



NOTA / NOTE

Hermafroditismo en los bivalvos *Anadara tuberculosa* y *Anadara similis* Sowerby 1883 (Arcidae) en los manglares del Pacífico colombiano

Hermaphroditism of bivalves *Anadara tuberculosa* and *Anadara similis* Sowerby 1883 (Arcidae) in Colombian Pacific mangroves

Carlos H. Lucero Rincon¹*, Jaime R. Cantera Kintz¹ y Diego L. Gil-Agudelo²

0000-0002-0895-6176

0000-0001-7873-4694

0000-0002-4010-298X

1. Universidad del Valle, Facultad de Ciencias Naturales y Exactas, Departamento de Biología. Cali, Colombia. carlucero01@gmail.com*

2. Texas A&M University at Galveston, Research and Graduate Studies Office. Galveston, Texas, USA

* Autor de correspondencia

RESUMEN

En este artículo se describe la condición hermafrodita de la piangua *Anadara tuberculosa* y *Anadara similis*, especies gonocóricas que viven en los manglares de la costa del Pacífico de Colombia. Las gónadas de 290 individuos de *A. tuberculosa* y 336 individuos de *A. similis* recolectados en cinco localidades de la costa del Pacífico colombiano fueron analizadas utilizando métodos histológicos. Nuestros resultados mostraron que 3,1 % de los individuos de *A. tuberculosa* y 3,0 % de *A. similis* analizados presentaron signos de óvulos y espermatozoides simultáneamente, así como maduración sexual simultánea. Con base en la frecuencia de aparición de individuos hermafroditas y el hecho que estos estuvieron presentes en casi todos los lugares de muestreo, concluimos que el hermafroditismo es una condición normal y no casual en estas dos especies. Sugerimos que futuros estudios dirigidos a comprender el hermafroditismo en estas especies se centren en la determinación de potenciales factores que determinen esta condición.

PALABRAS CLAVE: *Anadara tuberculosa*, *Anadara similis*, Bivalvos, Hermafroditismo, Pacífico colombiano

ABSTRACT

The hermaphrodite condition of the cockles *Anadara tuberculosa* and *Anadara similis*, gonochoric species living in mangroves of the Pacific coast of Colombia, are described in this paper. The gonads of 290 individuals of *A. tuberculosa* and 336 individuals of *A. similis* collected in five localities of the Colombian Pacific coast were analyzed using histological methods. Our results exposed that 3.1 % of *A. tuberculosa* and 3.0 % of *A. similis* analyzed showed signs of both ovules and spermatozooids, as well as simultaneous sexual maturation. Based on this frequency of occurrence of hermaphrodite individuals and the fact that hermaphrodite organisms were present in most of the sampling sites, we conclude that hermaphroditism is a normal rather than casual condition of these two species. We suggest that future studies in the hermaphroditism of these organisms center on the determination of factors potentially affecting this condition.

KEYWORDS: *Anadara tuberculosa*, *Anadara similis*, Bivalves, Hermaphroditism, Colombian Pacific

Anadara tuberculosa y *Anadara similis* son dos especies de bivalvos de la familia Arcidae que habitan las llanuras lodosas de las zonas de manglares de la costa del Pacífico de América tropical entre Baja California y la costa norte de Perú. Estos bivalvos son dos de los moluscos más importantes comercialmente en la región del Pacífico Tropical Oriental, siendo altamente explotados en las costas colombianas y ecuatorianas (Cantera y Contreras, 1978; MacKenzie, 2001; Gil-Agudelo *et al.*, 2011; Lucero *et al.*, 2013).

Tanto *A. tuberculosa* como *A. similis* carecen de dimorfismo sexual, y el sexo solo puede determinarse mediante la observación directa del color de las gónadas y las observaciones microscópicas después de la disección. Los machos tienen una gónada blanca o de color crema, mientras que las gónadas femeninas son amarillas o anaranjadas (Lucero-Rincon *et al.*, 2013; Manjarrés-Villamil *et al.*, 2013). Aunque la mayoría de los bivalvos son gonocóricos o dioicos, algunos pueden ser hermafroditas o cambiar de sexo con la edad (Breton *et al.*, 2017). Los estudios reproductivos en *A. tuberculosa* y *A. similis* han demostrado que se reproducen durante todo el año, aunque se pueden identificar algunos picos reproductivos (2 a 5) dependiendo de las condiciones ambientales como la salinidad, la temperatura y la precipitación (Squires *et al.*, 1975; Herrán 1983; Cruz, 1984; Borda y Cruz, 2004; Lucero *et al.*, 2012; Lucero-Rincon *et al.*, 2013; Manjarrés-Villamil *et al.*, 2013; García-Domínguez *et al.*, 2018).

Entre agosto de 2009 y agosto de 2010, se colectaron los organismos descritos en este documento en cinco áreas de manglares de la costa del Pacífico de Colombia (Figura 1). El muestreo original se dirigió a establecer la abundancia y los ciclos reproductivos de las especies, por lo tanto, el presente trabajo no presenta una imagen completa de la frecuencia de hermafroditismo en estas especies, sino más bien una aproximación basada en observaciones oportunistas.

