

無尾目兩棲類在黃緣步行蟲食性與生活史中的重要性

Importance of Anurans in Diet and Life History of the Ground Beetle *Epomis nigricans*

葉大詮 林春富*

Ta-Chuan Yeh and Chun-Fu Lin*

行政院農業委員會特有生物研究保育中心 南投縣集集鎮民生東路1號

Endemic Species Research Institute, Jiji, Nantou, Taiwan

* 通訊作者: spring@tesri.gov.tw

* Corresponding author: spring@tesri.gov.tw

摘 要

大部分兩棲類的昆蟲天敵多屬水棲性，牠們可捕食水中的蛙卵、蝌蚪或剛變態的小蛙。本研究發現，陸棲性的黃緣步行蟲成蟲及幼蟲能捕食陸域環境中的小蛙，甚至比自身體型還大之成蛙。2007年夏季，我們於馬祖地區進行兩棲類相調查時，在黑眶蟾蜍腹部、貢德氏赤蛙後腳掌及地面上共發現三隻黃緣步行蟲幼蟲，帶回實驗室圈養及繁殖後，進行其食性、掠食行為與生活史週期之研究。結果顯示：成蟲僅對蛙類活體展現掠食行為。幼蟲的發育共有三個齡期，每一齡期的幼蟲須附著於蛙類體表取食，脫皮前才離開蛙體掉落地面。換言之，每一隻幼蟲至少須獵食三隻蛙類個體才可發育完成。幼蟲以大顎附著於蛙類體表吸食體液。取食之後，常造成蛙類傷口潰爛，有時也會造成組織或肢體的缺損，甚至個體的死亡。於室溫下(26到30°C)，卵發育至成蟲平均為 26.4 ± 1.1 天。雖然黃緣步行蟲在台灣本島也有分布紀錄，但其掠食蛙類的行為則尚未有所報導，需要野外更進一步的研究，以深入了解該物種的掠食行為。

Abstract

Most of the insects preying on amphibians are aquatic forms that feed on eggs, tadpoles, or newly

metamorphosed juveniles in water. In this study we found that adults and larvae of the terrestrial beetle *Epomis nigricans* preyed on juvenile and adult frogs on land, whose sizes were usually bigger than those of the beetles themselves. In the summer 2007, we surveyed the amphibian fauna of the Matsu islands off the coast of mainland China, and observed three larvae of *E. nigricans* that preyed on adult frogs; one attached on the abdominal body wall of *Duttaphrynus melanostictus*, one attached on the tarsal skin of *Hylarana guentheri*, and the other one roamed on the ground. They were brought back to the laboratory and bred in captivity, and their diet, predatory behavior, and life cycle were investigated. The results showed that adults of *E. nigricans* preyed only on live frogs. For larvae at the 3 instar stages, each larva attached on a live frog for feeding, detached from the prey in ecdysis, and then preyed on another live frog for the next instar stage. In other words, a larva of *E. nigricans* requires preying at least three frogs during its 3 instar stages for developing to the adult stage. In predation the larva attached on frog's skin with its mandibles and sucked the prey's body fluids. The area attached became a festering lesion, in some cases, resulting in loss of tissues or legs, or even in death of the prey. It took the larvae for 26.4 ± 1.1 days at room temperatures ($26-30^{\circ}\text{C}$) to develop from eggs to adults. *E. nigricans* has been also recorded from Taiwan but its predation on frogs has never been reported. Further studies are required in the field to better understand the predatory behavior of this species.

