

미토콘드리아 DNA D-loop 영역의 하플로타입에 대한 네트워크 분석으로 추정하는 동아시아 돼지 사육의 역사적 확산과정

신혜주¹, 홍종하², 이양수³, 성연빈², 신동훈¹

¹서울대학교 의과대학 해부학교실, ²경희대학교 한국고대사·고고학연구소, ³국립청주박물관

Network Analysis of Mitochondrial DNA D-loop Region to Reveal the Historical Spread of Domesticated Pigs in East Asia

Hyejoo Shin¹, Jong Ha Hong², Yang Su Yi³, YounBin Sung², Dong Hoon Shin¹

¹Department of Anatomy and Cell Biology, Seoul National University

²Institute of Korean Archaeology and Ancient History, Kyung Hee University

³Cheongju National Museum

Abstract : The domestication of pigs in East Asia is believed to have been independently established in several regions of China, including the Yellow River basin, before spreading to areas such as Korea and Japan. However, this view is based on archaeological excavation reports and has not yet been fully clarified from a genetic perspective. This study conducted a haplotype-based network analysis on the mitochondrial DNA D-loop region (138 bp) of ancient and modern wild and domesticated pigs previously reported in Korea, Japan, and China, aiming to genetically explore the origins and spread of pig domestication in this region. As a result, haplotypes such as H1, H2, H3, and H6—reported in Chinese pigs—were found to exhibit characteristics corresponding to the ancestors of domesticated pigs in East Asia, confirming through network analysis that China was the early center of pig domestication in the region. On the other hand, the establishment and spread of domesticated pigs in Korea and Japan remain unclear even through this analysis, indicating the need for further supplementary research.

Keywords : Network analysis, Mitochondrial DNA D-loop, Pig domestication, Korea, China, Japan

서론

이 연구는 서울대학교병원 교육연구자문장려비(2025년) 및 한국 과학기술정보통신부와 한국연구재단의 지원(NRF-2023R1A2C1006785)을 받아 수행되었음을 밝힌다.

저자(들)는 '의학논문 출판윤리 가이드라인'을 준수합니다.

저자(들)는 이 연구와 관련하여 이해관계가 없음을 밝힙니다.

Received: March 26, 2025; **Revised:** July 21, 2025;

Accepted: August 5, 2025

Co-correspondence to: 홍종하 (경희대학교 한국고대사·고고학연구소), 신동훈 (서울대학교 의과대학 해부학교실)

E-mail: archaev@gmail.com (J.H. Hong), cuteminjae@gmail.com (D.H. Shin)

돼지(*Sus scrofa*)의 사육은 인류사에 있어 가장 중요한 사건 중 하나로서 그 기원과 확산과정을 규명하는 것은 동물고고학 분야에서 핵심적인 연구 주제의 하나이다. 최근 연구에 의하면, 야생 멧돼지는 대략 400만 년 전 동남아시아 제도 (Island Southeast Asia; ISEA)에서 기원하여 이후 유라시아 대륙을 북상하며 확산되어 아시아 및 유럽에 분포하는 현대

멧돼지의 조상이 된 것으로 추정된다[1].

최근의 고고학적 보고는 돼지가 최소한 두 지역에서 독립적으로 사육되었음을 보여주는데 첫 번째는 근동 지역(Near East)이며 대략 일만 년 전 신석기시대 유적지(Çayönü Tepesi)에서 현재까지 발견된 것 중 가장 오래된 돼지 사육의 흔적이 보고되었다[1-4]. 근동에서 확인된 돼지는 약 9,000년 전 유럽으로도 확산되었다고 하는데 이 과정에서 현재의 멧돼지와 반복적으로 교잡되어 유전적으로 다양하게 되었다[5].

돼지가 처음 사육된 지역 중 또 다른 유력한 후보는 중국으로, 황하-회하 유역에서 가장 먼저 사육되기 시작하였다고 하며 이 외에도 양자강 유역이나 중국 동북부에서 독립적 돼지 사육이 개시된 정황이 있다[6]. 중국에서 돼지 사육의 흔적이 보이는 가장 오래된 유적은 자후(賈湖, 9,000 BP), 츠산(磁山, 8,000 BP), 다디완(大地灣, 8,000 BP) 등 황하 유역에 분포하는데 이는 중국이 동아시아 돼지 사육의 중심지로서 아주 일찍부터 기능하고 있었다는 것을 입증하고 있다[6-12].

독립적 기원을 가진 유럽과 동아시아의 돼지는 유전적으로 서로 차이가 확인되었는데 아시아 돼지의 경우 그 내부에 서로 다른 기원을 가진 여러 그룹이 혼재해 있는 반면 유럽 돼지는 대체로 단일한 유전적 기원을 가지고 있는 것으로 알려져 있다[13]. 중국에서 성립한 동아시아의 돼지 사육은 그 후 한국과 일본 등 인접국가로도 확산된 것으로 추정된다. 이러한 돼지의 확산과정과 관련된 동아시아 지역 고고학 보고에 대해서는 본 연구진의 지난 논문에서 자세히 다루었다[14]. 먼저 한반도 남부의 경우 사육종이라고 확실하게 판정할 수 있는 돼지 유존체는 초기철기~원삼국시대가 되어야 확인된다는 주장이 있는 반면 그 사육의 시작을 기원전 5세기경까지도 소급 가능하여 단면원형점토대토기 단계에는 이미 한반도 남부에서 돼지 사육이 시작되었다는 견해도 소개하였다[14].

한편 일본 열도에서 돼지 사육이 언제 시작되었는가 하는 문제에 대해서는 조몬시대(縄文時代)에 이미 초보적 돼지 사육이 진행되고 있었다는 주장과 함께 그러한 가능성은 열어둘 수 있어도 돼지의 본격적인 사육은 역시 야요이시대에 도작과 함께 대륙에서 도래한 야요이돼지(弥生豚)가 서일본

에 출현하여 열도 전역으로 확대되는 사실과 관련이 있다는 주장이 우세하다 하였다[14].

이처럼 중국에서 기원한 사육종 돼지가 동아시아 각지로 확산하는 과정은 현재까지 조사된 고고학 발굴의 결과를 통해서 추정되지만 이 과정을 분명히 보여줄 수 있는 유전학적 연구는 아직 미흡하여 그 양상이 아직 완전히 밝혀졌다 할 수는 없다. 본 연구는 이에 한국, 일본, 중국에서 기존에 보고된 고대 및 현대의 멧돼지와 사육돼지 미토콘드리아 DNA D-loop 영역에 대한 유전정보를 수집하여 하플로타입(haplotype) 네트워크 분석을 수행함으로써 동아시아 돼지 사육의 역사적 기원과 확산 경로를 보다 구체적으로 추정해 보고자 하였다.

재료 및 방법

본 연구에서 분석한 데이터는 GenBank (<http://www.ncbi.nlm.nih.gov/genbank>)에서 수집한 총 2,993개의 사육종 및 야생 돼지(*Sus scrofa*) 미토콘드리아 DNA(mtDNA) D-loop 서열이다. 분석에 사용된 유전자 염기서열의 길이는 138 bp이다. 유전자 분석에는 일본 야생 돼지 미토콘드리아 DNA 서열(GenBank 접근 번호: D42171)을 참조하였으며, 분석 위치는 해당 서열의 203~341 지점으로 Okumura et al.(1996)의 연구에서도 이 부위가 포함되어 조사된 바 있다[15].