A nivel macroscópico, la madurez sexual de los organismos fue evaluada usando la metodología descrita por Lucero-Rincón *et al.* (2013). A nivel microscópico, los organismos colectados fueron preservados usando formaldehído tamponado; deshidratándolos y embebiéndolos en parafina siguiendo técnicas histológicas tradicionales (Luna, 1968). Se realizaron análisis histológicos de secciones transversales y longitudinales de un ancho de 7 μm (incluyendo manto, gónada, glándula digestiva, intestino y branquias) que fueron teñidos con hematoxilina-eosina (Herrán, 1983; Ampie y Cruz, 1989).

El análisis macroscópico del estado gonádico de 3 545 individuos de *A. tuberculosa* mostró que 16 individuos

Anadara tuberculosa and *Anadara similis* are two species of cockles of the family Arcidae that inhabit the muddy plains of mangrove areas of the Pacific coast of tropical America between Baja California and the northern coast of Peru. These bivalves are two of the most commercially important mollusks in the Eastern Tropical Pacific region, being highly exploited in the Colombian and Ecuadorian coasts (Cantera y Contreras, 1978; MacKenzie, 2001; Flores y Lincadeo, 2010; Gil-Agudelo *et al.*, 2011; Lucero *et al.*, 2013).

Both *A. tuberculosa* and *A. similis* lack sexual dimorphism, and sex can only be determined by direct observation of the color of the gonads and microscopic observations after dissection. Males have a white or cream-colored gonad, while female gonads are yellow or orange (Lucero-Rincon *et al.*, 2013; Manjarrés-Villamil *et al.*, 2013). Although most bivalves are gonochoric or dioecious, some can be hermaphrodites or change sexes with age (Breton *et al.*, 2017). Reproductive studies in *A. tuberculosa* and *A. similis* have shown that they spawn yearlong, although some reproductive peaks can be identified (2 to 5) depending on environmental conditions such as salinity, temperature, and precipitation (Squires *et al.*, 1975; Herrán 1983; Cruz, 1984; Borda y Cruz, 2004; Lucero *et al.*, 2012; Lucero-Rincon *et al.*, 2013; Manjarrés-Villamil *et al.*, 2013; García-Domínguez *et al.*, 2018).

Between August 2009 and August 2010, organisms described in this paper were collected in the intertidal zone of five mangrove areas of the Pacific coast of Colombia (Figure 1). Original sampling was directed to establish the abundance and reproductive cycles of the species; thus, the present paper does not present a complete picture of the frequency of hermaphroditism on these species, but rather an approximation derive by the opportunity of the observations.

At macroscopic level, organisms were evaluated for sexual maturity using the methodology described by Lucero-Rincon *et al.* (2013). At microscopic level, organisms were preserved using buffered formaldehyde, dehydrated, and embedded in paraffin wax following traditional histology techniques (Luna, 1968). Histological analyses of transversal and longitudinal sections of a width of 7 μm (including mantle, gonad, digestive gland, intestine, and gills) were performed and stained using Hematoxylin-Eosin (Herrán, 1983; Ampie y Cruz, 1989).

The macroscopic analysis of the gonadic state of 3,545 individuals of *A. tuberculosa* showed that 16 individuals (0.45 %) presented signs of hermaphroditism. These

