

국내 RAS 환경에서 광주기 조절이 대서양연어(*Salmo salar*) Parr의 성장, 성장축 관련 유전자 및 혈액생화학적 반응에 미치는 영향

박상협 · 백승훈 · 홍우석¹ · 김행영¹ · 홍석주¹ · 김창환¹ · 이기쁨¹ · 이유경¹ · 김이경*

국립강릉원주대학교 수산생명의학과, ¹강원특별자치도 내수면자원센터 연어연구TF팀

Photoperiod Manipulation Modulates Growth, Somatotropic Axis-Related Genes and Hematobiochemical Responses in Atlantic Salmon *Salmo salar* Parr

Sang Hyup Park, Seung Hoon Back, Woo Seok Hong¹, Heang Young Kim¹, Seok Ju Hong¹, Chang Hwan Kim¹, Gi Bbum Lee¹, Yu Kyung Lee¹ and Yi Kyung Kim*

Department of Aquatic Life Medicine, Gangneung-Wonju National University, Gangneung 25457, Republic of Korea

¹Inland Water Resource Center, Salmon Research TF Team, Chuncheon 24210, Republic of Korea

Photoperiod manipulation is commonly practiced in aquaculture to synchronize the photoperiod with the circannual rhythms of Atlantic salmon *Salmo salar*. Here, the effects of different photoperiod regimes within recirculating aquaculture systems (RAS) on growth, hematological parameters and stress responses in Atlantic salmon parr were determined. Fish (initial weight, 14.1±4.89 g) were reared for 22 weeks under three photoperiod treatments: 12L, 24L and WS. All treatment groups has increased body weight by week 22; however, the rates of weight gain and specific growth did not significantly differ among the treatment groups. Interestingly, the WS group exhibited a significantly greater fork length than the 24L group and showed signs of smoltification. Pituitary growth hormone and hepatic insulin-like growth factor 1 (IGF-1) levels increased in a time-dependent manner. Notably, hepatic IGF-1 expression was significantly higher in the 24L and WS groups than in the 12L group. Additionally, antioxidant gene expression and plasma stress indicators increased temporarily in the 24L and WS groups at week 11. Therefore, although photoperiod manipulation in RAS does not affect overall weight gain, it can modulate growth and smoltification in Atlantic salmon.

Keywords: *Salmo salar*, Photoperiods, Growth, IGF-1

서론

척추동물의 성장(growth)은 수정란에서 배아로 발달하여 성체의 여러 기관과 조직이 형성되며, 개체의 크기와 복잡성이 증가하는 생물학적 과정이다. 특히, 변온성 경골어류의 성장은 외적 요인에 의해 좌우되는데, 발달과정의 진행은 온도, 광주기 및 먹이 가용성(food availability)에 의존한다. 연어류의 경우 광주기는 내인성 리듬(endogenous rhythms)을 자극하여 zeitgeber로서 성장을 조절하고(Endal et al., 2000), 체성 축(somatotropic axis)에 직접적인 영향을 미치는 자극원(photostimulation)으

로써의 역할을 수행한다(Björnsson et al., 2000; Churova et al., 2020). 대서양연어(*Salmo salar*)는 담수에서 부화한 뒤 일정 시기를 거쳐 해수로 이동하여 성장하고, 다시 산란을 위해 담수로 돌아오는 소하성 어종(anadromous species)이다. 이러한 생활사 전환 과정에서 연어는 스몰트화(smoltification)라는 복합적인 생리적 과정을 거친다. 스몰트화는 해수 적응을 위한 전환기로, 이 시기 동안 대서양연어는 형태학적, 생리학적 및 행동학적 변화를 수반하는데, 이는 환경자극에 의한 내분비계의 분비조절과 외부 요인 사이의 상호작용에 의해 일어난다(Björnsson et al., 2011). 환경적인 자극(광주기, 수온 및 염분 등)에 의해 thy-

*Corresponding author: Tel: +82. 33. 640. 2409 Fax: +82. 33. 640. 2955

E-mail address: yikyung1118@gwnu.ac.kr



This is an Open Access article distributed under the terms of the Creative Commons Attribution Non-Commercial License (<http://creativecommons.org/licenses/by-nc/3.0/>) which permits unrestricted non-commercial use, distribution, and reproduction in any medium, provided the original work is properly cited.

<https://doi.org/10.5657/KFAS.2026.0050>

Korean J Fish Aquat Sci 59(1), 50-64, February 2026

Received 20 October 2025; Revised 22 December 2025; Accepted 28 January 2026

저자 직위: 박상협(대학원생), 백승훈(대학원생), 홍우석(연구사), 김행영(연구원), 홍석주(연구원), 김창환(연구원), 이기쁨(연구원), 이유경(연구원), 김이경(교수)

roid hormone (thyroxine, T_4 및 tri-iodothyronine, T_3), growth hormone (GH) 및 insulin-like growth factor 1 (IGF-1) 등 주요 내분비 호르몬의 분비 및 조절이 이루어지며, 이를 통해 성장 및 해수 환경에서의 이온 조절 능력 등 다양한 생리적 기능을 가지게 된다(Björnsson et al., 2000).

광주기는 가장 중요한 외부 자극으로 작용하여 생체리듬(circadian rhythm) 및 계절성 생리 반응을 조절하며, 내분비계의 주요 축인 시상하부-뇌하수체 축(hypothalamus-pituitary axis, HP-axis)을 매개로 하여 스몰트화 및 성장에 영향을 미친다(Zydlowski et al., 2014). 어류를 비롯한 척추동물의 성장은 체성 축(somatotropic axis)인 GH/IGF 시스템에 의해 조절되며, GH/IGF-1 축은 뇌하수체에서 분비되는 GH와 주로 간에서 생성되는 IGF-1으로 구성된다(Duan, 1997). GH는 성장을 촉진하는 주요 기능 외에도 대사, 삼투 조절, 면역 등 다양한 생리 과정에 영향을 미치는 다면적 호르몬(pleiotropic hormone)이다. GH는 표적 조직의 세포막에 있는 GH receptor (GHR)에 결합하여 세포내 신호전달 및 유전자 발현을 위한 인산화 연쇄반응(phosphorylation cascade)을 유도한다(Zhu et al., 2001; Caputo et al., 2021). 이 과정에서 GHR은 세포질 내의 Janus kinase (JAK)를 활성화시키고, 이는 다시 signal transducer and activator of transcription (STAT) protein, STAT5를 인산화시켜 활성화한다. 활성화된 STAT5는 핵으로 이동하여 표적 유전자의 전사를 조절하는 핵심적인 역할을 한다(Dinerstein-Cali et al., 2000). 이와 동시에, mitogen-activated protein kinase (MAPK) 경로와 phosphoinositide 3-kinase (PI3K) 경로 등 다른 신호 전달 경로 또한 활성화되어 GH의 복합적인 생리적 기능을 유도한다(Sun et al., 2014).

특히, 어류 GH는 세포 증식 및 분화를 자극하여 근육 성장 유도, 삼투 조절에 따른 아가미 형태 변화 등 다양한 동화 작용(anabolic processes)을 유도하는 것으로 알려져 있다(Fuentes et al., 2013). 간은 GH에 의존하여 기능을 조절하는 주요 조직이다. 빛의 변화는 신경내분비 신호로 전환하여 뇌하수체의 GH 분비를 직접 조절한다(Komourdjian et al., 1989). 빛-뇌하수체 축(light-pituitary axis)을 통해 뇌하수체의 성장호르몬 분비세포(somatotrophs)에서 GH의 합성 및 분비를 촉진하며, 분비된 혈중 GH는 간의 IGF-1 생성을 유도함으로써 성장 촉진 효과로 이어진다. 실제로 무지개송어(*Oncorhynchus mykiss*) 연구에서 장일 광주기(long photoperiod) 조건이 혈중 IGF-1 농도를 유의하게 증가시켜 성장을 촉진함이 보고되었으며, 나일 틸라피아(*Oreochromis niloticus*)에서는 광주기가 성장 축 관련 유전자의 일주기 리듬(daily rhythm)을 조절하는 것으로 나타났다(Fu et al., 2022). 하지만 최적화되지 않은 광주기 조건 하에서의 사육은 활성산소종(reactive oxygen species, ROS) 생성을 촉진하여 산화 스트레스를 유발하기도 한다(Wei et al., 2019).

산화 스트레스는 세포 내 ROS가 과도하게 축적될 경우 발생

하게 되는데, 이에 대응하기 위해 항산화 반응이 활성화되며, 항산화 효소의 발현 조절과 같은 메커니즘으로 ROS의 조절이 이루어진다(Costantini, 2019). 어류는 nuclear factor erythroid 2-related factor 2 (NRF2)/kelch-like ECH-associated protein 1 (KEAP1) 경로를 중심으로 한 항산화 방어 기작을 활성화시켜 superoxide dismutase (SOD), catalase (CAT)와 같은 효소 유전자의 발현을 유도하며, 이는 환경 변화에 따른 생리적 스트레스 반응을 연구하는 데 중요한 지표이다(Tonelli et al., 2018).

대서양연어는 환경 변화에 매우 민감하게 반응하는 어종(sensitive species)이다. 수온, 광주기 및 염분 등에 의해 내분비계 및 생리적 반응이 크게 달라질 수 있으며, 이러한 요인들은 개체의 내분비계 조절 및 생리적 기능에 직접적인 영향을 미쳐 생존과 성장을 좌우하는 결정적인 요인으로 작용한다(Björnsson et al., 2011; Melo et al., 2014). 현재 국내 대서양연어 양식은 수입된 발안란(eyed egg)을 기반으로 전 생애주기를 관리하는 방식이므로, 우리나라 환경 조건에 최적화된 사육 프로토콜을 수립하는 것이 산업의 성패를 좌우하는 중요한 과제이다. 따라서 국내 환경에서의 대서양연어의 최적 성장조건과 관련 생리적 반응을 규명하기 위한 기초 연구가 시급하다. 노르웨이와 같은 대서양연어의 주요 생산국에서는 광주기 조절(photoperiod manipulation)을 적극적으로 활용하여 생산성을 향상시키고 있다(Ytrestøyl et al., 2023). 이 기술은 단일광주기(12L:12D)를 통해 인위적으로 겨울 신호(winter signal)를 부여한 뒤, 연속적인 장일광주기(24L:00D)로 전환하여 연어의 성장과 스몰트화를 촉진하는 것이다(Skjold et al., 2024). 이를 통해 자연적인 계절의 제약에서 벗어나 연중 안정적인 off-season smolt 생산이 가능하였으며, 대서양연어 양식의 효율성을 획기적으로 개선하였다(Fjellidal et al., 2009). 하지만 광주기 조절의 생리학적 효과는 절대적이지 않으며, 겨울 신호를 적용하는 시점의 어체 크기(body size)나 사육 수온과 같은 복합적인 요인들과의 상호 작용에 의해 그 결과가 달라질 수 있다는 점이 최근 연구를 통해 밝혀졌다(Pino-Martinez et al., 2024). 이러한 배경에서, 수온과 수질 등 핵심 환경 요인을 정밀하게 제어할 수 있는 순환여과양식시스템(recirculating aquaculture system, RAS)은 외부 환경의 제약을 최소화하고 연어의 성장 잠재력을 극대화하며 스몰트화 과정을 안정적으로 유도할 수 있는 효과적인 대안으로 부상하고 있다(Hamilton et al., 2022).

