

УДК 595.763.33

DOI 10.18522/2308-9709-2025-51-1

**Морфоэкологический генезис комплекса родов «Platydracus»
(Coleoptera: Staphylinidae, Staphylininae)**

Хачиков Эдуард Ашотович

Южный федеральный университет Ростов-на-Дону, Россия.

e_hachikov@mail.ru

Аннотация

В работе рассмотрены морфоэкологические аспекты эволюции комплекса родов «Platydracus». Освоение новых экологических ниш отдельными его предковыми группами привело к возникновению морфоэкологических кластеров, на основе которых сформировались современные таксоны родового ранга данного комплекса. В результате этого роды комплекса «Platydracus» дифференцированы на следующие морфоэкологические кластеры соответственно занимаемым ими экологическим нишам. Кластеры родов комплекса «Platydracus»: роды – неспециализированные энтомофаги-герпетобионты (*Abemus*; *Bafutella*; *Boothia*; *Saniderus*; *Platydracus*; *Paragastrisus*; *Pancarpus*); роды – трофически малоспециализированные герпетобионты (*Nelmanwaslus* и *Wasmannellus*); роды со сходной трофической избирательностью в виде очень подвижных объектов и приуроченностью к различным микротопам (*Lesonthotes*, *Thoracostrongylus*, *Leistotrophus*, *Ontholestes*); род *Emus* – копробионтный, с пищевым предпочтением жуки, не очень быстрые и нетвёрдые; род *Naddia* –

герпетобионтный, трофически узкоспециализированный на небыстрых и твёрдых объектах. На этой основе выяснен основной морфоэволюционный вектор родов комплекса, заключающий в себе трофическую составляющую. Его основная направленность сводится к переходу от предковой, базовой пищевой универсальности к более узкой специализированной трофической избирательности. Этот вектор сформировал морфологический облик отдельных родов и, как следствие, в целом данного комплекса. Таким образом, морфоэкологические факторы и определили, в общем, весь морфологический и достаточно разнообразный облик комплекса «Platydracus» его таксономический состав и зоогеографию. В итоге произведено следующее обобщение, заключающееся в том, что именно морфоэкологический генезис обусловил во всех его проявлениях весь естественно-исторический процесс становления (эпигенез) комплекса родов «Platydracus».

Ключевые слова: Staphylininae, комплекс родов «Platydracus», морфоэкологические кластеры.

Morphoecological genesis of the «Platydracus» genera Complex (Coleoptera: Staphylinidae, Staphylininae)

Khachikov Eduard A.

Southern Federal University, Rostov-on-Don, Russia. e_hachikov@mail.ru

Abstract

Хачиков Э. А., Морфоэкологический генезис комплекса родов «Platydracus» (Coleoptera: Staphylinidae, Staphylininae) // «Живые и биокосные системы». – 2025. – № 51; URL: <https://jbks.ru/archive/issue-51/article-1>; DOI: 10.18522/2308-9709-2025-51-1

The morphoecological aspects of the evolution of the «Platydracus» genera Complex considered in the paper. The development of some ancestral groups into a complex of new ecological niches led to the emergence of morphoecological clusters, which formed the basis for modern taxa at the genus rank of this complex. As a result, the «Platydracus» genera Complex is divided into several morphoecological clusters based on the ecological niches they occupy. This clusters of the «Platydracus» genera Complex include: the genera non-specialized entomophagous herpetobionts (*Abemus*; *Bafutella*; *Boothia*; *Saniderus*; *Platydracus*; *Paragastrisus*; *Pancarpus*); the genera that are trophically low-specialized herpetobionts (*Nelmanwaslus* and *Wasmannellus*); the genera with similar trophic preferences for very mobile objects confined to different microtopes (*Lesonthotes*, *Thoracostrongylus*, *Leistotrophus*, *Ontholestes*); the genus *Emus* is a coprobiont, with food preferences for slow and not solid beetles; the genus *Naddia* is a herpetobiont, trophically specialized on slow and solid objects. On this basis, the main morphological evolutionary vector of genera in the complex, including a trophic component, has been clarified. Its main orientation is reduced to a transition from ancestral, basic food universality to more narrow, specialized trophic selectivity. This vector has shaped the morphological appearance of individual genera and, consequently, of the entire complex. Thus, morphoecological factors in general have determined the overall morphological diversity, taxonomic composition, and zoogeographic distribution of the «Platydracus» genus Complex. As a result, a following generalization has been made that morphoecologic genesis determines all manifestations of the natural-historical formation (epigenesis) process of the «Platydracus» genus Complex.

Key words: Staphylininae, «Platydracus» genera Complex, morphoecological clusters.

Введение

Комплекс родов «*Platydracus*» представлен в монографии автора (Хачиков, 2023) как естественно-исторический континуум, состоящий из 14 родов. Здесь нами, исходя из его морфологии (Smetana, 2006), добавлен еще один род – *Nelmanwaslus* Smetana, 2006. Таким образом, в состав этого комплекса на данный момент входят 15 родов: *Abemus* Mulsant and Rey, 1876; *Platydracus* Thomson, 1858; *Emus* Leach, 1819; *Ontholestes* Ganglbauer, 1895; *Thoracostrongylus* Bernhauer, 1915; *Leistotrophus* Perty, 1830; *Lesonthotes* Smetana and Brunke, 2019; *Saniderus* Fauvel, 1895; *Naddia* Fauvel, 1867; *Boothia* Rougemont, 2016; *Bafutella* Levasseur, 1968; *Pancarpus* Bondroit, 1913; *Paragastrisus* Bernhauer, 1923; *Nelmanwaslus* Smetana, 2006; *Wasmannellus* Bernhauer, 1920.

Процесс эпигенеза комплекса родов «*Platydracus*» в вышеуказанной работе (Хачиков, 2023) в основном был рассмотрен на основе исследований филогении. Но при этом морфоэкологический генезис этого комплекса был раскрыт недостаточно широко и многогранно. В предлагаемой здесь работе этот аспект рассмотрен более объёмно и представлен как спектр разносторонних эволюционно-экологических факторов, определивших современное состояние комплекса «*Platydracus*».

Материалы и методы

Жесткокрылые размачивались в горячей воде, изучаемые структуры вычленились посредством препаровальных игл разной толщины и помещались на прозрачные пластиковые плашки и заливались средой Хойера. В дальнейшем тела жуков и их вычлененные структуры монтировались на одну и ту же энтомологическую булавку, на которую

прикреплялись также географические и определительные этикетки. Весь смонтированный материал хранится в коллекции автора (Ростов-на-Дону).

Для понимания морфоэкологических процессов в данном комплексе теоретически составлена и принята отправная аксиома, постулирующая морфоэволюцию комплекса как исторический процесс, обусловленный освоением различных экологических ниш составляющими его таксонами.

Для экстраполяции аксиомы было предпринято моделирование предковой, архаичной экологической ниши комплекса как отправной точки эколоморфологических векторов хронологического развития комплекса «*Platydracus*». Представление этой ниши строилось на основе данных по филогении комплекса «*Platydracus*», исходя из которых общим предковым таксоном комплекса является род *Platydracus* (Хачиков, 2023).

Соответственно этому занимаемая им же экологическая ниша рассматривается как архаичная, базовая ниша всего комплекса. Для её конкретного представления она разносторонне описана на основе морфологических и экологических аспектов рода *Platydracus*. Дочерние же роды предкового таксона последовательно рассмотрены в том же ракурсе морфоэкологических составляющих. Для этого проведен сравнительный анализ строения в родах комплекса следующих наиболее существенных, по нашему мнению, морфологических структур ротового аппарата, головы и органов движения. Данный анализ проведен с сопряжением экологических особенностей этих же родов. На основе этого составлены морфоэкологические характеристики родов комплекса и определены их экологические ниши. Впоследствии на основе обобщений этих данных были составлены представления о морфоэкологических тенденциях всего комплекса «*Platydracus*». Детально и последовательно это осуществлялось следующим образом.

Изначально были выбраны габитуальные структуры, активно обеспечивающие жизнедеятельность видов и одновременно отражающие специфику родов. Они были отдифференцированы, исходя из их строения и специфике функций, на отдельные морфоэкологические кластеры с предварительной хронологической характеристикой.

Для осуществления последнего на основе понимания рода *Platydracus* как предковой формы (Хачиков, 2023) морфотипы вышеназванных структур, имеющих у видов этого рода, понимались как изначальные, архаичные, плезиоморфные. Так же в силу этого наличие в других родах морфотипов, не имеющих своего распространения в роде *Platydracus*, воспринимаются как новообразования. Поэтому эти морфотипы в рубриках с характеристиками этих родов описываются с комментариями с учетом хронологической динамики, подразумевающей их образование как более поздние эволюционные события относительно их гомологов в роде *Platydracus*. Морфотипы обсуждаемых габитуальных структур приведены ниже.