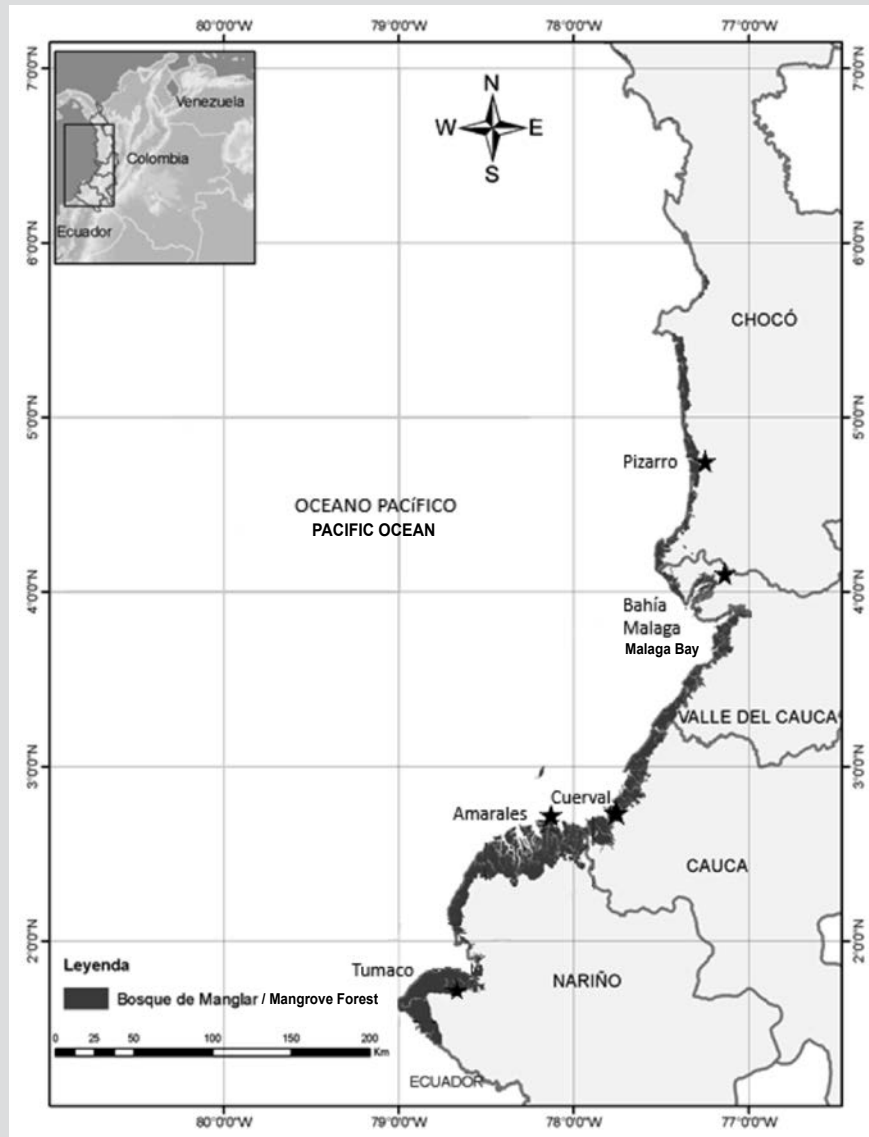


Figura 1. Sitios de estudio a lo largo de la costa pacífica de Colombia. Sitios de muestreo están marcados con una estrella.

Figure 1. Study sites along the Pacific coast of Colombia. Sampling sites are denoted by a star symbol.

(0,45 %) tenían signos de hermafroditismo. Estos individuos fueron observados en las localidades de Cuerval (un caso presente en 576 individuos analizados), Bahía Málaga (7 casos entre 1 093 individuos) y Tumaco (8 casos en 1 071 individuos). La longitud media de los organismos hermafroditas fue de $47,45 \pm 7,74$ mm, con los organismos tanto más grandes como más pequeños registrados en Bahía Málaga con 62,93 mm y 32,83 respectivamente. Estos individuos mostraron una gónada alargada y delgada, de color crema, típica de individuos masculinos, mientras que la gónada opuesta era de color naranja brillante, en forma de saco, típica de organismos femeninos (Figura 2). Estos organismos se consideraron maduros, ya que la gónada ocupaba más de 50 % de la cavidad corporal, con lóbulos gruesos irregulares que se extienden sobre toda la

individuals were observed in the locations of Cuerval (one case out of 576 individuals analyzed), Bahía Malaga (7 cases amongst 1,093 individuals), and Tumaco (8 cases in 1,071 individuals). The mean length of hermaphrodite organisms was 47.45 ± 7.74 mm, with both the largest and smallest organism registered in the Bahía Malaga site with 62.93 mm and 32.83 mm respectively. These individuals showed one elongated and thin gonad, cream in color, typical of male individuals, while the opposite gonad was bright orange, in the form of a sack, typical of female organisms (Figure 2). These organisms were considered as mature, since the gonad occupied more than 50 % of the body cavity, having irregular thick lobes that extent over the entire ventral surface from the anterior adductor muscle to the limits with the foot muscle

superficie ventral desde el músculo aductor anterior hasta los límites con el músculo del pie (Figura 3). La longitud de las valvas de la primera madurez de esta especie se ha estimado en 39,5 mm en el área (longitud total) y la curva de crecimiento mostró que la mayoría de los organismos analizados tenían aproximadamente dos años (Lucero *et al.*, 2012, 2013; Manjarrés-Villamil *et al.*, 2013). Ningún individuo de *A. similis* fue analizado macroscópicamente para hermafroditismo en este estudio.

De un total de 290 individuos de *A. tuberculosa* analizados utilizando técnicas histológicas estándar, 3,1 % (nueve individuos) mostró signos de hermafroditismo. Estos organismos fueron colectados en Pizarro (99 individuos analizados con 1 hermafrodita encontrado), Bahía Málaga (35 analizados y 4 hermafroditas encontrados), Cuerval (2 hermafroditas de 52 organismos analizados) y Tumaco (104 organismos analizados, 2 hermafroditas). Estos individuos mostraron túbulos seminíferos, células germinales y espermatidas en cantidades variables; los centros de los túbulos seminíferos se encontraban vacíos y el tejido conjuntivo interfolicular también eran claramente visible (Figura 4). Las células reproductivas también presentaron un núcleo grande en una posición central, según lo descrito por Ortiz *et al.* (2003) durante la espermatogénesis. Estos mismos individuos mostraron, en la otra gónada, folículos en desarrollo con un centro vacío y ovocitos no abundantes en su interior. Algunos ovocitos eran piriformes y estaban unidos a la pared del folículo, mostrando su etapa de desarrollo. El tamaño de las células varió entre 37 y 74 μm , algunas de estas células mayores de 70 μm . Los ovocitos secundarios mostraron una membrana nuclear definida y un núcleo central, lo que indica una transición hacia óvulos maduros (Figura 4). Se observó tejido conjuntivo interfolicular y células sexuales masculinas bordeando la pared folicular.