關鍵詞：黃緣步行蟲、食性、生活史、掠食

Key words: *Epomis nigricans*, diet, life history, predation

收件日期：●年●月●日

接受日期：●年●月●日

Received: February ●, ●

Accepted: February ●, ●

緒 言

野生蛙類於生活史的不同階段有著不同的天敵種類，對於水生時期的卵及蝌蚪而言，許多的無脊椎動物，如渦蟲(Platyhelminthes)、螺類(Gastropoda)、水蛭(Hirudinea)以及節肢動物(Arthropoda)都可能是其潛在的天敵，其中又以水棲昆蟲所佔的比例最高(Wells 2007)。隨著蝌蚪的成長與變態，蛙類的活動棲所逐漸由水域過渡到陸域環境，其主要的天敵則轉為

蛇類、鳥類及哺乳動物等大型掠食者(Toledo *et al.* 2007)，以及部分的無脊椎動物。根據 Toledo (2005)整理已變態蛙類遭受無脊椎動物捕食的文獻顯示，其天敵主要為蜘蛛(占48%)，其次為水棲性半翅目昆蟲(占25%)，而陸棲性的昆蟲天敵則較少，僅有步行蟲、螳螂及螞蟻等種類。

步行蟲為陸棲性的昆蟲，其所屬的步行蟲科(Carabidae)為鞘翅目(Coleoptera)肉食亞目(Adephaga)中，種類最多的一科，除了部份沙

漠地區外，廣泛分布於全世界各種棲地(Stehr 1991)。由於成蟲具發達大顎，多數種類屬多食性(polyphagous)掠食者，食性非常廣泛；少部份種類才屬植食性(phytophagous)或雜食性(omnivorous)；而幼蟲則多為肉食性(sarcophagous)，其食物種類主要為昆蟲、蛭蟪及各種蠕蟲等(Lövei and Sunderland 1996)。目前以發表的文獻中，具掠食蛙類行為的步行蟲有 7 種，包括某種 Chlaeniini 族幼蟲(Moore 1971)、*Catadromus lacordairei* 成蟲(Littlejohn and Wainer 1978)、*Cicindela sedecimpunctata* 成蟲(McCormick and Polis 1982)、*Chlaenius darlingensis* 成蟲(Robertson 1989)、*Epomis dejeani* 成蟲與幼蟲(Elron *et al.* 2007; Wizen and Gasith 2011)、*E. circumscriptus* 成蟲與幼蟲(Brandmayr *et al.* 2010; Wizen and Gasith 2011)，以及黃緣步行蟲 *Epomis nigricans* 成蟲與幼蟲(Toshiaki 2006; cited in Elron *et al.* 2007)等。

本研究之黃緣步行蟲 *E. nigricans* 分布於台灣本島、中國、朝鮮半島、日本、東南亞及印度(林等 2003)，屬於廣域分布的物種。然而，目前台灣本島及相鄰離島的採集紀錄卻相當少，除了本研究所調查的馬祖列島之外，其他地區則僅蘭嶼有觀察紀錄(張 1998)，有關其食性與生活史的描述更是付之闕如。因此本研究藉由提供各類食物資源，以定性的方式來觀察該成蟲及幼蟲的可能食性；並由其完整生活史的建立，進一步探討蛙類在黃緣步行蟲各發育階段中所扮演的角色。

材料與方法

研究物種的取得與飼養

我們於 2007 年 7 月初在馬祖列島進行野外兩棲類資源普查時，於東莒島上的人工水池邊，發現 1 隻昆蟲幼蟲附著於貢德氏赤蛙(*Hylarana guentheri*)的後腳掌上；另於南竿島上的水庫泥灘地所採的黑眶蟾蜍(*Duttaphrynus*

melanostictus)腹部及附近地表，亦各採得 1 隻相同的幼蟲。為瞭解此昆蟲的種類及與蛙類之間的關係，我們將此 3 隻幼蟲帶回台灣本島之特有生物研究保育中心內飼養，待其成蟲羽化後，成功取得一對成蟲，經鑑定為黃緣步行蟲(*E. nigricans*)。雌蟲與雄蟲的體長分別為及 21.5 及 20.3 mm，體重約為 0.2 g。於同年 8 到 11 月間，我們將此對黃緣步行蟲放回觀察箱中繼續飼養，使其自然交配，且於產卵後，每日收集卵粒，以供後續進行黃緣步行蟲的食性、掠食行為與生活史之相關研究使用。

