

# 순환여과양식시스템에서 광주기 및 어체 크기가 대서양연어(*Salmo salar*)의 Off-season Smolt 생산에 미치는 영향

김유희 · 김병기\*

강원도립대학교 스마트해양양식과

## Effects of Photoperiods and Body Size on the Off-season Smolt Production of Atlantic Salmon *Salmo salar* in a Recirculating Aquaculture System

Youhee Kim and Pyong Kih Kim\*

Department of Smart Aquaculture, Gangwon State University, Gangneung 25425, Republic of Korea

This study investigated the effects of photoperiod (NL 12L:12D and LL 24L:0D) and body sizes (30 g and 50 g) on parr-smolt transformation, post-smolt growth and blood properties in the off-season parr-smolt stage of Atlantic salmon reared in a recirculating aquaculture system (RAS). Potential off-season salmon smolt were reared in a freshwater RAS for 80 days and then all experimental fish were transferred to seawater. In both LL groups (LL-30 and LL-50), we recorded an increase in specific growth rate and reduction in feed conversion, although there were no significant difference in body size. The values of osmolality, and serum Na<sup>+</sup>, Cl<sup>-</sup> and cortisol concentrations in the LL groups were maintained at lower levels than in NL group fish, and LL group fish were observed to recover to the pre-seawater adaptation state more rapidly than those in the NL group. ID chips were inserted in all smolts reared in freshwater. These fish were subsequently transferred to full-strength seawater and thereafter individual growth rates were monitored for 120 days. The results indicated that compared with smolt reared under natural photoperiodic condition, 24 h lighting in freshwater contributed to enhancing post-smolt specific growth rate in seawater.

Keywords: Atlantic salmon, Smoltification, Osmolality

### 서론

최근 수산물의 소비 증가와 함께 고급 단백질원으로 알려진 연어과 어류는 eicosapentaenoic acid와 docosahexaenoic acid가 풍부하고 성인병 예방을 돕는 건강식품으로 인식되면서 약 6만 2,000여톤이 국내에서 소비되고 있다(KATI, 2022). 국내에 수입되어 소비되는 연어과 어류 중 대서양연어는 전세계적으로 양식생산량이 가장 많은 노르웨이를 중심으로 약 190만여 톤이 생산되고 있다(Mowi, 2019). 세계적인 연어 소비량의 확대와 대기업의 대서양연어 양식이 가능함에 따라 국내 양식 산업화를 위하여 일부 발안란을 수입하여 양식을 시도하고 있으나 어종 고유의 생태적인 특징 때문에 smolt 생산에 어려움을 겪고 있다. 연어과 어류의 smolt화 타이밍과 속도는 일반적으로 봄

철에 크게 변하는 광주기와 수온 같은 계절요인에 의해서 영향을 받게 되며(McCormick et al., 2002; Suzuki et al., 2020), 특히 대서양연어의 smolt화는 겨울철 낮의 길이와 시간에 영향을 받는다고 보고하고 있다(Duston and Saunders, 1995; Duncan and Bromage, 1998). 자연산 대서양연어는 부화 후 1-4년간 담수에 머무르며 성장하고 장일주기인 봄철에 주로 smolt화 되는데, 프랑스나 스페인의 남쪽 지역에서는 3-4월에 강의 하구를 향해 이동하면서 smolt화가 시작되고, 이보다 더 북쪽 지역은 6월 정도로 다소 늦게 시작된다(Utrilla and Lobon-Cervia, 1999; Davidsen et al., 2021). 대서양연어가 일정 크기에 도달하면 바다로 이동하기 1개월 전부터 smolt가 진행되는데 이때는 형태학적, 생리학적, 행동학적 변화가 나타난다(McCormick and Saunders, 1987; Boeuf, 1993).

\*Corresponding author: Tel: +82. 33. 660. 8221 Fax: +82. 33. 660. 8225

E-mail address: pkkim@gw.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.2022.0894>

Korean J Fish Aquat Sci 55(6), 894-902, December 2022

Received 11 October 2022; Revised 18 November 2022; Accepted 2 December 2022

저자 직위: 김유희(연구원), 김병기(교수)

대서양연어를 주로 양식하는 노르웨이는 북반구에 치우쳐 있어 여름과 겨울에는 극단적인 광주기 변화를 보이는 독특한 자연 환경을 가지고 있고, 비교적 연중 수온이 낮아 담수에서의 smolt 생산 시기는 늦어지게 된다. 따라서 자연에서는 부화한 당년(0+세어)에 smolt화 되는 경우는 매우 드물고 이듬해(1+세어) 장일주기인 봄철에 주로 smolt화가 일어나게 된다. 그러나 양식환경에서는 부화 후 집중 관리로 빠르게 성장하여 0+세어에 smolt가 가능한 크기에 도달하게 되지만, 이 시기는 주로 가을이나 겨울로 광주기가 극단적으로 감소하는 단일주기이므로 smolt화가 제대로 진행하지 못하여 대서양연어의 대량생산에 큰 어려움을 겪는다.

한편, 대서양연어는 주로 해사가두리에서 생산되었으나 최근 환경오염 및 자연산 연어의 보호 정책으로 신규면허가 금지되거나 면허기간 종료로 육상에서 순환여과양식시스템(recirculating aquaculture system, RAS)으로 생산하려는 시도가 점점 증가하고 있다. 엄격한 환경통제가 가능한 RAS는 연어과 어류 사육시 성장을 최적화할 수 있다는 점 때문에 RAS 내에서 smolt화 과정을 거치는 사육 방법이 큰 관심을 받고 있다(Hamilton et al., 2022). 또한, 유럽에서는 smolt와 post-smolt를 생산하는 대서양연어 육상수조식 양식장에 RAS를 도입하여 상품 크기까지 생산하려는 시도들이 진행되고 있으나 여전히 초기 산업화단계에 있다(Bergheim et al., 2009; Dalsgaard et al., 2013; Davidson et al., 2021). 그럼에도 불구하고 노르웨이, 덴마크, 미국 등에서 RAS를 활용한 대서양연어의 양식 생산이 이루어지고 있는 것은 환경적인 문제도 있지만 장기적으로 원가 절감을 통한 수익창출이 가능하다는 전망 때문이다. 국내에서도 친환경적인 양식시스템에 대한 필요성이 커지고 있으며, 연어과 어류의 최적 성장을 위한 수온 등의 양식환경이 다소 불리하여도 산업적 타당성이 맞고, 장기적으로 수익을 낼 수 있다면 대량생산을 위한 RAS의 도입은 좋은 기회가 될 수 있다.

따라서 본 연구에서는 대서양연어 발안란을 노르웨이로부터 수입하여 사육한 parr를 대상으로 RAS 내에서 광주기 조절과 어체 크기에 따른 parr-smolt의 성장과 혈액성상의 변화를 조사하고, 해수에서 post-smolt의 성장도를 비교하여 RAS를 활용한 smolt 생산 효율을 비교 검토하였다.

