



HAL
open science

UNE APPROCHE DE LA FONCTION DE FILTRATION DES TETARDS DE GRENOUILLE VERTE (RANA RIDIBUNDA)

M. Polls Pelaz, R. Pourriot

► **To cite this version:**

M. Polls Pelaz, R. Pourriot. UNE APPROCHE DE LA FONCTION DE FILTRATION DES TETARDS DE GRENOUILLE VERTE (RANA RIDIBUNDA). *Vie et Milieu / Life & Environment*, 1988, pp.293-298. hal-03031679

HAL Id: hal-03031679

<https://hal.sorbonne-universite.fr/hal-03031679v1>

Submitted on 30 Nov 2020

HAL is a multi-disciplinary open access archive for the deposit and dissemination of scientific research documents, whether they are published or not. The documents may come from teaching and research institutions in France or abroad, or from public or private research centers.

L'archive ouverte pluridisciplinaire **HAL**, est destinée au dépôt et à la diffusion de documents scientifiques de niveau recherche, publiés ou non, émanant des établissements d'enseignement et de recherche français ou étrangers, des laboratoires publics ou privés.

UNE APPROCHE DE LA FONCTION DE FILTRATION DES TÊTARDS DE GRENOUILLE VERTE (*RANA RIDIBUNDA*)

An approach to the function of filtration in tadpoles of the european green frog Rana ridibunda

M. POLLS PELAZ⁽¹⁾ et R. POURRIOT⁽²⁾

(1) Laboratoire des Reptiles et Amphibiens
Muséum National d'Histoire Naturelle
25 rue Cuvier, F-75005 Paris

(2) Laboratoire d'Ecologie, Ecole Normale Supérieure
46 rue d'Ulm, F-75230 Paris Cédex

TÊTARDS
FILTRATION
RESPIRATION
RANA RIDIBUNDA

RÉSUMÉ — Des têtards de *Rana ridibunda* d'origine hybride, au stade 26-30, mesurant 15-25 mm et âgés de 50 jours ont filtré en 7 heures une quantité de *Chlorella* variant de $7,5 \cdot 10^5$ à $8 \cdot 10^6$ cell./ml en fonction de la concentration algale initiale. Le taux de pompage était irrégulier et compris entre 1,5 et 2,7 pompages par seconde. Un test de filtration effectué avec des têtards de la même ponte, de même taille et à un stade similaire de développement mais plus âgés (90 j) a donné des résultats nuls : quoique soumis aux mêmes conditions que précédemment, les têtards ne filtraient pas ou très peu. Une étude comportementale de ces mêmes têtards montre une augmentation de leur respiration aérienne buccopharyngée en présence d'Algues à la concentration de 10^6 cell./ml, même lorsque la concentration d'oxygène était plus élevée du fait de la photosynthèse algale. Ces résultats corroborent ceux d'autres auteurs sur le conflit entre respiration et filtration chez les larves de Batraciens Anoures et montrent que son importance varie avec l'âge et (ou) l'état physiologique des têtards. Enfin, les Algues de l'espèce *Phacus pyrum* paraissent être mieux digérées que d'autres espèces appartenant aux genres *Chlorella*, *Selenastrum* et *Euglena*.

TADPOLES
FILTRATION
RESPIRATION
RANA RIDIBUNDA

ABSTRACT — Tadpoles of *Rana ridibunda* from hybrid origin, stages 26-30, with a size of 15-25 mm and 50 days old, filtered in 7 hours a quantity of *Chlorella* varying from $7.5 \cdot 10^5$ to $8 \cdot 10^6$ cell./ml as a function of the initial algal concentration. In the same conditions, tadpoles from the same egg mass, with the same size and at a similar stage of development but older (90 days) do not filter or very little. A behavioural study of these tadpoles show an increase of the buccopharyngeal aerial respiration in algal concentration of 10^6 cell./ml. These results support an hypothesis of other authors about the conflict between respiration and filtration in anuran larvae and show that its importance varies with the age and (or) the physiological state of tadpoles. Otherwise, the flagellate *Phacus pyrum* seem to be digested more completely than other species of algae belonging to the genus *Chlorella*, *Selenastrum* and *Euglena*.