Конечности – выделены два морфотипа (рис. 1, 2), исходя из относительной толщины голеней и бедер: ноги «ходильные» – бедра и голени достаточно утолщенные, мощные, последние отчетливо расширены к вершине (рис. 1); ноги «бегательные» (рис. 2), их бедра и в основном голени более удлиненные и зауженные.

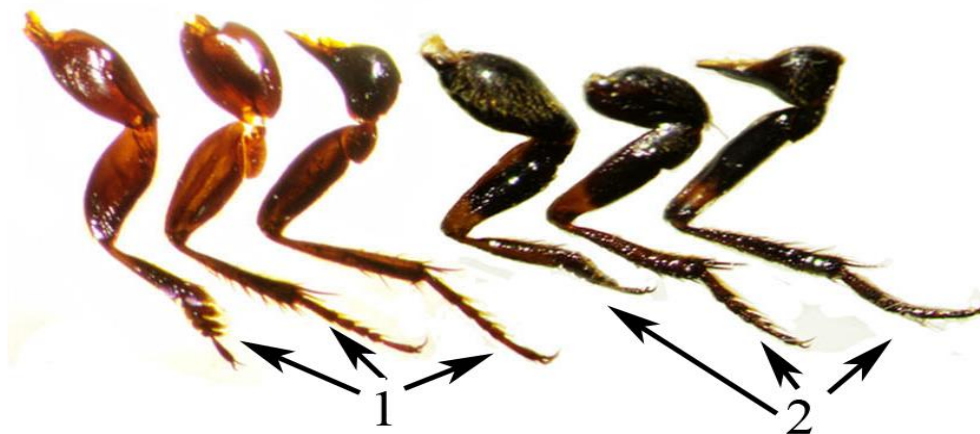


Рис. 1, 2 – Морфотипы конечностей: 1 – ноги «ходильные», *Platydracus fulvipes* (Scopoli, 1763); 2 – ноги «бегательные», *Ontholesthes tessellatus* (Geoffroy, 1785).

Голова. Особенности морфологии её основания позволили выделить два морфотипа (рис. 3 – 6). Один из них называется голова «трапециевидная» (рис. 3, 4). Его задние углы отчётливые, хорошо развиты и выходят за общий периметр основания, вследствие чего базовая часть головы выглядит шире дистальной, что обусловлено усиленным развитием мышц мандибул, приведшим к увеличению их объёма. Эти мышцы ответственны за функциональность мандибул и обеспечивают усилия мандибул необходимые для дефрагментации твёрдых объектов. Поэтому сам мышечный объём достаточно велик и занимает большую часть головы. К тому же процесс его развития привел к увеличению объема головной капсулы за счёт сопряженного развития ее задних углов. При этом латеро-апикальная часть головы плавно заужена в переднем направлении. Всё это образует общий контур головы без учёта продольного диаметра глаз, близкий к фигуре «трапеция», что и определило название данного морфотипа. Следующий морфотип обозначен – голова «параллельносторонняя» (рис. 5 – 6). Его задние углы головы неявственные, закруглённые. Ширина головы в целом

везде одинаковая, реже дистальная часть несколько шире основания. Это следствие морфоэволюционного расширения дистальной части, в результате чего она по своей длине сопоставима с базальным краем. Соответствие длин этих частей друг другу обуславливает параллельное расположение боковых сторон головы. Данное обстоятельство и послужило выбору названия для этого морфотипа .



Рис. 3 – 6. – Морфотипы головы. 3, 4 – голова «трапецевидная»; 5, 6 – голова «параллельносторонняя». 3 – *Platydracus fulvipes*; 4 – *Naddia borneensis* Cameron, 1930; 5 – *Ontholesthes aurosparsus* (Fauvel, 1895); 6 – *Thoracostrongylus birmanus* Fauvel, 1895.

Расширение апикального края головы привело к увеличению расстояния между мандибулами, что усиливает их физическую силу без увеличения объема мышц приводящих их в движение. Данное обстоятельство с физической точки зрения подробно было изложено у Тихомировой (Тихомирова, 1983). При этом таких же мышечных усилий при работе мандибул, как при морфотипе голова «трапецевидная», не требуется. Как следствие этого в процессе морфоэволюции мышцы мандибул уменьшились в своих размерах. Это привело к определенному нивелированию задних углов выступающих за периметр головной капсулы в их виде их сглаживания. Обобщая данные рассуждения, можно заключить

следующее, выдающиеся задние углы частично обеспечивают объем для мышц в морфотипе голова «трапециевидная». В морфотипе же «параллельносторонняя» эта функциональность потеряла свое значение, что и привело к их утрате. Так же увеличение расстояния между мандибулами позволяет использовать в пищу более крупные объекты. В эволюционном аспекте это значимое прогрессивное явление необходимо рассматривать в статусе алломорфоза.

Из структур ротового аппарата исследованы мандибулы. Они разделены на два морфотипа. Первый из них имеет следующие характеристики. Мандибулы массивные, их зубцы направлены как горизонтально, так и вертикально, таким образом данный морфотип мандибул занимает трехмерный объем. Такие мандибулы предназначены как для дробления твердой пищи, так и размельчения более мягкой, при этом в широком диапазоне ее размерности. Этот морфотип ротового аппарата в спектре функциональности понимается как универсальный. Исходя из этого его общее название – «трехмерный универсальный». Следующий морфотип отличается более утонченными, уплощенными мандибулами с вытянутыми вершинами. Их зубцы расположены почти в одной плоскости, что и позволило обозначить этот морфотип как «двухмерный». Они больше функционируют как плоские лезвия. Этот морфотип более специализированный относительно вышеописанного. Он адаптирован для размельчения не очень твердых и мягких объектов.

Глаза делятся на три размерные группы: «мелкие» – их размер значительно меньше половины длины вентральной части головы; «средние» – занимают половину или не более двух третей боковой части головной капсулы; «большие» – занимают большую часть боковой стороны головы. Из всех названных этот морфотип наиболее специализированный, поскольку

предназначен для отслеживания быстро движущейся добычи. Остальные морфотипы вполне достаточны для добывания не очень подвижных объектов.

На основе коррелятивного сопоставления вышеуказанных морфотипов и составляющих их признаков с экологическими особенностями были составлены морфоэкологические характеристики таксонов комплекса «*Platydracus*». Особо подчеркиваем то, что сравнительный морфологический анализ таксонов в основном проводился именно в рамках вышеприведенных признаков. Но, при необходимости, в отдельных случаях дополнительно были рассмотрены и другие структуры.

В ситуациях, когда экологических данных было недостаточно, вышеуказанные характеристики составлялись коррелятивно-ассоциативными допущениями на основе аналогий и последующих экстраполяций морфоэкологических зависимостей в других таксонах данного комплекса. И в результате на интеграции этих этапов исследований экстраполирован весь морфоэкологический процесс комплекса «*Platydracus*».

Результаты

Поскольку род *Platydracus* является предковым в комплексе «*Platydracus*», то его рассмотрение дано в начале данного раздела. Это необходимо для понимания последовательности процессов морфоэкологических изменений в остальных родах.

Род *Platydracus* Thomson, 1858

Типовой вид *Staphylinus stercorarius* Olivier, 1795.

Род насчитывает более 180 видов и имеет всеветное распространение (Herman, 2001). Морфоэкологическая характеристика рода составлена на основе изучения следующих видов (Хачиков, 2015; 2023): *Platydracus*

aureofasciatus (Motschulsky, 1861); *P. allardi* Levasseur, 1967; *P. aff. amazonicus* (Sharp, 1876); *P. cf. birmanus* (Fauvel, 1895); *P. brevicornis* (Motschulsky, 1862); *P. chalconecephalus* (Fabricius, 1801); *P. dauricus* (Mannerheim, 1830); *P. fulvipes* (Scopoli, 1763); *P. flavopunctatus* (Latreille, 1804); *P. fossator* (Gravenhorst, 1802); *P. latebricola* (Gravenhorst, 1806); *P. maculipennis* (Kraatz, 1859); *P. meridionalis* (Rosenhauer, 1847); *P. mortuorum* (Bernhauer, 1912); *P. maculosus* (Gravenhorst, 1802); *P. ochropygus* (Nordmann, 1837); *P. stercorarius* (Olivier, 1795); *P. vicarius* Sharp, 1889; *P. zonatus* (Gravenhorst, 1802) и *P. sumakowi* Bernhauer, 1911.