## 재료 및 방법

### Parr-smolt 사육(담수) 시설

실험은 Kim et al. (2011)과 동일한 RAS으로 FRP 사육수조(1.0 m × 1.0 m × H 1.0 m, 수량 약 800 L 규격, 5 EA)와 살수식 미세비드 여과조(PP재질, Ø1.6 m × H 2.0 m, 약 4,000 L 규격, 1 EA), 거품분리장치(PVC 재질, Ø0.3 m × H 2.8 m, 약 200 L 규격, 1 EA), 냉각기(3 Hp/220 V, 1 EA; Daeil Co. Ltd., Busan, Korea)로 구성된 담수용 RAS 2 모듈을 이용하였다. 일간 시스템의 내부순환율은 40 회/일을 유지하였고, 사육수의 재순환

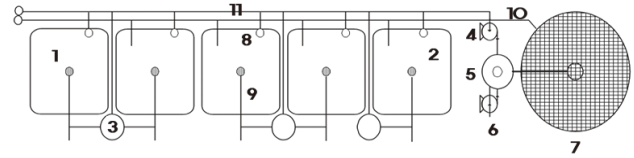


Fig. 1. Experimental recirculating aquaculture system for Atlantic salmon *Salmo salar* parr-smolt. 1, Culture tank; 2, Sump; 3, Settling chamber; 4, Circulating pump; 5, Foam fractionators; 6, Venturi pump for foam fractionators; 7, Trickling biofilter; 8, Drain pipe; 9, Outlet pipe; 10, Inlet pipe; 11, Circulation pipe.

율은 약 98% 수준을 유지하였다. 거품분리기의 사육수 체류시간(hydraulic retention time, HRT)은 약 2.5분을 유지하였다.

### 실험 어류 및 사육 조건

Off-season smolt 생산 시기인 2018년 11월 26일부터 대서양연어 parr-smolt (담수)의 성장도를 조사하기 위하여 80일간 자연광(natural light regime, NL; 12L:12D)과 연속조명(24 h continuous light regime, LL; 24L:0D) 조건의 2가지 광주기 하에서 평균 체중 30 g (NL-30, LL-30)과 50 g (NL-50, LL-50)으로 나누어 2 반복으로 수조를 배치하고 실험하였다. 24시간 연속 조명 LL실험구의 4개 수조는 암막 커튼을 설치하여 빛을 차단하였으며, 수조에는 표면을 기준으로 약 1,000 lux가 되도록 LED 등으로 조명하였다. 자연광 NL실험구는 자연광의 영향을 받는 실내 환경이었다. 실험어류는 각 수조에 총무게 8 kg씩 방양하였으며, 약 11.4 kg/m<sup>3</sup>의 사육 밀도를 유지하였다. 실험 어류는 대서양연어(*Salmo salar*) 발안란을 노르웨이로부터 수입하여 폐쇄식 사육시설에서 부화시켜 사육한 뒤 parr 상태의 어류를 실험에 사용하였다. 수질은 해양환경공정시험기준(MOMAF, 2013)과 APHA (2005)를 기준으로 매주 측정하였다. 총 암모니아성 질소(total ammonia nitrogen, TAN)와 질산성 질소(NO<sub>3</sub><sup>-</sup>-N)는 각각 Phenate Method와 Cadmium Reduction Method를 채택한 연속흐름분석기(SAN<sup>+</sup>Continuous Flow Analyzer; Skalar, Holland, Netherlands)로 측정하였으며, 아질산성 질소(NO<sub>2</sub><sup>-</sup>-N)는 Diazotization Method로 분광광도계(GENESYS 5 UV-Vis Spectrophotometer; Thermo, East Lyme, CT, USA)를 이용하여 측정하였다. 총부유고형물(suspended solids, SS)은 유리섬유여과법으로 각각 측정하였다.

### Smolt의 해수 순치 능력 평가

#### 해수 순치

순치 실험은 담수 사육한 RAS 시설에서 진행되었으며(Fig. 1), 순치 기간은 총 4일간 매일 8 pus씩 상승시켜 완전한 해수인 약 32 psu 수준에 맞추었으며, 염분을 상승시키는 동안 사료는 공급하지 않았다. 해수 순치 후 대서양연어의 스트레스와 안정성 반응을 알아보기 위해 20일간 사료를 공급하면서 사육하였다.

## 혈액 채취 및 분석

해수 순치에 따른 광주기 및 어체 크기 실험구의 스트레스 반응 등을 알아보기 위하여 해수 순치 직전(0일), 해수 순치(4일 소요) 포함 6일(해수 순치 후 2일째), 12일(해수 순치 후 8일째), 24일(해수 순치 후 20일째)째에 혈액을 채취하여 혈액 지표의 변동 및 안정성을 조사하였다. 혈액은 Kim et al. (2005)의 방법에 각 실험구마다 10마리씩 무작위 추출 후 미부동맥에서 채혈하여 냉장고에서 3시간 방치하고 응고시킨 뒤 원심분리(3,000 rpm, 10 min)하여 상등부의 혈청(serum)을 분석에 이용하였다.

환경 스트레스에 가장 민감하게 반응하는 cortisol과 혈당(glucose), 그리고 간의 건강도 지표인 glutamic oxaloacetic transaminase (GOT)와 glutamic pyruvic transaminase (GPT)의 분석은 Jeon et al. (2000)의 방법으로 하였다. 삼투압과 관련된 전해질 지표로 혈중 삼투질 농도(osmolality)는 micro osmometer ( $\mu$  OsmetteTM; Precision System Inc., Natick, MA, USA)로 측정하였으며, sodium ( $\text{Na}^+$ ), chloride ( $\text{Cl}^-$ ), potassium ( $\text{K}^+$ )은 혈액 자동분석기(Cobas Integra 800 analyzer; Roche Diagnostics, Indianapolis, IN, USA)로 측정하였다.

## Post-smolt(해수)의 성장

실험구별로 담수에서 parr-smolt의 사육 실험을 실시한 후 연이어 해수 순치하여 post-smolt의 성장도를 평가하였다. 각 수조마다 10–19 마리에( $n$ =반복구) 개체 인식 ID chip을 삽입한 후 4일간의 해수 순치 기간을 거쳐 34 psu 해수에서 실험구의 모든 어류를 같은 시스템에서 무지개송어용 상품사료를 1일 2회 반복 공급하면서 약 120일간 공동 사육하면서 성장도를 조사하여 smolt 생산 조건의 적합성을 판단하였다.

사육시스템은 원형수조(PP기반,  $\varnothing 4 \text{ m} \times \text{H} 1 \text{ m}$ , 1 EA)에 생물여과조(살수식,  $\varnothing 1.6 \text{ m} \times \text{H} 2 \text{ m}$ , 1 EA), 거품분리기( $\varnothing 0.4 \text{ m} \times \text{H} 2.5 \text{ m}$ , 1 EA), 자외선살균기(40 W 6구, 1 EA), 냉각기(대일 3 HP/220V, 한국, 1 EA)로 구성된 총 수량 약 12  $\text{m}^3$ 의 RAS를 활용하였으며, 사육수의 재순환율은 약 98% 수준을 유지하였다. 이 기간 동안 광주기는 NL 조건을 유지하였으며, 수질은 Table 1에 나타내었다.

## 통계처리

본 실험에 대한 결과는 mean  $\pm$  S.D.로 나타내었고, SPSS Ver. 16.0 프로그램을 사용해 ANOVA로 검증한 후,  $P < 0.05$  수준에서 Duncan's multiple range test로 유의성을 비교하였다.

