

흰다리새우(*Penaeus vannamei*) 사료 내 어분 대체원으로서 *Schizochytrium* Meal 이용성 평가

송상현^{1†} · Saumya Poorni^{1†} · 김수혁¹ · 이영미² · 조국진² · 이경준^{1,3*}

¹제주대학교 해양생명과학과, ²CJ 제일제당, ³기당해양과학원 수산생물연구소

Evaluation of *Schizochytrium* Meal as a Fish Meal Replacer in the Diet of the Pacific White Shrimp *Penaeus vannamei*

Sanghyun Song^{1†}, Saumya Poorni^{1†}, Suhyeok Kim¹, Young-Mi Lee², Kook-Jin Cho² and Kyeong-Jun Lee^{1,3*}

¹Department of Marine Life Sciences, Jeju National University, Jeju 63243, Republic of Korea

²CJ Cheiljedang Co., Seoul 04560, Republic of Korea

³Marine Life Research Institute, Jeju National University, Jeju 63333, Republic of Korea

In this study, we evaluated the effects of replacing fish meal (FM) with *Schizochytrium* meal (SCM) on the growth, digestion, immunity and antioxidant capacity of Pacific white shrimp *Penaeus vannamei*. The basal (Con) diet contained 10% FM. Four experimental diets were formulated by replacing FM in the Con diet with increasing levels of SCM (25%, 50%, 75% and 100%). A total of 500 shrimp (1.90 g) were randomly distributed into 20 tanks (240 L) in quadruplicate groups per dietary treatment and fed the diets six times a day for 4 weeks. Growth performance was maintained up to 50% replacement level, whereas a significant reduction was observed at higher replacement levels ($P < 0.05$). Trypsin activity decreased with the inclusion of SCM ($P < 0.05$), whereas chymotrypsin, lipase and α -amylase activities were not significantly affected by the dietary treatments ($P > 0.05$). Innate immune responses were not significantly affected by the dietary treatments ($P > 0.05$), whereas antioxidant enzyme activities were significantly higher in the SC75 group than in the Con group ($P < 0.05$). In conclusion, SCM can replace up to 50% of dietary FM without adversely affecting the growth performance of *P. vannamei*. However, higher replacement levels reduced growth and altered antioxidant activity, suggesting metabolic imbalance.

Keywords: Microalgae, *Schizochytrium*, Fish meal substitute, Pacific white shrimp, Sustainable aquaculture

서 론

어분은 고품질 단백질 원료로 소화율이 높고, 필수아미노산과 고도불포화지방산(polyunsaturated fatty acid)이 풍부해 수산 양식 사료에서 가장 많이 사용되는 단백질원이다(Wang et al., 2023). 최근에는 양식 산업의 지속적인 성장과 함께 어분에 대한 전 세계적 수요 증가는 가격 상승 문제를 넘어 자원 고갈과 공급 변동성 증가와 같은 구조적인 한계를 야기하고 있다(Kari et al., 2023). 더불어, 기후 변화와 어획량 변동과 같은 환경적 요인은 어분 생산량의 불확실성을 가중시키는 요소로 작용하고 있다(Fang and Zhang, 2025). 이에 따라 어분 의존도를

낮추고 안정적인 사료 원료 체계를 구축하기 위한 연구가 활발히 이루어지고 있다(Cai et al., 2022). 현재까지 어분 대체 원료로 대두박(soybean meal), 면실단백농축(cottonseed protein concentrate), 대두단백농축(soy protein concentrate) 등 다양한 식물성 단백질원이 이용되어 왔다(Bae et al., 2020; Ray et al., 2020). 그러나 식물성 단백질원은 피틴산(phytic acid)과 단백질분해효소 억제제(protease inhibitors)와 같은 항영양인자를 함유하고 있으며, 라이신(lysine), 메티오닌(methionine), 도코사헥사엔산(docosahexaenoic acid, DHA)과 같은 필수 영양소가 부족하다(Chen et al., 2022). 이는 수생 생물의 성장, 사료 효율과 영양소 소화율을 저하시켜 양식 생산량 감소를 유발한다

*Corresponding author: Tel: +82. 64. 754. 3423 Fax: +82. 64. 756. 3493

E-mail address: kjlee@jeju.ac.kr

[†]Contributed equally.



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.2026.0190>

Korean J Fish Aquat Sci 59(3), 190-198, June 2026

Received 1 April 2026; Revised 21 May 2026; Accepted 5 June 2026

저자 직위: 송상현(대학원생), Saumya Poorni (대학원생), 김수혁(대학원생), 이영미(연구원), 조국진(연구원), 이경준(교수)

(Ray et al., 2020). 미세조류(microalgae)는 DHA와 에이코사펜타엔산(eicosapentaenoic acid, EPA)과 같은 오메가-3 지방산이 풍부하여 양식사료 내 어분과 어유의 지속 가능한 대체원료로서 주목받고 있다(Serrano et al., 2021).

특히, *Schizochytrium* spp. (SC)는 DHA 함량이 높고(<40% of lipid) (Wang et al., 2017b), 다른 미세조류와 달리 종속영양(heterotrophic) 조건에서 배양이 가능해 DHA를 대량 생산하는데 적합하다(Yao et al., 2022). SC oil을 이용해 무지개송어(*Oncorhynchus mykiss*; Lee et al., 2022), 대서양연어(*Salmo salar* L.; Tibbetts et al., 2020), 흰다리새우(*Penaeus vannamei*; Wang et al., 2017a), 큰징거미새우(*Macrobrachium rosenbergii*; Kangpanich and Senanan, 2015) 사료 내 어유를 대체할 경우 성장과 사료효율이 향상되었다. 최근 SC 분말(SCM)의 높은 단백질 함량을 기반으로 한 단백질원으로서 이용가능성을 조사하는 연구가 활발하게 수행되고 있다. 홍다리얼룩새우(*Penaeus monodon*; Xie et al., 2020)와 큰입배스(*Micropterus salmoides*; Liao et al., 2022)를 대상으로 한 선행연구에서, SCM을 이용하여 사료 내 어분을 부분적으로 대체할 수 있는 것으로 보고하였다. SCM은 조단백질과 아르기닌, DHA 함량이 높아 단백질원으로서 활용이 가능하다고 보고하였다(Shin, 2022).

흰다리새우는 전 세계적으로 가장 널리 양식되고 소비되는 새우 종 중 하나로, 높은 생산성과 사료 효율을 바탕으로 세계 양식 산업과 수산식품 시장에서 중요한 비중을 차지하고 있다(FAO, 2024). 흰다리새우 사료에서 어분은 전체 단백질 수준의 약 10% 이상을 차지하는 주요 단백질 공급원으로 사용되고 있다(Renteria et al., 2022). 어분 의존도를 낮추고 대체 단백질원을 확보할 필요성이 지속적으로 제기되고 있다. 그러나 SCM은 주로 기능성 첨가제로 활용되어 왔으며(Wang et al., 2017b), 어분 대체원으로서 적용 가능성에 대한 연구는 아직 미비한 실정이다. 따라서 본 연구는 SCM을 이용하여 어분을 단계적으로 대체한 사료가 흰다리새우의 성장, 소화효소 활성, 비특이적 면역과 항산화력에 미치는 영향을 평가하고자 수행되었다.