GenBank에서 수집한 mtDNA D-loop 서열정보 중 한국에서 보고된 수는 총 466개로, 현대 멧돼지 423개와 현대 사육돼지 43개이다. 한편 중국에서는 총 2,261개(고대 돼지: 56, 현대 멧돼지: 168, 현대 사육돼지: 2,037), 일본에서는 총 266개(고대 돼지: 67, 현대 멧돼지: 174, 현대 사육돼지: 25)의 mtDNA D-loop 서열정보가 수집되었다(Table 1). 중국과 일본의 경우 고고학 발굴현장에서 수습한 돼지 뼈에서 추출한 고대 DNA(중국: 56, 일본: 67)가 본 연구에 활용되었는데 그 안에는 사육의 증거가 확실한 개체와 그렇지 않은 개체가 섞여 있다. 야생의 멧돼지가 사육화하면 형태가 이에 맞게 변화하는데 그러한 골학적 특징을 고대 돼지 뼈에서 확인하지 못하면 이는 사육종이라고 확신할 수 없게 된다. 한편 한국

Table 1. The number of *Sus scrofa* mitochondrial D-loop sequences used for network analysis in this study

Type	Korea				China				Japan				T
	A	W	D	ST	A	W	D	ST	A	W	D	ST	
Number of sequences	–	423	43	466	56	168	2037	2261	67	174	25	266	2993
Number of haplotypes	–	14	4	17	11	26	42	64	25	24	11	47	114

ST: Subtotal; T: Total; W: Wild boar (modern); D: Domestic pigs (modern); A: ancient *Sus scrofa*

Table 2. Archaeological and GenBank information of ancient *Sus scrofa* DNA used in this study. Haplotypes of network analysis are also available

Country	Excavation sites	Estimated date	Absolute dating (BP)	D or W	Description in literature	Accession No. (GenBank)	Reference	Haplotype
China	Xinglongwa	Neolithic (Phase II)	8,000~7,400	D	Ancient pig	dXLW1	[26]	H1
China	Cishan	Cishan	7,785~7,665	D	Ancient pig	dCS2	[26]	
China	Jiahu	Peiligang (JiahuII)	8,600~8,200	D	Ancient pig	dJH2	[26]	
China	Jiahu	Peiligang (JiahuII)	8,600~8,200	D	Ancient pig	FJ601539	[25]	
China	Qinglongquan	Middle Shijiahe Culture	4,400~4,200	D	Ancient pig	dQLQ1~4	[26]	
China	Changning	Qijia culture	4,200~3,700	D	Ancient pig	dCN1	[26]	
Japan	Kitahara shell midden	Early Yayoi~Heian	2,000~1,700	N	Archaeological specimens	AB050869	[32]	
Japan	Nagarabaru	Early Yayoi~Heian	2,000~1,700	N	Archaeological specimens	AB050876	[32]	
Japan	Nishi shell midden							
Japan	Rebunge shell midden	Yayoi	2,300~1,700	N	Ancient <i>Sus scrofa</i>	AB089441	[33]	
Japan	Irie shell midden	Late Jomon	4,000~3,000	N	Ancient <i>Sus scrofa</i>	AB089442, 43	[33]	
Japan	Mibiki	Early Jomon	6,100~4,700	N	Ancient <i>Sus scrofa</i>	AB089476, 77, 79	[33]	
Japan	Kiyuna	Recent Times	18 Cent. AD	N	Archaeological specimens	AB050881	[32]	
Japan	Fujiduka	Middle Jomon	4,700~4,000	N	Ancient <i>Sus scrofa</i>	AB089460	[33]	
China	Nanzhuangtou	Early Neolithic	10,500~9,700	D	Ancient pig	dNZT1~3	[26]	H2
China	Wangchenggang	Erligang	3,550~3,100	D	Ancient pig	dWCG1	[26]	
China	Wangchenggang	Erligang	3,550~3,100	D	Ancient pig	FJ601544	[25]	
China	Taosi	Longshan	4,350~3,850	D	Ancient pig	dTS3	[26]	
China	Taosi	Longshan	4,350~3,850	D	Ancient pig	FJ601542	[25]	
China	Nanzhuangtou	Early Neolithic	10,505~10,270	D	Ancient pig	dNZT4	[26]	H3
China	Jiahu	Jiahu (phase I)	9,000~8,600	D	Ancient pig	dJH1	[26]	
China	Jiahu	Jiahu (phase I)	9,000~8,600	D	Ancient pig	FJ601538	[25]	
China	Qinglongquan	Middle shijiahe	4,400~4,200	D	Ancient pig	dQLQ5	[26]	
China	Gaohong	Shang dynasty	3,500~3,200	D	Ancient pig	dGH2, 4	[26]	
China	Gaohong	Shang dynasty	3,500~3,200	D	Ancient pig	FJ601533, 35	[25]	
Japan	Asahi	Middle Yayoi	N	N	<i>Sus</i> specimens	AB077469	[34]	
Japan	Agata	Final Jomon~Early Yayoi	N	N	<i>Sus</i> specimens	AB077472, 73	[34]	
Japan	Shimotakabora	Late Jomon	3,000~2,000	N	Ancient <i>Sus scrofa</i>	AB089469~71	[33]	
Japan	Tobune	Late Jomon	4,000~3,000	N	Ancient <i>Sus scrofa</i>	AB089472~75	[33]	
China	Wadian	Late Longshan	4,150~3,950	D	Ancient pig	dWD1	[26]	H4
China	Wadian	Late Longshan	4,150~3,950	D	Ancient pig	FJ601545	[25]	
China	Dashanqian	Xiajiadian	4,000~3,500	D	Ancient pig	dDSQ1	[26]	H6
China	Lajia	Qijia Culture	~4,000	D	Ancient pig	dLJ1~3	[26]	
China	Gaohong	Shang dynasty	3,500~3,200	D	Ancient pig	dGH1, 3, 5, 6	[26]	
China	Taosi	Longshan	4,350~3,850	D	Ancient pig	dTS1, 2, 4	[26]	

