

**EL DESARROLLO DEL APARATO FILTRADOR EN SABALO AMERICANO (*Alosa sapidissima*), UN PEZ PLANCTIVORO: UN ESTUDIO PRELIMINAR**  
**THE DEVELOPMENTAL MORPHOLOGY OF THE FILTERING APPARATUS IN AMERICAN SHAD (*Alosa sapidissima*), A PLANKTIVOROUS FISH: A PRELIMINARY STUDY**

Por/By

M. Gregory Hammann  
Centro de Investigación Científica y de Educación Superior de Ensenada (CICESE),  
Departamento de Ecología Marina  
Ave. Espinoza No. 843, Adpo. Postal No. 2732  
Ensenada, Baja California, México  
P.O. Box 4844  
San Ysidro, CA 92072 USA

HAMMANN, M.G. 1985. El desarrollo del aparato filtrador en sábalo americano (*Alosa sapidissima*), un pez planctívoro: un estudio preliminar. The developmental morphology of the filtering apparatus in American shad (*Alosa sapidissima*), a planktivorous fish: a preliminary study. *Ciencias Marinas* 11(3): 5-20 (16)

## RESUMEN

Se determinó el desarrollo del aparato filtrador de sábalo americano (*Alosa sapidissima*) mediante mediciones en el primer arco branquial derecho. Las longitudes del primer arco branquial, sus branquiespinas y el espacio interbranquiespinal aumentaron con longitud corporal. El número de branquiespinas del primer arco aumentó con la longitud corporal asintóticamente. Se encontró que una ecuación empírica para determinar indirectamente el espacio dentro de las branquiespinas (interbranquiespinas) sobreestima cuando es comparada con mediciones directas. Se propone una relación nueva que se ajusta mejor a los datos.

## ABSTRACT

The development of the filtering apparatus in American shad (*Alosa sapidissima*) was determined through measurements on the first right gill-arch. The lengths of the first gill-arch, its gill-rakers, and the gap between the gill-rakers increased with body length. The number of gill-rakers on the first arch increased asymptotically with body length. An empirical equation to indirectly determine the gill-raker gap was found to overestimate when compared to direct measurements. A new relation that better fits the data set is proposed.

## INTRODUCCION

Se han realizado muchos estudios sobre el comportamiento y la morfología funcional relacionados con la alimentación de los peces planctívoros. Un buen trabajo de repaso (Durbin, 1979) se presentó en un symposium de los sistemas depredador-presa

## INTRODUCTION

There have been many studies on the behavior and functional morphology of planktivorous fishes in relation to feeding. One of the better review papers on the subject (Durbin, 1979) was presented at a symposium on predator-prey systems, and grew

el cual se desarrolló a partir de los estudios de Durbin con un pez planctívoro (*Brevoortia tyrannus* de la costa atlántica de Norteamérica (EUA). Generalmente, los tipos de alimentación planctívora caen entre dos extremos: alimentación de partículas o por medio de filtración. Existe una serie de adaptaciones del tracto digestivo asociadas con este hábito micrófago, incluyendo la pérdida de los dientes, el desarrollo de las branquiespinas, el aumento de la longitud del intestino, y el desarrollo de una especie de órgano epibranchial (Nelson, 1967). Con el hábito alimenticio de filtración, la estructura y "la luz de malla" de estas branquiespinas "especialmente adaptadas" es muy importante para capturar la presa platónica (Aleev, 1969; Gosline, 1971; Alexander, 1974).

Se ha encontrado que los cambios en los hábitos alimenticios de los peces planctívoros juveniles están asociados con cambios en el desarrollo del aparato filtrador. *Brevoortia tyrannus* (June y Carlson, 1971) cambia de una dieta de zooplancton cuando son larvas a una dieta de fitoplancton cuando son adultos. June y Carlson (1971) encontraron que las branquiespinas de las larvas son rudimentarias y no tienen función. Ellos concluyeron que la incorporación de fitoplancton en la dieta de prejuveniles y juveniles de esta especie es principalmente una función de la capacidad de filtración de las branquiespinas. Un cambio semejante en la dieta se encontró en la sardina (*Sardinops ocellata*) y la anchoveta (*Engraulis capensis*) por King y Macleod (1976).

El sábalo americano, *Alosa sapidissima*, es un pez anádromo grande de la familia Clupeidae. Es un pez planctívoro y muestra muchas de las adaptaciones para tal existencia. Sus dientes son pequeños y débiles (Scott y Crossman, 1973), tiene un pequeño órgano epibranchial (Nelson, 1967), el intestino es largo con muchas vueltas, y tiene numerosas, branquiespinas largas (observación personal). En un estudio de hábitos alimenticios del sábalo americano en el estuario de Río Columbia (EUA), fue evidente que esta especie utiliza ambos tipos de alimenta-

from Durbin's work on the Atlantic menhaden (*Brevoortia tyrannus*) on the Atlantic coast of North America. Generally, planktivorous feeding falls on or between two extremes: particulate and filter feeding. There are a series of gut adaptations associated with this microphagous habit, including loss of teeth, proliferation of gill-rakers, lengthening of the intestine, and the development of a "gizzard" (an advanced epibranchial organ) (Nelson, 1967). In a filtering mode of feeding, the structure and "mesh size" of these "specially adapted" gill-rakers becomes important in the capture of various planktivorous prey (Aleev, 1969; Gosline, 1971; Alexander, 1974).

Changes in the feeding habits of young planktivorous fishes have been found to be associated with developmental changes in the filtering apparatus. Atlantic menhaden (June and Carlson, 1971) change from a larval diet of zooplankton to an adult diet consisting almost totally of phytoplankton. June and Carlson (1971) found that the gill-rakers of larvae are rudimentary and have no obvious function, and concluded that the incorporation of phytoplankton into the diet of prejuveniles and juveniles is largely a function of the increasing straining capacity of the developing gill-rakers. A similar diet change was found in the pilchard (*Sardinops ocellata*) and the anchovy (*Engraulis capensis*) by King and Macleod (1976).

American shad, *Alosa sapidissima*, is a large anadromous clupeid. It is a planktivorous fish and shows many of the special adaptations for such an existence. Its teeth are small and weak (Scott and Crossman, 1973), there is a small epibranchial organ (Nelson, 1967), its intestine is long and convoluted, and there are numerous and long gill-rakers (personal observation). In a food habit study of American shad in the Columbia river estuary, it became evident that American shad utilizes both particulate and filtering modes of feeding (Hammann, 1982). Calanoid copepods were found to be among the major prey items (Hammann, *et al.* in prep.).

ción: filtración y particulado (Hammann, 1982). Se encontró que una de las presas más importantes fue el copépodo calanoideo (Hammann, *et al.*, en prep.).

Estudiando otra especie del mismo género (*Alosa pseudoharengus*), Janssen (1976a, 1978) encontró que ambos tipos de alimentación son utilizados para depredar sobre el zooplankton. En el laboratorio se determinó que la alimentación por filtración es más efectiva para alimentarse con copépodos calanoideos (Janssen, 1976b).

Con el crecimiento de un pez planctívoro, cualquier cambio en el desarrollo de la estructura y la "luz de malla" del aparato filtrador debe reflejarse en los contenidos estomacales. Esto permitiría compartir un recurso que comunmente es usado por diferentes clases de tamaño de peces. Este trabajo pretende un análisis preliminar del desarrollo del aparato de filtración del sábalo americano y comenta de un método indirecto para calcular el espacio dentro de las branquiespinas (interbranquiespinal).