이에 본 연구는 통제된 RAS 환경 내에서 22주간의 서로 다른 광주기 조건이 parr 단계의 대서양연어의 체성장 조절에 관여하는 GH/IGF-1 axis 유전자 발현과 더불어 생리적 스트레스 지표인 혈장 및 간조직의 항산화 조절에 미치는 영향을 분석하였다. 이를 통하여 본 연구는 국내 RAS 환경에서 대서양연어의 최적 성장을 유도하고 off-season smolt의 안정적인 생산을 위한 과학적인 근거자료를 제시하고자 하였다.

재료 및 방법

실험 동물

본 연구에 사용된 모든 동물 실험은 강릉원주대학교 동물실험 윤리위원회(Institutional Animal Care and Use Committee)의 승인을 받은 윤리적 지침에 따라 수행되었다(Approval No. GWNU-2025-9). 실험은 강원특별자치도 춘천시에서 위치한 내수면자원센터에서 진행하였다. 실험에 사용한 대서양연어는 실험이 시작되기 전까지 24L:00D 광주기 조건에서 사육되었으며, 상업용 건사료를 하루에 2회 반복 공급하였다. 평균 체중 14.10 ± 4.89 g의 parr 대서양연어 900마리를 6개의 500 L 원형 수조에 150마리씩 수용하여 각 실험군당 2반복으로 무작위 배치하였다. 실험은 RAS에서 진행되었으며, 수온 15.10 ± 0.11 °C, 용존산소(dissolved oxygen)는 9.85 ± 0.62 mg/L, pH는 7.05 ± 0.16 , 수조 내 암모니아($\text{NH}_3\text{-N}$) 농도는 0.01 mg/L를 유지하였다.

실험 설계

본 연구는 광주기가 대서양연어의 성장에 미치는 영향을 분석하기 위해 6개의 원형수조에 대서양연어를 무작위로 배치하였으며, 광주기 실험은 다음의 3가지 광주기 조건으로 진행하였다(Fig. 1): 24L:00D (24L, 24시간 동안 지속적인 빛 조건), 12L:12D (12L, 12시간 명암주기) 및 winter signal (WS). 이 중 WS 실험군은 자연계의 계절 변화를 모방하기 위해 광주기를 단계적으로 변경하였다. 초기 11주는 24L 조건을 유지하였고, 이후 4주간 12L 조건에 노출시켜 winter signal을 부여하였다. 마지막으로 7주 동안 다시 24L 조건으로 전환하여 실험종료 시점까지 유지하였다. 그 외에 실험군은 22주 동안 해당 광주기 조건을 유지하였다. 광원은 각 수조 103 cm 위에 LED (Philips, Amsterdam, Netherlands)를 설치하여 공급하였다. 수

면에서의 조도는 500 lux로 설정하였다. 이는 대서양연어의 정상적인 성장 및 스폴트화를 유도하기에 충분한 광량으로 알려져 있다(Stefansson et al., 1993). 선행연구에 따르면 43 lux 이상의 조도 조건은 대서양연어의 성장 및 삼투 조절 기능에 유의한 차이를 나타내지 않으며, 500 lux 수준의 조도는 망막 손상이나 만성적인 스트레스 반응을 유도하지 않는 안전한 범위로 보고된 바 있다(Stefansson et al., 1993; Migaud et al., 2007; Handeland et al., 2013b). 따라서, 본 연구에서는 500 lux를 상업적 RAS 환경에서의 경제적 효율성과 어류의 생리적 항상성을 동시에 충족시킬 수 있는 조건으로 판단되어 적용하였다. 실험 기간 동안 외부 빛의 유입을 차단하기 위해 모든 수조는 암막을 설치하였고, 각 광주기 점등 및 소등은 전자 제어 시스템을 통해 정밀하게 제어되었다.

시료 채취

광주기 조건에 따른 대서양연어의 생리적 반응을 분석하기 위해 실험 개시일(0 week), 실험 개시일로부터 각 11주(11 weeks), 15주(15 weeks) 및 22주(22 weeks)가 경과된 시점에 총 4회 샘플링을 진행하였다. 혈장 내 효소 농도 측정을 위한 혈장 샘플과 유전자 발현 분석을 위한 간 및 뇌하수체 조직을 채취하였다. 조직 채취 전 24시간 동안 사료를 공급하지 않았고, 조직 채취 전 대서양연어는 2-phenoxyethanol (Junsei Chemical Co. Ltd., Tokyo, Japan)로 마취하여 혈액 및 조직을 채취하였다. 혈액은 꼬리 정맥(caudal blood vessel)에서 헤파린 처리된 1 mL 주사기를 사용하여 각 실험군마다 10마리씩 채혈한 후 원심분리(4°C, 3,500 g, 10 min)하여 혈장을 분리하였다.

성장도 측정

각 실험구별로 10마리를 무작위로 선별하여 개별 중량 및 체장을 측정하였으며, 비만도(condition factor), 일일 증체량(av-

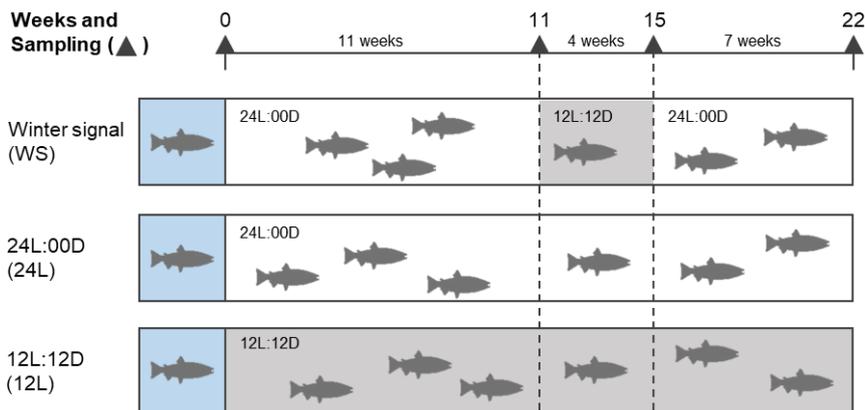


Fig. 1. Schematic diagram of the experimental design. The experiment was conducted for 22 weeks under three different photoperiod regimens: constant 12L:12D (12L), continuous light (24L:00D, 24L) and a winter-signal protocol (WS). Arrows indicate the sampling points at 0, 11, 15 and 22 weeks.

erage daily weight gain, DWG), 일일 성장량(average daily length gain, DLG), 증체율(weight gain rate, WGR) 및 비성장률(specific growth rate, SGR)은 다음의 공식을 사용하여 산출하였다.

$$K=100 \times (BW/BL^3)$$

$$DWG (g/day)=(BWf-BWi)/Day$$

$$DLG (cm/day)=(BLf-BLi)/Day$$

$$WGR (\%)=100 \times (BWF-BWI)/BWI$$

$$SGR (\%)=100 \times [(ln BWF-ln BWI)/Day]$$

이때 BWf 및 BLf는 측정 종료 시 체중 및 체장, BWi 및 BLi는 측정 시작 시 체중 및 체장, BWI는 초기 체중, BWF는 최종 체중, BW는 체중, BL은 체장, K는 비만도를 의미한다.

유전자 발현 분석

대서양연어의 성장 관련 지표 유전자인 GH 및 IGF-1과 스트레스 지표 유전자인 KEAP1, NRF2, NAD(P)H quinone dehydrogenase 1 (NQO1), SOD, catalase (CAT) 및 glutathione peroxidase (GPX)의 프라이머를 디자인하여 각 광주기 조건에 따른 유전자 발현량을 분석하였다(Table 1). 이를 위해 각 광주기 조건에서 사육한 대서양연어의 간 및 뇌하수체 조직을 채취하여 -80°C에 보관하였다. 이후 RNAiso plus reagent (Takara Bio Inc., Shiga, Japan) 및 PrimeScript™ RT reagent kit with

gDNA Eraser (Takara Bio Inc.)를 사용하여 total RNA 추출 및 cDNA 합성을 진행하였다. 이후 각 지표 유전자의 발현량은 TB Green® Premix Ex Taq™ II (Takara Bio Inc.) 및 Thermal Cycler Dice™ real-time PCR system (Takara Bio Inc.)를 사용하여 분석하였다. 각 유전자의 발현량은 $2^{-\Delta\Delta CT}$ 방법으로 계산했으며, 상대적인 발현량을 계산하기 위해 ribosomal protein L32 (RPL32)를 참조유전자로 사용하였다(Livak and Schmittgen, 2001).

혈액 생화학적 분석

광주기 조건이 대서양연어의 대사 및 조직 기능에 미치는 영향을 확인하기 위해 혈액 생화학 분석을 진행하였다. 분석 항목으로는 total protein (TP), glucose (GLU), aspartate aminotransferase (AST), alanine aminotransferase (ALT), blood urea nitrogen (BUN) 및 creatinine (CRE) 총 6개의 항목을 대상으로 분석하였다. 모든 측정은 Fuji-DRI Chem NX700 자동 생화학 분석기(Fujifilm Co., Tokyo, Japan)를 사용하여 진행되었으며, 제조사의 프로토콜에 따라 분석하였다.

통계분석

모든 데이터는 실험군 사이 통계적 차이를 검정하였으며, 이를 위해 일원 분산분석(One-way ANOVA)을 사용하였다. 유의 수준은 $P < 0.05$ 로 설정하였고, ANOVA 분석 결과 통계적으로 유의미한 차이가 있는 경우, Tukey의 사후검정을 추가적으로 실시하였다. 모든 통계 분석 과정은 SPSS 소프트웨어(SPSS version 29.0; IBM Corp., Armonk, NY, USA)를 사용하였다.