INTRODUCTION

Les études sur la fonction de filtration des têtards dans les écosystèmes aquatiques sont relativement récentes et concernent presque toutes des espèces américaines (Seale *et al.*, 1975; Seale and Wassersug, 1979; Seale, 1980). Quelques cas ont été étudiés en Europe (Viertel, 1983a et b, 1984). Par ailleurs, l'anatomie des appareils filtreurs-respiratoires a fait

l'objet de quelques travaux européens anciens (Rusconi, 1826; Calori, 1842; Goette, 1875; Boas, 1882; Naue, 1890; Schulze, 1888; Kratochwill, 1933) qui sont actuellement poursuivis dans une perspective évolutive par des auteurs en majorité américains (Savage, 1952; Orton, 1957; Starret, 1973; Kenny, 1969; Sokol, 1975; Wassersug, 1972; Wassersug and Rosenberg, 1979; Wassersug and Hoff, 1982). Le manque d'informations d'origine européenne concernant l'écologie des têtards dont l'intérêt est

aujourd'hui démontré, est dû en partie à la rareté des Amphibiens dans les lacs. Or, c'est surtout dans les eaux d'extension limitée telles que mares, étangs ou marécages, que le rôle écologique des têtards doit être pris en compte. Le but de cet article est d'apporter les premières données sur l'activité de filtration des têtards de la Grenouille verte européenne.

MATERIEL ET METHODES

Nous avons utilisé des têtards du type clonal de *Rana ridibunda* d'origine hybride obtenus à partir d'une ponte issue d'un couple de *Rana kl. esculenta* (*sensu* Dubois & Günter, 1982), récoltée le 5 mai 1985 dans une mare de la forêt de Fontainebleau (à 70 km au S.E. de Paris). Les larves ont témoigné d'une bonne vitalité (aucune mortalité « naturelle » après le stade 25 de Gosner, 1960) et les têtards se sont alimentés normalement : aucun comportement aberrant n'a été observé durant les expériences.

Les animaux ont été élevés à une température de 23°C (proche de celle de leur milieu naturel) dans des cristallisoirs de 1,5 l avec une densité variable, ce qui nous a permis d'utiliser des têtards de même âge, mais à différents stades de développement. Ils ont été nourris d'un mélange de salade cuite et de paillettes de « tétramin », aliment artificiel pour Poissons d'aquarium; l'eau d'élevage était celle du robinet laissée reposée pendant 24 h et renouvelée tous les jours afin d'éviter toute turbidité du milieu.

Avant leur utilisation pour les expériences, les têtards étaient placés pendant une semaine à des densités optimales pour le taxon (15 à 20 individus dans 1,5 l) conditions permettant de supposer que les animaux reprenaient leurs rythmes naturels de développement (Polls, non publié).

3 types d'expériences ont été réalisés :

1. Etude du taux de filtration de têtards nourris d'Algues planctoniques (*Chlorella pyrenoidosa*), de taille moyenne = $3,9 \pm 0,8 \mu\text{m}$ ($N = 30$).

Les têtards sont placés individuellement dans des béchers où un tamis plastique à grande maille permet de séparer l'animal de ses excréments (fig. 1A); la quantité d'eau dans les béchers (30 ou 50 ml) est choisie en fonction de la taille des têtards de façon à empêcher la remise en suspension des particules par les mouvements de l'animal. Les Algues sont prélevées au centre de la chambre supérieure et leur concentration évaluée, soit directement par comptage au microscope optique à l'aide d'un hématocymètre (exp. 1.1), soit indirectement par spectrophotométrie à 660 nm (exp. 1.2).

On a testé simultanément 10 têtards avec différentes concentrations algales initiales et toujours avec

un témoin sans têtard pour contrôler la croissance algale et la sédimentation non imputable à l'animal.

Au cours des premiers essais (exp. 1.1), nous avons constaté que les comptages à l'hématocymètre n'ont fourni de tests significatifs que pour les concentrations algales supérieures à 10^5 cell/ml. En conséquence, seuls les résultats concernant 4 têtards de 2 tailles différentes sont retenus dans cette expérience.