## MÉTODOS

Se colectaron los organismos en cooperación con la planta de la Estación Biológica de Campo en Hammond, Or., EUA, del Servicio Nacional de Pesquerías Marinas, durante los meses de agosto y septiembre de 1980, con una red de cerco de 200 x 10 m en varias estaciones del estuario el Río Columbia (EUA) (Fig. 1). Los peces fueron seleccionados para representar el mayor de número de grupos posibles de 10 mm de longitud total. La estructura branquial derecha fue tomada de cada espécimen mayor de 90 mm LT y preservado en alcohol a 70%. Los especímenes más pequeños fueron preservados enteros y disectados usando un microscopio estereoscópico. King y Macleod (1976) encontraron una similitud completa entre los dos lados del arco branquial en la sardina y anchoveta las cuales estudiaban.

El primer arco branquial fue disectado de los otros cuatro usando un microscopio Nikon 12 - 60 X zoom para asegurar que no hubo daños o pérdida de ninguna branquies-

Studying the congeneric alewife (*Alosa pseudoharengus*), Janssen (1976a, 1978) found that both particulate and filtering modes of feeding are utilized to prey upon zooplankton. In the laboratory, filter feeding was determined to be most effective for feeding upon calanoid copepods (Janssen, 1976).

With growth of a planktivorous fish any developmental changes in the structure and "mesh size" of the filtering apparatus should be reflected in the stomach contents. This would allow for the partitioning of a resource commonly used by different size groups of the fish. This paper reports the preliminary results on the development of the filtering apparatus of American shad, and comments on an indirect method to calculate the gap between the gill-rakers.

## METHODS

American shad were collected in cooperation with the National Marine Fisheries Service Biological Field Station staff at Hammond, Oregon, USA, during the months of August and September (1981) with a 200 m purse seine at various locations in the Columbia river estuary on the Oregon/Washington border, USA (Fig. 1). Fish were selected to represent as many 10 mm length groups as possible. The right gill assembly was removed from each specimen larger than 90 mm and preserved in alcohol. Smaller specimens were preserved whole and dissected under a stereomicroscope. King and Macleod (1976) reported finding complete similarity between the left and right sides of the gill assembly in the pilchard and anchovy.

The first gill-arch was dissected from the remaining four gill-arches using a Nikon 12-60 zoom stereomicroscope ensuring that there was no damage or loss of any gill-rakers. All measurements were made on this first gill-arch. An eyepiece micrometer was calibrated with a Zeiss 5 ± 100/100 mm stage micrometer allowing measurements to 0.001 mm.

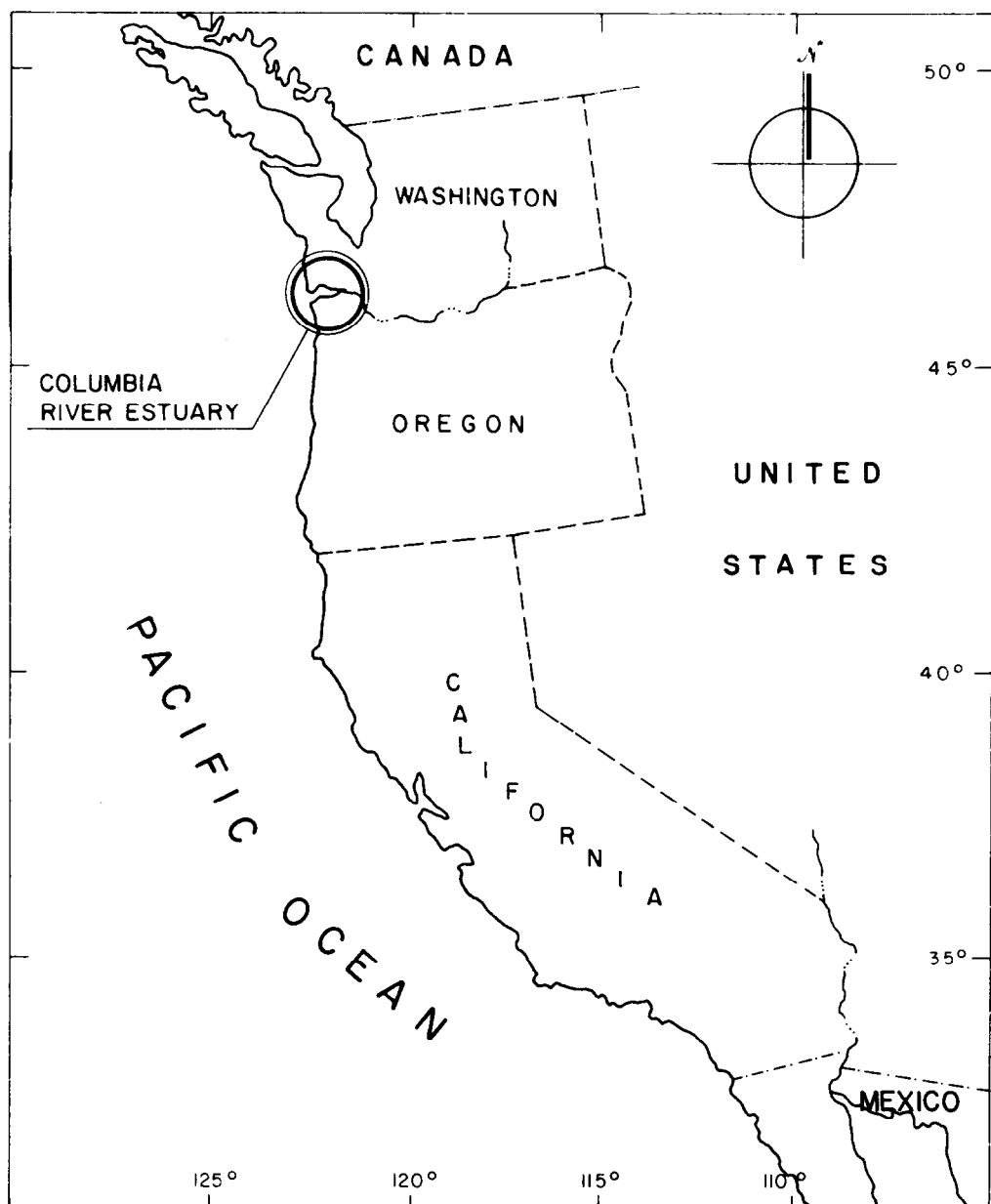


FIG. 1. Mapa de la costa del Pacífico que ubica el estuario del Río Columbia.  
Map of the Pacific coast of North America showing the Columbia River Estuary.

pina. Todas las mediciones fueron hechas en el primer arco. Un micrómetro ocular fue calibrado con un micrómetro de etapa Ziess  $5 \pm 100/100$  mm lo cual permitía medidas hasta 0.001 mm.

The parameters examined were:

- (i) Total gill-arch length.
- (ii) Length of upper and lower gill-arch limbs.

Los parámetros examinados fueron:

- (i) Longitud total del arco branquial.
- (ii) Longitud de los arcos superior e inferior.
- (iii) Número total de las branquiespinas
- (iv) Número de branquiespinas del arco superior e inferior.
- (v) Longitud promedio de las branquiespinas del arco total.
- (vi) Longitud promedio de las branquiespinas del arco superior e inferior.
- (vii) Espesor promedio de las branquiespinas del arco total.
- (viii) Espesor promedio de las branquiespinas del arco superior e interior.
- (ix) Espacio promedio interbranquiespinal del arco total.
- (x) Espacio promedio interbranquiespinal del arco superior e inferior.