## 결과 및 고찰

### Parr-smolt (담수)의 성장

자연산 대서양연어는 주로 장일주기가 시작되는 봄철에 smolt로 진행되지만 양식산 대서양연어는 빠른 성장으로 하지 이후 단일주기인 계절에 해수로 이동이 가능한 크기에 도달하지만 해수 적응력에는 문제가 생긴다. 특히 연어양식의 주요 국가인 노르웨이의 주변 해역에서 양식된 대서양연어 smolt는 주로 가을이나 겨울이어서 극단적으로 줄어든 광주기 조건 때문에 해수 적응이 순조로운 smolt로 잘 진행하지 못한다. 따라서 피할 수 없이 off-season smolt를 생산하기 위해서는 인공조명으로 smolt화를 촉진시키는 경우가 있다(Handeland and Stefansson, 2001; Suzuki et al., 2020).

대서양연어의 주 서식지인 북유럽의 환경과 다른 우리나라의 환경에 이식하여 off-season smolt 생산에 미치는 인공조명과 크기의 효과를 조사하기 위하여 80일간 24시간 인공조명을 실시하였다. 80일간 크기별로 광주기를 조절하면서 담수 RAS 시설에서 사육한 결과 LL 실험구에서 시작시 평균 체중 30 g 급과 50 g 급 모두 NL 실험구보다 유의적으로 사료계수가 우수하였고 일간성장율(specific growth rate, SGR)이 높았다( $P > 0.05$ , Table 2). NL 실험구의 30 g (NL-30)과 50 g (NL-50) 크기의 사료계수는 각각  $1.61 \pm 0.18$ ,  $1.74 \pm 0.07$ , 일간성장률은 평균  $0.463\text{--}0.529\%$ /day, 일간사료섭취율은  $0.803\text{--}0.849\%$ /day으로 나타났다. 반면 LL 실험구(24시간 연속 광주기)에서는 30 g (LL-30)과 50 g (LL-50) 크기의 사료계수는 각각  $1.02 \pm 0.2$ 와  $0.97 \pm 0.15$ , 일간성장률은 각각  $0.764 \pm 0.062\%$ /day와  $0.760 \pm 0.034\%$ /day, 그리고 일간사료섭취율은 각각  $0.770 \pm 0.104\%$ /day와  $0.732 \pm 0.079\%$ /day로 성장결과가 우수하였다.

일반적으로 NL에서 키운 대서양연어의 성장율은 봄~여름까지 증가하고, 가을~겨울은 감소하는 계절 변동을 보이고, 비만도(condition factor, CF) 또한 같은 양상을 나타낸다(Stefansson et al., 1991; Oppedal et al., 1999). 나아가 Oppedal et al. (2006)은 해수로 순치시킨 0+ 대서양연어를 가을부터 다음해 여름 중반까지 LL 하에 사육하였을 때 NL보다 성장율이 더 좋았으며, 가식부로 사용되는 근육의 지방과 astaxanthin 함량 역시 NL보다 연속 광주기에서 사육한 실험어가 더 높은 수치를 보였다고 보고하고 있어, 연속 광주기가 대서양연어의 성장을

Table 1. Water qualities of Atlantic salmon *Salmo salar* parr-smolt rearing tank in seawater RAS for 120 days after seawater acclimatization

Values	WT ( $^{\circ}\text{C}$ )	Salinity (PSU)	DO (mg/L)	pH	TAN (mg/L)	$\text{NO}_2\text{-N}$ (mg/L)
Av. $\pm$ S.D	14.48 $\pm$ 1.15	35.6 $\pm$ 0.2	7.83 $\pm$ 0.94	7.69 $\pm$ 0.22	0.135 $\pm$ 0.112	0.123 $\pm$ 0.109
Max.	20.30	36.4	10.27	8.04	0.450	0.396
Min.	10.31	35.3	5.66	6.83	0.009	0.012
n	84	29	84	81	13	13

RAS, Recirculating aquaculture system; WT, Water temperature; DO, Dissolved oxygen; TAN, Total ammonia nitrogen.

촉진하는 측면에서는 일치한 결과를 보였다. 또 다른 연구에서 담수의 RAS 시설에서 대서양연어를 대상으로 광주기 조건에 따른 성장을 연구한 결과, 역시 짧은 광주기보다 연속 광주기에서 성장이 빠르고, 성숙시간을 줄인다는 본 연구와 동일한 결과를 보고하였다(Stefanesson et al., 1991; Endal et al., 2000; Oppedal et al., 2006; Fjellidal et al., 2011).

그러나 생존율은 NL 실험구와 LL 실험구 모두 95% 전후를 보여 큰 차이 없이 높은 생존율을 보였다. 따라서 양식 환경에서 단일주기인 겨울철에 담수에서 smolt를 생산할 경우 NL이 아닌 LL하에서 사육한다면 성장 촉진은 물론 사료계수도 향상시키는 것으로 나타났다. 또 다른 연구에서 담수에서 연속 광주기 처리를 2주 간격을 늘려 실험한 경우 처리시간이 길어질수록 폐사율은 감소하는 것으로 나타났으며, 담수에서 LL 하에 8주를 사육한 후 해수로 옮긴 대서양연어에서 폐사가 거의 나타나지 않은 것으로 보고되었다(Van Rijn et al., 2021). 본 실험에서 연속 광주기하에서 80일간 담수에서 사육하였지만 생존율의 특별한 감소는 관찰되지 않았다.

연어의 성숙 시작과 발달은 광주기, 수온과 염분도와 같은 여러가지 수질환경 요인과, 그리고 사료섭취, 성장율, CF, 지방전환율과 유전 등과 같은 생물학적 요인 등에 의해 복잡하고 다양한 과정으로 나타나게 된다(Davidson et al., 2021). 연속 광주기하에서 저수온(8.3–12.7°C)으로 유지하였을 경우 조기성숙을 억제하여 성장율이 향상되지만(Davidson et al., 2021), 연속 광주기 하에서 수온을 16°C에서 사육하였을 경우 수컷 대서양연어의 조기 성숙이 뚜렷한 것으로 보고하고 있다(Fjellidal et al., 2011). 또한, parr-smolt 생산 시기의 사육 수온과 관련하여

Virtanen (1988)은 8°C 보다 낮은 극단적인 수온은 smolt를 지연시키거나 방해하며, 14°C 보다 높은 수온에서는 smolt가 촉진되는 것으로 보고하고 있는데, 본 연구에서는 약 12°C 내외를 채택하여 사육 수온이 smolt 생산에 부정적인 영향을 주지 않은 것으로 판단되었다.