재료 및 방법

실험원료

SC 균주는 대한민국 남해안에서 분리하였다. 분리된 균주는 GYPS medium에서 배양하였으며, 해당 배지는 20 g/L D-glucose, 2 g/L yeast extract, 6 g/L peptone, 17 g/L sucrose, 12 g/L sea salt 및 15 g/L bacto-agar로 구성하였다. 해당 균주는 Korean Collection for Type Cultures (KCTC)에 accession number KCTC15006BP로 기탁하였다. SC는 glucose supplementation이 이루어진 3,000 L fermenter에서 배양하였다. 배양된 broth는 granulation system을 이용하여 건조 분말 형태로 가공하였다.

실험사료

대조사료(control, Con)는 조단백질 38%와 조지질 9% 함량으로 조성하였다(Table 1). 주 단백질원으로는 멸치어분, 참치 부산물, 대두박과 오징어간분을 사용하였다. 실험사료는 Con 사료의 어분을 SCM으로 각각 25% (SC25), 50% (SC50), 75% (SC75), 100% (SC100) 대체하여, 대조구를 포함한 총 5개의 실험구를 설계하였다. 실험사료는 사료 조성표에 따라 모든 원료를 혼합하고 총 중량의 10%에 해당하는 증류수와 대구간유를 첨가하여 압출 성형기(SP-50; Kumkang Engineering, Dae-

Table 1. Dietary formulation and proximate composition of the experimental diets for the feeding trial of Pacific white shrimp *Penaeus vannamei*

Ingredients (g/kg)	Experimental diets				
	Con	SC25	SC50	SC75	SC100
Fish meal (Anchovy) ¹	100	75	50	25	0
<i>Schizochytrium</i> meal ²	0	22	44	66	88
Tuna byproduct meal	100	100	100	100	100
Soybean meal	340	340	340	340	340
Squid liver powder	50	50	50	50	50
Wheat flour	208	208	208	208	208
Starch	80.00	79.26	78.52	77.78	77.04
Cod liver oil	30	30.6	31.2	31.8	32.4
L-lysine ³	0	0.47	0.94	1.41	1.88
L-methionine ⁴	0	0.16	0.32	0.48	0.64
Vit/Min premix ⁵	30	30	30	30	30
Choline chloride (50%)	20	20	20	20	20
Cholesterol	2.00	2.11	2.22	2.33	2.44
Lecithin	10	10	10	10	10
Monocalcium phosphate	30.0	32.4	34.8	37.2	39.6
Proximate composition (% of dry matter)					
Crude protein	38.7	38.7	38.7	38.7	38.6
Crude lipid	9.81	9.74	9.77	9.62	9.60
Ash	11.9	11.8	11.7	11.6	11.6

¹Orizon S.A., Corp., Santiago, Chile (crude protein: 73.2%, crude lipid: 12.8%). ²CJ Cheiljedang BIO Co. Ltd., Suwon, Korea (crude protein: 80.3%, crude lipid: 11.4%). ³L-Lysine Monohydrochloride (99%), Shanghai Ajinomoto Amino Acid Co. Ltd., Shanghai, China. ⁴L-Methionine (99%), Hebei Changhao Biotechnology Co. Ltd., Beijing, China. ⁵Vitamin/Mineral premix (g/kg of mixture): retinol, 3.0; cholecalciferol, 1.0; ascorbic acid, 20.0; tocopherol, 20.0; menadione, 2.0; thiamine, 4.0; riboflavin, 6.0; pyridoxine, 5.0; cobalamin, 6.0; inositol, 54.0; pantothenic acid, 12.0; biotin, 0.2; niacin amide, 40.0; folic acid, 2.0; ferrous sulfate, 10.0; copper sulfate, 1.0; zinc sulfate, 30.0; manganous sulfate, 2.0; cobalt chloride, 10.0; potassium iodide, 1.0; potassium, 6.0; sodium selenite, 0.01; starch 764.8. Con, Control; SC, *Schizochytrium* spp.

gu, Korea)를 이용하여 2 mm 크기로 성형하였다. 실험사료는 25°C에서 8 h 건조한 후 사용 전까지 4°C에서 냉장 보관하였다.

실험새우 및 사육관리

이번 실험은 제주대학교 동물실험윤리위원회(2025-0073)의 승인을 받아 수행하였다. 실험에 사용된 흰다리새우는 무안군 소재 새우 양식장(Daedong Susan, Muan, Korea)에서 구입하였다. 구입한 새우는 사육실험 전까지 상업사료(CJ Feed & Care Co., Ltd., Seoul, Korea)를 공급하면서 4주간 실험 환경에 적응시켰다. 총 500마리의 새우(초기 평균 무게, 1.90 ± 0.01 g)를 20개의 아크릴 수조(240 L)에 무작위로 배치하였고, 각 실험구당 4반복으로 사육실험을 실시하였다. 실험사료는 하루 6회(08:30, 10:30, 12:30, 14:30, 16:30 및 18:30 h) 급이하였다. 2주차에 수조별 마릿수와 무게를 측정 후, 일간성장률(specific growth rate, SGR)을 기준으로 수조 내 biomass의 7–10%에 해당하는 사료를 공급하였다. 사육 실험은 공기발생기(aeration)를 설치하여 용존산소를 유지하였으며, 사육수의 수질 유지를 위해 예열된 해수(30°C)를 사용하여 3일 간격으로 사육수의 80%를 환수하였으며, 사육 실험은 4주간 진행하였다. 각 수조의 수온과 용존산소 농도는 Pro20 Dissolved Oxygen Instrument (YSI, Yellow Springs, OH, USA)를 사용하여 매일 한 번씩 측정하였다. 사육수의 암모니아 농도는 Verdouw et al. (1978)의 방법에 따라 매주 1회 측정하였다. 사육기간 동안 수온은 $29.9 \pm 0.5^\circ\text{C}$, 용존산소는 6.65 ± 0.21 mg/L, pH는 7.41 ± 0.09 , 염도는 31.0 ± 1.0 ppt, 암모니아 농도는 0.07 ± 0.01 mg/L로 유지되었다.

