사지리적 연구는 말의 기원과 확산 과정을 이해하는 데 핵심적인데 그 결정적 자료를 제공하는 유라시아 초원 일대에 대한 체계적

인 분석과 토론은 비교적 최근에 이르러서야 시작되어 향후 새로운 고고학 자료가 추가되면 말 사육에 대한 수정 가설이 계속 제기될 가능성은 충분하다.

말의 경우처럼 역사상 특정지역에서만 가축화되어 전 세계로 퍼져 나가는 현상은 다른 종의 가축에서도 살펴볼 수 있는데 소의 경우에는 메소포타미아 및 인더스 강 지역에서 가축화한 야생 소의 후손이 전 세계로 퍼져 나간 것으로 추정되어 말의 기원과 확산 과정에 대한 주장과 어느 정도 유사하다[3]. 다만 전 세계 말이 모두 단일한 남 시베리아 야생마의 후손인 것은 아니며 이 외에 프르제발스키말(*Equus przewalskii*) 및 전북구(Holarctic) 지역에 서식했던 야생마 등도 현재의 사육마 유전형 확립에 일부 영향을 미쳤던 것으로 알려져 있다[22].

사육마의 기원이 된 야생마는 중기/후기 홍적세(Pleistocene)에 유라시아, 북아프리카 및 아메리카 대륙에까지 널리 퍼져 있었으나[28-30], 오늘날에는 완전히 멸종한 것으로 알려져 있다. 좀 더 구체적으로 살펴보면 아메리카 대륙에서 야생마는 늦은 홍적세 혹은 이른 홀로세(Holocene)에 이미 멸종하여 유럽인의 신대륙 발견 이후 구대륙에서 새로 도입될 때까지 말이 완전히 사라진 상태가 되었다고 하며 유라시아 대륙 야생마는 신대륙보다는 오래 존속하였지만 홀로세 후기가 되면 역시 대부분 사라진 것으로 추정되었다 [29-32]. 일부 지역에는 야생마가 동유럽과 남부 러시아에 극소수 살아 남아있었다는 주장도 있는데 이마저도 몇 백년 전 즈음에는 사실상 완전히 절멸하였다고 한다[30,33].

말의 기원이 되는 야생마가 아직 남아 있을지도 모른다고 생각한 학자들은 몽골 초원에 서식하는 프르제발스키말(*Equus ferus przewalskii*)이 형태학적으로 현대 사육마와 구분되는 특성이 있어 이를 마지막으로 남은 야생마 *Equus ferus*의 후손이라 생각하였지만[10,34] (Fig. 1) 최근의 유전학적 연구 결과를 보면 프르제발스키말(*Przewalskii horse*)은 한 번 가축화되었다가 다시 야생으로 돌아간 말일 가능성이 높다고 추정하였다[21]. 이렇게 보면 프르제발스키말은 북미대륙에서 한 번 사육되었던 말이 다시 야생으로 돌아가 살고 있는 머스탱(mustang)과 큰 차이가 없는 셈이다. 이에 따라 현재 전 세계 어느 곳에서도 살아있는 *Equus ferus*는 찾아볼 수 없다는 것은 이제 동물고고학계의 정설이 되었다[21].

사육마의 유전학적 다양성

고고학적으로 말 사육의 가장 오래된 증거는 지금으로부터 약 5,500년 전의 것으로 추정되는 남 시베리아 카자흐



Fig. 1. Prezewalski horse. This figure was published in pxhere.com (<https://pxhere.com/ru/photo/1585713>) under a CC0 universal (CC0 1.0) public domain dedication (<https://creativecommons.org/publicdomain/zero/1.0/>) license.

스탄 초원지대에서 확인된 보타이(Botai) 유적에서 발견되었다[35]. 이 유적에서 대량으로 발견된 말 뼈(치아)에서는 재갈을 물렸던 흔적이 발견되었고, 중수소(δD) 및 탄소($\delta^{13}C$) 동위원소 분석을 통해 말 젖을 식용하였다는 증거 역시 확인되었기 때문에 이 유적에서 발견된 말 뼈가 사육마라는 주장에 많은 이들이 동의하고 있다[35]. 따라서 보타이 유적을 중심으로 남부 시베리아에서 말의 가축화가 처음 이루어지고, 인류사 최초로 사육된 야생마가 점차적으로 전세계로 퍼져 나가면서 다양한 지역 야생마들과 교배하여 지금 우리가 보는 사육마가 되었다고 보는 주장이 많은 호응을 얻고 있다[6].

전통적으로 말의 가축화 및 확산 과정에 대한 연구는 말의 형태를 육안으로 관찰하여 분석하는 방법이 많이 사용되었으나 최근에는 DNA를 이용한 유전학적 분석이 많이 시도되고 있다. 그중 말 핵 DNA(nuclear DNA)에 대한 연구에는 임의 증폭 다형 DNA(Random Amplified Polymorphic DNA; RAPD), 미세위성 DNA(micro-satellite DNA), Y-단일염기변이(Y-Single Nucleotide Polymorphism; Y-SNP) 분석법 등이 사용되었는데[36-38], 최근 들어 고고학 발굴현장에서 발견되는 옛 말 뼈를 통해 사육마의 기원

과 확산을 밝히기 위한 방법으로 Y 염색체(Y-chromosomal) 및 미토콘드리아 DNA(mitochondrial DNA) 서열에 대한 분석도 더욱 각광을 받고 있다[10,39-41].

이 중 Y 염색체는 부자간에 직접 전달되며 핵 DNA 중 가장 빠르게 변화하는 특성을 갖고 있어 말 부계 혈통을 밝히는 데 있어 매우 유리하다[40,42,43]. 최근에는 Y 유전자 남성 특이적 영역(male-specific region)에 대한 분석이 보고되어 관련 연구자들의 주목을 받고 있는데[40,41], Y 유전자 전장 분석이 아직도 이뤄지지 않아 그 전모가 확연히 밝혀진 것은 아니다. 반면 미토콘드리아 DNA는 핵 DNA에 비해 돌연변이율이 높고[44], 모계유전(maternal transmission)을 하며, 세포 내 들어있는 DNA의 양이 보다 풍부하여 동물의 기원과 확산을 밝히는 유전학적 연구에 보다 유리하다[45,46]. Xu와 Ármason은 1994년 16,660 bp에 달하는 말 미토콘드리아 DNA 전체를 분석하는 데 최초로 성공하였는데[47], 이후 많은 연구자들이 다양한 역사 지리적 공간을 대표하는 말 고고학 시료를 대상으로 유전학적 분석을 계속 진행하였으며, 이를 통해 추적된 연구 성과는 관련 연구자들에게도 큰 영향을 주었다.