成蟲食性試驗

依過去文獻顯示野外的黃緣步行蟲成蟲可能具掠食蛙類的能力(Toshiaki 2006)。因此，我們提供當時野外常見的澤蛙(*Fejervarya limnocharis*)與拉都希氏赤蛙(*H. latouchii*)小蛙給予成蟲，以驗證文獻所記載的結果。此外，為進一步了解該成蟲的潛在食物資源，我們亦提供蟲體於野外環境有可能遇到的活體生物類群，以進行成蟲的食性測試，其種類包括：蝎虎(*Hemidactylus frenatus*)、黃斑黑蟋蟀(*Gryllus bimaculatus*)、雙紋姬蟻(*Blattella bisignata*)、狼蛛(*Lycosa* sp.)、扁蝸牛(*Bradybaena similaris*)、雙線蛭蟪(*Meghimatium bilineatum*)、微小雙胸蚓(*Bimastus parvus*)、孔雀魚(*Poecilia reticulata*)及澤蛙(*F. limnocharis*)蝌蚪等。實驗時將待測物與饑餓 3 天以上之成蟲各 1 隻，同時置於上述的飼養箱中約 1 日，觀察測試動物是否被該成蟲所掠食。

另為瞭解成蟲對蛙類最大體型個體之掠食能力，我們選擇剛完成變態的澤蛙小蛙與黃緣步行蟲成蟲各 1 隻，同時置於長 40 cm、寬 16 cm 及高 28 cm 且裝有潮濕土壤之大型置物箱內。若成蟲能成功掠食，則使其饑餓 3 天後再投入較大體長之澤蛙個體，依此逐次增加獵物體型，以測定成蟲所能捕食的最大獵物體長。本項實驗共進行了 16 次的測試，實驗時為降

低對動物的干擾，我們使用 Sony 硬碟式攝影機以紅外線模式進行錄影，隔日再由所錄製的影片中，檢視成蟲掠食澤蛙的過程。

幼蟲食性試驗

在幼蟲的食性方面，我們除了以上述測試成蟲食性之物種測試外，另投以更多不同種類的蛙類活體以進行幼蟲食性試驗，其種類包括：黑眶蟾蜍、日本樹蛙(*Buergeria japonica*)、花狹口蛙(*Kaloula pulchra*)、面天樹蛙(*Kurixalus idiotocus*)、美洲牛蛙(*Lithobates catesbeiana*)、小雨蛙(*Microhyla fissipes*)、梭德氏赤蛙(*R. sauteri*)。試驗方式為將測試物靠近一齡幼蟲的頭端，觀察是否產生取食反應。若幼蟲能以大顎咬合並附著於獵物體表，並順利取食且發育至二齡幼蟲，則定義該獵物為幼蟲可利用的食物資源。順利發育至下一齡期的幼蟲，則持續以相同食物類別餵食。此外，我們也收集因受幼蟲掠食而死亡的蛙類體長數據，以瞭解不同齡期幼蟲對蛙類致死能力之影響。

黃緣步行蟲的生活史

我們將飼養成蟲過程中所得的卵粒取出，置於裝有潮濕土壤的布丁杯中，每日觀察並紀錄卵期、幼蟲各齡期、蛹期至成蟲期間之各階段的發育時間、體長大小及相關行為上的變化，以建立該步行蟲完整的生活史資料。在幼蟲的發育期間，我們以當時容易取得的蛙類供幼蟲取食。雖然我們於馬祖地區所採得之幼蟲附著於蛙類腹部或後腳掌，與文獻中 *E. dejeani* 幼蟲多附著於蛙類腹部及後肢的情況相似(Elron *et al.* 2007)，但為避免幼蟲受獵物四肢撥動或因撞擊而脫落，進而影響該階段發育時間的紀錄。因此，我們將幼蟲置於蛙類背部取食，而不讓幼蟲自行選擇附著部位。由於各齡期幼蟲取食蛙體直至蛻皮前才會脫離獵物，為避免蟲體被體型懸殊的蛙類食入，在蟲體掉落地表等待轉齡時，我們即將蛙體取出，待幼蟲蛻皮完