시료 채취 및 분석

사육 실험 종료 후, 각 수조의 모든 새우의 최종 무게(final body weight, FBW)와 생존 마릿수를 확인하여 증체율(weight gain, WG), SGR, 사료계수(feed conversion ratio, FCR), 단백질이용효율(protein efficiency ratio, PER)과 생존율(survival)을 계산하였다. 각 수조에서 4마리씩(실험구당 총 16마리)의 새우를 무작위로 선별한 후 얼음물에 마취하였다. 마취된 새우로부터 1 mL syringe를 이용하여 hemolymph를 채취하였다. 채취된 hemolymph는 응고 방지를 위해 Alsever's solution (A3551; Sigma-Aldrich, St. Louis, MO, USA)과 1:2 비율로 혼합하였다. 해부도구를 이용하여 간체를 적출한 후 Eppendorf-tube에 담아 액체질소에 즉시 동결하였다. 실험사료와 전하체의 일 반성분 분석은 AOAC (2005) 방법에 따라 분석하였다. 수분은 상압가열건조법(125°C, 3 h), 회분은 직접회화법(550°C, 4 h), 조단백질은 자동조단백분석기(Kjeltec™ 2300; FOSS analytical, Hillerød, Denmark)를 이용하여 분석하였다. 조지질은 Folch et al. (1957)의 방법에 따라 분석하였다. 실험사료의 아미노산 조성은 Table 2에 제시하였다. 각 실험사료의 아미노산 함량은 high performance liquid chromatography 1200LC (Agilent Technologies, Santa Clara, CA, USA)와 C18 column

(5 μm , 4.6 mm $\times$ 250 mm; Agilent Technologies)을 사용하여 분석하였다. 분석을 위해 실험사료를 튜브에 넣은 후 12 mol/L HCl 200 μL 를 첨가하고 heating block을 이용하여 150°C로 1 h 동안 가수분해하였다. 가수분해 후 질소건조하여 수분을 제거하고 시료를 농축하였다. 건조된 시료 200 μL 에 phenylisothiocyanate (0.1 mol/L, acetonitrile) 100 μL 와 triethylamine (1.0 mol/L, acetonitrile) 100 μL 를 첨가하고 25°C에서 1 h 동안 반응시켰다. 이동상은 두 가지 용매로 구성하였다. 이동상 A는 ammonium acetate와 증류수를 4:1 비율로 혼합한 후 acetic acid를 이용하여 제조하였다. 이동상 B는 acetonitrile과 증류수를 4:1 비율로 혼합하여 제조하였다(Ding et al., 2023). 실험사료의 지방산 조성은 Garcés and Mancha (1993)의 방법에 따라 gas chromatography (6800GC; Agilent Technologies)를 이용하여 분석하였다. 실험사료의 지방산 조성은 Table 3에 제시하였다. 소화효소 활성(trypsin, chymotrypsin, lipase, α -amylase)은 Kim et al. (2024)의 방법으로 분석하였다. 간체장 50 mg을 1.5 mL의 증류수와 혼합하여 균질하고 원심분리(15,000 g, 15

Table 2. Amino acid composition of experimental diets for Pacific white shrimp *Penaeus vannamei*

Amino acid	Con	SC25	SC50	SC75	SC100
EAA ¹ (% of protein)					
Arginine	2.57	2.64	2.72	2.79	2.87
Lysine	2.45	2.42	2.39	2.36	2.33
Methionine	0.76	0.74	0.73	0.72	0.71
Threonine	1.42	1.39	1.36	1.32	1.29
Phenylalanine	1.77	1.74	1.71	1.68	1.65
Isoleucine	1.71	1.67	1.63	1.59	1.54
Leucine	2.77	2.70	2.64	2.57	2.51
Histidine	1.16	1.13	1.10	1.08	1.05
Valine	2.03	1.94	1.85	1.76	1.67
Tryptophan	0.47	0.45	0.43	0.41	0.39
NEAA ² (% of protein)					
Alanine	1.49	1.45	1.41	1.44	1.31
Aspartic acid	1.10	1.12	1.40	1.12	1.09
Glutamic acid	2.60	2.61	2.81	2.19	3.61
Serine	1.06	1.10	0.99	0.98	1.01
Glycine	0.52	0.49	0.50	0.50	0.51
Tyrosine	0.72	0.75	0.76	0.78	0.75
Proline	4.28	3.99	4.06	4.28	4.12
Cysteine	5.87	5.92	5.74	5.94	5.80

¹EAA, Essential amino acid. ²NEAA, Non-essential amino acid. Con, Control; SC, *Schizochytrium* spp. The experimental diets were prepared by replacing 0, 25, 50, 75 and 100% of fish meal with *Schizochytrium* in Con diet (designated as Con, SC25, SC50, SC75 and SC100, respectively).

min, 4°C)하여 분리된 상층액을 분석에 사용하였다. 소화효소 추출액의 단백질 농도는 protein assay kit II (Bio-Rad, Hercules, CA, USA)를 이용하여 분석하였다. Hemolymph를 이용하여 비특이적 면역 지표를 분석하였다. Lysozyme 활성은 Ellis (1990)의 방법으로 분석하였으며, phenoloxidase (PO) 활성은 Hultmark et al. (1980)의 방법에 따라 분석하였다. 간체장을 이용하여 항산화 지표를 분석하였다. Catalase (CAT)는 catalase assay kit (DG-CAT400; DoGenBio, Seoul, Korea)를 이용하여 분석하였다. Glutathione peroxidase (GPx)는 glutathione peroxidase assay kit (ab102530; Abcam, Cambridge, UK)를 이용하여 분석하였다.

통계학적 분석

모든 통계 분석은 SPSS (version 24.0; SPSS Inc., Chicago, IL, USA)을 이용하여 일원분산분석(one-way ANOVA)으로

실시하였다. 각 수조에서 무작위 선별한 4마리의 새우를 개체별로 분석하였으며, 동일 수조 내 개체들의 평균값을 산출하여 통계 분석에 사용하였다. 각 항목 통계 결과는 Tukey's HSD test ($P<0.05$)를 통해 유의성을 검정하였다. 모든 데이터는 평균±표준편차(mean±SD)로 나타내었으며, 백분율(%)은 arcsine 값 변환을 실시하였다.

결 과

사육실험 결과, FBW, WG, SGR은 SC25와 SC50 구에서 Con 구와 유의적인 차이가 나타나지 않았으나, SC75와 SC100 구에서 유의적으로 감소하였다($P<0.05$) (Table 4). FBW는 Con 구에서 8.10 g이었으며, SC25와 SC50 구에서는 각각 8.07, 7.87 g으로 유의적인 차이가 없었다($P>0.05$). SC75와 SC100 구에서는 각각 7.56, 7.50 g으로 유의적으로 감소하였다($P<0.05$). WG은 Con 구가 SC75, SC100 구보다 유의적으로 높았다($P<0.05$). SGR은 Con 구에서 4.78%였으나, SC75와 SC100 구에서는 각각 4.62%, 4.60%로 유의적으로 낮았다($P<0.05$). FCR, PER, survival은 각각 1.04–1.09, 2.38–2.49, 81.3–88.0%로 나타났으며, 모든 실험구 간 유의적인 차이가 나타나지 않았다($P>0.05$).

Trypsin 활성은 Con 구에서 12.70 mU/mg protein으로 SC25, SC75와 SC100 구에 비해 유의적으로 높았다($P<0.05$) (Table 5). Chymotrypsin, lipase와 α -amylase 활성은 각각 33.5–35.7, 53.5–63.5, 48.6–51.3 mU/mg protein으로 나타났으며, 모든 실험구 간 유의적인 차이는 나타나지 않았다($P>0.05$).

