

La Nutrición y Alimentación del Pepino de Mar (Echinodermata, Holothuroidea); Situación Actual y Perspectivas para el Desarrollo de su Cultivo Intensivo

Miguel A. Olvera-Novoa^{1*}, Gloria Martínez-Milián^{1,2} y Itzel A. Sánchez-Tapia^{1,2}

¹Laboratorio de Nutrición Acuícola, Centro de Investigación y de Estudios Avanzados del IPN, Unidad Mérida (Cinvestav-Mérida). E-mail: miguel.olvera@cinvestav.mx

²Programa de Doctorado en Ciencias Marinas, Cinvestav-Mérida

Antigua carretera a Progreso km 6, AP 73-CORDEMEX, 97310 Mérida, Yucatán, México.

Tel: (999) 942 9464

Resumen

La elevada demanda de pepino de mar en el sureste asiático y particularmente en china, ha generado una sobreexplotación de existencias silvestres a escala mundial, provocando el agotamiento de pesquerías y desaparición de poblaciones, por lo que su cultivo se aprecia como una alternativa para satisfacer la demanda. Su cultivo se inició a mediados del siglo XX en China, donde actualmente la oferta local proviene exclusivamente de cultivos extensivos y semiintensivos en estanques costeros, encierros en el mar, así como “sea ranching”. El cultivo intensivo está poco desarrollado, atribuido a la carencia de alimentos apropiados para las diferentes etapas de desarrollo del organismo, asociados al bajo conocimiento de requerimientos nutricionales e información para su formulación. Este organismo es bentófago detritívoro, consumiendo materia orgánica en degradación con restos animales y vegetales acompañados de microorganismos epibentónicos. Sus requerimientos proteicos y lipídicos rondan en 20 y 2-3% de la dieta, respectivamente. Existe información sobre sus necesidades de vitaminas C y E, así como de uso ingredientes, que indica que sus dietas se pueden formular a base de harinas de soya, macroalgas y subproductos agroindustriales. Se detectan necesidades de información necesaria para la elaboración de dietas apropiadas para su cultivo intensivo.

Palabras clave: Holoturidos; Acuicultura; Algas; Detritus

Abstract

The high demand for sea cucumbers in Southeast Asia, and particularly in China, has led to the overexploitation of wild stocks worldwide, leading to the depletion of fisheries and the loss of entire populations, so their cultivation is considered as an alternative to satisfy the market. Its cultivation began in the middle of the 20th century in China, where the local supply now comes exclusively from extensive and semi-intensive farming in coastal ponds, sea enclosures, and sea ranching. Intensive farming is poorly developed, attributed to the lack of appropriate feeds for the different developmental stages of the organism, associated to the low knowledge of nutritional requirements and information for their formulation. This benthic organism ingests detritus, consuming organic matter in degradation with animal and vegetable remains, accompanied by epibenthic microorganisms. Their protein and lipid requirements are around 20 and 2-3% of the diet, respectively. There is information about their needs for vitamins C and E, as well as the use of ingredients, which indicates that their diets can be formulated from soybean and macro-algae meals, and agro-industrial by-products. The review identifies information needs, necessary for the development of appropriate feeds for intensive farming.

Keywords: Holoturid, Aquaculture, Algae, Detritus

1. Introducción

La pesquería de pepino de mar (Echinodermata, Holothuroidea) es una actividad relativamente reciente en México, ya que se inició en la península de Baja California a finales de la década de los 80's (INAPESCA 2012), incidiendo sobre dos especies, *Isostichopus fuscus* (Ludwig) y *Parastichopus parvimensis* (Clark). La intensidad de la captura tuvo un efecto severo sobre la sustentabilidad de las poblaciones, lo que obligó al cierre de la pesquería a mediados de los 1990's, por lo que hasta la fecha *I. fuscus* se considera como especie en riesgo sujeta a protección especial (IUCN 2017-1). Ante la suspensión de la pesquería de este recurso en el océano Pacífico, la actividad se trasladó al Golfo de México, donde desde inicios de los años 2000 se enfoca fundamentalmente a la captura de *Isostichopus badionotus* (Selenka), especie distribuida en el Atlántico occidental, desde el sur de Estados Unidos hasta el norte de Brasil incluyendo el Mar Caribe, así como la isla Ascensión en el Atlántico central y el Golfo de Guinea en África occidental (IUCN, 2017-1), siendo objeto de captura regulada o ilegal en la mayoría de los países donde está presente, para ser exportada en forma seco-salada como “bêche-de-mer” o “trepan” al mercado asiático donde es altamente demandada.

A partir del 2010 la producción pesquera de pepino de mar se concentra en la Península de Yucatán, lo que se refleja en un incremento sustancial en la producción de este recurso (Conapesca 2017). Como se observa en la Figura 1, hasta antes de la pesquería de *I. badionotus* se registraba una producción promedio de pepino de mar de alrededor de 450 t por año, volumen que se incrementa hasta las 2,600 t en el 2010 cuando inicia la pesca comercial en Yucatán, con una reducción gradual hasta el 2012 y un nuevo pico de 2,760 t en el 2013, momento en que nuevamente se presenta un marcado declive en la producción, explicado por un incremento sostenido en el esfuerzo pesquero tanto en la época autorizada de captura, como por su captura ilegal durante todo el año en época de veda.

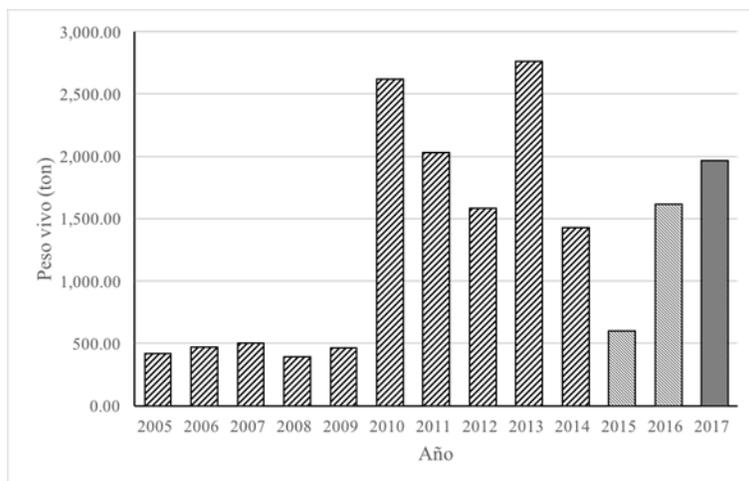


Figura 1. Producción de pepino de mar en México. Los valores de 2005 a 2014 corresponden a estadísticas oficiales (Conapesca 2017); los de 2015 y 2016 se obtuvieron a partir de declaraciones de la Conapesca publicadas en diarios locales, y la del 2017 representa la cuota autorizada para capturar del 30 de mayo al 14 de junio.

El pepino de mar es un organismo bentónico altamente vulnerable a la pesca debido a sus hábitos de vida y reproductivos, ya que posee una movilidad muy limitada, carece de estructuras o medios de defensa, y forma agregaciones reproductivas sobre las que se ejerce directamente la pesca mediante buceo autónomo, por lo que es muy fácil agotarlas.

Estos organismos son capturados en zonas costeras y arrecifales de aguas someras en la mayoría de los países tropicales, donde después de ser cocidos, salados y secados, son enviados al mercado asiático, especialmente China, donde alcanzan precios muy altos por su elevada demanda, lo que ha estimulado la sobreexplotación que ha resultado incluso en la desaparición de poblaciones alrededor de mundo. Se considera, por ejemplo, que a nivel global se explotan alrededor de 66 especies, de las cuales el 20% están agotadas, 38% sobreexplotadas, 15% explotadas al límite de su capacidad y 27% subexplotadas (Fabinyi & Liu 2014; Poot-Salazar, Hernández-Flores & Ardisson 2015). Esta situación ha dado lugar a la aplicación de medidas de regulación a la captura y en algunos casos el cierre de pesquerías comerciales, con efectos adversos sobre la economía y bienestar de los pescadores que dependen de este organismo para su subsistencia (Purcell, Polidoro, Hamel, Gamboa & Mercier 2014; Purcell, Ngaluafe, Foale, Cocks, Cullis & Lalavanua 2016).

Debido a la vulnerabilidad de las poblaciones de pepino de mar y el agotamiento de sus pesquerías, se considera que la acuicultura es la alternativa más viable para satisfacer la creciente demanda de “bêche de mer” (Purcell, Hair & Mills 2012; Han, Keesing & Liu 2016), además de ser una opción productiva que además de contribuir a su producción ordenada, permitiría reducir la presión pesquera sobre las poblaciones silvestres y apoyar acciones para su repoblamiento y restauración.

La nutrición y alimentación es uno de los factores que más influyen sobre el éxito de un cultivo, por lo que en este documento se discute el estado actual del conocimiento que sobre este tema se tiene de las especies de pepino de mar sujetas a cultivo comercial.

1.1. Situación actual de su cultivo

Las acciones para el cultivo de este organismo se iniciaron en China en 1954 con la reproducción en cautiverio de *Apostichopus (Stichopus) japonicus* (Selenka), especie de aguas templadas y frías, principalmente explotada en el SE asiático (Liu, Sun & Liu 2015), mientras que en aguas tropicales los esfuerzos se han orientado fundamentalmente al cultivo de *Holothuria scabra* Jaeger en la región del Indo Pacífico (Purcell *et al.* 2012). De acuerdo con las estadísticas de la FAO (2017), en el 2014 la producción de pepino de mar por acuicultura alcanzó 201,069 t, las cuales fueron obtenidas principalmente en China, donde desde el año 2000 la totalidad de la producción proviene exclusivamente de granjas acuícolas (Han *et al.* 2016).

Los métodos de cultivo aplicados son muy diversos, condicionados por la capacidad técnica de los acuicultores y la rentabilidad económica. La mayor parte de la actividad se realiza a escala extensiva o semi-intensiva en estanques de camarón abandonados o estanques de marea construidos ex profeso, así como en encierros en el mar o mediante la liberación de juveniles en áreas controladas y repoblación de zonas agotadas (Purcell *et al.* 2012; Han *et al.* 2016). Estos métodos son los más populares en China y países del Indo Pacífico, especialmente porque no requieren de suministro de alimento ya que los organismos utilizan la productividad natural en los sistemas. Los cultivos en estanques pueden ser monoespecíficos o en policultivo con camarones o peces, donde aprovechan el alimento no consumido y los desechos de los animales. Un modelo de cultivo que ha cobrado auge en

los últimos tiempos es el de los cultivos integrados multitróficos, donde se utiliza el pepino de mar como especie limpiadora del fondo en granjas de moluscos bivalvos e incluso dentro de jaulas de peces (Chopin, Cooper, Reid, Cross & Moore 2012; Purcell *et al.* 2012; Granada, Sousa, Lopes & Lemos 2016; Han *et al.* 2016).

El cultivo de este organismo en México es reciente, realizándose de manera piloto comercial desde hace varios años en el Pacífico con base en *I. fuscus*, mientras que a partir del 2007 se realizan investigaciones en Yucatán enfocadas al desarrollo tecnológico para el cultivo de *I. badionotus*. En el año 2010 se obtuvieron en el Cinvestav-Mérida los primeros desoves que se tengan registrados para esta especie en condiciones controladas con fines acuaculturales, y a la fecha se han desarrollado protocolos de cría larvaria (Zacarías-Soto, Olvera-Novoa, Pensamiento-Villarauz & Sánchez-Tapia 2013), así como manejo y alimentación de juveniles (Martínez-Milián & Olvera-Novoa 2016) y adultos (Zacarías-Soto & Olvera-Novoa 2015).

2. Alimentación

Existen más de 1,400 especies y 160 géneros de pepino de mar, que se distribuyen desde la línea de marea hasta las profundidades abisales (Vergara & Rodríguez 2015; Zhao 2015). Las especies comerciales de pepino de mar pertenecen principalmente al orden Aspidochirotida, caracterizadas por ser organismos que viven asociados al fondo en zonas arenosas, de pastizales y arrecifales, donde se alimentan de detritus orgánicos, bacterias y diatomeas, junto con sedimento y fragmentos de plantas, entre otros materiales (Purcell, Lovatelli, Vasconcellos & Ye 2010; Xu, Hamel & Mercier 2015). Al respecto, Sambrano, Díaz & Conde (1990), Guzmán, Guevara & Hernández (2003) así como Vergara & Rodríguez (2015), señalan que *I. badionotus* vive preferentemente en aguas someras protegidas del oleaje, con fondos arenosos o fangosos, con parches de coral y de pastos marinos, con preferencia por estos últimos. En la plataforma costera de Yucatán se localiza además en suelos pedregosos, en profundidades superiores a los 10 m.

Sambrano *et al.* (1990) así como Vergara & Rodríguez (2015) al analizar el contenido intestinal de esta especie, señalan que su ingesta se compone de restos de macroalgas y de fanerógamas marinas, microalgas, foraminíferos, microcrustáceos y moluscos, junto con

Olvera-Novoa, M. et al., 2017. La Nutrición y Alimentación del Pepino de Mar (Echinodermata, Holothuroidea); Situación Actual y Perspectivas para el Desarrollo de su Cultivo Intensivo. En: Cruz-Suárez, L.E., Ricque-Marie, D., Tapia-Salazar, M., Nieto-López, M.G., Villarreal-Cavazos, D. A., Gamboa-Delgado, J., López Acuña, L.M. y Galaviz-Espinoza, M. . (Eds), Investigación y Desarrollo en Nutrición Acuícola Universidad Autónoma de Nuevo León, San Nicolás de los Garza, Nuevo León, México, pp. 106-155.

sedimento fino y otros restos orgánicos, con una preferencia por partículas de alimento y sedimento de entre 1.28 y 2.04 mm. No son selectivos en su tipo de alimento, por lo que la presencia de microcrustáceos o moluscos de diferentes tipos se atribuye a una ingesta accidental, más que a una acción deliberada, condicionada únicamente por el tamaño de partícula.

El cultivo intensivo de cualquier organismo acuático depende de la disponibilidad de alimentos formulados que satisfagan sus necesidades nutricionales, y que además sean aceptados e ingeridos por el animal. Dado que la mayor parte del crecimiento y engorda de este organismo con fines comerciales se realiza en sistemas semi-intensivos y extensivos mediante la liberación de juveniles al medio silvestre para posterior recaptura de adultos, en este tipo de cultivos su dieta depende de la disponibilidad de alimento natural, y generalmente no son utilizados alimentos completos o suplementarios, mientras que en el criadero se presenta una situación opuesta, ya que en estos se presenta la mayor demanda de alimentos naturales y artificiales de diversos tipos, para utilizarse durante la larvicultura y producción de juveniles, etapa en la que se requieren los mayores esfuerzos de investigación para identificar los alimentos más apropiados tanto para reproductores como para larvas y juveniles (Purcell *et al.* 2012).