몇 가지 예를 서술하면, Othman 등[48]은 미토콘드리아

DNA 대치고리(displacement loop; D-loop)에 대한 분석을 통해 이집트에서 네 가지 품종의 현대 사육마 간 유전학적 관계를 알아보려고 하였다. 그 결과 이집트 말 개체군의 미토콘드리아 DNA 유전적 다양성이 타 지역보다 낮으며, 아라비아 품종 말과 서러브레드 품종의 혈통이 일부 분리되어 있어 두 품종 모계 조상이 서로 달랐을 가능성이 있음을 발견하였다. Jansen 등[49]은 말 652 마리의 미토콘드리아 DNA D-loop 서열 중 일부를 이용한 네트워크 분석을 통해 말의 유전학적 그룹이 최소한 17개에 달할 것으로 추정하였다. 이는 말 미토콘드리아 DNA 다양성이 매우 높다는 것을 증명하기 때문에, 야생 말의 사육화가 여러 번 일어났을 가능성을 시사한다고 주장하였다.

이처럼 제법 많은 연구들이 수행되었음에도 아직까지 말의 사육화 및 그 확산 과정에 대해 유전학적으로 확연히 밝혀지지 않는 않았다. 하지만 전술한 바와 같이 현대 사육마 거의 대부분이 남 시베리아 단일 기원 지역에서 가축화된 야생말의 후손이라는 것은 유전학적 분석에서도 분명해 보이며 연구자들은 남 시베리아 지역 사육마의 후손이 전 세계 각 지역으로 퍼져 나가면서 현지 야생마와 교배를 통해 자손을 늘려 나간 것으로 추측하고 있다. 사실 야생 수말의 경우 암말보다 사육이 어렵다고 하므로[50], 현대 사육마에서 Y 염색체 유전자형이 매우 상동성이 높은 반면 미토콘드리아 유전자형은 상대적으로 다양한 것으로 나타나 가축화된 이후 소수의 수말이 각지로 이동하며 현지의 야생 암말과

교배한 증거라는 주장을 뒷받침하였다[51].

최근에는 남부 시베리아의 단일 기원설에 반하는 다양한 주장들도 속속 제기되고 있다[20,21]. 우선 고고학적으로 확인되는 가장 오래된 말 사육 증거가 사육마의 역사적 기원지로 꼽히던 보타이(Botai) 유적 외에 또 다른 남시베리아 초원 지역 얄나야(Yamnaya) 문화에서 기원한 청동기 시대의 문화(BC 2,000)나[19,20], 이베리아 반도[10] 등에서도 확인되는 사실에 기인한 것이다(Fig. 2). 사실 보타이 유적이 말 사육의 유일한 기원지가 되기에는 고고학적으로도 아직도 그 근거가 빈약하다. 현재 전 유라시아의 초원지역에서 비슷한 문화 양상이 속속 확인되고 있기 때문이다. 보타이 유적이 크게 주목받은 이유로 이곳이 말의 사육과 관련하여 유라시아에서 가장 먼저 체계적으로 발굴된 지역이라는 사실을 무시할 수 없다. 따라서 향후 추가적인 고고학 혹은 유전학적 연구 결과에 따라 말 사육의 후보 기원지가 될 지역들이 앞으로 계속 늘어날 가능성은 충분하다. 다만 많은 학자들은 말의 사육이 여러 군데서 동시에 개시되었더라도 이후 유전학적 확립 과정에서 선택적 교배 때문에 대부분의 수말 Y 유전형이 도태되고 오늘날 흔히 볼 수 있는 품종만 주로 살아남았을 가능성(genetic bottleneck)에는 대체로 동의하고 있다[43].

반면 미토콘드리아 DNA (mitochondrial DNA)의 경우 Y 염색체와는 달리 말에서 매우 다양한 양상을 보이는데, 대략 6개의 미토콘드리아 하플로그룹(haplogroup)만을 구분할



Fig. 2. Archaeological sites and areas considered as the origin of horse domestication. 1) Botai site; 2) Karagash site (Yamnaya culture); 3) Iberian Peninsula.

수 있는 소의 경우와 달리[3] 말에서는 지금까지 밝혀진 미토콘드리아 하플로그룹만도 A부터 R까지 알파벳 순으로 총 18개에 달하며[10], 향후 유전학적 연구에서 보다 다양한 유전자형이 발견되어 더욱 늘어날 가능성도 배제할 수 없다 (Fig. 3).

Fig. 3은 지금까지 전 세계에서 보고된 말 미토콘드리아 DNA를 각 하플로그룹당 하나씩 GenBank (<https://www.ncbi.nlm.nih.gov/genbank/>)에서 수집한 후 정렬, 최대가능도 방법(Maximum likelihood method)으로 500회 반복 계산하여 그린 계통수이다. 산출된 계통수를 보면 각 하플로그룹의 분포는 지역별로 차이가 보여 아시아의 경우 전 세계에서 가장 다양한 말 모계 하플로그룹이 존재하는 것으로 밝혀졌는데 이 중 A, G, Q 세 하플로그룹의 빈도가(11.93%, 16.35%, 13.80%)로 유럽 및 중동지역보다 높았다. 유럽에서는 하플로그룹 L이 중동지역 및 아시아보다 확연히 높게 나타났는데[10], 이미 신석기 및 청동기 시대 이베리아 반도에 해당 하플로그룹 말이 존재했다는 점을 고려해 보았을 때 유럽의 경우 선사시대 옛 말의 유전자형이 현대에까지 이어지는 것으로 추정할 수 있다[10]. 유럽 지역 말의 미토콘드리아 하플로그룹 다양성은 이베리아 반도의 경우 가장 낮게 나타났는데, 이는 이베리아 지역이 피레네 산맥에 의해 유럽의 타 지역과 분리되어 고립된 상태로 사육이 지속되었을 가능성을 시사한다[52]. 특히 빙하기에 이르러 피레네 산맥 북쪽에서 말이 멸종된 중석기 시대에도 이베리아 반도에서는 말이 계속 존재했다고 알려졌다[10,53], 한편 이베리아 초기 사육마 유전형(H1)이 현대 프랑스, 아라비아 및 폴란드에서 발견된다는 사실을 고려해 보면, 빙하기 이후에는 고대 이베리아와 프랑스 지역 간 말 교역이 존재하여 쌍방 간 유전형이 혼합되었던 것으로 보인다[52].