Биотопические приуроченности видов данного рода в основном это мезогигрофильные станции. В Голарктике они иногда обитают и в ксерофильных станциях, например: *P. meridionalis* и *P. sumakowi*. В тропических областях так же ими охвачены и гигрофильные местообитания. Виды данного рода это среднего или крупного размера жуки. Они в большинстве своем герпетобионты, обитают под укрытиями, в подстилке, реже факультативно в навозе и других органических останках. Виды рода в целом неспециализированные энтомофаги. Питаются разнообразными, не очень быстрыми объектами соизмеримыми с собственными размерами тела. Об этом свидетельствует строение их ротового аппарата, головы и ног, а также этологические особенности охоты за насекомыми. Голова у абсолютного большинства видов рода «трапецевидная». Но имеются виды и с переходной формой головы близкой к морфотипу «параллельносторонняя», а также относящиеся именно к последнему морфотипу. Глаза «средние», поскольку пищевые объекты это небыстрые герпетобионты, чаще нелетающие. Поэтому глаз данных размеров вполне достаточно для обеспечения трофического поведения. Мандибулы в большинстве случаев «трёхмерные», реже «двухмерные». «Трёхмерные» верхние челюсти

распространены у большинства исследованных нами видов рода. Они универсальны и могут дефрагментировать как твёрдые, так и мягкие пищевые объекты. Мягкие объекты разделяются на крупные фрагменты дистальными саблевидными частями верхних челюстей, далее измельчаются медиальными и базальными зубцами. Двойные и тройные медиальные зубцы – это специализированные структуры, приспособленные для охоты на объекты с твердыми покровами. «Двухмерные» мандибулы имеются у видов – *Platydracus ochropygus*, *P. maculosus*, *P. meridionalis*, *P. maculipennis*, *P. latebricola*, *P. fossator*, *P. allardi*. Наличие этого типа мандибул у части видов рода свидетельствует о том, что у них произошла специализация в трофических предпочтениях, скорее всего, как результат перехода к питанию менее твёрдыми объектами. В результате этого мандибулы морфологически несколько упростились, их зубцы перестали занимать вертикальное положение. Это говорит о появлении у данных видов тенденции к более узкой специализации трофического рациона. И объясняется преобладанием биомассы нежестких пищевых объектов в местах обитания этих видов, что в целом имеет свои энергетические преимущества перед тотальной полифагией.

Ноги «ходильные», поэтому скорость передвижения невысокая. Поскольку объекты питания так же не очень быстро передвигаются, то этого вполне достаточно. Необходим только резкий бросок при обнаружении жертвы, кроме того, ноги участвуют в удержании добычи. Поэтому они достаточно мощные, что выражено в утолщении бедер и голеней. Так же они покрыты шипиками для фиксации с жертвой. Данная специфика строения этих структур возникла сопряженно с особенностями этологии охоты. Последняя описывается на основе личных наблюдений автора за видами *P. chalcocephalus* и *Staphylinus caesareus* Cederhjelm, 1798, надо заметить,

несмотря на то, что эти виды из разных родов, тактика охоты у них сходна.

На рис. 7 отображен момент охоты *P. fossator* на *Onthophagus* sp.



Рис. 7 – Эпизод охоты *P. fossator* на *Onthophagus* sp.¹

Объекты питания – это зачастую крупные и твердые жуки. На них виды рода нападают со спины, резким броском заскакивают на спину жертвы, при этом она полностью охватывается всеми ногами хищника. Потом энтомофаг переворачивается на спину вместе с жертвой и в этом положении своим абдоменом фиксируется на субстрате. Объект атаки, зажатый с двух сторон ногами хищника, оказывается в положении брюшной стороной вверх и не может далее передвигаться и сопротивляться. Стафилин при этом своими мандибулами охватывает основание головы с боковых сторон, далее мандибулы заводятся под основание головы пищевого объекта, в ее мембранозную и мягкую часть. Это действие, с помощью синхронных и противоположных движений мандибул вперед и назад, позволяет отсечь голову от тела жертвы. Более детально это выглядит следующим образом – двойные и тройные медиальные зубцы фиксируют и вытягивают голову жертв (жуков) вперед. Это делает ее шейную незащищенную мембранозную

¹ Alamy.it: [сайт]. URL: <https://www.alamy.it/red-spotted-rove-beetle-platydracus-fossator-attaccando-dung-beetle-canthon-sp-image331427833.html>

часть доступной для охвата с боков базальных базальными зубцами. Они вклиниваются между шеей и переднеспинкой, рассекая мягкие ткани между ними, что приводит к частичному или полному отчленению головы от остального тела. После этого уже физиологически обездвиженное насекомое окончательно расчленяется и поедается (рис. 8). Кроме этого с различными аналогичными эпизодами охоты видов рода *Platydracus* можно ознакомиться здесь².



Рис. 8 – Питание *Platydracus phoenicurus* (Nordmann, 1837) хрущем *Phyllophaga* sp.³

Таким образом, общее строение (с учетом описанных морфотипов) головы, глаз, ротового аппарата и ног экологически обусловлено трофическим употреблением разнообразных насекомых с различными размерами и степенью твёрдости наружных покровов не обладающими

² iNaturalist.org: [сайт]. URL: <https://www.inaturalist.org/observations/43724848>

³ Bugguide.net: [сайт]. URL: <https://bugguide.net/node/view/305908/bgimage>.

быстрым передвижением, т.е. данная экологическая и трофическая специализация сводится к максимальной универсальности в употреблении пищевых ресурсов. Только в тех случаях, где в биотопах преобладали объекты с мягкими покровами, произошло сужение трофических предпочтений. Примером, доказывающим вышесказанное, может быть переориентация на питание мокрицами (рис. 9), так как эти беспозвоночные зачастую преобладают в определенных биотопах.



Рис. 9 – Эпизод охоты *Platydacus brevicornis* на мокрицу (*Oniscidea*).⁴

В целом же относительная специализация видов внутри этого рода шла в основном по размерной дифференциации самих видов соответственно величине имеющимся трофическим объектам. Таким образом, все это способствовало максимальному охвату пищевых ресурсов как в качественном аспекте, так и в количественном (размерном). В итоге

⁴pl.wikipedia.org: [сайт]. URL:https://pl.wikipedia.org/wiki/Tyranka_%28owady%29

занимаемая этим родом его общая экологическая ниша трофически освоена по максимуму. Биотопические предпочтения приурочены в основном к мезогигрофильным станциям. Скорее всего, этот род получил всесветное распространение в те периоды, когда климат на планете был влажным, мягким и в целом благоприятным. И в современный период большая часть видов приурочена к именно таким районам с тропическим климатом. Только незначительная часть указанная выше видов распространена в более неблагоприятных и даже аридных местообитаниях. Они же адаптировались к ним благодаря физиологическим и экологическим сезонным адаптациям. В частности, это выражено в активности имаго и ускоренным развитием личинок в увлажненный период в сочетании с периодом анабиоза в засушливый сезон. Внешне же это на этих видах не сказалось. В итоге экологические условия наложили свой отпечаток на внешний облик рода, поведенческие реакции, биотопические предпочтения и общее распространение. Т.е. естественно-историческое становление рода произошло под воздействием спектра экологических факторов как абиотических (климатических), так и биотических (в основном трофических). В общем, они сформировали современный облик рода *Platydracus* как геобионтного полиэнтомофага, имеющего всесветное распространение.

Род *Abemus* Mulsant and Rey, 1876

Типовой вид *Staphylinus chloropterus* Panzer, 1796.

Морфоэкологическое описание произведено по следующим видам: *Abemus chloropterus* (Panzer, 1796) и *A. chalcopygus* (Hochhuth, 1849) – непосредственно по личным материалам (Хачиков, 2015; 2023); и по литературным данным: *A. hebraeus* (Smetana, 1978), (Smetana, 1978, как *Staphylinus hebraeus* Smetana, 1978); *A. olivaceus* Cameron, 1928 (Cameron, 1928; Coiffait, 1982, как *Thoracostrongylus martensi* Coiffait, 1982).

Род сравнительно небольшой (Herman, 2001). Голова почти «параллельносторонняя», несколько дистально заужена, поперечная, задние углы головы закругленные, мандибулы «трёхмерные». Глаза «большие», ноги «ходильные». Виды рода неспециализированные энтомофаги, в основном герпетобионты, за исключением одного вида копробионта *A. chalcopygus* (Хачиков, 2023). От видов рода *Platydracus* в первую очередь их отличает форма головы, относящаяся к морфотипу «параллельносторонняя» с закругленными задними углами. Это и наличие крупных глаз позволяет предположить переход на менее жёсткую и быстро движущуюся добычу. В целом род не имеет своей чёткой оригинальной экониши. Скорее он занимает ниши насыщенные видами *Platydracus*, *Staphylinus* Cederhjelm, 1798, *Ocupus* Leach, 1819 и отчасти *Ontholestes*. Возможно, из-за конкурентных взаимоотношений с вышеприведенными таксонами, обсуждаемый род не смог получить значительного таксономического развития, и ограничен распространением в основном в Западной Палеарктике (Herman, 2001).