Hamilton et al. (2022)은 Coho salmon을 RAS에서 LED 조명을 이용하여 120일간 12L:12D와 24L:0D 조건과 염분 2.5 ppt와 10 ppt에서 사육한 결과 연속 광주기가 실험어류의 행동상 나타나는 문제는 크지 않은 것으로 보고하고 있다. 따라서 해수적응 능력이 감소하는 단일주기인 off-season smolt 생산에서는 필수적으로 24시간 연속 조명이 효과가 있는 것으로 판단된다. 연속 광주기의 효과와 관련하여 Duston and Saunders (1995)는 5–8주의 연속 광주기 처리는 효과가 있는 반면, 2주는 효과가 없는 것으로 보고하고 있어, 본 연구의 80일(11.4주) 연속 광주기 처리는 smolt의 기능을 유발시키는데 충분한 기간인 것으로 판단되었다. 또한, Arnesen et al. (1992)는 어체 크기는 순치 능력과 양의 상관관계가 있다고 보고하였으나, 본 연구에서는 30 g과 50 g 크기에서는 SGR을 비롯한 여러 지표에서 유의적인 차이를 나타내지 않았다.

RAS에서 80일간 parr-smolt 사육을 실시한 수질환경은 Table 3에 나타내었다. 이러한 수질 환경은 Meade (1989)의 양식수질 기준을 잘 유지하였다. 그러나 담수 환경에서 일정시기에 수온이 낮아지는 경우 아질산 산화세균의 활성이 급격하게 감소하여 아질산성 질소의 농도가 급증하는 경우가 종종 있어 연어류의 smolt 생산에 주의가 필요하였다. 본 연구에서 채택한 시스템의 적합성을 판단하고자 대서양연어의 SGR을 다른 연구자

Table 2. Growth performance of Atlantic salmon *Salmo salar* parr-smolt by photoperiod and sizes in freshwater for 80 days

LD cycle	Weight (g)	Feed conversion <sup>1</sup>	Feed efficient (%) <sup>2</sup>	SGR (%/day) <sup>3</sup>	DFR (%/day) <sup>4</sup>	Survival rate (%)
NL (12:12)	30	1.61±0.18 <sup>b</sup>	62.4±7.0	0.529±0.041 <sup>a</sup>	0.849±0.029	94.6±2.3
	50	1.74±0.07 <sup>b</sup>	57.7±2.4	0.463±0.004 <sup>a</sup>	0.803±0.027	95.8±6.7
LL (24:0)	30	1.02±0.22 <sup>a</sup>	100.6±21.6	0.764±0.062 <sup>b</sup>	0.770±0.104	84.6
	50	0.97±0.15 <sup>a</sup>	104.68±15.9	0.760±0.034 <sup>b</sup>	0.732±0.079	96.2
P-value	0.091	0.054	0.004	0.463	-	

<sup>1</sup>Dry feed intake / wet weight gain. <sup>2</sup>(Wet weight gain / dry feed intake)×100. <sup>3</sup>(Ln final weight-Ln initial weight)×100/days. <sup>4</sup>(Dry feed intake/ days)×100. LD, Light and dark regime; SGR, Specific growth rate; DFR, Daily feeding rate; NL, Natural light regime; LL, 24 h continuous light regime.

Table 3. Water qualities of Atlantic salmon *Salmo salar* parr-smolt rearing tanks for 80 days in freshwater RAS

Values	WT (°C)	DO (mg/L)	pH	TAN (mg/L)	NO <sub>2</sub> -N (mg/L)	NO <sub>3</sub> -N (mg/L)	SS (mg/L)
Av.±S.D	12.07±1.91	11.01±1.14	6.69±0.22	0.131±0.100	0.043±0.037	8.165±0.665	1.10±0.86
Max.	14.60	12.93	7.47	0.470	0.152	9.607	2.90
Min.	9.80	8.22	5.35	0.010	0.005	7.163	0.10
n	128	128	122	30	32	20	16

RAS, Recirculating aquaculture system; WT, Water temperature; DO, Dissolved oxygen; TAN, Total ammonia nitrogen; SS, Suspended solids.

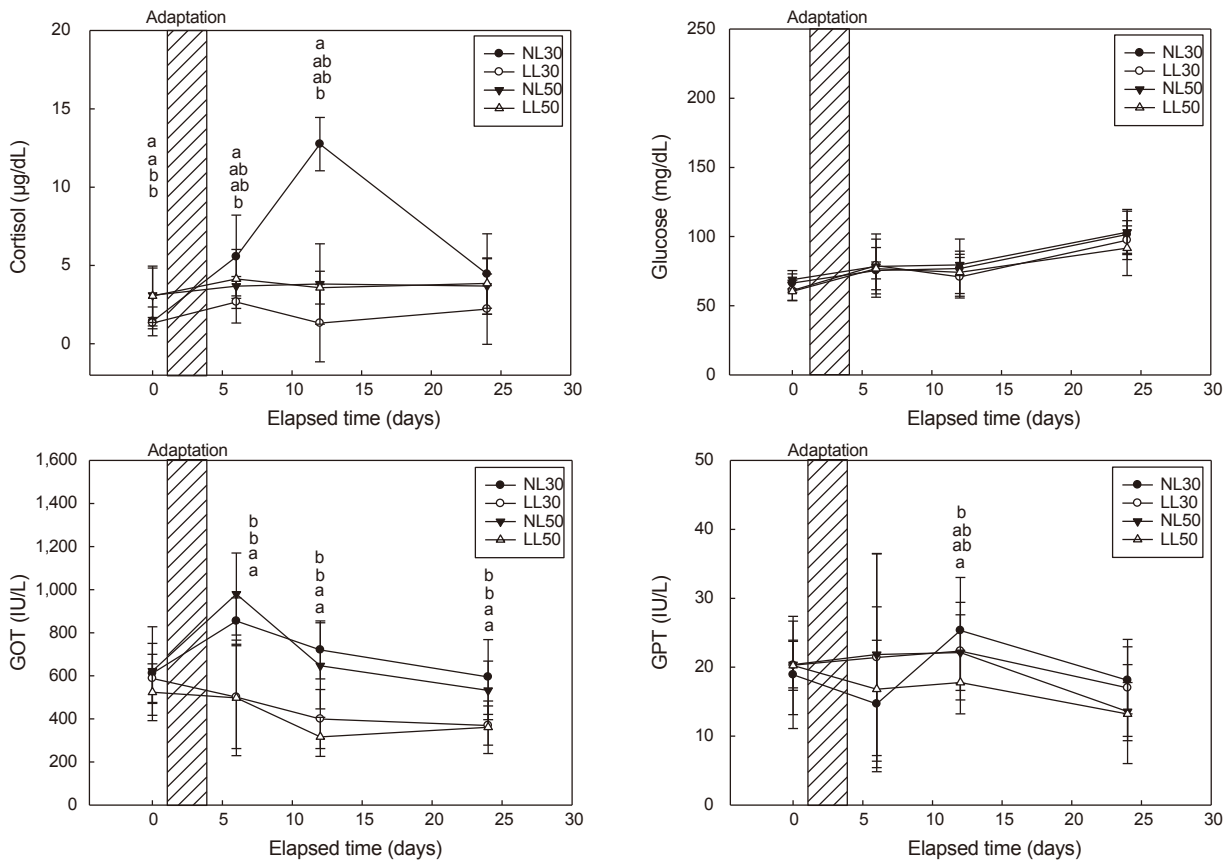


Fig. 2. Blood analysis (stress related) of Atlantic salmon *Salmo salar* parr-smolt reared at different photoperiod and sizes before and after adaptation of seawater. NL, Natural light regime; LL, 24 h continuous light regime. The zebra patterns of column mean 3 day of seawater adaptation period. The different letters of columns denote significant different ( $P < 0.05$ ).