Table 2. Continued

Country	Excavation sites	Estimated date	Absolute dating (BP)	D or W	Description in literature	Accession No. (GenBank)	Reference	Haplotype
China	Gaohong	Shang dynasty	3,500~3,200	D	Ancient pig	FJ601532, 34, 36, 37	[25]	
China	Taosi	Longshan	4,350~3,850	D	Ancient pig	FJ601540, 41, 43	[25]	
Japan	Ara shell midden	Early Yayoi-Heian	2,000~1,700	N	Archaeological specimens	AB050878, 79	[32]	
Japan	Wakuta Kiln	Recent Times	16 Cent. AD	N	Archaeological specimens	AB050880	[32]	
Japan	Miyamaegawa	Late Yayoi~Early Kofun	N	N	<i>Sus</i> specimens	AB077474	[34]	
Japan	Arafu	N	N	W	イノシシ属 (<i>Sus scrofa</i>)	AB900775	[35]	
China	Cishan	Cishan	7,665~7,575	D	Ancient pig	dCSI	[26]	H7
China	Wadian	Late Longshan	4,150~3,950	D	Ancient pig	dWD3	[25]	
China	Wadian	Late Longshan	4,150~3,950	D	Ancient pig	FJ601547	[25]	
China	Xinglongwa	Neolithic (Phase II)	7,580~7,480	D	Ancient pig	dXLW2	[26]	H10
China	Wadian	Late Longshan	4,150~3,950	D	Ancient pig	dWD2	[26]	
China	Wadian	Late Longshan	4,150~3,950	D	Ancient pig	FJ601546	[25]	
Japan	Kiyuna	Recent Times	18 Cent. AD	N	Archaeological specimens	AB050882	[32]	
Japan	Omonawa	Middle Jomon~Heian	5,000~1,000	W	Archaeological wild boar samples	LC404155	[36]	H12
Japan	Tokyo	N	N	N	<i>Sus</i> samples	LC306653	[35]	H21
China	Wanfabozi	Warring State	5,000~4,000	D	Ancient pig	dWBP1	[26]	H54
Japan	Arafu	N	N	W	イノシシ属 (<i>Sus scrofa</i>)	AB900778	[35]	H65
Japan	Omonawa	Middle Jomon~Heian	5,000~1,000	W	Archaeological wild boar samples	LC404156	[36]	H69
Japan	Shimizu shell midden	Early Yayoi~Heian	2,000~1,700	N	Archaeological specimens	AB050870, 72~74	[32]	H70
Japan	Kitahara shell midden	Early Yayoi~Heian	2,000~1,700	N	Archaeological specimens	AB050871	[32]	
Japan	Nagarabaru	Early Yayoi~Heian	2,000~1,700	N	Archaeological specimens	AB050877	[32]	
Japan	Nishi shell midden							
Japan	Ohtabaru	N	N	W	イノシシ属 (<i>Sus scrofa</i>)	AB900772	[35]	
Japan	Kanda	N	N	W	イノシシ属 (<i>Sus scrofa</i>)	AB900773	[35]	
Japan	Shimogooi-kuwanae	Early~middle Yayoi	N	N	<i>Sus</i> specimens	AB077471	[34]	H71
Japan	Shimizu shell midden	Early Yayoi~Heian	2,000~1,700	N	Archaeological specimens	AB050875	[32]	H87
Japan	Asahi	Middle Yayoi	N	N	<i>Sus</i> specimens	AB077470	[34]	H88
Japan	Sekonohama-cave	Yayoi	2,000~1,700	N	Ancient <i>Sus scrofa</i>	AB089444~51	[33]	H89
Japan	Fujiduka	Middle Jomon	4,700~4,000	N	Ancient <i>Sus scrofa</i>	AB089457, 58, 61, 64, 65, 68	[33]	
Japan	Sangu shell midden	Late Jomon	4,000~3,000	N	Ancient <i>Sus scrofa</i>	AB089452	[33]	H90
Japan	Sangu shell midden	Late Jomon	4,000~3,000	N	Ancient <i>Sus scrofa</i>	AB089453	[33]	H91
Japan	Sangu shell midden	Late Jomon	4,000~3,000	N	Ancient <i>Sus scrofa</i>	AB089454	[24]	H92
Japan	Sangu shell midden	Late Jomon	4,000~3,000	N	Ancient <i>Sus scrofa</i>	AB089455	[33]	H93

Table 2. Continued

Country	Excavation sites	Estimated date	Absolute dating (BP)	D or W	Description in literature	Accession No. (GenBank)	Reference	Haplotype
Japan	Fujiduka	Middle Jomon	4,700~4,000	N	Ancient <i>Sus scrofa</i>	AB809456	[33]	H94
Japan	Fujiduka	Middle Jomon	4,700~4,000	N	Ancient <i>Sus scrofa</i>	AB089459	[33]	H95
Japan	Fujiduka	Middle Jomon	4,700~4,000	N	Ancient <i>Sus scrofa</i>	AB089462	[33]	H96
Japan	Fujiduka	Middle Jomon	4,700~4,000	N	Ancient <i>Sus scrofa</i>	AB089463	[33]	H97
Japan	Fujiduka	Middle Jomon	4,700~4,000	N	Ancient <i>Sus scrofa</i>	AB089466	[33]	H98
Japan	Fujiduka	Middle Jomon	4,700~4,000	N	Ancient <i>Sus scrofa</i>	AB089467	[33]	H99
Japan	Mibiki	Early Jomon	6,100~4,700	N	Ancient <i>Sus scrofa</i>	AB089478	[33]	H100
Japan	Tokyo	N	N	N	<i>Sus</i> bone samples	LC306654	[37]	H101
China	Dashanqian	Xiajiadian	4,000~3,500	D	Ancient pig	dDSQ2	[26]	H102
China	Guchengzhai	Late Longshan	4,150~3,950	D	Ancient pig	dGCJ1	[26]	H103
China	Guchengzhai	Late Longshan	4,150~3,950	D	Ancient pig	FJ601530	[25]	
China	Guchengzhai	Late Longshan	4,150~3,950	D	Ancient pig	dGCJ2	[26]	H104
China	Guchengzhai	Late Longshan	4,150~3,950	D	Ancient pig	FJ601531	[25]	

D or W: Domestic or Wild; D: Possibly wild boar; N: Not available for identification

의 경우 현재까지 고대 사육돼지 DNA 보고가 없어 이번 연구에서 이에 대한 분석은 불가능하였다. 따라서 총 2,993개의 돼지 mtDNA D-loop 서열 중 고대 DNA는 123개, 현대 DNA는 2,870개이다.

Table 2는 본 연구에서 이용한 중국과 일본의 고대 돼지 뼈에 대한 데이터의 정보를 요약한 것으로 발굴 위치, 추정 연대, 참고문헌 등도 함께 표시되어 있다.

수집된 염기서열의 정렬에는 Geneious Prime (버전: 2021.2.2; 뉴질랜드 오클랜드) 소프트웨어를 사용하였다. 모든 염기서열 데이터는 참조서열인 D42171에 맞추어 정렬하였다. 다음으로 DnaSP v.6 (스페인 바르셀로나) 소프트웨어를 이용하여 하플로타입 수(H)와 하플로타입 다양성(Hd)을 분석하였다[16,17]. 수집한 염기서열 정보는 DnaSP v.6 소프트웨어를 통해 하플로타입 데이터 파일로 변환된 후, Network v.10.2 (Fluxus Technology Ltd., <http://www.fluxus-technology.com>) 소프트웨어를 이용하여 Median-Joining (MJ) 네트워크 분석을 수행하였다. 분석 결과 하플로타입 네트워크 내의 중심에 위치하고, 상대적으로 높은 출현 빈도를 가지며, 하플로타입 간의 연결선이 많으면서도 지리적으로 널리 분포된 경우 이를 돼지의 조상 하플로타입(ancestral haplotype)으로 정의하였다[18].

결 과

이 연구의 대상이 된 미토콘드리아 DNA D-loop 영역은 높은 변이율과 모계유전 특성을 기반으로 집단유전학 연구에서 개체 간 또는 집단 간 유전적 차이와 다양성(diversity), 근연성(relatedness) 등을 평가하는 데 있어 매우 중요하다[19,20]. 미토콘드리아 DNA D-loop 연구는 돼지의 사육과 확산에 대해서도 중요한 유전학적 정보를 제공하였는데 유럽과 아시아의 멧돼지가 각각 독립적으로 가축화된 사실, 현대 사육돼지를 구성하는 다양한 지역 멧돼지의 계통형 등을 확인할 수 있었으며 일본 오키나와 고대 돼지의 유입과 유전적 연속성 등도 이를 통해 논의할 수 있었다[21-23].