유전형 분석에 대한 최신 보고와 말의 기원

수많은 연구의 축적에도 불구하고 여전히 말의 기원에 대해서는 아직 불명확한 것이 많은데, 가장 근본적인 이유는 말의 가축화가 단일 혹은 다중기원인지 여전히 확실하지 않기 때문이다. 전술한 바와 같이 최근까지의 통설은 남 시베리아 일부 지역에서 최초로 사육화된 수말이 각 지역으로 퍼져 나가면서 현지 암말들과 교배하여 현재의 유전형을 이루었다는 것으로, 현대 사육마의 미토콘드리아 유전형이 다양함에 반해 Y 유전형은 상대적으로 균질성을 보이기 때문에 이와 같은 주장에 다수 학자들이 동조하였다. 지금까지 동아시아에서 보고된 현대 말의 Y 유전자형 또한 현재 전 세계 사육 말과 크게 다르지 않다는 사실은 잘 알려져 있고

[40,43], 우리나라에서 보고된 말 미토콘드리아 DNA 하플로그룹도 A, D2, E, F, G, I, K2, K3, X3, X4 등으로 타 지역 말과 크게 다르지 않기 때문에[10,52], 지금까지의 통설이 수용된다면 현대 한반도 사육마 또한 남 시베리아 일부 지역에서 가축화된 말의 후손이 된다. 이는 우리나라 전통 농경사회의 주요한 가축의 하나였던 소가 유전적 기원이 메소포타미아에 있었던 것처럼 말 역시 유전적 기원을 남 시베리아 초원지대에 두고 있을 가능성이 높다는 것을 의미한다.

다만 전술한 것처럼 현대 사육마 Y 유전자형이 낮은 분포도를 보인다는 사실만으로는 고대 말 사육 사건이 한 지역에서만 일어났다는 것을 증명할 수 없다는 주장이 있다. 최근 사육화 이전 말의 Y 염색체 다양성은 매우 높지만 현대 사육마에서 그 다양성이 상대적으로 낮아졌다는 주장이 있는데 이를 뒷받침하는 증거로 최근 고고학 유적지에서 발견되는 사육된 말 뼈 Y 유전형 분석결과를 보면 생각보다 훨씬 다양한 유전 계통을 가진 옛 사육마가 과거에 존재했음을 시사하고 있다[39,51,54]. 예를 들어 Lippold 등[39]은 2800년 전 남 시베리아의 가축화된 스키타이 말 Y 유전자 분석을 통해 현대 사육마에서 보이지 않는 특징적인 Y 유전자형을 발견하였는데 이를 토대로 초기 사육 수말의 Y 유전자 다양성은 현대 사육마보다 높았을 것이라 주장하였으며, 역사적으로 전 세계 여러 지역에서 독자적인 수말 사육이 시도되었을 가능성이 있음을 밝혔다[39,51].

한편 Gaunitz 등[21]은 가장 오래 된 말 사육의 증거가 발견된 카자흐스탄 보타이 유적 말 뼈 20개체 분에 대한 유전형 분석을 통해, 현대 사육마 중 극히 일부(~2.7%)만이 보타이 말 유전형을 포함하고 있다고 주장하였다. 이는 보타이 문화권에서 말 사육이 시작된 이후에도 지속적으로 야생 말의 혈통이 유입되었거나, 아니면 보타이 외 지역에서도 말 사육 사건이 끊임없이 일어났을 가능성을 시사한다 [21,53,55]. Wutke 등[54] 도 신석기 시대부터 중세까지 유라시아 대륙에서 발견된 수말 뼈 96 개체에 대한 성공적 Y 유전자 분석을 통해 청동기 시대 이전 사육마의 Y 유전자 다양성이 현대 말보다 높았음을 밝혔다. 이에 따르면 말 사육화는 단일 지역이 아닌 전 세계 여러 지역에서 시도되었을 가능성이 높으며, 청동기 시대에 이르러 말 Y 유전자 다양성이 감소하기 시작했다는 점을 고려해 보았을 때 말에 대한 인간의 선택적 교배가 시작된 시점이 청동기 시대였을 가능성이 높음을 지적하였다[54].

약술하자면, 현재까지 남 시베리아 초원 지대로 대표되는 단일 지역에서 말의 사육화가 이루어져 전 세계 사육마의 조상이 되었다는 주장은 여전히 유효하다. 하지만 그렇다고 해서 말의 가축화가 역사상 여러 지역에서 다발적으로 일어나 그 유전형이 일부나마 지금도 이어져 내려오고 있을 가