- (iii) Total number of gill-rakers.
- (iv) Number of gill-rakers on upper and lower gill arch limbs.
- (v) Total mean gill-raker length.
- (vi) Mean gill-raker length for upper and lower gill arch limbs.
- (vii) Total mean gill-raker width.
- (viii) Mean gill-raker width for upper and lower gill arch limbs.
- (ix) Total mean gap between gill-rakers.
- (x) Mean gill-raker gap for upper and lower gill arch limbs.

The gill structures of 17 American shad were examined. All mean values were calculated from measurements on five gill rakers evenly spaced in each of the three sections (A,B,C) as shown in figure 2. The lower limb (sections A and B) is composed of the hypobranchial and ceratobranchial bones, while the upper limb is composed of the epi-branchial bone.

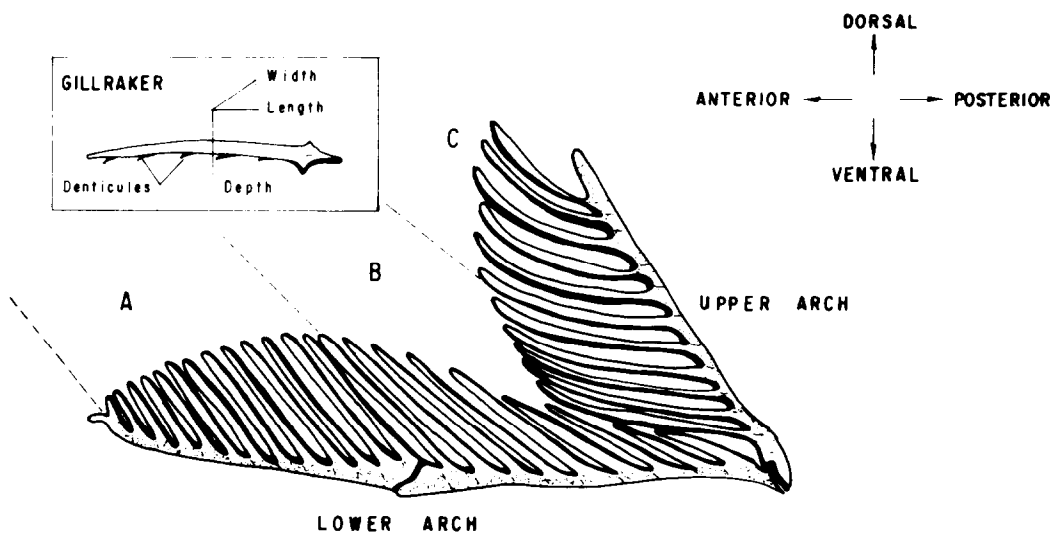


FIG. 2. Vista lateral generalizada del primer arco branquial izquierdo con detalle de una branquiespina. Generalized lateral view of the first left gill-arch showing detail of a gill-raker.

Las estructuras branquiales de 17 especímenes de sábalo americano fueron examinados. Todos los promedios fueron calculados de mediciones de cinco branquiespinas situadas igualmente en cada una de las

To assure that a subsample of 15 gill-rakers truly represents the entire gill-arch, mean lengths were compared between them. No statistical difference was found between the mean total length of the gill-rakers on

tres secciones (A, B y C) mostradas en la figura 2. La rama inferior (secciones A y B) está compuesta por los huesos hipobranquial y ceratobranquial; la rama superior está compuesta por el hueso epibranquial.

Para asegurar que una submuestra de 15 branquiespinas representa el arco branquial total, se compararon sus longitudes promedios. No se encontró ninguna diferencia estadística entre la longitud promedio total y la longitud promedio de la submuestra de 15 branquiespinas para un ejemplar de 549 mm ( $t = 0.73$ ;  $p = 0.05$ ) y otro de 260 mm ( $t = 0.44$ ;  $p = 0.05$ ). Otra comparación semejante del promedio del espacio interbranquial de un ejemplar de 240 mm tampoco demostró una diferencia estadística entre los promedios total y submuestra ( $t = 0.31$ ;  $p = 0.05$ ).

La siguiente fórmula empírica (modificada de King y Macleod, 1976) usada para calcular el espacio interbranquial fue probada para sábalo americano y comparada con mediciones directas:

$$G = \frac{T - (R \times W)}{R + 1}$$

donde T = la longitud total del arco branquial, R = el número total de branquiespinas, y W = el espesor promedio de las branquiespinas del arco total.

Para mostrar la relación entre las mediciones de los parámetros y la longitud total del pez, se graficaron puntos y se representaron por una línea calculada por el método de regresión lineal de mínimas cuadradas.

## RESULTADOS

De los cinco arcos branquiales del sábalo americano, únicamente los primeros cuatro se usan para filtrar (Fig. 3). El quinto arco es modificado como un órgano epibranquial el cual acumula las partículas de alimento antes de pasarlas al esófago.

Las espinas branquiales consisten de varas aplanadas, ligeramente curvadas, donde

the first arch and that of the 15 gill-raker subsample for a 549 mm ( $t = 0.73$ ;  $p = 0.05$ ) and a 260 mm ( $t = 0.44$ ;  $p = 0.05$ ) shad. A similar comparison of the mean gap between the gill-rakers of a 240 mm shad also showed no statistical difference between the mean subsample gap and the total mean gap ( $t = 0.31$ ;  $p = 0.05$ ).

The following empirical formula (modified from King and Macleod, 1976) used to calculate the gap between the gill-rakers was tested for American shad and compared to actual gap measurements.

$$G = \frac{T - (R \times W)}{R + 1}$$

where T = the gill-arch length, R = the total number of gill-rakers, and W = the mean gill-raker width.

To illustrate the relation between the measurements and counts of various gill-arch structures, points were plotted and represented by a line calculated from the least squares method of linear regression.

## RESULTS

Of the five gill arches in American shad, only the first four are used in filtering (Fig. 3). The fifth gill-arch is modified into an epibranchial organ which accumulates food particles prior to their ingestion.

The gill-rakers consist of slightly curved, flattened rods on which are located several small denticles. The denticles are unidirectional, pointing anteriorly at an angle of about 30° to the main axis of the gill-raker, and are arranged bilaterally along the entire length of the raker (Fig. 4). The denticles occasionally occur in pairs, and in a pattern that places them in the spaces between the denticles of an adjacent raker. Denticles of adjacent rakers are, however, often found directly across, and pointing towards each other (Fig. 5). The denticles appear to be simple spine-like projections.

