

개의 진화적 발자취: 늑대에서 반려견으로의 여정

고원희^{1,2*}, 정충원^{1,3}, 신승관^{1,2}

요약: 인류가 최초로 가축화한 동물이자, 오늘날 가장 가까운 반려동물인 개는 매우 복잡한 가축화의 역사를 지니고 있다. 개의 가축화 과정은 크게 두 단계로 구분할 수 있다. 첫 번째는 멸종한 회색 늑대 계통에서 개로 분화되는 초기 가축화 단계이며, 두 번째는 그 이후 인간과의 공존 속에서 다양한 목적과 특성에 따라 진행된 지속적이고 연속적인 품종개량 단계이다. 본 논문에서는 이 두 단계에 해당하는 주요 연구들에서 주장한 가설들과 결과를 소개하고, 왜 여전히 개의 가축화 역사가 완전히 규명되지 않았는지, 그리고 이 과정을 이해하는 데 어떤 한계와 쟁점이 존재하는지를 종합적으로 논의하고자 한다.

키워드: 개, 가축화, 진화

¹자연과학대학 생명과학부, 서울대학교, 서울 08826, 대한민국

²비교의학질환센터, 서울대학교, 서울 08826, 대한민국

³과학데이터혁신연구소, 서울대학교, 서울 08826, 대한민국

*Corresponding author: heidi101@snu.ac.kr

서론

개(*Canis lupus familiaris*)는 인간이 가장 먼저 가축화한 동물이자, 가장 밀접하게 교류해 온 반려동물이다(Freedman et al. 2014; Larson et al. 2012; Perri et al. 2021; Wang et al. 2016b). 이들의 가축화 과정은 크게 두 단계로 설명 할 수 있다. 첫 번째 단계에서는 고대 늑대가 인간과 상호 작용하며 점차 개로 분화되었고(Ding et al. 2012; Ostrander and Wayne 2005; Pang et al. 2009), 이때부터 이들은 인간과 같은 생활환경과 식자원을 공유하며 공생 관계를 유지해 왔다(Serpell 2017). 두 번째 단계인 집중적인 품종 개량이 수천년부터 이루어져 약 18 세기 이후부터는 본격적인 수많은 현대 품종이 만들어지며 공식적으로 등록이 되는 등, 인간에게 필요로 하는 다양한 특성들이 선별 및 고정되었다(Parker et al. 2004). 현재에는 비공식적인 수를 포함하면 약 4-500 여 개의 품종이 존재하며, 공식적인 애견 협회인 American Kennel Club (AKC)에는 약 200 여 품종이 등록되어 있으며(<https://www.akc.org/press-center/articles-resources/facts-and-stats/breeds-year-recognized/>), Fédération Cynologique Internationale (FCI)에는 약 360 여 품종이 등록되어 있다(<https://www.fci.be/en/statistics/fci.aspx>). 선행 연구에서는 개의 유전체, 지역 정보와 각종 애견협회 분류 정보를 종합하여 여러 품종을 묶어 다양한 그룹으로 분류하기도 한다(Parker et al. 2004; Parker et al. 2017; Dutrow et al. 2022). 그룹이 많은 만큼, 반려견들은 형태적, 행동적 다양성을 폭넓게 보여준다. 예를 들어 털의 색과 길이, 꼬리, 귀의 형태, 약 40 배 정도 차이나는 몸 크기 등에서도 품종별로 큰 차이를 보인다(Darwin 1868; Plassais et al. 2022; Wayne and Ostrander 1999). 또한 작고 사교적인 토이 그룹과 경계심이 많지만 주인에 대한 충성심이 높은 사역견

그룹(Working group)과 같이 행동에서도 다양한 양상을 보인다. 개의 가축화는 앞서 언급한 바와 같이 크게 두 단계로 나눌 수 있으며, 이와 관련된 연구 또한 두 가지 방향으로 구분할 수 있다. 첫째는 가축화 초기 단계에서 어떤 늑대가 언제, 어떻게 개로 변화했는지를 규명하는 연구이며, 둘째는 현재 존재하는 다양한 품종과 그들의 행동 및 형태와 목적을 중심으로 그 형성과정을 살펴보는 연구이다. 이처럼 복잡한 역사적 배경과 유전적 구조를 지닌 개에 대한 연구는 현재까지 활발히 이루어지고 있다. 따라서 본 글에서는 인간과 가장 가까운 동물인 개의 역사에 관련한 연구들을 정리하여 서술하고자 한다.