成且開始活動後，才提供新的獵物。過程中我們紀錄各齡期幼蟲於單隻獵物體表的取食天數、掠食獵物前(pre-feeding)與食畢脫離獵物後(post-feeding)的幼蟲體長(大顎末端至尾毛基部的長度)。此外，為更精準紀錄各齡期幼蟲在蛙類體表的發育時間，我們會在幼蟲開始活動後，於最短時間內提供蛙體，以縮短蟲體因尋找獵物所導致時間紀錄上的偏差，因此本實驗中所得生活史總天數將會較野外實際的發育天數為短。末齡幼蟲鑽入土後數天，我們即挖掘土壤使蛹體露出，以觀察羽化之確切時間，完成生活史各階段的紀錄。

結 果

成蟲的食性

在所有供試活體動物中，黃緣步行蟲成蟲僅對蛙類成體展現出明確的掠食行為；而對蚯蚓、蝌蚪及魚類雖有趨近試探的行為，但因獵物扭動掙扎而放棄；對於其他動物種類則無展現任何趨近的動作，因此也無掠食行為的發生。由攝影機的錄影結果發現，當成蟲接近澤蛙時，即向前突進並攀附其上，在蛙體掙扎跳躍的過程中，成蟲即以大顎啃食蛙體，而被成蟲捕獲的澤蛙，均於短時間內出現反應遲緩或癱瘓不動的現象。在 16 次成蟲掠食蛙類的紀錄中顯示，測得雄、雌成蟲所能捕食澤蛙的最大吻肛長分別為 23 mm (1.0 g) 及 30 mm (2.3 g)。

幼蟲的食性

在幼蟲的食性試驗方面，結果顯示：所有供試的蛙類皆可被一齡幼蟲利用，且幼蟲均可成功發育至下一齡期；對於蚯蚓、蝌蚪及魚類的體表幼蟲雖有趨近且嘗試取食，但卻無法成功以大顎附著，因此這些測試物應屬於幼蟲無法利用的食物資源；而對其他供試種類，幼蟲則無任何取食反應。各齡期幼蟲掠食蛙類個體所需的取食天數、取食前後的體長變化以及其

獵物的最大致死體長請參考表 1。整體上看，一齡幼蟲在蛙體的取食天數在 3-4 天間(n = 24)，但到三齡幼蟲時，取食天數僅 1-2 天(n = 14)即可完成；一齡的幼蟲於取食前體長均為 4 mm (n = 10)，而在三齡幼蟲的取食後，體長已可達 19-21 mm (n = 6)；各齡期幼蟲在脫落獵物後的轉齡過程中，體長均會略為縮小；一齡幼蟲到三齡幼蟲於掠食蛙類後，蛙體死亡的最大吻肛長分別為 25,40 及 50 mm (表 1)。觀察中也發現蛙體在被幼蟲取食後，常造成附

著處的組織潰爛或缺損；若蛙體被取食部位在四肢，則可能導致肢體殘缺；若被取食範圍過大者，甚至會導致死亡。通常體型大於幼蟲的蛙類，若兩者間的體型差距較大，蛙類較能於掠食後存活；反之，若兩者體型差距太小，常導致蛙體死亡。觀察中也發現，幼蟲不取食已略有腐敗的食物；因此取食的過程中若獵物提早死亡，即使幼蟲未獲取該齡期發育所需的食物量，依然會棄之不食。

表 1. 於室溫 26-33°C 下，黃綠步行蟲各齡期幼蟲掠食蛙類個體所需的取食天數、取食前後的體長變化以及其獵物的最大致死體長(括號內數字代表樣本數)。

Table 1. Feeding durations and body lengths of *Epomis nigricans* larvae at the 3 instar stages under laboratory conditions at 26°-33°C, and the maximum sizes of the preys (frogs) killed (sample sizes in parentheses).