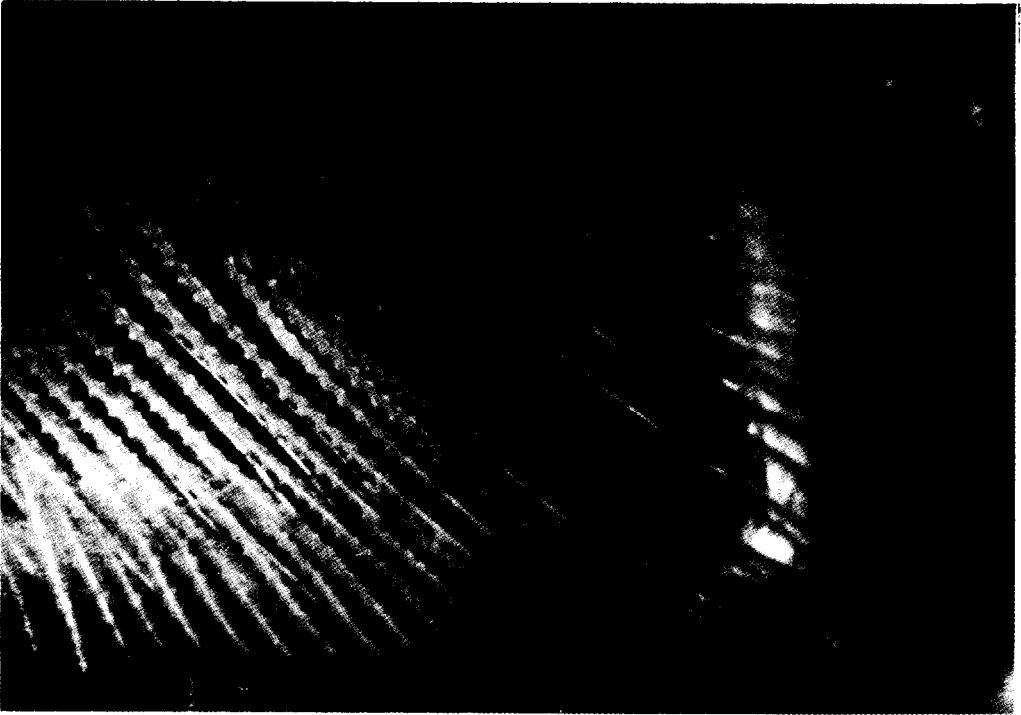


FIG. 3. Microfotografía del arco branquial izquierdo que muestra la relación entre los cuatro arcos. (20 X)  
Microphotograph of a left gill-arch showing the relation between the four gill-arches. (20 X)

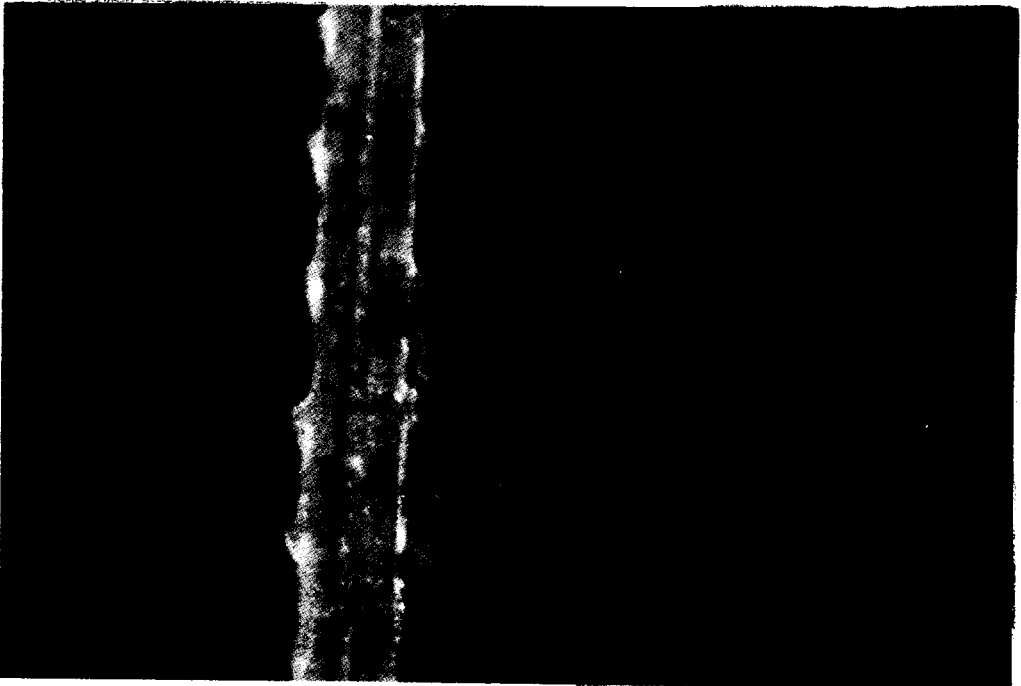


FIG. 4. Microfotografía que muestra detalle de una branquiespina y sus denticulos. (60 X).  
Microphotograph showing detail of a gill-raker and its denticles. (60 X).



FIG. 5. Microfotografía que muestra el paralelismo entre las branquiespinas y la posición relativa de los denticulos. (60 X).  
Microphotograph showing parallelism between gill-rakers and the relative position of the denticles. (60 X).

se encuentran denticulos pequeños. Los denticulos son unidireccionales, dirigidos anteriormente a un ángulo de  $30^\circ$  al eje principal de la branquiespina, y son organizados bilateralmente a lo largo de la espina (Fig. 4). Ocasionalmente, los denticulos ocurren en pares, y en un patrón el cual los sitúa en los espacios entre los denticulos de la branquiespina adyacente, sin embargo, muy a menudo se encuentran directamente enfrente de y dirigidos hacia uno y otro. (Fig. 5). Los denticulos parecen ser proyecciones como espinas sencillas.

#### A. Longitud del pez y longitud del arco branquial.

La longitud del arco branquial aumenta con la longitud del pez (Fig. 6). El arco inferior aumenta ligeramente más rápida, y es más largo siempre que el arco superior. Esto sugiere que la rama inferior contribuye más al desarrollo futuro del arco total en agregar más branquiespinas nuevas y más

#### A. Fish length and gill-arch length.

The gill-arch length increases with body length (Fig. 6). The lower arch increases slightly faster, and is longer at all body lengths than the upper arch. This suggests that the lower arch contributes most to the further development of the total gill-arch by adding more new gill-rakers and more length than the upper arch, thus representing a greater proportion of the total filtering area. The presence of rudimentary, seemingly non-functional gill-rakers at the anterior-most end of the lower gill-arch (see Fig. 5) supports this idea.

#### B. Fish length and gill-raker length.

The length of the gill-rakers of both the lower and upper arches increases with body length at very similar rates (Fig. 7). At each body length, the mean gill-raker length of the upper arch is slightly longer than that of the lower arch, probably due to the presence of fewer rudimentary gill-rakers.



longitud que la rama superior, y, por lo tanto, representa una mayor proporción del área total de filtración. La presencia de branquiespinas rudimentarias en el punto anterior de la rama inferior apoya esta idea (ver Fig. 5).

**B. Longitud del pez y longitud de las branquiespinas.**

La longitud de las branquiespinas de ambas ramas del arco branquial aumenta casi linealmente con la longitud del pez y a una tasa aproximadamente igual (Fig. 7). El promedio de longitud de las branquiespinas del arco superior es ligeramente más largo que el del arco inferior, probablemente debido a la presencia de menos branquiespinas rudimentarias.

**C. Fish length and gill-raker number.**

The number of gill-rakers was found to increase nearly linearly with body length only within a certain range. The drop-off at the low end corresponds to the larval development of gills and gill-rakers. With increasing body length, however, it becomes apparent that a maximum number of gill-rakers is reached. Unfortunately, I have to assume that my one adult specimen is not an outlier. Furthermore, since I have such a large space between samples, there may be a steady increase instead of an asymptote (Fig. 8).

**D. Fish length and gill-raker width.**

Generally, the gill-rakers of the upper and lower gill-arch grow thicker over time, increasing their width as the fish grows (Fig. 9).