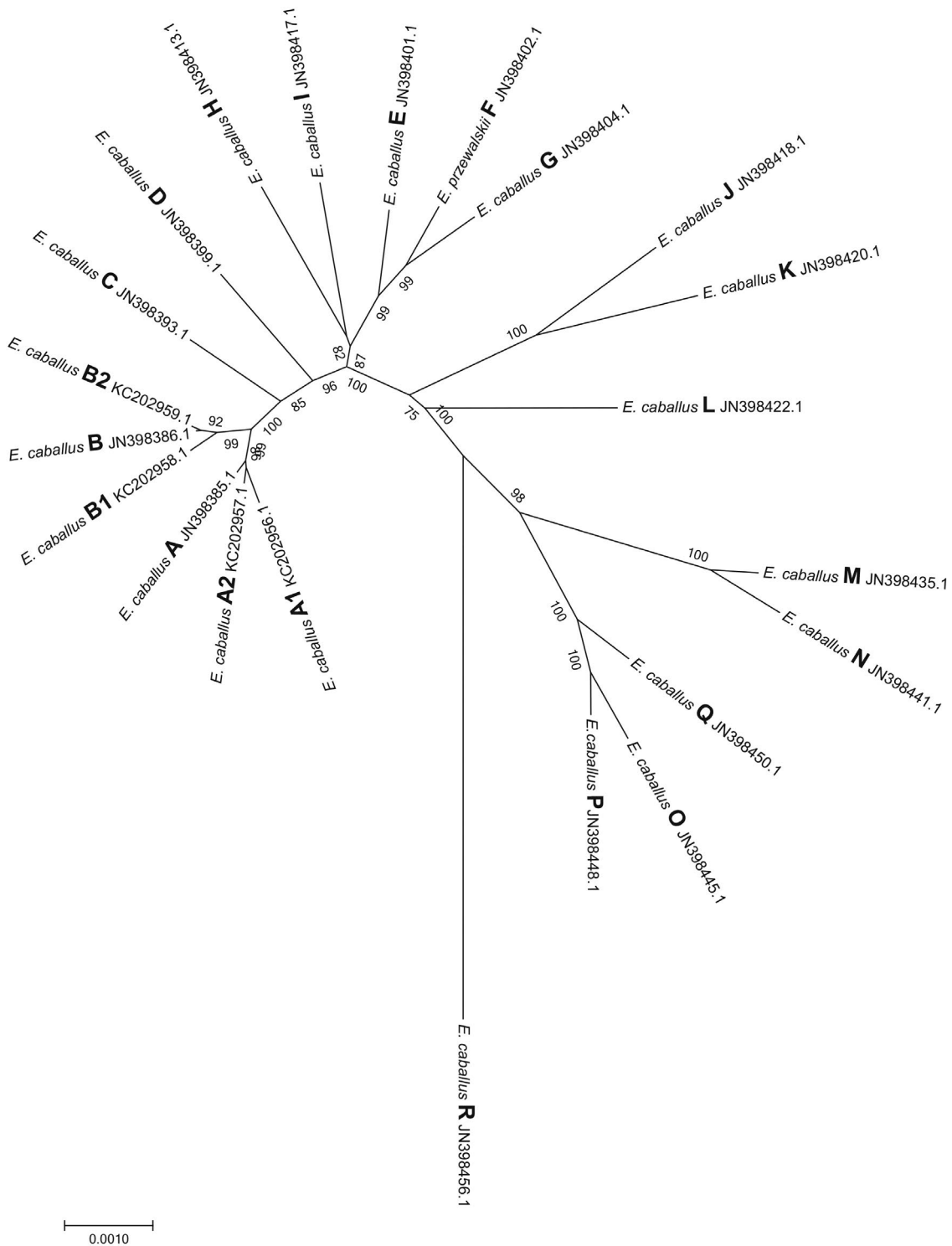


Fig. 3. Updated phylogenetic tree according to haplogroups ascertained through horse mtDNA analyses. Upgathered one sequence per each A-R haplogroup DNA sequence registered in GenBank (<https://www.ncbi.nlm.nih.gov/genbank/>) and assigned GenBank Accession Number to the corresponding sequence. The Accession Numbers has been presented on figure above. Phylogenetic tree has been drawn based on the Maximum likelihood method. The number of bootstrap replicates was 500. Przewalski Horse is appraised of the haplogroup F to be affiliated in. It is deemed to require further researches to disclose whether Przewalski Horse became the ancestor of domesticated horses presently existing worldwide or not [10]. The far distance between each sample implies the bigger genetic differences. Large numbers located on bifurcation of branches indicate high likelihood of genetic divergences as depicted on the figure.

능성 자체를 완전히 배제하기 어렵다. 말이 세계 각지에서 가축화된 후에도 그 확산 과정에서 소수의 개체만이 인위적으로 선택되어 자손을 남김으로써 유전학적 병목현상이 야기되어 오늘날과 같은 말의 유전형이 결정되었다 하므로 [39,43], 앞으로도 전 세계 많은 고고학 발굴 현장에서 수습한 옛 말 시료를 이용하여 이러한 주장을 구체적으로 입증할 과학적 증거가 추가적으로 확보되어야 할 필요가 있다.

한반도의 옛 사육마

역사적으로 우리 나라 말 사육은 언제부터 시작되었으며 당시 말의 유전형은 어느 정도로 지금 말에게 전해지고 있을까? 앞에서 살펴본 것처럼 사육마 번식에 인간이 적극적으로 개입하기 이전에는 보다 다양한 유전형을 가진 말이 세계 곳곳에 존재했을 것이라 생각되지만 지금까지 말에 대한 유전학적 연구 결과의 상당수는 유럽이나 미국 등 우리나라에서 멀리 떨어진 지역의 말 개체를 대상으로 이루어졌다. 반면 동아시아에서 수행된 관련 연구 결과는 극히 찾아보기 힘들어 우리나라와 그 인접 지역 옛 말의 유전적 특성은 아직까지 명확히 밝혀지지 못하였다.

현재 우리나라에서는 전국에 퍼져 있는 사육마를 말, 당나귀, 노새로 분류하여 실태조사를 하고 있는데, 말 종별로는 서러브레드, 제주마, 웹블러드, 포니, 미니어처, 교잡마-제주산마, 교잡마-그 외 교배종 및 기타로 분류하고 있다[56]. 하지만 우리나라 역대 사서에 언급된 말에 대한 기록을 개략적으로 살펴보면 고대 한반도 말 분류는 보다 다양하여 기원전 109년 고조선 멸망 당시 사육마에 대한 서술이 우리 역사에 최초로 등장한 이래 신라와 고려시대를 거쳐 12세기 대에 이르면 전마(戰馬), 잡마(雜馬), 빈마(牝馬), 별립마(別立馬), 어마(御馬), 상립마(常立馬) 등 말을 사육 목적과 종류에 따라 구분하고 계절별로 사료의 종류와 양에 차이를 두어 사육하였다는 등 체계적 기술이 있다[16,17]. 원(元)과의 관계가 깊어진 1276년(충렬왕 2년)에는 제주도에 몽고식 말 목장이 설치되는데, 원(元)으로부터 대완마(大宛馬), 나귀 등을 들여와 우리나라의 재래종과 섞어 사육하여 말 사육에 큰 획기를 이루었다고 전해진다[57]. 이로 보아 우리나라에는 20세기 이전 다양한 종류의 말들이 혼재하여 있었으며, 몽고와의 교류가 깊어진 13세기 이후에는 중국(몽골) 말의 유전적 영향도 크게 받았음을 알 수 있다[57]. 말 사육에서 사람의 선택에 의한 유전학적 병목현상이 매우 강하게 나타난다는 점을 감안해 보았을 때, 몽골에서 말이 수입되기 이전 한국의 토종 사육마는 지금과 비교하여 상당히 다양한 유전형을 가지고 있었을 가능성이 있다.