Sobre *A. similis*, se analizaron 336 placas histológicas para detectar signos microscópicos, encontrando 10 individuos (3,0 %) con signos de esta condición. Estos organismos fueron colectados en Pizarro (5,72 %; 4 hermafroditas de 68 organismos analizados), Bahía Málaga (2,94 %; 2 casos de 70 organismos) y Cuerval (1,8 %; 2 casos de 111 organismos). La descripción del tejido reproductivo fue similar a la de *A. tuberculosa*.

Se halló que los organismos hermafroditas se encontraban en la etapa de previtelogénesis, con gametos masculinos y femeninos separados y la presencia simultánea de espermatozoides y óvulos funcionales (hermafroditismo simultáneo). Los análisis histológicos mostraron células

(Figura 3). The length of the shell of the first maturity for the species in the area has been estimated at 39.5 mm (total length) and the growth curve showed that most organisms analyzed were approximately two years old (Lucero *et al.*, 2012, 2013; Manjarrés-Villamil *et al.*, 2013). No *A. similis* were macroscopically analyzed for hermaphroditism during this study.

A total of 290 individuals of *A. tuberculosa* were analyzed using standard histological techniques, 3.1 % (9 individuals) of them showed signs of hermaphroditism. These organisms were collected in Pizarro (99 organisms analyzed with one hermaphrodite found), Bahía Málaga (35 analyzed and 4 hermaphrodite organisms), Cuerval (2 hermaphrodites out of 52 analyzed organisms), and Tumaco (104 organisms analyzed, 2 hermaphrodites). These individuals showed seminiferous tubules, germinal cells, and spermatids in variable quantities; the center of empty seminiferous tubules and the interfollicular conjunctive tissue were also clearly visible (Figure 4). Reproductive cells also presented a large nucleus in a central position, as described by Ortiz *et al.* (2003) during spermatogenesis. These same individuals showed, in the other gonad, follicles in development with an empty center and non-abundant oocytes inside. Some oocytes were piriform and were attached to the follicle wall, showing their development or previtelogenesis stage. Cell size varies between 37 and 74 μm , a few of these cells larger than 70 μm . Secondary oocytes showed a defined nuclear membrane and central nucleolus, indicating a transition towards mature ovules (Figure 4). Interfollicle conjunctive tissue and male sexual cells were observed bordering the follicle wall.

Regarding *A. similis*, histologic slides of 336 organisms were analyzed, finding 10 individuals (3.0 %) with signs of this condition. These organisms were collected in Pizarro (5.72 %; 4 hermaphrodites out of 68 organisms analyzed), Bahía Málaga (2.94 %; 2 cases out of 70 organisms), and Cuerval (1.8 %; two cases out of 111 organisms), as well as 2 cases in Tumaco out of 87 analyzed organisms (2.30 %). The description of reproductive tissue was similar to that of *A. tuberculosa*.

Hermaphrodite organisms were found to be in the previtelogenesis stage, with separate male and female gametes, and the presence, at the same time, of functional spermatozooids and ovules (simultaneous hermaphroditism). Histological analyses showed active male and female reproductive cells, indicating that organisms are reproductively functional, which has been described in other mollusks (Olivares *et al.*, 2009). Other species of the genus *Anadara* have shown signs

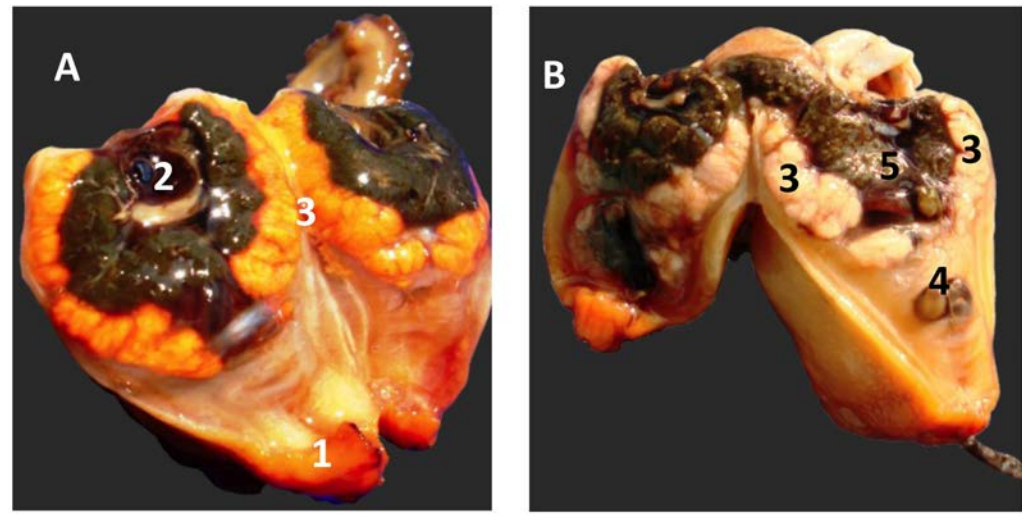


Figura 2. Corte transversal para observación macroscópica de coloración y forma de la gónada en organismos maduros de *A. tuberculosa* en bahía Málaga (longitud total = 58.0 mm) A: Hembra (gónada naranja); B: Macho (gónada crema). 1: Pie; 2: Glándula digestiva; 3: Gónada; 4: Intestino; 5: hepatopáncreas.