의 경우와 비교하였다. Sigholt et al. (1998)은 약 40 g 크기의 대서양연어를 대상으로 14주간 사육한 LL 실험구는 0.78 %/day, 그리고 NL 실험구는 0.59 %/day를 나타냈다. 또한, Handeland and Stefansson (2001)은 각각 10 g과 23 g 크기의 대서양연어를 대상으로 16주간 LD cycle을 12:12와 24:0으로 사육한 결과 SGR은 10 g 크기에서는 각각 0.60–0.75 %/day와 0.88 %/day로 성장하였고, 23 g 크기에서는 각각 0.40–0.44 %/day와 0.60–0.70 %/day로 보고하였다. 그러나 본 연구에서는 크기와 상관없이 LL 실험구에서는 0.760–0.764 %/day로, NL 실험구에서는 0.463–0.529 %/day로 성장하여 상기한 연구와 비교하여 비슷하거나 우수한 성장율을 나타내어 smolt 생산에 적합한 시스템인 것으로 판단되었다(Table 3). 따라서 국내에서 향후 대서양연어 smolt 생산에 있어 RAS을 채택한다면 본 연구의 사육 수질과 시설 기준을 활용할 수 있을 것으로 판단하였다.

### Smolt의 해수 순치 능력 평가

#### 혈액 성상의 변화

해수 순치 시 어류는 조직 탈수가 일어나고 그 결과 해수 섭취

량이 증가하여 혈중 삼투질 농도가 크게 변동한다(Kim et al., 2005). 따라서 해수 순치 시 연어는 변화된 환경에 얼마나 효과적으로 적응하는지를 혈액내 전해질 농도를 연속적으로 측정하여 연구하면 효과적으로 해수 적응 능력을 평가할 수 있다.

광주기와 크기를 달리하여 담수에서 off-season에 생산한 대서양연어 smolt를 대상으로 해수 순치 전후에 나타나는 혈액의 스트레스 반응 지표와 전해질 지표를 조사한 결과는 Fig. 2와 Fig. 3에 나타내었다.

스트레스 지표인 혈중 cortisol 농도는 순치 전 담수에서 NL-30과 LL-30 실험구에서 실험구별 평균 1.320–3.096 µg/dL 범위로 안정된 값을 보였다. 그러나 4일간의 해수 순치 후 NL-30의 cortisol 농도는 유의적으로 크게 상승하였으며, 순치 시작부터 24일째에는 모든 실험구간에서 cortisol 농도 간의 유의적인 차이는 나타나지 않았다( $P > 0.05$ ). 그러나 LL 실험구의 cortisol 농도가 NL 실험구보다 낮은 수치를 보여 담수에서 연속 광주기 조건으로 smolt를 생산할 경우 해수 순치 후 스트레스를 덜 받는 것으로 나타났다. 연어과 어류의 휴식기 cortisol 농도는 2–4 µg/dL 범위로 알려져 있으며, 선별, 이동, 그물교체

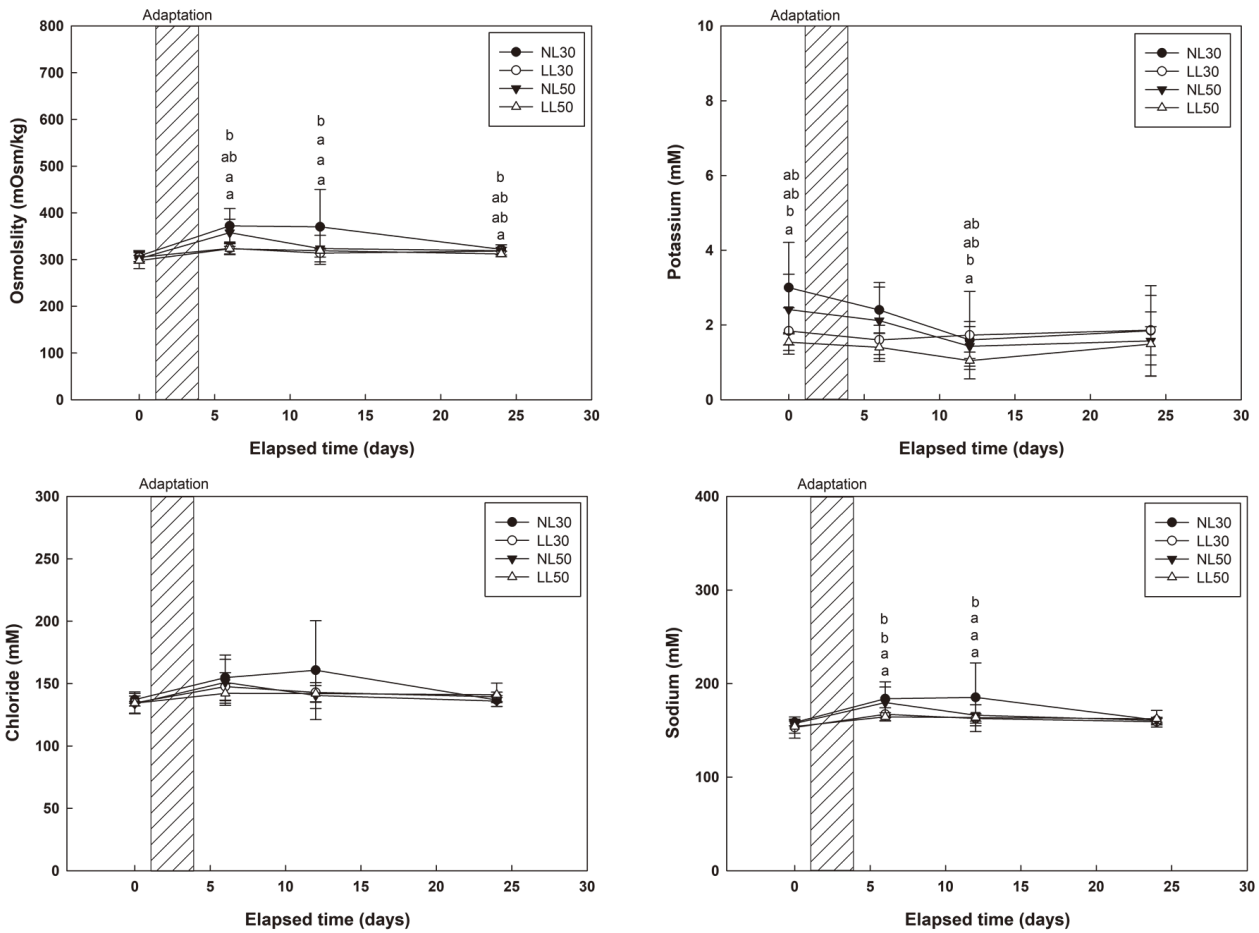


Fig. 3. Blood analysis (electrolyte related) of Atlantic salmon *Salmo salar* parr-smolt reared at different photoperiod and sizes before and after adaptation of seawater. NL, Natural light regime; LL, 24 h continuous light regime. The zebra patterns of column mean 3 day of seawater adaptation period. The different letters of columns denote significant different ( $P < 0.05$ ).