2 séries d'expériences ont donc été réalisées : la première avec 4 têtards âgés de 50 j, au stade 26 à 30 (selon la terminologie utilisée par Gosner, 1960) mais de 2 tailles différentes (15 et 25 mm), la seconde avec 10 têtards âgés de 90 j, au stade 30-35, également de 2 tailles différentes (15 et 25 mm).

Pour limiter l'effet de stress dû au transfert des animaux en élevage dans les béchers (Feder, 1981; Seale, 1981), les comptages ne commencent que 2 h après l'introduction des animaux et des Algues; il est possible que le stress dû à leur manipulation persiste au-delà de ces 2 h mais comme aucune alimentation supplémentaire ne leur a été fournie au cours du test, un temps d'acclimatation plus long aurait pu modifier leur état physiologique (jeûne).

Les mouvements de pompage effectués par les têtards sont comptés à la loupe pendant 1 mn sur 2 repliquats successifs. Pendant la mesure du taux de pompage nocturne les animaux sont faiblement éclairés.

Ces expériences sont effectuées au cours d'un cycle de 24 h à 22-25°C (nuit-jour), en respectant la photopériode naturelle (environ 16 h d'éclairage en juin pour la 1ère expérience et 14 h en août pour la 2e). L'expérience 1.1. est faite avec un éclairage naturel extérieur de 300 lux; l'expérience 1.2 est réalisée sous 700 lux fournis par 2 tubes fluorescents type lumière du jour.

Toutes les expériences sont conduites en eau de source naturelle faiblement minéralisée (eau de Volvic). Les *Chlorella* utilisées proviennent de cultures axéniques, donc dépourvues d'agrégats, ce qui facilite leur comptage.

2. Comportement de migration verticale de têtards soumis à un « conflit » entre filtration et respiration.

4 têtards au stade 38, âgés de 100 j et d'une taille d'environ 40 mm, sont introduits dans des éprouvettes graduées de 500 ml et de 34 cm de hauteur, à raison d'1 individu par éprouvette (Fig. 1B). Dans 2 de celles-ci, l'une contient seulement de l'eau de Volvic, l'autre est enrichie en *Chlorella* jusqu'à obtenir une concentration de 1.10^6 cellules par ml. Un grillage placé juste au-dessous de la surface de l'eau empêche le têtard d'y accéder. Dans les 2 autres éprouvettes témoins l'accès à la surface est libre. La température de l'eau est de 23°C et l'éclairage, artificiel (tubes fluorescents type lumière

du jour), varie de 1 500 lux en surface à 500 lux au fond. Les déplacements verticaux des têtards sont observés directement et en continu pendant une demi-heure. Les animaux sont ensuite remis isolément dans des cristallisoirs et changés d'éprouvettes

après 2 h de repos, les têtards précédemment témoins étant à leur tour soumis au test. Les taux de pompage des têtards ainsi que le taux de saturation en oxygène dans les éprouvettes sont mesurés simultanément (Tabl. I).