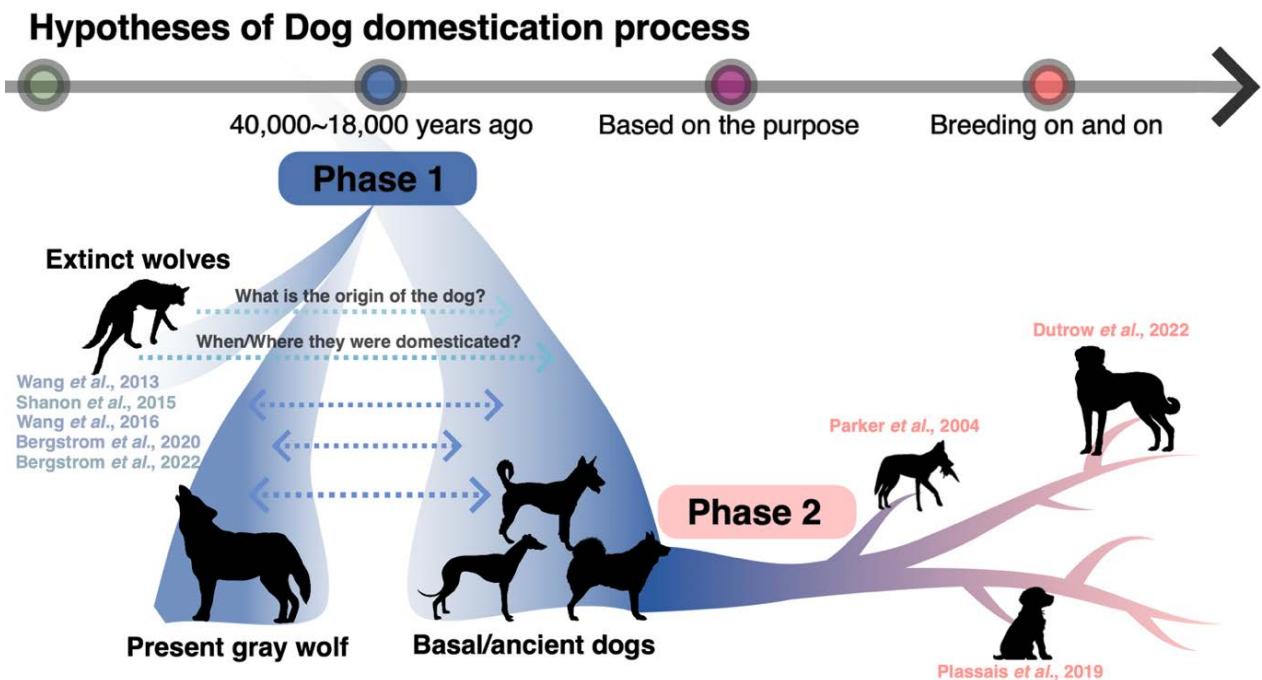


그림 1. 개의 가축화 과정에 대한 요약. 개는 크게 두 단계의 가축화 과정을 거쳐 현재에 이르렀다. 1 단계는 약 4 만 년 전에서 1 만 8 천 년 전 사이, 현재는 멸종한 늑대 집단으로부터 개가 유래한 초기 가축화 단계로, 이 과정은 다양한 유전체 기반 연구들(Wang et al. 2013; Shannon et al. 2015; Wang et al. 2016b; Bergström et al. 2020; Bergström et al. 2022)을 통해 밝혀지고 있다. 이 시기의 개체들은 현재는 존재하지 않는 고대 늑대로 존재하였으며, 멸종하였기에 점점 투명해지는 색으로 나타내었고, 현존하는 회색 늑대 및 기반 개(basal/ancient dog)의 경우 뚜렷한 집단 구조를 보이기에 진한 파란색으로 나타내었다. 2 단계는 인간이 목적에 따라 개를 선별적으로 교배하면서 행동적 및 형태적 특성을 강화해 나간 품종 개량의 단계로, 이 과정에서 오늘날 우리가 인식하는 품종견들이 형성되었다(Parker et al. 2004; Plassais et al. 2019; Dutrow et al. 2022). 이 품종화 과정은 점차적으로 분기되는 분홍색 가지 구조로 나타냈으며, 파랑에서 분홍으로의 색 전환은 가축화의 연속성과 품종화의 전환을 동시에 상징한다.

초기 가축화 연구와 다양한 기원설

“개”는 과연 어떤 동물이 언제, 어떤 방법으로 만들어져 우리 곁에 있게 된 것일까? 이런 궁금증을 해결하기 위해, 우선 가축화의 첫 단계인 초기 가축화 과정을 살펴보기 위해 집단 분석을 활용한 연구 사례들을 소개하고자 한다(그림 1, 2). 개의 가축화 과정은 오랜 기간에 걸쳐 이루어진 복합적 사건이며, 유전자 연구와 고고학적 증거에 따르면 초기 가축화는 대략 플라이스토세 후기 (late

Pleistocene)인 약 4 만 년 전에서 1 만 8 천 년 전 사이에 늑대와 인간 간의 상호작용을 통해 시작된 것으로 추정된다(Lallensack 2017). 다만, ‘어떤’ 늑대 계통이 ‘어디에서’ 개로 유전적으로 확립되었는지에 대해서는 연구에 따라 견해 차이가 존재한다. 개의 조상을 밝히기 위한 시도로, 개과 동물(canids)을 대상으로 SNP(single nucleotide polymorphism; 단일염기다양성) 칩 기반의 분석이 수행되었으며, 이 과정에서 고대 개 품종들이 회색 늑대와 밀접한 유전적 관련성을 지닌다는 사실이 확인되었다(vonHoldt et al. 2010; vonHoldt et al. 2011). 이에 따라 현재는 혼종하지 않지만 과거에 존재했던 회색 늑대의 특정 계통이 개의 조상일 가능성이 높다는 점이 일반적으로 받아들여지고 있다.

개의 기원 지역을 둘러싼 논의에서는 중국 및 동아시아 기원설과 중앙아시아 기원설을 중심으로 여러 연구자들이 상반된 주장을 제기해 왔다(Shannon et al. 2016; Wang et al. 2016a). 본문에서는 이러한 논의 중 ‘어디서’ 개가 기원했는지에 초점을 맞춰 서술하고자 한다. 이전 연구들은 미토콘드리아 DNA(mitochondrial DNA, mtDNA)와 Y 염색체 데이터를 분석하여, 중국 토착견(village/indigenous dog)과 동남아시아 및 중국 지역에서 유래한 여러 ‘고대 품종(ancient breeds)’의 개들이 가장 높은 유전적 다양성을 보이며, 야생 회색늑대와 연결된 기저 계통(basal lineage)을 형성하고 있음을 밝혔다(Larson et al. 2012; Ding et al. 2012; Pang et al. 2009; Savolainen et al. 2002). Wang et al.(2013)은 중국 토착견(특히 남중국 지역) 3 개체, 유라시아 지역의 회색늑대 4 개체, 그리고 현대 품종견 3 개체에서 얻은 SNP 데이터를 분석하여, 개의 동아시아 단일 기원설을 주장하였다(그림 2A). 해당 연구에서는 적색늑대(red wolf, *Canis rufus*)를 외군(outgroup)으로 설정하고, 공동 부위 빈도 스펙트럼(joint site frequency spectra)을 활용한 ‘격리-이동(isolation migration)’ 모델을 통해 집단의 인구통계학적 역사(demographic history)를 추정하였다. 분석 결과, 남중국 지역의 토착견들이 높은 유전적 다양성을 유지하면서 야생 늑대와 매우 가까운 관계에 있음을 보여주었으며, 이들이 초기 가축화 과정을 가장 잘 반영하는 집단일 가능성이 높다고 결론지었다. 또한, 분자시계 분석 결과를 종합하여 개의 가축화 시점을 대략 3 만 2 천 년 전으로 추정하였으나, 실제로는 이보다 더 이를 가능성도 열어 두었다. 아울러 가축화 이후에도 개와 늑대 집단 간, 혹은 개 집단들 간의 빈번한 교배를 통한 유전자 이입(introgression)이 이루어졌음을 강조하였다(Wang et al. 2013). 이후 2016년도에 동남아시아 지역의 토착견과 회색늑대, 전 세계 품종견을 포함한 58 개 개체의 전장 유전체를 분석하여, 남중국 지역의 개들이 가장 높은 유전적 다양성을 보여 약 33,000 년 전 이 지역에서 개의 기원이 시작되었으며, 약 15,000 년 전부터 중동, 아프리카, 유럽으로 확산되었음을 주장하였다(Wang et al. 2016b) (그림 2A).

또 다른 가설로는 중앙아시아 단일 기원설을 들 수 있다. Shannon et al. (2015)은 SNP 간 짧은 유전 거리(<0.0005 cM)에서의 LD(linkage disequilibrium; 연관 비평형)가 아프가니스탄과 중앙아시아 지역의 개체군에서 가장 낮게 나타난다고 보고하였다. 이는 해당 지역에서 오랜 기간 동안 높은 재조합률과 상대적으로 큰 유효집단 크기가 유지되었음을 시사하며, 개의 가축화가 이 지역에서 시작되었을 가능성을 뒷받침한다. 특히, 중앙아시아에서 다른 지역으로 갈수록 짧은 거리에서의 LD 가 점차 높아지는 패턴은, 중앙아시아에서 기원하여 외부로 확산된 개체군들이 병목현상이나 유효집단 크기 감소를 겪었음을 암시한다 (Shannon et al. 2015) (그림 2B). 이에 대해, Wang et al. (2016a)에서는 Shannon et al. (2015)에서 주장한 중앙아시아 단일 기원설에서 제시한 LD 분석은 샘플 크기와 품질에 민감하며, 특히 낮은 시퀀싱 깊이(depth)로 인해 오류가 발생할 수

있음을 지적하며 특정 Y-염색체 하플로타입(HG8)이 동남아시아의 개에서도 발견되었음을 언급하며, 이는 중앙아시아 기원설을 약화시킬 수 있다고 지적하였다(Wang et al. 2016a). 그에 대한 답변으로 Shannon et al. (2016)은 자신들의 LD 분석이 적절하게 수행되었으며, 데이터의 품질이 결론을 지지한다고 주장하였다. 또한, 다른 지역의 개들과 비교했을 때 중앙아시아 개들이 여전히 가장 낮은 LD 를 보인다고 강조했으며 HG8 하플로타입이 동남아시아에서 발견되었지만, 해당 지역의 샘플이 제한적이었으며, 이 하플로타입의 분포만으로 기원 지역을 단정하기는 어렵다고 반박하였다(Shannon et al. 2016).