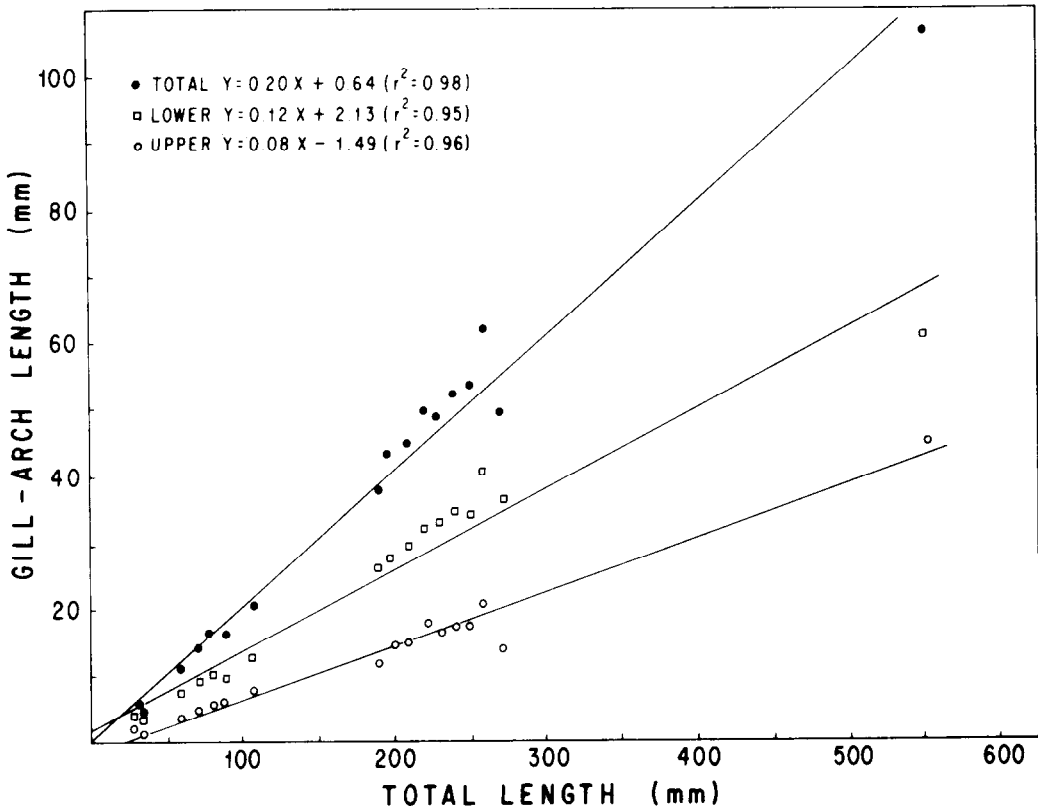


FIG. 6. Longitud del primer arco branquial contra longitud total del pez (N= 17).  
Length of the first gill-arch plotted against total body length (N= 17).

## EL DESARROLLO DEL APARATO FILTRADOR

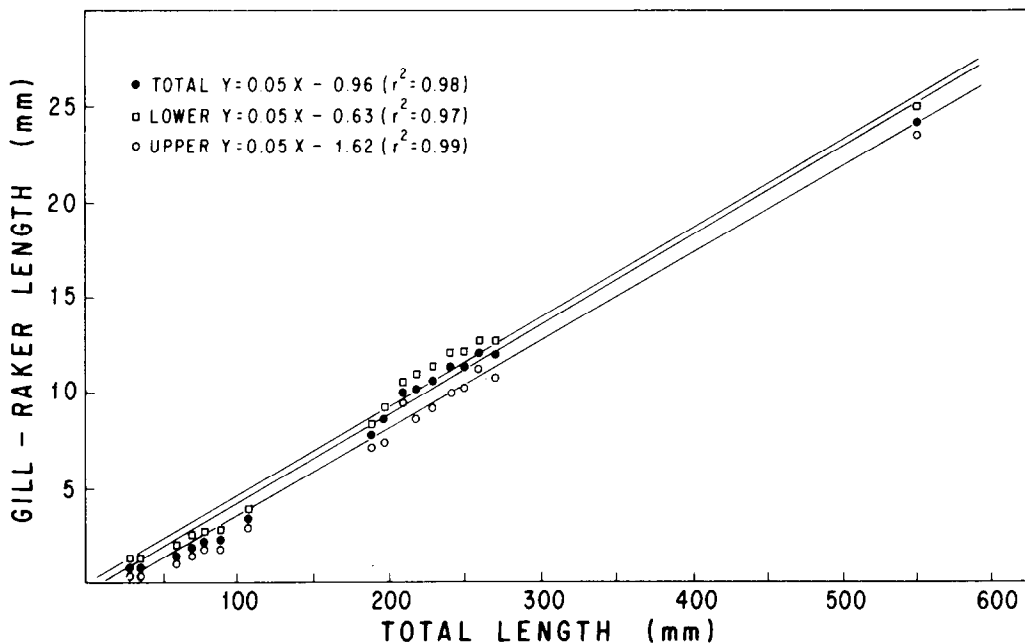


FIG. 7. Promedio de longitud de branquiespinas contra longitud total del pez (N = 17).  
Mean gill-raker length plotted against total body length. (N = 17).

### C. Longitud del pez y número de branquiespinas.

El número de branquiespinas aumenta casi linealmente con la longitud corporal sólo entre un cierto rango. La caída de la curva en el extremo inferior corresponde al desarrollo larval de las branquias y las branquiespinas. Con el aumento en la longitud del pez, se alcanza un número máximo de branquiespinas. Desafortunadamente, tengo que asumir que mi espécimen adulto no es un punto fuera. Aun más, como hay un grande intervalo entre ejemplares, debe de haber un aumento uniforme en lugar de un máximo (Fig. 8).

### D. Longitud del pez y espesor branquiespinal.

Generalmente, las branquiespinas del arco branquial aumentan en espesor con el tiempo mientras que crece el pez (Fig. 9).

### E. Longitud del pez y espacio interbranquial.

Una revisión de la figura 10 muestra un aumento del espacio interbranquiespinal

### E. Fish length and gill-raker gap.

An examination of figure 10 shows an increase of the gap between the gill-rakers as the body length increases. If one can rely on the slopes of the lines, they show that, in the case of the calculated gaps, the gaps on the upper arch increase at a slightly faster rate than those of the lower arch, causing a crossover. This tendency, however, is seen reversed for the measured gaps.

The most striking find in this figure is that the calculated gaps are consistently larger than the measured gaps. Furthermore, in the measured gap plots, it appears that at approximately 300 mm in body length, the gaps begin to level off, where in the calculated gap plots, this leveling off is not apparent.

## DISCUSSION

This analysis alone leaves the story incomplete, still lacking direct comparisons to length frequencies of consumed prey,

con la longitud del pez. Si observamos las pendientes de las líneas, nos muestran que los espacios en el arco superior aumentan a una tasa ligeramente más rápida que aquellos del arco inferior, provocando que se crucen, en el caso de los espacios calculados. Esta tendencia, sin embargo, se invierte para los espacios medidos.

El más sorprendente encuentro en esta figura es que los espacios interbranquiespinales calculados son más grandes consistentemente que los medidos. Además, en las gráficas de espacios medidos, a aproximadamente 300 mm longitud total, se alcanza una asíntota, pero en las gráficas de espacios calculados, ésta no es aparente.

length frequencies of prey available in the environment, and behavioural information on just how the filtering apparatus functions and is used by American shad. Nevertheless, important conclusions can be made which warrant discussion.