등 핸들링 스트레스를 받게 되면 cortisol 농도가 4배 이상 상승하게 되며, 은연어의 경우 가두리 그물작업을 시작하지 2시간째에 높은 값을 보인다고 하였다(Jeon et al., 2000).

간의 건강도 지표인 GOT는 담수 사육기간동안 523.7–622.3 IU/L 범위였고, LL 실험구의 경우 담수(해수 순치 전)와 해수 순치 후의 GOT 값의 유의적인 상승을 나타나지 않았으며, NL 실험구에 비해 유의성이 있게 낮은 값을 보였다. GPT 농도는 해수 순치 전후 실험구간의 큰 차이는 없었으나 해수 순치 후 12일째에 NL 실험구에서 다소 상승하였으며, 24일째에는 실험구간의 유의적인 차이는 없었다. 그리고 에너지 및 스트레스 지표를 나타내는 glucose 함량은 모든 실험구에서 다소 상승하였으나, 실험구간의 유의적인 차이는 없었다.

실험구별 어류의 혈중 삼투질 농도는 해수 순치가 막 끝난 6일째 NL 실험구에서 높은 값을 보였으며, 특히 NL-30의 경우 6일째와 12일째까지 약 370 mOsm/Kg을 유지하다가 24일째에는 해수 순치 전과 비슷한 농도를 보였다. NL-50의 경우 6일째

평균  $357.5 \pm 29.2$  mOsm/Kg까지 상승한 후, 12일째에 감소하였다. LL 실험구의 경우 개체 크기와 상관없이 일정한 값을 해수 순치 전 담수 조건과 해수 순치 후에도 유지하는 것을 볼 수 있었다. 전해질인  $\text{Na}^+$ 와  $\text{Cl}^-$  농도는 삼투질 농도와 비슷한 경향을 보였다. 특히,  $\text{Cl}^-$  농도는 혈액을 채취한 개체 간의 큰 편차가 NL 실험구에 보여 각 실험구간의 유의성 판단은 검증하기 어려웠으나, NL 실험구 특히 개체가 작은 NL-30에서  $\text{Cl}^-$  농도 변화가 큰 것으로 나타났다. NL주기 조건에서 해수 순치 후에 삼투압의 불균형이 일어나고 있으며, 이러한 불균형은 24일째에 모두 해수 순치 전 담수에서 측정된 값과 비슷한 전해질 농도를 보이는 것으로 나타났다. Blackburn and Clark (1987)는 CF와 plasma chloride 농도는 smolt의 질 평가에 활용할 수 있다고 하였으며, Stefansson and Hansen (1998)의 보고에 의하면 충분히 발달된 smolt는 plasma chloride 수준이 150 mM 이하로 유지한다고 보고하고 있어, 본 연구에서 모든 실험구에서 측정된 해수 순치 전 수치와 유사한 값을 보여 smolt화가 잘 진행된 것

Table 4. Growth performance of Atlantic salmon *Salmo salar* parr-smolt by photoperiod and sizes in seawater for 120 days

Exp. group		Initial			Final			DFR (%/day) <sup>2</sup>
		BW (g)	TL (mm)	CF <sup>1</sup>	BW (g)	TL (mm)	CF <sup>1</sup>	
NL (12:12)	Small	86.5±19.8 <sup>a</sup>	205.8±14.1 <sup>a</sup>	0.98±0.11 <sup>b</sup>	166.0±37.5 <sup>a</sup>	278.5±18.3 <sup>a</sup>	0.76±0.09 <sup>a</sup>	0.523±0.136 <sup>a</sup>
	Large	97.7±15.9 <sup>ab</sup>	216.3±11.3 <sup>b</sup>	0.96±0.06 <sup>b</sup>	183.1±31.8 <sup>a</sup>	283.5±12.5 <sup>a</sup>	0.80±0.07 <sup>a</sup>	0.493±0.160 <sup>a</sup>
LL (24:0)	Small	84.8±8.8 <sup>a</sup>	220.0±9.4 <sup>b</sup>	0.80±0.05 <sup>a</sup>	279.5±84.6 <sup>b</sup>	311.6±25.2 <sup>b</sup>	0.90±0.09 <sup>b</sup>	0.877±0.148 <sup>b</sup>
	Large	106.4±17.3 <sup>b</sup>	235.0±13.5 <sup>c</sup>	0.82±0.08 <sup>a</sup>	322.6±75.4 <sup>b</sup>	329.1±23.4 <sup>c</sup>	0.89±0.06 <sup>b</sup>	0.837±0.133 <sup>b</sup>
P value		0.004	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000

<sup>1</sup>CF=W×100/TL<sup>3</sup>. Where W is weight in g, and TL is Total length in mm. <sup>2</sup>Refer to Table 2. The different letters denote significant different (P<0.05). NL, Natural light regime; LL, 24 h continuous light regime; BW, Body weight; TL, Total length; CF, Condition factor; DFR, Daily feeding rate.

으로 판단할 수 있었다.

반면, 전해질 K<sup>+</sup>의 경우 평균 1.04–4.20 mM 범위로 해수 순치 전 후 큰 차이는 없었으나, NL 실험구가 LL 실험구보다 다소 높은 값을 보였다. Van Rijin et al. (2021)는 200 g 대서양 연어를 이용하여 smolt화를 실험 한 결과 비슷한 전해질 값을 나타냈으며, 연속 광주기 처리기간이 길어질수록 삼투질 농도의 급격한 변화가 적게 나타났다고 하였다. 본 실험에서도 LL 실험구의 삼투질 농도에서 비슷한 경향을 보였다. 연어과 어류의 smolt화는 형태학적, 생리학적, 생화학적 변화를 포함하고 있는 것으로 알려져 있으며, 특히 hypo-osmoregulatory 능력은 smolt화를 겪는 어류의 가장 중요한 생리적인 변화라고 할 수 있다(Cui et al., 2022). 일반적으로 어류가 여러가지 외부 자극으로 스트레스를 받게 되면 1차적으로 cortisol 등의 호르몬 변화가 일어나고 그로 인해 삼투질 농도나 혈당 농도 등에 변화가 일어난다고 알려져 있다(Mazeaud et al., 1977; Barton and Iwama, 1991; Park et al., 2016). 또한 폐쇄된 공간에서 연속적으로 빛을 비추었을 때 느끼게 되는 양식생물의 스트레스나 행동 이상에 대해서 문제를 제기하기도 하지만, Hines et al. (2019)와 Fang et al. (2019)는 RAS 시설내에서 광주기를 조절하였을 경우 빛이 어류에게 미치는 부작용은 적은 것으로 보고 하였다. 본 연구에서 24시간 LL 대서양연어의 성장이나 smolt화에 미치는 영향은 미미하다고 할 수 있다.