Figure 2. Transversal dissection for macroscopic observation of coloration and gonad shape in mature organisms of *A. tuberculosa* in Bahía Málaga (total length = 58.0 mm). A: Female organism (orange gonad); B: Male organism (cream gonad). 1: Foot; 2: Digestive gland; 3: Gonads; 4: Intestine; 5: Hepatopancreas.

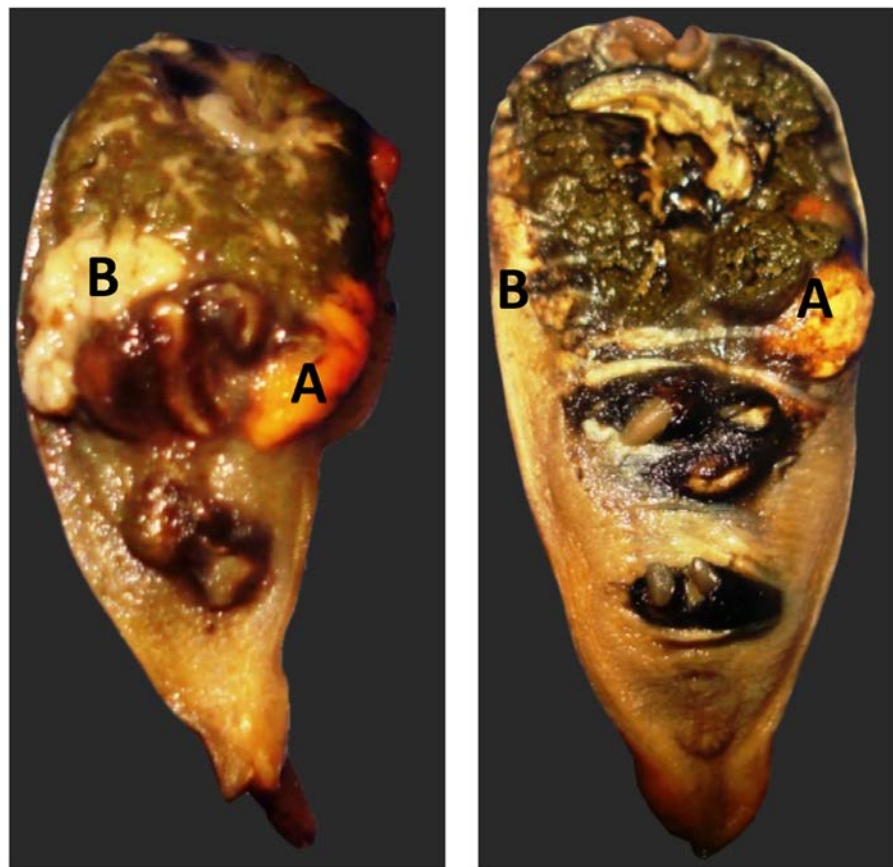


Figura 3. Corte transversal de *Anadara tuberculosa* hermafrodita, mostrando las diferencias de coloración en el mismo organismo. A: Gónada naranja; B: Gónada crema. Organismo colectado en Tumaco (longitud total = 53,0 mm).

Figure 3. Transversal cut of hermaphrodite *Anadara tuberculosa*, showing differences in gonad coloration in the same organism. A: Orange gonad; B: Cream gonad. Organism collected in Tumaco (total length = 53.0 mm).