El principal obstáculo para la elaboración de alimentos formulados para pepino de mar se relaciona con sus hábitos detritívoros, ya que se requiere de dietas completas microparticuladas que sean palatables, debido a que el animal selecciona su alimento por tamaño de las partículas que serán ingeridas utilizando sus palpos orales, siendo un reto el desarrollo de formulaciones que sean aceptadas por estos organismos.

Esta situación influye en la viabilidad para realizar estudios para la determinación de sus requerimientos nutricionales, lo que se traduce en lagunas del conocimiento relacionado con formulaciones para las diferentes etapas de crecimiento, tamaños de partícula apropiados, uso de aditivos y atractantes, entre otros aspectos, sin embargo, en los últimos años se ha liberado información generada especialmente en China, que contribuye en parte a resolver estas dudas.

2.1. Requerimientos nutricionales

El cultivo del pepino de mar en estanques está limitado por la falta de alimentos específicamente formulados, lo que se atribuye en parte a la falta de información sobre sus requerimientos nutricionales (Seo & Lee 2011). Sin embargo, en China se han realizado estudios para determinar los requerimientos de los principales nutrientes para *A. japonicus*. En la Tabla 1 se presentan resultados relevantes de estos esfuerzos.

Las investigaciones para determinar requerimientos de proteína indican que el pepino de mar necesita entre 11.8 y 20% de proteína, lo cual se asocia a su bajo nivel trófico y el pobre contenido de este nutriente en los sedimentos que ingiere. El nivel de proteína en la dieta también es afectado por su origen y los niveles de lípidos en el alimento. Al respecto, Seo & Lee (2011) observaron un mejor crecimiento cuando se alimenta a los juveniles con dietas a base de harina de soya con niveles de 20% de proteína y 2% de lípidos. Consideran que niveles elevados de lípidos afectan su tasa de crecimiento, posiblemente por acelerar el tiempo de evacuación intestinal que afecta la digestibilidad y asimilación de nutrientes, sin embargo, el nivel de proteína puede ser afectado por la presencia de antinutrientes y deficiencia de aminoácidos en la soya. Al respecto Bai, Zhang, Xia, Liu, Ru, Xu, Zhang & Yang (2016), confirman esta apreciación al evaluar el requerimiento de proteína de tres variedades de *A. japonicus* (verde, blanco y púrpura), estimando que el nivel óptimo para máximo crecimiento es de alrededor del 11%, un nivel menor que explican por haber usado una mezcla 1:1 de harina de pescado y de soya como fuente proteica. Por su parte, Liao, Ren, He, Jiang & Han (2014) utilizando una mezcla de harina de pescado y proteína de soya estimaron que el nivel óptimo de proteína para un máximo crecimiento se encuentra entre 10.8 y 13.5 %, observando que un exceso de proteína reduce la ingesta de alimento, lo que confirma que este organismo no requiere niveles elevados de este nutriente, cuyos niveles para un óptimo crecimiento deberían de estar en el intervalo que señalan (Tabla 1).

Tabla 1. Requerimientos nutricionales estimados para *A. japonicus*

Estadio de desarrollo	Nutriente	Ingredientes	Tipo	Nivel optimo (%)	Referencias
Juvenil (1.3 g)	Proteína y lípidos	Harina de soya, <i>Sargassum</i> , aceites de hígado de calamar y de soya, premezclas de vitaminas y minerales	Polvo ($\approx 70 \mu$)	20% P + 2% L	Seo & Lee (2011)
Juvenil (1.05 g)	Proteína	<i>Sargassum</i> , levadura, proteína de soya, harina de pescado, premezclas de vitaminas y de minerales	Pélet (1.8 mm \emptyset)	10.8-13.5	Liao <i>et al.</i> (2014)
Juvenil (5 g)	Proteína	<i>Ulva lactuca</i> , <i>Laminaria japonica</i> , harina de pescado harina de soya, aceite de pescado, premezclas de vitaminas y minerales, polvo de concha de ostión, lodo marino	Polvo ($< 75 \mu$)	11	Bai <i>et al.</i> (2016)
Juvenil (0.65 g)	Lípidos	Harinas desengrasadas de <i>Sargassum</i> , pescado y soya; levadura, lodo marino, aceite de calamar, premezclas de minerales y vitaminas	Pélet (1.8 mm \emptyset)	1.9	Liao <i>et al.</i> (2017)
Juvenil (1.97 g)	HUFAs	Harinas desengrasadas de <i>Sargassum</i> y calamar, proteína de soya; levadura, lodo marino, aceite de hígado de calamar, premezclas de minerales y vitaminas	Pélet (1.8 mm \emptyset)	0.22-0.46	Liao <i>et al.</i> (2015)

Estadio de desarrollo	Nutriente	Ingredientes	Tipo	Nivel optimo (%)	Referencias
Juvenil (≈ 5 g)	Carbohidratos	Harina de pescado y soya, alga pulverizada, almidon gelatinizado de maíz, almidón de trigo, aceite de hígado de calamar, lecitina, premezclas de vitaminas y minerales, lodo marino	Pélet ($\approx 70 \mu$)	48.6-49.3	Xia <i>et al.</i> (2015)
Juvenil (1.48 g)	α -tocoferol	Caseina, harina de pescado desengrasada, harina de trigo, aceite de maíz, premezcla de vitaminas y de minerales	Pélet (180 μ)	23.1-41 mg kg ⁻¹	Ko <i>et al.</i> (2009)
Juvenil (7.96 g)	Vitamina E	Harinas de pescado y de soya, polvo de algas, lodo marino, polvo de conchas, almidón de trigo, premezclas de vitaminas y de minerales	Granulado (250 μ)	88-92 mg kg ⁻¹	Wang <i>et al.</i> (2013)
Juvenil (1.49 g)	Ácido ascórbico	Harina de pescado desengrasada, caseina libre de vitaminas, harina de trigo, premezclas de vitaminas y minerales	Granulado (180 μ)	105.3 mg kg ⁻¹	Okorie <i>et al.</i> (2008)
Juvenil (10.04 g)	Ácido ascórbico	Harinas de pescado y de soya, <i>Sargassum</i> , levadura, lodo marino, premezclas de vitaminas y minerales	Pélet (1.8 mm \emptyset)	598-1,473 mg kg ⁻¹ óptimo crecimiento 4,676 mg kg ⁻¹ mejor calidad carne	Ren <i>et al.</i> (2016)

Por otra parte, Liao, Ren, Chen, Han, Liu, Jiang & Wang (2017) estimaron que el nivel mínimo de lípidos para un máximo crecimiento de *A. japonicus* se encuentra en 1.9% en dietas con 14% de proteína. Este resultado confirma lo observado por Seo & Lee (2011), quienes obtuvieron el mejor crecimiento con 2% de lípidos. Liao *et al.* (2017) registraron además una reducción en la tasa de crecimiento al incrementar el contenido de lípidos en la dieta, en tanto que la actividad de lipasas intestinales aumentó al haber mayor contenido de lípidos dietarios. Igualmente confirmaron un incremento en el contenido de lípidos en el cuerpo con el aumento de su ingesta. Ellos opinan que el bajo requerimiento lipídico del pepino de mar es un reflejo de sus hábitos alimenticios, dado que los detritus orgánicos que consumen son pobres en este nutriente, y consideran que dependen en mayor medida de carbohidratos como fuente de energía.

Al igual que en el requerimiento de proteínas representa al de aminoácidos, el de lípidos se relaciona con su composición de ácidos grasos esenciales. Solamente Liao, Ren, Chen, Jiang, Yang & Han (2015) han abordado este tema con juveniles de *A. japonicus*. Ellos estudiaron el efecto de diversos niveles de ácidos grasos altamente insaturados (HUFA) en dietas con 13.5% de proteína y 1.7% de lípidos, sobre el desempeño de este organismo, observando un efecto positivo en el crecimiento con una concentración óptima de entre 0.22 y 0.44% de HUFAs en la dieta, y consideran también que no requieren niveles elevados debido a sus hábitos alimenticios donde este nutriente puede ser escaso, recomendando precaución al incrementar el contenido de ácidos grasos arriba de los niveles mencionados.

Se considera que los animales no tienen un requerimiento específico de carbohidratos, sin embargo y debido a su amplia disponibilidad y bajo costo, se utilizan hasta un cierto nivel como fuente de energía alternativa a proteínas y lípidos en la dieta, tomando en cuenta la tolerancia de los organismos hacia este nutriente que se asocia a sus hábitos alimenticios, por lo que su exceso provoca problemas metabólicos. Xia, Gao, Wang, Li, Zhang & Zhang (2015a) evaluaron el efecto de dietas con diferentes niveles de inclusión de carbohidratos para juveniles de *A. japonicus*, determinando que el pepino de mar es un organismo que crece y utiliza el alimento adecuadamente cuando recibe entre 48.6 y 49.3% de carbohidratos digeribles en su dieta, demostrando una elevada capacidad para utilizar este

ingrediente como fuente de energía, aspecto también considerado por Liao *et al.* (2017), posiblemente asociado a una ingesta elevada en su alimento natural con residuos de materia vegetal.

El estudio de requerimientos de vitaminas en pepino de mar es limitado, habiéndose demostrado únicamente la necesidad de incluir vitaminas C y E en su dieta para un adecuado desempeño. Ko, Go, Okorie, Kim, Lee, Yoo & Bai (2009) estudiaron el requerimiento de α -tocoferol en juveniles de *A. japonicus*, determinando que el nivel óptimo de este nutriente en base al peso ganado es de 23.1 mg kg⁻¹ de dieta, nivel que se incrementa hasta 44 mg kg⁻¹ para una máxima supervivencia. Ellos consideran que el α -tocoferol es esencial para este organismo, sin embargo, sus requerimientos son inferiores a los de peces y camarones, posiblemente debido al bajo nivel de lípidos presente en su dieta.

En un estudio más reciente, Wang, Xu, Li, Li, Bao, Che, Li & Jin (2015) evaluaron el requerimiento de vitamina E en juveniles de la misma especie, demostrando que este organismo necesita esta vitamina en su dieta para un adecuado crecimiento y respuesta de su sistema inmune, ubicando el requerimiento en 88-92 mg kg⁻¹ de dieta, nivel mayor al determinado por Ko *et al.* (2009) para α -tocoferol, y semejante al observado en diversas especies de peces. La diferencia en el requerimiento la explican en el hecho de que los juveniles de este estudio eran más grandes (7.96 g) que los utilizados por Ko *et al.* (2009) que solamente pesaban 1.48 g, lo que no aclara la diferencia ya que se esperaría un mayor requerimiento en juveniles tempranos con una tasa de crecimiento más activa y por lo mismo en este segundo experimento los niveles deberían de ser menores a los observados por Ko *et al.* (2009). La otra explicación que se da es que usaron una dieta práctica en lugar de la dieta semipurificada empleada por Ko *et al.* (*op. cit.*), y por lo mismo parte de la vitamina E se pudo haber utilizado como antioxidante en la dieta a base de harina de pescado y soya usada por Wang *et al.* (2013).

El ácido ascórbico (vitamina C) es esencial en la mayoría de peces e invertebrados acuáticos dada su incapacidad de sintetizarlo *de novo*, por lo que debe de estar presente en su dieta en cantidades suficientes para un adecuado crecimiento, respuesta al estrés, respuesta inmune, reparación de tejidos, procesos reproductivos y síntesis de colágeno

(Okorie, Ko, Go, Lee, Bae, Han & Bai 2008; Ren, Liao, Han, Li, Jiang & Wang 2016). En el caso del pepino de mar esta vitamina es particularmente importante, ya que actúa como cofactor en la hidroxilación de la prolina y lisina para la síntesis de colágeno, mismo que es el principal componente de la pared corporal de este organismo (Ren *et al.* 2016), por lo que su importancia en su metabolismo debe de ser de relevancia.

A pesar de su importancia, pocos son los estudios realizados para determinar su requerimiento, cada uno de los cuales muestran resultados diferentes. Okorie *et al.* (2008) estimaron que *A. japonicus* requiere entre 100 y 105.3 mg de vitamina C por kg de dieta para adecuado crecimiento, mientras que Ren *et al.* (2016), más recientemente consideran que los juveniles requieren entre 598 y 1,473 mg kg⁻¹ de ácido ascórbico para un óptimo crecimiento, nivel que sube hasta 4,676 mg kg⁻¹ para una buena textura de la carne y una adecuada condición en su sistema antioxidante.

Las discrepancias en la estimación de los niveles óptimos de micronutrientes, resaltan las dificultades para determinar los requerimientos en este organismo por sus hábitos alimenticios detritívoros, en cuya dieta natural se incluye una gran variedad de microorganismos como bacterias, hongos y microalgas, que le proporcionan vitaminas en cantidades apropiadas para satisfacer sus necesidades.

De acuerdo con estos resultados, está claro que este organismo dado su nivel trófico, donde consume materia orgánica en degradación, en conjunto con microorganismos del epibentos, posee bajos requerimientos nutricionales, con niveles de proteína de alrededor de 20% y de 2-3% de lípidos, además de bajas necesidades de vitaminas que son abundantes en los microorganismos de su dieta natural, sin embargo se nota una ausencia de información sobre sus necesidades nutrimentales en las fases de crecimiento y engorda así como para un adecuado mantenimiento de reproductores, siendo esencial estos estudios para contar con alimentos formulados para su cultivo en sistemas intensivos.

2.2. Ingredientes y alimentos

Uno de los retos para el cultivo del pepino de mar, primero en la etapa de criadero y de crecimiento, y eventualmente en sistemas intensivos en tanques, es el contar con dietas

completas que sean aceptadas y estimulen un adecuado crecimiento y salud de los organismos. La mayor parte de las acciones de alimentación artificial se basan en el uso de dietas naturales, en particular harinas de macroalgas, lo cual se ha convertido en un cuello de botella debido a su costo derivado de su sobreexplotación, en particular de *Sargassum thunbergii*, la especie de alga más utilizada para alimentación de *A. japonicus*.

Para resolver esta deficiencia y estar en capacidad de formular dietas prácticas y completas, se han realizado diversos estudios tanto con *A. japonicus* como con *H. scabra* e *I. badionotus* (Tabla 2), para identificar ingredientes e insumos que sean adecuadamente utilizados por los organismos, indicando que el pepino de mar, por sus hábitos alimenticios detritívoros con tendencia a la omnívoros y herbívoros, no necesita de ingredientes de alto costo, en particular harina de pescado, creciendo apropiadamente a base harinas de algas o con alimentos preparados con diversos subproductos agroindustriales, así como alimentos comerciales desarrollados para la larvicultura de peces y crustáceos (Giraspy & Ivy 2008; Liu, Dong, Tian, Wang & Gao 2010a; Seo, Shin & Lee 2011a,b; Martínez-Milián *et al.* 2016).