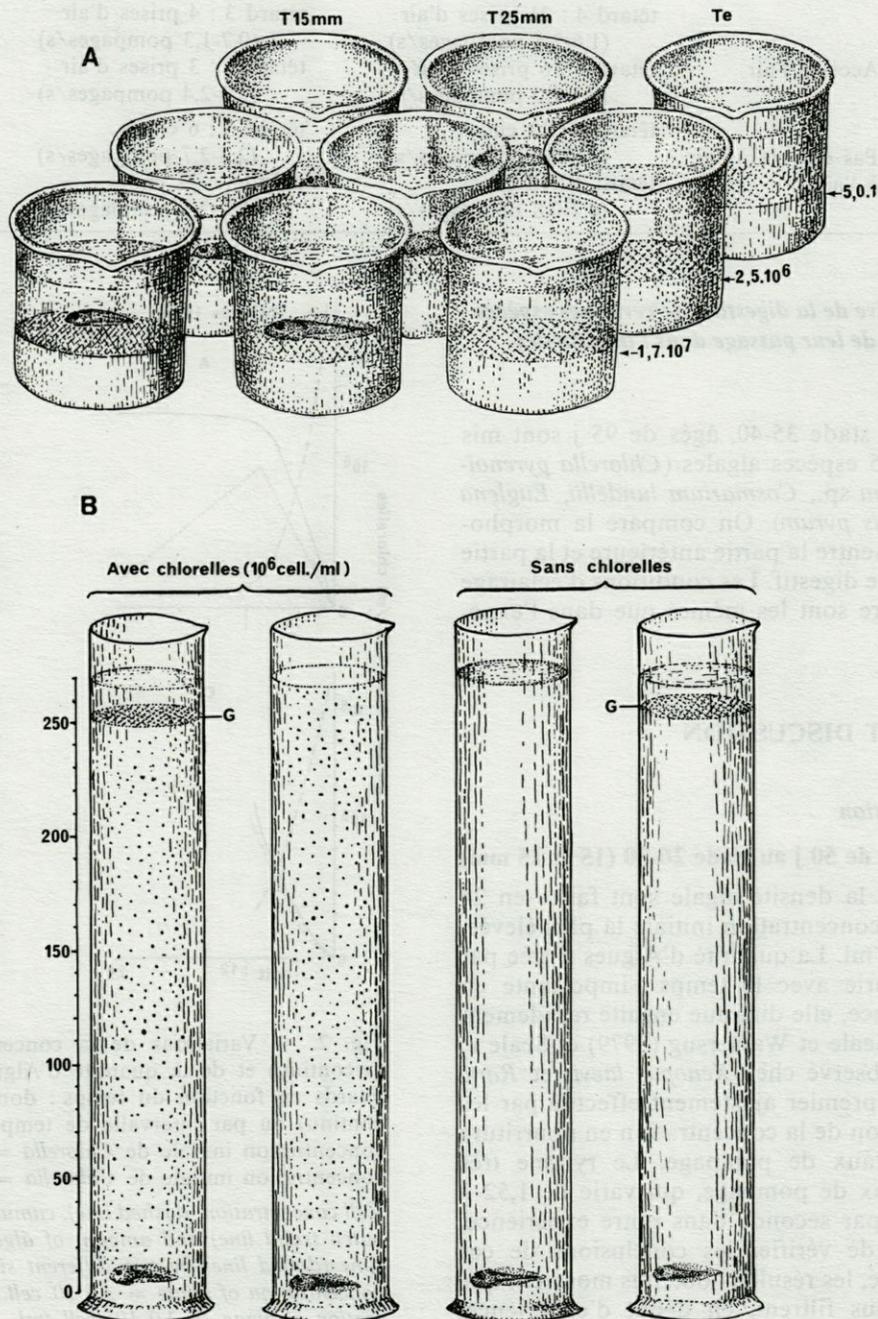


Fig. 1. — A, procédure expérimentale utilisée pour la mesure du taux de filtration de têtards de deux tailles différentes dans des concentrations variées d'Algues en présence d'un témoin. B, test de comportement de migration verticale de têtards pour l'accès à l'oxygène aérien ou non, en présence et en absence d'Algues (G : grillage).

A, experimental procedure for the measurements of the filtering rate of two size classes tadpoles in different concentrations of algae, with a blank; B, comportemental test for vertical migration of tadpoles depending on access to the air or not, in presence and absence of algae (G : wire netting).

Tabl. I. — Mouvements effectués par quatre têtards dans des colonnes d'eau dépourvues ou non d'Algues.

Displacements of tadpoles in flasks containing or not Chlorella and depending or not on the access to the air.