우리나라 및 중국 문헌에 등장하는 과하마(果下馬)의 경우도 이런 측면에서 고찰할 수 있다. 과하마라는 말의 뼈로 확인된 것이 현존하지 않아 구체적으로 정확히 알 수는 없지만 남아 있는 역사 기록에 따르면 이는 매우 특징적인 형태를 가지고 있었다고 한다. 후한서 동이열전(後漢書 東夷列傳)의 예전(濊傳)과 중국 晉代 문장가 좌사(左思)가 지은 위도부(魏都賦)에 따르면 “과하마는 높이가 3척으로 보통 말보다 체구가 작고 과수 아래를 지나다닐 수 있어 果下馬 혹은 삼척마(三尺馬)라 불렸으며, ... (중략) ... 이것이 중국 한나라 때에는 낙랑을 거쳐 한 조정에 진상되었다... (후략)” (高三尺, 乘之可於果樹下行. 【集解】惠棟曰, 劉逵魏都賦注云, 漢廢舊有樂浪所獻果下馬, 高三尺, 以駕輦車)고 하였다. 이를 보면 과하마는 현대 말의 체고와 큰 차이를 보이는[58], 한반도 및 동아시아 지역에 서식했던 말이었을 가능성이 있다.

우리나라 주변 지역에서 보고된 역사-고고학적 증거를 보면 과하마가 실존했던 것을 부정할 수는 없다[59]. 우선 흉노가 발흥했던 시기에 몽골 초원에서는 다리가 긴 소위 호마(胡馬, 한혈마)와 작은 크기의 몽골 말이 같이 존재했다. 2천 년 전 흉노 선우(흉노 왕의 칭호)의 무덤인 노인올라 20호 고분에 발견된 양탄자 그림에서 발이 짧은 말이 확인되었고, 오르도스 지역의 동물 장식에 표현된 말들은 유독 머리가 크고 다리가 짧게 표현된 말이 많다. 몽골 지역은 기마 문화가 다양하게 발달된 만큼 각자의 용도에 따라 골라서 탔을 것인데 운송 수단으로 이용하거나 험한 자연환경에서는 지구력 강하고 환경에 적응을 잘하는 과하마 계통을 더 선호했을 것이다. 과하마 기록이 있는 동예 지역은 고구려에 복속된 상태였으니 이 지역 과하마는 고구려의 종마장 역할을 했던 것으로 추정할 수 있는데 흉노에 대한 기록을 보면 동예 과하마는 한반도 북부 지역뿐 아니라 동아시아 일대에 널리 존재하던 다리가 짧은 프르제발스키와 유사한 말의 한 종류일 가능성이 크다[58].

하지만 지금까지 보고된 한반도 고고학 발굴 현장에서 확인된 말 뼈를 보면(Table 1) 그 개체 수는 어느 정도 충족되지만 아직 과하마로 확신할 만한 결정적인 학술적 증거가 확인되지 않았다. 무엇보다 과거 우리나라에 존재하던 말이 어느 정도로 다양한 형태적-유전적 특징을 가지고 있었는지 구체적으로 알기 어렵다. 따라서 복잡다단했을 것으로 추정되는 한국 사육마의 기원과 다양성을 보다 명확히 밝히기 위해서는 다양한 시기에 걸쳐 조성된 한반도의 고고학 유적에서 출토된 말 뼈에 대한 과학적 분석이 필요하다. 하지만 안타깝게도 이에 관련된 연구는 우리나라에서 아직도 충분히 수행되지 않았다.

다만 우리나라에서 수행되어 보고된 옛 말 뼈에 대한 유전학적 연구가 적으나마 전혀 없는 것은 아닌데 우선 제주

Table 1. Reported ancient horse bone remains collected from archaeological sites in Korea.

Period	Region	Archaeological site	Status of excavation
The Samhan period - The period of the three kingdoms	Gyeonggi-do Province	Pungnaposeong Fortress Gyeongdang district	Mandibles of 12 horses and fragments of left humerus excavated on part.
		Yeoncheon Horogoruseong Fortress site	Totally 72 remains excavated [61].
		Incheon Yeongjongdo Island Unnam-dong shell mount site	10 remains. Minimum number of individuals represents 3.
	Gangwon-do Province	Gangneung Gangmun-dong lowland wetland site	22 remains in aggregate including a cranial bone. Minimum number of individuals represents 3.
	Jeolla-do Province	Naju Bokam-ri Ancient Tombs	Excavated from Tomb No. 2. Big bones limitedly preserved due to poor preservation state. A plurality of teeth excavated.
	Gyeongsang-do Province	Seongsansanseong Fortress site	Incorporating a mandible remain, 12 remains discovered altogether. Minimum number of individuals represents 1.
		Dongnae shell mount	The Samhan period, right metatarsal and tarsal bone. A medium sized horse assumed. Minimum number of individuals represents 1.
		Site in premises of the Gyeongju National Museum	A fragment of tooth dated to the period of the three kingdoms. Minimum number of individuals represents 1.
		Gimhae Hoehyeon-ri shell mount	Proto three kingdoms period - The period of the three kingdoms, 35 remains excavated in the aggregate. Bone assumedly of a medium-size horse discovered.
		Gimhae Bonghwang-dong site	Totally 10 Individuals excavated [62].
		Anapji Pond	The period of the three kingdoms-the Unified silla, 28 teeth remains and 11 bone remains, including 1 cranial bone and other limb bones.
	Jeju-do Province	Gwakji site	34 remains in total. Among, a mandible estimated to be originated from a approximately 8 yr old female horse.
Joseon dynasty periods	Gyeonggi-do Province	Seoul Yookcho Street site	3 teeth remains, a hindleg coffin bone. Height estimated to be approximately 120 cm.
		Seoul Jonggak Station site	6 remains. Minimum number of individuals represents 1.
		Seoul Jongmyo square site	3 remains. Minimum number of individuals represents 3. 6 remains.
	Jeolla-do Province	Gangjin Jeolla barracks fortress site	10 remains. Minimum number of individuals represents 1.
		Yeosu Jeolla Jwasuyeong site	2 phalanx bones.
	Gyeongsang-do Province	Ulsan Bangu-dong site	22 remains. Minimum number of individuals represents 10.
		Gimhae Bonghwang-dong site	22 remains. Minimum number of individuals represents 10.
Sacheon Bangji-ri site	2 remains. Minimum number of individuals represents 1.		

