

DOI: <https://doi.org/10.17816/morph.629340>

Морфофункциональная характеристика os penis млекопитающих

Н.Н. Шевлюк

Оренбургский государственный медицинский университет, Оренбург, Россия

АННОТАЦИЯ

Проанализирована морфофункциональная организация бакулюма (os penis) млекопитающих — костной ткани, которая образует кость полового члена и придаёт ему твёрдость. Эта структура в эволюции появилась позже других, она имеется только у большинства представителей самого эволюционно молодого класса позвоночных — млекопитающих. Бакулюм формируется в половом члене как у сумчатых, так и у представителей отрядов плацентарных млекопитающих (многих грызунов, некоторых рукокрылых, ластоногих, китообразных, отдельных хищников, полуобезьян и некоторых обезьян).

Костная ткань обычно располагается в передней области полового члена между кавернозным и губчатым телами. Бакулюм представляет собой непарную кость. На поперечном срезе у представителей разных видов она может быть округлой, квадратной, треугольной либо плоской. Чаще всего бакулюм представляет собой стержень цилиндрической формы, расширенный в проксимальной и дистальной частях, на нём имеются выросты различной формы. Костная ткань обычно располагается в передней области полового члена между пещеристых и губчатого тела. Гистогенез костной ткани при формировании os penis в эмбриогенезе осуществляется путём непрямого остеогенеза. В области будущей os penis из мезенхимы происходит формирование хрящевой модели. В дальнейшем основу бакулюма образует пластинчатая костная ткань, в которой хорошо выражены остеоны. В поверхностных зонах бакулюма выявлена грубоволокнистая (ретикулофиброзная) костная ткань, а также волокнистая хрящевая ткань.

Ключевые слова: млекопитающие; половой член; костная ткань; os penis; бакулюм.

Как цитировать:

Шевлюк Н.Н. Морфофункциональная характеристика os penis млекопитающих // Морфология. 2023. Т. 161, № 4. С. 87–94. DOI: <https://doi.org/10.17816/morph.629340>

DOI: <https://doi.org/10.17816/morph.629340>

Morphofunctional characteristics of the os penis of mammals

Nikolay N. Shevlyuk

Orenburg State Medical University, Orenburg, Russia

ABSTRACT

The study analyzed the morphofunctional organization of the mammalian baculum (os penis). In many mammals, bone tissue caused the penis to harden, which forms the bone of the penis (os penis or baculum). This structure appeared later in evolution than others, and it is present only in representatives of the most evolutionarily young class of vertebrates, i.e., mammals. The baculum is present in the penis of marsupials and placental mammals (rodents, some bats, pinnipeds, cetaceans, individual predators, semi-monkeys, and some monkeys).

The bone tissue is usually located in the anterior region of the penis between the cavernous and spongy bodies. The baculum is an unpaired bone. On the cross-section of representatives of different species, the baculum can be rounded, square, triangular, or flat. Most often, the baculum is a cylindrical rod, expanded in the proximal and distal parts, and it has outgrowths of various shapes. Histogenesis of the bone tissue during os penis formation in embryogenesis occurs by indirect osteogenesis. In the area of the future os penis, a cartilaginous model is formed from the mesenchyme, in place of which the bone tissue then develops. The base of the baculum is formed by lamellar bone tissue, in which osteones are well expressed. Coarse fibrous (reticulofibrous) bone tissue and fibrous cartilage tissue are found on the surface of the baculum. The baculum was found to increase the overall hardness of the penis when bending during copulation.

Keywords: mammals; penis; bone; os penis; baculum.

To cite this article:

Shevlyuk NN. Morphofunctional characteristics of the os penis of mammals. *Morphology*. 2023;161(4):87–94. DOI: <https://doi.org/10.17816/morph.629340>

Received: 22.03.2024

Accepted: 26.04.2024

Published: 21.05.2024

ВВЕДЕНИЕ

В процессе эволюции организмов у особой мужского пола произошло формирование и развитие копулятивных органов, служащих для введения спермы в половые пути самки. Наличие таких органов характерно только для видов с внутренним оплодотворением. Среди позвоночных копулятивные органы имеются у некоторых рыб, безногих амфибий, у всех рептилий (за исключением новозеландской гаттерии), у некоторых птиц и у всех млекопитающих. В ходе эволюции происходило усложнение структуры копулятивных органов, в том числе формирование сложно-организованных половых путей самок [1–6]. Различают настоящие копулятивные органы, образованные обычно из структур конечных отделов полового тракта (у млекопитающих, рептилий, птиц), и копулятивные органы, которые морфогенетически и морфологически не связаны с половой системой [4].

Большим разнообразием отличаются копулятивные органы рыб. Например, у представителей семейств фаллостетовых и неостетовых имеется оригинально устроенный копулятивный орган, именуемый приапий, расположенный на нижней части головы на стебельчатом выросте. Скелет приапия образован элементами плечевого и тазового поясов [7–9].

Копулятивный орган самцов большинства видов рептилий представляет собой выпячивание каудальной части стенки клоаки. У некоторых птиц и всех млекопитающих имеется хорошо развитый копулятивный орган — половой член (penis) [10].