Saturation en O ₂	avec <i>Chlorella</i> 120-138 %	sans <i>Chlorella</i> 49-68 %
Accès à l'air	têtard 4 : 21 prises d'air (1,6-2,5 pompages/s)	têtard 3 : 4 prises d'air (0,7-1,3 pompages/s)
	têtard 2 : 6 prises d'air (0,3-1,0 pompages/s)	têtard 1 : 3 prises d'air (2,3-2,4 pompages/s)
Pas d'accès à l'air à l'air	têtard 4 : 13 chocs (0,8-0,9 pompages/s)	têtard 3 : 6 chocs (2,3-2,7 pompages/s)
	têtard 2 : 13 chocs (0,7-0,8 pompages/s)	têtard 1 : 21 chocs (2,2-2,3 pompages/s)

3. Etude qualitative de la digestion de certaines espèces d'Algues au cours de leur passage dans l'intestin des têtards.

10 têtards au stade 35-40, âgés de 95 j sont mis en présence de 5 espèces algales (*Chlorella pyrenoidosa*, *Selenastrum* sp., *Cosmarium lundellii*, *Euglena gracilis* et *Phacus pyrum*). On compare la morphologie des Algues entre la partie antérieure et la partie terminale du tube digestif. Les conditions d'éclairage et de température sont les mêmes que dans l'expérience 1.2.

RESULTATS ET DISCUSSION

1. Taux de filtration

1.1. Têtards âgés de 50 j au stade 26-30 (15 et 25 mm)

3 mesures de la densité algale sont faites en 24 h à partir de la concentration initiale la plus élevée, soit $3,6 \cdot 10^7$ cell./ml. La quantité d'Algues filtrée par les 2 têtards varie avec le temps : importante en début d'expérience, elle diminue ensuite rapidement (Fig. 2A et B). Seale et Wassersug (1979) et Seale *et al.* (1982) ont observé chez *Xenopus laevis* et *Rana sylvatica* que le premier ajustement effectué par les têtards en fonction de la concentration en nourriture était celui du taux de pompage. Le rythme très irrégulier du taux de pompage, qui varie de 1,52 à 2,72 pompages par seconde dans notre expérience, ne permet pas de vérifier les conclusions de ces auteurs. En outre, les résultats obtenus montrent que les gros individus filtrent, en début d'expérience, plus rapidement que les petits. Quoiqu'il en soit, au bout de 7 h, chaque têtard retient en moyenne environ $7,5 \cdot 10^6$ cell./ml, soit une ration de $2,25 \cdot 10^8$ cellules.

A une concentration algale de $2,0 \cdot 10^6$ cell./ml, seules les 2 premières mesures de densité ont pu être faites (Fig. 2C et D). Elles confirment la capacité de filtration initiale plus élevée des gros individus.

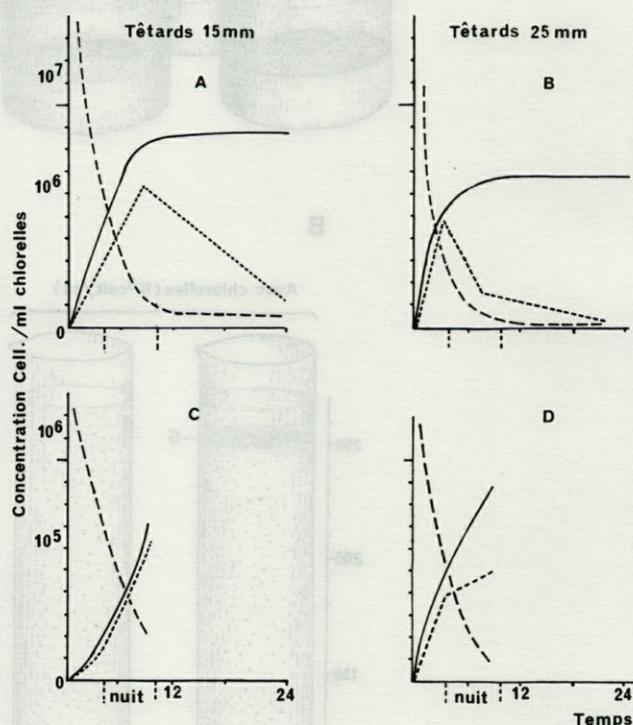


Fig. 2. — Variations de la concentration algale (trait discontinu) et de la quantité d'Algues filtrées par deux têtards en fonction du temps : données cumulées (trait continu) ou par intervalle de temps (trait pointillé). A, concentration initiale de *Chlorella* = $3,6 \cdot 10^7$ cell./ml. B, concentration initiale de *Chlorella* = $2,0 \cdot 10^6$ cell./ml.