An increase in the effective filtering area with body length is apparent since both the gill-arch and gill-rakers increase in length with body size. The means that a larger shad can consume more, which is what is observed in stomach analysis (Hammann, 1982).

The number of gill-rakers increases with body length at approximately the

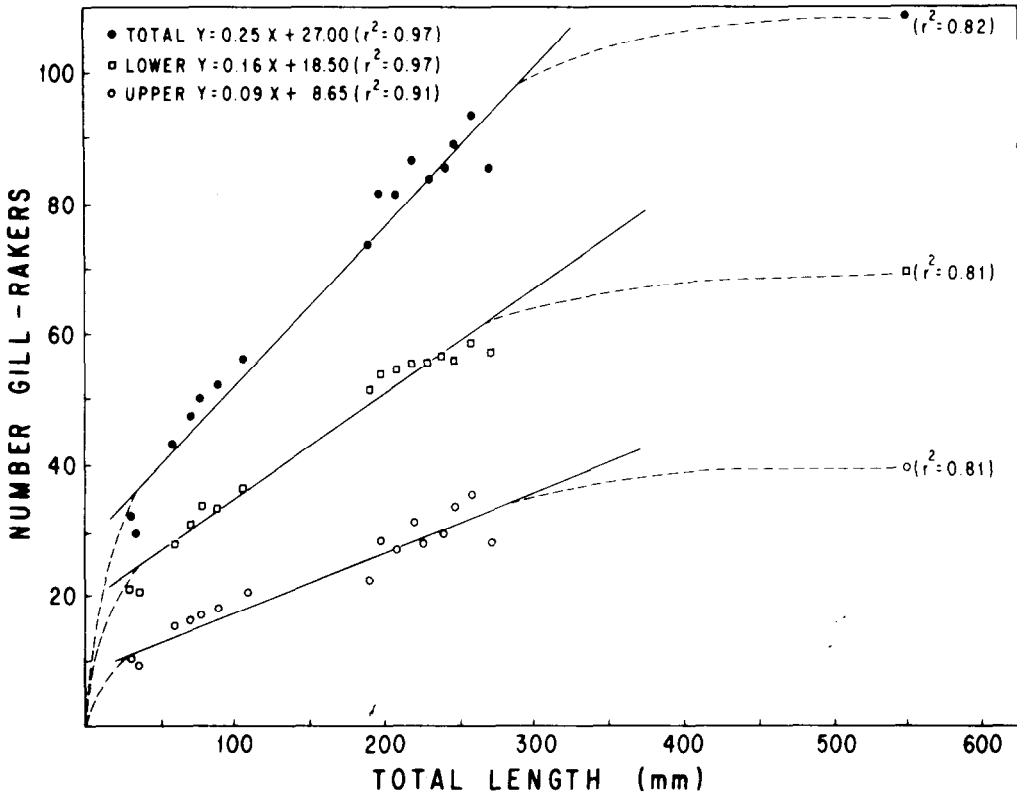


FIG. 8. Número de branquiespinas del primer arco branquial contra longitud total. El último punto (549 mm LT) no se incluye en las regresiones (N = 16).  
 Number of gill-rakers on the first gill-arch plotted against total body length. The last point (549 mm TL) is not included in the regression equations (N = 16).

EL DESARROLLO DEL APARATO FILTRADOR

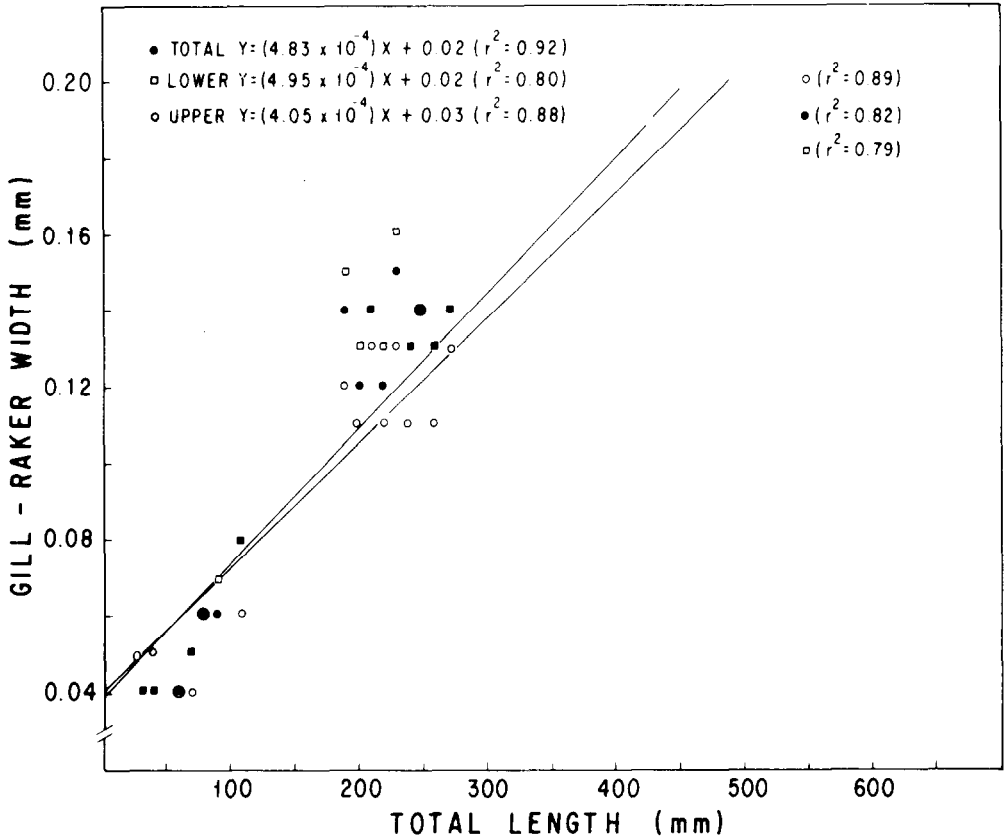


FIG. 9. Promedio espesor de las branquiespinas contra longitud total del pez. Las curvas para los arcos total e inferior están sobrepuestas. El último punto (549 mm LF) no se incluye en las regresiones (N = 16).  
 Mean gill-raker width plotted against total body length. The curves for the total and lower gill-arches are superimposed. The last point (549 mm TL) is not included in the regression equations (N = 16).

DISCUSION

Este análisis aislado, muestra la historia incompleta aun con la falta de comparaciones directas para frecuencias de longitudes de presa consumida, frecuencias de longitud de presa disponible en el medio ambiente, e información de comportamiento de como el aparato filtrador funciona y es usado por el sábalo americano. Sin embargo, importantes conclusiones se pueden hacer, las cuales valen discutir. Un aumento del área efectiva de filtración con la longitud corporal es aparente ya que el arco branquial y las branquiespinas aumentan en longitud con el tamaño del cuerpo. Esto significa que un sábalo americano grande puede comer más que uno chico, lo cual se observa en el análisis estomacal (Hammann, 1982).

same rate as the gill-arch increases in length, but, as stated earlier, only within the size range of about 30 to 300 mm. This suggests that during the juvenile period of rapid growth, new gill-rakers are being constantly added to the gill-arch. Thus, the gap between the gill-rakers should be constant along the arch, and constant with growth until the number of gill-rakers becomes constant. At that moment, one would expect the gap to continue increasing at the same rate that the gill-arch is becoming longer. However, the gap increases with body length at a very different rate than the gill-arch increases in length. It is unclear exactly how the gap size changes past a body length of 270 mm due to the lack of sufficient samples in that range.