Строение полового члена млекопитающих животных и человека характеризуется общими принципами организации: выделяют тело, корень и головку. Тело состоит из двух пещеристых и губчатого тела [1, 4, 11]. Хотя у всех млекопитающих сохраняется общий принцип организации полового члена, описано и много видовых особенностей, причём особым разнообразием отличаются рукокрылые [3, 12–15].

У ряда млекопитающих для облегчения пенетрации при копуляции в половом члене присутствует костная ткань (os penis, или бакулум). Эта структура в эволюции появилась позже других, она имеется только у представителей самого эволюционно молодого класса позвоночных — млекопитающих [16–20].

Несмотря на имеющиеся источники литературы, посвящённые исследованию os penis, многие вопросы его морфофункциональной организации остаются дискуссионными.

МОРФОГЕНЕЗ OS PENIS В ОНТОГЕНЕЗЕ МЛЕКОПИТАЮЩИХ

По вопросам морфо-, гистогенеза и онтогенетических преобразований os penis млекопитающих имеются

единичные работы, касающиеся развития некоторых видов из отрядов грызунов, рукокрылых и хищных. Выяснено, что гистогенез костной ткани при формировании os penis у крыс осуществляется путём непрямого остеогенеза. В области будущей os penis из мезенхимы происходит формирование хрящевой модели, на месте которой затем развивается костная ткань. Рост хрящевой модели кости наблюдается у крыс до 8-го дня постнатальной жизни, затем размеры хряща сокращаются за счёт формирования костной ткани на его месте. Завершение морфо- и гистогенеза кости полового члена приходится на период завершения полового созревания животных [21].

При изучении возрастных изменений бакулума каменной куницы *Martes foina* (отряд Carnivora, семейство Mustelidae) обнаружено, что его рост и формирование завершаются с наступлением периода половозрелости животных [22]. Сходные данные получены на основании исследования бакулума двух видов летучих мышей на этапах онтогенеза [23]. Таким образом, к возрасту половозрелости доля хрящевой ткани в os penis снижается и у половозрелых животных сохраняются лишь отдельные островки хряща, лежащие внутри костной ткани [21–24].

На основе иммуногистохимического анализа R. Murakami выявил, что в хрящевой ткани в эмбриогенезе крыс первоначально синтезируется коллаген I типа, а коллаген II типа начинает обнаруживаться в хрящевой ткани только к концу 1-го месяца постнатального периода онтогенеза; содержание волокон коллагена II типа увеличивается в хрящевой ткани до половозрелости и затем остаётся на высоком уровне до периода старости [24].

Формирование костной ткани в половом члене млекопитающих является андрогензависимым процессом [25].

МОРФОФУНКЦИОНАЛЬНАЯ ХАРАКТЕРИСТИКА OS PENIS МЛЕКОПИТАЮЩИХ

Кость полового члена присутствует в нём у представителей многих отрядов класса млекопитающих: как сумчатых [1, 8, 9], так и плацентарных (многих грызунов [6, 21, 26–34], некоторых рукокрылых [3, 12–15, 23], ластоногих [1, 8], китообразных [1, 8], отдельных хищников [22, 35–44], полуобезьян и некоторых обезьян [4, 45, 46]).

Одно из первых описаний морфологической характеристики кости полового члена у животных содержится в работе T. Gilbert 1892 года, в ней также имеются и рассуждения о роли и значимости кости полового члена в процессе репродукции [47].

На поперечном срезе у представителей разных видов кость может быть округлой, квадратной, треугольной либо плоской [1, 8, 12, 27, 30, 44, 46]. По данным A.F. Dixon, полученным на основе анализа морфофункциональной характеристики бакулума у 66 видов (представителей отрядов хищных и ластоногих), бакулум удлинённой

стержневидной формы имеется у большинства видов хищных и всех исследованных ластоногих [41]. Исключения составляют представители семейства Felidae, у которых имеются короткие бакулюмы.

Установлено, что наибольшей видовой вариабельностью отличается структура бакулюма у грызунов и рукокрылых.

По мнению ряда авторов [1, 2, 8, 27], морфологическая характеристика кости полового члена может служить одним из критериев для определения видовой принадлежности животного. Например, у разных видов белок структура бакулюма существенно различается. Так, у европейских и американских белок бакулюм имеет типичное строение, состоит из толстого стержня, имеет расширенное основание и лопатовидно расширенный передний конец. А у индийских и малайских белок кость полового члена состоит из двух костных частей, объединённых соединительнотканной перемышкой. По этому параметру структура кости полового члена была положена в основу классификации белок [10]. Выявлено, что у многих млекопитающих кончик кости полового члена слегка выдаётся из головки полового члена: например, у сусликов, мышовок [8, 9].