Cell concentration (dashed line), cumulative amount of algae eaten (solid line) and amount of algae filtered per laps of time (dotted line) by two different size tadpoles. A, initial concentration of algae = $3,6 \cdot 10^7$ cell./ml. B, initial concentration of algae = $2,0 \cdot 10^6$ cell./ml.

A la concentration de $5,1 \cdot 10^5$ cell./ml, tous les têtards filtrent une quantité d'Algues à peu près équivalente. Par ailleurs, aucune différence significative n'apparaît entre les taux de filtration diurnes et nocturnes.

1.2. Têtards âgés de 90 j, au stade 30-35 (15 et 25 mm)

Ces têtards, de la même ponte que les précédents, présentent un retard de développement dû à une densité en élevage supérieure à la densité optimale. Réacclimatés à la densité optimale une semaine avant l'expérience, ces têtards reprennent un rythme normal de développement.

Bien qu'ayant utilisé une méthode de mesure plus sensible (spectrophotométrie), aucune rétention d'Algues ne peut être détectée à aucune des concentrations testées (de 10^7 à 10^3 cell./ml). Le rythme de pompage, extrêmement irrégulier, ne peut être quantifié; toutefois, il est apparemment très faible, parfois à peine perceptible : même l'extension minime des mâchoires protactiles ne peut être décelée (Fig. 3). En revanche, dans les cristallisoirs d'élevage contenant des individus identiques, les mouvements de pompage sont effectués normalement. Ces observations suggèrent une relation conflictuelle chez ces têtards âgés entre respiration buccopharyngée et rétention de particules nutritives quand celles-ci sont abondantes (Feder *et al.*, 1984).

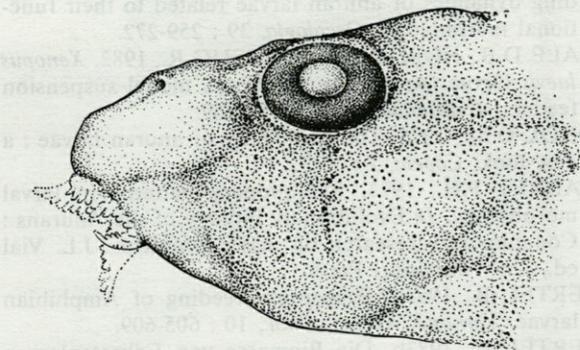


Fig. 3. — Détails de la tête et des mâchoires protractiles d'un têtard en vue de profil.

Details of tadpole head with extensible jaws.

Le 2e type d'expériences est conçu pour vérifier cette hypothèse.

2. Analyse du comportement : conflit entre respiration et ingestion

Dans les éprouvettes, les têtards effectuent des déplacements verticaux soit actifs (nage), soit passifs (l'animal restant inerte, on peut supposer que le déplacement résulte d'une régulation d'organe à fonction hydrostatique encore mal connue chez le têtard). Dans le cas de mouvements actifs, le même nombre de battements de la queue est nécessaire pour l'ascension comme pour la descente : 14 battements pour parcourir les 27 cm de la colonne d'eau.

Les déplacements sont classés en 3 catégories selon la hauteur atteinte (à moyenne hauteur, à proximité de la surface ou jusqu'à la surface) avec ou sans prise d'air en fonction de l'absence ou de la présence d'un grillage. Chacun des têtards testés montre les 3 types de mouvements.

Dans le tableau I, nous n'avons pris en compte que les déplacements suivis de prise d'air dont la fonction est bien claire ainsi que les chocs contre le grillage. En dépit d'une variabilité évidente, on peut toutefois observer que le nombre de prises d'air ou de chocs est généralement supérieur dans les éprouvettes contenant des Algues où l'on peut s'attendre à une concentration d'oxygène plus élevée, du fait de la photosynthèse. Or, le taux de pompage dans ces éprouvettes est inférieur à celui mesuré dans les éprouvettes sans Algues.