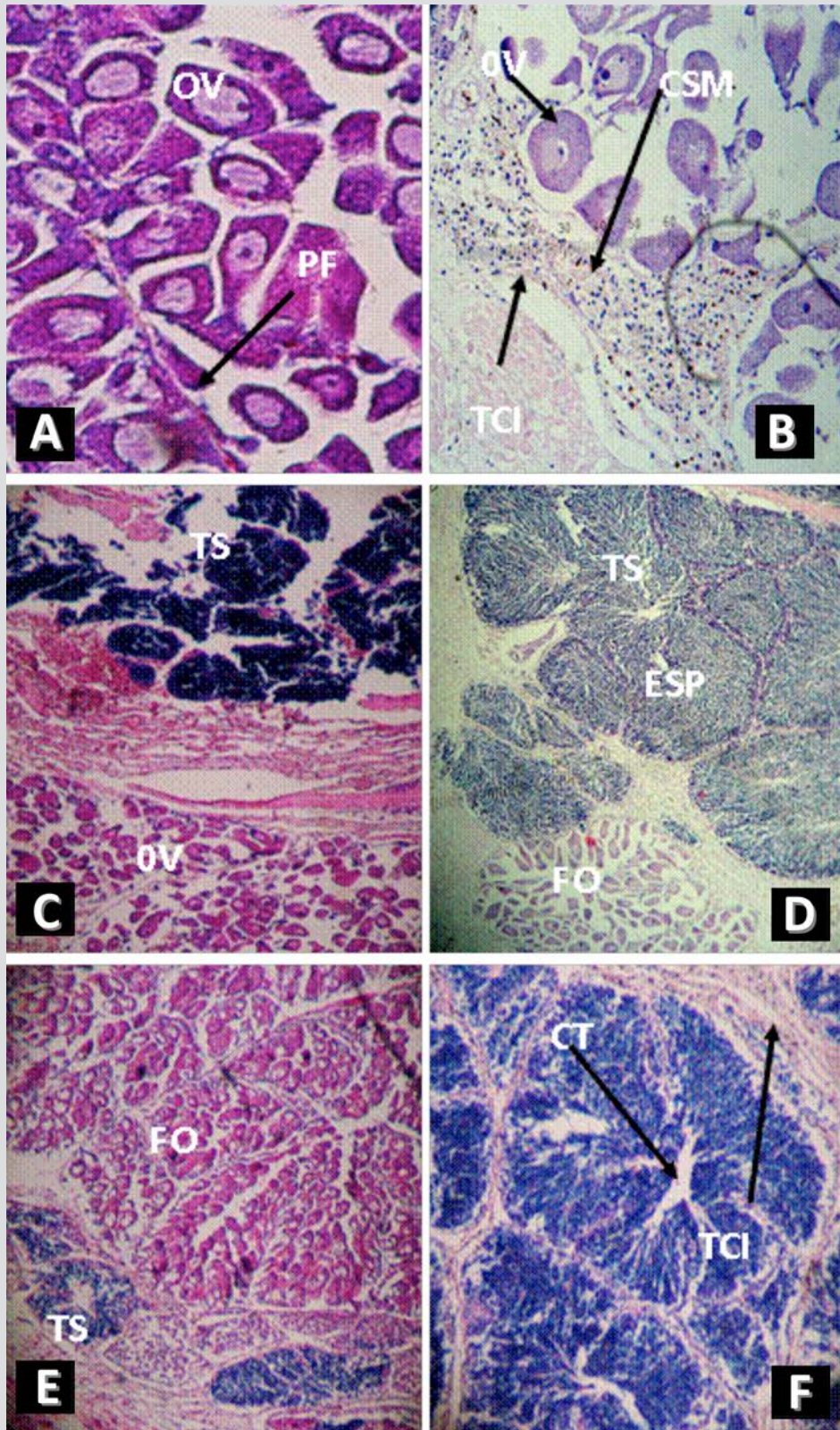


Figura 4. Microfotografías de las gónadas de *Anadara tuberculosa* hermafrodita teñidas con Hematoxilina y Eosina. A y B objetivo 10x, C–F objetivo 4x. TCI: tejido conjuntivo interfolicular; ESP: espermatozoides; TS: túbulos seminíferos; CTS: centro del túbulo seminífero; FO: folículo ovárico; PF: pared folicular; OV: ovocitos vitelados; CSM: células sexuales del macho alrededor del folículo.

Figure 4. Photomicrography of *Anadara tuberculosa* hermaphrodite gonads. Hematoxylin-Eosin stain. A and B 10x magnification, C – F 4x magnification. TCI: Interfollicular connective tissue; ESP: Spermatozooids; TS: seminiferous tubules; CTS: Center of the seminiferous tubules; FO: Ovaric follicle; PF: Follicle wall; OV: Vitelline oocytes; CSM: Male sexual cells around the follicle.

reproductivas masculinas y femeninas activas, indicando que los organismos son reproductivamente funcionales, lo que se ha descrito en otros moluscos (Olivares *et al.*, 2009). Otras especies del género *Anadara* han mostrado signos de hermafroditismo, incluyendo *Anadara granosa* (Broom 1983), *Anadara senilis* (Broom, 1985) y *Anadara scapha* (Baron y Clavier, 1992), que se consideran gonocóricas. Mzighani (2005) analizaron 600 individuos de *Anadara antiqua*, encontrado 4,7 % de organismos hermafroditas, indicando hermafroditismo protándrico debido a la dominancia de hembras en las clases de talla (41 mm). Flores y Lincadeo (2010) sugieren que un hermafroditismo protándrico en *A. tuberculosa* y *A. similis* podrían producir una fuerte variación de la relación sexual a diferentes clases de talla, pero no proveen evidencia de tales cambios.

Otros autores han descrito el hermafroditismo en *A. tuberculosa*. Pérez-Medina (2005) informó el desove de la porción testicular y ovárica del organismo en Santo Domingo, México, mientras que en Colombia Lucero-Rincón *et al.* (2013) y en Ecuador Panta-Velez *et al.* (2020) mostraron eventos similares, pero no dieron una descripción detallada de esta condición. Debido a la mayor proporción sexual (2,46:1), el mayor tamaño y abundancia de hembras respecto a machos (Lucero-Rincón *et al.* 2013) y a que los organismos hermafroditas fueron encontrados en la mayoría de sitios de muestreo, consideramos esta condición de hermafroditismo como una condición normal para ambas especies, potencialmente causada por mecanismos intrínsecos así como eventos extrínsecos (temperatura, salinidad, nutrientes u otros) no estudiados durante este proyecto. Se sugiere que futuros estudios en hermafroditismo de estos organismos se centren precisamente en determinar los factores que potencialmente afecten esta condición.