В ряде работ [26, 27] показана морфологическая характеристика кости полового члена сурка байбака. Установлено, что бакулюм сурков состоит из расширенного основания, удлинённого, слегка S-образно изогнутого цилиндрической формы стержня и расположенной на переднем крае уплощённой лопасти, имеющей зубчатые края. Выявлено, что структура бакулюма сурков из разных регионов Оренбургской области имеет отличия. Так, у животных, обитающих в восточных регионах области, основание бакулюма округлое, изгиб стержня слабый, хорошо выражены зубчики на лопасти. Животные центральных районов области имеют бакулюмы с удлинённым основанием, незначительным изгибом стержня и хорошо выраженными зубчиками на лопасти. Бакулюм у сурков, обитающих на западе области, характеризовался удлинённым основанием, глубоким изгибом стержня и слабо выраженными зубчиками лопасти [28].

На основе проведённого анализа морфологии бакулюма у 46 видов отряда приматов установлено, что различия в его длине у исследованных приматов связаны с таксономическими и поведенческими различиями. Выявлено, что у многих обезьян Нового Света бакулюмы короче, чем у обезьян Старого Света. Очень длинные бакулюмы встречаются у некоторых ночных полуобезьян (например, у Lorisidae), а также у *Macaca arctoides*. Для человекообразных обезьян характерны относительно небольшие размеры бакулюмов. Биологический смысл этих различий и их эволюционное значение нуждаются в дальнейшем изучении [45].

Среди приматов кость полового члена имеется, например, у шимпанзе. У человека *os penis* отсутствует, однако рядом авторов описаны случаи метаболических нарушений

(отложения минеральных солей) в половом члене человека [48–50]. Причины исчезновения кости полового члена у человека неизвестны. Высказываются предположения о том, что данный факт связан с прямохождением *Homo sapiens*, а также с появлением моногамии [19].

ГИСТОЛОГИЧЕСКАЯ ХАРАКТЕРИСТИКА КОСТИ ПОЛОВОГО ЧЛЕНА

Наиболее исследованной является гистологическая характеристика кости полового члена у грызунов и рукокрылых.

W.A. Reserford и S. Burkart исследовали структуру кости полового члена взрослых крыс *Sparague Dawley* с использованием метода сканирующей электронной микроскопии [32]. Авторами установлено, что основу бакулюма составляет пластинчатая костная ткань. При этом показано, что в *os penis* имеется не только костная, но и хрящевая ткань, которая располагается преимущественно в отростках кости. Выявлено также, что в *os penis* имеются полости, в которых располагается красный костный мозг [32].

В целом в ряде работ показано стереотипное строение бакулюма [17, 29, 34]. В составе кости полового члена имеется в основном пластинчатая костная ткань. Гаверсовы системы у ряда животных (крысы) не выявлены, в то время как для некоторых они характерны (летучие мыши). Иногда в структуре кости могут обнаруживаться островки хрящевой ткани. Кость полового члена окружена плотной соединительной тканью, а пучки коллагеновых волокон белочной оболочки обоих кавернозных тел вплетаются в надкостницу бакулюма. В теле и головке этой кости имеются полости, в которых расположен костный мозг.

КОСТНАЯ ТКАНЬ В КЛИТОРЕ САМОК МЛЕКОПИТАЮЩИХ

Следует отметить, что и в клиторе самок некоторых млекопитающих имеется костная ткань баубеллюм (*os clitoris*, *baubellum*), образующая структуру, по своему строению напоминающую бакулюм. Так, например, Д.Г. Смирновым показано наличие костной ткани в клиторе у 10 видов летучих мышей (*Chiroptera*, *Vespertilionidae*) [51]. Сравнивая морфологию бакулюма и баубеллюма исследованных видов, автор выявил, что проксимальный отдел баубеллюма слабо развит либо даже отсутствует, а по комплексу морфологических признаков баубеллюм у взрослых самок ряда видов летучих мышей похож на дистальный отдел бакулюма самцов. Анализ развития бакулюма и баубеллюма в онтогенезе показал, что баубеллюм имеет более длительный период формирования. Установлено также, что баубеллюм видоспецифичен. Так, согласно данным работы [51], достаточно хорошо по особенностям

баубеллюма определяются такие близкие и трудно различимые по экстерьерным признакам виды, как летучие мыши ночницы *Myotis mystacinus* и *Myotis brandtii*. Баубеллюм самок по размеру в 2,5–5,5 раза мельче, чем бакулюм. В той же работе показано, что в составе кости клитора имеется как костная, так и хрящевая ткань. А у некоторых видов ночниц (*Myotis nattereri*) баубеллюм остается хрящевым на протяжении всей жизни или совсем не развивается (*Myotis dasycneme*) [51].

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Установлено, что костная ткань присутствует в половом члене у многих млекопитающих (сумчатых, многих грызунов, некоторых рукокрылых, ластоногих, китообразных, отдельных хищников, полуобезьян и некоторых обезьян). У всех видов бакулюм имеет удлинённую форму, у многих видов в области проксимальной и дистальной частей имеются выросты различной формы.

Значительная вариабельность морфологии бакулюма у разных видов позволяет ряду авторов говорить о возможности использования строения бакулюма в качестве одного из критериев для установления видовой принадлежности животного.

По вопросам морфофункциональной организации бакулюма имеется ряд дискуссионных аспектов.