El uso de alimentos o suplementos para larvicultura ha resultado adecuado para la primera alimentación de juveniles tempranos, además de ser un buen suplemento de ácidos grasos para el mantenimiento de reproductores. Giraspy & Ivy (2008) estudiaron el impacto de la inclusión de Algamac 2000[®], Algamac Protein Plus[®], alga *Spirulina* en polvo, así como Dunalliella Gold[®], observando un mejor crecimiento alimentando a los juveniles con Algamac Protein Plus[®] o una mezcla 1:1 de ese suplemento con Algamac 2000[®]. Estos suplementos están preparados a base de microalgas para ser usados como alimento de larvas de crustáceos y peces, con la característica de ser ricos en DHA, fosfolípidos y carbohidratos.

El uso extendido de *S. thunbergii* en la alimentación de juveniles de *A. japonicus* ha provocado su sobreexplotación reduciendo su disponibilidad e incrementando su costo. Liu *et al.* (2010a) estudiaron el efecto de sustituir a *S. thunbergii* en su dieta empleado *Sargassum polycystum* así como talo o rizoma de *Laminaria japonica*, en una mezcla 80:20 de alga con lodo marino o suelo amarillo secos. Observaron que los organismos

alimentados con las dos especies de *Sargassum* presentaron una mayor eficiencia alimenticia y mejor crecimiento, aunque los resultados no fueron estadísticamente diferentes a los obtenidos con *L. japónica*. Si bien las especies de *Sargassum* presentaron un mayor nivel proteico, la tasa de ingestión de los animales alimentados con *Laminaria* fue mayor, compensando la diferencia en la ingesta de nutrientes.

Por otro lado, Martínez-Milián *et al.* (2016) en un estudio para identificar la mejor estrategia de alimentación para juveniles de *I. badionotus*, evaluaron mezclas 70:30 (arena de playa: alga) de las algas *Macrocystis pyrifera* o *Solieria filiformis*. Las algas se probaron en harina o en composta. No vieron diferencias en el uso de harinas o material predigerido en composta, y los mejores resultados se obtuvieron con *S. filiformis*, lo cual es explicado por el hecho de que esta alga posee mayor nivel proteico y un mejor perfil de aminoácidos y ácidos grasos en comparación a *Macrocystis*, por lo que se considera que tiene un mejor valor nutricional, además de ser un alga roja abundante en la zona de distribución de *I. badionotus*, donde forma parte de su alimentación natural.

El uso de subproductos agrícolas o agroindustriales se ha extendido en la alimentación de *A. japonicus*. Seo *et al.* (2011a) prepararon dietas a base de harinas de soya, *S. thunbergii*, *Undaria pinnatifida*, *L. japonica*, *B. oleracea*, así como subproductos de soya fermentada o de granos de destilería, polvo de paja de trigo y harina de trigo. Observaron el mejor desempeño con dietas a base de subproductos de fermentación de soya o con granos de destilería, lo cual atribuyen a los hábitos alimenticios del pepino de mar, donde consume detritos de materia orgánica mezclados con sedimento, que incluye microorganismos degradadores y sus enzimas, lo cual le ayuda a su proceso digestivo, además de que el sabor de la materia orgánica predigerida podría estimular su ingesta por tener un sabor parecido al de su alimento natural.

Tabla 2. Uso de alimentos completos e ingredientes para la formulación de dietas para pepino de mar

Especie	Etapa	Alimento	Comentarios	Referencias
<i>H. scabra</i>	Juvenil (1.7 mm)	Algamac 2000 [®] , Algamac Protein Plus [®] , alga <i>Spirulina</i> , <i>Dunaliella</i> Gold [®]	Mejor crecimiento con Algamac Protein Plus o una mezcla 1:1 con Algamac 2000	Giraspy & Ivy (2008)
A. <i>japonicus</i>	Juvenil (6.7 g)	<i>S. thunbergii</i> , <i>S.</i> <i>polycystum</i> , <i>L. japonica</i> (talo y rizoma), lodo marino, suelo amarillo	Mezcla 80:20 de harina de alga y lodo o suelo; mejor resultado con <i>Sargassum</i> .	Liu <i>et al.</i> (2010a)
<i>I.</i> <i>badionotus</i>	Juvenil (crecimiento: 0.24 g; alimentación 3.3g)	<i>Macrocystis pyrifera</i> y <i>Solieria filiformis</i> en harina o composta, arena de playa	Mejores resultados con <i>Solieria</i> en cualquier presentación con respecto a <i>Macrocystis</i>	Martínez-Milian <i>et al.</i> (2016)
A. <i>japonicus</i>	Juvenil (1.5 - 1.6 g)	Harinas de soya, <i>S.</i> <i>thunbergii</i> , <i>Undaria</i> <i>pinnatifida</i> , <i>L. japonica</i> , <i>B. oleracea</i> , de soya fermentada, de granos de destilería, polvo de paja de trigo, harina de trigo	Mejor crecimiento con dietas a base de harina de soya fermentada o con subproductos de destilería	Seo <i>et al.</i> (2011a)
A. <i>japonicus</i>	Juvenil (0.8 g)	Formulaciones a base de harinas de pescado, soya, ajonjolí, residuos de fabricación de tofu, harina de trigo, <i>S.</i> <i>thunbergii</i>	Mejor crecimiento con la mezcla de h. de pescado y <i>Sargassum</i> , con harina de soya y con la mezcla de todas las harinas	Seo <i>et al.</i> (2011b)
A. <i>japonicus</i>	Juvenil (0.9 g)	Harina de maíz, harina de soya extruida, <i>S.</i> <i>thunbergii</i> , harina de pescado, proteína de	El mejor crecimiento sustituyendo 20% de <i>S.</i> <i>thunbergii</i> con una mezcla 80:20 de harina de maíz y	Yu <i>et al.</i> (2015)

levadura, polvo de conchas, lodo marino, premezclas de vitaminas y minerales	de soya extruida, y hasta el 40% para una mejor rentabilidad del cultivo.
---	---

En otro estudio, Seo *et al.* (2011b) evaluaron dietas formuladas a base de distintas fuentes proteicas (Tabla 2). No observaron diferencias en el crecimiento al alimentar con dietas preparadas con harina de pescado mezclada con *S. thunbergii*, con harina de soya como único ingrediente proteico, o con una mezcla de harinas de pescado, soya, ajonjolí, residuos de fabricación de tofu, harina de trigo y el alga *S. thunbergii*, por lo que recomiendan alimentar a este organismo con dietas a base de harina de soya.

Yu, Gao, Dong, Wen, Hou & Ning (2015) consideran que dada la sobreexplotación de *S. thunbergii*, el uso de subproductos agrícolas es la mejor alternativa para la preparación de alimentos formulados para *A. japonicus*. Ellos observaron que dietas donde se sustituye 20% del alga con una mezcla 80:20 de harina de maíz y de soya extruida, dan mejores resultados en crecimiento que la dieta a base de *Sargassum* como ingrediente principal, considerando que el nivel de sustitución puede llegar al 40% para una mejor eficiencia económica.

De acuerdo con la literatura disponible, se requiere formular dietas completas que permitan el cultivo intensivo de pepino en sistemas controlados, sin embargo, la formulación es complicada dados los hábitos alimenticios del organismo incluyendo su tendencia a seleccionar el alimento por tipo y tamaño de partícula. Hasta el momento no se dispone, al menos fuera de China, de dietas completas que satisfagan adecuadamente los requerimientos nutricionales de los organismos.

Hay un uso extendido de suplementos alimenticios desarrollados para la larvicultura de otros organismos acuáticos, y la tendencia para el uso de dietas completas es hacia la utilización de insumos de origen vegetal en sustitución a *S. thunbergii* que ha sido el alimento tradicional, aprovechando que el pepino de mar siendo un organismo detritívoro, consume en mayor medida detritos de origen vegetal. La mayoría de las investigaciones

apuntan hacia el uso extendido de harina de soya como ingrediente proteico, seguida de subproductos agroindustriales de bajo costo que permitan una mejor rentabilidad del cultivo.

La mayor parte de los estudios para la identificación de ingredientes y formulación de dietas se han hecho con juveniles para utilizarse en la etapa de criadero, habiendo una ausencia de información sobre el desarrollo de dietas completas para crecimiento y engorda en sistemas intensivos, así como para mantenimiento de reproductores, lo cual se considera una limitante para impulsar el cultivo de este organismo en sistemas controlados.

3. Prácticas de alimentación

3.1. Alimentación de larvas

En la acuicultura, los aspectos relacionados a la nutrición y alimentación de las especies en cultivo constituyen a los factores externos de mayor importancia, ya que el crecimiento y desarrollo de cada fase de vida, depende de un adecuado suministro y asimilación de nutrientes de cada etapa inmediata anterior. En el caso de los holoturoideos, el desarrollo embrionario es similar independientemente de la especie, hasta la formación de una gástrula planctónica, a partir de la cual hay dos rutas para el desarrollo de juveniles de vida bentónica; la primera es el desarrollo indirecto, en donde la gástrula continúa el desarrollo hacia la larva llamada auricularia, la cual sufre una metamorfosis hacia la larva doliolaria, que es la fase inmediata anterior al asentamiento y se presenta generalmente en las familias Holothuridae, Stichopodidae y Synaptidae (Hamel, Hidalgo & Mercier 2003; Sewell & McEuen 2006; Hu, Xu, Wen, Zhang, Fan & Su 2010). La segunda ruta es el desarrollo directo, en la cual, la gástrula da lugar a la larva doliolaria sin presentar la larva auricularia, estrategia dominante ya que ocurre en 22 de las 25 familias de holotúridos, generalmente en especies con huevos mayores a 150 micras de diámetro (Sewell & McEuen 2006), sin embargo, debido a que las investigaciones se han enfocado a especies comerciales, en especial *A. japonicus*, que presentan desarrollo indirecto, y por lo mismo las técnicas de cultivo están más avanzadas, los aspectos nutricionales que a continuación se discuten se enfocarán en estas especies.

La alimentación de los holotúridos durante el periodo larvario es inicialmente planctotrófica, constituida principalmente de fitoplancton, bacterias, zooplancton o detritus disponibles en la columna de agua (Levin & Bridges 1995; Qiu, Zhang, Hamel & Mercier 2015). De acuerdo con Sewell & McEuen (2006), la larva auricularia presenta tres estadios de desarrollo diferenciados como: auricularia temprana, auricularia intermedia y auricularia tardía, en relación con el desarrollo de estructuras del cuerpo y en longitud (<1mm), aspecto importante ya que en cada etapa ingiere alimento en distinta cantidad y tamaño de partícula.

La larva auricularia tiene una capacidad de nado limitada utilizando bandas ciliares presentes en el cuerpo, por lo que se alimenta pasivamente de partículas suspendidas en la columna de agua. Su sistema digestivo consiste en una boca rodeada de cilios, cuyo movimiento permite dirigir el alimento hacia la cavidad bucal, seguida de un esófago que con contracciones peristálticas permiten la ingestión del alimento hacia el bulbo estomacal y un intestino de longitud variable, con un recto que finaliza en el ano (Sewell & McEuen 2006).

La larva doliolaria continúa siendo planctónica, pero el tamaño es menor en comparación con la anterior fase auricularia (Hamel, Conand, Pawson & Mercier 2001; Laxminarayana 2005). Este estadio larvario constituye una etapa de transición, en el cual la larva sufre una metamorfosis para pasar de la vida planctónica a la bentónica, durante la cual no se alimenta, por lo que su desarrollo depende de la energía acumulada en estructuras de reserva denominadas esferas hialinas, que se desarrollan durante la etapa de auricularia tardía. Cabe mencionar que es en esta etapa donde suele ocurrir la mayor mortalidad en los criaderos (Asha & Muthiah 2002), debido a que ocurren cambios en el tracto digestivo que incluyen su reabsorción y modificaciones en la posición de las aperturas bucal y anal que se desplazan hacia los extremos para dar lugar a un estadio larval bentónico o pentáctula (Hamel, Hidalgo & Mercier 2003; Sewell & McEuen 2006; Al Rashdi, Eeckhaut & Claereboudt 2012).

La pentáctula se caracteriza entonces por la pérdida de la capacidad de nado en la columna de agua (Laxminarayana 2005; Guisado, Carrasco, Díaz-Guisado, Maltrain & Rojas 2012;

Hamel *et al.* 2001; Sewell y McEuen 2006), transformándose en un organismo asociado al fondo, donde su alimentación depende del consumo de las microalgas presentes en el sedimento, utilizando los primeros cinco tentáculos orales para colectarlas e ingerirlas. A partir de este momento presenta cambios morfológicos para dar lugar al juvenil (Sewell & McEuen 2006), el cual presenta ya una alimentación más parecida al adulto, consistente en diatomeas bentónicas y materia orgánica en degradación.

Durante los primeros días de desarrollo posteriores a la fertilización y hasta la formación de la gástrula planctónica, la energía es obtenida a través de los nutrientes contenidos en el huevo (Levin & Bridges 1995), razón por la cual la capacidad de la auricularia para desarrollarse y completar las fases críticas de metamorfosis y asentamiento como juvenil, dependerá de un adecuado suministro de alimento tanto en calidad como en cantidad a partir de la abertura de la boca e inicio de la alimentación exógena, ya que sólo logran pasar estas transformaciones cuando son fisiológicamente competentes, independientemente de la especie, duración de la etapa larvaria y condiciones de cultivo (Chia 1977; James, Gandhi, Palaniswamy & Rodrigo 1994; Morgan 2001; Asha & Muthia 2002; Asha 2004; Asha & Muthiah 2006; Chia 1977; Morgan 2009; Liu, Yang, Hongsheng & Liu 2010a).