#### Post-smolt(해수)의 성장

대서양연어는 담수에서 smolt가 진행되면 몸 표면이 은색으로 변하고, CF는 감소하고 지느러미 연변부는 진한색으로 변하며, 아가미 조직의 Na<sup>+</sup>, K<sup>+</sup> ATPase 활성이 증가하고(McCormick et al., 1987; Hoar, 1988), parr는 영역을 지키려는 행동이 관찰되지만 smolt가 진행되면서 덜 공격적이고 집단 유영을 하는 경우를 관찰할 수 있다(Jonsson and Jonsson, 1993; Thorpe, 1994). 본 연구에서 담수에서 80일간 parr-smolt 사육 후 연속하여 해수에서 post-smolt를 사육하고 성장도와 CF를 조사하여 smolt 생산의 적합성을 평가하였다. 해수사육 초기와 말기에 각 실험구의 어류를 대상으로 전장과 체중을 측정하고 ID chip을 삽입 후 동일한 수조에서 사육하였다. 실험시작시 담수

에서 80일간 사육한 LL 실험구에서는 NL 실험구와 달리 CF가 유의적으로 낮게 유지되었는데(P<0.05, Table 4), 이는 상기한 연구 결과와 같이 정상적으로 smolt가 생산되었다고 사료된다. 이후 약 120일간 수행된 post-smolt 해수사육에서는 NL 실험구와 상반되게 오히려 CF가 증가하였음을 확인할 수 있는데 이는 해수에 잘 적응하여 정상적으로 성장하였다는 점을 입증하고 있다. 나아가 SGR도 담수와 해수사육에서 크기와 상관없이 LL 실험구에서 유의적으로 높은 값을 나타내어 80일간의 24시간 인공조명이 담수사육 후 해수에서도 성장이 우수하다는 것을 증명할 수 있었다.

양식산업에서 연어과 어류의 해수 순치의 성공여부는 단순히 생존율로 판단할 문제가 아니라 계속되는 해수사육에서 삼투압 쇼크로 인한 성장 저하로 상품에 도달하지 못하는 등 경제적 손실이 더 큰 문제가 된다(Kim et al., 2005). 그러므로, 연어를 해수 순치한 후 이어지는 해수 사육에서도 성장을 유지하여, 기간 내에 상품 크기까지 도달할 수 있도록 해수 적응 능력을 갖춘 우수한 종자를 준비하는 것이 중요하다. 본 연구에서는 대서양 연어 parr-smolt를 담수 사육기간 동안 24시간 연속 조명 하에서 80일 이상 광주기 조절을 한 뒤 해수로 옮기면 smolt의 성장을 향상, CF 증가 및 생리적인 변화를 크게 줄여주어 안정되게 smolt를 생산할 수 있다. 이 결과를 잘 활용하여 국내에서 대서양연어를 단일주기인 off-season에 smolt를 생산할 경우 해수 순치 시 나타나는 문제점들을 해결할 수 있으며, 양식을 성공적으로 이룰 수 있을 것이다.

## 사 사

본 연구는 국립수산물품질관리원 「10대 수출전략품목 육성사업(연어품종)」(P2017026, P2018032, P2019016)의 지원에 의해 수행되었습니다.

## References

APHA (American public health association). 2005. Standard Methods for the Examination of Water and Wastewater. 21<sup>th</sup>

- ed. American Public Health Association, Washington D.C., U.S.A., 1369.
- Arnesen AM, Halvorsen M and Nilssen KJ. 1992. Development of hypoosmoregulatory capacity in Arctic charr (*Salvelinus alpinus*) reared under either continuous light or natural photoperiod. *Can J Fish Aquat Sci* 49, 229-237. <https://doi.org/10.1139/f92-027>.
- Barton BA and Iwama GK. 1991. Physiological changes in fish from stress in aquaculture with emphasis on the responses and effects of corticosteroids. *Annu Rev Fish Dis* 1, 3-26. [https://doi.org/10.1016/0959-8030\(91\)90019-G](https://doi.org/10.1016/0959-8030(91)90019-G).
- Bergheim A, Drengstig A, Ulgenes Y and Fivelstad S. 2009. Production of Atlantic salmon smolts in Europe—Current characteristics and future trends. *Aquac Eng* 41, 46-52. <https://doi.org/10.1016/j.aquaeng.2009.04.004>.
- Blackburn J and Clarke WC. 1987. Revised procedure for the 24 hours seawater challenge test to measure seawater adaptability of juvenile salmonids. *Can Tech Rep Fish Aquat Sci* 1515, 35.
- Boeuf G. 1993. Salmonid smolting: a pre-adaptation to the oceanic environment. In: *Fish Ecophysiology*. Rankin JC and Jensen FB, eds. Chapman and Hall, London, U.K., 105-135.
- Cui W, Takahashi E, Morro B, Balseiro P, Albalat A, Pedrosa C, Mackenzie S, Nilsen TO, Sveier H, Ebbesson LO, Handeland SO and Shimizu M. 2022. Changes in circulating insulin-like growth factor-1 and its binding proteins in yearling rainbow trout during spring under natural and manipulated photoperiods and their relationships with gill Na<sup>+</sup>, K<sup>+</sup>-ATPase and body size. *Comp Biochem Physiol Part A Mol Integr Physiol* 268, 111205. <https://doi.org/10.1016/j.cbpa.2022.111205>.
- Dalsgaard J, Lund I, Thorarinsdottir R, Drengstig A, Arvonen K and Pedersen PB. 2013. Farming different species in RAS in Nordic countries: Current status and future perspectives. *Aquac Eng* 53, 2-13. <https://doi.org/10.1016/j.aquaeng.2012.11.008>.
- Davidson J, Summerfelt S, Espmark AMO, Mota VC, Marancik D, Earley RL, Snead A and Good C. 2021. Effects of ozone on post-smolt Atlantic salmon (*Salmo salar*) performance, health, and maturation in freshwater recirculation aquaculture systems. *Aquaculture* 533, 1-12. <https://doi.org/10.1016/j.aquaculture.2020.736208>.
- Duncan NJ and Bromage N. 1998. The effect of different periods of constant short days on smoltification in juvenile Atlantic salmon (*Salmo salar*). *Aquaculture* 168, 369-386. [https://doi.org/10.1016/S0044-8486\(98\)00363-9](https://doi.org/10.1016/S0044-8486(98)00363-9).
- Duston J and Saunders RL. 1995. Advancing smolting to autumn is age 0+ Atlantic salmon by photoperiod, and long-term performance in sea water. *Aquaculture* 135, 295-309. [https://doi.org/10.1016/0044-8486\(95\)01034-3](https://doi.org/10.1016/0044-8486(95)01034-3).
- 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).
- Fang Y, Chan VKS, Hines CW and Stiller KT. 2019. The effect of salinity and photoperiod on aerobic scope, hypoxia tolerance and swimming performance of coho salmon (*Oncorhynchus kisutch*) reared in recirculating aquaculture systems. *Comp Biochem Physiol Part A Mol Integr Physiol* 231, 82-90. <https://doi.org/10.1016/j.cbpa.2019.01.026>.
- Fjellidal PG, Hansen T and Huang T. 2011. Continuous light and elevated temperature can trigger maturation both during and immediately after smoltification in male Atlantic salmon (*Salmo salar*). *Aquaculture* 321, 93-100. <https://doi.org/10.1016/j.aquaculture.2011.08.017>.
- Hamilton TJ, Szaszkiweicz 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 behavior, 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 Part A Mol Integr Physiol* 263, 1-8. <https://doi.org/10.1016/j.cbpa.2021.111070>.
- Handeland SO and Stefansson SO. 2001. Photoperiod control and influence of body size on off-season parr-smolt transformation and post-smolt growth. *Aquaculture* 192, 291-307. [https://doi.org/10.1016/S0044-8486\(00\)00457-9](https://doi.org/10.1016/S0044-8486(00)00457-9).
- Hines CW, Fang W, Chan VKS, Stiller KT, Brauner CJ and Richards JG. 2019. The effect of salinity and photoperiod on thermal tolerance of Atlantic and coho salmon reared from smolt to adult in recirculating aquaculture. *Comp Biochem Physiol Part A Mol Integr Physiol* 230, 1-6. <https://doi.org/10.1016/j.cbpa.2018.12.008>.
- Hoar WS. 1988. The physiology of smolting salmonids. In: *Fish Physiology*. Hoar WS and Randall DJ, eds. Academic Press, New York, NY, U.S.A., 275-343.
- Jeon JK, Kim PK, Myoung JG and Kim JM. 2000. Changes of serum cortisol concentration and stress responses in coho salmon (*Oncorhynchus kisutch*) to netting. *Korean J Fish Aquat Sci* 33, 115-118.
- Jonsson B and Jonsson N. 1993. Partial migration: Niche shift versus sexual maturation in fishes. *Rev Fish Biol Fisheries* 3, 348-365. <https://doi.org/10.1007/BF00043384>.
- KATI (Korean agricultural trade information). 2022. Statistic Database for Korea Agricultural Trade Information. Retrieved from <http://www.kati.net/statistics/monthlyPerformanceByProduct.do> on Sep 15, 2022.
- Kim PK, Kim Y and Jeon JK. 2005. Use of dietary salt to rainbow trout *Oncorhynchus mykiss* for increasing seawater adaptability. *J Aquacult* 18, 69-75.
- Kim PK, Kim JW, Park J, Seong KB and Kim HJ. 2011. Seawater adaptability of land-locked masu salmon *Oncorhynchus masou* by acclimation. *Korean J Fish Aquat Sci* 44, 753-