Род *Ontholestes* Ganglbauer, 1895

Типовой вид: *Staphylinus murinus* Linnaeus, 1758.

По данному роду изучены следующие виды (Хачиков, 2023; Smetana, 1959; Yang & Zhou; 2012): *Ontholestes moluccarum* (Fauvel, 1878); *O. murinus* (Linnaeus, 1758); *O. tessellatus* (Geoffroy, 1785); *O. callistus* (Hochhuth, 1849); *O. aurosparsus* (Fauvel, 1895); *O. variegatus* Cameron, 1932; *O. brasilianus* (Bernhauer, 1906); *O. marginalis* (Gene, 1836); *O. gracilis* (Sharp, 1874); *O. oculatus* (Sharp, 1874); *O. orientalis* Bernhauer, 1906; *O. proximus* Kirshenblat, 1936; *O. haroldi* (Eppelsheim, 1884); *O. napoensis* Yang & Zhou, 2012; *O. xinqiaoensis* Yang & Zhou, 2012; *O. simulator* Kirshenblat, 1936; *O. tenuicornis* (Kraatz, 1859).

Род насчитывает более 30 видов и имеет почти всесветное распространение (Herman, 2001). Голова «параллельносторонняя», с закруглёнными задними углами, глаза «большие», мандибулы «трехмерные», ноги «бегательные», передние углы переднеспинки вытянутые в дистальном направлении. Виды рода *Ontholestes* быстро передвигающиеся энтомофаги, в большинстве своём копробионты, за исключением *O. callistus* – герпетобионта который приурочен к лесным станциям и обитает в подстилке. Их пищевые объекты копрофаги с нетвёрдыми или мягкими покровами, наиболее массовые насекомые микротопа «навоз» – это различные двукрылые (Diptera). Они, исходя из собственных наблюдений за видом *O. murinus*, основной их пищевой объект. По данным же изучения Тихомировой вида *O. tessellatus* (Тихомирова, 1983) его трофические приуроченности – это жуки рода *Aphodius* Illiger, 1798. Но, следует особо отметить то, что это результаты лабораторных исследований, где у этого вида не было выбора в других пищевых объектах и поэтому результаты этих экспериментов не могут быть однозначными. Не исключено, что рацион этого вида более широк. Так или иначе дальнейшее наше обсуждение «двукрылых» как трофических объектов вполне резонно. Они очень подвижные, быстрые и к тому же летающие насекомые. И для их поимки у видов *Ontholestes* имеются следующие адаптации. Этологические: стиль охоты представляет собой очень быстрый и точный бросок на севшую на субстрат муху (рис. 10). И

морфофизиологические – способность к высокой скорости передвижения.



Рис. 10 – Эпизод охоты *Ontholestes cingulatus* (Gravenhorst, 1802) на *Diptera*.⁵

Эти приспособления возможны благодаря наличию конечностей «бегательного» типа и обеспечивающих их скоростную подвижность мощных мышц с мгновенной рефлекторной реакцией. Увеличение же размеров мышечной массы нуждается в дополнительных объёмах и площадях их крепления. Эти два аспекта привели к изменению конструкции торакса в виде следующих морфологических новообразований. Так, у первой пары ног развитие их мышц обусловило увеличение объема пронотума за счет удлинения его передних углов. У второй пары её мышцы крепятся к каркасу мезостернума. И для того, чтобы избежать его прогибания (вибрации) при их работе возникла необходимость усиления его прочности. Это способствовало образованию медиального продольного киля на мезостернуме, своего рода «ребра жесткости». У третьей пары мышцы задних ног крепятся к эндоскелету, в частности, к склериту

⁵Bugwood.org: [сайт]. URL: <https://www.insectimages.org/browse/subthumb.cfm?sub=21140>

«метэндостернит». Но это не привело к его ощутимым изменениям, по всей видимости, они коснулись только самих ног в виде их удлинения. Также для данного варианта трофического поведения необходимо хорошее зрение, корректирующее точный бросок, это обусловило существенное увеличение глаз, приведшее к образованию морфотипа глаза «большие». Мандибулы также претерпели изменения, стали внешне ближе к «двухмерному» типу. Они несколько более утонченные и удлиненные по сравнению с верхними челюстями видов *Platydracus*. Это следствие того, что, во-первых, у рода *Ontholestes* трофические объекты не жёсткие (в том числе и виды *Aphodius*), а мухи вообще сравнительно мягкий объект. Поэтому мандибулы рода *Ontholestes* преобразовались в менее мощные и утолщенные, чем у видов рода *Platydracus*. Т. е. они стали более адаптированными именно к этому варианту малой плотности пищевых объектов. И во-вторых, поскольку добыча весьма подвижна, то она в первую очередь захватывается и далее удерживается и первично надсекается для обездвиживания именно передней (дистальной) частью мандибул. Это и способствовало ее удлинению относительно проксимальной части. Из-за уменьшения усилий мандибул для дефрагментации нетвердой пищи уменьшились и мышцы, обеспечивающие их функциональность, а это привело к сглаживанию выступающих задних углов головы, имеющих у рода *Platydracus*. К тому же преобразование головы в морфотип «параллельносторонняя» обусловило увеличение физической силы мандибул без наращивания их мышц. Это так же способствовало частичному нивелированию задних углов головы. По мере освоения ниши микротоп «навоз» виды рода *Ontholestes* перешли к размножению именно в нем. И именно это полное освоение данной ниши, которая имеет место везде, где обитают позвоночные животные, привело к распространению этого рода почти по всему миру. Резюмируя

вышесказанное, можно заключить, что именно биотические и абиотические факторы сформировали современные габитус, этологию и зоогеографию рода *Ontholestes*.

Род *Leistotrophus* Perty, 1830

Типовой вид *Leistotrophus gravenhorsti* Perty, 1830

Это маленький род, насчитывающий два вида и имеющий распространение в Неотропической и Неарктической областях (Herman, 2001). Его характеристика составлена как по непосредственному изучению вида *Leistotrophus versicolor* (Gravenhorst, 1806), так и по литературным данным (Хачиков, 2023; Márquez and Asiain, 2004).

Голова «параллельносторонняя», поперечная. Глаза «большие», мандибулы «трёхмерные». Передние углы переднеспинки дистально выступающие. Ноги относятся к «бегательному» типу. *L. versicolor* – это хищный стафилин, обитающий на навозе, падали и растениях. Он охотится в разных микротопах на мух (Diptera): облигатно – на навозе; при его отсутствии, факультативно на поверхности трупов и листьев. Интересна его тактика охоты на листьях. Чтобы привлечь мух он имитирует птичий помёт. Кроме того, железы на кончике брюшка выделяют пахучий секрет с запахом навоза, привлекающий мух. Этот вид имеет две формы самцов – крупную и карликовую. При этом мелкие самцы притворяются самками для того, чтобы обмануть более крупных самцов и избежать прямой конфронтации с ними за самок (Forsyth & Alcock, 1990; Márquez & Asiain, 2004). Поэтому этот вид называют стафилином-«трансвеститом».⁶ Они совокупляются с самками в отсутствие крупных самцов, здесь имеют место две стратегии полового поведения

⁶ iNaturalist.org: [сайт]. URL: <https://www.inaturalist.org/posts/32709-the-transvestite-rove-beetle-leistotrophus-versicolor>

самцов, обусловившие эти морфологические формы. Данные стратегии обеспечивают стабильность встреч разных полов для спаривания.

Исходя из филогенетических и морфологических исследований (Smetana, 1959; Brunke & Smetana, 2019), этот род близок к роду *Ontholestes*, последний же является его предковым таксоном (Хачиков, 2023).

Теоретически формирование рода *Leistotropus* шло следующим образом. Предковым видом был один из видов из рода *Ontholestes*. Виды этого рода, как было указано выше, охотятся на копробионтов, в частности, на мух. Здесь сформировался изначально род *Leistotropus*. Впоследствии он освоил другую нишу: кроны деревьев и кустарников, где он и продолжил охотиться на мух. Скорее всего, еще будучи только копробионтом, у него выработалась адаптация по привлечению мух с помощью имитации пищевых феромонов. Это и дало ему возможность уже охотиться и вне экскрементов, в частности на листьях растений. И в процессе этого уже произошли дальнейшие адаптации, такие как имитация птичьего помёта. Таким образом, способность к имитации пищевых феромонов как преадаптация позволила этому виду и роду занять другую экологическую нишу в виде микротопа «листья растений». Морфологически виды этого рода не имеют особо принципиальных отличий от рода *Ontholestes*, об этом говорит то, что отдельные виды этих двух родов переносились из одного в другой (Herman, 2001). В итоге формирование рода *Leistotropus* обязано сугубо экологическому событию, таковому как смена места обитания статуса микротопа. Поскольку пищевой объект не изменился, это не нашло отражения на его габитусе.