В большинстве случаев на основе гистологического и электронно-микроскопического анализа показано, что бакулюм образован пластинчатой костной тканью с присутствием в ней островков хрящевой ткани.

Несмотря на то, что вопросы морфофункциональной характеристики *os penis* млекопитающих нашли отражение в отечественных и иностранных работах, многие аспекты его развития, морфологии и функционального значения до настоящего времени освещены в литературе недостаточно либо являются дискуссионными и нуждаются в дальнейших исследованиях.

ДОПОЛНИТЕЛЬНАЯ ИНФОРМАЦИЯ

Источник финансирования. Автор заявляет об отсутствии внешнего финансирования при проведении поисково-аналитической работы.

Конфликт интересов. Автор декларирует отсутствие явных и потенциальных конфликтов интересов, связанных с публикацией настоящей статьи.

ADDITIONAL INFORMATION

Funding source. This article was not supported by any external sources of funding.

Competing interests. The author declares that he has no competing interests.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. Держинский Ф.Я., Васильев Б.Д., Малахов В.В. Зоология позвоночных. Москва: Издательский центр «Академия», 2013. 408 с.
2. Шевлюк Н.Н. Сравнительная гистология мужской репродуктивной системы позвоночных. Оренбург: Оренбургский государственный медицинский университет, 2017. 168 с. EDN: MIODAN
3. Comelis M.T., Bueno L.M., Góes R.M., et al. Morphological and histological characters of penile organization in eleven species of molossid bats // *Zoology (Jena)*. 2018. Vol. 127. P. 70–83. doi: 10.1016/j.zool.2018.01.006
4. Dixon A.F. Copulatory and postcopulatory sexual selection in primates // *Folia Primatol (Basel)*. 2018. Vol. 89, N 3–4. P. 258–286. doi: 10.1159/000488105
5. Ferguson S.H., Larivière S. Are long penis bone an adaptation to high latitude snowy environments? // *Oikos*. 2004. Vol. 105. P. 255–267. doi: 10.1111/j.0030-1299.2004.13173.x
6. Rodriguez E. Jr, Weiss D.A., Yang J.H., et al. New insights on the morphology of adult mouse penis // *Biol Reprod*. 2011. Vol. 85, N 6. P. 1216–1221. doi: 10.1095/biolreprod.111.091504
7. Калайда М.Л., Нигметзянова М.В., Борисова С.Д. Общая гистология и эмбриология рыб. 2-е издание. Санкт-Петербург: Лань, 2018. 148 с.
8. Огнев С.И. Зоология позвоночных. 4-е издание. Москва: Советская наука, 1945. 520 с.
9. Огнев С.И. Очерки экологии млекопитающих. Москва: Московское общество испытателей природы, 1951. 253 с.
10. Aire T.A. Anatomy of the testis and male reproductive tract. In: Jamieson B.G.M., editor. Reproductive biology and phylogeny of birds. Vol. 6A of series "Reproductive Biology and Phylogene". Enfield (NH): Science Publishers, 2007. P. 37–114.
11. Sarma D.P., Weilbaecher T.G. Human os penis // *Urology*. 1990. Vol. 35, N 4. P. 349–350. doi: 10.1016/0090-4295(90)80163-h
12. Jubilato F.C., Comelis M.T., Bueno L.M., et al. Histomorphology of the glans penis in Vespertilionidae and Phyllostomidae (Chiroptera, Mammalia) // *J Morphol*. 2019. Vol. 280, N 12. P. 1759–1776. doi: 10.1002/jmor.21062
13. Herdina A.N., Hulva P., Horasek I., et al. MicroCT imaging reveals morphometric baculum differences for discriminating the cryptic species *Pipistrellus pipistrellus* and *P. pygmaeus* // *Acta Chiropterologica*. 2014. Vol. 16, N 1. P. 157–168. doi: 10.3161/150811014X683372
14. Herdina A.N., Herzig-Straschil B., Hilgers H., et al. Histomorphology of the penis bone (baculum) in the gray long-eared bat *Plecotus austriacus* (Chiroptera, Vespertilionidae) // *Anat Rec (Hoboken)*. 2010. Vol. 293, N 7. P. 1248–1258. doi: 10.1002/ar.21148
15. Herdina A.N., Kelly D.A., Jahelková H., et al. Testing hypothesis of bat baculum function with 3D models derived from microCT // *J Anat*. 2015. Vol. 226, N 3. P. 229–235. doi: 10.1111/joa.12274
16. Larivière S., Ferguson S.H. On the evolution of the mammalian baculum: vaginal friction, prolonged intromission or induced ovulation? // *Mammalian Review*. 2002. Vol. 32, N 4. P. 283–294. doi: 10.1046/j.1365-2907.2002.00112.x