Durante el desarrollo larvario de los holotúridos se reconocen dos periodos de elevada mortalidad relacionados con la alimentación. El primero de ellos ocurre al momento de la apertura de la boca e inicio de la alimentación exógena (auricularia temprana), y el segundo durante la metamorfosis a doliolaria y pentáctula, donde se dan cambios estructurales para la alimentación y adaptación a la vida bentónica (Battaglione 1999; Ivi & Giraspy 2006). Para llevar a cabo el cultivo larvario en cautiverio, se han desarrollado numerosos protocolos de alimentación provenientes de experiencias de laboratorios de producción y evaluaciones experimentales, los cuales en su mayoría usan microalgas vivas (Agudo, 2006; Al Rashdi 2012; Mercier & Hamel 2013). No obstante y pese a que los resultados de estos estudios han dado luz sobre las combinaciones de microalgas y/o alimentos que permiten un completo desarrollo de las especies estudiadas (Knauer 2011; Ren, Liu, Dong & Pearce 2016), hasta el momento, ninguna dieta ha logrado homogenizar el cambio de fase, por lo que, independientemente de la especie y dieta utilizada, al final del periodo larvario hay una notable heterogeneidad en el grado de desarrollo de las fases larvarias, que

dificultan el suministro adecuado de alimento para cada etapa (Asha & Muthiah 2002; Hamel *et al.* 2003; Mercier, Ycaza & Hamel 2004; Agudo 2006; Morgan 2008; Morgan 2009; Al Rashdi *et al.* 2012).

Uso de microalgas vivas

Independientemente de la especie, la alimentación exógena inicia al segundo día posterior a la fertilización, con la apertura de la boca de la larva (James, Rajapandian, Gopinathan & Baskar 1994; Hamel *et al.* 2003; Ivy & Giraspy 2006; Qiu *et al.* 2015), momento en el cual se suele suministrar microalgas vivas, ya sean solas o en mezclas de las especies: *Isochrysis galbana*, *Chaetoceros calcitrans*, *C. muelleri*, *C. gracilis*, *Tetraselmis* sp., *Rhodomonas salina* y *Pavlova lutheri*, para las primeras fases (Tabla 3), así como *Nitzschia* sp., *Navicula* sp., *Amphora* sp., *Achnanthes* sp. o *Platymonas* sp., para inducir el asentamiento y alimentación de la pentáctula y juveniles tempranos (Tabla 4).

Tabla 3. Estrategias de alimentación de la larva auricularia

Especie	Microalga o alimento	Referencias
<i>Actinopyga echinites</i>	<i>I. galbana</i>	Chen <i>et al.</i> (1991)
<i>A. (Stichopus) japonicus</i>	<i>P. tricornotum</i> , <i>D. salina</i> , <i>C. simplex</i> , Levadura	Chen (2003)
	<i>C. muelleri</i> , <i>N. closterium minutissima</i>	Sun & Li (2014)
	<i>C. gracilis</i>	Ito & Kiramura (1997, 1998)
	<i>C. muelleri</i> , <i>N. closterium minutissima</i>	Li <i>et al.</i> (2010)
	<i>C. muelleri</i> , <i>P. tricornotum</i> , <i>D. salina</i>	Matsuura <i>et al.</i> (2009); Liu <i>et al.</i> (2010b)
	<i>I. galbana</i> , <i>P. lutheri</i> , <i>C. gracilis</i>	Yanagisawa (1998)
<i>Athyonidium chilensis</i>	<i>T. suecica</i>	Guisado <i>et al.</i> (2012)
<i>Australostichopus</i> (<i>Stichopus</i>) <i>mollis</i>	<i>C. muelleri</i>	Morgan (2008, 2009)
<i>Bohadschia marmorata</i>	<i>C. calcitrans</i> , Pasta	Laxminarayana (2005)

Espece	Microalga o alimento	Referencias
<i>Holothuria (Theelothuria) spinifera</i>	<i>I. galbana, C. calcitrans, N. salina</i>	Asha & Muthiah (2002)
	<i>I. galbana, C. calcitrans, P. lutheri, N. salina</i>	Asha & Muthiah (2006)
	<i>I. galbana</i>	Asha (2004)
<i>Holothuria atra</i>	<i>C. calcitrans</i> , Pasta	Laxminarayana (2005)
	<i>Tetraselmis</i> sp., Levadura, Microcápsula Frippak	Ramofafia <i>et al.</i> (1995)
<i>Holothuria leucospilota</i>	<i>I. galbana, C. muelleri, C. calcitrans, Tetraselmis</i> sp.	Dabbagh <i>et al.</i> (2011)
<i>Holothuria mexicana</i>	<i>Dunalliella</i> sp.	Lacalli & West (2000)
<i>Holothuria scabra, H. scabra</i> var. <i>versicolor</i>	Pastas de <i>I. galbana, T. weissflogii</i> y <i>Pavlova</i> sp.	Duy <i>et al.</i> (2016)
	<i>C. muelleri</i> ; pastas de <i>I. galbana, Tetraselmis</i> sp., <i>T. weissflogii, T. pseudonana, Pavlova</i> sp.	Duy <i>et al.</i> (2017)
	<i>I. galbana, C. calcitrans, N. acicularis</i>	Mazlan & Hashim (2015)
	<i>C. muelleri, C. simplex</i>	Mercier <i>et al.</i> (2000)
	Pasta de <i>I. galbana; N. oculata, Platymonas</i> sp.	Pitt (2004)
	<i>I. galbana, C. muelleri, C. calcitrans, R. salina, Tetraselmis</i> sp.	Agudo (2006)
	<i>I. galbana, C. muelleri, C. calcitrans, P. tricornotum, Nannochloropsis</i> sp.	Al Rashdi <i>et al.</i> (2012)
	<i>C. calcitrans, C. gracilis, T. chuii</i>	Battaglione & Seymour (1998)
	<i>I. galbana, C. muelleri, C. calcitrans, R. salina, T. chuii</i>	Battaglione (1999)
	<i>I. galbana, C. muelleri, C. calcitrans, P. lutheri, R. salina, T. chuii</i>	Ivi & Giraspy (2006)

Especie	Microalga o alimento	Referencias
	<i>I. galbana</i> , <i>T. gracilis</i> , <i>C. salina</i>	James <i>et al.</i> (1994b)
	<i>I. galbana</i> , <i>C. muelleri</i> , <i>C. calcitrans</i> , <i>P. salina</i>	Knauer (2011)
	<i>I. galbana</i>	Morgan (2001)
	<i>I. galbana</i> , <i>C. muelleri</i> , <i>C. calcitrans</i> , <i>C. gracilis</i> , <i>R. salina</i>	Pitt (2001)
	<i>I. galbana</i> , <i>P. lutheri</i> , <i>C. gracilis</i>	Yanagisawa (1998)
<i>I. badionotus</i>	<i>I. galbana</i> y <i>T. weissflogii</i> en pasta; <i>C. muelleri</i> , <i>Tetraselmis</i> sp.	Zacaría-Soto <i>et al.</i> (2013)
<i>P. californicus</i> ,	<i>Isochrysis</i> sp., <i>C. muelleri</i> , <i>C. calcitrans</i> , <i>P. lutheri</i> , <i>P. tricornutum</i> , <i>D. tertiolecta</i> , <i>T. suecica</i> , <i>T. pseudonana</i>	Ren <i>et al.</i> (2016)
	<i>Dunaliella</i> sp.	Lacalli & West (2000)
	<i>I. galbana</i> , <i>P. lutheri</i> , <i>D. tertiolecta</i>	Smiley (1986)
<i>Stichopus</i> sp.	<i>Dunaliella</i> sp., <i>Rhodomonas</i> sp., Levadura <i>Rhodotorula</i>	Hu <i>et al.</i> (2010)

Tabla 4. Alimento utilizado para la inducción a la metamorfosis y asentamiento, así como primera alimentación de juveniles tempranos de holotúridos.

Especie	Tipo de alimento	Referencias
<i>A. japonicus</i>	<i>Laminaria japonica</i> , <i>Sargassum thunbergii</i> , <i>Sargassum</i> sp.	Li <i>et al.</i> (2010)
<i>A. (s.) japonicus</i>	<i>Nitzschia closterium minutissima</i> , <i>Nitzschia</i> sp., <i>Navicula</i> sp., <i>Amphora</i> sp., <i>Achnanthes</i> sp.	Ito & Kiramura (1997, 1998)
<i>Athyonidium chilensis</i>	Algamac [®]	Guisado <i>et al.</i> (2012)
<i>Australostichopus mollis</i> , <i>Stichopus mollis</i>	<i>C. muelleri</i>	Morgan (2008)
<i>Bohadschia marmorata</i>	<i>C. calcitrans</i> , Pasta	Laxminarayana (2005)
<i>H. scabra</i>	Algamac, <i>Spirulina</i> , <i>Nitzschia</i> sp., <i>Navicula</i> sp., <i>Platymonas</i> sp., <i>Sargassum</i> sp., hojas de algas	Agudo (2006)
<i>H. scabra</i>	<i>Spirulina</i> , <i>Nitzschia</i> sp. <i>Navicula</i> sp., <i>Sargassum</i> sp.	Al Rashdi <i>et al.</i> (2012)
<i>Holothuria scabra</i>	Algamac [®]	Pitt (2001)
<i>Holothuria scabra</i> var. <i>Versicolor</i>	Algamac Protein Plus [®] , Algamac 2000 [®] , <i>Spirulina</i> , <i>Nitzschia</i> sp., <i>Navicula</i> sp., algas	Ivi & Giraspy (2006)
<i>Holothuria scabra</i> , <i>H. scabra</i> var. <i>Versicolor</i> , <i>H. (metriatyla) scabra</i>	<i>Nitzschia</i> sp., <i>Navicula</i> sp., <i>Spirulina</i> , Algamac [®] , Algamac 2000 [®] , <i>Sargassum</i> sp.	James <i>et al.</i> (1994a)
<i>Holothuria (Theelothuria)</i> <i>spinifera</i>	Algamac [®] , <i>Spirulina</i> , Diatomeas, <i>Sargassum</i> sp.	Asha & Muthiah (2002)
<i>Holothuria atra</i>	<i>C. calcitrans</i> , <i>Tetraselmis</i> sp., Microencapsulado, Levadura	Laxminarayana (2005)
<i>Holothuria atra</i>	Diatomeas	Ramofafia <i>et al.</i> (1995)
<i>Isostichopus badionotus</i>	<i>Thalassiosira weissflogii</i> (Pasta), Algamac [®]	Zacarías-Soto <i>et al.</i> (2013)
<i>Holothuria scabra</i>	<i>Thalassia hemprichii</i>	Mercier <i>et al.</i> (2000)

Alimentación durante la fase planctónica

Las microalgas constituyen el alimento ideal, ya que es parte de la dieta natural de las larvas, son fáciles de producir en laboratorio, tienen un tamaño adecuado y las células son de fácil digestión (James *et al.* 1994a; Pitt 2001; James 2004), teniendo como desventaja la necesidad de disponer en el criadero de espacio suficiente para su cultivo masivo, la posibilidad de contaminación y pérdida del cultivo, así como la necesidad de mantener los cultivos en fase exponencial para asegurar una adecuada calidad de las microalgas.

Para seleccionar las microalgas que provean una buena alimentación y nutrición a las larvas de holotúridos, se han realizado investigaciones para determinar la mejor microalga o combinación de microalgas que permitan un adecuado desarrollo, metamorfosis y asentamiento. En algunas especies como *H. scabra* (Knauer, 2011), *A. mollis* (Morgan, 2008), *P. californicus* (Ren *et al.* 2016), *H. spinifera* (Asha y Muthiah, 2006) y *A. (S.) japonicus*, las larvas alimentadas con dietas monoespecíficas a base de las diatomeas *C. muelleri*, *C. calcitrans* o *C. gracilis*, tuvieron un tamaño mayor, así como tasas de supervivencia y metamorfosis más altos que las alimentadas con otras microalgas, mientras que se menciona que las larvas alimentadas con los flagelados *I. galbana* o *P. salina*, no produjeron esferas hialinas, su reserva energética para la metamorfosis, por lo que no completaron el desarrollo hacia doliolarias (Smiley 1986; Battaglione 1999; Morgan 2008; Knauer 2011), recomendando que el uso de *I. galbana* debiera ser usada sólo como complemento, y nunca como único alimento (Xilin 2004).

Sin embargo, el uso de otro flagelado como *Rhodomonas salina* para alimentar larvas de *H. scabra* y *H. fuscogilva*, ha resultado en un buen crecimiento y supervivencia (Battaglione 1999), mientras que Chen, Hsu & Deng (1991), James *et al.* (1994a), Morgan (2001), Asha & Muthia (2006), así como Knauer (2011), mencionan que el uso del dinoflagelado *I. galbana* como dieta monoalgal para larvas de *H. scabra*, *H. spinifera* y *Actinopyga echinites*, produjo los mejores resultados durante las primeras etapas, recomendando el uso de *Chaetoceros* sp. a partir del séptimo día posterior a la fertilización, mencionando que de esta manera se obtienen mayores tasas de asentamiento y supervivencia (James *et al.* 1994a; Ito & Kitamura 1997; Asha 2004; Agudo 2006; Asha & Muthia 2006).

Un caso particular es el uso de *Tetraselmis* sp., ya que los resultados han mostrado que esta microalga no es adecuada para la alimentación de larvas de holotúridos, pese a su contenido nutricional, no permitiendo completar la metamorfosis en *H. atra* (Ramofafia, Gervis & Bell 1995) y *H. scabra* (Battaglione 1999), o dando uno de los resultados más bajos en crecimiento, supervivencia y metamorfosis en larvas de *P. californicus* (Ren *et al.* 2016). Por ejemplo, Asha & Muthiah (2006) mencionaron que el uso de *P. lutheri*, *T. chunii* y *N. salina* como alimento en larvas de *H. spinifera*, dio como resultado una inhibición del crecimiento y una alta proporción de larvas deformes a partir del quinto día posterior a la fertilización, lo que de acuerdo con Morgan (2008), es un indicativo de una mala alimentación, que a su vez compromete el desarrollo y metamorfosis. Los resultados de estos estudios evidencian que, para una adecuada alimentación larvaria, es importante considerar: la especie de holotúrido, los requerimientos nutricionales específicos para cada fase larvaria en cantidad y calidad, y el contenido nutricional y tamaño de la microalga a utilizar.

Considerando estos resultados en éstas y otras especies, varios autores concluyen que una mezcla de microalgas es más adecuada para el desarrollo de larvas, en la medida en que se amplían las opciones para que la larva pueda consumir un alimento con un perfil bioquímico más adecuado (Hart & Strathmann 1995; Ramofafia *et al.* 1995; Battaglione 1999; Ivy & Giraspy 2006; Knauer 2011), y que la presencia de esferas hialinas en los estadios avanzados de auricularia son un indicador de la competencia de las larvas para llevar a cabo la metamorfosis (Asha 2004; Morgan 2002; Ramofafia, Byrne & Battaglione 2003), ya que se ha demostrado una correlación positiva entre el número de esferas hialinas con el tamaño de las larvas, además de que al menos para *A. echinites*, sólo las larvas que tuvieron esferas hialinas sobrevivieron después del asentamiento (Chen *et al.* 1991). No obstante, Sewell & McEuen (2006) mencionan que algunas larvas llevan a cabo la metamorfosis y desarrollo hacia juvenil con éxito sin la presencia de dichas esferas, por lo que el rol de éstas podría tener un papel en el almacenamiento de elementos estructurales utilizados después de la metamorfosis.