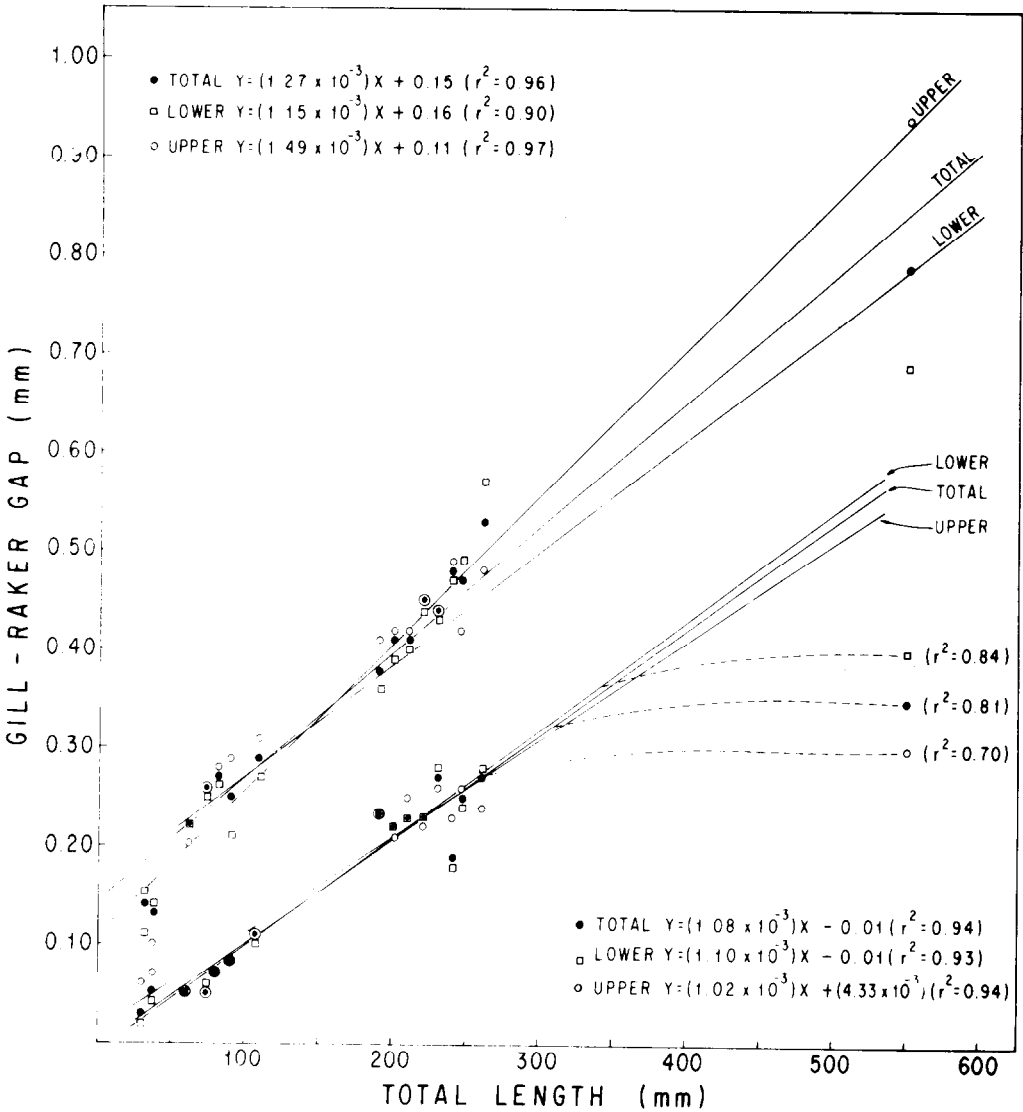


FIG. 10. Promedio espacio interbranquiespinal contra longitud total de pez. El grupo superior de líneas es de espacios calculados (N = 16); el grupo inferior de líneas es de espacios medidos (N = 15). Debido a daños, no se midió ni calculó el espacio para longitud total 270 mm. Para las regresiones de espacios medidos, no se incluye el último punto (549 mm I.T.), aunque la correlación que resultaría si estuviera incluido está marcada.  
 Mean gill-raker gap plotted against total body length. The upper group of lines is from calculated gaps (N = 16), while the lower group is from measured gaps (N = 15). Due to damage, the gap was not measured or calculated for total length 270 mm. For the measured gap plots, the last point (549 mm) is not included in the regression equation although the correlation resulting from its inclusion is shown.

El número de branquiespinas aumenta con la longitud total del pez a una tasa casi igual a la que el arco branquial aumenta en

To more completely understand the development of the gaps along the gill-arch, one must consider the width of the gill-

largo, pero, como se dijo anteriormente, dentro el rango de 30 a 300 mm. Esto sugiere que durante el período juvenil de crecimiento rápido, nuevas branquiespinas son agregadas constantemente. En consecuencia el espacio interbranquiespinal debe ser constante a lo largo del arco, y constante con el crecimiento hasta que el número de branquiespinas es constante. Hasta ese punto uno podría esperar que el espacio aumentara a la misma razón a la que el arco branquial aumentara en longitud. Sin embargo, el espacio interbranquial aumenta con la longitud corporal a una razón muy diferente de la del arco branquial. No está muy claro exactamente como cambia el tamaño del espacio interbranquiespinal cuando el cuerpo del pez sobrepasa la longitud de 260 mm, debido a la falta de muestras suficientes en ese rango.

Para obtener un entendimiento más completo del desarrollo de los espacios interbranquiespinales a lo largo del arco branquial, hay que tomar en cuenta el espesor de las branquiespinas. Como ya se mostró, el espesor aumenta con la longitud del pez, a medida que las branquiespinas se desarrollan. En consecuencia, los espacios interbranquiespinales son más grandes en los puntos terminales del arco, donde se encuentran las nuevas y delgadas branquiespinas desarrollándose. Con esto, se puede entender que al considerar los promedios del tamaño de los espacios y los espesores en el arco, la capacidad real de filtración del arco no está bien representada. Esto se debe a que aun cuando el número total de branquiespinas aumenta, el porcentaje que están desarrollando (aumentando en longitud y espesor, y disminuyendo el espacio entre si) disminuye; esto afecta el promedio. Por eso, es necesario examinar la distribución acumulativa de frecuencias de ambos espacios y espesores para comprender sus cambios sobre tiempo.

La fórmula usada por King y Macleod (1976) difiere de la que uso en que su término  $R - 1$  asume que la primera y última branquiespina son terminales. El término  $R + 1$  asume que existe un espacio interbranquiespinal antes y después de la primera y última branquiespina, respectivamente.

rakers. As was shown, the width increases with body length, increasing as the gill-rakers develop. Thus, the gaps on the arch are largest at the ends, where the thin developing rakers are found. One can now understand that looking at at mean gaps and widths on an arch can be misleading with regard to the filtering capacity, for as the total number of gill-rakers increases, the percentage of them that are developing (increasing in length and width, and decreasing the gap between them) decreases. This affects the mean. One needs, therefore, to examine cumulative frequency distributions of both the width and the gap to better understand their changes.