본 연구에서는 총 2,993개의 돼지(*Sus scrofa*) 미토콘드리아 D-loop 서열(한국: 466개, 중국: 2,261개, 일본: 266개)을 분석한 결과 먼저 각국에서 보고된 현대 멧돼지와 사육돼지의 미토콘드리아 DNA D-loop 하플로타입 수(H)와 다양성(Hd) 값을 정리할 수 있었다(Table 3). 요약하면, 현대 멧돼지는 중국의 하플로타입 다양성(0.91)이 한국(0.77)이나 일본(0.72)보다 높았지만 사육돼지에서는 일본의 다양성(0.91)이 한국(0.58)과 중국(0.82)보다 높았다. 한국의 사육돼지는 일본이나 중국 등 주변 국가에 비해 하플로타입 다양성이 매우

Table 3. The haplotype of diversity of modern wild boar and domesticated pigs from Korea, China, and Japan

Country	Type	n	H	Hd
Korea	W	423	14	0.77
	D	43	4	0.58
China	W	168	26	0.91
	D	2,037	42	0.82
Japan	W	174	24	0.72
	D	25	11	0.91

W: Wild boar (modern), D: Domestic pigs (modern), n: The number of taxa, H: The number of haplotypes, Hd: Haplotype diversity

났었는데, 이는 한국의 사육돼지 서열 대부분이 제주도에서 보고되어 우리나라 전역에서 사육되는 돼지의 유전적 다양성을 잘 반영하지 못하였던 때문으로 생각된다. Table 4에는 한국, 중국 및 일본의 멧돼지 및 사육돼지에서 확인된 미토콘드리아 DNA D-loop 하플로타입 총 114개가 정리되어 있다.

다음으로 2,993개의 돼지(*Sus scrofa*) 미토콘드리아 D-loop 서열에 대해 네트워크 분석을 수행한 결과, 조상(ancestral) 하플로타입으로 H1, H2, H3, H6를 확인하였다. 이 네 개의 하플로타입은 네트워크의 중심에 위치하고 각각 높은 발생 빈도와 다수의 연결(edge)을 가지고 있으며 지리적으로도 널리 분포되는 등 Emerson et al. (2011)이 지정한 조상

Table 4. Haplotypes revealed by the network analysis on *sus scrofa* mitochondrial DNA D-loop.

Haplotypes	Korea			China			Japan			Total	Haplotypes	Korea			China			Japan			Total
	A	W	D	A	W	D	A	W	D			A	W	D	A	W	D	A	W	D	
H1*	-	-	-	9	14	296	10	11	6	346	H33	-	-	-	-	-	1	-	-	-	1
H2*	-	54	19	7	20	554	-	1	2	657	H34	-	-	-	-	-	1	-	-	-	1
H3*	-	4	-	8	16	325	10	4	-	367	H35	-	-	-	-	-	1	-	-	-	1
H4	-	-	-	2	-	2	-	-	-	4	H36	-	-	-	-	-	1	-	-	-	1
H5	-	-	-	-	-	1	-	-	-	1	H37	-	-	-	-	-	1	-	-	-	1
H6*	-	-	-	18	27	490	5	-	3	543	H38	-	-	-	-	-	2	-	-	-	2
H7	-	-	-	3	-	49	-	-	-	52	H39	-	-	-	-	-	7	-	-	-	7
H8	-	-	-	-	-	18	-	-	-	18	H40	-	-	-	-	17	1	-	-	-	18
H9	-	-	-	-	-	5	-	-	-	5	H41	-	-	-	-	-	1	-	-	-	1
H10	-	-	-	3	2	139	1	-	-	145	H42	-	-	-	-	-	1	-	-	-	1
H11	-	-	-	-	-	1	-	-	-	1	H43	-	-	-	-	3	-	-	5	-	8
H12	-	-	-	-	-	3	1	2	-	6	H44	-	-	-	-	3	-	-	-	-	3
H13	-	-	-	-	-	3	-	-	-	3	H45	-	-	-	-	19	-	-	-	-	19
H14	-	-	-	-	-	10	-	-	-	10	H46	-	-	-	-	2	-	-	-	-	2
H15	-	-	-	-	-	7	-	1	-	8	H47	-	-	-	-	2	-	-	-	-	2
H16	-	-	-	-	-	6	-	-	-	6	H48	-	-	-	-	5	-	-	-	-	5
H17	-	-	-	-	-	2	-	-	-	2	H49	-	-	-	-	15	-	-	-	-	15
H18	-	-	-	-	-	5	-	-	-	5	H50	-	-	-	-	1	-	-	-	-	1
H19	-	-	-	-	-	1	-	-	-	1	H51	-	-	-	-	2	-	-	-	-	2
H20	-	-	-	-	-	38	-	-	-	38	H52	-	-	-	-	3	-	-	-	-	3
H21	-	-	-	-	5	39	1	-	-	45	H53	-	-	-	-	1	-	-	-	-	1
H22	-	-	-	-	-	2	-	-	-	2	H54	-	-	-	1	2	-	-	-	-	3
H23	-	-	-	-	-	1	-	-	-	1	H55	-	-	-	-	1	-	-	-	-	1
H24	-	-	-	-	-	1	-	-	-	1	H56	-	-	-	-	2	-	-	-	-	2
H25	-	-	-	-	-	9	-	-	-	9	H57	-	-	-	-	1	-	-	-	-	1
H26	-	-	-	-	-	5	-	-	-	5	H58	-	-	-	-	1	-	-	-	-	1
H27	-	-	-	-	-	1	-	-	-	1	H59	-	-	-	-	1	-	-	-	-	1
H28	-	-	-	-	-	1	-	-	-	1	H60	-	-	-	-	2	-	-	-	-	2
H29	-	-	-	-	-	1	-	-	-	1	H61	-	-	-	-	1	-	-	-	-	1
H30	-	-	-	-	-	2	-	-	1	3	H62	-	-	-	-	-	-	1	-	-	1
H31	-	-	-	-	-	2	-	-	-	2	H63	-	-	21	-	-	-	-	8	4	33
H32	-	-	-	-	-	1	-	-	-	1	H64	-	-	-	-	-	-	-	11	-	11

Table 4. Continued

Haplotypes	Korea			China			Japan			Total	Haplotypes	Korea			China			Japan			Total
	A	W	D	A	W	D	A	W	D			A	W	D	A	W	D	A	W	D	
H65	-	-	-	-	-	-	1	11	-	12	H91	-	-	-	-	-	1	-	-	1	
H66	-	-	-	-	-	-	-	1	-	1	H92	-	-	-	-	-	1	-	-	1	
H67	-	-	-	-	-	-	-	2	-	2	H93	-	-	-	-	-	1	-	-	1	
H68	-	-	-	-	-	-	-	1	-	1	H94	-	-	-	-	-	1	-	-	1	
H69	-	-	-	-	-	-	1	3	1	5	H95	-	-	-	-	-	1	-	-	1	
H70	-	-	-	-	-	-	8	9	-	17	H96	-	-	-	-	-	1	-	-	1	
H71	-	2	-	-	-	-	1	90	-	93	H97	-	-	-	-	-	1	-	-	1	
H72	-	-	-	-	-	-	-	4	-	4	H98	-	-	-	-	-	1	-	-	1	
H73	-	-	-	-	-	-	-	3	-	3	H99	-	-	-	-	-	1	-	-	1	
H74	-	-	2	-	-	-	-	-	-	2	H100	-	-	-	-	-	1	-	-	1	
H75	-	-	1	-	-	-	-	-	-	1	H101	-	-	-	-	-	1	-	-	1	
H76	-	2	-	-	-	-	-	-	-	2	H102	-	-	-	1	-	-	-	-	1	
H77	-	146	-	-	-	-	-	-	-	146	H103	-	-	-	2	-	-	-	-	2	
H78	-	1	-	-	-	-	-	-	-	1	H104	-	-	-	2	-	-	-	-	2	
H79	-	1	-	-	-	-	-	-	-	1	H105	-	-	-	-	-	-	-	1	1	
H80	-	36	-	-	-	-	-	-	-	36	H106	-	-	-	-	-	-	-	2	2	
H81	-	95	-	-	-	-	-	-	-	95	H107	-	-	-	-	-	-	-	2	2	
H82	-	1	-	-	-	-	-	-	-	1	H108	-	-	-	-	-	-	-	1	1	
H83	-	1	-	-	-	-	-	-	-	1	H109	-	-	-	-	-	-	-	2	2	
H84	-	1	-	-	-	-	-	-	-	1	H110	-	-	-	-	-	-	1	-	1	
H85	-	1	-	-	-	-	-	-	-	1	H111	-	-	-	-	-	-	1	-	1	
H86	-	78	-	-	-	-	-	-	-	78	H112	-	-	-	-	-	-	1	-	1	
H87	-	-	-	-	-	-	1	-	-	1	H113	-	-	-	-	-	-	1	-	1	
H88	-	-	-	-	-	-	1	1	-	2	H114	-	-	-	-	-	-	1	-	1	
H89	-	-	-	-	-	-	14	-	-	14											
H90	-	-	-	-	-	-	1	-	-	1	Total	-	423	43	56	168	2,037	67	174	25	2,993