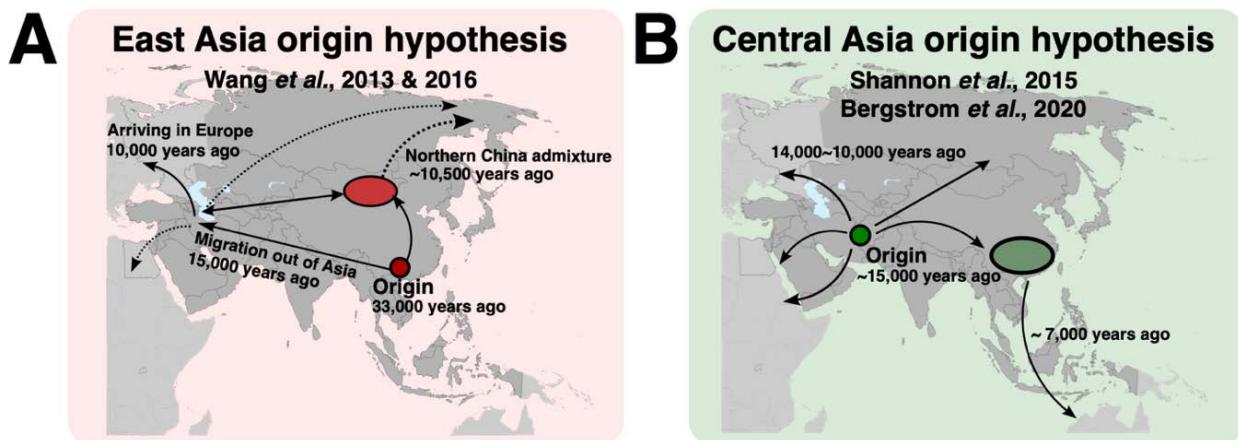
이후 고대 개와 늑대의 유전체를 직접 활용한 연구들이 등장하기 시작하였다. Bergström et al.(2020)은 유럽, 근동아시아(Near East), 시베리아 등에서 발굴된 최대 약 10,900 년 전까지 거슬러 올라가는 고대 개 27 마리의 유전체를 분석하여, 초기 가축화 단계에서 지역 간 유전자 교류와 분화가 어떻게 이루어졌는지 복원하고자 하였다. 해당 연구에서는 고대 개의 유골에서 추출한 DNA 를 현대 개와 늑대의 유전체와 비교함으로써, 고대 개 집단이 어떤 경로를 통해 형성, 분화되었는지를 조사하였다. 여러 선행 연구는 유럽(Germonpré et al. 2009; Thalmann et al. 2013), 중동(vonHoldt et al. 2010), 중앙아시아(Shannon et al. 2015), 동아시아(Wang et al. 2013; Wang et al. 2016b) 등 다양한 지역의 늑대 집단이 개의 초기 유전적 다양성 형성에 독립적 또는 복합적으로 기여했을 가능성을 제시한 바 있다(Frantz et al. 2016). 반면, 다른 연구는 현대 늑대와 개가 각각 단일 계통군을 이루면서도 두 집단 사이에 양방향의 유전자 흐름이 존재했다고 주장하기도 하였다(Freedman et al. 2014). Bergström et al.(2020) 역시 모든 개와 늑대 사이에서 폭넓은 비대칭적 유전자 흐름(asymmetric gene flow)을 확인하였으며, 이를 바탕으로 현생 개의 기원이 이미 멸종했거나 현존하지 않는 단일 혹은 서로 밀접하게 관련된 복수의 늑대 집단일 가능성을 뒷받침하였다. 즉, Bergström et al. (2020)은 단일 기원설을 지지하였으며, 다양한 유전체적 증거를 바탕으로 레반트, 중앙아시아, 혹은 동아시아 지역이 개의 기원 후보지일 수 있다고 주장하였다. 다만, 이들은 아직 확인되지 않은 고대 늑대 집단이 초기 가축화 과정에 독립적으로 기여했을 가능성을 완전히 배제할 수 없으며, 이를 입증하기 위한 추가적인 고대 샘플과 증거가 필요하다는 점도 함께 언급하였다(Bergström et al. 2020)(그림 2B).

Bergström et al. 의 2020 년도 논문의 후속 연구로, 먼저 고대 늑대 66 개체의 전장 유전체 분석을 통해 늑대의 집단 구조와 장기간의 유전적 흐름을 규명한 뒤, 이를 바탕으로 개의 기원을 재구성하는 연구가 수행되었다. 유럽, 시베리아, 북서부 북미 지역에서 출토된 총 66 개 고대 늑대의 전장 유전체를 분석한 결과, 이들의 연대는 약 10 만 년 전까지 거슬러 올라간다. f4-통계 분석에 따르면, 약 2 만 3 천 년 전 이후의 늑대들은 시베리아 지역 늑대들과 유전적으로 더 가까운 관계를 보인 반면, 약 3 만 년 전 무렵 유럽과 중앙아시아에서 분화된 늑대들과는 뚜렷한 유전적 차이를 나타냈다. 이러한 지역 간 유전적 분화 양상은 약 5 만 년 전부터 3 만 5 천 년 전 사이의 시기에도 반복적으로 관찰되었으며, 연구진은 이를 혼합 그래프 모델(admixture graph model)을 통해 시베리아에서 유럽 방향으로의 단방향 유전자 이동(unidirectional gene flow)으로 설명할 수 있다고 해석하였다. 다만, 이러한 유전자 흐름이 ‘단기간의 급격한(pulse-like)’ 사건인지 아니면 ‘장기간 지속적으로(continuous)’ 이루어진 과정인지는 현재까지 명확히 구분하기 어렵다는 점을 함께 언급하였다. 특히 유전자 흐름은 전반적으로 시베리아에서 유럽으로 향하는 방향으로 일어났으며, 그 반대 방향의 흐름은 거의 관찰되지 않았다. 이를 바탕으로 연구진은 후기 플라이스토세 시기 늑대의 확산이 시베리아를 중심으로 전 유라시아에 퍼졌다고 결론지었다. 이 시기