전어체 일반성분 분석 결과, 조단백질, 조지질, 회분과 수분 함량은 각각 18.23–18.97%, 0.76–0.89%, 2.79–3.40%, 77.20–78.33%로 나타났으며, 모든 실험구 간 유의적인 차이는 나타나지 않았다($P>0.05$) (Table 6).

비특이적 면역과 항산화 활성 결과는 Table 7에 나타내었다. PO 활성은 0.077–0.101, lysozyme 활성은 1.51–2.01 $\mu\text{g/mL}$

Table 3. Fatty acid composition of experimental diets for Pacific white shrimp *Penaeus vannamei*

Fatty acids (% of lipids)	Con	SC25	SC50	SC75	SC100
C14	3.05	2.78	2.32	2.50	2.64
C16	20.83	22.12	23.69	21.43	22.76
C16:1	4.63	4.34	4.00	4.32	4.17
C18	6.78	6.50	6.51	5.94	5.49
C18:1n9c	28.76	26.66	25.90	26.57	25.42
C18:2n6c	20.85	21.42	21.77	20.46	20.83
C18:3n3	7.56	7.10	6.75	7.95	7.49
C20:5n3	3.61	3.91	3.37	4.21	3.98
C22:6n3	3.93	5.16	5.69	6.63	7.23

Con, Control; SC, *Schizochytrium* spp. The experimental diets were prepared by replacing 0, 25, 50, 75 and 100% of fish meal with *Schizochytrium* in Con diet (designated as Con, SC25, SC50, SC75 and SC100, respectively).

Table 4. Growth performance, feed utilization and survival of Pacific white shrimp *Penaeus vannamei* (initial mean body weight, 1.90±0.01 g) fed the experimental diets for 4 weeks

Diets	FBW ¹	WG ²	SGR ³	FCR ⁴	PER ⁵	Survival (%)
Con	8.10±0.05 ^a	327±3 ^a	4.78±0.02 ^a	1.04±0.01	2.48±0.02	81.3±6.1
SC25	8.07±0.13 ^{ab}	326±7 ^{ab}	4.76±0.04 ^{ab}	1.05±0.04	2.47±0.09	88.0±4.0
SC50	7.87±0.29 ^{abc}	315±15 ^{abc}	4.71±0.08 ^{abc}	1.04±0.02	2.49±0.05	82.7±2.3
SC75	7.56±0.05 ^{bc}	299±3 ^{bc}	4.62±0.02 ^{bc}	1.09±0.01	2.38±0.01	84.0±0.0
SC100	7.50±0.28 ^c	296±15 ^c	4.60±0.08 ^c	1.08±0.03	2.40±0.08	84.0±0.0

¹Final body weight (g). ²Weight gain (%)=[(final body weight-initial body weight)/initial body weight]×100. ³Specific growth rate (%)=[(log_e final body weight-log_e initial body weight)/days]×100. ⁴Feed conversion ratio=dry feed intake/wet body weight gain. ⁵Protein efficiency ratio=wet body weight gain/dry protein intake. Con, Control; SC, *Schizochytrium* spp. Values are mean of quadruplicates (n=4) and presented as mean±S.D. Values with different superscripts in the same column are significantly different ($P<0.05$). The experimental diets were prepared by replacing 0, 25, 50, 75 and 100% of fish meal with *Schizochytrium* in Con diet (designated as Con, SC25, SC50, SC75 and SC100, respectively).

로 나타났으며, 모든 실험구 간 유의적인 차이는 나타나지 않았다($P>0.05$). GPx 활성은 SC75 구가 731 mU/mL로 Con 구의 350 mU/mL에 비해 유의적으로 증가하였다($P<0.05$). CAT 활성은 Con 구의 144 mU/mL에 비해 SC75 구가 181 mU/mL로 유의적으로 증가하였다($P<0.05$).

고 찰

본 연구에서는 SCM을 이용하여 어분을 50%까지 대체하였을 때 흰다리새우의 성장과 사료효율에 유의적인 차이가 발생하지 않았으나, 그 이상을 대체할 경우 성장이 저하되었다. 이는 SCM이 일정 함량까지는 어분을 대체할 수 있는 원료로 활용이

Table 5. Digestive enzyme activity of Pacific white shrimp *Penaeus vannamei* (initial mean body weight, 1.90±0.01 g) fed the experimental diets for 4 weeks

Diets	Trypsin ¹	Chymotrypsin ²	Lipase ³	α -amylase ⁴
Con	12.70±0.59 ^a	34.9±1.9	53.5±2.3	49.2±4.4
SC25	9.09±0.38 ^b	34.6±1.2	63.5±2.7	50.6±2.5
SC50	9.52±2.02 ^{ab}	33.5±3.3	58.3±1.6	49.2±6.6
SC75	9.19±1.17 ^b	35.7±0.7	57.3±6.5	48.6±6.1
SC100	8.33±0.20 ^b	35.6±1.4	57.2±10.2	51.3±9.1

¹Trypsin activity (mU/mg per protein). ²Chymotrypsin activity (mU/mg per protein). ³Lipase activity (mU/mg per protein). ⁴ α -amylase activity (mU/mg per protein). Con, Control; SC, *Schizochytrium* spp. Values are mean of quadruplicates (n=4) and presented as mean±S.D. Values with different superscripts in the same column are significantly different ($P<0.05$). The experimental diets were prepared by replacing 0, 25, 50, 75 and 100% of fish meal with *Schizochytrium* in Con diet (designated as Con, SC25, SC50, SC75 and SC100, respectively).

Table 6. Whole-body proximate composition (% of wet basis) of Pacific white shrimp *Penaeus vannamei* fed the experimental diets for 4 weeks

Diets	Crude protein	Crude lipid	Crude ash	Moisture
Con	18.44±1.21	0.76±0.23	3.22±0.18	77.97±1.24
SC25	18.97±1.94	0.89±0.12	2.79±0.04	77.22±1.55
SC50	18.48±0.99	0.84±0.19	3.33±0.14	78.33±0.18
SC75	18.26±0.16	0.82±0.13	3.40±0.14	77.20±0.77
SC100	18.23±0.51	0.77±0.13	3.25±0.46	77.59±0.83

Con, Control; SC, *Schizochytrium* spp. The experimental diets were prepared by replacing 0, 25, 50, 75 and 100% of fish meal with *Schizochytrium* in Con diet (designated as Con, SC25, SC50, SC75 and SC100, respectively). Values are mean of quadruplicates (n=4) and presented as mean±S.D. Values with different superscripts in the same column are significantly different ($P<0.05$).