Table 1. Primers used in this study

| Gene | Full name | Sequence (5'-3') | Accession No. |
|-------|---|--|----------------|
| GH | Growth hormone | F: CCCTAGCCAGACCCTGGCCAT R: GAGCAGGTTGAGCCCACTT | M21573.1 |
| IGF-1 | Insulin-like growth factor 1 | F: CGGTACACATAACCGTGGTATTG R: CTGCCCTTGCCAGACTTGACA | XM_014153327.2 |
| KEAP1 | Kelch-like ECH-associated protein 1 | F: GGTGTGAGGGTGGTAGTTT R: TTCTATTCAAGGTGTGGGGC | XM_045691058.1 |
| NRF2 | Nuclear factor erythroid 2-related factor 2 | F: AGCAAGAGCTTAACACCCTG R: AGCAGAGAAGTGCTAGCTGT | NM_001139807.1 |
| NQO1 | NAD(P)H quinone dehydrogenase 1 | F: CATCATAGCTGAGCAGCGGA R: CGTCAGGGCCGTACATAGTC | XM_014176646.2 |
| SOD1 | Superoxide dismutase 1 | F: CCACGTCCATGCCTTTGG R: TCAGCTGCTGCAGTCACGTT | NM_001123587.1 |
| CAT | Catalase | F: CCGACCGTCCGTAAATGCTA R: GCTTTTCAGATAGGCTCTTCATGTAA | BG935638.1 |
| GPX1a | Glutathione peroxidase 1a | F: GTTCCTGACCAGTGACATTG R: ACTGCTGATTAACAGGAGAG | XM_014133872.1 |
| RPL32 | Ribosomal protein L 32 | F: GCCCTCAGACCTCTTACTAAAC R: CTGACCCTTAAACCGCCTG | XM_014134920.2 |

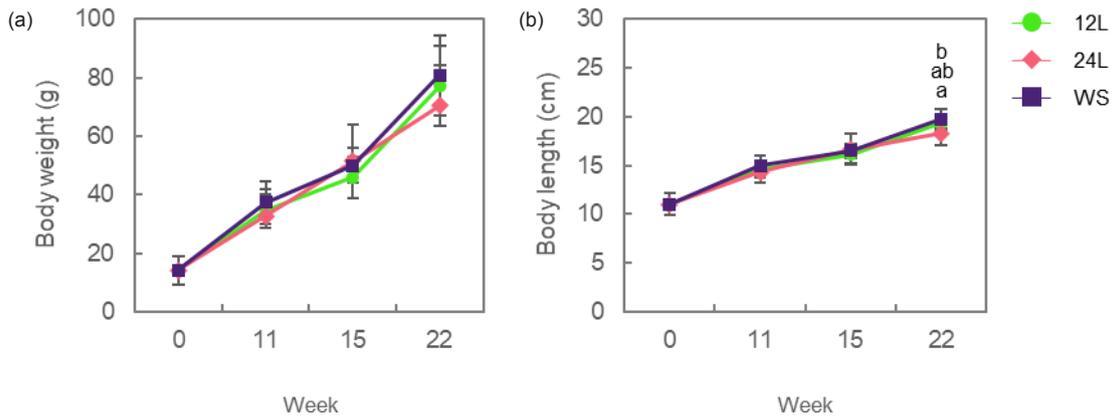


Fig. 2. Changes in body weight (a) and fork length (b) of Atlantic salmon *Salmo salar* parr reared under different photoperiod regimes. Data are presented as the mean±standard deviation (SD). Different letters above the bars indicate significant differences among the groups at the same sampling time ($P < 0.05$).

결 과

사육실험 성장 분석

실험 시작 시점(0주차)의 평균 체중 및 체장은 각각 14.10 ± 4.89 g, 11.01 ± 1.10 cm였으며, 실험 종료 시점인 22 주치의 평균 체중은 WS 실험군이 80.75 ± 13.65 g으로 0주차와 비교하여 약 5.73배 성장하였으며, 모든 실험군 중 가장 높은 WGR을 나타내었다. 12L 실험군은 77.14 ± 13.58 g으로 약 5.47배, 24L 실험군은 70.39 ± 13.96 g으로 4.99배 증가하였으나, 모든 실험군 사이 통계적인 유의차는 확인되지 않았다(Fig. 2a, Table 2). 또한 체장의 경우 22주차에 12L, 24L, WS 실험군이 각각 19.33 ± 0.84 , 18.30 ± 1.29 , 19.77 ± 0.98 cm로 1.7~1.8배 성장하였다(Fig. 2b). 특히 WS 실험군은 24L 실험군과 비교하여 유의하게 더 긴 체장을 나타내어 단순한 체중 증가 이외에 스몰트와 관련된 골격성장이 촉진되는 것을 확인하였다. 각 시점에 따른 성장률 분석 결과 시간경과에 따른 변화가 관찰되었다(Table 2). 비만도의 경우, 초기 값은 1.02 ± 0.10 에서 시작하여, 15주차까지 평균 1.10 ± 0.07 로 모든 실험군에서 유의한 차이가 없었다(Table 2). 그러나 22주차 WS 실험군의 비만도는 1.04 ± 0.06 으로 유의하게 감소하였으며, 24L 실험군(1.14 ± 0.11)과 비교하였을 때 유의하게 낮은 수치를 나타내었다.

DWG 분석 결과, 실험 초기인 0주차부터 11주차까지는 모든 실험군에서 상대적으로 낮은 성장률을 보였다. 이 시기 WS 실험군의 DWG는 0.30 g/day로 12L (0.26 g/day) 및 24L (0.24 g/day) 실험군 대비 각각 15.3%, 25.0% 높은 수치를 나타내었다. 그러나 실험 중반부인 11주에서 15주차 사이에는 24L 실험군의 성장이 두드러졌다. 해당 기간 24L 실험군의 DWG는 0.66 g/day로 가장 높은 수치를 나타내었으며, WS 및 12L 실험군과 비교하여 각각 46.6%, 60.9% 높은 수준이었다. 반면, 실험 후

반부인 15주차부터 22주차 사이 구간에서는 12L 및 WS 실험군의 성장이 가파르게 상승하였다. DWG가 0.64 및 0.63 g/day로 실험 초기(0~11주차)와 비교하여 각각 약 210% 및 200% 향상된 높은 수치를 보였다. DLG 분석 결과, 11주차까지는 실험군간 차이는 미미하였으나, 실험 중반부(11~15주차)에 24L 실험군은 0.08 cm/day로 초기 대비 2배 증가한 반면, 12L 및 WS 실험군은 0.05 cm/day로, 실험 초반부와 동일한 수준을 유지하였다(Table 2). 실험 후반부(15~22주차)에는 24L 실험군의 성장이 둔화(0.03 cm/day)된 반면, 12L 및 WS 실험군은 0.07 cm/day로 성장이 가속화되는 상반된 경향을 보였다. WGR은 각각 472.05 ± 13.58 , 427.46 ± 13.96 및 503.00 ± 13.65 이었으며, SGR은 각각 40.94 ± 13.58 , 36.55 ± 13.96 및 43.28 ± 13.65 로 측정되었다. 22주차에 세 실험군의 WGR와 SGR 모두 유의한 차이를 보이지 않았다(Table 2).

광주기 조절은 스몰트화 과정의 전형적인 외형 변화를 유도하였다(Fig. 3). 12L 및 24L 실험군은 15주차부터 파르마크(parr mark)가 열어지는 경향을 보였으나, 실험 종료 시점(22주차)까지 완전히 소실되지 않았으며, 은화(silversing) 현상이 일부 개체에서만 관찰되었다. 반면, WS 실험군의 경우 15주차부터 파르마크가 완전히 소실되고 체색이 은색으로 변하는 뚜렷한 은화 현상이 나타났으며, 이러한 전형적인 스몰트 특징은 22주차까지 지속적으로 유지되었다.

GH/IGF-1 axis 유전자 발현 분석

뇌하수체 GH 및 간 조직 IGF-1 mRNA 발현량을 샘플링 시점별로 분석한 결과, 광주기 조건에 따른 뚜렷한 차이가 관찰되었다(Fig. 4). 뇌하수체 GH mRNA는 실험 초기 광주기에 민감하게 반응하여, 11주차에 WS 및 24L 실험군이 12L 대비 유의하게 각각 1.17배, 1.09배 높은 발현량을 보였다. 15주차에는 12L 실험군과 비교하여 24L 및 WS 실험군에서 유의하게 높은 발현

Table 2. Condition factor, average daily weight gain, average daily length gain, weight gain rate and specific growth rate in Atlantic salmon *Salmo salar* exposed to different light conditions for 22 weeks

| Parameter | | 12L:12D | 24L:00D | Winter signal |
|------------------------------------|------------|--------------------------|------------------------|-------------------------|
| Body weight (g) | Week 0 | | 14.1±4.89 | |
| | Week 11 | 34.35±5.55 | 32.79±8.86 | 37.29±7.32 |
| | Week 15 | 45.90±6.92 | 51.37±12.68 | 49.94±5.87 |
| | Week 22 | 77.14±13.58 | 70.39±13.96 | 80.75±13.65 |
| Body length (cm) | Week 0 | | 11.01±1.10 | |
| | Week 11 | 14.55±0.79 | 14.32±1.12 | 14.99±1.03 |
| | Week 15 | 16.07±0.83 | 16.66±1.62 | 16.48±0.75 |
| | Week 22 | 19.33±0.84 ^{ab} | 18.3±1.29 ^a | 19.77±0.98 ^b |
| Condition factor (K) | Week 0 | | 1.02±0.10 | |
| | Week 11 | 1.11±0.05 | 1.09±0.06 | 1.1±0.11 |
| | Week 15 | 1.1±0.08 | 1.09±0.05 | 1.11±0.04 |
| | Week 22 | 1.06±0.08 ^{ab} | 1.14±0.11 ^b | 1.04±0.06 ^a |
| Average daily weight gain (g/day) | Week 0-11 | 0.26 | 0.24 | 0.30 |
| | Week 11-15 | 0.41 | 0.66 | 0.45 |
| | Week 15-22 | 0.64 | 0.39 | 0.63 |
| Average daily length gain (cm/day) | Week 0-11 | 0.05 | 0.04 | 0.05 |
| | Week 11-15 | 0.05 | 0.08 | 0.05 |
| | Week 15-22 | 0.07 | 0.03 | 0.07 |
| Weight gain rate (%) | Week 0-11 | 26.30±5.20 | 24.27±0.72 | 30.12±3.47 |
| | Week 11-15 | 41.25±15.15 | 66.36±13.89 | 45.18±3.23 |
| | Week 15-22 | 63.76±11.08 | 38.82±1.13 | 62.88±3.90 |
| Specific growth rate (%) | Week 0-11 | 1.15±0.15 | 1.10±0.02 | 1.26±0.09 |
| | Week 11-15 | 1.03±0.33 | 1.60±0.27 | 1.04±0.06 |
| | Week 15-22 | 1.06±0.14 ^b | 0.64±0.02 ^a | 0.98±0.05 ^{ab} |

Different letters indicate significant differences among the groups at the same sampling time (P<0.05).

량이 관찰되었으며, 각각 1.46배, 1.36배 높은 수치였다. 실험 종료 시점인 22주차에는 모든 실험군 사이의 유의한 차이를 보이지 않았다. 각 실험군 내 시간 경과에 따른 변화를 살펴보면, 12L, 24L 및 WS 실험군은 0주차 대비 11주차에 발현량이 공통적으로 증가하여 각각 68,800–80,700배 높은 수치를 나타내었다. 그러나 이후 12L 및 WS 실험군은 11주차부터 22주차까지 추가적인 유의한 변화 없이 발현 수준이 유지되었다. 24L 실험군은 11주차에 증가한 발현량이 15주차까지 유지되다가 22주차에 다시 유의하게 상승하여 0주차와 비교하여 약 155,000배 증가하였고, 시계열적 발현 경향을 보였다(Fig. 4a).

간 조직 내 IGF-1 mRNA 발현 또한 전 실험 기간 동안 광주기 조건에 따른 명확한 차이를 나타내었다(Fig. 4b). 11주차, 15주차 및 22주차의 모든 분석 시점에서 12L 실험군은 24L 및 WS 실험군에 비해 유의하게 낮은 발현량을 보였다. 실험군별 시계열적 발현 패턴을 살펴보면, 12L 실험군은 0주차 대비 11주차에 발현량이 증가하여 15주차까지 유지되었으나, 22주차에 이

르러 유의하게 감소하였다. 이와 대조적으로 24L 및 WS 실험군은 0주차 대비 11주차에 상향 조절(Up-regulation)된 이후 15주차에 재차 증가하였으며, 22주차까지 높은 발현 수준이 유지되었다. 결과적으로 실험 종료 시점(22주차)에 24L 및 WS 실험군의 IGF-1 발현량은 0주차 대비 각각 1,080배 및 1,150배 높은 수치를 기록하였다.