En relación a la ración, en varios estudios han observado que una alta concentración de microalgas afecta los niveles de pH y amonio en la incubadora, lo que a su vez influye en la

habilidad de la larva para filtrar e ingerir el alimento, inhibiendo el crecimiento, el desarrollo y dando como resultado una baja supervivencia en *H. scabra* (Morgan 2001), *S. mollis* (Morgan 2002) y *H. spinifera* (Asha 2004), por lo que es necesario establecer la concentración de microalgas adecuada de manera específica (Tabla 4).

Estudios con larvas de *H. scabra* (James *et al.* 1994a; Battaglione 1999; Morgan 2001), *H. atra* (Ramofafia *et al.* 1995), *S. japonicus* (Ito 1995; Ito & Kitamura 1997) y *H. spinifera* (Asha 2004), demuestran que la falta de alimento o el exceso de éste, provocan un efecto negativo en el desarrollo, siendo la ración sugerida entre 10,000 y 20,000 cel/ml, con la cual se presenta una mayor supervivencia, cambio de fase y adecuado desarrollo del tracto digestivo. Esto concuerda con lo reportado por Kumara, Jayanatha, Pushpakumara, Bandara & Dissanayake (2003), quienes al usar una concentración de 40,000 cel/ml durante el cultivo larvario de *Pseudocolochirus violaceus* y *Colochirus quadrangularis*, tuvieron altas tasas de mortalidad. Sin embargo, se contraponen con lo reportado por Ivy & Giraspy, (2006), quienes tuvieron buenos resultados al mantener una concentración de alimento de 40,000 cel/ml en larvas de *H. scabra* var. *versicolor*, argumentando que esto se pudiera deber a la longitud mayor del estómago de las larvas de esta variedad, en comparación con *H. scabra*. No obstante, la ración de alimento varía dependiendo de la especie y estadio de desarrollo, siendo entre 10,000 y 40,000 cel/ml lo comúnmente utilizado de forma progresiva conforme avanza el desarrollo de las auricularias (Tabla 5).

Alimentación durante la fase bentónica

Debido al cierre de la boca durante la metamorfosis, las microalgas suministradas durante este periodo tienen como intención alimentar a las larvas menos desarrolladas, así como generar una película de alimento (biofilm) para inducir el asentamiento de las pentáctulas (Tabla 5) (Mercier, Battaglione & Hamel 2000; Li, Li & Kong 2010).

Diversos autores mencionan que el uso de diatomeas bentónicas y Algamac[®] inducen el asentamiento y metamorfosis de las larvas de los holotúridos (Asha & Muthiah 2002; Ivy & Giraspy 2006; Li *et al.* 2010), incluso en más de un 50% cuando se suministra una densidad

de diatomeas mayor a las 200,000 cel cm⁻² (Ito & Kitamura 1997), o en un 83% cuando se utilizaron un film de *Ulvelva* u hormonas neurotransmisoras como dopamina, L-adrenalina y L-noradrenalina en larvas doliolaria de *A. japonicus*, que es la fase en la cual el sistema nervioso se desarrolla y responde a estos estímulos (Matsuura, Yazaki & Okino 2009). Otra tendencia de inducción al asentamiento fue la encontrada por Qiu *et al.* (2015), quienes observaron que una concentración de entre 150 y 500 mg L⁻¹ de sólidos suspendidos totales en la columna de agua, propició una mayor tasa de asentamiento que las concentraciones de 50-150 mg L⁻¹ y 300-500 mg L⁻¹, sin embargo, las diferencias no fueron estadísticamente distintas que el grupo control, sin la presencia de estos sedimentos.

Tabla 5. Raciones diarias de alimento para larvas de holotúridos durante la fase de auricularia temprana (A1), auricularia intermedia (A2), auricularia tardía (A3), doliolaria (D) y pentáctula (P).

Especie	Fase larvaria					Referencias
	A1	A2	A3	D	P	
<i>A. echinites</i>	10,000					Chen <i>et al.</i> (1991)
<i>A. japonicus</i>	10,000	25,000				Chen (2003)
		20,000				Li <i>et al.</i> (2010)
	20,000	30,000	40,000			Liu <i>et al.</i> (2010b)
	5000	15,000	30,000			Sun & Li (2014)
	5,000 - 50,000					Yanagisawa (1998)
<i>A. chilensis</i>			1,200			Guisado <i>et al.</i> (2012)
<i>S. mollis</i>		600 - 3,000				Morgan (2002)
<i>A. mollis, S. mollis</i>			300 - 3,000			Morgan (2008)
			600 - 6,000			Morgan (2008)
			2,000			Morgan (2009)

Fase larvaria						
Especie	A1	A2	A3	D	P	Referencias
<i>B. marmorata</i>	20,000 - 25,000					Laxminarayana (2005)
<i>H. atra</i>	20,000 - 25,000					Laxminarayana (2005)
<i>H. atra</i>	40,000 - 80,000					Ramofafia <i>et al.</i> (1995)
<i>H. scabra</i> , <i>H. (metriatyla) scabra</i> , <i>H. scabra</i> var. <i>versicolor</i>	20,000	20,000-25,000	25,000-40,000			Agudo (2006)
	20,000	20,000	40,000	---		Al Rashdi <i>et al.</i> (2012)
	3,926 - 10,000	7,853 - 20,000	11,779 - 30,000			Duy <i>et al.</i> (2016)
		40,000				Duy <i>et al.</i> (2017)
		15,000 - 35,000		Algamac Protein Plus [®] , algas degradadas, diatomeas <i>Nitzschia</i> sp. Y <i>Navicula</i> sp, y <i>Spirulina</i>		Ivi & Giraspy (2006)
	10,000	25,000	30,000			James <i>et al.</i> (1994a, b)
	20,000-22,000	25,000 - 27,000	30,000 - 32,500	35,000 - 37,500	40,000	Knauer (2011)
	20,000	35,000				Mazlan & Hashi (2015)
		25,000				Mercier <i>et al.</i> 2000

Especie	Fase larvaria					Referencias
	A1	A2	A3	D	P	
	0; 10,000; 20,000; 40,000; 80,000					Morgan (2001)
	20,000	25,000	30,000	35,000	40,000	Pitt (2001)
	5,000 - 50,000					Yanagisawa (1998)
<i>H. leucospilota</i>	20,000	30,000	40,000			Dabbagh <i>et al.</i> (2011)
<i>H. mexicana</i>		5,000				Lacalli & West (2000)
<i>H. spinifera</i> , <i>H. (T.) spinifera</i>	20,000 - 40,000					Asha & Muthiah (2002)
	0; 10,000; 20,000; 40,000; 80,000					Asha (2004)
	20,000					Asha & Muthiah (2006)
<i>I. badionotus</i>	20,000	30,000	40,000			Zacarías-Soto <i>et al.</i> (2013)
<i>P. californicus</i>	15,000 - 20,000					Ren <i>et al.</i> (2015)
<i>S. californicus</i>	5,000					Lacalli & West (2000)

Uso de concentrados y microparticulados

El uso de concentrados de microalgas o microparticulados es una alternativa para evitar los costos asociados al mantenimiento, área utilizada y producción de microalgas vivas en un criadero. Estos alimentos ofrecen la ventaja de poder ser almacenados y la practicidad de su uso (Yanagisawa 1998; Mercier & Hamel 2013).

Diversos estudios comprueban la factibilidad de utilizar concentrados de microalgas como único alimento durante el ciclo larvario, permitiendo el crecimiento y altas tasas de supervivencia post metamorfosis (Zacarías-Soto *et al.* 2013; Duy *et al.* 2016, 2017). Sin embargo, tienen la desventaja de precipitarse al ser un alimento inerte, disminuyendo el tiempo en que están disponibles en la columna de agua para ser aprovechado por las larvas. Además, la película de alimento no consumido que se acumula en el fondo inicia un proceso de descomposición en el tanque (y/o sustratos en el fondo) afectando la calidad del agua, dando lugar también a la proliferación de bacterias y copépodos que pueden dañar a las larvas recién asentadas (Mercier & Hamel 2013; Mazlan & Hashim 2015).

Si bien la presencia de películas bacterianas parece afectar de manera negativa a las larvas planctotróficas, también se ha mencionado que uno de los inductores al asentamiento de larvas en metamorfosis es justamente la presencia de estos biofilms en conjunto con diatomeas, sin embargo, hacen falta estudios concluyentes al respecto, que describan las características benéficas y perjudiciales de las películas bacterianas a nivel bioquímico.

En un estudio realizado por Ramofafia *et al.* (1995), se observó que el uso de *Tetraselmis* sp. deshidratada, como alimento para larvas de *H. atra* como dieta monoespecífica o en combinación con levadura y microencapsulados, permitió a las larvas el desarrollo hasta doliolaria, sin embargo no hubo asentamiento y todas las larvas murieron, sin poder determinar si estos resultados se debieron a la degradación de la calidad del agua, o al hecho de que las larvas no fueron capaces de ingerir o digerir la micropartícula haciendo de esta combinación una dieta insuficiente.

En otras evaluaciones en las que se han utilizado larvas sin alimentar como control, se ha observado que, aunque las larvas no llegan a presentar la metamorfosis, sí presentan cierto grado de crecimiento (Morgan 2008), siendo incluso mayor que en larvas con un exceso de alimento (Morgan 2001; Asha 2004), por lo que se ha sugerido que las larvas de los holotúridos tienen la capacidad de asimilar materia orgánica disuelta en el medio de cultivo (osmotrofia), algo que ha sido comprobado en larvas de bivalvos (Manahan 1990), aunque no en larvas de holotúridos (Knauer 2011).

Factores relevantes de su nutrición para una buena supervivencia larvaria

Un factor poco mencionado relacionado con la supervivencia, es tiempo para el suministro de la primera alimentación. Sólo un estudio ha evaluado el efecto del retardo en la alimentación, para determinar el punto de no retorno (PNR) en larvas de *A. japonicus*. Sun & Li (2014) mencionan que la falta de alimento por más de 48 h después de la fecundación (df) compromete seriamente el éxito del cultivo, siendo el PNR determinado de 110.4 h df. Además, retardar la alimentación alargó los días del cultivo, afectando el asentamiento.

Debido a que en varios estudios se ha demostrado que es posible que una larva no se desarrolle pero se mantenga con vida por varios días, la supervivencia a través del tiempo es una variable no adecuada para evaluar la competencia de las larvas para llevar a cabo la metamorfosis (Morgan 2009), siendo que ésta puede ser menor al 10% (Ramofafia *et al.* 1995; Ito & Kitamura 1998; Mazlan & Hashim 2015) hasta el 90% antes de llevar a cabo dicho proceso (Yanagisawa 1998), y 38% las que se desarrollan hacia doliolaria (Mazlan y Hashim 2015). En cambio, se ha mencionado que el desarrollo de estructuras como las esferas hialinas, el desarrollo del estómago hacia una forma esférica y el crecimiento pudieran servir como indicadores del estado y competencia de las larvas (Morgan 2008; Sun & Li 2014).

En este sentido, Ren *et al.* (2016) realizaron un estudio para saber si existe una relación entre el contenido de ácidos grasos poliinsaturados de ocho microalgas y el crecimiento de las larvas, como posible factor determinante del éxito del cultivo, sin embargo, los resultados no fueron concluyentes, ya que se obtuvieron resultados similares al alimentar larvas de *P. californicus* con microalgas con perfil de ácidos eicosapentaenoico (EPA) y docohexaenoico (DHA) variados, notando un menor crecimiento cuando, independientemente del perfil, se trató de las microalgas *T. pseudonana* y *T. suecica*. Otro estudio con resultados similares fue el realizado por Ren *et al.* (2016), quienes mencionan que al alimentar larvas de *A. japonicus* con concentrados de microalgas con un alto contenido de ácido araquidónico (ARA) y docohexaenoico (DHA), registraron una mayor supervivencia de auricularias tardías. Sin embargo, al alimentar larvas con el concentrado comercial de *T. weissflogii*, que presenta un alto contenido de EPA y bajo contenido en

DHA, se obtuvo una mayor tasa de supervivencia post metamorfosis, por lo que se concluyeron que otros elementos como proteínas, carbohidratos, minerales y vitaminas, pudieran ser nutrientes de mayor importancia (Ren *et al.* 2016).

En el estudio realizado por Duy *et al.* (2016), comprobaron este punto al evaluar la relación entre el crecimiento de larvas de *H. scabra* y el contenido nutricional de concentrados de microalgas (Isochrysis 1800[®], Pavlova 1800[®] y Thalassiosira weissflogii TW1200[®], Reed Mariculture Inc., Campbell, CA, USA), encontraron una correlación negativa entre el crecimiento y asentamiento con el contenido de proteína (208.17 – 255.22 mg g⁻¹ peso seco) y el contenido de lípidos (44.4 – 95.4 mg g⁻¹ peso seco), y una correlación positiva entre el contenido de carbohidratos con el crecimiento, supervivencia y la competencia de las larvas para llevar a cabo la metamorfosis, concluyendo que son los carbohidratos los nutrientes de mayor importancia para la alimentación de larvas de esta especie de holotúrido.

3.2. Alimentación de juveniles y adultos

Después de las fases larvarias planctónicas, las holoturias se asientan en el sustrato y empiezan a alimentarse de la materia orgánica que les rodea. Se podría pensar que seleccionan zonas con alto contenido en materia orgánica, pero la elección del sitio tiene más relación con la propia diseminación larvaria y con la presencia de depredadores (Slater & Jeffs 2010), es por esto por lo que los juveniles se localizan principalmente en oquedades bajo piedras, corales, macroalgas y otras superficies cubiertas de microalgas bentónicas, de forma que pueden ocultarse y tener el alimento suficiente para su desarrollo (Cameron & Fankboner 1989).