17. Orr T.J., Brennan P.L. All features great and small — the potential roles of the baculum and penile spines in mammals // *Integr Comp Biol*. 2016. Vol. 56, N 4. P. 635–643. doi: 10.1093/icb/icw057
18. Schultz N.G., Lough-Stevens M., Abreu E., et al. The baculum was gained and lost multiple times during mammalian evolution // *Integr Comp Biol*. 2016. Vol. 56, N 4. P. 644–656. doi: 10.1093/icb/icw034
19. Simmons L.W., Firman R.C. Experimental evidence for the evolution of the mammalian baculum by sexual selection // *Evolution*. 2014. Vol. 68, N 1. P. 276–283. doi: 10.1111/evo.12229
20. Stockley P. The baculum // *Curr Biol*. 2012. Vol. 22, N 24. P. R1032–R1033. doi: 10.1016/j.cub.2012.11.001
21. Vilmann A., Vilmann H. Os penis of the rat. IV. The proximal growth cartilage // *Acta Anat (Basel)*. 1983. Vol. 117, N 2. P. 136–144. doi: 10.1159/000145779
22. Ozen A.H.S. Morphological variability of the baculum in *Martes foina* (Carnivora: Mustelidae) from Turkey // *Turkish Journal of Zoology*. 2018. Vol. 42. P. 666–672. doi: 10.3906/zoo-1802-39
23. Smirnov D.G., Tsyulina K. The ontogeny of the baculum in *Nyctalus noctula* and *Vespertilio murinus* (Chiroptera: Vespertilionidae) // *Acta Chiropterologica*. 2003. Vol. 5, N 1. P. 117–123. doi: 10.3161/001.005.0111
24. Murakami R. Immunohistochemical and immunoblot analyses of collagens in the developing fibrocartilage in the glans penis of the rat // *Acta Morphol Neerl Scand*. 1987. Vol. 25, N 4. P. 279–288.
25. Williams-Ashman H.G., Redid A.H. Differentiation of mesenchymal tissues during phallic morphogenesis with emphasis on the os penis: roles of androgens and other regulatory agents // *J Steroid Biochem Mol Biol*. 1991. Vol. 39, N 6. P. 873–881. doi: 10.1016/0960-0760(91)90344-5
26. Поле С.Б. Подвидовая и межпопуляционная изменчивость бакулюма серого сурка. Сурки Голарктики как фактор биоразнообразия. В кн.: Сборник тезисов III международной конференции по суркам. Чебоксары, 25–30 августа 1997 г. Москва, 1997. С. 76–77.
27. Червякова В.П. О строении бакулюма сурков // *Зоологический журнал*. 1966. Т. 45, № 11. С. 1712–1719.
28. Шевлюк Н.Н., Руди В.Н., Стадников А.А. Биология размножения наземных грызунов из семейства беличьих (морфологические, физиологические и экологические аспекты). Екатеринбург: УрО РАН, 1999. 146 с. EDN: TLMJJP
29. Kelly D.A. Anatomy of the baculum — corpus cavernosum interface in the Norway rat (*Rattus norvegicus*), and implications for force transfer during copulation // *J Morphol*. 2000. Vol. 244, N 1. P. 69–77. doi: 10.1002/(SICI)1097-4687(200004)244:1<69::AID-JMOR7>3.0.CO;2-#
30. Leon-Alvarado O.D., Ramirez-Chaves H.E. Morphological description of the glans penis and baculum of *Coendou quichua* (Rodentia: Erethizontidae) // *Therya*. 2017. Vol. 8, N 4. P. 283–294. doi: 10.12933/therya-17-495
31. Ramm S.A., Khoo L., Stockley P. Sexual selection and the rodent baculum: an intraspecific study in the house mouse (*Mus musculus domesticus*) // *Genetica*. 2010. Vol. 138, N 1. P. 129–137. doi: 10.1007/s10709-009-9385-8
32. Reserford W.A., Burkart S. The penile bone and anterior process of the rat in scanning electron microscopy // *J Anat*. 1977. Vol. 124, N 3. P. 589–597.
33. Schultz N.G., Ingels J., Hillhouse A., et al. The genetic basis of baculum size and shape variation in mice // *G3 (Bethesda)*. 2016. Vol. 6, N 5. P. 1141–1151. doi: 10.1534/g3.116.027888