Instar stages	Feeding durations, days	Body lengths, mm		Maximum sizes of frog killed, mm
		pre-feeding	post-feeding	
1st	3-4 (24)	4 (10)	12-13 (10)	25
2nd	2-3 (18)	10-11 (9)	17-19 (8)	40
3rd	1-2 (14)	14-15 (8)	19-21 (6)	50

黃綠步行蟲的生活史

室溫(26-30°C)下，黃綠步行蟲由卵連續飼養至成蟲所需時間，平均歷時 26.4 ± 1.1 天(n = 10)。卵的發育期非常固定，均為 4 天(n = 54)。幼蟲發育的過程中共須經歷 3 個齡期，在各齡期間，幼蟲會脫離蛙體掉落地表等待蛻皮；之後，再重新掠食另一個體。所以在本生活史試驗中，每隻黃綠步行蟲至少須成功利用 3 隻蛙類個體才能完成生活史。各齡期幼蟲附著於一隻蛙類體表的取食天數從 1-4 天不等，其取食時間隨著齡期增加而縮短，其中又以末齡幼蟲的取食時間最短，最快約 1 天即可離開獵物(表 1)。終齡幼蟲在取食蛙體後便掉落地表，鑽入土中開始製造蛹室，蛹期約 10-11 天(n = 10)。羽化後的成蟲 3 天後爬出地面活動(n = 1)。成蟲經長期飼養，

壽命可超過 1 年以上(n = 7)。

討 論

多數步行蟲成蟲屬肉食性，可利用發達的大顎捕食獵物，常見的食物包括昆蟲綱(Insecta)、蛛形綱(Arachnida)、腹足綱(Gastropoda)、等足綱(Isopoda)及蚯蚓等無脊椎動物(Lövei and Sunderland 1996)，以及受傷或死亡的脊椎動物(LittleJohn and Wainer 1978)。由本試驗結果可知，黃綠步行蟲成蟲對蛙類具有相當高的掠食專一性，有能力捕食健康且體型大於本身體型之蛙類。另由遭受成蟲咬傷後澤蛙短暫癱瘓的表現，推測掠食過程中成蟲可能有麻痺獵物的能力。步行蟲爲了提高掠食成功率，有些種類會先麻痺獵物(Lövei and Sunderland 1996)。

Toshiaki 於 2006 年在日本目擊體長 20.4 mm 的黃緣步行蟲成蟲正在取食吻肛長為 36.0 mm 的黑斑赤蛙 (*Pelophylax nigromaculatus*) 活體，雖然該蛙體型遠大於成蟲，但卻無法移動掙脫。雖然蛙類相對於一般的無脊椎動物，體型不但較大，活動力也較強，屬於較難以制伏的獵物。然而許多無脊椎動物卻能使用毒液、織網或集體掠食等方式，捕食體型相對較大的獵物 (Toledo *et al.* 2007)。在過去長期的兩棲類調查中，雖然我們在台灣本島並無發現過黃緣步行蟲，但卻常見大黃紋炮步蟲 (*Pheropsophus javanus*) 與小黃紋炮步蟲 (*P. occipitalis*) 成蟲沿著水際邊快速爬行，是否同樣具掠食蛙類的行為，有待後續的深入觀察與驗證。