Estos aspectos de su ecología son los que definen los pasos a seguir en el cultivo; de hecho, para el crecimiento de juveniles tempranos se utilizan placas que previamente han sido inoculadas para desarrollar películas de microalgas bentónicas a la vez que se añade Algamac[®] al agua de cultivo para reforzar su nutrición (Battaglione, Seymour & Ramofafia 1999; Ito & Kitamura 1997; James *et al.* 1994; Yang, Hamel & Mercier 2015). Cuando los

juveniles ya han desarrollado el patrón de pigmentación y tienen un tamaño aproximado a 2 cm ya pueden ingerir alimentos con partículas de mayor tamaño, y para esta fase ya es posible la inclusión de harinas de alguna especie de macroalga, ya sea como un ingrediente no mayoritario (Orozco-Almeda, Sumbing, Lebata-Ramos & Watanabe 2014; Xia, Yang, Li, Liu, Zhou & Zhang 2012; Xia *et al.* 2015a; Xia, Wang, Gao, Sun, Zhang, Ma & Liu 2015b; Martínez-Milián & Olvera-Novoa 2016), o como ingrediente base para formular una dieta (Tabla 6), como es el caso de Liu *et al.* (2010a), quienes probaron dos especies de *Sargassum*, así como talo y rizoma de *Laminaria japonica*. Aun cuando los resultados de eficiencia alimenticia y tasa de crecimiento específico fueron mejores para los tratamientos con *Sargassum*, no fueron estadísticamente diferentes a los obtenidos con *Laminaria*, cuyos resultados fueron mejores con el rizoma en comparación al talo, por lo que concluyeron que el rizoma de *L. japonica* podía considerarse como una alternativa al uso de *Sargassum*, ya que la gran demanda de esta macroalga hace que cada vez sea un recurso más costoso mientras que la disponibilidad de rizoma de *Laminaria* es abundante.

También para juveniles de *A. japonicus*, Xia, Yang, Li, Liu, Zhou & Zhang (2012) probaron diferentes especies de macroalgas y otros productos de origen vegetal, observando que las mejores TCE eran las conseguidas por los animales alimentados con *Ulva lactuca* y *L. japonica*. Por otro lado, diversos investigadores sugieren que al tratarse de animales detritívoros, estos deben presentar mejores tasas de crecimiento con dietas basadas en ingredientes predigeridos, como por ejemplo algas fermentadas o subproductos de destilería (Seo 2011a), las propias heces de los animales (Ramofafia, Foyle & Bell 1997), deshechos de granjas de animales acuáticos (Yuan, Yang, Zhou, Mao, Xu, Zhang & Liu 2006; Slater, Jeffs & Carton 2009; Zamora & Jeffs 2011) o en sistemas de Acuicultura Integrada Multitrófica (AIM) (Paltzat, Pearce, Barnes & McKinley 2008; Qi, Wang, Mao, Liu & Fang 2013; Orozco-Almeda *et al.* 2014). Esto se debe a que estos alimentos presentan una mayor carga microbiana y la actividad enzimática de los microorganismos podría aumentar el valor nutricional de los ingredientes, ya que de esta forma los nutrientes estarían más disponibles para el animal (Jones 1975).

Tabla.6. Estrategias de alimentación utilizadas con juveniles de pepino de mar

Especie	Alimento	Referencias
<i>A. japonicus</i>	<i>S. thunbergii</i> , <i>S. polycystum</i> y fango marino	Liu <i>et al.</i> (2010a)
	Soya Fermentada	Seo <i>et al.</i> (2011a)
	Heces de bivalvo y polvo de algas 75:25	Yuan <i>et al.</i> (2006)
	<i>Laminaria japonica</i> hervida	Xia <i>et al.</i> (2012)
	<i>S. thunbergii</i> y fango marino 75:25	Xia <i>et al.</i> (2015b)
	Fango marino y <i>G. lemaneiformis</i>	Gao <i>et al.</i> (2011)
<i>H. scabra</i>	Algamac Plus® y Algamac 2000®	Gyrapsi & Ivi (2008)
	Arena y <i>S. thunbergii</i>	Agudo (2006)
	Camarón y mejillón	Alameda-Orozco <i>et al.</i> (2014)
<i>A. mollis</i>	Deshechos de granja de mejillón	Slater <i>et al.</i> (2007, 2009) Zamora & Jeffs (2011)

Por otro lado, se han realizado estudios que buscan dilucidar que macronutriente utilizan las holoturias como fuente de energía de forma preferencial, para de esta forma diseñar un alimento formulado que se adapte a sus características fisiológicas, por lo que se pretende definir los niveles óptimos de proteína y carbohidratos para dietas de pepino de mar (Xia *et al.* 2015a, 2015b; Ye *et al.* 2009), ya que los carbohidratos son un recurso abundante de bajo costo que al ser incorporado en la dieta mejora las características físicas de la misma proporcionándole estabilidad a la fórmula. Zacarías-Soto & Olvera-Novoa (2015) evaluaron el efecto de tres dietas comerciales para animales de granja o acuícolas, con diferentes niveles de proteína y lípidos, sobre el crecimiento y la composición de la pared corporal de adultos de *I. badionotus*, llegando a la conclusión que los animales alimentados con las dietas que contienen al menos 20% de proteína y bajos niveles de lípidos son capaces de mantener su composición bioquímica a pesar de que no haya un aumento en el

crecimiento. También en esta especie, trabajos propios sin publicar, demuestran que dietas con un nivel de carbohidratos 45%- 60% proporcionan un mejor crecimiento que dietas con mayor contenido proteico, y esto parece que es general en todas las especies en las que se ha estudiado. Por ejemplo, en el caso de *A. japonicus*, Xia *et al.* (2015a, 2015b), definen que los niveles óptimos de carbohidratos se sitúan en torno al 50%. Esto se relaciona directamente con la capacidad que tengan las holoturias para digerir y asimilar los nutrientes que se ofrecen en cultivo, ya que, del total de la energía suministrada por el alimento solo una parte es asimilable por el animal en función de la digestibilidad.

En esta dirección se han realizado estudios con *A. japonicus* para determinar la digestibilidad de varias macroalgas (Xia *et al.* 2012a, 2012b), ingredientes de diferentes orígenes (Liu *et al.* 2009; Seo *et al.* 2011a, b), en función del procesado de la dieta (Xia, Yang, Li, Liu, Xu & Rajkumar 2013a; Xia, Yang, Li, Liu, Zhang, Chen & Zou 2013b) y en dietas con diferentes proporciones entre macronutrientes (Xia *et al.* 2015b). Se han realizado también estudios para medir el aprovechamiento de las dietas suministradas a *A. mollis* (Zamora y Jeffs 2011, 2012) y también que macronutrientes son los más digeribles por el animal (Slater, Lassudrie & Jeffs 2011), indicando que son los carbohidratos, y no las proteínas, los que ofrecen más energía digerible y asimilable para las holoturias.

Por otro lado, se sabe que la carga microbiana que de forma natural poseen los animales acuáticos en su sistema digestivo, ayuda tanto a la digestión y a la asimilación de nutrientes, así como el efecto beneficioso de los microorganismos en el sistema inmune y la aplicación de esta herramienta para la acuicultura (Riquelme & Avendaño-Herrera 2003; Jobling 2016), es por esto que en los últimos años se ha estudiado la importancia de incluir probióticos en las dietas del pepino de mar (Yasoda *et al.* 2006). Así, se han realizado estudios en los que se ha evaluado el efecto de la adición de probióticos sobre el crecimiento, la respuesta inmune y la resistencia frente a enfermedades en *A. japonicus* (Sun, Wen, Li, Meng, Mi, Li & Li 2012; Zhao, Zhang, Xu, Mai, Zhang & Liufu 2012; Yan, Tian, Dong, Fang & Yang 2014), indicando que el uso de probióticos mejora significativamente el desempeño y condición del organismo, lo que conlleva una optimización del proceso productivo, así como la reducción del uso de antibióticos, con la repercusión medioambiental que conlleva.

Finalmente, otro aspecto para tener en cuenta en la nutrición de holoturias es la evidencia de otro mecanismo de absorción de nutrientes. Diversos estudios evidencian la presencia de enzimas digestivos en el árbol respiratorio, aunque no se ha esclarecido si esta actividad es propiamente de enzimas producidas en las células del árbol respiratorio o pertenecen a la microbiota propia de este órgano, aunque teniendo en cuenta trabajos en los que se demuestra la incorporación de nutrientes a través del árbol respiratorio (Aheran 1968; Fontaine & Chia 1968; Jaeckle & Strathmann 2012; Brothers 2015), cabría pensar que cualquiera que sea la procedencia de esa batería enzimática, ésta contribuye a la nutrición de las holoturias y sería un aspecto relevante al momento de la alimentación de juveniles en criaderos.

4. Conclusiones

Si bien la tecnología para el cultivo de pepino de mar se inició en China en los años 50s del siglo pasado, y a la fecha la producción doméstica de ese país proviene exclusivamente de actividades acuícolas, a nivel mundial las poblaciones silvestres están sobreexplotadas y varias incluso agotadas, para satisfacer la elevada demanda de este organismo en el SE asiático, sin que se hayan desarrollado o establecido tecnologías apropiadas para el cultivo comercial fuera de los países asiáticos.

Entre las principales limitantes para desarrollar el cultivo comercial del pepino de mar se encuentra el desconocimiento de los requerimientos nutricionales y en consecuencia, la carencia de alimentos formulados para la mayoría de las especies con potencial acuacultural alrededor del mundo, particularmente en ambientes tropicales, aspecto que es influenciado por los hábitos alimenticios detritívoros del animal, que dificultan la preparación de dietas prácticas experimentales para determinar tanto sus requerimientos como para identificar ingredientes apropiados que permitan la formulación de dietas que sean aceptadas y utilizadas eficientemente por el organismo.

La mayor parte de la información disponible sobre nutrición de pepino de mar se centra en la principal especie comercial, *A. japonicus*, y en menor grado en especies emergentes en Oceanía como *H. scabra* y *A. mollis*, sin embargo, esta información es incompleta y de difícil aplicabilidad en otras especies, por lo que en la mayoría de los casos solamente es de

utilidad como un indicador, para generar la correspondiente a especies locales. Un aspecto relevante a considerar es que durante el ciclo del cultivo se requieren alimentos para al menos tres fases de su desarrollo ontogénico, con dos tipos de dietas para la etapa larvaria, una para la fase planctónica y una más para la larva recién asentada en el fondo, siendo esta etapa crítica por la elevada mortalidad que se presenta en criadero ante la falta de alimentos apropiados. Una vez como organismo bentónico, se requieren alimentos para crecimiento, engorda y mantenimiento de reproductores, cada uno de los cuales, con características diferentes en composición, tamaño de partícula y niveles de nutrientes.

De acuerdo con la revisión realizada, el pepino de mar es un organismo con requerimientos nutricionales muy diferentes a los de la mayoría de los organismos acuáticos cultivados, con necesidades proteicas y lipídicas de alrededor del 20 y 2-3%, respectivamente, los cuales se consideran un reflejo del bajo nivel trófico en el que se desenvuelve, por lo que el reto de diseñar dietas apropiadas es aún mayor, puesto que se necesita cambiar de paradigma y observar que, dado el bajo nivel trófico que las holoturias, sus necesidades deben estar más próximas a animales herbívoros, considerando que sus hábitos alimenticios detritívoros le permiten utilizar eficientemente materia orgánica en degradación, con una dominancia por materia vegetal, lo que permite el incorporar en su dieta insumos de bajo costo como por ejemplo subproductos agropecuarios o agroindustriales, por lo que cabría dirigir esfuerzos hacia estudios de la microbiota asociada al sedimento y la presente en sus órganos digestivos, para identificar ingredientes aceptables y digeribles para el diseño de dietas, incluyendo suplementos que optimicen su eficiencia.

En resumen, el impulso del cultivo intensivo de pepino de mar requiere de mayores esfuerzos para resolver las lagunas del conocimiento que permitan disponer de alimentos adecuados y eficientes para las diferentes etapas de la operación, incluyendo la identificación de ingredientes con calidad nutricional y digestibilidad apropiados, uso de aditivos y atractantes que estimulen la ingesta, etc.

Es importante también ahondar en el uso de dietas naturales y artificiales para el desarrollo de protocolos de alimentación para larvas, que maximicen la supervivencia y producción de juveniles en criaderos, seguido de la generación de alimentos microparticulados para la

primera alimentación de juveniles tempranos, aspecto que permitiría optimizar la producción de crías sin depender de alimento natural, elemento fundamental para desarrollar métodos de cultivo intensivos en sistemas controlados en tanques o sistemas cerrados en tierra.

A pesar de hace más de 50 años que el pepino de mar empezó a ser cultivado en China, a escala global es un organismo emergente para la acuicultura, y dada la importancia que ha cobrado su captura y comercialización especialmente en países tropicales y templados, donde la sobreexplotación ha agotado las existencias silvestres, el desarrollo de paquetes tecnológicos de cultivo contribuirá a mejorar la economía y bienestar de las comunidades ribereñas.

Referencias

- Agudo N. (2006) Sandfish Hatchery Techniques. Australian Centre for International Agricultural Research (ACIAR), the Secretariat of the Pacific Community (SPC) and the WorldFish Center. Australia.
- Ahearn, G.A. (1968). A comparative study of P32 uptake by whole animals and isolated body regions of the sea cucumber *Holothuria atra*. *The Biological Bulletin* 134, 367-381.
- Al Rashdi K. A., Eeckhaut I. & Claereboudt M. R. (2012) A manual on hatchery of sea cucumber *Holothuria scabra* in the Sultanate of Oman. Ministry of Agriculture and Fisheries Wealth Directorate General of Fisheries Research Aquaculture Centre, Muscat, Sultanate of Oman. 27 pp.
- Asha P. S. & Muthiah P. (2002) Spawning and larval rearing of sea cucumber *Holothuria (Theelothuria) Spinifera* Theel. *SPC Beche-de-mer Information Bulletin* 16, 11-15.
- Asha P. S. & Muthiah P. (2006) Effects of single and combined microalgae on larval growth, development and survival of the commercial sea cucumber *Holothuria spinifera* Theel. *Aquaculture Research* 37, 113-118.
- Asha P. S. (2004) Effect of feed concentrations on larval growth, survival and development of *Holothuria (Theelothuria) spinifera* Theel. *Journal of the Marine Biological Association of India* 46(1), 80-86.
- Bai Y., Zhang L., Xia S., Liu S., Ru X., Xu Q., Zhang T. & Yang H. (2016) Effects of dietary protein levels on the growth, energy budget, and physiological and immunological performance of green, white and purple color morphs of sea cucumber, *Apostichopus japonicus*. *Aquaculture* 450, 375–382.
- Battaglione S. C. (1999) Culture of tropical sea cucumbers for stock restoration and enhancement. *The ICLARM Quarterly* 22(4), 4-11.
- Battaglione S.B. & Seymour J.E. (1998) Detachment and grading of the tropical sea cucumber sandfish, *Holothuria scabra*, juveniles from settlement substrates. *Aquaculture* 159, 263-274.
- Battaglione S.C., Seymour J.E. & Ramofafia C. (1999). Survival and growth of cultured juvenile sea cucumbers, *Holothuria scabra*. *Aquaculture* 178, 293-322.
- Brothers, C.J., Lee, R.W. & Nestler, J.R. (2015). The uptake of dissolved organic material by the sea cucumber *Parastichopus californicus* (Stimpson) and its potential role in visceral regeneration. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* 469, 69-75.
- Cameron J.L. & Fankboner P. V. (1989). Reproductive biology of the commercial sea cucumber *Parastichopus californicus* (Stimpson) (Echinodermata: Holothuroidea). II. Observations on the ecology of development, recruitment, and the juvenile life stage. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* 127(1), 43-67.
- Olvera-Novoa, M. et al., 2017. La Nutrición y Alimentación del Pepino de Mar (Echinodermata, Holothuroidea); Situación Actual y Perspectivas para el Desarrollo de su Cultivo Intensivo. En: Cruz-Suárez, L.E., Ricque-Marie, D., Tapia-Salazar, M., Nieto-López, M.G., Villarreal-Cavazos, D. A., Gamboa-Delgado, J., López Acuña, L.M. y Galaviz-Espinoza, M. (Eds), Investigación y Desarrollo en Nutrición Acuícola Universidad Autónoma de Nuevo León, San Nicolás de los Garza, Nuevo León, México, pp. 106-155.