Ces observations s'accordent avec celles de Feder *et al.* (1984) montrant que, dans les suspensions denses, les têtards de *Xenopus laevis* réduisent leur ventilation buccopharyngienne et accroissent les prises d'air. Néanmoins, dans ces milieux bien oxygénés par la photosynthèse algale (et non sous-oxygénés comme dans les expériences de Feder *et al.*, qui ont utilisé une levure comme nourriture), il semble que le conflit entre respiration buccopharyngée et ingestion résulte ici d'un refus de s'alimenter ou d'une gêne due à la rétention de particules.

Comme chez la plupart des Anoures (Wassersug & Rosenberg, 1979), le squelette cartilagineux des branchies du têtard de la Grenouille verte augmente de taille avec l'ontogenèse mais sa morphologie ne varie apparemment pas (Polls, non publié); néanmoins, une accumulation de mucilage entre les arcs branchiaux, conséquence de l'âge ou de l'état physiologique du têtard, pourrait obturer les branchies et rendre les échanges gazeux difficiles, quand les concentrations de particules en suspension atteignent une valeur élevée. Du fait que l'essentiel des échanges respiratoires chez les têtards s'effectue à travers la peau (Burggren *et al.*, 1982), il serait aussi possible que la présence d'Algues à densité suffisante puisse empêcher les échanges gazeux au niveau cutané.

3. Evolution morphologique de différents types d'Algues au cours du transit intestinal

La morphologie externe de la plupart des espèces algales ingérées (*Chlorella pyrenoidosa*, *Selenastrum* sp. *Cosmarium lundelli*, *Euglena gracilis*) apparaît identique dans la partie antérieure et dans la partie terminale de l'intestin.

En revanche, les *Phacum pyrum* présents à haute concentration dans la partie antérieure du tube digestif des têtards ne sont plus reconnaissables dans la partie finale de l'intestin : seules subsistent une coloration verte et quelques granulations brunes, résidus probables de leur digestion.

Il paraît vraisemblable que ce type d'Algues à parois fragiles soit d'une plus grande valeur nutritive pour les têtards que les précédentes dont une proportion non négligeable semble traverser le tube digestif sans grand dommage : par exemple, nous avons observé que les flagelles des Euglènes conservent leur mobilité. Ces observations ont été faites sur des têtards ayant un rythme et une intensité de pompage très faibles (non quantifiables). Le pompage, assurant à la fois la respiration et l'ingestion, ne peut pas se ralentir au-delà d'un minimum indispensable à la respiration ce qui entraîne, *ipso facto*, une ingestion même faible, de particules.

REMERCIEMENTS - Les auteurs remercient chaleureusement Paul Testard et Diane Seale pour leurs suggestions et critiques constructives ainsi que Mme Y. Schach pour la réalisation des figures.