늑대들 사이에는 활발한 유전자 흐름이 있었으며, 유럽과 북미의 늑대 개체군은 시베리아 계통에 의해 대부분 대체되었다. 다만, 일부 지역에서는 고유한 유전적 흔적이 현대 늑대에게까지 잔존하고 있는 것으로 나타났다. 이러한 늑대의 집단 구조 분석 결과는 고대 개의 유전체 자료(Bergström et al. 2020)와 통합 분석되었다. 그 결과, 약 2 만 8 천 년 전 이후 개의 조상 집단은 시베리아 늑대와 유전적으로 밀접한 관계를 지속적으로 유지해 온 것으로 밝혀졌다. 특히 개의 유전체에서는 특정 시기 이후부터 시베리아 늑대와의 공유 계통 신호가 꾸준히 관찰되며, 이는 장기간에 걸친 유전적 부동(genetic drift)의 결과로 해석된다. 이러한 증거는 개의 가축화가 단일한 사건이 아니라, 시공간적으로 분산된 여러 늑대 집단과의 반복적이고 복합적인 유전적 교류 과정을 통해 이루어졌음을 시사한다. 또한, 다양한 집단 분석을 통해 시베리아에서 발견된 조호프(Zhokhov) 개의 경우 약 1 만 8 천 년 전의 시베리아 늑대를 주요 조상으로 하는 한편, 추가적으로 아직 확인되지 않은 제 2 의 고대 늑대 계통으로부터 혼합된 유전적 기여가 있었음을 밝혔다. 이는 조호프 개뿐 아니라 바이칼호, 북미, 북동 유럽(약 1 만 900 년 전의 Karelian dog), 현대 뉴기니 싱잉독(New Guinea Singing Dog) 등 다양한 고대 및 현생 개 품종에서도 비슷하게 나타났다. 또한, 연구진이 개와 늑대 간 친연성(affinity)을 분석한 결과, 고대 근동 지역의 개, 현생 아프리카 개, 일부 유럽 개가 서유라시아 늑대와 더욱 밀접한 관련을 보였다. 연구팀은 이를 명확히 하기 위해, 동쪽 계통(시베리아 조호프 개)과 서쪽 유럽 늑대를 이용한 집단 분석을 실시하여, 고대 개들이 아직 채집되지 않은 유럽 지역의 늑대 집단과 관련이 있을 가능성을 시사하였다. 특히, 이 연구는 개가 현대에 존재하는 하나의 늑대 집단으로부터 단순히 기원한 것이 아니라, 이미 멸종하거나 현저하게 변화한 복수의 늑대 집단에서 여러 차례의 교배, 분화 및 유전자 혼합을 거쳐 현재의 다양성에 이르렀음을 시사한다(그림 2C).

이상의 연구 결과들을 종합해 보면, 개의 기원은 단일 지역에서의 일회적인 가축화 사건으로 설명되기도보다는, 시공간적으로 분산된 여러 늑대 집단 간의 유전자 교류와 분화를 반복하는 복합적인 과정을 거쳤을 가능성이 크다. 동아시아와 중앙아시아 기원설 모두 높은 유전적 다양성과 기저 계통의 존재를 바탕으로 각각의 지역적 중심성을 주장해왔으나, 최근의 고대 유전체 연구들은 개의 조상 집단이 시베리아를 비롯한 여러 지역의 늑대들과 유전적으로 밀접한 관련을 유지해 왔음을 보여준다. 특히 Bergström et al. (2020, 2022)에 따르면, 고대 개들은 시베리아 계통뿐만 아니라 아직 채집되지 않은 제 2의 늑대 계통으로부터도 유전적 기여를 받아왔으며, 이는 다양한 지역에서의 반복적인 유전자 혼합과 분화를 통해 개의 초기 다양성이 형성되었음을 시사한다. 따라서 현재까지의 증거들은 개의 가축화가 단일 기원설보다는 복수의 집단과 지역이 관여한, 유동적이고 장기적인 진화 과정이었다는 해석을 더욱 강하게 지지한다. 현재도 연구진들은 아직 밝혀지지 않은 고대 늑대 집단을 찾으며 더 명확한 가축화 역사를 추적하고 있다.

Single ancestry hypothesis



Dual ancestry hypothesis

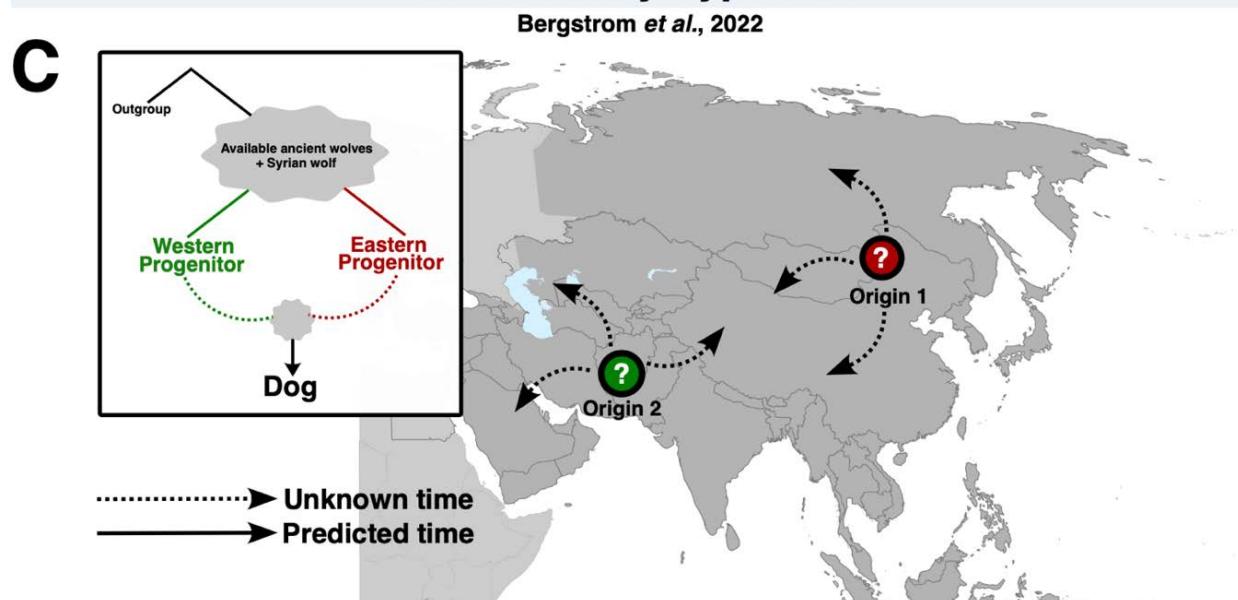


그림 2. 가축화 초기 단계의 다양한 가설 요약. (A, B) 개의 기원에 대한 가설은 이전에 동아시아 단일 기원설과 중앙아시아 단일 기원설로 나눌 수 있다. (C) 이후 고대 늑대와 고대 개의 유전체를 활용한 연구를

기반으로 혼존하는 늑대로 완벽히 설명할 수 없지만 동부 유라시아의 동쪽 조상과 중앙 아시아의 서쪽 조상, 즉 복수의 늑대 집단에서 개의 가축화가 진행되었다는 이중 기원 가설을 제시하였다. 지도의 경우 https://commons.wikimedia.org/wiki/File:Location_Map_Asia.svg에서 가져옴.