The formula used by King and Macleod (1976) differs from that used here in that their term  $R-1$  assumes that the first and last gill-rakers are terminal while the term  $R + 1$  assumes that there is an effective gap before and after the first and last gill-rakers, respectively.

The overestimation of the gap between gill-rakers by this empirical formula can be explained by the presence of rudimentary gill-rakers at the ends of the gill-arch. Because these gill-rakers are not functionally useful in the filtering of food particles, that portion of the gill-arch length is also non-functional. Thus, by using in the formula the total gill-arch length, one has artificially increased the length of the gill-arch relative to the functional number of gill-rakers, resulting in an overestimation of the gap. Therefore, it is necessary to only consider measurements on the functional portion of the gill-arch in order to calculate the gap.

Until a more complete model can be derived from a larger data set, the following formula is proposed:

$$G = (k) \frac{T - (R \times W)}{R + 1}$$

where  $k$  is a coefficient derived from the average of the proportion difference between the calculated and measured gill-raker gaps for each data point. For the data presented in this paper:

El que la fórmula empírica sobreestima el espacio interbranquiespinal, se puede explicar tomando en cuenta la presencia de las branquiespinas rudimentarias en los extremos del arco branquial. Debido a que estas branquiespinas no son útiles para filtrar partículas de alimento, esa porción del largo del arco branquial tampoco es funcional. En consecuencia, al usar la longitud total del arco branquial en la fórmula, se aumenta artificialmente la longitud del arco relativo al número funcional de branquiespinas, resultando una sobreestimación de espacio interbranquiespinal. Entonces, es muy necesario considerar únicamente mediciones sobre la porción funcional del arco branquial para poder calcular el espacio interbranquiespinal.

Hasta que se pueda derivar un modelo más completo de un número mayor de datos, se propone la fórmula siguiente:

$$G = (k) \frac{T - (R \times W)}{R + 1}$$

donde  $k$  es un coeficiente derivado del promedio de la proporción de la diferencia entre los espacios calculados y medidos para cada punto del dato. Para el dato que se presenta en este trabajo :

$k = 0.4161 \pm 0.1475$  para el arco branquial total,

$k = 0.4595 \pm 0.1569$  para el arco branquial superior, y

$k = 0.4149 \pm 0.1613$  para el arco branquial inferior.

En conclusión, para sábalo americano, el área de filtración aumenta con la longitud total del pez, y aparentemente, así aumenta "la luz de malla" efectiva. Para que se pueda cuantificar la capacidad filtradora de esta especie, se necesita desarrollar un modelo que tome en cuenta las frecuencias acumulativas del espacio interbranquial y el espesor de las branquiespinas, la porción no funcional del área de filtración (debido a las branquiespinas rudimentarias), y a la reducción de "la luz de malla" efectiva por los denticulos.

$k = 0.4161 \pm 0.1475$  for the total gill-arch,

$k = 0.4595 \pm 0.1569$  for the upper gill-arch, and

$k = 0.4149 \pm 0.1613$  for the lower gill-arch.

In conclusion, in American shad, the filtering area increases with body length, and apparently, so does the effective mesh size. A model that takes into consideration cumulative frequencies of gill-raker gap and width, the non-functional proportion of the filtering area (due to rudimentary gill-rakers), and the reduction of the effective mesh size by the denticles needs to be developed before the filtering capacity of American shad can be quantified.

#### ACKNOWLEDGEMENTS

Special thanks goes to the staff of the National Marine Fisheries Service Biological Field Station at Hammond, Oregon, who provided the field support for this study: Joseph T. Durkin, station chief, Travis C. Coley, Robert Emmett, George McCabe, Bill Muir, Roy Pettitt, Keith Vemen, and Nick Zorich. I also thank Imogene Abrahamson, Bob McConnel, and the personnel of the Prescott NMFS Biological Field Station.

Many long discussions with Barb Dexter about the filtering ecology of calanoid copepods stimulated the development of this paper. The comments of Percy L. Donaghy on the early drafts are greatly appreciated. Finally I would like to thank the time and effort of an anonymous reviewer whose comments proved most valuable.

#### AGRADECIMIENTOS

Damos gracias especialmente al personal de la National Marine Fisheries Service Biological Field Station de Hammond, Oregon, quienes proporcionaron la ayuda de campo para este estudio: Joseph T. Durkin, jefe de la estación, Travis C. Coley, Robert Emmett, George McCabe, Bill Muir, Roy Pettitt, Keith Vemen, y Nick Zorich.

## EL DESARROLLO DEL APARATO FILTRADOR

Agradezco también a Imogene Abrahamson, Bob McConnel, y al personal de la estación Prescott NMFS Biological Field Station.

Bob McConnel, y al personal de la estación Prescott NMFS Biological Field Station.

Largas discusiones con Barb Dexter respecto a la ecología filtradora de los copépodos calanoides estimularon el desarrollo de este escrito. Se aprecian los comentarios de Percy L. Donaghay. Finalmente deseo agradecer el tiempo y el esfuerzo de los animosos revisores, cuyos comentarios resultaron muy útiles.

### LITERATURA CITADA

- ALEEV, Yu. G. 1969. Function and Gross Morphology in Fish. Israel Program for Scientific Translations. 268 p.
- ALEXANDER, R. McN. 1974. Functional Design in Fishes. Third edition. London. Hutchinson University Library. 160 p.
- DURBIN, A. G., and E. G. Durbin. 1975. Grazing rates of the Atlantic menhaden, *Brevoortia tyrannus*, as a function of particle size and concentration. Mar. Biol. 33:265-277.
- DURBIN, A. G. 1979. Food selection by plankton feeding fishes. In. Clepper, H. (ed.). Predator-Prey Systems in Fisheries Management. Sport Fishing Institute. pp. 203-277.
- GOSLINE, W. A. 1971. Functional Morphology and Classification of Teleostean Fishes. The University Press of Hawaii. 208 p.
- HAMMANN, M. G. 1982. Utilization of the Columbia River Estuary by American Shad, *Alosa sapidissima*. M. S. Tesis. Oregon State University, Corvallis. 48 p.
- HAMMANN, M. G., J. T. Durkin, and R. L. Holton. (in prep.) Food habits of American shad (*Alosa sapidissima*) in the Columbia River Estuary.
- JANSSEN, J. 1976a. Feeding modes and prey size selection in the alewife. J. Fish. Res. Board Can. 33: 1972-1975.
- 1976b. Selectivity of an artificial filter feeder and suction feeders on calanoid copepods. Amer. Midl. Nat. 95(2): 491-493.
- 1978. Feeding behavior repertoire of the alewife and the ciscoes *Coregonus hoyi* and *C. artedii*. J. Fish. Res. Board Can. 35: 249-253.
- JUNE, F. C., and F. T. Carlson. 1971. Food of young Atlantic menhaden, *Brevoortia tyrannus*, in relation to metamorphosis. Fish. Bull., U.S. 68 (3): 493-512.
- KING, D.P.F., and P.R. Macleod. 1976. Comparison of the food and filtering mechanism of pilchard and anchovy off South West Africa, 1971-1972. Sea Fish. Branch Invest. Rep. No. 111. 29 p.
- NELSON, G. J. 1967. Epibrachial organs in lower teleostean fishes. J. Zool., Lond. 153: 71-89.
- SCOTT, W. B. and E. J. Crossman. 1973. Freshwater Fishes of Canada. Fish. Res. Board Can. Bull. 185. Ottawa. 966 p.