- Chen C. P., Hsu H. W. & Deng D. C. (1991) Comparison of larval development and growth of the sea cucumber *Actinopyga echinites*: ovary-induced ova and DTT-induced ova. *Marine Biology* 109, 453-457.
- Chen C.P., Hsu H.W. & Deng D.C. (1991) Comparison of larval development and growth of the sea cucumber *Actinopyga echinites*: ovary-induced ova and DTT-induced ova. *Marine Biology* 109, 453-457.
- Chen J. (2003) Overview of sea cucumber farming and sea ranching practices in China. *SPC Beche-de-mer Information Bulletin* 18, 18-23.
- Chia F. S. (1977) Perspectives: settlement and metamorphosis of marine invertebrate larvae. In: *Settlement and Metamorphosis of Marine Invertebrate Larvae* (ed. by F. S. Chia & M. E. Rice), pp. 283-285. Elsevier.
- Chopin T., Cooper J.A., Reid G., Cross S. & Moore C. (2012) Open-water integrated multi-trophic aquaculture: environmental biomitigation and economic diversification of fed aquaculture by extractive aquaculture. *Reviews in Aquaculture* 4(4), 209-220.
- Conapesca (2017) Base de Datos de Producción, Anuario 2005 a 2014. [online] Disponible en: <http://www.gob.mx/conapesca/documentos/anuario-estadistico-de-acuacultura-y-pesca> [Accesado 5 May 2017].
- Dabbagh A.-R., Sedaghat M. R., Rameshi H. & Kamrani, E. (2011) Breeding and larval rearing of the sea cucumber *Holothuria leucospilota* Brandt (*Holothuria vegabunda* Selenka) from the northern Persian Gulf, Iran. *SPC Beche-de-mer Information Bulletin* 31, 35-38.
- Duy N. D. Q., Francis D. S. & Southgate P. C. (2017) The nutritional value of live and concentrated micro-algae for early juveniles of sandfish, *Holothuria scabra*. *Aquaculture* 473, 97-104.
- Duy N.D.Q., Francis D.S., Pirozzi I. & Southgate P.C. (2016) Use of micro-algae concentrates for hatchery culture of sandfish, *Holothuria scabra*. *Aquaculture* 464, 145-152.
- Fabinyi M. & Liu N. (2014) Seafood banquets in Beijing: consumer perspectives and implications for environmental sustainability. *Conservation and Society* 12(2), 218–228.
- FAO (2017) *Stichopus japonicus* (Selenka, 1867). [online] FAO, Fisheries and Aquaculture Resources. Disponible en: http://www.fao.org/fishery/culturedspecies/Stichopus_japonicus/en/ [Accesado 8 May 2017].

- Fontaine, A. & Chia, F. (1968). Echinoderms: an autoradiographic study of assimilation of dissolved organic molecules. *Science* 161, 1153-1155.
- Gao Q. F., Wang Y., Dong S., Sun Z. & Wang F. (2011) Absorption of different food sources by sea cucumber *Apostichopus japonicus* (Selenka) (Echinodermata: Holothuroidea): Evidence from carbon stable isotope. *Aquaculture* 319(1–2), 272–276.
- Giraspy D.A.B. & Ivy G. (2008) The influence of commercial diets on growth and survival in the commercially important sea cucumber *Holothuria scabra* var. *versicolor* (Conand, 1986) (Echinodermata: Holothuroidea). *Beche-de-Mer Information Bulletin* 28(28), 46–52.
- Granada L., Sousa N., Lopes S. & Lemos M.F.L. (2016) Is integrated multitrophic aquaculture the solution to the sectors' major challenges? – a review. *Reviews in Aquaculture* 8, 283-300.
- Guisado C., Carrasco S.A., Díaz-Guisado D., Maltrain R. & Rojas H. (2012) Embryonic development, larval morphology and juvenile growth of the sea cucumber *Athyonidium chilensis* (Holothuroidea: Dendrochirotida). *Revista de Biología Marina y Oceanografía* 47, 65-73.
- Guzmán H.M., Guevara C.A. & Hernández L.C. (2003) Reproductive cycle of two commercial species of sea cucumber (Echinodermata: Holothuroidea) from Caribbean Panama. *Marine Biology* 142, 271-279.
- Hamel J.-F., Conand C., Pawson D.L. & Mercier A. (2001) The sea cucumber *Holothuria scabra* (Holothuroidea: Echinodermata): Its biology and exploitation as beche-de-mer. *Advances in Marine Biology* 41, 129-223.
- Hamel J.-F., Hidalgo R.Y. & Mercier A. (2003) Larval development and juvenile growth of the Galapagos sea cucumber *Isostichopus fuscus*. *SPC Beche-de-mer Information Bulletin* 18, 3-8.
- Han Q., Keesing J. & Liu D. (2016) A review of sea cucumber aquaculture, ranching, and stock enhancement in China. *Reviews in Fisheries Science & Aquaculture* 24(4), 326-341.
- Hart M.E. & Strathmann R.R. (1995) Mechanisms and rates of suspension feeding. In; *Ecology of Marine Invertebrate Larvae* (ed. by L. McEdward), pp. 193-221. CRC Press.
- Hu C., Xu Y., Wen J., Zhang L., Fan S. & Su T. (2010) Larval development and juvenile growth of the sea cucumber *Stichopus* sp. (Curry fish). *Aquaculture* 300, 73-79.
- INAPESCA (2012) Carta Nacional Pesquera – Actualización. Diario Oficial de la Federación, 2ª Sección, agosto 24, 2012.
- Ito S. & Kitamura H. (1997) Induction of larval metamorphosis in the sea cucumber *Stichopus japonicus* by periphytic diatoms. *Hydrobiologia* 358, 281-284.

- Ito S. & Kitamura H. (1998) Technical development in seed production of the Japanese sea cucumber, *Stichopus japonicus*. *SPC Beche-de-mer Information Bulletin* 10, 24-28.
- IUCN (2017-1) The IUCN Red List of Threatened Species. [online] Disponible en: <http://www.iucnredlist.org/details/180373/0> [Accesed 5 May 2015].
- Ivy G. & Giraspy D.A.B. (2006) Development of large-scale hatchery production techniques for the commercially important sea cucumber *Holothuria scabra* var. *versicolor* (Conand, 1986) in Queensland, Australia. *SPC Beche-de-mer Information Bulletin* 24, 28-34.
- Jaeckle, W.B., Strathmann, R.R. (2013). The anus as a second mouth: anal suspension feeding by an oral deposit-feeding sea cucumber. *Invertebrate Biology* 132, 62-68.
- James D.B. (2004) Captive breeding of the sea cucumber, *Holothuria scabra*, from India. In: *Advances in Sea Cucumber Aquaculture and Management*, (ed. by A. Lovatelli, C. Conand, S. Purcell, S. Uthicke, J.-F. Hamel & A. Mercier), pp. 385-395. Food and Agriculture Organization of the United Nations.
- James D.B., Gandhi A.D., Palaniswamy N. & Rodrigo J.S. (1994) Hatchery techniques and culture of the sea-cucumber *Holothuria scabra*. Central Marine Fisheries Research Institute. India.
- James D.B., Rajapandian M.E., Gopinathan C.P. & Baskar B.K. (1994) Breakthrough in induced breeding and rearing of the larvae and juveniles of *Holothuria (Metriatyla) scabra* Jaeger at Tuticorin. *Bulletin of The Central Marine Fisheries Research Institute* 46, 66-70.
- Jobling M. (2016) Fish nutrition research: past, present and future. *Aquaculture International* 24(3), 767-786.
- Jones, I.D. (1975). Effect of processing by fermentation of nutrients. In: R.S. Harris & E. Karmas (eds), *Nutritional Evaluation of Food Processing*, p. 324. Avi Publishing Co. Inc, Westport, Connecticut.
- Knauer J. (2011) Growth and survival of larval sandfish, *Holothuria scabra* (Echinodermata: Holothuroidea), fed different microalgae. *Journal of the World Aquaculture Society* 42, 880-887.
- Ko S.H., Go S., Okorie O.E., Kim Y.C., Lee S., Yoo G.Y. & Bai S.C. (2009) Preliminary study of the dietary a-tocopherol requirement in sea cucumber, *Apostichopus japonicus*. *Journal of the World Aquaculture Society* 40(5), 659-666.
- Kumara P.A.D.A., Jayanatha J.S., Pushpakumara J., Bandara W. & Dissanayake D.C.T. (2013) Artificial breeding and larval rearing of three tropical sea cucumber species - *Holothuria scabra*, *Pseudocolochirus violaceus* and *Colochirus quadrangularis* – in Sri Lanka. *SPC Beche-de-mer Information Bulletin* 33, 30-37.
- Lacalli T.C. & West J.E. (2000) The auricularia-to-doliolaria transformation in two aspidochirote holothurians, *Holothuria Mexicana* and *Stichopus californicus*. *Invertebrate Biology* 119(4), 421-432.

- Laxminarayana A. (2005) Induced spawning and larval rearing of the sea cucumbers, *Bohadschia marmorata* and *Holothuria atra* in Mauritius. *SPC Beche-de-mer Information Bulletin* 22, 48-52.
- Levin L.A. & Bridges T.S. (1995) Pattern and diversity in reproduction and development. In: *Ecology of Marine Invertebrate Larvae* (ed. by L. McEdward), pp. 1-48. CRC Press.
- Li L., Li Q. & Kong L. (2010) The effect of different substrates on larvae settlement in sea cucumber, *Apostichopus japonicus* Selenka. *Journal of the World Aquaculture Society* 41, 123-130.
- Liao M., Ren T., Chen W., Jiang Z., Yang H., & Han Y. (2015) Optimum level of dietary n-3 highly unsaturated fatty acids for juvenile sea cucumber, *Apostichopus japonicus*. *Journal of the World Aquaculture Society* 46(6), 642–649.
- Liao M., Ren T., He L., Jiang Z. & Han Y. (2014) Optimum dietary protein level for growth and coelomic fluid non-specific immune enzymes of sea cucumber *Apostichopus japonicus* juvenile. *Aquaculture Nutrition* 20, 443–450.
- Liao M.-L., Ren T.-J., Chen W., Han Y.-Z., Liu C.-M., Jiang Z.-Q. & Wang F.-Q. (2017) Effects of dietary lipid level on growth performance, body composition and digestive enzymes activity of juvenile sea cucumber, *Apostichopus japonicus*. *Aquaculture Research* 48, 92–101.
- Liu, Y., Dong, S., Tian, X., Wang, F., Gao, Q. (2009). Effects of dietary sea mud and yellow soil on growth and energy budget of the sea cucumber *Apostichopus japonicus* (Selenka). *Aquaculture* 286, 266-270.
- Liu G., Sun, J. & Liu S. (2015) From fisheries toward aquaculture. In: *The Sea Cucumber *Apostichopus japonicus*: History, Biology and Aquaculture* (ed. by H. Yang, J.-F. Hamel & A. Mercier), pp. 25-35. Academic Press, London
- Liu G., Yang H. & Liu S. (2010) Effects of rearing temperature and density on growth, survival and development of sea cucumber larvae, *Apostichopus japonicus* (Selenka). *Chinese Journal of Oceanology and Limnology* 28(4), 842-848.
- Liu Y., Dong S., Tian X., Wang F. & Gao Q. (2010a) The effect of different macroalgae on the growth of sea cucumbers (*Apostichopus japonicus* Selenka). *Aquaculture Research*. 41(11), e881–e885.
- Manahan D. T. (1990) Adaptations by invertebrate larvae for nutrient acquisition from seawater. *American Zoologist* 30, 147-160.
- Martínez-Milián G. & Olvera-Novoa M.A. (2016) Evaluation of potential feed ingredients for the juvenile four-sided sea cucumber, *Isostichopus badionotus*. *Journal of the World Aquaculture Society* 47(5), 712–719.

- Matsuura H., Yazaki I. & Okino T. (2009) Induction of larval metamorphosis in the sea cucumber *Apostichopus japonicus* by neurotransmitters. *Chemistry and Biochemistry* 75, 777-783.
- Mazlan N. & Hashim R. (2015) Spawning induction and larval rearing of the sea cucumber *Holothuria scabra* in Malaysia. *SPC Beche-de-mer Information Bulletin* 35, 32-36.
- Mercier A. & Hamel J.-F. (2013) Sea cucumber aquaculture: hatchery production, juvenile growth and industry challenges. In: *Advances in Aquaculture Hatchery Technology*. (ed. by G. Allan & G. Burnell), pp. 431-454. Woodhead Publishing Ltd, Cambridge.
- Mercier A., Battaglene S. C. & Hamel J.-F. (2000) Settlement preferences and early migration of the tropical sea cucumber *Holothuria scabra*. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* 249, 89-110.
- Mercier A., Ycaza H. R. & Hamel J.-F. (2004) Aquaculture of the Galapagos sea cucumber, *Isostichopus fuscus*. In: *Advances in Sea Cucumber Aquaculture and Management*. (ed. by A. Lovatelli, C. Conand, S. Purcell, S. Uthicke, J.-F. Hamel & A. Mercier), pp. 347-357. Food and Agriculture Organization of the United Nations, Rome.
- Morgan A.D. (2001) The effect of food availability on early growth development and survival of the sea cucumber *Holothuria scabra*. *SPC Beche-de-mer Information Bulletin* 14, 6-12.
- Morgan A.D. (2002) Hatchery research sheds light on problems in sea cucumber aquaculture. *SPC Beche-de-mer Information Bulletin* 17, 36-37.
- Morgan A.D. (2008) The effect of food availability on phenotypic plasticity in larvae of the temperate sea cucumber *Australostichopus mollis*. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* 363, 89-95.
- Morgan A.D. (2009) assessment of egg and larval quality during hatchery production of the temperate sea cucumber, *Australostichopus mollis* (Levin). *Journal of the World Aquaculture Society* 40(5), 629-62.
- Okorie O.E., Ko S.H., Go S., Lee S., Bae J.Y., Han K. & Bai S.C. (2008) Preliminary study of the optimum dietary ascorbic acid level in sea cucumber, *Apostichopus japonicus* (Selenka). *Journal of the World Aquaculture Society* 39(6), 758-765.
- Orozco-Almeda Z.G., Sumbing J.G., Lebata-Ramos M.J.H., Watanabe S. (2014) Apparent digestibility coefficient of nutrients from shrimp, mussel, diatom and seaweed by juvenile *Holothuria scabra* Jaeger. *Aquaculture Research* 45, 1153-1163.
- Paltzat D.L., Pearce C.M., Barnes P.A. & McKinley R.S. (2008) Growth and production of California sea cucumbers (*Parastichopus californicus* Stimpson) co-cultured with suspended Pacific oysters (*Crassostrea gigas* Thunberg). *Aquaculture* 275(1-4), 124-137.