34. Vilmann H., Vilmann A. Os penis of the rat. II. Morphology of mature bone // *Anat Anz*. 1979. Vol. 146, N 5. P. 483–493.
35. Abramov A.V. Variation of the baculum structure of the Palearctic badger (Carnivora, Mustelidae, Meles) // *Russian J Ther*. 2002. N 1. P. 57–60. doi: 10.15298/rusjtheriol.01.1.04
36. Baryshnikov G.F., Bininda-Emonds O.R., Abramov A.V. Morphological variability and evolution of the baculum (os penis) in Mustelidae (Carnivora) // *Journal Mammal*. 2003. Vol. 84. P. 673–690. doi: 10.1644/1545-1542(2003)084<0673: MVAEOT>2.0.CO;2
37. Canady A. Variability of the baculum in the red fox (*Vulpes vulpes*) from Slovakia // *Zool Ecol*. 2013. Vol. 23. P. 165–170. doi: 10.1080/21658005.2013.832848
38. Canady A., Comor L. Contribution to knowledge of the variability of the penis bone (baculum) in the Eurasian wolf (*Canis lupus*) from Slovakia // *Lynx*. 2013. Vol. 44. P. 5–12.
39. Canady A., Comor L. Allometry of the baculum in the wolf (*Canis lupus*, Canidae) as an indicator viability and quality in males // *Zool Ecol*. 2015. Vol. 25. P. 192–198. doi: 10.1080/21658005.2015.1044164
40. Canady A., Onderkova A. Are size, variability and allometry of the baculum in relation to body length signals of a good condition in male weasels *Mustela nivalis* // *Zool Anz*. 2016. Vol. 264. P. 29–33. doi: 10.1016/j.jcz.2016.07.003
41. Dixon A.F. Baculum length and copulatory behavior in carnivores and ginnipeds (grand order Ferae) // *Journal of Zoology*. 1995. Vol. 235, N 1. P. 67–76. doi: 10.1111/j.1469-7998.1995.tb05128.x
42. Schulte-Hostedde A., Bowman J., Middel K.R. Allometry of the baculum and sexual size dimorphism in American martens and fishers (Mammalia: Mustelidae) // *Biol J Linn Soc*. 2011. Vol. 104. P. 955–963. doi: 10.1111/j.1095-8312.2011.01775.x
43. Sharir A., Israeli D., Milgram J., et al. The canine baculum: the structure and mechanical properties of an unusual bone // *J Struct Biol*. 2011. Vol. 175, N 3. P. 451–456. doi: 10.1016/j.jsb.2011.06.006
44. Vercillo F., Ragni B. Morphometric discrimination between *Martes martes* and *Martes foina* in Italy: the use of the baculum // *Hystrix*. 2011. Vol. 22. P. 325–331.
45. Dixon A.F. Baculum length and copulatory behavior in primates // *Am J Primatol*. 1987. Vol. 13, N 1. P. 51–60. doi: 10.1002/ajp.1350130107
46. Perkin A. Comparative penile morphology of east African galagos of the genus *Galagoides* (family Galagoidae): implications for taxonomy // *Am J Primatol*. 2007. Vol. 69, N 1. P. 16–26. doi: 10.1002/ajp.20323
47. Gilbert T. Das Os priapi der Saugethiere // *Gegenbaurs Morphologisches Jahrbuch*. 1892. Vol. 18. P. 805–808.
48. Gilbert S.F., Zevit Z. Congenital human baculum deficiency: the generative bone of Genesis 2:21–23 // *Am J Med Genet*. 2001. Vol. 101, N 3. P. 284–285. doi: 10.1002/ajmg.1387
49. Høeg O.M. Human penile ossification. A case report // *Scand J Urol Nephrol*. 1986. Vol. 20, N 3. P. 231–232. doi: 10.3109/00365598609024501
50. Vahlensiesk W.K. Jr, Schaefer H.E., Westenfelder M. Penile ossification and acquired penile deviation // *Eur Urol*. 1995. Vol. 27, N 3. P. 252–256. doi: 10.1159/000475172
51. Смирнов Д.Г. Особенности строения баубеллюм рукокрылых (Chiroptera, Vespertilionidae) Среднего Поволжья. В кн.: Териофауна России и сопредельных территорий. VII съезд Всероссийского териологического общества. Материалы Международного совещания / под ред. В.Н. Орлова. 6–7 февраля 2003 г. Москва: ИПЭЭ РАН, 2003. С. 325–327.