AGRADECIMIENTOS

Los autores desean expresar su agradecimiento a las instituciones (Invemar, Universidad del Valle, PNNC Sanquianga, WWF Colombia y Asconar) y a las personas (comunidades de la costa del Pacífico colombiano) que contribuyeron a este proyecto. El presente trabajo se llevó a cabo en el marco del proyecto “Potencial productivo de las poblaciones naturales de piangua *Anadara tuberculosa* y *Anadara similis* desde una perspectiva espacio-temporal en la costa pacífica colombiana”, financiado por el Ministerio de Agricultura y Desarrollo Rural de Colombia. (contrato 161-2008T-3459) y con el apoyo de BPIN PNIBM (años 2008 y 2009) y BEM (2010).

of hermaphroditism, including as *Anadara granosa* (Broom 1983), *Anadara senilis* (Broom, 1985), and *Anadara scapha* (Baron and Clavier, 1992), which are considered gonochoric. Mzighani (2005) analyzing 600 organisms of *Anadara antiqua*, found 4.7 % of hermaphrodite organisms, indicating protandrous hermaphroditism due to the dominance of females by size class (41 mm). Flores and Lincadeo (2010) suggested that a protandrous hermaphroditism of *A. tuberculosa* and *A. similis* might produce a strong variation of the sexual relation at different size classes, but provide no evidence of such changes.

Other authors described hermaphroditism in *A. tuberculosa* using macroscopic techniques. Pérez-Medina (2005) reported spawning of both the testicular and ovarian portion of the organism in Santo Domingo, Mexico, while in Colombia Lucero-Rincón *et al.* (2013) and Ecuador Panta-Velez *et al.* (2020) showed similar events, but not giving a detail description of this condition. Due to the largest sexual ratio (2.46:1), the larger size and abundance of female respect to male organisms (Lucero-Rincón *et al.*, 2013), and that hermaphrodite organisms were found in most sampling areas, we consider this condition of hermaphroditism as normal for both species, potentially caused by intrinsic mechanisms as well as extrinsic events (such as temperature, salinity, nutrients or others) not studied in this project. We suggest that future studies in the hermaphroditism of these organisms center precisely on the determination of factors potentially affecting this condition.

ACKNOWLEDGEMENTS

The authors would like to express our gratitude to the institutions (Invemar, Universidad del Valle, PNNC Sanquianga, WWF Colombia, and Asconar) and people (communities of the Colombian Pacific coast) that contributed to this project. The present work was carried out in the framework of the project “Potencial productivo de las poblaciones naturales de piangua *Anadara tuberculosa* y *Anadara similis* desde una perspectiva espacio-temporal en la costa pacífica colombiana”, financed by the Colombian Ministry of Agriculture and Rural Development of (contract 161-2008T-3459) and with the support of BPIN PNIBM (years 2008 and 2009) and BEM (2010).