품종개량을 통한 유전적 특성 고정

늑대가 사람을 만나고 개가 되는 과정에서 다양한 특성들이 자리잡기 시작했다. 이러한 개의 가축화 두 번째 단계인 품종 개량에 대해 논의하기에 앞서, 품종(breed)의 의미를 살펴볼 필요가 있다. 품종은 생물학에서 다루는 종(species)과는 다른 개념으로, 생물 분류에서 종의 하위 개념에 해당하며 인간에 의해 특정한 유전적 특성을 강조하여 구분한 인위적인 범주이다(Lloyd-Jones, 1915). 가장 오래된 개 품종 중 하나로 꼽히는 살루키(Saluki)는 약 7,000-6,000 년 전 수메르 시대의 메소포타미아 지역(비옥한 초승달 지역)에서 기원한 것으로 추정된다(Fischer 1977). 당시 석각물에는 살루키로 보이는 개가 인간과 함께 사냥 등 작업을 수행하는 모습이 나타난다. 이후 약 3,000 년 전 고대 이집트 시대에는 이미 여러 품종(예를 들면, 그레이하운드, 파라오 하운드)이 존재했으며, 이들은 사냥, 경비, 경찰견, 군사용 개, 반려동물 등 다양한 역할로 사람과 밀접한 관계를 유지했다. 고대 이집트 뿐 아니라, 개를 특정한 용도와 역할에 따라 구분하는 전통은 고대로마 시기에 이미 존재했다(Ikram 2013). 당시 로마에서는 개를 “Villatici”(집 또는 경비견(guarding dogs)), “Venatici”(스포츠견(sporting dogs)), “Pugnaces” 및 “Bellicosi”(군견(war dogs)), “Nares Sagaces”(후각 사냥견(scenthound)), “Pedibus Celeres”(시각 사냥견(sighthound))의 여섯 가지 그룹으로 분류하였다(<https://www.akc.org/expert-advice/dog-breeds/history-akc-breed-groups/>). 이는 인간이 오래전부터 목적과 역할에 따라 개 품종을 구분하고 발전시켜 왔음을 보여준다. 또한 아시아, 아프리카, 남유럽에서 남아메리카에 이르기까지, 인류는 다양한 형태와 특성의 개를 선택적으로 개량해왔다(Fogle 2000). 이후 중세와 르네상스 시기를 거쳐 특히 18 세기 후반 빅토리아 시대에 이르러서는 개 품종의 수가 폭발적으로 증가하였다(Parker et al. 2017)이 시기에 수백 가지 반려견 품종이 새롭게 등장했으며, 각각 털색, 체형, 크기 등에 대한 구체적인 기준을 설정하여 집중적인 선발과 개량이 이루어졌다(그림 1). 이처럼 전 세계적으로 개 품종이 지속적으로 섞이고 분리되는 과정에서, 품종 간의 유전적 구조에 대한 관심과 연구가 활발히 진행되고 있다.

1990년대 후반부터 2000년대 초반에는 큰 몸집과 작은 몸집을 가진 개 품종의 미토콘드리아 DNA 서열 차이를 분석하는 연구가 활발히 이루어졌다(Gao et al. 2004; Okumura et al. 1996; Savolainen et al. 2004; Vilà et al. 1999). 이후 초위성체(microsatellite)를 이용한 연구에서는 품종마다 고유한 대립유전자 빈도(allele frequency) 분포가 존재한다는 점을 확인하였다(Fredholm and Winterø 1995; Irion et al. 2003; Zajc et al. 1997). Parker et al.(2004)는 85 개 품종을 대상으로 96 개의 초위성체 마커를 이용해 개 품종의 유전적 구조를 분석하였고, F-통계량 분석 결과, 전체 유전체 변이의 1/4 이상이 품종 간 차이에서 기인한다는 사실을 밝혀냈다. 이는 전 세계적으로 품종 간 교배가 이루어짐에도 불구하고 유전적으로 분명한 품종 간 차이가 유지된다는 것을 의미한다(Parker et al. 2004). 연구진은 FCI의 10 개 그룹, AKC의 7 개 그룹 등 다양한 분류 방식을 종합하여, 이를 계통학적 군집화 방법으로 분석하였다. 분석 결과, 셜틀랜드 시프도그와 보더콜리 같은 유사 품종들이 잘 군집화된 반면, 고대 품종들로 알려진 아시아의 차우차우와 아키타, 북방 썰매견인 시베리안 허스키와 알래스칸 말라뮤트, 그리고 서쪽 계통(western lineage)을 지닌 살루키,

아프간 하운드, 바센지 등은 현대 품종 그룹(주로 유럽에서 품종개량을 거친 그룹)과 뚜렷이 구분되는 독립적 계통을 형성함을 확인하였다(Parker et al. 2004). 이후 연구에서는 추가로 223 마리의 개 샘플을 분석하여 기존의 그룹 구분을 성공적으로 재현했고(Parker et al. 2007), SNP 데이터를 활용한 후속 연구에서도 이 같은 결과가 다시 확인되었다(Boyko et al. 2010; vonHoldt et al. 2010).

이후 Parker et al.(2017)는 전 세계 161 개 품종(1,346 개체)의 약 15 만 개 SNP 데이터를 바탕으로 거리 기반의 근린 결합(neighbor-joining) 계통수를 작성하여 최소 두 개 품종 이상을 포함하는 23 개의 계통군(clade)을 도출했다. 해당 연구에서 하플로타입(haplotype) 분석을 통해 대부분의 품종들이 소속 그룹을 넘어서는 긴 상동구간(extended homozygosity)을 거의 공유하지 않으며, 각 품종이 비교적 독립적인 유전적 기반 위에 형성되었음을 확인하였다. 또한 근대, 특히 빅토리아 시대 전후의 품종 폭발(breed explosion) 기간 동안 상당한 혼합이 이루어졌음을 발견하였다. 예를 들어 19 세기 중 후반 투견 문화가 유행하던 시기에 테리어와 마스티프간 교잡이 빈번하게 이루어졌음을 데이터상에서 확인할 수 있었다. 더 나아가 지역적, 기능적 특색 또한 품종 분화에 큰 영향을 미쳤음을 지적했는데, 영국 농촌과 지중해 연안 지역에서 각각 발달한 시각 사냥견과 사역견이 독립적인 계통군을 형성하였다. 이는 지역과 용도에 따라 서로 다른 선택압이 작용했으며, 몸집이 큰 품종들도 서로 다른 지역에서 독립적으로 진화하여 기능과 관련한 형질이 여러 번 독립적으로 출현했음을 시사한다(Parker et al. 2017). Dutrow et al. (2022)는 4,261 마리(순종 2,823 마리, FCI 인정 품종 226 종), 전 세계 47 개국의 658 마리 토착견(semi-feral village dogs/indigenous dogs), 그리고 93 마리의 야생 개과(canid) 데이터를 분석하여 품종 개량 과정에서의 주요하게 선택된 특성과 유전적 연관성에 대하여 친연성 기반 군집화 기법인 PHATE (potential of heat diffusion for affinity-based transition embedding)를 적용하여 현대 개를 총 10 개의 그룹(scent hound, pointer-spaniel, retriever, terrier, herder, sighthound, sled, Asian spitz, dingo, African Middle Eastern)으로 구분하였다. 특히 sled, Asian spitz, dingo, African Middle Eastern 그룹은 고대 품종이 주를 이루며 지역적 정보도 풍부하게 반영하고 있음을 확인하였다. 이는 품종별로 개들이 매우 뚜렷한 유전적 구조를 가지고 있으며, 이러한 구조가 가축화 과정에서 강력히 고정되었음을 보여준다(Dutrow et al. 2022).