* means ancestral haplotypes estimated by network analysis.

하플로타입의 특징을 뚜렷이 가지고 있었다[24]. 이 중 H2와 H3는 한중일 삼국 돼지에서 공통적으로 발견되는 하플로타입이었다. H2는 한국 및 일본 멧돼지와 사육돼지, 중국 멧돼지, 사육돼지, 고대 돼지에서 확인되었으며, 총 16개의 연결을 가지고 있어 네트워크 내의 핵심적 조상 하플로타입으로 확인되었다. H3도 마찬가지로 세 국가 모두에서 발견되었는데 여기서도 총 13개의 연결을 통해 다양한 파생 하플로타입과 연결되어 지리적으로 폭넓게 발견되는 조상 하플로타입으로 생각된다. H1과 H6는 한국에서는 관찰되지 않고 중국과 일본에서만 확인되었는데, 이들 또한 연결의 수가 각각 10개, 13개인 조상 하플로타입의 특징을 가지고 있었다.

지리적으로는 중국의 멧돼지, 사육돼지, 고대돼지에서는 조상 하플로타입(H1, H2, H3, H6)이 모두 확인되었으며, 특히 H2와 H6이 각각 581개, 535개로 가장 높은 빈도를 나타냈다. 세부적으로는 Yunnan, Sichuan, Guangxi, Shandong,

Guangdong 등지에서 조상 하플로타입이 특히 많이 분포하였으며, 하플로타입별로는 H1은 Yunnan, H2는 Shandong, H3는 Sichuan, H6는 Yunnan에서 가장 높은 비중을 나타냈다. H3에서 파생된 H10과 H12, H2에서 파생된 H30 등은 중국 내 특정 지역과 일본 등지에 제한적으로 분포하였다.

한편 H7, H10, H12, H21, H30, H63, H71, H77 등 하플로타입은 네트워크상에서 연결 수가 적고, 분포 지역도 제한적으로 나타나 조상 하플로타입으로 분류되지 않았다. 예를 들어, H3에서 파생된 H10과 H12는 특정 지역(중국, 일본)에 국한되어 나타났으며, 연결 수가 부족해 상대적으로 최근에 분화된 하플로타입으로 확인되었다(Fig. 1).

중국에서 보고된 돼지에는 고대와 현대, 멧돼지와 사육돼지를 막론하고 모두에서 본 연구에서 확인한 조상 하플로타입인 H1, H2, H3, H6가 포함되어 있는 것을 확인하였다(Table 4). 특히, 중국 신석기 유적지인 싱룽와(興隆窪), 자후

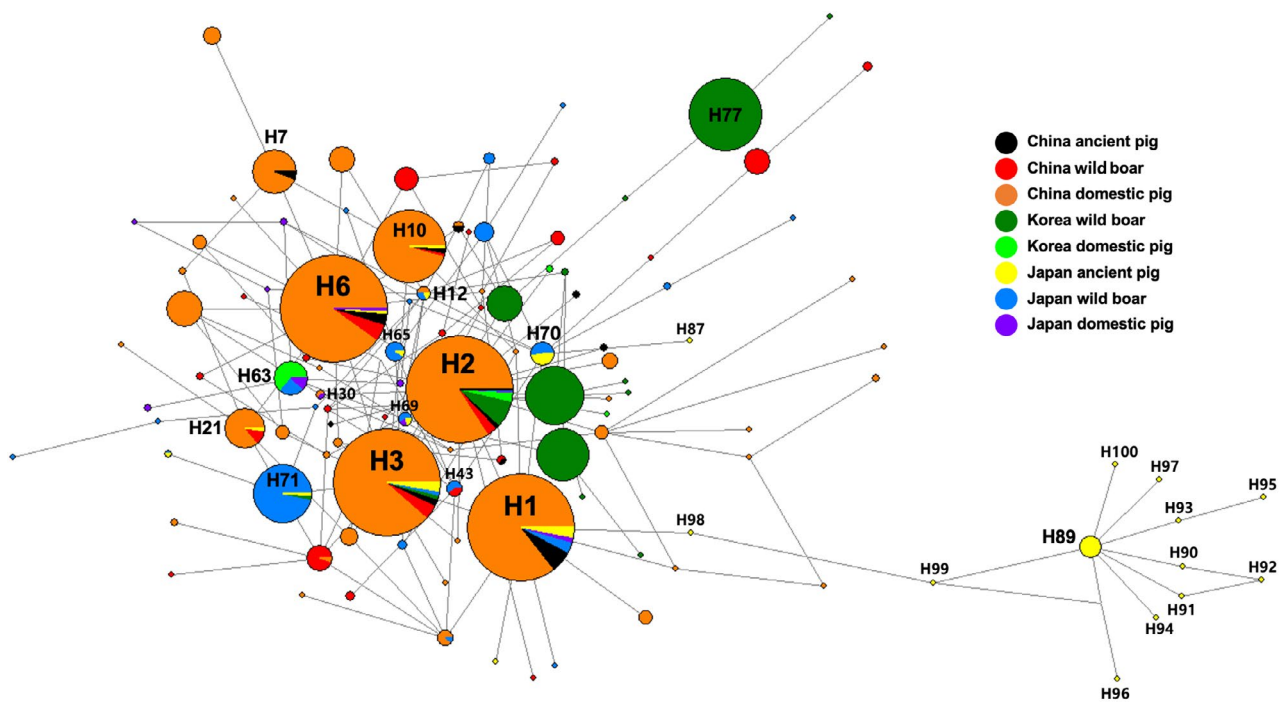


Fig. 1. The results of network analysis on the *Sus scrofa* mitochondrial DNA in this study.



Fig. 2. The geographic distribution of ancestral haplotype H1. Ancient: A; Wild: W; Domestic: D. a: Changning (A), Qinghai (D); b: Gansu (D), c: Sichuan (D), d: Yunnan (W, D), e: Xinglongwa (A), f: Guizhou (D), g: Cishan (A), h: Jiayu (A), i: Qinglongquan (A), Hubei (D), j: Jiangxi (W, D), k: Guangxi (D), l: Hainan (W, D), m: Shangdong (D), n: Anhui (D), o: Jiangxi (W, D), p: Guangdong (D), q: Jiangsu (D), r: Zhejiang (W, D), s: Fujian (D), t: Kiyuna, Kitahara shellmidden (A), Nagarabaru Nishi shellmidden (A), Okinawa (W, D), u: Kyushu (D), v: Mibiki site (A), w: Gunma (W), x: Fujiduka shellmidden (A), y: Chiba (W), z: Rebunge shellmidden (A), Irie shellmidden (A).