REFERENCES

1. Dzerzhinsky FYa, Vasiliev BD, Malakhov VV. *Zoology of vertebrates*. Moscow: Izdatel'skij centr «Akademiya»; 2013. 408 p. (In Russ).
2. Shevlyuk NN. *Comparative histology of the male reproductive system of vertebrates*. Orenburg: Orenburgskij gosudarstvennyj medicinskij universitet; 2017. 168 p. EDN: MIODAN
3. Comelis MT, Bueno LM, Góes RM, et al. Morphological and histological characters of penile organization in eleven species of molossid bats. *Zoology (Jena)*. 2018;127:70–83. doi: 10.1016/j.zool.2018.01.006
4. Dixon AF. Copulatory and postcopulatory sexual selection in primates. *Folia Primatol (Basel)*. 2018;89(3–4):258–286. doi: 10.1159/000488105
5. Ferguson SH, Lariviere S. Are long penis bone an adaptation to high latitude snowy environments? *Oikos*. 2004;105:255–267. doi: 10.1111/j.0030-1299.2004.13173.x
6. Rodriguez E Jr, Weiss DA, Yang JH, et al. New insights on the morphology of adult mouse penis. *Biol Reprod*. 2011;85(6):1216–1221. doi: 10.1095/biolreprod.111.091504
7. Kalaida ML, Nigmatzyanova MV, Borisova SD. *General histology and embryology of fish*. 2nd ed. Saint Petersburg: Lan'; 2018. 148 p. (In Russ).
8. Ognev SI. *Zoology of vertebrates*. 4th ed. Moscow: Sovetskaya nauka; 1945. 520 p. (In Russ).
9. Ognev SI. *Essays on the ecology of mammals*. Moscow: Moskovskoe obshchestvo ispytaniya prirody; 1951. 253 p. (In Russ).
10. Aire TA. Anatomy of the testis and male reproductive tract. In: Jamieson BGM, editor. *Reproductive biology and phylogeny of birds*. Vol. 6A of series "Reproductive Biology and Phylogene. Enfield (NH): Science Publishers; 2007. P. 37–114.
11. Sarma DP, Weilbaecher TG. Human os penis. *Urology*. 1990;35(4):349–350. doi: 10.1016/0090-4295(90)80163-h
12. Jubilato FC, Comelis MT, Bueno LM, et al. Histomorphology of the glans penis in Vespertilionidae and Phyllostomidae (Chiroptera, Mammalia). *J Morphol*. 2019;280(12):1759–1776. doi: 10.1002/jmor.21062
13. Herdina AN, Hulva P, Horasek I, et al. MicroCT imaging reveals morphometric baculum differences for discriminating the cryptic species *Pipistrellus pipistrellus* and *P. pygmaeus*. *Acta Chiropterologica*. 2014;16(1):157–168. doi: 10.3161/150811014X683372
14. Herdina AN, Herzig-Straschil B, Hilgers H, et al. Histomorphology of the penis bone (baculum) in the gray long-eared bat *Plecotus austriacus* (Chiroptera, Vespertilionidae). *Anat Rec (Hoboken)*. 2010;293(7):1248–1258. doi: 10.1002/ar.21148
15. Herdina AN, Kelly DA, Jahelková H, et al. Testing hypotheses of bat baculum function with 3D models derived from microCT. *J Anat*. 2015;226(3):229–235. doi: 10.1111/joa.12274
16. Lariviere S, Ferguson SH. On the evolution of the mammalian baculum: vaginal friction, prolonged intromission or induced ovulation? *Mammalian Review*. 2002;32(4):283–294. doi: 10.1046/j.1365-2907.2002.00112.x
17. Orr TJ, Brennan PL. All features great and small—the potential roles of the baculum and penile spines in mammals. *Integr Comp Biol*. 2016;56(4):635–643. doi: 10.1093/icb/icw057
18. Schultz NG, Lough-Stevens M, Abreu E, et al. The baculum was gained and lost multiple times during mammalian evolution. *Integr Comp Biol*. 2016;56(4):644–656. doi: 10.1093/icb/icw034
19. Simmnons LW, Firman RC. Experimental evidence for the evolution of the Mammalian baculum by sexual selection. *Evolution*. 2014;68(1):276–283. doi: 10.1111/evo.12229
20. Stockley P. The baculum. *Curr Biol*. 2012;22(24): R1032–R1033. doi: 10.1016/j.cub.2012.11.001
21. Vilmann A, Vilmann H. Os penis of the rat. IV. The proximal growth cartilage. *Acta Anat (Basel)*. 1983;117(2):136–144. doi: 10.1159/000145779
22. Ozen AHS. Morphological variability of the baculum in *Martes foina* (Carnivora: Mustelidae) from Turkey. *Turkish Journal of Zoology*. 2018;42:666–672. doi: 10.3906/zoo-1802-39
23. Smirnov DG, Tsytsulina K. The ontogeny of the baculum in *Nyctalus noctula* and *Vespertilio murinus* (Chiroptera: Vespertilionidae). *Acta Chiropterologica*. 2003;5(1):117–123. doi: 10.3161/001.005.0111
24. Murakami R. Immunohistochemical and immunoblot analyses of collagens in the developing fibrocartilage in the glans penis of the rat. *Acta Morphol Neerl Scand*. 1987;25(4):279–288.
25. Williams-Ashman HG, Reddi AH. Differentiation of mesenchymal tissues during phallic morphogenesis with emphasis on the os penis: roles of androgens and other regulatory agents. *J Steroid Biochem Mol Biol*. 1991;39(6):873–881. doi: 10.1016/0960-0760(91)90344-5
26. Pole SB. Subspecific and interpopulation variability of the gray marmot baculum. Holarctic marmots as a factor of biodiversity. In: *Proceedings of the III International Conference on marmots*. Cheboksary, 1997 Aug 25–30. Moscow; 1997. P. 76–77. (In Russ).
27. Chervyakova VP. On the structure of the baculum of marmots. *Zoologicheskij zhurnal*. 1966;45(11):1712–1719.
28. Shevlyuk NN, Rudi VN, Stadnikov AA. *Biology of reproduction of terrestrial rodents from the squirrel family (morphological, physiological and ecological aspects)*. Ekaterinburg: Izdatel'stvo UrO RAN; 1999. 146 p. EDN: TLSTMJP
29. Kelly DA. Anatomy of the baculum-corpora cavernosum interface in the norway rat (*Rattus norvegicus*), and implications for force transfer during copulation. *J Morphol*. 2000;244(1):69–77. doi: 10.1002/(SICI)1097-4687(200004)244:1<69::AID-JMOR7>3.0.CO;2-#
30. Leon-Alvarado OD, Ramirez-Chaves HE. Morphological description of the glans penis and baculum of *Coendou quichua* (Rodentia: Erethizontidae). *Therya*. 2017;8(4):283–294. doi: 10.12933/therya-17-495
31. Ramm SA, Khoo L, Stockley P. Sexual selection and the rodent baculum: an intraspecific study in the house mouse (*Mus musculus domesticus*). *Genetica*. 2010;138(1):129–137. doi: 10.1007/s10709-009-9385-8
32. Reserford WA, Burkart S. The penile bone and anterior process of the rat in scanning electron microscopy. *J Anat*. 1977;124(Pt 3):589–597.
33. Schultz NG, Ingels J, Hillhouse A, et al. The genetic basis of baculum size and shape variation in mice. *G3 (Bethesda)*. 2016;6(5):1141–1151. doi: 10.1534/g3.116.027888
34. Vilmann H, Vilmann A. Os penis of the rat. II. Morphology of the mature bone. *Anat Anz*. 1979;146(5):483–493.
35. Abramov AV. Variation of the baculum structure of the Palearctic badger (Carnivora, Mustelidae, Meles). *Russian J Ther*. 2002;(1):57–60. doi: 10.15298/rusjtheriol.01.1.04
36. Baryshnikov GF, Bininda-Emonds OR, Abramov AV. Morphological variability and evolution of the baculum (os penis) in Mustelidae (Carnivora). *Journal Mammal*. 2003;84:673–690. doi: 10.1644/1545-1542(2003)084<0673:MVAEOT>2.0.CO;2