BIBLIOGRAFÍA / LITERATURE CITED

- Ampie, C.L. y R.A. Cruz. 1989. Tamaño y madurez sexual de *Anadara tuberculosa* (Bivalvia: Arcidae) en Costa Rica. *Brenesia*, 31:21-24.
- Baron, J. and J. Clavier. 1992. Etude des populations de bivalves intertidaux sur le littoral sud-ouest de Nouvelle Calédonie. Orstom. Nouméa. 76 p. Available as: <https://docplayer.fr/110068999-Etude-des-populations-de-bivalves-intertidaux-sur-le-littoral-sud-ouest-de-nouvelle-caledonie.html>
- Borda, C. y R. Cruz. 2004. Reproducción y reclutamiento del molusco *Anadara tuberculosa* (Sowerby, 1833) en el Pacífico colombiano. *Rev. Invest. Mar.* 25(3): 185-195. Available as: [http://cpps.dyndns.info/cpps-docs-web/planaccion/biblioteca/pordinario/Colombia/Docs%20Incodor/Anadara%20Repro-Recluta%20\(2004-185\).pdf](http://cpps.dyndns.info/cpps-docs-web/planaccion/biblioteca/pordinario/Colombia/Docs%20Incodor/Anadara%20Repro-Recluta%20(2004-185).pdf)
- Breton, S., C. Capt, D. Guerra and D. Stewart. 2017. Sex determining mechanisms in bivalves. Review. Preprints, 2017060127 <https://doi.org/10.20944/preprints201706.0127.v1>). <https://doi.org/10.15517/rbt.v63i1.23114>
- Broom, M.J. 1985. The biology and culture of marine bivalve mollusks of the genus *Anadara*. *Iclarm Stud. Rev.*, 12, 37 p. Available as: <https://core.ac.uk/download/pdf/6515039.pdf>
- Cantera, J.R. y R. Contreras. 1978. Informe preliminar sobre el potencial malacológico aprovechable en el Pacífico colombiano. *Mem. I Sem. Ocean. Pac. Sudamer.*, 2: 440-474.
- Cruz, R.A. 1984. Algunos aspectos de la reproducción en *Anadara tuberculosa* (Pelecypoda: Arcidae) de Punta Morales, Puntarenas, Costa Rica. *Rev. Biol. Trop.*, 32(1):45-50. Available as: <https://revistas.ucr.ac.cr/index.php/rbt/article/view/24772/24987>
- Flores, L. and R. Lincadeo. 2010. Size composition and sex ratio of *Anadara tuberculosa* and *Anadara similis* in a mangrove reserve from the northwest of Ecuador. *Rev. Biol. Trop.*, 45: 541-546.
- García-Domínguez, F.A., A. De Haro-Hernández, A. García-Cuellar, M. Villalejo-Fuerte y S. Rodríguez-Astudillo. 2008. Ciclo reproductivo de *Anadara tuberculosa* (Sowerby, 1833) (Arcidae) en bahía Magdalena, México. *Rev. Biol. Mar. Oceanogr.*, 43(1): 143-152. <https://doi.org/10.4067/S0718-19572008000100015>
- Gil-Agudelo, D.L., S. Espinosa, M.F. Delgado, W.O. Gualteros, C.H. Lucero, L. Zapata, A.M. Roldán, C.J. Palacios, O. Muñoz, G. Mayor y J.R. Cantera. 2011. La pesquería tradicional de piangua el Pacífico colombiano, entre la subsistencia y el comercio. Diagnóstico de las principales pesquerías del Pacífico. *Marviva*: 49-79.
- Herrán, Y. 1983. Observaciones sobre el desarrollo gonadal de la “piangua” *Anadara tuberculosa* y *Anadara similis* en punta Soldado, bahía de Buenaventura. Tesis Departamento de Biología, Universidad del Valle, Cali. 110 p.
- Lucero C.H., J.R. Cantera y R. Neira. 2012. Pesquería y crecimiento de la piangua (Arcoida: Arcidae) *Anadara tuberculosa* en la bahía de Málaga del Pacífico colombiano, 2005-2007. *Rev. Biol. Trop.*, 60: 203-217. <https://doi.org/10.15517/rbt.v60i1.2754>
- Lucero-Rincón, C.H., J.R. Cantera, D.L. Gil-Agudelo, O. Muñoz, L.A. Zapata, N. Cortes, W.O. Gualteros y A. Manjarrés. 2013. Análisis espacio temporal de la biología reproductiva y el reclutamiento del molusco bivalvo *Anadara tuberculosa* en la costa del Pacífico colombiano. *Rev. Biol. Mar. Oceanogr.*, 48, no. 2: 321-334. <https://doi.org/10.4067/S0718-19572013000200011>.
- Luna, L.G. 1968. Manual of histological staining methods of the Armed Forces Institute of Pathology. Third edition. McGraw Hill, U.S.A. 258 p.
- MacKenzie, C.L. 2001. The fisheries for mangrove cockles, *Anadara* spp., from Mexico to Peru, with descriptions of their habitats and biology, the fishermen's lives, and the effects of shrimp farming. *Mar. Fish. Rev.*, 63(1): 1-39. Available as: <http://aquaticcommons.org/9760/1/mfr6311.pdf>
- Manjarrés-Villamil, A., C.H. Lucero-Rincón, W.O. Gualteros, J.R. Cantera y D.L. Gil-Agudelo. 2013. Abundancia y madurez sexual de *Anadara similis* en el manglar de Luisico, bahía Málaga, Pacífico colombiano. *Bol. Invest. Mar. Cost.*, 42 (2): 215-231. Available as: http://www.scielo.org.co/scielo.php?script=sci_arttext&pid=S0122-97612013000200001
- Mzighani, S. 2005. Fecundity and population structure of cockles, *Anadara antiquata* L. 1758 (Bivalvia: Arcidae) from a sandy/muddy beach near Dar es Salaam, Tanzania. *West. Indian Oc. J. Mar. Sci.*, 3: 221-225.
- Olivares, P.A., J.D. Madariaga, M.C. Álvarez y E. Bustos-Obregón. 2009. Hermafroditismo funcional de la gónada de *Fissurella crassa* (Mollusca: Fissurellidae). *Int. J. Morphol.*, 27(2):509-514. <https://doi.org/10.4067/S0717-95022009000200034>.
- Ortiz E., E. Uria, A. Silva Olivares, V. Tsutsumi y M. Shibayama. 2003. Estudio de la ultraestructura de la espermatogénesis de *Anadara tuberculosa* (Sowerby 1833) (Mollusca: Pelecypoda: Arcidae). *Hidrobiológica*, 132:145-150. Available as: http://www.scielo.org.mx/scielo.php?script=sci_arttext&pid=S0188-88972003000200007
- Panta-Vélez, R.P., A. Bermúdez-Medrandá, P. Mero, D. Arrieché y V. Acosta-Valvás. 2020. Reproductive cycle of *Anadara tuberculosa* (Sowerby, 1833) (Bivalvia: Arcidae) in a mangrove system of the Chone River Estuary, Ecuador. *Adv. Env. Biol.*, 14(2): 1-11 <https://doi.org/10.22587/aeb.2020.14.2.1>
- Pérez-Medina, D.R. 2005. Biología reproductiva de *Anadara tuberculosa* (Bivalvia: Arcidae) en el estero Santo Domingo. B.C.S., México. M. Sc. Tesis Inst. Politécn. Nal., Centro Interdisciplin. Cienc. Mar. (Cicimar). 71 p.
- Squires, H.G., M. Estévez, O. Barona and O. Mora. 1975. Mangrove cockles, *Anadara* spp. (Mollusca: Bivalvia) of the Pacific coast of Colombia. *Veliger*, 18(1): 57-68

RECIBIDO/RECEIVED: 29/05/2020

ACEPTADO/ACCEPTED: 24/11/2020