도 7~8세기 고고학 유적 말 뼈에 대해 미토콘드리아 DNA 분석 결과가 보고된 바 있었다. 이에 의하면 제주도에서 현재 볼 수 있는 말과 이 지역 옛 말의 미토콘드리아 유전형을 비교해 보면 양자 간에 일정 정도 차이가 있음이 밝혀졌다 [60]. 현대 제주도 말의 경우에는 미토콘드리아 유전적 다형성이 높은 것으로 나타나는데 반면 제주도 옛 말의 경우 미

토콘드리아 하플로그룹이 G 형으로, 홍적세 후기 북동 시베리아(G2), 청동기 유럽(G1), 철기 시대 중국(G3) 등 유적에서 발견된 말과 유사한 유전형이 보고된 바 있다[52]. 한편 제주의 옛 사육마는 현대 제주 말과 비교했을 때 상당히 특이한 유전형을 보인다는 점도 지적된 바 있는데, 이는 1276년 몽골이 제주도에 조성한 말 사육장에서 제주 토산말과

몽고 사육마 간에 유전적 교배가 이루어진 결과 오늘날 제주 말의 원형이 성립되었기 때문이라는 주장이 있다[60]. 실제로 현대 제주 말과 몽골 말의 유전형은 상당히 유사하다고 하는데[37] 이러한 연구 결과는 우리나라 옛 말의 유전학적 특징을 밝히는 데 있어 매우 귀중한 기초자료이다. 이런 선구적 성과에도 불구하고 아직 유전학적 분석이 수행된 시료의 종류와 수가 너무 적어 우리나라 말의 유전학적 특징을 역사적인 시각에서 철저히 규명하기에는 매우 부족한 상황이다. 특히 Jung 등[60]이 지적한 바와 같이 현대 사육마의 유전형은 몽고에서 말이 전래된 이후 그 유전형이 변화한 결과일 수 있기 때문에 13세기 이전 말 시료에서 확인되는 유전적 특징에 대해서는 아직 많은 연구가 필요하다.

맺음말

말은 오랫동안 인류 사회의 발전과 매우 긴밀한 관계를 유지하여 왔기 때문에 말의 가축화와 전파 과정에 대해 고고학, 역사학, 유전학 등 다양한 분야의 연구자들이 학술적 성과를 얻고자 하였고, 이를 통해 다양한 인문학적 가설을 검증하거나 수립할 수 있었다. 통설에 의하면 전 세계에 널리 퍼져 있던 야생 말은 남 시베리아 초원지역에서 최초로 가축화된 후, 각지로 퍼져 나가면서 그 지역 야생 말과 교배하여 오늘날 세계 각지에서 볼 수 있는 사육마의 유전적 원형이 완성된 것으로 보았다. 다만 최근에는 활발한 유전체 분석을 통해 말 사육이 세계 각지에서 독립적으로 여러 차례 역사적으로 발생하였을 가능성 역시 무시할 수 없음이 밝혀졌다. 한국의 경우에는 기원전부터 말 사육이 있었고 그 전통은 역사적으로 계속 계승되었지만 13세기 몽골을 통해 유입된 말들이 현대 말의 유전자형에 큰 영향을 주었을 것이라 짐작되므로 13세기를 전후하여 우리나라에 존재했던 말 유전형은 큰 변화를 겪었을 가능성이 있다. 다만 이러한 가능성을 학술적으로 확신하기에는 아직도 많은 자료가 필요하다라는 점은 분명하므로 우리나라 및 동아시아 고고학 발굴현장에서 발견되는 말 뼈에 대한 보다 충실한 유전적 연구가 앞으로도 계속 시행될 필요가 있다.

REFERENCES

1. Lin M, Miracle P, Baker G. Towards the identification of the exploitation of cattle labour from distal metapodials. *J Archaeol Sci*. 2016;66:44-56.
2. Hong JH, Oh CS, Cho CW, Shin YM, Cho TS, Shin DH. Mitochondrial DNA analysis of *Bos taurus* bone collected from ruins of the Joseon period in a tributary of the Cheonggyecheon creek, South Korea. *J Archaeol Sci: Rep*. 2018;17:785-92.
3. Hong JH, Shin DH. Origin and diffusion of Northeast Asian cattle. *Hanguk Sanggosa Hakbo* 2019;105:259-77. Korean.
4. Diamond J. *Guns, Germs, and Steel: The Fates of Human Societies*. New York: Norton; 1997. p. 480.
5. Diamond J. Evolution, consequences and future of plant and animal domestication. *Nature*. 2002;418:700-7.
6. Teletchea, F. Animal domestication: a brief overview, animal domestication. *IntechOpen* 2019. doi: 10.5772/intechopen.86783.
7. Levine MA. The origins of horse husbandry on the Eurasian steppe. In: Levine MA, Rassamakin TT, Kislenko AM, Tatarintseva NS, editors. *Late Prehistoric Exploitation of the Eurasian Steppe*. Cambridge: McDonald Institute; 1999. pp. 5-58.
8. Librado P, Fages A, Gaunitz C, Leonardi M, Wagner S, Khan N, et al. The evolutionary origin and genetic makeup of domestic horses. *Genetics*. 2016;204:423-34.
9. Gilbert M, Nicolas G, Cinardi G, Van Boeckel TP, Vanwambeke SO, Wint GRW, et al. Global distribution data for cattle, buffaloes, horses, sheep, goats, pigs, chickens and ducks in 2010. *Sci Data*. 2018;5:180227.
10. Achilli A, Olivieri A, Soares P, Lancioni H, Hooshiar Kashani B, Perego UA, et al. Mitochondrial genomes from modern horses reveal the major haplogroups that underwent domestication. *Proc Natl Acad Sci U S A*. 2012;109:2449-54.
11. Kang IU. *Yulasia yeogsa gihaeng*. Seoul: Minumsa. 2015. Korean.
12. Anthony DW. *The horse, the wheel, and language: how Bronze-Age riders from the Eurasian steppes shaped the modern world*. Princeton: Princeton University Press; 2010.
13. Simǎqiǎn. *Shǐjì*. In: Kim WJ. translate. Seoul. Minumsa. 2015. Korean.
14. Kim BJ. The collapse of Kochosun from the viewpoint of Han Dynasty. *J Kor Anc Hist* 2008;50;5-50. Korean.
15. Choi SG. The trade of 'huiqiu (穢裘)' between Weimanchosǒn (衛滿朝鮮) and the Xiongnu (匈奴). Master's Thesis. Korea University. 2016. Korean.
16. Kim JS. Research on the raising of horses and its symbolic status in the ancient Shilla society. *J Kor Hist* 2003;123:21-53. Korean.
17. Kim IW. The breeding of horses and cattle in Tamna during Koryo Dynasty. *Rev Kor Hist* 2005;78:79-109. Korean.
18. Ki HC, Shin EK, Woo EJ, Lee E, Hong JH, Shin DH. Horse-riding accidents and injuries in historical records of Joseon Dynasty, Korea. *Int J Paleopathol*. 2018;20:20-5.