항산화 유전자 발현 분석

다양한 광주기 조건에 대한 분자 수준의 스트레스 반응을 평가하기 위해, 간 조직에서 산화 스트레스(oxidative stress) 및 세포 항상성(cellular homeostasis)과 관련된 유전자(KEAP1, NRF2, NQO1, SOD, CAT 및 GPX)의 발현을 분석하였다(Fig. 5).

KEAP1 유전자 발현은 0주차와 비교하여 11주차에는 모든 실험군에서 유의한 차이를 보이지 않았으나, 15주차 이후 모든 실험군에서 유의하게 상향 조절되었다(Fig. 5a). 특히 22주차에

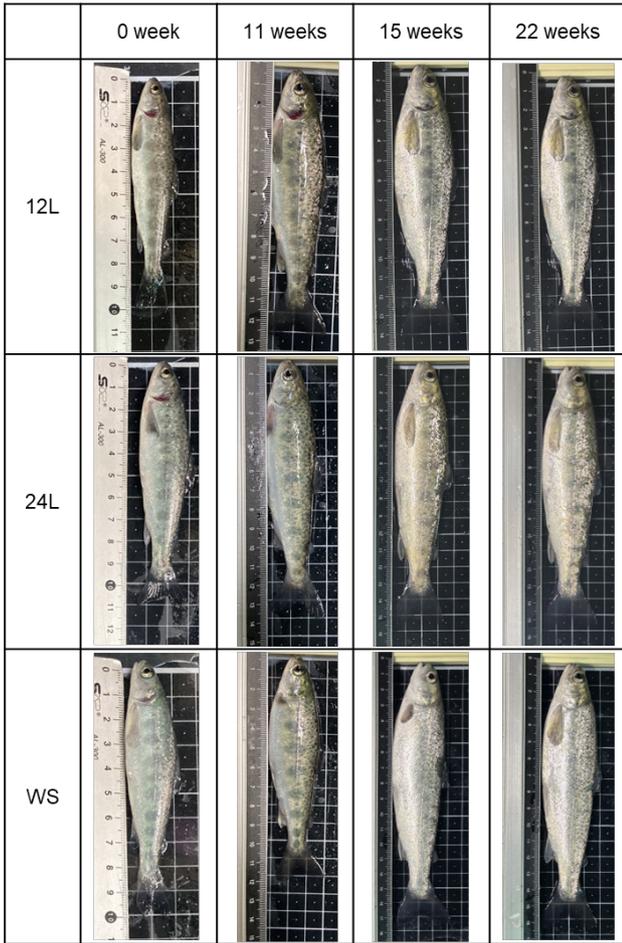


Fig. 3. Morphological changes in Atlantic salmon *Salmo salar* parr reared under different photoperiod regimes. Representative images show the external appearance of fish from the 12L, 24L and WS groups at weeks 0, 11, 15 and 22. 12L, 12 h continuous light; 24L, 24 h continuous light; WS, Winter signal protocol.

24L 실험군에서 가장 높은 발현량을 나타내었으며, 0주차 대비 약 2배 증가한 수치이다.

항산화 반응의 주요 조절인자인 NRF2 및 표적 유전자인 NQO1은 서로 유사한 발현 경향을 보였다. NRF2 유전자 발현은 11주차에 24L 및 WS 실험군에서 0주차 대비 각각 2배 및 1.9배 유의하게 증가하였다(Fig. 5b). 하지만 15주차부터 0주차 수준으로 감소하였고, 22주차까지 유지되었다. NQO1 유전자 발현 또한 0주차와 비교하여 11주차에 24L 및 WS 실험군에서 각각 2.9배 및 3.2배 증가하였으나, 15주차 이후 감소하여 22주차에는 모든 실험군간 유의한 차이를 나타내지 않았다(Fig. 5c).

이러한 일시적인 발현 증가는 주요 항산화 효소 유전자(SOD, CAT 및 GPX)에서도 공통적으로 관찰되었다. ROS를 완화시키는 효소인 SOD 유전자는 11주차에 24L 및 WS 실험군에서 0주차 대비 각각 9.57배 및 9.22배 증가하였다(Fig. 5d). CAT

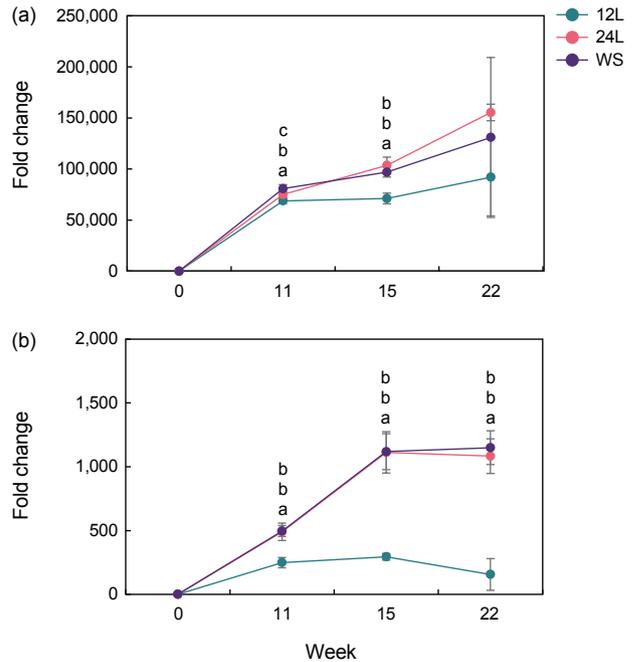


Fig. 4. Relative mRNA expression levels of growth hormone (GH) in the pituitary (a) and insulin-like growth factor-1 (IGF-1) in the liver (b) of Atlantic salmon *Salmo salar* parr. Gene expression was analyzed at weeks 0, 11, 15 and 22. Data are presented as mean±standard deviation (SD). Different letters indicate significant differences among the groups at each sampling time ($P < 0.05$). 12L, 12 h continuous light; 24L, 24 h continuous light; WS, Winter-signal protocol.

및 GPX 유전자 발현 또한 SOD와 유사한 경향을 나타내었는데, CAT은 11주차에 0주차와 비교하여 24L 및 WS 실험군에서 각각 12.9배 및 15.1배, GPX 유전자는 각각 8.6배 및 8.4배 증가하였다(Fig. 5e, 5f). 그러나 이들 세 가지 항산화 효소 유전자는 15주차부터 급격하게 감소하였다. WS 및 24L 실험군 모두 15주차부터 발현량이 감소하여 22주차에는 초기 0주차와 동일한 수준을 나타내었다.

혈액의 생화학적 분석

광주기 조건에 따른 생리적 스트레스 상태와 조직 기능을 평가하기 위해 주요 혈장 생화학적 지표(GLU, TP, AST, ALT, BUN 및 CRE)를 분석하였다(Fig. 6).

에너지 대사 및 생리적 스트레스의 지표인 혈장 내 GLU 농도는 실험 전 기간 동안 광주기 조건에 따른 유의한 수치 변화를 보였다(Fig. 6a). 11주차, 24L 실험군은 67.3 mg/dL의 수치를 나타내며 12L (55.2 mg/dL, 약 1.2배) 및 WS (45.8 mg/dL, 약 1.5배) 실험군과 비교하여 유의하게 높은 수치를 나타내었다. 15주차에는 각 실험군 사이 유의한 차이가 없었으나, 22주차에 장일 조건인 24L (58.2 mg/dL) 및 WS (63.4 mg/dL) 실험군이

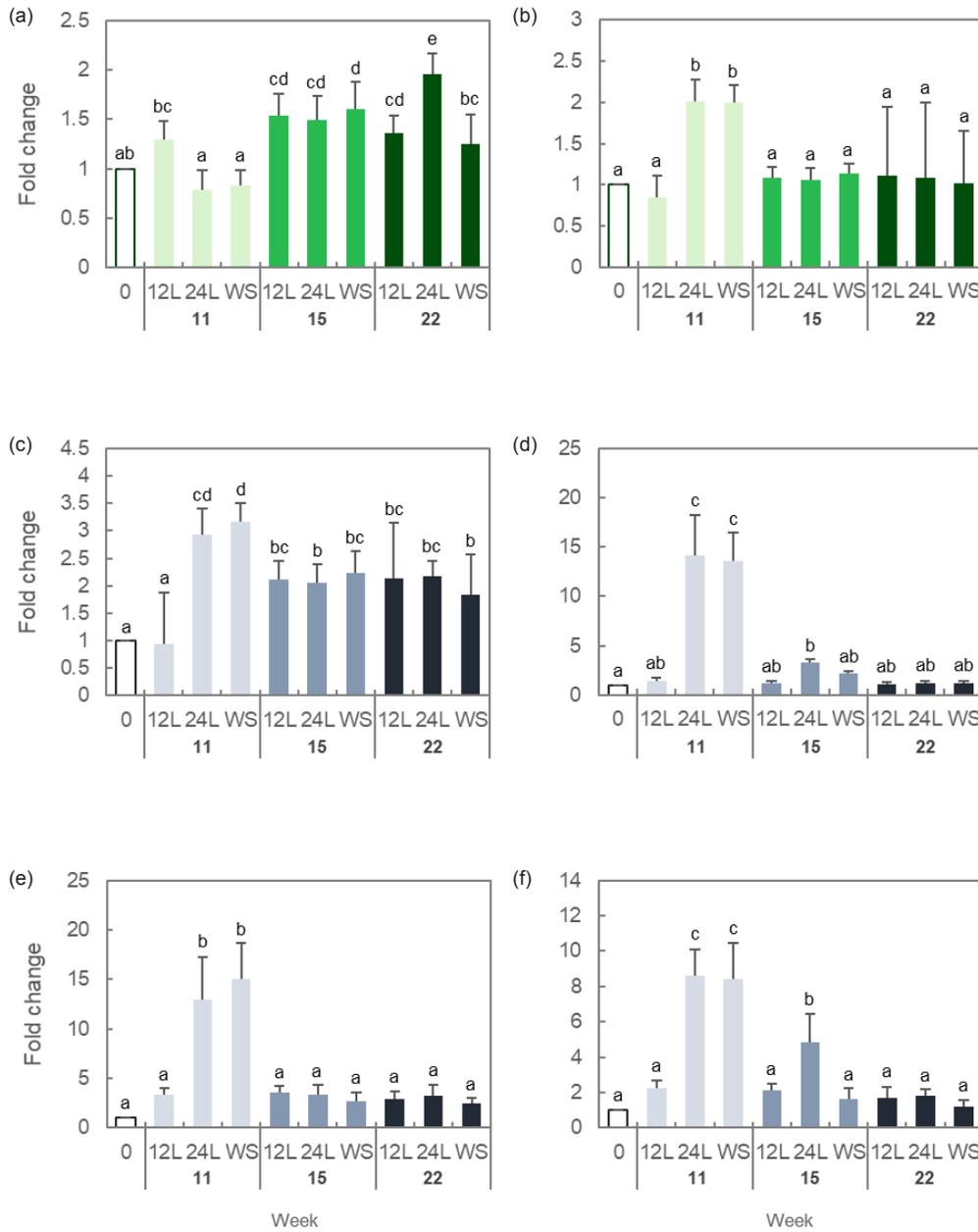


Fig. 5. Relative mRNA expression levels of oxidative stress-related genes in the liver of Atlantic salmon *Salmo salar* parr. The expression of KEAP1 (a), NRF2 (b), NQO1 (c), SOD (d), CAT (e) and GPX (f) was analyzed at weeks 0, 11, 15 and 22. Data are presented as the mean±standard deviation (SD). Different letters indicate significant differences among the groups (P<0.05). 12L, 12 h continuous light; 24L, 24 h continuous light; WS, Winter-signal protocol.