黃緣步行蟲原歸屬於 *Chlaenius* 屬，而 *Epomis* 為其下的一個亞屬 (subgenus)。然而，Brandmayr *et al.* (2010) 藉由外部型態的觀察，認為 *Epomis* 幼蟲具獨特大顎構造，可能與掠食蛙類的行為有關，且其型態異於其他近緣類群，因而將之提升至屬的分類階級。由於型態結構上的專化，黃緣步行蟲幼蟲相較於成蟲，在掠食蛙類的行為上應更具專一性。目前被歸類於 *Epomis* 屬的步行蟲種類約有 20 餘種，主要分布於地中海地區 (Mediterranean region)、古北區 (Palearctic area) 以及非洲地區 (Brandmayr *et al.* 2010)。目前僅已知 3 種 *Epomis* 屬幼蟲具有掠食蛙類的紀錄，其發生地點分別為日本及以色列地區 (Elron *et al.* 2007; Brandmayr *et al.* 2010)；其中，*E. dejeani* 幼蟲主要掠食物肛長介於 12-33 mm 的蛙類個體 (Elron *et al.* 2007)。本次野外觀察雖然僅有 2 筆幼蟲掠食蛙類的紀錄，其獵物分別為 20 mm 的黑眶蟾蜍及 60 mm 的貢德氏赤蛙，不過在當時在該樣點附近可見相當多剛變態的小蛙，應可為黃緣步行蟲幼蟲提供非常豐富的食物來源。

黃緣步行蟲幼蟲為食性專一的動物，僅能利用蛙類才能成長與發育，對蛙類族群的依存度遠高於成蟲，這類僅於生活史某一階段對獵

物展現專一食性的掠食者，依 Toledo *et al.* (2007) 歸類為短暫性專一掠食者 (temporary specialized predators)。大部分步行蟲幼蟲多為肉食性且食性較為專一，口器屬食液式 (liquid-feeding) (Lövei and Sunderland, 1996)。取食時，具中空管道的鐮刀狀大顎，能將消化酵素注入獵物體內，待組織液化後，連同原本的酵素再吸回消化道，如此的取食方式可讓小型掠食者在不需耗費太多時間與能量下，即可利用無法直接食入的大型獵物 (Cohen 1995)。Brandmayr *et al.* (2010) 對同樣掠食蛙類的 *E. dejeani* 及 *E. circumscriptus* 幼蟲曾有以下掠食行為的描述：當一齡幼蟲附著於蛙體表面吸食體液時，通常固定不動，此時的幼蟲對於獵物稱為外寄生狀態 (ectoparasitic habitus)；而幼蟲發育至二齡及三齡時，多數個體開始出現頻繁移動的行為，並開始啃咬並取食蛙體組織，此時稱為掠食狀態 (predation)。本研究觀察黃緣步行蟲幼蟲，同樣也有出現取食策略轉變的類似現象。由於幼蟲主要以大顎附著於蛙體，倘若在獵物尚具活力時即鬆開大顎，非常容易自蛙類體表脫落，如此必須再花費額外的能量與時間尋找另一獵物，造成極高的生存風險，因此較小之幼蟲或於取食初期，幼蟲通常於附著後，較不易移動取食位置。此外，由於幼蟲無法利用已腐敗的食物，再加上較大齡期的幼蟲，對獵物所造成的傷害愈大，故當獵物虛弱或死亡之初，幼蟲為了加快取食速度，便開始出現反覆開合大顎以擠壓獵物組織的現象；在此同時，幼蟲也會移動位置以擴大取食範圍。黃緣步行蟲幼蟲依獵物生命狀態而轉變取食模式，以在取食效率與脫落風險間取得最佳的適存度 (fitness)。

在生活史的研究中，我們主動提供食物給各齡期幼蟲取食，由卵發育至成蟲約歷時 26 天，此結果與 *E. dejeani* 相似 (Elron *et al.* 2007)。然而，野外個體的發育歷程中，須額外花費時間尋找或等待獵物，實際發育時間應遠長於