19. Allentoft ME, Sikora M, Sjögren KG, Rasmussen S, Rasmussen M, Stenderup J, et al. Population genomics of Bronze Age Eurasia. *Nature*. 2015;522:167-72.
20. de Barros Damgaard P, Martiniano R, Kamm J, Moreno-Mayar JV, Kroonen G, Peyrot M, et al. The first horse herders and the impact of early Bronze Age steppe expansions into Asia. *Science*. 2018;360:eaar7711.
21. Gaunitz C, Fages A, Hanghøj K, Albrechtsen A, Khan N, Schubert M, et al. Ancient genomes revisit the ancestry of domestic and Przewalski's horses. *Science*. 2018;360:111-4.
22. Librado P, Der Sarkissian C, Ermini L, Schubert M, Jónsson H, Albrechtsen A, et al. Tracking the origins of Yakutian horses and the genetic basis for their fast adaptation to subarctic environments. *Proc Natl Acad Sci U S A*. 2015;112:E6889-97.
23. Larson G, Piperno DR, Allaby RG, Purugganan MD, Andersson L, Arroyo-Kalin M, et al. Current perspectives and the future of domestication studies. *Proc Natl Acad Sci U S A*. 2014;111:6139-46.
24. Zeder MA. Core questions in domestication research. *Proc Natl Acad Sci U S A*. 2015;112:3191-8.
25. Larson G, Burger J. A population genetics view of animal domestication. *Trends Genet*. 2013;29:197-205.
26. Zeder MA. Pathways to animal domestication. In: Gepts P, Famula TR, Bettinger RL, et al. editors. *Biodiversity in Agriculture: Domestication, Evolution, and Sustainability*. Cambridge: Cambridge University Press; 2012.
27. Marshall FB, Dobney K, Denham T, Capriles JM. Evaluating the roles of directed breeding and gene flow in animal domestication. *Proc Natl Acad Sci U S A*. 2014;111:6153-8.
28. Forsten A. The Late Pleistocene-Holocene horses, not asses, from Japan (Mammalia, Perissodactyla, Equus). *Geobios*. 1998;31:545-8.
29. Bignon O, Baylac M, Vigne JD, Eisenmann V. Geometric morphometrics and the population diversity of Late Glacial horses in Western Europe (*Equus caballus arcelini*): phylogeographic and anthropological implications. *J Archaeol Sci*. 2005;32:375-91.
30. Naundrup PJ, Svenning JC. A geographic assessment of the global scope for rewilding with wild-living horses (*Equus ferus*). *Plos One*. 2015;0132359.
31. Solow AR, Roberts DL, Robbirt KM. On the Pleistocene extinctions of Alaskan mammoths and horses. *Proc Natl Acad Sci U S A*. 2006;103:7351-3.
32. Sommers RS, Benecke N, Lõugas L, Nelle O, Schmölcke U. Holocene survival of the wild horse in Europe: a matter of open landscape?. *J Quat Sci*. 2011;26:805-12.
33. Groves CP. Horses, asses and zebras in the wild. Newton Abbot: David & Charles; 1974.
34. Boyd LE. The behaviour of Przewalski's horses and its importance to their management. *Appl Anim Behav Sci*. 1991;29:301-18.
35. Outram AK, Steer NA, Bendrey R, Olsen S, Kasparov A, Zaibert V, et al. The earliest horse harnessing and milking. *Science*. 2009;323:1332-5.
36. Cho GJ, Cho BW. Microsatellite DNA typing using 16 markers for parentage verification of the Korean native horse. *Asian-Australasian J Anim Sci*. 2004;17:750-4.
37. Chon GJ. Genetic relationship and characteristics using microsatellite DNA loci in horse breeds. *J Life Sci*. 2007;17:699-705.
38. Han H, Zhang Q, Gao K, Yue X, Zhang T, Dang R, et al. Y-Single nucleotide polymorphisms diversity in Chinese indigenous horse. *Asian-Australasian J Anim Sci*. 2015;28:1066-74.
39. Lippold S, Knapp M, Kuznetsova T, Leonard JA, Benecke N, Ludwig A, et al. Discovery of lost diversity of paternal horse lineages using ancient DNA. *Nat Commun*. 2011;2:450.
40. Janečka JE, Davis BW, Ghosh S, Paria N, Das PJ, Orlando L, et al. Horse Y chromosome assembly displays unique evolutionary features and putative stallion fertility genes. *Nat Commun*. 2018;9:2945.
41. Felkel S, Vogl C, Rigler D, Dobretsberger V, Chowdhary BP, Distl O, et al. The horse Y chromosome as an informative marker for tracing sire lines. *Sci Rep*. 2019;9:6095.
42. Hughes JF, Skaletsky H, Pyntikova T, Graves TA, van Daalen SK, Minx PJ, et al. Chimpanzee and human Y chromosomes are remarkably divergent in structure and gene content. *Nature*. 2010;463:536-9.
43. Wallner B, Vogl C, Shukla P, Burgstaller JP, Druml T, Brem G. Identification of genetic variation on the horse y chromosome and the tracing of male founder lineages in modern breeds. *PLoS One*. 2013;8:e60015.
44. Haag-Liautard C, Coffey N, Houle D, Lynch M, Charlesworth B, Keightley PD. Direct estimation of the mitochondrial DNA mutation rate in *Drosophila melanogaster*. *PLoS Biol*. 2008;6:e204.
45. Brown WM, Wright JW. Mitochondrial DNA analysis and the origin and relative age of parthenogenetic lizards (genus *Cnemidophorus*). *Science*. 1979;4386:1247-9.
46. Hong JH. Mitochondrial DNA D-loop analysis of *Bos taurus* bones collected from *Cheonggyecheon* archaeological site of Joseon Dynasty. Master's Thesis. Seoul National University. 2016. Korean.
47. Xu X, Árnason U. The complete mitochondrial DNA sequence of the horse, *Equus caballus*: extensive heteroplasmy of the control region. *Gene*. 1994;148:357-62.
48. Othman OE, Mahrous KF, Shafey HI. Mitochondrial DNA genetic variations among four horse populations in Egypt. *J Genet Eng Biotechnol*. 2017;15:469-74.