12L 실험군(32.1 mg/dL)보다 각각 1.8배 및 2.0배 유의하게 높은 수치를 보였다. TP의 경우 11주차에 12L 실험군(4.22 g/dL)이 WS 실험군(3.62 g/dL)보다 유의하게 높았으나, 15주차 이후부터는 실험군 사이 유의한 차이를 나타내지 않았다(Fig. 6b).

간 조직의 손상 여부를 나타내는 지표인 혈장 내 AST 및 ALT 농도분석 결과, 11주차 AST는 12L 및 24L 실험군에서 각각

420.8 U/L 및 401.3 U/L로 WS 실험군(275.0 U/L) 보다 유의하게 높은 수치를 나타내었으나, 15주차부터는 수치가 감소하여 모든 실험군 사이 유의한 차이를 보이지 않았다(Fig. 6c). ALT 역시 11주차에 WS 실험군에서 19.4 U/L로 가장 낮은 수치를 나타내었다(Fig. 6d). 이는 12L (23.1 U/L) 및 24L (24.8 U/L) 실험군과 비교하여 각각 0.84배 및 0.78배 낮은 수치였다. 실험

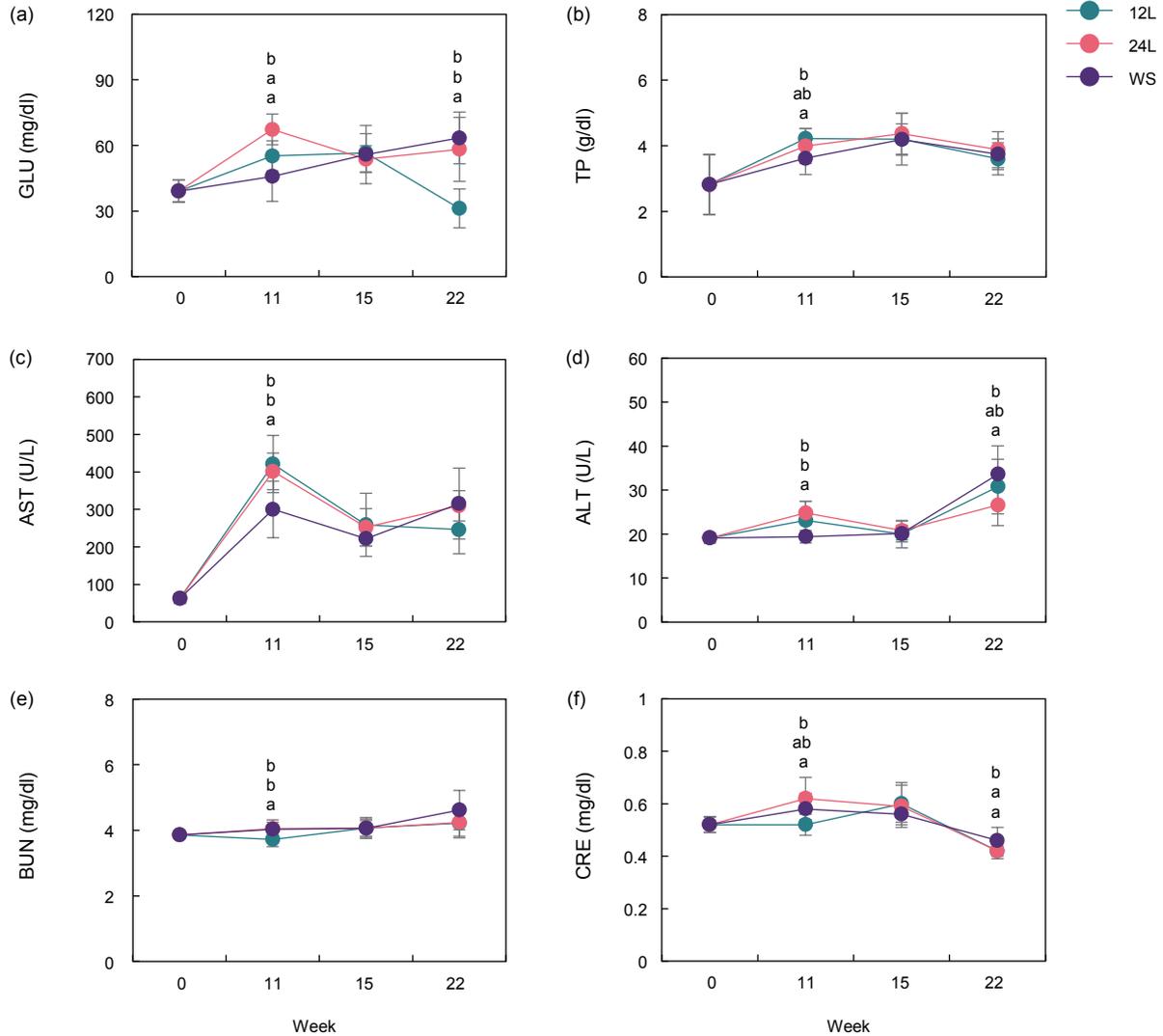


Fig. 6. Changes in plasma biochemical parameters of Atlantic salmon *Salmo salar* parr reared under different photoperiod regimes. Glucose (GLU) (a), total protein (TP) (b), aspartate aminotransferase (AST) (c), alanine aminotransferase (ALT) (d), blood urea nitrogen (BUN) (e) and creatinine (CRE) (f) were measured at weeks 0, 11, 15 and 22. Data are presented as the mean±standard deviation (SD). Different letters indicate significant differences among the groups at the same sampling time ($P<0.05$). 12L, 12 h continuous light; 24L, 24 h continuous light; WS, Winter-signal protocol.

종료 시점인 22주차, WS 실험군의 ALT 농도는 33.6 U/L까지 증가하였으며(11주차 대비 약 1.73배), 이는 24L (26.6 U/L) 실험군과 비교하였을 때 통계적으로 유의한 차이를 보였다.

신장 기능을 평가하는 지표인 BUN 농도는 11주차에 12L 실험군(3.72 mg/dL)이 24L (5.02 mg/dL) 및 WS (5.15 mg/dL) 실험군보다 각각 1.35배, 1.38배 유의하게 낮았다(Fig. 6e). 또 다른 신장 기능을 나타내는 지표인 CRE의 경우 11주차에는 24L 실험군이 0.62 mg/dL로, 12L 실험군(0.50 mg/dL)보다 약 1.24배 유의하게 높은 수치를 나타내었다(Fig. 6f). 반면, 22주차에는 WS 실험군이 0.46 mg/dL로, 24L 및 12L (각각 0.42 mg/dL)

실험군보다 약 1.1배 유의하게 높은 수치를 나타내었다.

고 찰

광주기 조건에 따른 대서양연어의 성장 특성 변화

대서양연어 양식산업에서는 연어의 연간 생체리듬(circannual rhythms)에 따라 일조시간(photoperiod)을 인위적으로 조절하는 기술이 보편적으로 사용된다(Thrush et al., 1994; Berrill et al., 2003). 일반적으로 장일처리(long-day)는 어류의 사료 섭취 시간을 증대시키고 GH 분비를 활성화함으로써 어류

의 성장을 촉진하는 것으로 알려져 있다(Fielder et al., 2002; Biswas et al., 2005). 반면, 연어과 어류양식에서는 단일처리(short-day)로 겨울 조건을 모방한 뒤 장일처리로 전환함으로써 성장과 스몰트화를 효과적으로 촉진하고 이로 인해서 off-season smolt 생산을 가능하게 한다(Stead and Laird, 2002; Handeland et al., 2013a). 본 연구에서 대서양연어 치어(초기 평균 체중 14.10 ± 4.89 g)를 22주간 사육한 결과 모든 실험군에서 대조군인 0주차 대비 어체중이 약 6배 증가하였다. 그러나 실험 종료 시점인 22주차에서 각 실험군 간 어체중의 유의적인 차이를 나타내지 않았다. 이는 기존의 일부 선행연구와 상반되는 결과이다. Imsland et al. (2014)과 Morro et al. (2019)은 우수식 시스템(flow-through system)에서 24L 조건이 자연 광주기 혹은 겨울 신호(winter signal) 실험군보다 높은 성장률을 높인다고 보고하였다. 반면 RAS 시설 내 대서양연어 파르를 대상으로 수행된 Pino-Martinez et al. (2021)의 연구결과는 본 연구와 유사하게 광주기 처리에 따른 최종 체중의 유의차는 관찰되지 않았다. 이는 RAS 환경의 특성상 최적 수온과 충분한 급이가 일정하게 유지됨에 따라, 광주기 처리에 따른 성장 자극 효과가 체중 증가 측면에서는 상쇄된 것으로 판단된다(Pino-Martinez et al., 2021).

그러나 체장과 비만도, 그리고 구간별 성장 지표(DWG, DLG) 분석에서 광주기 처리에 따른 생리적 차이가 관찰되었다. 본 연구에서 22주차에 WS 실험군이 24L 실험군보다 긴 체장과 낮은 비만도를 보였다. 이는 겨울 신호 후 장일 조건으로의 전환이 대서양연어의 에너지를 단순한 체질량 축적보다는 해수 적응과 관련된 골격 신장(skeletal growth)에 생리적 에너지가 우선적으로 분배하도록 유도되었음을 시사한다(Pino-Martinez et al., 2021). 반면 구간별 성장 지표(DWG, DLG) 분석에서 24L 실험군이 실험 중기(11-15주차)에 일시적인 증가를 보인 후 후반부(15-22주차)에 둔화된 현상은 인위적인 계절 신호의 부재로 인해 스몰트화가 유도되지 못하고 성장 효율이 감소한 결과로 해석될 수 있다(Pino-Martinez et al., 2021). 결론적으로, 국내 RAS 환경에서 대서양연어의 성장은 체중 증가뿐만 아니라 골격 성장 및 형태학적 변화를 종합적으로 고려해야 한다. 본 연구 결과는 겨울 신호를 포함한 광주기 조절이 연속 광주기(24L) 조건에 비해, 대서양연어의 성장을 스몰트 전환에 유리한 방향으로 조절함을 확인하였다.

GH/IGF-1 axis 유전자 발현 변화를 통한 광주기의 성장 조절 기전

GH는 광주기 변화를 감지하여 내분비계 중 가장 신속하게 반응하는 상위 조절인자로, 스몰트화 과정에서 하위 내분비 축과의 상호작용을 통해 성장에 있어 핵심적인 역할을 수행한다(McCormick, 2001; Handeland et al., 2013a).