Род *Thoracostrongylus* Bernhauer, 1915

Типовой вид *Ontholestes javanus* Bernhauer, 1915.

Род достаточно большой, состоит из 18 видов (Herman, 2001; Yang, Zhou and Schillhammer, 2011). Характеристика рода составлена по непосредственному изучению вида *Thoracostrongylus birmanus* Fauvel, 1895, а также литературным данным (Yang et al., 2011) по следующим видам: *T. acerosus* Yang, Zhou and Schillhammer, 2011; *T. aduncatus* Yang, Zhou and Schillhammer, 2011; *T. baoxingensis* Yang, Zhou and Schillhammer, 2011; *T. diaoluoensis* Yang, Zhou and Schillhammer, 2011; *T. fujianensis* Yang, Zhou and Schillhammer, 2011; *T. birmanus* (Fauvel, 1895); *T. formosanus* Shibata, 1982; *T. malaisei* Scheerpeltz, 1965; *T. miyakei* Bernhauer, 1943; *T. velutinus* Scheerpeltz, 1965.

Голова «параллельносторонняя», поперечная. Глаза «большие», мандибулы ближе к «трёхмерным». На мезотораксе имеется киль. Ноги «бегательного» типа. Данных по биологии не известно. Исходя из морфологической характеристики рода и аналогий с таксонами со сходными морфологическими данными, это дневные хищники, которые охотятся на открытой поверхности на достаточно подвижные и не очень твёрдые объекты.

Род *Emus* Leach, 1819

Типовой вид: *Emus hirtus* (Linnaeus, 1758).

Монотипический род с единственным видом *Emus hirtus*.

Характеристика рода составлена непосредственно по изучению материала *E. hirtus*.

Голова почти «параллельносторонняя», слегка дистально заужена, поперечная, с несколько сглаженными углами. Глаза чуть меньше средней величины, мандибулы «двухмерные». Ноги «ходильные». Обитает в мезогигрофильных стадиях. Копробионт, пищевые объекты в основном крупные виды жуков-навозников из подсемейства Aphodiinae, не

отличающиеся особой подвижностью. Покровы у них не очень твердые, поэтому мандибулы *E. hirtus* не очень мощные и скорее адаптированы для рассеечения тел жуков, нежели для их дробления. И для их поимки также не требуется особой подвижности и точности. Поэтому *E. hirtus* в целом не очень быстрый объект с соответствующими этому типами конечностей и глаз. История образования этого рода видится таким образом. Предковый вид рода *Platydracus* факультативно охотился на помете позвоночных. А поскольку навоз всегда населён копрофагами, в том числе и Aphodiinae, которые представляют собой достаточно легкодоступную и, главное, стабильную добычу, то трофическая прирученность к навозу из факультативной перешла в облигатную. Что повлекло морфологические преобразования, приведшие к формированию отдельного рода. От рода *Platydracus* из обсуждаемых признаков прежде всего его отличают несколько закругленные задние углы головы. Это следствие утраты некоторой части объема мышц мандибул в результате перехода на менее твердую пищу и преобразования формы головы в «параллельностороннюю». В этих обстоятельствах дефрагментация пищевых объектов требует меньших усилий со стороны мандибул, и, как следствие, возникла утрата части мышечной массы. У этого вида широко расставлены основания (тазики) средних ног. Предположительно это связано с тем, что жук крупный, относительно тяжёлый, но при этом ему для поиска помета необходимы постоянные перелёты. Это привело к увеличению мышц крыла, и они по мере своего эволюционного процесса «оттеснили» основания ног к боковым сторонам. Жук покрыт длинными волосками, составляющими рисунок, имитирующий опушение шмелей. Данная мимикрия особенно очевидна при полете жука, и эта адаптация экологически вполне оправдана с учётом того, что жук достаточно много времени проводит в полёте. Так же и размножение

стало происходить в навозе. Таким образом, этот род весь свой жизненный цикл стал реализовывать в одной и той же нише. Все это и обусловило приведенные выше морфологические изменения, коснувшиеся в основном ротового аппарата и частично формы головы и среднегруди. Значимые изменения экологоэволюционного характера в становлении этого рода произошли прежде всего в биотопической приуроченности на уровне микроценозов, а именно в переходе от герпетобионтности к копробионтности. Все сказанное выше в итоге составило внешний вид и экологическую нишу рода *Emus*.

Род *Naddia* Fauvel, 1867

Типовой вид *Caranistes westermanni* Erichson, 1840.

Его характеристика составлена по непосредственному изучению *Naddia borneensis* Cameron, 1930 и по литературным данным (Bhattacharjee et al., 2024; Smetana & Davies, 2000; Schillhammer, 1996; Rougemont, 2014; 2016 (b); Yang & Zhou, 2010) следующих видов: *N. iacobi* Rougemont, 2014; *N. asetosa* Rougemont, 2014; *N. barclayi* Rougemont, 2016; *N. germana* Rougemont, 2014; *N. aeneipennis* Cameron 1930; *N. limbifer* Rougemont, 2014; *N. ignipennis* Rougemont, 2014; *N. barbarossa* Rougemont, 2014; *N. eleanorae* Rougemont, 2014; *N. aureomontis* Rougemont, 2014; *N. brendelli* Rougemont, 2014; *N. oxoniensis* Rougemont, 2014; *N. calcicola* Rougemont, 2014; *N. argentifer* Rougemont, 2014; *N. sarahae* Rougemont, 2014; *N. nanlingensis* Yang & Zhou, 2010; *N. mangshanensis* Yang & Zhou, 2010; *N. hainanensis*, Yang & Zhou, 2010; *N. barclayi* Rougemont, 2016; *N. wielebnowskiae* Schillhammer, 1996.

Род достаточно большой. Он, по всей видимости, герпетобионтный, на что указывают литературные источники (Bhattacharjee et al., 2024). Голова почти «параллельносторонняя», удлинённая, слегка зауженная к переднему краю, с вытянутыми и расширенными назад задними углами. Глаза «мелкие».

Мандибулы «трёхмерные», массивные, относительно короткие. Исходя из этого, они адаптированы для расчленения не крупной, но жёсткой добычи. И для поддержки значительных усилий мандибул, необходимых для дефрагментации жесткой пищи, нужны мощные, и как следствие этого, объемные мышцы. Последнее обстоятельство обеспечивается дополнительным объемом головной капсулы в виде сильно развитых задних углов. Кроме того, поскольку голова удлиненная, то расстояние между мандибулами не увеличенное по сравнению с другими родами комплекса, поэтому трофические объекты, также как и в случае с формой мандибул, должны быть незначительных размеров. Ноги «ходильного» типа, что говорит о том, что жертвы не очень быстры. Таким объектам охоты соответствуют муравьи, это массовые герпетобионты, что делает их весьма привлекательным источником пищи. Но это возможно при наличии соответствующих специфических адаптаций у их потребителей, что и наблюдается у рода *Naddia*. И на питание муравьями видов этого рода косвенно указывают литературные сведения (Bhattacharjee at al., 2024), в которых описан частный случай взаимосвязи вида *Naddia* sp. с муравьями *Pseudoneoponera* sp. в виде «бейтсовской» мимикрии. Но мы считаем, что этот тип мимикрии возник у этого вида вторично. А сходство, например, головы у модели – муравья *Pseudoneoponera* sp. и этого вида преадаптация, обусловленная конвергенцией. За это говорит сходный внешний вид головы *Naddia* sp. с таковой других видов рода *Naddia* (Rougemont, 2014; 2016). Он вообще типичен для этого рода. И в тоже время подобный тип головы характерен и многим муравьям, например, подсемейств *Murmicinae* и *Formicinae*. Это вызвано тем, что у муравьев пищевые объекты так же зачастую твердые, такие как жесткие насекомые и семена растений. Это и обусловило конвергентное сходство голов у столь далеких в родственном

плане насекомых, как жуки и муравьи. Таким образом, первопричина сходства формы головы у этих жуков и муравьев это совпадение физических параметров пищевых объектов. История же мимикрии обсуждаемого вида гипотетически такова. Изначально предковая форма *Naddia* sp. обитала в местах нахождения муравьев данного вида и, возможно, питалась ими. И поскольку вид *Naddia* sp. постоянно находился в сообществе этих крупных и ядовитых муравьев рода *Pseudoneoponera*, то у вида и появилась окраска, имитирующая их. Надо заметить, что данная окраска в сходных вариантах имеется и у других видов рода *Naddia*, возможно, она исходно имела место у видов данного рода и не имеет в своем генезисе первоначального отношения к этому случаю мимикрии. Этот вопрос неоднозначен и нуждается в дополнительном изучении. Обобщая всё вышесказанное, можно говорить о том, что в роде *Naddia* основные экологические изменения произошли в трофических предпочтениях, в частности, в виде узкой специализации. И это морфологически сказалось на специфике ротового аппарата, в частности, мандибулах и, как следствие этого, форме головы.