가능함을 보여주나 영양학적 한계가 있는 것으로 사료된다. 본 연구 결과와 유사하게, giant grouper *Epinephelus lanceolatus* 사료 내 어분의 60%를 SCM으로 대체하여도 성장과 사료효율에 부정적인 영향이 없었으나 그 이상의 대체는 성장과 사료효율을 감소시켰다(García-Ortega et al., 2016). Nonwachai et al. (2009)은 흰다리새우에서 SCM을 이용하여 어분을 최대 40%까지 대체하였을 때 성장과 생존율에 유의적인 영향이 없었다고 보고하였다. 이러한 어분 대체의 한계는 SCM의 아미노산 불균형에 의한 것으로 사료된다(Wang et al., 2017a). 흰다리새우의 필수 아미노산 요구량은 2.32% 아르기닌(Zhou et al., 2012), 1.36% 트레오닌(Zhou et al., 2013), 0.93% 발린(Ko et al., 2024), 1.06% 류신(Song et al., 2026), 1.59% 이소류신(Liu et al., 2014), 1.64% 라이신(Xie et al., 2012), 0.66% 메티오닌(Du et al., 2015), 1.58% 페닐알라닌(Jin et al., 2019), 0.36% 트립토판(Jin et al., 2017)으로 보고되었다. 어분을 높은 함량으로 대체할 경우 대체 원료 간 아미노산 조성 차이에 의해 필수아미노산 균형 변화가 발생할 수 있다. 본 연구에서 모든 실험 사료는 흰다리새우의 필수아미노산 요구량을 충족하도록 설계되었지만, 어분을 SCM으로 대체할수록 아르기닌을 제외한 모든 필수아미노산의 함량이 감소한 것으로 관찰되었다. 필수아미노산이 성장과 사료효율의 개선에 중요한 역할을 한다는 점을 고려할 때, 본 연구에서 관찰된 성장 저하와 같은 부정적인 효과는 상대적으로 낮은 필수아미노산에 기인한 것으로 사료된다. 그러나, 본 연구에서는 실제 소화율, 아미노산 이용률, 체내 아미노산 축적에 관한 분석이 수행되지 않았기 때문에, 필수아미노산 조성으로 인해 부정적인 영향을 단정지을 수 없다. 따라서 향후 연구에서는 해당 분석이 수행될 필요가 있다. 흰다리새우의 필수 지방산 요구량은 0.66–1.01% 리놀렌산(Zhong et al., 2011), 0.24% 리놀렌산(Ning et al., 2021), 1.7% DHA (Feng

Table 7. Innate immune responses and antioxidant enzyme activities of Pacific white shrimp *Penaeus vannamei* fed the experimental diets for 4 weeks

Diets	PO ¹	Lysozyme ²	GPx ³	CAT ⁴
Con	0.077±0.013	2.01±0.14	350±50 ^b	144±5 ^b
SC25	0.079±0.005	1.79±0.43	654±122 ^{ab}	161±8 ^{ab}
SC50	0.101±0.016	1.62±0.30	685±130 ^{ab}	159±6 ^{ab}
SC75	0.098±0.015	1.80±0.44	731±76 ^a	181±20 ^a
SC100	0.088±0.009	1.51±0.32	610±179 ^{ab}	171±17 ^{ab}

¹Phenoloxidase activity (absorbance). ²Lysozyme activity (μ g/mL). ³Glutathione peroxidase (mU/mL). ⁴Catalase (mU/mL). Con, Control; SC, *Schizochytrium* spp. Values are mean of quadruplicates (n=4) and presented as mean±S.D. Values with different superscripts in the same column are significantly different ($P<0.05$). The experimental diets were prepared by replacing 0, 25, 50, 75 and 100% of fish meal with *Schizochytrium* in Con diet (designated as Con, SC25, SC50, SC75 and SC100, respectively).

et al., 2020), 0.16% EPA (Feng et al., 2020)으로 본 연구의 모든 실험 사료 내 필수 지방산 요구량은 충족되었다.

새우의 간체장은 소화 및 대사를 담당하는 주요 기관으로, 다양한 소화효소를 분비하여 영양소의 분해 및 이용에 관여한다 (Wu et al., 2022b). 소화효소는 사료 내 조단백질, 조지질에 민감하게 반응하며, 소화효소 활성 조절을 통해 영양소 이용 효율을 조절한다(Hu, 2022). Trypsin은 단백질의 아미노산 조성과의 소화 가능한 펩타이드 구조 변화에 가장 민감하게 반응하는 효소로 알려져 있다(Hernández and Murueta, 2009). 필수아미노산은 소화효소를 구성하는 단백질의 합성에 직접적으로 이용되며, 특히 라이신, 메티오닌, 분지사슬 아미노산(branched-chain amino acids)은 간체장 외분비 세포에서의 효소 단백질 합성과 분비를 조절하는 데 중요한 역할을 한다(Shao et al., 2018). 따라서 사료 내 필수아미노산이 부족하거나 불균형할 경우, trypsinogen의 합성이 제한될 수 있으며, 이는 trypsin 활성 감소로 이어진다고 보고하였다(Rungruangsak-Torrissen et al., 2006). 본 연구에서 SCM으로 어분을 대체한 경우 필수아미노산 함량이 감소하면서 trypsin 활성이 저하된 것으로 판단되며, 이는 어분을 대체함에 있어 발생하는 성장 저하 요인 중 하나로 사료된다.

PO와 lysozyme은 갑각류의 선천 면역 반응에서 병원균 방어를 수행하는 대표적인 면역 지표이다. PO는 멜라닌화(melanization) 및 병원균 캡슐화 과정에 관여하는 갑각류 선천면역의 핵심 효소로서 숙주 방어에 중요한 역할을 한다(Kim et al., 2024). Lysozyme은 세균 세포벽의 펩티도글리칸(peptidoglycan)을 가수분해함으로써 직접적인 항균 작용을 나타내어 숙주의 면역 방에 기여한다(Wu et al., 2022a). 일부 연구에서는 SCM이 proPO, lysozyme 발현을 상향조절하여 흰다리새우의 면역 반응을 향상시킬 수 있다고 보고된 바 있으며(Kim et al., 2026), 이는 SC에 포함된 β -carotene, astaxanthin, xanthophyll과 같은 카로티노이드가 항산화 및 면역 증강에 기여하기 때문으로 보고하였다(Wang et al., 2015). 본 연구 결과, SCM을 이용한 어분 대체에 따라 PO와 lysozyme 활성에는 유의적인 차이가 나타나지 않았다. 따라서 본 연구에서 평가한 비특이적 면역 지표는 SCM으로 어분을 대체해도 면역 반응을 저해하지 않는 것으로 나타났다.