Fig. 3. The geographic distribution of ancestral haplotype H2. Ancient: A; Wild: W; Domestic: D. a: Qinghai (D), b: Gansu (W), c: Sichuan (D), d: Yunnan (D), e: Guizhou (D), f: Guangxi (D), g: Hainan (W, D), h: Taosi (A), i: Wangchenggang (A), j: Hubei (D), k: Hunan (D), l: Nanzhuangtuo (A), m: Shandong (D), n: Jianxi (D), o: Jiangsu (D), p: Zhejiang (W, D), q: Shanghai (W), r: Heilongjiang (W, D), s: Jeju Island (W, D), t: Kyushu (D), u: Gunma (W), v: Ibaraki (D).

(賈湖), 츠산(磁山) 등지에서 발견된 고대돼지에서 하플로타입 H1, H2, H3, H6가 확인된 것은 주목할만하다(Table 4). Figs. 2~5는 조상 하플로타입인 H1, H2, H3, H6가 각각 어떤 지역의 시료에서 확인되었는지를 표시한 지도로, 고대와 현대, 사육돼지와 멧돼지를 나누어 표시하였다.

고찰

최근 동아시아 각국에서 출토된 고대 돼지의 뼈에 대한 동물고고학적 연구는 이 지역 돼지 사육의 성립과 확산과정에 대한 이해를 깊게 해주고 있다[6]. 하지만 이러한 분석은 대부분 육안 분석을 주로 하는 전통적 기법에 의존하고 있어 최근 빠르게 발전한 DNA 연구에 의한 동아시아 사육돼지의 성립과 발전 과정에 대한 연구가 필요하게 되었다. 이 연구에서는 동아시아 각국에서 기존에 보고된 유전학적 분석 결과를 종합하여 네트워크 분석을 수행함으로써 이 지역 돼지 사육의 역사적 기원과 확산 경로에 대한 보다 구체적 시사점을 얻을 수 있게 되었다.

현재까지 보고된 연구를 보면 돼지 사육의 초기 기원지 중 하나로 언급되는 지역 중 가장 대표적인 것은 역시 황하 유

역인데[25-27], 본 연구 결과에서도 황하 유역 시료에서 돼지의 조상 하플로타입(H1, H2, H3, H6)의 분포가 높게 나타나 이 지역에서 동아시아 돼지 사육이 최초로 기원했을 가능성을 한층 높여주었다(Figs. 2~5). 중국의 경우 고대 및 현대 돼지 시료 모두에서 조상 하플로타입의 개체가 확인된다는 점은 이 곳이 돼지 사육의 초기 중심지 중 하나이며 그 유전적 특징이 지금까지도 사육돼지 사이에서 계속 이어지고 있다는 사실을 말해준다(Figs. 2~5).

한편 한국과 일본의 경우에는 분석한 사육돼지의 유전형을 보면 이들 대부분은 본래 중국 본토에서 도입된 것으로 보인다. 한국의 돼지 사육은 중국보다 훨씬 늦게 시작되었을 것인데 그 도입 시기와 방법은 아직 명확하게 밝혀져 있지 않다[28,29]. 돼지 유전형을 분석한 본 연구 결과에서도 현재까지 보고된 한국 돼지의 mtDNA 서열은 중국과 일본에 비해 그 기원과 확산 경로를 쉽게 설명하기 어려운 것으로 나타났다. 한국의 경우 고대 돼지로부터 분석된 DNA 결과 보고가 부족하여 20세기 이전 돼지의 유전형을 쉽게 유추할 수 없었으며, 현대 돼지 유전체의 염기서열도 대부분 제주도라는 좁은 지역에서만 보고되어 한국 돼지에 대한 유전학적 기원을 분명히 밝히기 어려운 한계가 있었다.



Fig. 4. The geographic distribution of ancestral haplotype H3. Ancient: A; Wild: W; Domestic: D. a: Qinghai (D), b: Gansu (D), c: Sichuan (D), d: Yunnan (W, D), e: Guizhou (D), f: Guangxi (D), g: Hainan (D), h: Gaohong (A), Shanxi (D), i: Jiahu (A), j: Hubei (D), Qinglongquan (A), k: Hunan (D), l: Guangdong (W, D), m: Nanzhuangtou (A), n: Shangdong (D), o: Anhui (D), p: Jiangxi (W, D), q: Jiangsu (D), r: Zhejiang (W, D), s: Fujian (W, D), t: Chungcheongnam-do (W), u: Agata site (A), v: Nara (W), w: Asahi (A), x: Shimotakabora site (A), Tobune site (A).

본 연구에서 추정된 돼지의 조상 하플로타입(H1, H2, H3, H6) 중 H2는 한국의 멧돼지와 사육돼지 모두에서 확인되었지만(Fig. 3) H3의 경우 멧돼지에서만 발견되었다(Fig. 4). 한편 H1과 H6는 한국 멧돼지나 사육돼지 전부에서 발견하지 못한 반면(Figs. 2~5), 중국과 일본에서 보고된 고대 및 현대 멧돼지와 사육돼지에서는 확인 가능하였다. 돼지 사육이 대륙으로부터 한반도를 거쳐 열도로 전개되었다면 H1과 H6는 과거 한국에도 존재했지만 이후 멸종된 결과일 수 있고, 이번 연구에서는 다루지 못한 제주도 이외 지역의 돼지에서 앞으로 확인될 가능성도 부정할 수 없다. 한국 돼지 사육 역사를 보다 명확히 이해하기 위해서는 앞으로 제주도뿐 아니라 한반도 전 지역에서의 멧돼지 및 사육돼지 DNA에 대한 추가적 연구가 필요하다 하겠다.

일본의 경우 조상 하플로타입인 H1, H3, H6가 모두 고대 DNA에서 발견되었으나(Figs. 2, 4, 5), GenBank 정보에서는 이들이 사육돼지인지 멧돼지인지에 대한 명확한 정보가 없었는데(Table 2), 아마도 고고학 발굴로 획득한 고대 돼지 뼈에서 사육의 특징이 형태학적으로 명확히 드러나지 않았기 때문이라 추정한다. 하플로타입 H1, H3, H6의 경우, 중국에서 기원하여 일본으로 이동한 것으로 판단되기 때문에 소위

야요이돼지(弥生豚)의 도입으로 유입되었을 가능성이 있다. 중국에서 돼지 사육이 시작된 시점이 일본의 고고학 발굴에서 사육종 돼지뼈가 확인되는 시점보다 훨씬 앞서기 때문에, H1, H3, H6는 중국 본토에서 기원하여 일본으로 확산된 조상 하플로타입일 가능성이 높다. 따라서 이 하플로타입의 돼지는 일본에 도달하기 전에 한국을 경유했을 가능성도 있지만 H1, H3, H6는 한국에서 보고된 사육돼지 데이터에서는 전혀 확인되지 않는다. 이는 앞에서 설명한 것처럼 현재까지 보고된 사육돼지의 유전정보가 한국의 경우 극히 부족한 것이 이유일 수 있지만 자세한 것은 확인할 수는 없다.