此。若幼蟲於野外長時間無法遇到蛙類，會增加被其他生物捕食或因飢餓而導致死亡的風險。因此，成蟲產卵地的選擇若能與蛙類族群棲所重疊，可能有助於提升幼蟲日後尋找獵物的機會。本研究樣本來自馬祖列島，昔日為軍事重地，地勢陡峭及人口密度低，保有相對完整的生態環境；此外，由於該地區缺乏天然水系，當地居民為保留珍貴的淡水資源，設置許多各式蓄水池，因而提供蛙類良好的繁殖場域，同時也成為黃緣步行蟲理想的覓食與繁殖環境。參考該蟲在日本地區的紀錄報告，牠們可分布於平原或低海拔山區，甚至在人類活動頻繁的農耕地亦可發現，為當地常見的物種(中根等 1963；Toshiaki 2006; Yahiro and Yano 1997)。台灣本島雖然列為黃緣步行蟲的可能分布區域(林等 2003)，但目前並無實際的採集紀錄，因此無法瞭解其詳細的棲息環境。黃緣步行蟲的成蟲或幼蟲皆能以蛙類為食，其中幼蟲必須利用蛙類方能發育與成長，為絕對依賴蛙類族群的陸生昆蟲。本研究藉由對黃緣步行蟲成蟲與幼蟲的食性測試，與其生活史的探討與觀察，希望有助於未來進一步地了解黃緣步行蟲在生態上的角色，以及對共域蛙類族群所造成的可能影響。

引用文獻

- 中根猛彥、大林一夫、野村鎮、黑尺良彥。1963。原色昆蟲大圖鑑第 2 卷(甲蟲篇)。北隆館。東京。
- 林宗岐、林佑安、周文一、蔡明諭、汪良仲、陳建宏。2003。馬祖昆蟲生態導覽。連江縣政府。
- 張永仁。1998。昆蟲圖鑑。遠流出版事業股份有限公司。
- Brandmayr, P., T. Bonacci and T. Z. Brandmayr. 2010. Larval morphology of *Epomis circumscriptus* (Duftschmid 1812) and of first instar *E. dejeani*, Dejean, (Coleoptera, Carabidae, Chlaeniini), with morphofunctional remarks. *Zootaxa* 2388: 49-58.
- Cohen, A. C. 1995. Extra-oral digestion in predaceous terrestrial arthropoda. *Annual Review of Entomology* 40: 85-103.
- Elron, E., A. Shlagman and A. Gasith. 2007. First detailed report of predation on anuran metamorphs by terrestrial beetle larvae. *Herpetological Review* 38: 30-33.
- Littlejohn M. J. and W. Wainer. 1978. Carabid beetle preying on frogs. *Victorian Naturalist* 95: 251-252.
- Lövei, G. L. and K. D. Sunderland 1996. Ecology and behavior of ground beetles (Coleoptera: Carabidae). *Annual Review of Entomology* 41: 231-256.
- McCormick, S. and G. A. Polis. 1982. Arthropods that prey on vertebrates. *Biological Review of Cambridge Philosophical Society* 57: 29-58.
- Moore, B. P. 1971. Notes on an extraordinary blood-feeding carabid larva (Coleoptera) from Port Elizabeth. *Annals of the Natal Museum* 20: 479-482.
- Robertson, J. G. M. 1989. Predation by a carabid beetle on Australian frogs. *Herpetological Review* 20: 7-9.
- Stehr, F. W. 1991. *Immature insects*. Kendall/Hunt Company, Dubuque, Iowa.
- Toledo, L. F. 2005. Predation of juvenile and adult anurans by invertebrates: current knowledge and perspectives. *Herpetological Review* 36 (4): 395-400.
- Toledo, L. F., R. S. Ribeiro and C. F. B. Haddad. 2007. Anurans as prey: an exploratory analysis and size relationships between predators and their prey. *Journal of Zoology* 271: 170-177.
- Toshiaki, H. 2006. Predation by a carabid beetle

- (*Epomis nigricans*) on a juvenile frog (*Rana nigromaculata*). Bulletin of the Herpetological Society of Japan 2006: 99-100.
- Wells, K. D. 2007. The ecology and behavior of amphibians. The university of Chicago Press, Chicago.
- Wizen, G., A. Gasith. 2011. Predation of amphibians by carabid beetles of the genus *Epomis* found in the central coastal plain of Israel. Zookeys 100: 181-191.
- Yahiro, L. and K. Yano. 1997. Ground beetles (Coleoptera, Carabidae) caught by a light trap during ten years. Esakia 37: 57-69.