GPx는 글루타티온을 이용해 과산화물을 환원시키는 효소이며, CAT는 과산화수소를 물과 산소로 분해하여 세포 내 활성 산소종을 제거하는 대표적인 항산화 효소이다(Kumar et al., 2018). 본 연구에서 SC75 실험군에서 GPx와 CAT 활성이 유의적으로 증가한 것으로 나타났음에도, SC75 실험군에서 성장 저하와 아미노산 불균형이 동시에 관찰되었다. 아미노산 불균형은 단백질 합성 저하와 활성산소종(reactive oxygen species) 생성 증가를 유도할 수 있다. 따라서 SC75 실험군에서 나타난 항산화 효소 활성 증가는 산화적 스트레스 증가에 대한 방어 기전으로 사료된다. 이러한 결과는 흰다리새우 사료에 SCM을 첨

가하였을 때 CAT와 superoxide dismutase 활성이 유의적으로 증가하는 보고와 일치한다(Allen et al., 2019). SCM에 풍부한 DHA와 같은 고도불포화지방산은 다중 이중결합 구조로 인해 산화에 취약하여 과도하게 축적될 경우 지질과산화를 유도할 수 있다(Zhang et al., 2022). 반면, 큰입배스를 대상으로 한 연구에서는 SCM을 첨가한 사료를 급여한 결과, GPx와 CAT 활성이 증가하고 간 조직 내 산화적 손상이 감소한 것으로 보고되었다(Habte-Tsion et al., 2020). 실제로 SC에 함유된 카로티노이드(β -carotene, astaxanthin)는 지질과산화 반응을 억제하고 세포 내 산화적 손상을 완화하는 데 기여하는 것으로 보고된 바 있다(Li et al., 2022). 따라서 본 연구에서 관찰된 GPx와 CAT 활성 증가는 SCM의 과도한 어분 대체에 따른 산화적 스트레스 증가에 대한 활성 증가일 가능성이 있으며, 항산화 능력의 향상을 의미하는 것은 아닌 것으로 사료된다. SCM의 과도한 어분 대체가 대사적 불균형을 유발할 가능성을 시사하며, SCM의 최적 어분 대체 함량 설정이 필요하다.

결론적으로, 흰다리새우 사료 내 SCM을 이용한 어분 대체는 약 50% 수준까지 성장, 사료효율, 소화효소 활성 및 비특이적 면역반응에 유의적인 부정적 영향을 미치지 않아 부분적으로 대체할 수 있는 유망한 단백질원으로 평가된다. 그러나, SCM의 대체 수준이 75% 이상으로 증가할 경우 성장 저하가 나타났으며, 산화적 스트레스가 유발된 것으로 판단된다. 이러한 결과는 과도한 SCM 사용이 필수아미노산, 지방산을 포함한 필수 영양소의 불균형을 초래하여 흰다리새우의 생리적 항상성을 저해하고 궁극적으로 성장 및 건강 상태에 부정적인 영향을 미칠 수 있음을 시사한다. 따라서 SCM은 흰다리새우 사료 내 어분을 부분적으로 대체할 수 있는 잠재력이 있으나, 높은 대체 수준에서는 영양학적 한계를 보완하기 위한 추가적인 영양 강화 전략이 필요할 것으로 판단된다.

사 사

이 논문은 2026학년도 제주대학교 교육과 연구 및 학생지도비 지원에 의해서 수행되었다.

References

- Allen KM, Habte-Tsion HM, Thompson KR, Filer K, Tidwell JH and Kumar V. 2019. Freshwater microalgae (*Schizochytrium* sp.) as a substitute to fish oil for shrimp feed. *Sci Rep* 9, 6178. <https://doi.org/10.1038/s41598-019-41020-8>.
- AOAC (Association of Official Analytical Chemists). 2005. *Official Methods of Analysis*. AOAC, Arlington, VA, U.S.A. <https://doi.org/10.1002/0471740039.vec0284>.
- Bae J, Hamidoghli A, Djaballah MS, Maamri S, Hamdi A, Souffi I, Farris NW and Bai SC. 2020. Effects of three different dietary plant protein sources as fishmeal replacers in juvenile whiteleg shrimp, *Litopenaeus vannamei*. *Fish Aquatic Sci*

- 23, 2. <https://doi.org/10.1186/s41240-020-0148-x>.
- Cai Y, Huang H, Yao W, Yang H, Xue M, Li X and Leng X. 2022. Effects of fish meal replacement by three protein sources on physical pellet quality and growth performance of Pacific white shrimp (*Litopenaeus vannamei*). *Aquac Rep* 25, 101210. <https://doi.org/10.1016/j.aqrep.2022.101210>.
- Chen G, Liu B, Chen J, Liu H, Tan B, Dong X, Yang Q, Chi S, Zhang S and Yao M. 2022. Supplementing sulfate-based alginate polysaccharide improves Pacific white shrimp (*Litopenaeus vannamei*) fed fishmeal replacement with cottonseed protein concentrate: Effects on growth, intestinal health, and disease resistance. *Aquac Nutr* 2022, 7132362. <https://doi.org/10.1155/2022/7132362>.
- Ding Y, Bi Q, Huang D, Liao J, Yang L, Luo X, Yang P, Li Y, Yao C, Wei W, Zhang J, Li J, Huang Y and Guo DA. 2023. A novel integrated automatic strategy for amino acid composition analysis of seeds from 67 species. *Food Chem* 426, 136670. <https://doi.org/10.1016/j.foodchem.2023.136670>.
- Du Q, Niu J, Chen Y, Zhang J, Lin H, Zhou C and Huang Z. 2015. Dietary methionine requirements of Pacific white shrimp *Litopenaeus vannamei*, of three different sizes. *Isr J Aquac-Bamidgeh* 67, 1-10. <https://doi.org/10.46989/001c.20713>.
- Ellis AE. 1990. Lysozyme assays. In: *Techniques in Fish Immunology*. Vol. 1. Stolen JS, Fletcher TC, Anderson DP, Roberson BS and Van Muiswinkel WB, eds. SOS Publications, Fair Haven, NJ, U.S.A., 101-103.
- Fang X and Zhang Y. 2025. The impact of climate change and economic development on the catches of small pelagic fisheries. *Mar Policy* 175, 106631. <https://doi.org/10.1016/j.marpol.2025.106631>.
- FAO (Food and Agriculture Organization of the United Nations). 2024. The State of World Fisheries and Aquaculture 2024. Retrieved from <https://www.fao.org/publications/fao-flagship-publications/the-state-of-world-fisheries-and-aquaculture/en> on Mar 22, 2025.
- Feng ZF, Dong WX, Bu F and Zhu W. 2020. Influence of dietary n-3 polyunsaturated fatty acids (PUFAs) on growth, PUFA composition and the expression of *FAD6* and *ELOV5* in pacific white shrimp (*Litopenaeus vannamei*). *Aquac Res* 52, 1666-1676. <https://doi.org/10.1111/are.15019>.
- Folch J, Lees M and Sloane Stanley GH. 1957. A simple method for the isolation and purification of total lipids from animal tissues. *J Biol Chem* 226, 497-509.
- Garcés R and Mancha M. 1993. One-step lipid extraction and fatty acid methyl esters preparation from fresh plant tissues. *Anal Biochem* 211, 139-143. <https://doi.org/10.1006/abio.1993.1244>.
- García-Ortega A, Kissinger KR and Trushenski JT. 2016. Evaluation of fish meal and fish oil replacement by soybean protein and algal meal from *Schizochytrium limacinum* in diets for giant grouper *Epinephelus lanceolatus*. *Aquaculture* 452, 1-8. <https://doi.org/10.1016/j.aquaculture.2015.10.020>.
- Habte-Tsion HM, Kolimadu GD, Rossi Jr W, Filer K and Kumar V. 2020. Effects of *Schizochytrium* and micro-minerals on immune, antioxidant, inflammatory and lipid-metabolism status of *Micropterus salmoides* fed high-and low-fishmeal diets. *Sci Rep* 10, 7457. <https://doi.org/10.1038/s41598-020-64286-9>.
- Hernández JCS and Murueta JHC. 2009. Activity of trypsin from *Litopenaeus vannamei*. *Aquaculture* 290, 190-195. <https://doi.org/10.1016/j.aquaculture.2009.02.034>.
- Hu B. 2022. Effects of pelleted and extruded diets of different protein levels on growth, digestive enzyme activity, antioxidant capacity, nonspecific immunity, and ammonia-N stress tolerance of postlarval Pacific white shrimp. *N Am J Aquac* 84, 239-248. <https://doi.org/10.1002/naaq.10234>.
- Hultmark D, Steiner H, Rasmuson T and Boman HG. 1980. Insect immunity. Purification and properties of three inducible bactericidal proteins from hemolymph of immunized pupae of *Hyalophora cecropia*. *Eur J Biochem* 106, 7-16. <https://doi.org/10.1111/j.1432-1033.1980.tb05991.x>.
- Jin Y, Liu FJ, Liu YJ and Tian LX. 2019. Dietary phenylalanine requirement of the juvenile Pacific white shrimp *Litopenaeus vannamei* (Boone) reared in low-salinity water. *J Shellfish Res* 38, 35-41. <https://doi.org/10.2983/035.038.0103>.
- Jin Y, Liu FJ, Liu YJ, Tian LX and Zhang ZH. 2017. Dietary tryptophan requirements of juvenile pacific white shrimp, *Litopenaeus vannamei* (Boone) reared in low-salinity water. *Aquacult Int* 25, 955-968. <https://doi.org/10.1007/s10499-016-0098-6>.
- Kangpanich C and Senanan W. 2015. Effects of *Schizochytrium* sp. on growth performance and survival rate of giant freshwater prawn, *Macrobrachium rosenbergii* (de man). *J Agric Technol* 11, 1337-1348.
- Kari ZA, Mat K, Kabir MA, Zal WA, Munir MB, Wei LS and Téllez-Isaías G. 2023. Soybean by-product: As an alternative to fish meal as protein source for aquaculture industry. *J Sustain Sci Manag* 18, 177-200. <https://doi.org/10.46754/jssm.2023.05.013>.
- Kim S, Shin J, Medagoda N, Choi S, Park SY, Park JY and Lee KJ. 2024. Dietary poly-β-hydroxybutyrate improved the growth, non-specific immunity, digestive enzyme activity, intestinal morphology, phagocytic activity, and disease resistance against *Vibrio parahaemolyticus* of Pacific white shrimp, *Penaeus vannamei*. *Mar Biotechnol* 26, 550-561. <https://doi.org/10.1007/s10126-024-10317-9>.
- Kim S, Song S, Lee Y, Lee Y, Lee YM, Cho KJ and Lee KJ. 2026. Improvement of growth, lipid metabolism and innate immune response in Pacific white shrimp (*Penaeus vannamei*) post-larvae through enrichment of live feeds with *Schizochytrium* sp., taurine and inosine monophosphate. *PLoS One* 21, e0341999. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0341999>.
- Ko D, Lee C and Lee KJ. 2024. Determination of optimal di-