Род *Lesonthotes* Smetana and Brunke, 2019

Типовой вид *Lesonthotes vulneratus* Smetana & Brunke, 2019.

Характеристика рода составлена по первоописанию (Brunke & Smetana, 2019). Герпетобионт, обитает в лесных стациях. Голова почти «параллельносторонняя», слегка заужена апикально, поперечная. Глаза «большие», плоскость мандибул «двухмерная». Ноги ближе к типу «бегательных» конечностей. На мезостернуме имеется киль. Исходя из аналогий строения в других родах, данный род представляет собой быстро перемещающегося герпетобионта. Его трофическая специализация – различные нетвёрдые и подвижные насекомые.

Род *Saniderus* Fauvel, 1895

Типовой вид *Saniderus ruficollis* Fauvel 1895.

Род небольшой (Herman, 2001). Характеристика рода составлена по литературным данным (Rougemont, 2015) следующих видов: *Saniderus ruficollis* Fauvel 1895; *S. laevicollis* Fauvel 1895; *S. manni* Rougemont, 2015; *S. cooteri* Rougemont, 2015; *S. cechovskyi* Rougemont, 2015. Голова с выдающимися задними углами, «трапециевидная», глаза скорее «средние». Мандибулы массивные, «трёхмерные», ноги «ходильные». Исходя из аналогий по морфологии из других родов – этот род трофически неспециализированный герпетобионт.

Род *Boothia* Rougemont, 2016

Типовой вид *Boothia harrissoni* Rougemont, 2016.

Род небольшой (Herman, 2001). Его характеристика составлена по литературным данным следующих видов: *Boothia bansengi* Rougemont, 2016; *B. harrissoni* Rougemont, 2016; *B. caroli* Rougemont, 2016; *B. torreyi* Rougemont, 2016 (Rougemont, 2016a). Голова «трапециевидная», с выдающимися задними углами, глаза «мелкие». Мандибулы «трёхмерные», ноги «ходильные». Данные морфологических аналогий с другими родами говорят о том, что этот род трофически неспециализированный герпетобионт.

Род *Bafutella* Levasseur, 1968

Типовой вид *Bafutella mirei*, Levasseur, 1968.

Род монотипический (Herman, 2001). Характеристика рода составлена по первоописанию (Levasseur, 1968). Голова с закруглёнными задними углами, почти «параллельносторонняя». Глаза «средние», мандибулы «трёхмерные». Ноги ближе к типу «ходильных» конечностей. Исходя из аналогий по морфологии других родов – этот род так же трофически неспециализированный герпетобионт.

Род *Pancarpus* Bondroit, 1913

Типовой вид *Pancarpus bicolor* (Shubert, 1911).

Род сравнительно необъёмный (Herman, 2001). Характеристика рода составлена по литературным источникам (Levasseur, 1968; 1980). Голова поперечная, почти «параллельносторонняя», в дистальной части сужена. Задние углы головы несколько сглаженные, почти не выдаются. Глаза «средние», мандибулы «трёхмерные». Ноги ближе к типу «ходильных». Исходя из аналогий по сравнительной морфологии с другими родами – это трофически неспециализированный герпетобионт.

Род *Paragastrisus* Bernhauer, 1923

Типовой вид *Paragastrisus imperialis* (Bernhauer, 1906).

Род сравнительно небольшой (Herman, 2001). Характеристика рода составлена на основе первоописаний (Levasseur, 1980) следующих видов: *Paragastrisus imperialis* (Bernhauer, 1906); *P. coiffaiti* Levasseur, 1980; *P. koundenensis* Levasseur, 1980; *P. princeps* (Bernhauer, 1915); *P. mireanus* Levasseur, 1980. Задние углы головы варьируют от сглаженных, до слегка выдающихся. Мандибулы «двух» и «трёхмерные». Глаза «средние» или же «большие». Ноги ближе к типу «ходильных». Род морфологически достаточно разнообразный и, с учётом аналогий по морфологии из других родов, имеет в своем составе герпетобионтов как трофически неспециализированных (*P. coiffaiti*; *P. koundenensis*; *P. mireanus*), так и с предпочтением пищевых объектов с нетвёрдыми покровами (*P. imperialis*; *P. princeps*).

Род *Wasmannellus* Bernhauer, 1920

Типовой вид *Wasmannellus tristis* Bernhauer, 1920.

Характеристика рода составлена согласно его переописанию (Smetana, 2006). Род небольшой и имеет всего два вида (Herman, 2001). Голова

«параллельносторонняя», с несколько выдающимися задними углами. Глаза «средние», мандибулы «двухмерные», по внутреннему краю с одинарным зубцом. Ноги относятся к типу «ходильных» конечностей. Исходя из аналогий по морфологии из других родов этот таксон герпетобионт, трофически специализированный на не слишком быстрых объектах, с недостаточно твёрдыми и мягкими покровами.

Род *Nelmanwaslus* Smetana, 2006

Типовой вид *Nelmanwaslus ornatus* Smetana, 2006.

Этот род морфологически близок к роду *Wasmannellus* (Smetana, 2006). Это стало причиной его включения в состав комплекса «*Platydracus*».

Характеристика этого рода составлена по его первоописанию (Smetana, 2006). Голова скорее «параллельносторонняя», со сглаженными углами, глаза «средние», ноги «ходильные». Исходя из аналогий по морфологии из других родов – это трофически специализированный герпетобионт и его специализация определяется упрощенным строением мандибул. Они имеют по одному одинарному зубцу. Пищевые объекты это не очень подвижные беспозвоночные с нетвёрдыми покровами.

Обсуждение

Исходя из вышеприведенных морфоэкологических характеристик, рода комплекса «*Platydracus*» делятся на ряд экологических групп. Они приведены далее.

– Неспециализированные хищники-герпетобионты. К ним относятся следующие рода: *Abemus*; *Bafutella*; *Boothia*; *Saniderus*; *Platydracus*; *Paragastrisus*; *Pancarpus*.

Из них самый большой, как по ареалу, так и по численности – род *Platydracus*. Как было показано выше, виды этого таксона универсальные

стено- и эвритопные энтомофаги. Это способствовало общему биологическому успеху данного рода. Кроме того, этот род – предковый для остальных родов комплекса (Хачиков, 2023). Остальные рода этой группы его потомственные производные и их экологические ниши и морфологические характеристики во многом совпадают с таковыми рода *Platydracus*. Поэтому они находятся с предковым родом в жёстких конкурентных взаимоотношениях. Из-за этого эти роды не получили широкого распространения и имеют локальные ареалы (Herman, 2001). Если рассуждать более обобщённо, то они не сумели найти свою уникальную нишу и в условиях её занятости предковым родом не получили широкого эволюционного успеха и развития. Но эти рода образовали своего рода промежуточный кластер форм, который и стал эволюционным потенциалом для дальнейшего появления других, более специализированных родов, которые в процессе своего экологического генезиса составили свои морфоэволюционные объединения в комплексе «*Platydracus*». Более того, часть из этих неспециализированных родов дали начало возникновению родам и за пределами комплекса в объеме уже всей подтрибы *Staphylininae*.

Следующая достаточно разнообразная группа родов – это в разной степени специализированные рода. Здесь приведена их экологическая дифференциация.

– Трофически малоспециализированные, герпетобионтные рода. Это морфологически и экологически сходные как между собой, так и с родом *Platydracus* рода *Nelmanwaslus* и *Wasmannellus*. Их можно охарактеризовать как таксоны, находящиеся на начальном этапе трофической специализации. Круг их пищевых объектов несколько сузился до беспозвоночных с не очень жёсткими и мягкими покровами. Об этом говорит их упрощённая

морфология мандибул. Они всего лишь с одним зубцом, в отличие от мандибул видов предкового рода *Platydracus*.

– Рода со сходной трофической приверженностью, специализирующиеся на очень подвижных объектах: *Lesonthotes*, *Thoracostrongylus*, *Leistotrophus* и *Ontholestes*. Это привело к их сходной морфологии, например, у них «большие» глаза и «бегательные» ноги. Но их места обитания достаточно различны: рода *Lesonthotes* и *Thoracostrongylus* – герпетобионты; *Ontholestes* и *Leistotrophus* – копробионты; *Leistotrophus* так же факультативный некробионт и дендро-тамнобионт.