유전자 적응 진화와 행동 및 형태에 따른 선택

가축화 초기 단계에서 특정 유전자와 형질 간의 연관성을 찾고자 하는 연구는, 개가 야생 늑대에서 어떻게 몸집·외형뿐만 아니라 행동까지 달라지게 되었는지를 밝히는 중요한 단서가 되어 왔다(Kaminski et al. 2019; Zhang et al. 2020; Geiger et al. 2017; Dutrow et al. 2022). 이러한 연구 결과는 늑대 및 개의 가축화 과정에서 환경 변화와 먹이 자원의 변화에 따라 강한 선택압을 받아 유전자 수준에서 구체적으로 적응했음을 보여준다(Wang et al. 2013; Bergström et al. 2020; Bergström et al. 2022; Morrill et al. 2022). 예를 들어, 두개골 및 얼굴 발달과 관련된 *IFT88* 유전자는 40,000-30,000 년 전 빠르게 선택되어 현대 개와 늑대에서 고정되었다(Bergström et al. 2022). 또한, *MGAM*, *AMY2B* 과 같은 소화와 신진대사 관련 유전자 역시 농경 생활에 따라 육식성에서 잡식성으로 전환되는 과정에서 강한 선택을 받았다(Wang et al. 2013; Arendt et al. 2014). 신경학적 적응에서도 *MYO3A*, *NCAM2*, *OR2FI* 과 같은 유전자들이 선택되었는데, 이는 사람과의 긴밀한 관계 형성 과정에서 감각 및 사회적 행동 변화에 중요한 역할을 했음을 시사한다(Wang et al. 2013).

또한 가축화 과정에서 흔히 나타나는 가축화 신드롬(domestication syndrome)으로 인해 개의 몸 크기, 귀 모양, 꼬리 형태, 털 색상 및 모양 등 다양한 형태적 변화가 나타났으며, 이와 관련하여, *IGF1*, *SMAD2*, *HMGA2*, *MSRB3*, *IGSF1* 등은 몸 크기(Rimbault et al. 2013; Plassais et al. 2019; Bannasch et al. 2021), *WIF1*, *MSRB3*, *HMGA2*는 귀 모양(Webster et al. 2015; Plassais et al. 2019), *FGF5*와 *RSP02*는 털 길이 및 모양(Cadieu et al. 2009; Housley and Venta 2006)과 관련된 유전자로 밝혀졌다. 가축화 과정에서는 형태적 변화 뿐만 아니라 품종마다 고유한 행동적 특성의 발달도 중요한 역할을 하였다(Hansen Wheat et al. 2019). 그러나 행동적 특성은 형태적 특징과 달리 표현형 정보를 수집하기 어렵다는 한계가 있다. 이를 극복하기 위해 James A. Serpell 을 중심으로 개발된 C-BARQ(Canine Behavioral Assessment & Research Questionnaire)가 널리 활용되고 있다(Hsu and Serpell 2003). 이 설문은 개의 공격성, 두려움, 사회성, 훈련성 등 다양한 행동적 표현형(총 36 개의 표현형)을 견주로부터 직접 평가하여 수집하는 방식이다. 2022년 기준 약 7만 마리 이상의 개 데이터가 수집되었으며, 이를 GWAS 분석에 적용한 결과 몸 크기와 공격성 관련 유전자(*IGF1*, *HMGA2*, *CD36*, *IGSF1* 등) 사이의 유의미한 연관성이 확인되었다(Zapata et al. 2016). 요약하자면, 가축화 과정에서 사람은 품종개량을 통해 목적에 맞는 형태 뿐 아니라 행동적 특성 또한 강한 선택압을 가하며 인위선택을 진행했으며, 사람과의 공존 환경에서 구체적인 유전자 수준의 적응이 이루어졌음을 보여준다(Webster et al. 2015; Plassais et al. 2019; Morrill et al. 2022).

결론

개는 인류의 가장 가까운 가까이자 반려동물로, 그 기원과 진화에 대한 연구는 오랜 시간에 걸쳐 지속되어 왔다. 특히, 후기 플라이스토세 시기(약 4만 년 전~1.8만 년 전)부터 시작된 가축화 과정을 이해하기 위한 다양한 가설들이 제시되었으며, 최근에는 중앙아시아와 동아시아에서 각각 독립적으로 가축화가 이루어졌다는 이중 조상 모델(dual ancestry model)이 주목받고 있다. 그러나 이를 뒷받침할 수 있는 고대 늑대 샘플이 아직 부족하여, 이들 가설은 여전히 검증 과정에 있다. 이후 수천 년에 걸친 품종개량 과정을 통해 개는 형태적·행동적 다양성을 획득하게 되었고, 이에 따라 품종 간 유전적 특성을 밝히기 위한 연구도 활발히 진행되었다. 다만 지금까지의 대부분의 연구는 개라는 종 내부에 국한되어 있으며, 행동과 관련된 유전자의 진화나 선택 경향에 대해서는 야생 개과(wild canids)와의 비교를 기반으로 한 포괄적인 분석이 부족한 실정이다(Dutrow et al. 2022). 예를 들어, Plassais et al. (2022)은 다양한 야생 식육목 동물과 비교함으로써, 개의 작은 체형과 관련된 *IGF1* 유전자 하플로타입이 일부 야생종(판다, 라쿤, 여우, 코요테 등)에서 보존되어 있는 반면, 빙하기 늑대에서는 생태적 요인으로 소실되었을 가능성을 제시하며, 이러한 비교 연구의 중요성을 부각시킨 바 있다. 이는 특정 대립유전자가 가축화와 품종화 과정에서 반복적으로 선택되고 소실 될 수 있음을 보여주는 흥미로운 사례다. 결국, 가축화와 품종화의 유전적 기원을 보다 정밀하게 이해하기 위해서는 Bergström et al. (2022)의 접근처럼 개의 조상에 해당하는 다양한 야생 개과와의 직접적인 비교가 필수적이다. 이는 단지 개 내부의 유전적 다양성 분석을 넘어, 가축화에 수반된 자연선택과 인위선택의 복합적 양상을 밝히는 데 핵심적인 단서를 제공할 수 있다. 더 나아가, 개에 대한 연구는 유전학을 넘어 비교의학, 후성유전체학, 행동과학 등 다양한 분야로 확장되며 인류 사회와의 연결고리를 더욱 공고히 하고 있다(Martinez et al. 2021; Oh and Cho 2023). 인류의 가장 오래된 친구인 개를 보다 깊이 이해하는 일은 단지 이들의 복잡한 진화사를 밝히는 데 그치지 않고, 인간 자신에 대한 통찰과 건강한 공존의 미래를 모색하는 데에도 중요한 기여를 할 수 있을 것이다.

사사

이 논문은 정부(과학기술정보통신부)의 재원(RS-2021-NR061223)으로 비교의학질환센터(Comparative Medicine Disease Research Center, CDRC, SRC 프로그램) (RS-2021-NR060088)의 지원과 서울대학교 창의선도(Creative-Pioneering Researchers Program, no. 3344-20240031)의 지원으로 작성됨.