- etary valine concentrations for improved growth performance and innate immunity of juvenile Pacific white shrimp *Penaeus vannamei*. Fish Aquatic Sci 27, 171-179. <https://doi.org/10.47853/FAS.2024.e17>.
- Kumar V, Habte-Tsion HM, Allen KM, Bowman BA, Thompson KR, El-Haroun E, Filer K and Tidwell JH. 2018. Replacement of fish oil with *Schizochytrium* meal and its impacts on the growth and lipid metabolism of Pacific white shrimp (*Litopenaeus vannamei*). Aquac Nutr 24, 1769-1781. <https://doi.org/10.1111/anu.12816>.
- Lee S, Park CO, Choi W, Bae JH, Kim JY, Choi SR, Katya K, Kim KW and Bai SC. 2022. Partial substitution of fish oil with microalgae (*Schizochytrium* sp.) can improve growth performance, nonspecific immunity and disease resistance in rainbow trout, *Oncorhynchus mykiss*. Animals 12, 1220. <https://doi.org/10.3390/ani12091220>.
- Li X, Fu W, Meng F and Guan C. 2022. Carotenoid-mediated regulation of photosynthetic performance and antioxidant defense confer tolerance to perfluorooctanoic acid stress in *Nicotiana tabacum*. Plant Growth Regul 98, 307-319. <https://doi.org/10.1007/s10725-022-00856-3>.
- Liao H, Liu P, Deng Y, Zhang W, Pan C, Jia Y, Long F and Tang H. 2022. Feeding effects of low-level fish meal replacement by algal meals of *Schizochytrium limacinum* and *Nannochloropsis salina* on largemouth bass (*Micropterus salmoides*). Aquaculture 557, 738311. <https://doi.org/10.1016/j.aquaculture.2022.738311>.
- Liu FJ, Liu YJ, Tian LX, Li XF, Zhang ZH, Yang HJ and Du ZY. 2014. Quantitative dietary isoleucine requirement of juvenile Pacific white shrimp, *Litopenaeus vannamei* (Boone) reared in low-salinity water. Aquacult Int 22, 1481-1497. <https://doi.org/10.1007/s10499-014-9761-y>.
- Ning M, Bi J, Sun W, Xie X, Huang Y, Gu W, Wang W, Qiao Y, Jiang G, Shen H and Meng Q. 2021. Linolenic acid improves growth performance and immune status of *Penaeus vannamei* infected by *Enterocytozoon hepatopenaei*. Aquaculture 535, 736397. <https://doi.org/10.1016/j.aquaculture.2021.736397>.
- Nonwachai T, Purivirojkul W, Chuchird N and Limsuwan C. 2009. Replacement of fish oil and fish meal with *Schizochytrium* sp. oil and soybean meal in Pacific white shrimp (*Litopenaeus vannamei*) diets. J Fish Environ 33, 1-11.
- Ray G, Liang D, Yang Q, Tan B, Dong X, Chi S, Liu H, Zhang S and Rime L. 2020. Effects of replacing fishmeal with dietary soybean protein concentrate (SPC) on growth, serum biochemical indices, and antioxidative functions for juvenile shrimp *Litopenaeus vannamei*. Aquaculture 516, 734630. <https://doi.org/10.1016/j.aquaculture.2019.734630>.
- Renteria P, Vizcaino AJ, Sánchez-Muros MJ, Santacruz-Reyes RA, Saez MI, Fabrikov D, Barroso FG and Vargas-García MDC. 2022. Effect of replacing fishmeal with *Plukenetia volubilis* cake on growth, digestive enzymes, and body composition in whiteleg shrimp (*Litopenaeus vannamei*). Fishes 7, 244. <https://doi.org/10.3390/fishes7050244>.
- Rungruangsak-Torrissen K, Moss R, Andresen LH, Berg A and Waagbø R. 2006. Different expressions of trypsin and chymotrypsin in relation to growth in Atlantic salmon (*Salmo salar* L.). Fish Physiol Biochem 32, 7-23. <https://doi.org/10.1007/s10695-005-0630-5>.
- Serrano E, Simpfendorfer R, Medina A, Sandoval C, Martínez A, Morales R and Davies SJ. 2021. Partially replacing fish oil with microalgae (*Schizochytrium limacinum* and *Nannochloropsis oceanica*) in diets for rainbow trout (*Oncorhynchus mykiss*) reared in saltwater with reference to growth performance, muscle fatty acid composition and liver ultrastructure. Aquac Res 52, 4401-4413. <https://doi.org/10.1111/are.15279>.
- Shao J, Zhao W, Liu X and Wang L. 2018. Growth performance, digestive enzymes, and TOR signaling pathway of *Litopenaeus vannamei* are not significantly affected by dietary protein hydrolysates in practical conditions. Front Physiol 9, 998. <https://doi.org/10.3389/fphys.2018.00998>.
- Shin WS. 2022. Method for producing biomass containing protein and omega-3 fatty acids from single microalgae and biomass produced thereby. Korea Patent No. 10-2022-0080593.
- Song S, Kim S, Lee Y, Kim S, Lee Y, Kim W, Kim M, Jung H, Kim D and Lee KJ. 2026. Dietary leucine requirement and its effects on growth, immunity, antioxidant capacity and protein metabolism in Pacific white shrimp, *Penaeus vannamei*. Mar Biotechnol 28, 51. <https://doi.org/10.1007/s10126-026-10598-2>.
- Tibbetts SM, Scaife MA and Armenta RE. 2020. Apparent digestibility of proximate nutrients, energy and fatty acids in nutritionally-balanced diets with partial or complete replacement of dietary fish oil with microbial oil from a novel *Schizochytrium* sp. (T18) by juvenile Atlantic salmon (*Salmo salar* L.). Aquaculture 520, 735003. <https://doi.org/10.1016/j.aquaculture.2020.735003>.
- Verdouw H, Van Echteld CJA and Dekkers EMJ. 1978. Ammonia determination based on indophenol formation with sodium salicylate. Water Res 12, 399-402. [https://doi.org/10.1016/0043-1354\(78\)90107-0](https://doi.org/10.1016/0043-1354(78)90107-0).
- Wang H, Dai A, Liu F and Guan Y. 2015. Effects of dietary astaxanthin on the immune response, resistance to white spot syndrome virus and transcription of antioxidant enzyme genes in Pacific white shrimp *Litopenaeus vannamei*. Iran J Fish Sci 14, 699-718.
- Wang Y, Li M, Filer K, Xue Y, Ai Q and Mai K. 2017a. Replacement of fish oil with a DHA-rich *Schizochytrium* meal on growth performance, activities of digestive enzyme and fatty acid profile of Pacific white shrimp (*Litopenaeus vannamei*) larvae. Aquac Nutr 23, 1113-1120. <https://doi.org/10.1111/anu.12479>.