본 연구에서 관찰된 뇌하수체 GH 및 간 조직 IGF-1 mRNA의 발현 경향은 대서양연어의 체성 축(somatotropic axis)이 광

주기 처리 조건에 따라 에너지 분배(energy allocation)와 생리적 표적을 달리하여 활성화되었음을 시사한다. 모든 실험군에서 0주차 대비 11주차 및 22주차에서 관찰된 급격한 발현증가(68,800-80,700배/130,000-155,000배)는 실험 초기(0주차)의 낮은 기저 발현량(basal level)이 상대 정량(fold change)의 기준값으로 적용됨에 따라 수치상으로 높게 증폭된 결과로 해석된다(Taylor et al., 2010). 또한 이러한 수치적 특성을 감안하더라도 이는 대서양연어가 급격한 생리적 활성 단계로 진입했음을 보여준다. 실험 초기(0-11주차)에 모든 실험군에서 확인된 GH 및 IGF-1의 전사 활성화는 Handeland et al. (2013a)과 Pino-Martinez et al. (2021)의 보고와 같이 크기 의존적인 경향을 보인다. 11주차 시점까지 동일한 연속광 조건인 24L 및 WS 실험군의 급격한 전사 활성화는 RAS 내 최적화된 사육 환경(고수온 및 충분한 급이)에서 어류가 특정 크기(30-40 g; 본 연구에서는 27-51 g)에 도달함에 따라 내분비 축이 자동으로 활성화될 준비를 마친 상태에서 지속적인 광 자극이 기폭제 역할을 하였기 때문이다. 장기간의 광 자극은 뇌하수체의 somatotroph를 직접적으로 자극하여 세포의 비대 및 증식을 유도하고, 시상하부-뇌하수체 축을 매개로 하여 somatotroph 내의 MAPK 또는 STAT5 신호 전달 체계를 활성화함으로써 전사활성을 높은 수준으로 유지시킨 것으로 판단된다(Komourdjian et al., 1989; Dinerstein-Cali et al., 2000; Chang and Wong, 2009; Sun et al., 2014). 자연 환경의 대서양연어는 춘계의 점진적 일조량 증가에 맞춰 계절적 분비 리듬을 형성하지만, 본 연구의 장일 조건은 인위적인 광 자극이 내인성 리듬을 가속화하거나 동기화하는 zeitgeber로서 작용하여 성장을 초기에 유도한 것으로 판단된다(Endal et al., 2000; Handeland et al., 2013a). 실험 종료 시점(22주차)에 모든 실험군에서 GH 발현량에 있어 유의한 차이가 없었음에도 24L 실험군에서 체장 성장이 제한적이었다. 이는 GH 발현 차이가 반드시 골격 성장으로 직결되지 않음을 시사한다. 최종 체중에서 실험군 간 유의한 차이가 없었음에도 불구하고, 24L 실험군에서 관찰된 상대적으로 높은 비만도와 짧은 체장은 Björnsson et al. (2011) 및 Pino-Martinez et al. (2021)의 보고와 일치하게, 연속광 조건이 스몰트화보다는 파르 단계에서의 체질량 축적을 지속적으로 유도했음을 시사한다.

성장에 있어 상위 조절 인자인 뇌하수체 GH 신호는 표적 조직인 간으로 전달되어 IGF-1의 발현을 유도한다. 또한 간 조직의 IGF-1 발현은 스몰트화 과정 중 장일 광주기에 대한 신속한 초기 신호 전달체이자 지속적인 내분비 마커이다(Pino-Martinez et al., 2021). 15주차 이후 24L 및 WS 실험군의 IGF-1 발현량에 유의한 차이가 없었음에도 불구하고, WS 실험군에서만 완전한 은화현상이 관찰된 결과는 겨울 신호가 내분비 신호의 절대적 수준보다 반응의 방향성을 결정하는 시기적 조절인자로 작용했음을 시사한다. 어류의 성장은 간 유래의 전신적(systemic) IGF-1뿐만 아니라 근육 등 말단 조직에서 국소적(local)으로 생산되는 IGF-1에 의해서도 직접 조절된다(Matthews,

1997). Castillo et al. (2004) 및 Li et al. (2014)에 의하면, WS 실험군에서 확보된 에너지는 단순 체중 증가보다 스몰트화에 필수적인 골격 신장에 우선적으로 배분되었을 가능성이 있으며, 이는 선행연구에서 보고된 특정 조직(골격, 아가미 등) 내에서 국소적 IGF-1 발현이 상향조절됨으로써 전신적인 에너지가 생리적 전환에 선택적으로 사용된다는 기작과도 일치한다 (Yan et al., 2013). 본 연구에서는 간 조직 내 IGF-1 발현을 통한 전신적 조절을 분석하였으나, 향후 연구에서는 골격이나 아가미 등 실제 표적 조직에서의 국소적 IGF-1 발현 및 그에 따른 하위 신호 전달의 조직 특이적 영향을 규명하는 추가적인 연구가 필요하다.

다양한 광주기 조건에서의 스트레스 관련 유전자 전사 프로파일

22주 동안의 광주기 조건 하에서 사육한 대서양연어의 스트레스 정도를 평가하기 위해 간 조직 내의 산화 스트레스 및 항산화 관련 유전자(KEAP1, NRF2, NQO1, SOD, CAT 및 GPX) 발현량을 분석하였다. 실험 초기에는 스트레스 반응이 관찰되었으나, 이후 시간이 경과함에 따라 감소하여 안정화되는 경향을 보였다. Wei et al. (2019)이 금붕어(*Carassius auratus*)를 대상으로 한 연구에서 보고한 바와 같이, 지속광(24L) 조건은 12L 광주기 조건에 비해 간 조직 내 항산화 효소 mRNA 발현을 유의하게 상향 조절한다. 이는 암기(dark period)가 없는 사육 조건이 생체 리듬의 교란을 초래하여 항산화 효소의 활성화를 유도하기 때문이다(Tian et al., 2019). 11주차까지 동일하게 연속광 환경에 노출되었던 24L와 WS 실험군에서 해당 지표가 높게 나타난 것은 지속적인 광 환경이 대사적 부담을 증가시키고, 산화적 스트레스를 유도했을 가능성을 보여준다. Lushchak et al. (2005)은 금붕어(*C. auratus*)를 대상으로 진행한 고산소(hyperoxia) 노출실험에서 초기에 간 및 신장 등의 조직에서 항산화 효소(SOD, CAT 및 GPX 등) 활성과 단백질 카르보닐(protein carbonyl)과 같은 산화적 손상 지표가 상승하였으나, 지속적으로 고산소 환경에 노출시에는 다시 초기 수준으로 되돌아가는 현상을 확인하였고, 이를 일시적 산화 스트레스와 적응 반응(transient oxidative stress and adaptive response)으로 해석하였다. 즉, 초기에는 활성산소가 생성되는 양이 제거되는 양보다 많아 유전자 발현이 활성화되지만, 일정 시간이 경과하면 어류는 효소의 촉매 효율 개선 및 대사 경로의 전환을 통해 새로운 동적 평형 상태(steady-state ROS level)에 도달한 것이다(Lushchak, 2011). 본 연구에서 11주차에 관찰된 유전자 상향 조절 이후 15주차부터 발현량이 감소하며 안정화된 결과는 국내 RAS 내의 광주기 환경에 적응하였음을 의미한다.

광주기 효과 평가를 위한 혈장 생화학 지표 분석

혈액 성분을 분석하는 임상화학(clinical chemistry)은 체액 내 단백질, 대사산물, 효소 및 전해질 농도를 측정하여 비침습적으로 어류의 상태를 진단하고 모니터링하는 유용한 수단이다

(Braceland et al., 2017). 적절한 혈액학적 및 생화학적 검사는 장기 기능의 변화와 대사 이상 등을 파악하는데 기여하며, 이를 통해 특정 질병 또는 상태에 대한 병리적 특성에 대한 정보를 제공한다. 일반적으로 조직 세포는 고유한 대사 효소를 함유하고 있으며, 세포막 손상 시 이 효소들이 혈류로 유출된다. 따라서 혈중 특정 효소농도의 변화, 특히 정상 범위를 벗어나는 것은 조직 손상의 정도를 반영하는 정량적 지표로 사용된다 (Braceland et al., 2017). 본 연구에서는 분석된 TP, GLU, AST, ALT, BUN 및 CRE 등이 대표적인 예이다. 이러한 진단법은 인간 및 가축 분야에는 질병 진단을 위한 표준 프로토콜로 널리 활용되고 있으나, 연어 양식 분야에서의 생리적 기준 설정 및 해당 지표의 활용 가능성에 대한 검증 연구가 충분히 이루어지지 않았다(Braun et al., 2015).

본 연구에서는 주요 지표들을 활용하여 각 광주기 조건에 따른 대서양연어의 생리적 반응을 평가하였다. 혈장 GLU는 어류가 외부 자극에 반응할 때 hypothalamus-pituitary-interrenal (HPI) 축을 통해 분비되는 cortisol의 작용과 함께 변화하는 에너지 공급의 지표로 널리 활용된다(Jentoft et al., 2005). 11주차에 24L 실험군에서 나타난 유의하게 높은 GLU 농도는 지속광 자극이 어류의 섭식 활동과 대사를 향상시켜 성장을 위한 에너지원을 혈류로 방출시킨 결과이다(Lushchak, 2016; Wei et al., 2019). 또한 22주차에 24L 및 WS 실험군에서 모두 GLU 수치가 12L 실험군과 비교하여 유의하게 높았다. 이는 특정 광주기 조건이 대서양연어의 성장을 활성화하는 자극으로 작용하지만, 그 발현 시점은 처리 조건에 따라 차이가 있음을 보여준다. 성장 결과(Table 2, 비만도, DLG 등에서 볼 수 있듯이, 이러한 에너지 배분의 차이로 인해서 24L 조건은 지속적인 광 자극 직후 대사가 활성화되어 지속적인 체질량 축적을 위해, WS 조건은 골격 신장 및 스몰트화 시점에 맞춰 높은 대사 활성을 유도한 것으로 판단된다.

AST 및 ALT는 주로 간세포에 존재하는 효소로, 혈중 수치의 증가는 간세포의 손상이나 괴사를 시사하며, 간 기능의 이상 여부를 진단하는 데 사용된다(Zhang et al., 2007). 특히 ALT는 AST에 비해 주로 간세포(hepatocytes)에 더 특이적으로 분포하여 혈중 ALT 수치의 증가는 간세포 손상을 더 민감하게 반영한다(Kasarala and Tillmann, 2016). 본 연구에서 AST 수치가 초기 스트레스 이후 적응하며 안정화되는 경향을 보였다. 이는 어류가 새로운 환경에 생리적으로 적응해가는 과정으로 해석될 수 있다(Barton, 2002). 그러나 간 특이성이 더 높은 ALT는 22주차에 12L 및 WS 실험군에서 유의하게 증가하였다. 일반적으로 ALT 상승은 간세포의 손상을 의미하지만, 본 연구에서는 이러한 결과에 대해 스몰트화를 위한 간 조직의 대사적 재구성(metabolic reorganization) 과정 중 나타나는 필연적인 생리적 반응으로 해석된다(Zhang et al., 2007; Kasarala and Tillmann, 2016). 대서양연어의 간은 스몰트화의 중요한 대사 조절 기관으로, 해수 적응을 위한 유전자 발현 조절과 효소 전환이 이루어

지며, 이 과정에서 일시적으로 혈중 ALT 활성이 상승할 수 있다(Seear et al., 2010; Harvey et al., 2024). 하지만, 24L 실험군은 스몰트화 단계로 진입하지 못하고, 파르 단계의 대사 상태에 머물렀기 때문에 ALT 수치가 증가하지 않은 것으로 판단된다.