758. <https://doi.org/10.5657/KFAS.2011.0753>.
- Mazeaud MM, Mazeaud F and Donaldson EM. 1977. Primary and secondary effects of stress in fish some new data with a general review. *Trans Am Fish Soc* 106, 201-221. [https://doi.org/10.1577/1548-8659\(1977\)106<201:PASEOS>2.0.CO;2](https://doi.org/10.1577/1548-8659(1977)106<201:PASEOS>2.0.CO;2).
- McCormick SD, Saunders RL, Henderson EB and Harmon PR. 1987. Photoperiod control of parr-smolt transformation in Atlantic salmon (*Salmo salar*): Changes in salinity tolerance, gill Na<sup>+</sup>, K<sup>+</sup>-ATPase activity, and plasma thyroid hormones. *Can J Fish Aquat Sci* 44, 1462-1468. <https://doi.org/10.1139/f87-175>.
- McCormick SD and Saunders RL. 1987. Preparatory physiological adaptations for marine life of salmonids: Osmoregulation, growth, and metabolism. *Am Fish Soc Symp* 1, 211-229.
- McCormick SD, Shrimpton JM, Moriyama S and Björnsson BTI. 2002. Effects of an advanced temperature cycle on smolt development and endocrinology indicate that temperature is not a zeitgeber for smolting in Atlantic salmon. *J Exp Biol* 205, 3553-3560. <https://doi.org/10.1242/jeb.205.22.3553>.
- Meade JW. 1989. *Aquaculture Management*. Van Nostrand Reinhold, New York, NY, U.S.A., 1-169.
- MOMAF (Ministry of Maritime Affairs and Fisheries). 2013. Standard Test Method for Marine Environment. Retrieved from <http://www.mof.go.kr/article/view.do?articleKey=5689&boardKey=35&menuKey=402&currentPageNo=1> on Jul 10, 2022.
- Mowi. 2019. Integrated Annual Report. Retrieved from <https://mowi.com/blog/mowis-2019-annual-report/> on Sep 10, 2022.
- Oppedal F, Berg A, Osen RE, Taranger GL and Hansen T. 2006. Photoperiod in seawater influence seasonal growth and chemical composition in autumn sea-transferred Atlantic salmon (*Salmo salar* L.) given two vaccines. *Aquaculture* 254, 396-410. <https://doi.org/10.1016/j.aquaculture.2005.10.026>.
- Oppedal F, Taranger GL, Juell JE and Hansen T. 1999. Growth, osmoregulation and sexual maturation of underyearling Atlantic salmon smolt *Salmo salar* L. exposed to different intensities of continuous light in sea cages. *Aquac Res* 30, 491-499. <https://doi.org/10.1046/j.1365-2109.1999.00362.x>.
- Park S, Kim JW, Kim PK and Jeon JK. 2016. Growth performance and blood chemistry of starry flounder *Palarichthys stellatus* fed extruded and moist pellet. *Korean J Environ Biol* 34, 133-140 <https://doi.org/10.11626/KJEB.2016.34.3.133>.
- Sigholt T, Åsgård T and Staurnes M. 1998. Timing of parr-smolt transformation in Atlantic salmon (*Salmo salar*): Effects of changes in temperature and photoperiod. *Aquaculture* 160, 129-144. [https://doi.org/10.1016/s0044-8486\(97\)00220-2](https://doi.org/10.1016/s0044-8486(97)00220-2).
- Stefánsson SO, Björnsson BT, Hanse T, Haus C, Taranger GL and Saunders R. 1991. Growth, parr-smolt transformation, and changes in growth hormone of Atlantic salmon (*Salmo salar*) reared under different photoperiods. *Can J Fish Aquat Sci* 48, 2100-2108. <https://doi.org/10.1139/f91-249>.
- Stefánsson SO and Hansen T. 1998. Dokumentasjon av smoltkvalitet-sjøvannstest. In: *Oppdrett av Laksesmolt*. Hansen T, ed. Landbruksforlaget, Oslo, Norwegian, 64-72.
- Suzuki S, Takahashi E, Nilsen TO, Kaneko N, Urabe H, Ugachi U, Yamaha E and Shimizu M. 2020. Physiological change in off-season smolts induced by photoperiod manipulation in masu salmon (*Oncorhynchus masou*). *Aquaculture* 526, 735353. <https://doi.org/10.1016/j.aquaculture.2020.735353>.
- Thorpe JE. 1994. Reproductive strategies in Atlantic salmon, *Salmo salar* L. *Aquac Res* 25, 77-87. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2109.1994.tb00668.x>.
- Utrilla CG and Lobon-Cervia J. 1999. Life-history patterns in a southern population of Atlantic salmon. *J Fish Biol* 55, 68-83. <https://doi.org/10.1111/j.1095-8649.1999.tb00657.x>.
- Van Rijin CA, Jones PL, Evans BS and Afonso LOB. 2021. Physiological and growth responses of juvenile Atlantic salmon (*Salmo salar*) transferred to seawater during different stages of smolt development. *Aquaculture* 538, 736527. <https://doi.org/10.1016/j.aquaculture.2021.736527>.
- Virtanen E. 1988. Smolting and osmoregulation of Baltic salmon, *Salmo salar* L. in fresh and brackish water. *Finn Fish Res* 7, 38-65.