참고문헌

- Arendt M, Fall T, Lindblad-Toh K, Axelsson E. 2014. Amylase activity is associated with amy2b copy numbers in dog: Implications for dog domestication, diet and diabetes. *Anim Genet.* 45(5):716-722.
- Bannasch D, Famula T, Donner J, Anderson H, Honkanen L, Batcher K, Safra N, Thomasy S, Rebhun R. 2021. The effect of inbreeding, body size and morphology on health in dog breeds. *Canine Medicine and Genetics.* 8(1):12.
- Bergström A, Frantz L, Schmidt R, Ersmark E, Lebrasseur O, Girdland-Flink L, Lin AT, Storå J, Sjögren KG, Anthony D et al. 2020. Origins and genetic legacy of prehistoric dogs. *Science.* 370(6516):557-563.
- Bergström A, Stanton DWG, Taron UH, Frantz L, Sinding MHS, Ersmark E, Pfrengle S, Cassatt-Johnstone M, Lebrasseur O, Girdland-Flink L et al. 2022. Grey wolf genomic history reveals a dual ancestry of dogs. *Nature.* 607(7918):313-320.
- Boyko AR, Quignon P, Li L, Schoenebeck JJ, Degenhardt JD, Lohmueller KE, Zhao KY, Brisbin A, Parker HG, vonHoldt BM et al. 2010. A simple genetic architecture underlies morphological variation in dogs. *Plos Biology.* 8(8).
- Cadieu E, Neff MW, Quignon P, Walsh K, Chase K, Parker HG, VonHoldt BM, Rhue A, Boyko A, Byers A et al. 2009. Coat variation in the domestic dog is governed by variants in three genes. *Science.* 326(5949):150-153.
- Darwin C. 1868. The variation of animals and plants under domestication. *Br Foreign Med Chir Rev.* 42(83):143-166.
- Ding ZL, Oskarsson M, Ardalan A, Angleby H, Dahlgren LG, Tepeli C, Kirkness E, Savolainen P, Zhang YP. 2012. Origins of domestic dog in southern east asia is supported by analysis of y-chromosome DNA. *Heredity (Edinb).* 108(5):507-514.
- Dutrow EV, Serpell JA, Ostrander EA. 2022. Domestic dog lineages reveal genetic drivers of behavioral diversification. *Cell.* 185(25):4737-4755.

- Fischer HG. 1977. More ancient egyptian names of dogs and other animals. *Metropolitan Museum Journal*. 12:173-178.
- Fogle B, Morgan, T., & Fogle, B. 2000. *The new encyclopedia of the dog: The definitive visual guide*. Second american edition. Dorling Kindersley.
- Frantz LAF, Mullin VE, Pionnier-Capitan M, Lebrasseur O, Ollivier M, Perri A, Linderholm A, Mattiangeli V, Teasdale MD, Dimopoulos EA et al. 2016. Genomic and archaeological evidence suggest a dual origin of domestic dogs. *Science*. 352(6290):1228-1231.
- Fredholm M, Winterø AK. 1995. Variation of short tandem repeats within and between species belonging to the canidae family. *Mamm Genome*. 6(1):11-18.
- Freedman AH, Gronau I, Schweizer RM, Ortega-Del Vecchyo D, Han E, Silva PM, Galavotti M, Fan Z, Marx P, Lorente-Galdos B et al. 2014. Genome sequencing highlights the dynamic early history of dogs. *PLOS Genetics*. 10(1):e1004016.
- Gao HW, Liang CZ, Zhang YB, Zhu LH. 2004. Polymerase chain reaction method to detect canis materials by amplification of species-specific DNA fragment. *J AOAC Int*. 87(5):1195-1199.
- Geiger M, Evin A, Sánchez-Villagra MR, Gascho D, Mainini C, Zollikofer CPE. 2017. Neomorphosis and heterochrony of skull shape in dog domestication. *Sci Rep-Uk*. 7(1):13443.
- Germonpré M, Sablin MV, Stevens RE, Hedges REM, Hofreiter M, Stiller M, Després VR. 2009. Fossil dogs and wolves from palaeolithic sites in belgium, the ukraine and russia: Osteometry, ancient DNA and stable isotopes. *J Archaeol Sci*. 36(2):473-490.
- Hansen Wheat C, Fitzpatrick JL, Rogell B, Temrin H. 2019. Behavioural correlations of the domestication syndrome are decoupled in modern dog breeds. *Nat Commun*. 10(1):2422.
- Housley DJ, Venta PJ. 2006. The long and the short of it: Evidence that fgf5 is a major determinant of canine 'hair'-itability. *Anim Genet*. 37(4):309-315.
- Hsu Y, Serpell JA. 2003. Development and validation of a questionnaire for measuring behavior and temperament traits in pet dogs. *J Am Vet Med Assoc*. 223(9):1293-1300.
- Ikram S. 2013. Man's best friend for eternity: Dog and human burials in ancient egypt. *Anthropozoologica*. 48:299-307.
- Irion DN, Schaffer AL, Famula TR, Eggleston ML, Hughes SS, Pedersen NC. 2003. Analysis of genetic variation in 28 dog breed populations with 100 microsatellite markers. *Journal of Heredity*. 94(1):81-87.

- Kaminski J, Waller BM, Diogo R, Hartstone-Rose A, Burrows AM. 2019. Evolution of facial muscle anatomy in dogs. *Proceedings of the National Academy of Sciences*. 116(29):14677-14681.
- Lallensack R. 2017. Ancient genomes heat up dog domestication debate. *Nature*.
- Larson G, Karlsson EK, Perri A, Webster MT, Ho SY, Peters J, Stahl PW, Piper PJ, Lingaas F, Fredholm M et al. 2012. Rethinking dog domestication by integrating genetics, archeology, and biogeography. *Proc Natl Acad Sci U S A*. 109(23):8878-8883.
- Lloyd-Jones O. 1915. What is a breed?: Definition of word varies with each kind of livestock, and is based almost wholly on arbitrary decision of breeders—some strange contradictions—the meaning of “pure-bred”1. *Journal of Heredity*. 6(12):531-537.
- Martinez MN, Mochel JP, Neuhoff S, Pade D. 2021. Comparison of canine and human physiological factors: Understanding interspecies differences that impact drug pharmacokinetics. *Aaps j*. 23(3):59.
- Morrill K, Hekman J, Li X, McClure J, Logan B, Goodman L, Gao M, Dong Y, Alonso M, Carmichael E et al. 2022. Ancestry-inclusive dog genomics challenges popular breed stereotypes. *Science*. 376(6592):eabk0639.
- Oh JH, Cho J-Y. 2023. Comparative oncology: Overcoming human cancer through companion animal studies. *Experimental & Molecular Medicine*. 55(4):725-734.
- Okumura N, Ishiguro N, Nakano M, Matsui A, Sahara M. 1996. Intra- and interbreed genetic variations of mitochondrial DNA major non-coding regions in japanese native dog breeds (*canis familiaris*). *Anim Genet*. 27(6):397-405.
- Ostrander EA, Wayne RK. 2005. The canine genome. *Genome Res*. 15(12):1706-1716.
- Ovodov ND, Crockford SJ, Kuzmin YV, Higham TFG, Hodgins GWL, van der Plicht J. 2011. A 33,000-year-old incipient dog from the altai mountains of siberia: Evidence of the earliest domestication disrupted by the last glacial maximum. *PLOS ONE*. 6(7):e22821.
- Pang JF, Kluetsch C, Zou XJ, Zhang AB, Luo LY, Angleby H, Ardalan A, Ekstrom C, Skollermo A, Lundeberg J et al. 2009. Mtdna data indicate a single origin for dogs south of yangtze river, less than 16,300 years ago, from numerous wolves. *Mol Biol Evol*. 26(12):2849-2864.
- Parker HG, Dreger DL, Rimbault M, Davis BW, Mullen AB, Carpintero-Ramirez G, Ostrander EA. 2017. Genomic analyses reveal the influence of geographic origin, migration, and hybridization on modern dog breed development. *Cell Reports*. 19(4):697-708.