BUN과 CRE는 각각 단백질 및 근육 대사 산물로, 이들의 혈중 농도는 신장의 여과 기능을 반영한다. 특히 이들 수치의 증가는 신장 기능 저하 또는 손상 지표로 해석된다. 어류의 스트레스 반응에 대한 여러 연구에서 만성적인 스트레스는 신장의 구조적, 기능적 손상을 유발할 수 있는 주요 원인으로 지적하고 있다(Harper and Wolf, 2009). 본 연구에서 대서양연어의 혈장 내 CRE 수치는 24L 및 WS 실험군에서 초기에 증가했다가 모든 실험군에서 회복되는 경향을 보였다. 이는 유럽붕어(*C. auratus*)에서 환경적인 스트레스가 사구체(golmeruli) 및 세뇨관(renal tubule) 손상을 유발하여 혈장 내 CRE 수치를 증가시켰다는 결과(Ding et al., 2023)와 비교할 때 본 연구의 대서양연어는 초기 스트레스로 인한 신장의 일시적 과부하를 겪었으나, 장기 사육과정에서 새로운 환경에 성공적으로 적응했음을 보여준다. 결과적으로 통계적 유의차는 존재하였으나, ALT를 제외한 대부분의 지표는 Sandnes et al. (1988)이 제시한 건강한 대서양연어의 정상 범위(GLU 56–135 mg/dL, TP 3.0–5.5 g/dL, AST 150–400 U/L, ALT 3–10 U/L, BUN 2.8–11.2 mg/dL, CRE 0.2–0.6 mg/dL) 내에 머물렀다. 이는 각 광주기 조건이 유의한 생리적 반응을 유발하였으나, 어류의 항상성을 교란하는 병리학적 스트레스 상태로 이어지지 않았음을 의미한다. 결론적으로 본 연구에서 확인된 혈액 생화학적 변동은 대서양연어가 국내 RAS 내의 인위적인 광주기 환경에 능동적인 순응(acclimation)과 스몰트화를 진행하는 과정에서 발생하는 생리적 비용(physiological cost)의 결과로 해석된다.

본 연구는 다양한 광주기 조건이 대서양연어의 성장 주요 내분비계인 GH/IGF-1 축 유전자 발현과 스트레스 반응에 미치는 영향을 종합적으로 규명하였다. 먼저 24L 및 WS 조건은 성장 조절의 중심인 GH/IGF-1 축을 강력하게 활성화하여 성장을 유도하였다. GH는 광주기 조절에 반응하여 가장 먼저 상승하며(McCormick, 2012), 활성화된 GH 신호는 표적조직인 간조직으로 전달되어 IGF-1의 전신적(systemic) 작용에 의해 체성 축을 활성화시켜 스몰트 전환을 위한 생리적 기반을 마련하였고 해석할 수 있다. 특히 자연 광주기 변화를 모방한 WS 조건은 스몰트화의 주요 특징인 체장 신장(elongation)과 파르 마크 소실이 타 실험군에 비해 가장 뚜렷하게 나타났다. 이는 대서양연어의 스몰트화가 단순히 장일 조건에 의해서만 유도되는 것이 아니라, 광주기의 변화를 인식하여 에너지 분배를 골격 성장으로 전환하는 정교한 조절 과정임을 시사한다. 스트레스 반응 및 혈액생화학적 분석을 통해 대서양연어 치어가 RAS 내 인위적인 광주기 환경에서 초기 스트레스를 극복하고 대부분의 생리적 기능을 정상적으로 유지하며 새로운 환경에 적응하였음을 확인하였다. 결론적으로 WS와 같은 광주기 조절은 국내 RAS

환경에서 고품질 스몰트 생산을 위한 필수적인 기술이며, 향후 조도, 수온 등 복합적인 환경 요인과의 상호작용 규명을 통해 생산성을 극대화하는 최적 사육 양식기술의 확립과 생산성을 극대화할 방안이 모색되어야 한다.

사 사

이 논문은 2025년도 해양수산부 재원으로 해양수산과학기술진흥원(RS-2022-KS221670, 수산종자 디지털 육종 플랫폼 구축)과 2025년도 교육부 및 강원특별자치도의 재원으로 강원 RISE센터의 지원을 받아 수행된 지역혁신중심 대학지원체계(RISE)의 결과임(2025-RISE-10-004).

References

- Barton BA. 2002. Stress in fishes: A diversity of responses with particular reference to changes in circulating corticosteroids. *Integr Comp Biol* 42, 517-525. <https://doi.org/10.1093/icb/42.3.517>.
- Berrill IK, Porter MJ, Smart A, Mitchell D and Bromage NR. 2003. Photoperiodic effects on precocious maturation, growth and smoltification in Atlantic salmon, *Salmo salar*. *Aquaculture* 222, 239-252. [https://doi.org/10.1016/S0044-8486\(03\)00125-X](https://doi.org/10.1016/S0044-8486(03)00125-X).
- Biswas AK, Seoka M, Inoue Y, Takii K and Kumai H. 2005. Photoperiod influences the growth, food intake, feed efficiency and digestibility of red sea bream (*Pagrus major*). *Aquaculture* 250, 666-673. <https://doi.org/10.1016/j.aquaculture.2005.04.047>.
- Björnsson BT, Hemre GI, Bjørnevik M and Hansen T. 2000. Photoperiod regulation of plasma growth hormone levels during induced smoltification of underyearling Atlantic salmon. *Gen Comp Endocrinol* 119, 17-25. <https://doi.org/10.1006/gcen.2000.7439>.
- Björnsson BT, Stefansson SO and McCormick SD. 2011. Environmental endocrinology of salmon smoltification. *Gen Comp Endocrinol* 170, 290-298. <https://doi.org/10.1016/j.ygcen.2010.07.003>.
- Braceland M, Houston K, Ashby A, Matthews C, Haining H, Rodger H and Eckersall PD. 2017. Technical pre-analytical effects on the clinical biochemistry of Atlantic salmon (*Salmo salar* L.). *J Fish Dis* 40, 29-40. <https://doi.org/10.1111/jfd.12476>.
- Braun JP, Bourges-Abella N, Geffré A, Concordet D and Trumel C. 2015. The preanalytic phase in veterinary clinical pathology. *Vet Clin Pathol* 44, 8-25. <https://doi.org/10.1111/vcp.12206>.
- Caputo M, Pigni S, Agosti E, Daffara T, Ferrero A, Filigheddu N and Prodram F. 2021. Regulation of GH and GH signaling by nutrients. *Cells* 10, 1376. <https://doi.org/10.3390/cells10061376>.

- Castillo J, Codina M, Martínez ML, Navarro I and Gutiérrez J. 2004. Metabolic and mitogenic effects of IGF-I and insulin on muscle cells of rainbow trout. *Am J Physiol Regul Integr Comp Physiol* 286, R935-R941. <https://doi.org/10.1152/ajp-regu.00459.2003>.
- Chang JP and Wong AO. 2009. Growth hormone regulation in fish: A multifactorial model with hypothalamic, peripheral and local autocrine/paracrine signals. *Fish Physiol* 28, 151-195. [https://doi.org/10.1016/S1546-5098\(09\)28004-6](https://doi.org/10.1016/S1546-5098(09)28004-6).
- Churova MV, Shulgina N, Kuritsyn A, Krupnova MY and Nemova NN. 2020. Muscle-specific gene expression and metabolic enzyme activities in Atlantic salmon *Salmo salar* L. fry reared under different photoperiod regimes. *Comp Biochem Physiol B Biochem Mol Biol* 239, 110330. <https://doi.org/10.1016/j.cbpb.2019.110330>.
- Costantini D. 2019. Understanding diversity in oxidative status and oxidative stress: The opportunities and challenges ahead. *J Exp Biol* 222, jeb194688. <https://doi.org/10.1242/jeb.194688>.
- Dinerstein-Cali H, Ferrag F, Kayser C, Kelly PA and Postel-Vinay MC. 2000. Growth hormone (GH) induces the formation of protein complexes involving Stat5, Erk2, Shc and serine phosphorylated proteins. *Mol Cell Endocrinol* 166, 89-99. [https://doi.org/10.1016/S0303-7207\(00\)00277-X](https://doi.org/10.1016/S0303-7207(00)00277-X).
- Ding L, Liu Y, Wei X, Geng C, Liu W, Han L, Yuan F, Wang P and Sun Y. 2023. Effects of saline-alkaline stress on metabolome, biochemical parameters, and histopathology in the kidney of crucian carp (*Carassius auratus*). *Metabolites* 13, 159. <https://doi.org/10.3390/metabo13020159>.
- Duan C. 1997. The insulin-like growth factor system and its biological actions in fish. *Am Zool* 37, 491-503. <https://doi.org/10.1093/icb/37.6.491>.
- Endal HP, Taranger GL, Stefansson SO and Hansen T. 2000. Effects of continuous additional light on growth and sexual maturity in Atlantic salmon, *Salmo salar*, reared in sea cages. *Aquaculture* 191, 337-349. [https://doi.org/10.1016/S0044-8486\(00\)00444-0](https://doi.org/10.1016/S0044-8486(00)00444-0).
- Fielder DS, Bardsley WJ, Allan GL and Pankhurst PM. 2002. Effect of photoperiod on growth and survival of snapper *Pagrus auratus* larvae. *Aquaculture* 211, 135-150. [https://doi.org/10.1016/S0044-8486\(02\)00006-6](https://doi.org/10.1016/S0044-8486(02)00006-6).
- Fjellidal PG, Glover KA, Skaala Ø, Imsland A and Hansen TJ. 2009. Vertebral body mineralization and deformities in cultured Atlantic salmon (*Salmo salar* L.): Effects of genetics and off-season smolt production. *Aquaculture* 296, 36-44. <https://doi.org/10.1016/j.aquaculture.2009.08.020>.
- Fuentes EN, Valdés JA, Molina A and Björnsson BT. 2013. Regulation of skeletal muscle growth in fish by the growth hormone-insulin-like growth factor system. *Gen Comp Endocrinol* 192, 136-148. <https://doi.org/10.1016/j.ygcen.2013.06.009>.
- Fu X, Zou Z, Zhu J, Xiao W, Li D, Yu J, Chen B and Yang H. 2022. Effects of different photoperiods on growth performance, daily rhythm of growth axis-related genes, and hormones in Nile tilapia (*Oreochromis niloticus*). *Aquaculture* 553, 738071. <https://doi.org/10.1016/j.aquaculture.2022.738071>.
- Hamilton TJ, Szaszkievicz J, Krook J, Richards JG, Stiller K and Brauner CJ. 2022. Continuous light (relative to a 12:12 photoperiod) has no effect on anxiety-like behaviour, boldness, and locomotion in coho salmon (*Oncorhynchus kisutch*) post-smolts in recirculating aquaculture systems at a salinity of either 2.5 or 10 ppt. *Comp Biochem Physiol A Mol Integr Physiol* 263, 111070. <https://doi.org/10.1016/j.cbpa.2021.111070>.
- Handeland SO, Imsland AK, Björnsson BT and Stefansson SO. 2013a. Long-term effects of photoperiod, temperature and their interaction on growth, gill Na⁺, K⁺-ATPase activity, seawater tolerance and plasma growth-hormone levels in Atlantic salmon *Salmo salar*. *J Fish Biol* 83, 1197-1209. <https://doi.org/10.1111/jfb.12215>.
- Handeland SO, Imsland AK, Ebbesson LO, Nilsen TO, Hosfeld CD, Baeverfjord G, Espmark Å, Rosten T, Skilbrei OT, Hansen T, Gunnarsson GS, Breck O and Stefansson SO. 2013b. Low light intensity can reduce Atlantic salmon smolt quality. *Aquaculture* 384, 19-24. <https://doi.org/10.1016/j.aquaculture.2012.12.016>.
- Harper C and Wolf JC. 2009. Morphologic effects of the stress response in fish. *ILAR J* 50, 387-396. <https://doi.org/10.1093/ilar.50.4.387>.
- Harvey TN, Gillard GB, Røsæg LL, Grammes F, Monsen Ø, Vik JO, Hvidsten TR and Sandve SR. 2024. The genome regulatory landscape of Atlantic salmon liver through smoltification. *PLoS One* 19, e0302388. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0302388>.
- Imsland AK, Handeland SO and Stefansson SO. 2014. Photoperiod and temperature effects on growth and maturation of pre- and post-smolt Atlantic salmon. *Aquacult Int* 22, 1331-1345. <https://doi.org/10.1007/s10499-014-9750-1>.
- Jentoft S, Aastveit AH, Torjesen PA and Andersen Ø. 2005. Effects of stress on growth, cortisol and glucose levels in non-domesticated Eurasian perch (*Perca fluviatilis*) and domesticated rainbow trout (*Oncorhynchus mykiss*). *Comp Biochem Physiol A Mol Integr Physiol* 141, 353-358. <https://doi.org/10.1016/j.cbpb.2005.06.006>.
- Kasarala G and Tillmann HL. 2016. Standard liver tests. *Clin Liver Dis* 8, 13-18. <https://doi.org/10.1002/cld.562>.
- Komourdjian MP, Fenwick JC and Saunders RL. 1989. Endocrine-mediated photostimulation of growth in Atlantic salmon. *Can J Zool* 67, 1505-1509. <https://doi.org/10.1139/z89-214>.
- Li D, Lou Q, Zhai G, Peng X, Cheng X, Dai X, Zhuo Z, Shang G, Jin X, Chen X, Han D, He J and Yin Z. 2014. Hyperplasia and cellularity changes in IGF-1-overexpressing skeletal