현재 일본의 학자들은 야요이시대보다 앞선 조몬시대에도 멧돼지를 포획하여 식용하기 전 일시적으로나마 사육하는 전통이 존재했을 가능성을 제기하고 있다[30,31]. 이러한 주장을 전제로 고려해 보면, 일본에는 중국 본토에서 유래한 돼지(弥生豚)와 일본 멧돼지에서 기원한 돼지라는 두 가지 유형의 사육돼지가 존재했을 가능성이 있다. 실제로 본 연구에서는 일본의 일부 멧돼지가 중국의 사육돼지나 멧돼지에서 관찰되지 않는 하플로타입이란 점을 확인하였다. 이처럼 대륙 기원이 아닌 것으로 보이는 유전형은 H65, H69, H70, H71, H87~H101 등 총 19개의 하플로타입으로 이는 오직



Fig. 5. The geographic distribution of ancestral haplotype H6. Ancient: A; Wild: W; Domestic: D. a: Qinghai (D), Lajia (A), b: Gansu (D), c: Sichuan (W, D), d: Yunnan (W, D), e: Guizhou (D), f: Guangxi (D), g: Hainan (W, D), h: Dashangjan (A), i: Gaohong (A), Taosi (A), j: Hubei (D), k: Jiangxi (W, D), l: Guangdong (W, D), m: Shandong (D), n: Jiangxi (W, D), o: Zhejiang (W, D), p: Heilongjiang (W), q: Ara shellmidden (A), Wakuta Kiln (A), Okinawa (D), r: Satsuma (D), s: Miyamaegawa (A), t: Khushu (D), u: Arafu (A).

일본의 고대 시료에서만 발견되었으며, 중국에서는 현재까지도 전혀 확인되지 않았다. 이 일본 고유의 돼지 하플로타입은 일본의 현대 돼지에서는 보이지 않고 고대 돼지에서만 확인되는 것이 대부분으로 H69을 제외한 H87, H89~H101 등은 모두 현대 돼지에서는 확인되지 않는 것이다.

이 고대 돼지가 그 시대에 사육된 개체의 뼈인지 야생종인지 아직 명확하지 않기 때문에 이것만으로 조몬시대 독립적 돼지 사육이 증명되었다고 확신하기는 아직 이르다. 물론 일각에서 주장하는 것처럼 야요이시대 이전에도 열도의 조몬인은 멧돼지를 독자적으로 사육했을 가능성은 열어 두겠지만 이는 계대사육이 가능한 수준까지 이르지 못하여 포획한 야생종을 도축 때까지 일시적으로 사육하는 정도에 그쳤을 가능성도 있다. 이 경우 그 돼지의 유전형질은 후대로 전달되지 못했을 수도 있는데[30,31], 일본의 고대 돼지 뼈에서 확인한 하플로타입이 현대 돼지에서 보이지 않는 이유는 바로 이것 때문일 수도 있다.

결론

동아시아의 돼지 사육은 중국에서 처음 시작된 이후 인근

국가로 확산되었다고 추정되나 그 구체적 과정은 아직 명확히 밝혀지지 않았다. 본 연구에서는 한국, 일본, 중국에서 보고된 고대 및 현대 멧돼지와 사육돼지의 미토콘드리아 DNA D-loop 영역 염기서열을 수집한 다음 이에 대해 하플로타입 네트워크 분석을 수행하여 동아시아 돼지의 기원과 확산에 대한 유전학적 근거를 얻고자 하였다.

네트워크 분석 결과, 조상 하플로타입으로 생각되는 고대 돼지 개체가 중국 황하 유역에 우세하게 분포하고 있음을 확인하여 이 지역이 동아시아에서 가장 이른 돼지 사육 중심지였음을 재확인할 수 있었다. 한국과 일본의 경우 중국으로부터 사육돼지가 도입되었다고 생각되지만 그 구체적 양상에 대해서는 유전적으로도 아직 분명하지 않은 부분이 남아 있다. 본 연구의 결과로 동아시아에서 돼지 사육의 기원과 확산 경로를 더 포괄적으로 이해하게 되었지만 이 지역에서 발견되는 여러 시대의 돼지 표본을 대상으로 한 유전학적 연구가 여전히 더 필요하다. 특히 한국의 경우 고대 돼지 시료에 대한 유전학적 분석이 매우 시급하며 일본에서만 확인되는 돼지 하플로타입에 대한 계속적 추적 검토도 조몬시대 독자적 돼지 사육 가능성을 확인하는 데 중요한 의미가 있다.