- Pitt R. & Duy N.D.Q. (2004) Breeding and rearing of the sea cucumber *Holothuria scabra* in Viet Nam. In: *Advances in Sea Cucumber Aquaculture and Management*. (ed. by A. Lovatelli, C. Conand, S. Purcell, S. Uthicke, J.-F. Hamel & A. Mercier), pp. 333-346. Food and Agriculture Organization of the United Nations, Rome.
- Pitt R. (2001) Review of sandfish breeding and rearing methods. *SPC Beche-de-mer Information Bulletin* 14, 14-21.
- Poot-Salazar A., Hernández-Flores A. & Ardisson P.-L. (2015) Indicadores de sostenibilidad para la evaluación de las pesquerías de pepino de mar en la península de Yucatán, México. *Ciencia Pesquera* 23(2), 11-24.
- Purcell S. W., Ngaluafé P., Foale S.J., Cocks N., Cullis B. R. & Lalavanua W. (2016) Multiple factors affect socioeconomics and wellbeing of artisanal sea cucumber fishers. *PLoS ONE* 11(12), 1–20.
- Purcell S.W., Hair C.A. & Mills D.J. (2012) Sea cucumber culture, farming and sea ranching in the tropics: Progress, problems and opportunities. *Aquaculture* 368-369, 68-81.
- Purcell S.W., Polidoro B.A., Hamel J.-F., Gamboa R.U. & Mercier A. (2014) The cost of being valuable: predictors of extinction risk in marine invertebrates exploited as luxury seafood. *Proceedings of the Royal Society B* 281, 1–9.
- Qi Z., Wang J., Mao Y., Liu H. & Fang J. (2013) Feasibility of offshore co-culture of abalone, *Haliotis discus hannai* Ino, and sea cucumber, *Apostichopus japonicus*, in a temperate zone. *Journal of the World Aquaculture Society* 44(4), 565–573.
- Qiu T., Zhang T., Hamel J.-F. & Mercier A. (2015) Development, settlement, and post-settlement growth. En: *The Sea Cucumber *Apostichopus japonicus*: History, Biology and Aquaculture*. (Ed. by H. Yang, J.-F. Hamel & A. Mercier), pp. 111-132. Elsevier.
- Ramofafia C., Byrne M. & Battaglene S. C. (2003) Development of three commercial sea cucumber *Holothuria scabra*, *H. fuscogilva* and *Actinopyga mauritiana*: Larval structure and growth. *Marine and Freshwater Research* 54(5), 657-667.
- Ramofafia C., Foyle T. P. & Bell J.D. (1997) Growth of juvenile *Actinopyga mauritiana* (Holothuroidea) in captivity. *Aquaculture* 152(1–4), 119–128.
- Ramofafia C., Gervis M. & Bell J. (1995) Spawning and early larval rearing of *Holothuria atra*. *SPC Beche-de-mer Information Bulletin* 7, 3-6.

- Ren T. J., Liao M.L., Han Y.Z., Li Y.L., Jiang Z.Q. & Wang F.Q. (2016) Effectiveness of l-ascorbyl-2-polyphosphate as an ascorbic acid source for sea cucumber, *Apostichopus japonicus*. *Aquaculture Research* 47(8), 2594–2606.
- Ren Y., Liu W., Dong S. & Pearce C.M. (2016) Effects of mono-species and bi-species microalgal diets on the growth, survival and metamorphosis of auricularia larvae of the California sea cucumber, *Parastichopus californicus* (Stimpson, 1857). *Aquaculture Nutrition* 22(2), 304-314.
- Renbo W. & Yuan C. (2004) Breeding and culture of the sea cucumber *Apostichopus japonicus*, Liao. In: *Advances in Sea Cucumber Aquaculture and Management*. (ed. by A. Lovatelli, C. Conand, S. Purcell, S. Uthicke, J.-F. Hamel & A. Mercier), pp. 277-286. Food and Agriculture Organization of the United Nations, Rome.
- Riquelme C.E. & Avendaño-Herrera R.E. (2003) Interacción bacteria-microalga en el ambiente marino y uso potencial en acuicultura. *Revista Chilena de Historia Natural* 76, 725-736.
- Sambrano A., Diaz H. & Conde J.E. (1990) Caracterización de la ingesta en *Isostichopus badionotus* (Selenka) y *Holothuria mexicana* Ludwig (Echinodermata: Holothuroidea). *Caribbean Journal of Science* 26, 45–51.
- Seo J. Y., Shin I. S. & Lee S. M. (2011a) Effect of dietary inclusion of various plant ingredients as an alternative for *Sargassum thunbergii* on growth and body composition of juvenile sea cucumber *Apostichopus japonicus*. *Aquaculture Nutrition* 17(5), 549–556.
- Seo J.Y., Shin I.S. & Lee S.M. (2011b) Effect of various protein sources in formulated diets on the growth and body composition of juvenile sea cucumber *Apostichopus japonicus* (Selenka). *Aquaculture Research* 42(4), 623–627.
- Seo J.-Y.Y. & Lee S.-M.M. (2011) Optimum dietary protein and lipid levels for growth of juvenile sea cucumber *Apostichopus japonicus*. *Aquaculture Nutrition* 17, e56–e61.
- Sewell M.A. & McEuen F.S. (2006) Phylum Echinodermata: Holothuroidea, In: *Atlas of Marine Invertebrate Larvae*. (Ed. by C. M. Young., M. A. Sewell & M. E. Rice), pp. 513-518. Academia Press. España.
- Slater, M.J., Carton, A.G. (2007). Survivorship and growth of the sea cucumber *Australostichopus (Stichopus) mollis* (Hutton 1872) in polyculture trials with green-lipped mussel farms. *Aquaculture* 272, 389-398.
- Slater M.J. & Jeffs A.G. (2010) Do benthic sediment characteristics explain the distribution of juveniles of the deposit-feeding sea cucumber *Australostichopus mollis*? *Journal of Sea Research* 64, 241-249.
- Slater M.J., Jeffs A.G. & Carton A.G. (2009) The use of the waste from green-lipped mussels as a food source for juvenile sea cucumber, *Australostichopus mollis*. *Aquaculture* 292(3–4), 219–224.

- Slater M.J., Lassudrie M. & Jeffs A.G. (2011) Method for determining apparent digestibility of carbohydrate and protein sources for artificial diets for juvenile sea cucumber, *Australostichopus mollis*. *Journal of the World Aquaculture Society* 42(5), 714–725.
- Smiley S. (1986) Metamorphosis of *Stichopus californicus* (Echinodermata: Holothuroidea) and its phylogenetic implications. *The Biological Bulletin* 171, 611–631.
- Sun X. & Li Q. (2014) Effects of delayed first feeding on larval growth, survival and development of the sea cucumber *Apostichopus japonicus* (Holothuroidea). *Aquaculture Research* 45, 278–288.
- Sun Y., Wen Z., Li X., Meng N., Mi R., Li Y., Li S. (2012) Dietary supplement of fructooligosaccharides and *Bacillus subtilis* enhances the growth rate and disease resistance of the sea cucumber *Apostichopus japonicus* (Selenka). *Aquaculture Research* 43, 1328–1334.
- Vergara W. & Rodríguez A. (2015) Histología del tubo digestivo de tres especies de pepino de mar *Isostichopus badionotus*, *Isostichopus* sp. y *Stichopus hermanni* (Aspidochirotida: Stichopodidae). *Revista de Biología Tropical* 63(4), 1021–1033.
- Wang J., Xu Y., Li X., Li J., Bao P., Che J., Li S. & Jin L. (2015) Vitamin E requirement of sea cucumber (*Apostichopus japonicus*) and its' effects on nonspecific immune responses. *Aquaculture Research* 46(7), 1628–1637.
- Xia B., Gao Q.-F., Wang J., Li P., Zhang L. & Zhang Z. (2015a) Effects of dietary carbohydrate level on growth, biochemical composition and glucose metabolism of juvenile sea cucumber *Apostichopus japonicus* (Selenka). *Aquaculture* 448, 63–70.
- Xia B., Wang J., Gao Q.-F., Sun Y., Zhang L., Ma J. & Liu X. (2015b) The nutritional contributions of dietary protein sources to tissue growth and metabolism of sea cucumber *Apostichopus japonicus* (Selenka): Evidence from nitrogen stable isotope analysis. *Aquaculture* 435, 237–244.
- Xia S., Yang H., Li Y., Liu S., Xu Q. & Rajkumar M. (2013a) Effects of food processing method on digestibility and energy budget of *Apostichopus japonicus*. *Aquaculture* 384–387, 128–133.
- Xia S., Yang H., Li Y., Liu S., Zhou Y. & Zhang L. (2012a) Effects of different seaweed diets on growth, digestibility, and ammonia-nitrogen production of the sea cucumber *Apostichopus japonicus* (Selenka). *Aquaculture* 338–341, 304–308.
- Xia, S.-D, Zhao, P., Chen, K., Li, Y., Liu, S., Zhang, L., Yang, H. (2012b). Feeding preferences of the sea cucumber *Apostichopus japonicus* (Selenka) on various seaweed diets. *Aquaculture* 344–349, 205–209.

- Xia, S.D., Yang, H.S., Li, Y., Liu, S.L., Zhang, L.B., Chen, K. & Zou, A.G. (2013b). Effects of differently processed diets on growth, immunity and water quality of the sea cucumber, *Apostichopus japonicus* (Selenka, 1867). *Aquaculture Nutrition* 19(3), 382–389.
- Xilin S. (2004) The progress and prospects of studies on artificial propagation and culture of the sea cucumber, *Apostichopus japonicus*. In: *Sea Cucumber Aquaculture: Hatchery production, Juvenile growth and Industry Challenges*. (ed. by A. Mercier & J.-F. Hamel), pp. 431-454. Woodhead Publishing Ltd, Cambridge.
- Xu Q., Hamel J.-F. & Mercier A. (2016) Feeding, digestion, nutritional physiology, and bioenergetics. In: *The Sea Cucumber *Apostichopus japonicus*: History, Biology and Aquaculture* (ed. by H. Yang, J.-F. Hamel & A. Mercier), pp. 153-176. Academic Press, London.
- Yan F., Tian X., Dong S., Fang Z. & Yang G. (2014) Growth performance, immune response, and disease resistance against *Vibrio splendidus* infection in juvenile sea cucumber *Apostichopus japonicus* fed a supplementary diet of the potential probiotic *Paracoccus marcusii* DB11. *Aquaculture* 420-421, 105-111.
- Yanagisawa T. (1998) Aspects of the biology and culture of the sea cucumber. In: *Tropical Mariculture* (ed. by S. de Silva). Academic Press.
- Yasoda H.N., Chi Z. & Ling Z.K. (2006) Probiotics and sea cucumber farming. *Beche-de-Mer information Bulletin*, 45-48.
- Ye W.-J., Tan X.-Y., Chen Y.-D. & Luo Z. (2009) Effects of dietary protein to carbohydrate ratios on growth and body composition of juvenile yellow catfish, *Pelteobagrus fulvidraco* (Siluriformes, Bagridae, Pelteobagrus). *Aquaculture Research* 40, 1410-1418.
- Yu H. B., Gao Q. F., Dong S. L., Wen B., Hou Y. R. & Ning L. G. (2015) Utilization of corn meal and extruded soybean meal by sea cucumber *Apostichopus japonicus* (Selenka): Insights from carbon stable isotope analysis. *Aquaculture* 435, 106–110.
- Yuan, X., Yang, H., Zhou, Y., Mao, Y. Xu, X., Zhang, T. & Liu, Y. (2006). The influence of diets containing dried bivalve feces and/or powdered algae on growth and energy distribution in sea cucumber *Apostichopus japonicus* (Selenka) (Echinodermata: Holothuroidea). *Aquaculture* 256(1–4), 457–467.
- Zacarias-Soto M. & Olvera-Novoa M.A. (2015) Effect of different diets on body biochemical composition of the four-sided sea cucumber, *Isostichopus badionotus*, under culture conditions. *Journal of the World Aquaculture Society* 46(1), 45–52.

- Zacarías-Soto M., Olvera-Novoa M.A., Pensamiento-Villarauz S., & Sánchez-Tapia I. (2013) Spawning and larval development of the four-sided sea cucumber, *Isostichopus badionotus* (Selenka 1867), under controlled conditions. *Journal of the World Aquaculture Society* 44(5), 694-705.
- Zamora L.N. & Jeffs A.G. (2011) Feeding, selection, digestion and absorption of the organic matter from mussel waste by juveniles of the deposit-feeding sea cucumber, *Australostichopus mollis*. *Aquaculture* 317, 223-228.
- Zamora, L.N., Jeffs, A.G. (2012). The ability of the deposit-feeding sea cucumber *Australostichopus mollis* to use natural variation in the biodeposits beneath mussel farms. *Aquaculture* 326-329.
- Zhao H. (2015) Taxonomy and identification. In: *The Sea Cucumber Apostichopus japonicus: History, Biology and Aquaculture* (ed. by H. Yang, J.-F. Hamel and A. Mercier), pp. 37-52. Academic Press, London.
- Zhao Y., Zhang W., Xu W., Mai K., Zhang Y. & Liufu Z. (2012) Effects of potential probiotic *Bacillus subtilis* T13 on growth, immunity and disease resistance against *Vibrio splendidus* infection in juvenile sea cucumber *Apostichopus japonicus*. *Fish & shellfish immunology* 32, 750-755.