BIBLIOGRAPHIE

- BOAS J.E.V., 1882. Über den *Conus aeteriosus* und die Arterienbogen der Amphibien. *Morph. Jb.*, 7 : 488-572.
- BURGGREN W.W., FEDER M.E., PINDER A.W., 1983. Temperature and the balance between aerial and aquatic respiration in larvae of *Rana berlandieri* and *Rana catesbeiana*. *Physiol. Zool.*, 56 : 263-273.
- CALORI A., 1842. *Descriptio anatomica branchiarum maxime internarum gyrine raneae esculentiae, unaque praecipuum discrimen quod inter branchias ad invicem et batrachiorum urodelorum intercedit*. *Acad. Scient. Instituto Bononiensis*, 5 : 111-149.
- DICKMAN M., 1968. The effect of grazing by tadpoles on the structure of a periphyton community. *Ecology*, 49 : 1188-1190.
- DUBOIS A., GUNTER R., 1982. Klepton and Synklepton : two new evolutionary systematic categories in Zoology. *Zool. Jb. Syst.*, 109 : 290-305.
- DUBOIS A., POLLS M., 1988 (sous presse). Kleptogenetic frogs. Alytes.
- FEDER M.E., 1981. Effect of body size, trophic state, time of day and experimental stress on oxygen consumption of anuran larvae : an experimental assessment and evaluation of the literature. *Comp. Biochem. Physiol.*, 70A : 497-508.
- FEDER M.E., SEALE D.B., BORAAS M.E., WASSERSUG R.J., GIBBS A.G., 1984. Functional conflicts between feeding and gas exchange in suspension-feeding tadpoles, *Xenopus laevis*. *J. Exp. Biol.*, 110 : 91-98.
- GOETTE A., 1875. Die Entwicklungsgeschichte der Unke (*Bombinator igneus*) als Grundlage der Wilberthiere. Verlag von L. Voss. Leipzig.
- GOSNER K.L., 1960. A simplified table for staging anuran embryos and larvae with notes on identification. *Herpetologica*, 16 : 183-190.
- KENNY J.S., 1969. Feeding mechanisms in anuran larvae. *J. Zool. London*, 157 : 225-246.
- KRATOCHWILL K., 1933. Zur Morphologie und Physiologie der Nahrungsaufnahme der Froschlärven. *Zeitschr. Wiss. Zool.*, 144 : 421-468.
- NAUE H., 1890. Über Bau und Entwicklung der Kiemen der Froschlärven. *Z. Naturwiss.*, 63 : 129-176.
- ORTON G.L., 1957. The bearing of larval evolution on some problems in frog classification. *Syst. Zool.*, 6 : 79-86.
- RUSCONI M., 1826. Développement de la grenouille commune. Paolo Emilio Giusti, Milan.
- SAVAGE R.M., 1952. Ecological, physiological and anatomical observations on some species of anuran tadpoles. *Proc. Zool. Soc. Lond.*, 122 : 467-514.
- SCHULZE F.E., 1888. Über die inneren Kiemen der Batrachienlarven. *Abh. preuss. Akad. Wiss., Physik.-Math. Kl.*, I : 1-59.
- SEALE D.B., 1980. Influence of amphibian larvae on primary production, nutrient flux, and competition in a pond ecosystem. *Ecology*, 61 : 1531-1550.
- SEALE D.B., 1981. The importance of experimental design in evaluating comparative feeding studies. *Copeia*, 1981 : 922-924.
- SEALE D.B., RODGERS E., BORAAS M.E., 1975. Effects of suspension-feeding frog larvae on limnological variables and community structure. *Verh. Internat. Verein. Limnol.*, 19 : 3179-3184.
- SEALE D.B., WASSERSUG R.J., 1979. Suspension feeding dynamics of anuran larvae related to their functional morphology. *Oecologia*, 39 : 259-272.
- SEALE D.B., HOFF K., WASSERSUG R., 1982. *Xenopus laevis* larvae (Anura, Amphibia) as model suspension feeders. *Hydrobiologia*, 87 : 161-169.
- SOKOL O.M., 1975. The phylogeny of anuran larvae : a new look. *Copeia*, 1 : 1-23.
- STARRET P.H., 1973. Evolutionary patterns in larval morphology. In *Evolutionary biology of the Anurans : Contemporary research on major problems*. J.L. Vial ed., Univ. Missouri Press.
- VIERTEL B., 1983a. Suspension feeding of Amphibian larvae. *Verhandl. Ges. f. Okol.*, 10 : 605-609.
- VIERTEL B., 1983b. Die Biomasse von Edkrottenlarven (*Bufo bufo* L.) in Freiland (Anura : Salientia : Bufonidae). *Salamandra*, 18 : 110-114.
- VIERTEL B., 1984. Suspension feeding of the larvae of *Baleaphryne muletensis*. In *Historia biologica del Ferret, Hemmer & Alcover ed.*, Edit. Moll. Mallorca.
- WASSERSUG R.J., 1972. The mechanism of ultraplanktonic entrapment in Anuran larvae. *J. Morph.*, 137 : 279-288.
- WASSERSUG R.J., HOFF K., 1982. Developmental changes in the orientation of the Anuran jaw suspension. *Evolutionary Biology*, 15 : 223-245.
- WASSERSUG R.J., ROSENBERG K., 1979. Surface anatomy of branchial food traps of tadpoles : A comparative study. *J. Morph.*, 159 : 393-426.

Reçu le 12 mai 1987; received May 12, 1987

Accepté le 6 janvier 1988; accepted January 6, 1988