Надо заметить, несмотря на морфологическое сходство этих всех родов, они относительно друг друга имеют различные филогенетические отношения, в том числе и отдаленные. Это позволяет предполагать то, что основную роль в морфоэволюции этих родов сыграло в первую очередь сходство трофических объектов. Именно они способствовали формированию приведенных выше общих черт габитуса при наличии различной родственности и экологии этих родов.

Род *Emus* – обособленный таксон. Он так же является копробионтом, но его пищевые предпочтения не очень быстрые и твёрдые жуки.

Род *Naddia* – герпетобионтный род, трофически узкоспециализированный на не очень быстрых, но твёрдых объектах.

Все вышесказанное дает основания для утверждения о том, что на внешнем виде родов данного комплекса сказалась в основном их трофическая приверженность.

Из всех перечисленных родов наибольшим биологическим успехом в первую очередь отличаются роды *Platydracus* и *Ontholestes*. *Platydracus* – это экологически универсальный род, что и обеспечило его всесветное распространение. В противоположность ему *Ontholestes*

узкоспециализированный род, как и часть остальных родов. Но в отличие от них он освоил микротоп «экскременты позвоночных животных» который, с одной стороны, располагает легкодоступным и насыщенным пищевым ресурсом, с другой, имеет широкое присутствие почти во всех регионах мира. Всё это вместе позволило этому роду занять почти всесветный регион. Остальные же роды имеют более локальные районы местообитания.

Заключение. В итоге можно констатировать то, что на морфоэкологическом и зоогеографическом аспектах каждого рода определяющим эволюционным базисом являются различные экологические спектры. Из них надо отдельно выделить трофический фактор, как ведущий в морфоэкологии этих родов. Таким образом, освоение экологических ниш отдельными предковыми группами сказалось на их морфологическом облике, и последнее привело к формированию новых таксонов родового ранга. И в итоге этого произошло формирование отдельных морфоэкологических кластеров или континуумов, уже на таксономическом уровне, приведшее уже к общему таксономическому образованию комплекса «Platydracus». И таким образом, экологические векторы в целом и определили весь морфологический, достаточно разнообразный облик комплекса «Platydracus» и, как следствие этого, его таксономический состав и биогеографию. В итоге всего вышенаписанного можно принять следующее обобщение, заключающееся в том то, что именно морфоэкологический генезис обусловил во всѣх его проявлениях весь естественно-исторический процесс становления (эпигенез) комплекса родов «Platydracus».

Благодарности

Автор выражает глубокую признательность коллегам С. Поушковой, Р. Романчуку, К. Климовичу (Ростов-на-Дону, Россия) за ценные советы по содержанию данной работы.

Литература

1. Тихомирова, А. Л. Морфоэкологические особенности и филогенез стафилинид (с каталогом Фауны СССР) / А. Л. Тихомирова. – М.: Наука, 1973. – 190 с.
2. Хачиков, Э. А. Морфология гениталий жуков-стафилинид подтрибы *Staphylinina* (Coleoptera: Staphylinidae: Staphylininae) и ее значение для системы этого таксона / Э. А. Хачиков. // Кавказский энтомологический бюллетень. – 2015. – Vol. 11. – № 2. – С. 287–295. DOI: 10.23885/1814-3326-2015-11-2-287-295.
3. Хачиков, Э. А. Эпигенез комплекса родов «*Platydracus*» подтрибы *Staphylinina* Latreille, 1802 (Coleoptera: Staphylinidae, Staphylininae): монография / Э. А. Хачиков. – Ростов-на-Дону; Таганрог: Издательство Южного федерального университета, 2023. –142 с. DOI 10.18522/801316670.
4. Bhattacharjee, B., Chakrovorty, A., Háva, J. & Samadder, A. A natural history note on the *Pseudoneoponera* ant-mimicking behaviour of *Naddia* sp. (Staphylinidae: Staphylininae: Staphylinini: Staphylinina), from Kalyani University campus, Kalyani, Nadia, West Bengal, India/ B. Bhattacharjee [et al.] // *Zootaxa*. –2024. – Vol. 5399.– № 3. – pp. 281–286.
5. Brunke, A. J., Smetana, A. A new genus of *Staphylinina* and a review of major lineages (Staphylinidae: Staphylininae: Staphylinini) / A. J. Brunke, A.

Smetana. // *Systematics and Biodiversity*. – 2019. – Vol. 17. – Iss. 8. – pp. 745–758.

6. Cameron, M. The Staphylinidae (Coleoptera) of the Third Mount Everest Expedition / M. Cameron. // *The Annals and Magazine of Natural History*. – 1928. – Vol. 10. – № 2. – pp. 558–569.

7. Coiffait, H. Contribution à la connaissance des Staphylinides de l'Himalaya (Népal, Ladakh, Cachemire) (Insecta: Coleoptera: Staphylinidae) / H. Coiffait. // *Senckenbergiana Biologica*. – 1982. – Vol. 62. – pp. 21–179.

8. Forsyth, A. and Alcock, J. Female mimicry and resource defense polygyny by males of a tropical rove beetle, *Leistotrophus versicolor* (Coleoptera: Staphylinidae) / A. Forsyth and J. Alcock. // *Behavioral Ecology and Sociobiology*. – 1990. – 26. – pp. 325–330.

9. Herman, L. H. Catalog of the Staphylinidae (Insecta: Coleoptera) 1758 to the end of the second millennium / L. H. Herman. // *Bulletin of the American Museum of Natural History*. – 2001. – № 265, P. VI. – pp. 3021–3840.

10. Levasseur, L. Nouveaux Staphylinidae (Col.) du Cameroun et du Katanga / L. Levasseur // *Bulletin de l'Institut français d'Afrique noire*. – 1968. – Ser. A. – № 4. – pp. 1381–1411.

11. Levasseur, L. Contribution à la connaissance des Coléoptères Staphylinides d'Afrique noire (18e note) / L. Levasseur // *Annales de la Société Entomologique de France (N.S.)*. – 1980. – Vol. 16. – Iss. 3. – pp. 351–379.

12. Márquez, J. and Asiain, J. Taxonomic And Biological Observations On *Leistotrophus versicolor* / J. Márquez and J. Asiain. // *Entomological news*. – 2004. – Vol. 115. – pp. 255–262.

13. Rougemont, G. The genus *Naddia* in Borneo (Staphylinidae, Staphylininae) / G. Rougemont. // *Linzer biologische Beiträge*. – 2014. – Vol. 46. – № 2. – pp. 2737–1765.

14. Rougemont, G. Three new species of *Saniderus* Fauvel, 1895 (Coleoptera: Staphylinidae: Staphylininae) Guillaume de / G. Rougemont. // Entomofauna: Zeitschrift für Entomologie. – 2015. – Band 36. – Heft 35. – pp. 477–492.
15. Rougemont, G. *Boothia*, a new genus with four new species from Borneo (Coleoptera: Staphylinidae: Staphylininae) / G. Rougemont. // Entomologist's Monthly Magazine. – 2016 (a). – Vol. 152. – P. 165–171.
16. Rougemont, G. New Bornean Staphylinidae (Coleoptera) / G. Rougemont. // Linzer biologische Beiträge. – 2016 (b). – Vol. 48. – №1. – pp. 559-572.
17. Smetana, A. The Palaearctic, Oriental and Nearctic Species of the genus *Ontholestes* Gglib.(Col., Staphylinidae) / A. Smetana. // Acta Entomologica Musei Nationalis Pragae. – 1959. – Vol. 33. – pp. 393–412.
18. Smetana, A. Staphylinini and Quediini from Israel (Coleoptera, Staphylinidae). (109 th contribution to the knowledge of Staphylinidae) / A. Smetana. // Revue suisse de Zoologie. – 1978. – Vol. 85. –pp. 115–126.
19. Smetana, A. Contributions to the knowledge of the “Staphylinus-complex” (Coleoptera, Staphylinidae, Staphylinini) of China. Part 11. The genus *Wasmannellus* Bernhauer, 1920 and *Nelmanwaslus* gen. nov. / A. Smetana. // Zootaxa. – 2006. – Vol. 1316. – pp. 33–43.
20. Smetana, A. & Davies, A. Reclassification of the north temperate taxa associated with *Staphylinus* sensu lato, including comments on relevant subtribes of Staphylinini (Coleoptera: Staphylinidae) / A. Smetana & A. Davies. // American Museum Novitates. – 2000. – Vol. 3287. – pp. 1–88.
21. Schillhammer, H. A new species of the genus *Naddia* Fauvel from Viet Nam and Laos (Insecta: Coleoptera: Staphylinidae) / H. Schillhammer. // Annalen des Naturhistorischen Museums in Wien. – 1996. – Vol. 98. –pp. 421–424.
[https://doi.org/10.1206/0003-0082\(2000\)287<0001:ROTNTT>2.0.CO;2](https://doi.org/10.1206/0003-0082(2000)287<0001:ROTNTT>2.0.CO;2)

22. Yang, Z. & Zhou, H.-Z. Three new species of *Naddia* Fauvel (Coleoptera: Staphylinidae) from China / Z. Yang & H.-Z. Zhou. // *Zootaxa*. – 2010. – Vol. 2531. – pp. 1–14.
23. Yang, Z., Zhou, H.-Z. and Schillhammer, H. Taxonomy of the genus *Thoracostrongylus* Bernhauer (Coleoptera: Staphylinidae) with descriptions of five new species from China / Z. Yang & H.-Z. Zhou and H. Schillhammer. // *Journal of Natural History*. – 2011. – Vol. 45. – Nos. 7–8. – pp. 407–433.
24. Yang, Z., Zhou, H.-Z. Review of Chinese species of the genus *Ontholestes* Ganglbauer, 1895 (Coleoptera: Staphylinidae: Staphylininae) with description of two species new to science / Z. Yang & H.-Z. Zhou. // *Zootaxa*. – 2012. – Vol. 3191. – pp. 1–20.