- Wang Y, Li M, Filer K, Xue Y, Ai Q and Mai K. 2017b. Evaluation of *Schizochytrium* meal in microdiets of Pacific white shrimp (*Litopenaeus vannamei*) larvae. Aquac Res 48, 2328-2336. <https://doi.org/10.1111/are.13068>.
- Wang Y, Wang Z, Zhang Z, Tang Y, He Y, Mai K and Ai Q. 2023. Effects of dietary fishmeal replacement with soybean meal on growth performance, digestion, hepatic metabolism, antioxidant capacity, and innate immunity of juvenile large yellow croaker (*Larimichthys crocea*). Aquac Res 2023, 8842781. <https://doi.org/10.1155/2023/8842781>.
- Wu J, Tian S, Luo K, Zhang Y, Pan H, Zhang W and Mai K. 2022a. Dietary recombinant human lysozyme improves the growth, intestinal health, immunity and disease resistance of Pacific white shrimp *Litopenaeus vannamei*. Fish Shellfish Immunol 121, 39-52. <https://doi.org/10.1016/j.fsi.2021.12.052>.
- Wu Y, Chen J, Liao G, Hu M, Zhang Q, Meng X, Li T, Long M, Fan X, Yu Q, Zhang L, Pan G and Zhou Z. 2022b. Down-regulation of lipid metabolism in the hepatopancreas of shrimp *Litopenaeus vannamei* upon light and heavy infection of *Enterocytozoon hepatopenaei*: A comparative proteomic study. Int J Mol Sci 23, 11574. <https://doi.org/10.3390/ijms231911574>.
- Xie F, Zeng W, Zhou Q, Wang H, Wang T, Zheng C and Wang Y. 2012. Dietary lysine requirement of juvenile Pacific white shrimp, *Litopenaeus vannamei*. Aquaculture 358-359, 116-121. <https://doi.org/10.1016/j.aquaculture.2012.06.027>.
- Xie S, Wei D, Tan B, Liu Y, Tian L and Niu J. 2020. *Schizochytrium limacinum* supplementation in a low fish-meal diet improved immune response and intestinal health of juvenile *Penaeus monodon*. Front Physiol 11, 613. <https://doi.org/10.3389/fphys.2020.00613>.
- Yao X, Lin Y, Shi M, Chen L, Qu K, Liu Y, Tan B and Xie S. 2022. Effect of *Schizochytrium limacinum* supplementation to a low fish-meal diet on growth performance, lipid metabolism, apoptosis, autophagy and intestinal histology of *Litopenaeus vannamei*. Front Mar Sci 9, 1090235. <https://doi.org/10.3389/fmars.2022.1090235>.
- Zhang W, Dan Z, Zhuang Y, Zheng J, Gong Y, Liu Y, Mai K and Ai Q. 2022. Effects of dietary lipid levels on growth, digestive enzyme activities, antioxidant capacity, and lipid metabolism in turbot (*Scophthalmus maximus* L.) at three different stages. Aquac Nutr 2022, 1042263. <https://doi.org/10.1155/2022/1042263>.
- Zhong W, Zhang S, Li J, Huang W and Wang A. 2011. Effects of dietary replacement of fish oil by conjugated linoleic acid on some meat quality traits of Pacific white shrimp *Litopenaeus vannamei*. Food Chem 127, 1739-1743. <https://doi.org/10.1016/j.foodchem.2011.02.050>.
- Zhou QC, Wang YL, Wang HL and Tan BP. 2013. Dietary threonine requirements of juvenile Pacific white shrimp, *Litopenaeus vannamei*. Aquaculture 392-395, 142-147. <https://doi.org/10.1016/j.aquaculture.2013.01.026>.
- Zhou QC, Zeng WP, Wang HL, Wang T, Wang YL and Xie FJ. 2012. Dietary arginine requirement of juvenile Pacific white shrimp, *Litopenaeus vannamei*. Aquaculture 364-365, 252-258. <https://doi.org/10.1016/j.aquaculture.2012.08.020>.