- muscle of crucian carp. *Endocrinology* 155, 2199-2212. <https://doi.org/10.1210/en.2013-1938>.
- Livak KJ and Schmittgen TD. 2001. Analysis of relative gene expression data using real-time quantitative PCR and the 2^{-ΔΔCT} method. *Methods* 25, 402-408. <https://doi.org/10.1006/meth.2001.1262>.
- Lushchak VI, Bagnyukova TV, Husak VV, Luzhna LI, Lushchak OV and Storey KB. 2005. Hyperoxia results in transient oxidative stress and an adaptive response by antioxidant enzymes in goldfish tissues. *Int J Biochem Cell Biol* 37, 1670-1680. <https://doi.org/10.1016/j.biocel.2005.02.024>.
- Lushchak VI. 2011. Environmentally induced oxidative stress in aquatic animals. *Aquat Toxicol* 101, 13-30. <https://doi.org/10.1016/j.aquatox.2010.10.006>.
- Lushchak VI. 2016. Contaminant-induced oxidative stress in fish: A mechanistic approach. *Fish Physiol Biochem* 42, 711-747. <https://doi.org/10.1007/s10695-015-0171-5>.
- Matthews SJ. 1997. The regulation of insulin-like growth factors in barramundi, *Lates calcarifer*. Ph.D. Thesis, James Cook University, Queensland, Australia.
- McCormick SD. 2001. Endocrine control of osmoregulation in teleost fish. *Am Zool* 41, 781-794. <https://doi.org/10.1093/icb/41.4.781>.
- McCormick SD. 2012. Smolt physiology and endocrinology. In: *Fish Physiology: Euryhaline Fishes*. McCormick SD, Farrell AP and Brauner CJ, eds. Academic Press, San Diego, CA, U.S.A., 199-251. <https://doi.org/10.1016/B978-0-12-396951-4.00005-0>.
- Melo MC, Andersson E, Fjellidal PG, Bogerd J, França LR, Taranger GL and Schulz RW. 2014. Salinity and photoperiod modulate pubertal development in Atlantic salmon *Salmo salar*. *J Endocrinol* 220, 319-332. <https://doi.org/10.1530/JOE-13-0240>.
- Migaud H, Cowan M, Taylor J and Ferguson HW. 2007. The effect of spectral composition and light intensity on melatonin, stress and retinal damage in post-smolt Atlantic salmon, *Salmo salar*. *Aquaculture* 270, 390-404. <https://doi.org/10.1016/j.aquaculture.2007.04.064>.
- Morro B, Balseiro P, Albalat A, Pedrosa C, Mackenzie S, Nakamura S, Shimizu M, Nilsen TO, Sveier H, Ebbesson LO and Handeland SO. 2019. Effects of different photoperiod regimes on the smoltification and seawater adaptation of seawater-farmed rainbow trout (*Oncorhynchus mykiss*): Insights from Na⁺, K⁺-ATPase activity and transcription of osmoregulation and growth regulation genes. *Aquaculture* 507, 282-292. <https://doi.org/10.1016/j.aquaculture.2019.04.039>.
- Pino-Martinez E, Balseiro P, Pedrosa C, Haugen TS, Fleming MS and Handeland SO. 2021. The effect of photoperiod manipulation on Atlantic salmon growth, smoltification and sexual maturation: A case study of a commercial RAS. *Aquacult Res* 52, 2593-2608. <https://doi.org/10.1111/are.15107>.
- Pino-Martinez E, Kamlund KA, Balseiro P, Kraugerud M, Imslund AKD and Handeland SO. 2024. Elevated water temperature in combination with an increase in daylength stimulate a synchronized onset of spermatogenesis in male Atlantic salmon (*Salmo salar*, L.) postsmolts. *J World Aquacult Soc* 55, e13090. <https://doi.org/10.1111/jwas.13090>.
- Sandnes K, Lie Ø and Waagbø R. 1988. Normal ranges of some blood chemistry parameters in adult farmed Atlantic salmon, *Salmo salar*. *J Fish Biol* 32, 129-136. <https://doi.org/10.1111/j.1095-8649.1988.tb05341.x>.
- Seear PJ, Carmichael SN, Talbot R, Taggart JB, Bron JE and Sweeney GE. 2010. Differential gene expression during smoltification of Atlantic salmon (*Salmo salar* L.): A first large-scale microarray study. *Mar Biotechnol* 12, 126-140. <https://doi.org/10.1007/s10126-009-9218-x>.
- Skjold V, Rørvik KA, Sveen L, Burgerhout E, Mota VC, Weihe R, Ytrestøyl T, Bou M, Jacobsen HJ, Allaoui G, Fuskevåg OM and Dessen JE. 2024. Gradually decreasing daylength after smoltification induced by “winter signal” reduced sexual maturation in male Atlantic salmon. *Front Aquacult* 2, 1235584. <https://doi.org/10.3389/faqc.2023.1235584>.
- Stead SM and Laird L. 2002. *The Handbook of Salmon Farming*. Springer Science & Business Media, New York, NY, U.S.A., 85-89.
- Stefansson SO, Hansen TJ and Taranger GL. 1993. Growth and parr-smolt transformation of Atlantic salmon (*Salmo salar* L.) under different light intensities and subsequent survival and growth in seawater. *Aquacult Eng* 12, 231-243. [https://doi.org/10.1016/0144-8609\(93\)90014-3](https://doi.org/10.1016/0144-8609(93)90014-3).
- Sun C, He M, Ko WK and Wong AO. 2014. Mechanisms for luteinizing hormone induction of growth hormone gene transcription in fish model: Crosstalk of the cAMP/PKA pathway with MAPK-and PI3K-dependent cascades. *Mol Cell Endocrinol* 382, 835-850. <https://doi.org/10.1016/j.mce.2013.10.017>.
- Taylor S, Wakem M, Dijkman G, Alsarraj M and Nguyen M. 2010. A practical approach to RT-qPCR—publishing data that conform to the MIQE guidelines. *Methods* 50, S1-S5. <https://doi.org/10.1016/j.ymeth.2010.01.005>.
- Thrush MA, Duncan NJ and Bromage NR. 1994. The use of photoperiod in the production of out-of-season Atlantic salmon (*Salmo salar*) smolts. *Aquaculture* 121, 29-44. [https://doi.org/10.1016/0044-8486\(94\)90005-1](https://doi.org/10.1016/0044-8486(94)90005-1).
- Tian H, Zhang D, Li X, Jiang G and Liu W. 2019. Photoperiod affects blunt snout bream (*Megalobrama amblycephala*) growth, diel rhythm of cortisol, activities of antioxidant enzymes and mRNA expression of GH/IGF-I. *Comp Biochem Physiol B* 233, 4-10. <https://doi.org/10.1016/j.cbpb.2019.03.007>.
- Tonelli C, Chio IIC and Tuveson DA. 2018. Transcriptional regulation by Nrf2. *Antioxid Redox Signal* 29, 1727-1745. <https://doi.org/10.1089/ars.2017.7342>.

- Wei H, Cai WJ, Liu HK, Han D, Zhu XM, Yang YX, Jin JY and Xie SQ. 2019. Effects of photoperiod on growth, lipid metabolism and oxidative stress of juvenile gibel carp (*Carassius auratus*). J Photochem Photobiol B Biol 198, 111552. <https://doi.org/10.1016/j.jphotobiol.2019.111552>.
- Xu H, Shi C, Ye Y, Mu C and Wang C. 2022. Effects of different photoperiods and feeding regimes on immune response, oxidative status, and tissue damage in juvenile rainbow trout (*Oncorhynchus mykiss*). Front Mar Sci 9, 1036289. <https://doi.org/10.3389/fmars.2022.1036289>.
- Yan B, Zhu CD, Guo JT, Zhao LH and Zhao JL. 2013. miR-206 regulates the growth of the teleost tilapia (*Oreochromis niloticus*) through the modulation of IGF-1 gene expression. J Exp Biol 216, 1265-1269. <https://doi.org/10.1242/jeb.079590>.
- Ytrestøyl T, Hjelle E, Kolarevic J, Takle H, Rebl A, Afanasyev S, Krasnov A, Brunsvik P and Terjesen BF. 2023. Photoperiod in recirculation aquaculture systems and timing of seawater transfer affect seawater growth performance of Atlantic salmon (*Salmo salar*). J World Aquacult Soc 54, 73-95. <https://doi.org/10.1111/jwas.12880>.
- Zhang X, Xie P, Li D and Shi Z. 2007. Hematological and plasma biochemical responses of crucian carp (*Carassius auratus*) to intraperitoneal injection of extracted microcystins with the possible mechanisms of anemia. Toxicon 49, 1150-1157. <https://doi.org/10.1016/j.toxicon.2007.02.009>.
- Zhu T, Goh EL, Graichen R, Ling L and Lobie PE. 2001. Signal transduction via the growth hormone receptor. Cell Signal 13, 599-616. [https://doi.org/10.1016/S0898-6568\(01\)00186-3](https://doi.org/10.1016/S0898-6568(01)00186-3).
- Zydlewski GB, Stich DS and McCormick SD. 2014. Photoperiod control of downstream movements of Atlantic salmon *Salmo salar* smolts. J Fish Biol 85, 1023-1041. <https://doi.org/10.1111/jfb.12509>.