References

1. Tikhomirova, A. L. Morfoecologicheskie osobennosti i filogenez fauny staphylinid (s catalogom fauny SSSR) / A. L. Tikhomirova. – M.: Nauka, 1973. – 190p. [in Russian].
2. Khachikov, E. A. Morphology of genitalia of rove beetles of the subtribe Staphylinina (Coleoptera: Staphylinidae: Staphylininae) and its significance for the system of this taxon / E. A. Khachikov. // *Caucasian Entomological Bulletin*. – 2015. – Vol. 11. – №2. – pp. 287–295. DOI: 10.23885/1814-3326-2015-11-2-287-295. [in Russian].
3. Khachikov, E. A. Epigenesis of the genera complex "Platydracus" of the subtribe Staphylinina Latreille, 1802 (Coleoptera: Staphylinidae, Staphylininae): Monograph / E. A. Khachikov. – Rostov-on-Don;

- Taganrog: Publishing House of the Southern Federal University, 2023. – 142 p. DOI 10.18522/801316670. [in Russian].
4. Bhattacharjee, B., Chakrovorty, A., Háva, J. & Samadder, A. A natural history note on the Pseudoneoponera ant-mimicking behaviour of *Naddia* sp. (Staphylinidae: Staphylininae: Staphylinini: Staphylinina), from Kalyani University campus, Kalyani, Nadia, West Bengal, India/ B. Bhattacharjee [et al.] // Zootaxa. –2024. – Vol. 5399. – № 3. – pp. 281–286.
 5. Brunke, A. J., Smetana, A. A new genus of Staphylinina and a review of major lineages (Staphylinidae: Staphylininae: Staphylinini) / A. J. Brunke, A. Smetana. // Systematics and Biodiversity. – 2019. – Vol. 17. – Iss. 8. – pp. 745–758.
 6. Cameron, M. The Staphylinidae (Coleoptera) of the Third Mount Everest Expedition / M. Cameron. // The Annals and Magazine of Natural History. – 1928. – Vol. 10. – № 2. – pp. 558–569.
 7. Coiffait, H. Contribution à la connaissance des Staphylinides de l'Himalaya (Népal, Ladakh, Cachemire) (Insecta: Coleoptera: Staphylinidae)/ H. Coiffait. // Senckenbergiana Biologica. – 1982. – Vol. 62. – pp. 21–179.
 8. Forsyth, A. and Alcock, J. Female mimicry and resource defense polygyny by males of a tropical rove beetle, *Leistotrophus versicolor* (Coleoptera: Staphylinidae) / A. Forsyth and J. Alcock. // Behavioral Ecology and Sociobiology. – 1990. – 26. – pp. 325–330.
 9. Herman, L. H. Catalog of the Staphylinidae (Insecta: Coleoptera) 1758 to the end of the second millennium / L. H. Herman. // Bulletin of the American Museum of Natural History. – 2001. – № 265, P. VI. – pp. 3021–3840.

10. Levasseur, L. Nouveaux Staphylinidae (Col.) du Cameroun et du Katanga / L. Levasseur // Bulletin de l'Institut français d'Afrique noire. – 1968. – Ser. A. – № 4. – pp. 1381–1411.
11. Levasseur, L. Contribution à la connaissance des Coléoptères Staphylinides d'Afrique noire (18e note) / L. Levasseur // Annales de la Société Entomologique de France (N.S.). – 1980. – Vol. 16. – Iss. 3. – pp. 351–379.
12. Márquez, J. and Asiain, J. Taxonomic and biological observations on *Leistotrophus versicolor* / J. Márquez and J. Asiain. // Entomological news. – 2004. – Vol. 115. – pp. 255–262.
13. Rougemont, G. The genus *Naddia* in Borneo (Staphylinidae, Staphylininae) / G. Rougemont. // Linzer biologische Beiträge. – 2014. – Vol. 46. – № 2. – pp. 2737–1765.
14. Rougemont, G. Three new species of *Saniderus* Fauvel, 1895 (Coleoptera: Staphylinidae: Staphylininae) Guillaume de / G. Rougemont. // Entomofauna: Zeitschrift für Entomologie. – 2015. – Band 36. – Heft 35. – pp. 477–492.
15. Rougemont, G. *Boothia*, a new genus with four new species from Borneo (Coleoptera: Staphylinidae: Staphylininae) / G. Rougemont. // Entomologist's Monthly Magazine. – 2016 a). – Vol. 152. – P. 165–171.
16. Rougemont, G. New Bornean Staphylinidae (Coleoptera) / G. Rougemont. // Linzer biologische Beiträge. – 2016(b). – Vol. 48. – №1. – pp. 559-572.
17. Smetana, A. The Palaearctic, Oriental and Nearctic Species of the genus *Ontholestes* Gglb. (Col., Staphylinidae) / A. Smetana. // Acta Entomologica Musei Nationalis Pragae. – 1959. – Vol. 33. – pp. 393–412.

18. Smetana, A. Staphylinini and Quediini from Israel (Coleoptera, Staphylinidae). (109 th contribution to the knowledge of Staphylinidae) / A. Smetana. // *Revue suisse de Zoologie*. – 1978. – Vol. 85. – pp. 115–126.
19. Smetana, A. Contributions to the knowledge of the “Staphylinus-complex” (Coleoptera, Staphylinidae, Staphylinini) of China. Part 11. The genus *Wasmannellus* Bernhauer, 1920 and *Nelmanwaslus* gen. nov. / A. Smetana. // *Zootaxa*. – 2006. – Vol. 1316. – pp. 33–43.
20. Smetana, A. & Davies, A. Reclassification of the north temperate taxa associated with *Staphylinus* sensu lato, including comments on relevant subtribes of Staphylinini (Coleoptera: Staphylinidae) / A. Smetana & A. Davies. // *American Museum Novitates*. – 2000. – Vol. 3287. – pp. 1–88.
21. Schillhammer, H. A new species of the genus *Naddia* Fauvel from Viet Nam and Laos (Insecta: Coleoptera: Staphylinidae) / H. Schillhammer. // *Annalen des Naturhistorischen Museums in Wien*. – 1996. – Vol. 98. – pp. 421–424. [https://doi.org/10.1206/0003-0082\(2000\)287<0001:ROTNNT>2.0.CO;2](https://doi.org/10.1206/0003-0082(2000)287<0001:ROTNNT>2.0.CO;2)
22. Yang, Z. & Zhou, H.-Z. Three new species of *Naddia* Fauvel (Coleoptera: Staphylinidae) from China / Z. Yang & H.-Z. Zhou. // *Zootaxa*. – 2010. – Vol. 2531. – pp. 1–14.
23. Yang, Z., Zhou, H.-Z. and Schillhammer, H. Taxonomy of the genus *Thoracostrongylus* Bernhauer (Coleoptera: Staphylinidae) with descriptions of five new species from China / Z. Yang & H.-Z. Zhou and H. Schillhammer. // *Journal of Natural History*. – 2011. – Vol. 45. – Nos. 7–8. – pp. 407–433.

24. Yang, Z., Zhou, H.-Z. Review of Chinese species of the genus *Ontholestes* Ganglbauer, 1895 (Coleoptera: Staphylinidae: Staphylininae) with description of two species new to science / Z. Yang & H.-Z. Zhou.// Zootaxa. – 2012. – Vol. 3191. – pp. 1–20.

Статья поступила в редакцию 4 марта 2025 г.

Поступила после доработки 11 марта 2025 г.

Принята к печати 17 марта 2025 г.

Received 4, March, 2025

Revised 11, March, 2025

Accepted 17, March, 2025