REFERENCES

1. Bosse M. A genomics perspective on pig domestication. *Animal Domestication*. IntechOpen. <https://doi.org/10.5772/intechopen.82646>.
2. Hongo H, Meadow RH. Pig exploitation at Neolithic Çayönü Tepesi (southeastern Anatolia). *MASCA*. 1998;15:77-98. <https://api.semanticscholar.org/CorpusID:133534790>.
3. Ervynck A, Dobney K, Hongo H, Meadow RH. Born free? New evidence for the status of *Sus scrofa* at Neolithic Çayönü Tepesi (southeastern Anatolia, Turkey). *Paléorient*. 2001;27:47-73.
4. Price M, Hongo H. The archaeology of pig domestication in Eurasia. *J Archaeol Res*. 2020;28:557-615. <https://doi.org/10.1007/s10814-019-09142-9>.
5. Larson G, Albarella U, Dobney K, Rowley-Conwy P, Schibler J, Tresset A, et al. Ancient DNA, pig domestication, and the spread of the Neolithic into Europe. *Proc Natl Acad Sci U S A*. 2007;104:15276-81.
6. Hongo H, Kikuchi H, Nasu H. Beginning of pig management in Neolithic China: comparison of domestication processes between northern and southern regions. *Anim Front*. 2021;11:30-42.
7. Zhou BX. Animal remains from Cishan, Wuhan, Hebei. *Acta Archaeol Sin*. 1981;3:339-47. Chinese.
8. Barton L, Newsome SD, Chen FH, Wang H, Guilderson TP, Bettinger RL. Agricultural origins and the isotopic identity of domestication in northern China. *Proc Natl Acad Sci U S A*. 2009;106:5523-8.
9. Luo, Y. The domestication, raising and ritual use of pig in ancient China. Beijing, China: Science Press; 2017.
10. Matsui A, Kikuchi H, Matsuzaki T, Eda M, Maruyama M, Liu B, et al. The origin and diffusion of livestock and poultry in neolithic East Asia: new zooarchaeological evidence from China. *Nara Meishin-sha*. 2016:75-84.
11. Wang H, Martin L, Wang W, Hu S. Morphometric analysis of *Sus* remains from Neolithic sites in the Wei River valley, China, with implications for domestication. *Int J Osteoarchaeol*. 2015;25:877-89.
12. Zhou BX. Shanxi Xiangfen Taosi wenhua yizhi chutu de dongwu guge (Animal remains excavated from the Taosi culture site in Xiangfen, Shanxi). In: Institute of Archaeology, the Chinese Academy of Social Sciences and Cultural Relics Bureau in Yuyao, Shanxi Province. Beijing, China: Cultural Relics Press; 2015.
13. Luetkemeier ES, Sodhi M, Schook LB, Malhi RS. Multiple Asian pig origins revealed through genomic analyses. *Mol Phylogenet Evol*. 2010;54:680-6. <https://doi.org/10.1016/j.ympev.2009.11.004>.
14. Shin H, Yi Y-S, Hong JH, Go A, Kim SW, Shin DH. The origin and spread of pig domestication in East Asia from the perspective of zooarchaeological research. *J Humanit*. 2024;61:275-306. Korean.
15. Okumura N, Ishiguro N, Nakano M, Hirai K, Matsui A, Sahara M. Geographic population structure and sequence divergence in the mitochondrial DNA control region of the Japanese wild boar (*Sus scrofa leucomystax*), with reference to those of domestic pigs. *Biochem Genet*. 1996;34:179-89. <https://doi.org/10.1007/BF02407018>.
16. Suzuki Y. Statistical methods for detecting natural selection from genomic data. *Genes Genet Syst*. 2010;85:359-76.
17. Niedziałkowska M, Tarnowska E, Ligmanowska J, Jędrzejewska B, Podgórski T, Radziszewska A, et al. Clear phylogeographic pattern and genetic structure of wild boar *Sus scrofa* population in Central and Eastern Europe. *Sci Rep*. 2021;11:9680.
18. Emerson BC, Cicconardi F, Fanciulli PP, Shaw PJ. Phylogeny, phylogeography, phylobetadiversity and the molecular analysis of biological communities. *Philos Trans R Soc Lond B Biol Sci*. 2011;366:2391-402.
19. Avise JC, Arnold J, Ball RM, Bermingham E, Lamb T, Neigel JE, et al. Intraspecific phylogeography: the mitochondrial DNA bridge between population genetics and systematics. *Annu Rev Ecol Syst*. 1987;18:489-522.
20. Rana S, Singh S, Dureja V, Joshi J, Banerjee P, Sharma U, et al. Mitochondrial D-loop analysis reveals single maternal lineage for coastal region goats of India. *DHR Int J Biomed Life Sci*. 2013;4:235-44. <http://doublehelixresearch.com/files/journals/dhr-ijbls/vol-4/issue-1/4.pdf>.
21. Larson G, Dobney K, Albarella U, Fang M, Matisoo-Smith E, Robins J, et al. Worldwide phylogeography of wild boar reveals multiple centers of pig domestication. *Science*. 2005;307:1618-21.
22. Watanobe T, Ishiguro N, Nakano M, Takamiya H, Matsui A, Hongo H. Prehistoric introduction of domestic pigs onto the Okinawa Islands: ancient mitochondrial DNA evidence. *J Mol Evol*. 2002;55:222-31. <https://doi.org/10.1007/S00239-002-2320-6>.
23. Grossi SF, Lui JF, Garcia JE, Meirelles FV. Genetic diversity in wild (*Sus scrofa scrofa*) and domestic (*Sus scrofa domestica*) pigs and their hybrids based on polymorphism of a fragment of the D-loop region in the mitochondrial DNA. *Genet Mol Res*. 2006;5:564-8. <http://www.funpecrp.com.br/gmr/year2006/vol4-5/pdf/gmr0205.pdf>.
24. Emerson BC, Cicconardi F, Fanciulli PP, Shaw PJ. Phylogeny, phylogeography, phylobetadiversity and the molecular analysis of biological communities. *Philos Trans R Soc Lond B Biol Sci*. 2011;366: 2391-402.
25. Larson G, Liu R, Zhao X, Yuan J, Fuller D, Barton L, et al. Patterns of East Asian pig domestication, migration, and turn-

- over revealed by modern and ancient DNA. Proc Natl Acad Sci U S A. 2010;107:7686-91.
26. Xiang H, Gao J, Cai D, Luo Y, Yu B, Liu L, et al. Origin and dispersal of early domestic pigs in northern China. Sci Rep. 2017;7:5602.
 27. Zhang M, Liu Y, Li Z, Lü P, Gardner JD, Ye M, et al. Ancient DNA reveals the maternal genetic history of East Asian domestic pigs. J Genet Genomics. 2022;49:537-46.
 28. Lee JJ. Domesticated pig in Korea: its socioeconomic and symbolic context. Hanguk Kogo-Hakbo. 2011;79:131-74. Korean.
 29. Kim HS. The beginning of pig domestication and the use of domesticated pigs in the Youngnam region based on stable isotope analysis. Hanguk Kogo-Hakbo 2012;84:4-29.
 30. Nishimoto T. Domestication of pigs in the Jomon Period. In: Archaeology of Humans and Animals (人と動物の考古学) Nishimoto T and Niimi M (Eds). Tokyo, Japan: Yoshikawa-kobunkan: 2010.
 31. Niimi M, Morimoto T. 野国貝塚群B地点出土イノシシ類の年齢構成と性比について. J South Isl Archaeol. 2021;40:3-10. Japanese.
 32. Watanobe T, Ishiguro N, Nakano M. Phylogeography and population structure of the Japanese wild boar *Sus scrofa leucomystax*: mitochondrial DNA variation. Zool Sci. 2003; 20:1477-89.
 33. Watanobe T, Ishiguro N, Nakano M, Matsui A, Hongo H, Yamazaki K, et al. Prehistoric Sado Island populations of *Sus scrofa* distinguished from contemporary Japanese wild boar by ancient mitochondrial DNA. Zool Sci. 2004;21:219-28.
 34. Morri Y, Morii Y, Ishiguro N, Watanobe T, Nakano M, Hongo H, et al. Ancient DNA reveals genetic lineage of *Sus scrofa* among archaeological sites in Japan. Anthropol Sci. 2002;110:313-28.
 35. Takahashi R, Ishiguro N, Hongo H. Ancient DNA analysis of *Sus scrofa* from prehistoric sites in Sakishima Islands. Zoo-Archaeology. 2014;31:3-19.
 36. Takahashi R, Gushiken R, Nagata K, Shinzato A, Kantha SS, Yasuda M. Genetic structure of the Ryukyu wild boar population on Tokunoshima Island (Japan) based on modern and ancient DNA analyses: evidence of recent gene flow from pigs to wild boars. Mamm Study. 2019;44:157-71.
 37. Anezaki T, Watanaba T, Yamane Y, Ishiguro N. The morphological characteristics and genetic background of *Sus* samples excavated from Satsuma-Kagoshima-Han mansion in Edo (Tokyo), Japan. Zoo-Archaeology. 2018;35:1-11.

간추림 : 동아시아에서 돼지 사육은 황하 유역을 비롯한 중국의 여러 지역에서 독립적으로 확립된 후 한국과 일본 등지로 확산되었을 것으로 본다. 하지만 이는 고고학적 발굴 보고에 의해 추정된 것으로 유전학적으로는 아직 완전히 규명되지 않았다. 본 연구는 한국, 일본, 중국 등지에서 기존에 보고된 고대 및 현대의 멧돼지 및 사육돼지 미토콘드리아 DNA D-loop 영역(138 bp)에 대해 하플로타입 기반 네트워크 연구를 수행하여 이 지역 돼지 사육의 기원과 그 확산과정을 유전학적으로 살펴보고자 하였다. 그 결과, 중국에서 보고된 돼지 미토콘드리아 DNA 하플로타입 중 H1, H2, H3, H6 등이 동아시아 사육돼지의 조상에 해당하는 특징을 보여 동아시아 돼지 사육의 초기 중심지가 중국임을 네트워크 연구를 통해서 확인할 수 있었다. 한편 한국과 일본의 사육돼지의 확립과 확산에 대해서는 이 분석을 통해서도 아직 분명하게 해명하지 못한 부분이 있어 추후 보완 연구가 필요하다.

찾아보기 낱말 : 네트워크 분석, 미토콘드리아 DNA D-loop, 돼지 사육, 한국, 중국, 일본