49. Jansen T, Forster P, Levine MA, Oelke H, Hurler M, Renfrew C, et al. Mitochondrial DNA and the origins of the domestic horse. *Proc Natl Acad Sci U S A*. 2002;99:10905-10.
50. Warmuth V, Eriksson A, Bower MA, Barker G, Barrett E, Hanks BK, et al. Reconstructing the origin and spread of horse domestication in the Eurasian steppe. *Proc Natl Acad Sci U S A*. 2012;109:8202-6.
51. Librado P, Gamba C, Gaunitz C, Der Sarkissian C, Pruvost M, Albrechtsen A, et al. Ancient genomic changes associated with domestication of the horse. *Science*. 2017;356:442-5.
52. Cieslak M, Pruvost M, Benecke N, Hofreiter M, Morales A, Reissmann M, et al. Origin and history of mitochondrial DNA lineages in domestic horses. *Plos One*. 2010;5:e15311.
53. Lira J, Linderholm A, Olaria C, Brandström Durling M, Gilbert MT, Ellegren H, et al. Ancient DNA reveals traces of Iberian Neolithic and Bronze Age lineages in modern Iberian horses. *Mol Ecol*. 2010;19:64-78.
54. Wutke S, Sandoval-Castellanos E, Benecke N, Döhle HJ, Friederich S, Gonzalez J, et al. Decline of genetic diversity in ancient domestic stallions in Europe. *Sci Adv*. 2018;4:eaap9691.
55. Arbuckle BS. *A Companion to the Archaeology of the Ancient Near East*. Hoboken: Wiley; 2012. pp. 201-19.
56. Statistics Korea. The current status of the horse breeding in horse breeders. The survey on horse industry. 2020. (http://kosis.kr/statHtml/statHtml.do?orgId=114&tblId=DT_114051N_004&conn_path=I2)
57. Kang M. Study on the management and influence of the Tamra ranch in the late Goryeo Dynasty. *Tamlamunhwa*. 2016;52:67-103. Korean.
58. Northeast Asian History Foundation. *Yeogju Hanyuàn (翰苑)*. Seoul: Northeast Asian History Foundation. 2018. Korean.
59. Kang IU. Gwahamawa peuleujebalseukimal. In: *Jinsil-eun yumul-e issda*. Seoul: Samtoh. 2017. pp. 116-21. Korean.
60. Jung Y-H, Han SH, Shin T, Oh MY. Genetic characterization of horse bone excavated from the Kwakji archaeological site, Jeju, Korea. *Mol Cells*. 2002;14:224-30.
61. Lee JJ. Domesticated pig in Korea: its socioeconomic and symbolic context. *Hanguk Kogo-Hakbo*. 2011;79:131-174. Korean.
62. Jung CW. A study on animal remains in the Iron Age - Focused on Southern coasts of Gyeongnam -. Master's Thesis. Mokpo University. 2011. Korean.

간추림 : 말은 인간 문명의 형성, 발전 및 그 확산에 가장 크게 영향을 끼친 가축으로 그 기원과 확산의 문제는 유라시아는 물론 전 세계 고고학 및 인류학 연구의 핵심적인 주제이다. 기존 연구 결과에 따르면 전 세계 사육마는 Y 유전자 다형성이 극도로 낮은 반면 미토콘드리아 유전자형이 매우 다양한데 이는 최초의 사육마가 시베리아 초원지대에서 약 5,500년 전 가축화한 이후 전 세계로 확산되어 각지의 야생 암말들과 교배하여 후손을 낳은 결과라고 추정되었다. 하지만 최근에는 활발한 유전체 분석을 통해 말 사육이 세계 각지에서 독립적으로 여러 차례 역사적으로 발생하였을 가능성 역시 무시할 수 없음이 밝혀졌다. 이 연구에서는 이러한 고고학 및 유전학적 연구 결과를 정리하여 살펴보고 이를 토대로 우리나라 및 동아시아 말의 역사적 변천에 대한 향후 연구 전망에 대해 살펴보고자 하였다. 한반도에서는 예부터 다양한 종류의 말이 사육되었던 역사 기록을 찾아볼 수 있으나 아직 이에 대한 유전학적 연구는 많지 않다. 역사 기록에 따르면, 13세기 몽골을 통해 한반도로 유입된 말들이 현대 말의 유전자형에 큰 영향을 주었을 것이라 짐작되므로 우리나라에 존재했던 옛 말 유전형은 큰 변화를 겪었을 것으로 생각된다. 다만 이러한 가능성을 학술적으로 확신하기에는 아직도 많은 자료가 필요하다는 점은 분명하며 우리나라 및 동아시아 고고학 발굴현장에서 발견되는 말 뼈에 대한 유전적 연구가 앞으로도 계속 시행될 필요가 있다.

찾아보기 낱말 : 사육마, 사육화, 유전학, Y 유전체, 미토콘드리아 DNA, 계통분석