- Parker HG, Kim LV, Sutter NB, Carlson S, Lorentzen TD, Malek TB, Johnson GS, DeFrance HB, Ostrander EA, Kruglyak L. 2004. Genetic structure of the purebred domestic dog. *Science*. 304(5674):1160-1164.
- Parker HG, Kukekova AV, Akey DT, Goldstein O, Kirkness EF, Baysac KC, Mosher DS, Aguirre GD, Acland GM, Ostrander EA. 2007. Breed relationships facilitate fine-mapping studies: A 7.8-kb deletion cosegregates with collie eye anomaly across multiple dog breeds. *Genome Res.* 17(11):1562-1571.
- Perri AR, Feuerborn TR, Frantz LAF, Larson G, Malhi RS, Meltzer DJ, Witt KE. 2021. Dog domestication and the dual dispersal of people and dogs into the americas. *Proc Natl Acad Sci U S A*. 118(6).
- Plassais J, Kim J, Davis BW, Karyadi DM, Hogan AN, Harris AC, Decker B, Parker HG, Ostrander EA. 2019. Whole genome sequencing of canids reveals genomic regions under selection and variants influencing morphology. *Nat Commun.* 10(1):1489.
- Plassais J, VonHoldt BM, Parker HG, Carmagnini A, Dubos N, Papa I, Bevant K, Derrien T, Hennelly LM, Whitaker DT et al. 2022. Natural and human-driven selection of a single non-coding body size variant in ancient and modern canids. *Current Biology*. 32(4):889-897.
- Rimbault M, Beale HC, Schoenebeck JJ, Hoopes BC, Allen JJ, Kilroy-Glynn P, Wayne RK, Sutter NB, Ostrander EA. 2013. Derived variants at six genes explain nearly half of size reduction in dog breeds. *Genome Res.* 23(12):1985-1995.
- Savolainen P, Leitner T, Wilton AN, Matisoo-Smith E, Lundeberg J. 2004. A detailed picture of the origin of the australian dingo, obtained from the study of mitochondrial DNA. *Proc Natl Acad Sci U S A*. 101(33):12387-12390.
- Savolainen P, Zhang YP, Luo J, Lundeberg J, Leitner T. 2002. Genetic evidence for an east asian origin of domestic dogs. *Science*. 298(5598):1610-1613.
- Serpell J. 2017. The domestic dog: Its evolution, behavior and interactions with people, 2nd edition (2017).
- Shannon LM, Boyko RH, Castelhano M, Corey E, Hayward JJ, McLean C, White ME, Abi Said M, Anita BA, Bondjengo NI et al. 2015. Genetic structure in village dogs reveals a central asian domestication origin. *PNAS*. 112(44):13639-13644.
- Shannon LM, Boyko RH, Castelhano M, Corey E, Hayward JJ, McLean C, White ME, Abi Said MR, Anita BA, Bondjengo NI et al. 2016. Reply to wang et al.: Sequencing datasets do not refute central asian domestication origin of dogs. *PNAS*. 113(19):E2556-E2557.
- Thalmann O, Shapiro B, Cui P, Schuenemann VJ, Sawyer SK, Greenfield DL, Germonpré MB, Sablin MV,

- López-Giráldez F, Domingo-Roura X et al. 2013. Complete mitochondrial genomes of ancient canids suggest a european origin of domestic dogs. *Science*. 342(6160):871-874.
- Vilà C, Maldonado JE, Wayne RK. 1999. Phylogenetic relationships, evolution, and genetic diversity of the domestic dog. *J Hered*. 90(1):71-77.
- vonHoldt BM, Pollinger JP, Earl DA, Knowles JC, Boyko AR, Parker H, Geffen E, Pilot M, Jedrzejewski W, Jedrzejewska B et al. 2011. A genome-wide perspective on the evolutionary history of enigmatic wolf-like canids. *Genome Res*. 21(8):1294-1305.
- vonHoldt BM, Pollinger JP, Lohmueller KE, Han E, Parker HG, Quignon P, Degenhardt JD, Boyko AR, Earl DA, Auton A et al. 2010. Genome-wide snp and haplotype analyses reveal a rich history underlying dog domestication. *Nature*. 464(7290):898-902.
- Wang G-D, Peng M-S, Yang H-C, Savolainen P, Zhang Y-P. 2016a. Questioning the evidence for a central asian domestication origin of dogs. *PNAS*. 113(19):E2554-E2555.
- Wang G-D, Zhai W, Yang H-C, Wang L, Zhong L, Liu Y-H, Fan R-X, Yin T-T, Zhu C-L, Poyarkov AD et al. 2016b. Out of southern east asia: The natural history of domestic dogs across the world. *Cell Res*. 26(1):21-33.
- Wang G-D, Zhai W, Yang HC, Fan RX, Cao X, Zhong L, Wang L, Liu F, Wu H, Cheng LG et al. 2013. The genomics of selection in dogs and the parallel evolution between dogs and humans. *Nat Commun*. 4:1860.
- Wayne RK, Ostrander EA. 1999. Origin, genetic diversity, and genome structure of the domestic dog. *Bioessays*. 21(3):247-257.
- Webster MT, Kamgari N, Perloski M, Hoeppner MP, Axelsson E, Hedhammar Å, Pielberg G, Lindblad-Toh K. 2015. Linked genetic variants on chromosome 10 control ear morphology and body mass among dog breeds. *BMC Genomics*. 16(1):474.
- Zajc I, Mellersh CS, Sampson J. 1997. Variability of canine microsatellites within and between different dog breeds. *Mamm Genome*. 8(3):182-185.
- Zapata I, Serpell JA, Alvarez CE. 2016. Genetic mapping of canine fear and aggression. *BMC Genomics*. 17:572.
- Zhang Z, Khederzadeh S, Li Y. 2020. Deciphering the puzzles of dog domestication. *Zool Res*. 41(2):97-104.

영문초록

Title: The Evolutionary Journey of Dogs: From Wolves to Companions

Abstract: As the first domesticated animal in human history and one of our closest companions today, the dog possesses a complex domestication history. This process can be broadly divided into two major phases. The first is the initial domestication stage, during which dogs diverged from an extinct lineage of gray wolves. The second involves a prolonged and continuous phase of breed formation, shaped by human coexistence and selection for diverse purposes and traits. In this review, we summarize key hypotheses and findings from major studies on both phases and discuss why the domestication history of dogs remains unresolved. We also explore the current limitations and ongoing debates that continue to shape our understanding of this unique evolutionary journey.

Authors: Won Hee Ko^{1,2*}, Choongwon Jeong^{1,3} and Suenggwan Shin^{1,2}

Affiliation:

¹ School of Biological Sciences, Seoul National University, Seoul 08826, Republic of Korea

² Comparative Medicine Disease Research Center, Seoul National University, Seoul 08826, Republic of Korea

³ Institute for Data Innovation in Science, Seoul National University, Seoul 08826, Republic of Korea

Corresponding author: heidi101@snu.ac.kr