- 37.** Canady A. Variability of the baculum in the red fox (*Vulpes vulpes*) from Slovakia. *Zool Ecol.* 2013;23:165–170. doi: 10.1080/21658005.2013.832848
- 38.** Canady A, Comor L. Contribution to knowledge of the variability of the penis bone (baculum) in the Eurasian wolf (*Canis lupus*) from Slovakia. *Lynx.* 2013;44:5–12.
- 39.** Canady A, Comor L. Allometry of the baculum in the wolf (*Canis lupus*, Canidae) as an indicator viability and quality in males. *Zool Ecol.* 2015;25:192–198. doi: 10.1080/21658005.2015.1044164
- 40.** Canady A, Onderkova A. Are size, variability and allometry of the baculum in relation to body length signals of a good condition in male weasels *Mustela nivalis*. *Zool Anz.* 2016;264:29–33. doi: 10.1016/j.jcz.2016.07.003
- 41.** Dixson AF. Baculum length and copulatory behavior in carnivores and ginnipeds (grand order Ferae). *Journal of Zoology.* 1995;235(1):67–76. doi: 10.1111/j.1469-7998.1995.tb05128.x
- 42.** Schulte-Hostedde A, Bowman J, Middel KR. Allometry of the baculum and sexual size dimorphism in American martens and fishers (Mammalia: Mustelidae). *Biol J Linn Soc.* 2011;104:955–963. doi: 10.1111/j.1095-8312.2011.01775.x
- 43.** Sharir A, Israeli D, Milgram J, et al. The canine baculum: the structure and mechanical properties of an unusual bone. *J Struct Biol.* 2011;175(3):451–456. doi: 10.1016/j.jsb.2011.06.006
- 44.** Vercillo F, Ragni B. Morphometric discrimination between *Martes martes* and *Martes foina* in Italy: the use of the baculum. *Hystrix.* 2011;22:325–331.
- 45.** Dixson AF. Baculum length and copulatory behavior in primates. *Am J Primatol.* 1987;13(1):51–60. doi: 10.1002/ajp.1350130107
- 46.** Perkin A. Comparative penile morphology of east African galagos of the genus *Galagoides* (family Galagidae): implications for taxonomy. *Am J Primatol.* 2007;69(1):16–26. doi: 10.1002/ajp.20323
- 47.** Gilbert T. The Os priapi of suckling animals. *Gegenbaurs Morphologisches Jahrbuch.* 1892;18:805–808. (In Germany).
- 48.** Gilbert SF, Zevit Z. Congenital human baculum deficiency: the generative bone of Genesis 2:21–23. *Am J Med Genet.* 2001;101(3):284–285. doi: 10.1002/ajmg.1387
- 49.** Høeg OM. Human penile ossification. A case report. *Scand J Urol Nephrol.* 1986;20(3):231–232. doi: 10.3109/00365598609024501
- 50.** Vahlensiesk WK Jr, Schaefer HE, Westenfelder M. Penile ossification and acquired penile deviation. *Eur Urol.* 1995;27(3):252–256. doi: 10.1159/000475172
- 51.** Smirnov DG. Structural features of the baubellum of bats (Chiroptera, Vespertilionidae) of the Middle Volga region. In: Orlov VN, editor. *Theriofauna of Russia and adjacent territories. Proceedings of the International Meeting VII Congress of the All-Russian Theriological Society.* 2003 Feb 6–7. Moscow: IPEE RAS; 2003. P. 325–327.

ОБ АВТОРЕ

Шевлюк Николай Николаевич, д-р биол. наук, профессор;
адрес: Россия, 460000, Оренбург, ул. Советская, д. 6;
ORCID: 0000-0001-9299-0571;
eLibrary SPIN: 6952-0466;
e-mail: k_histology@orgma.ru

AUTHOR'S INFO

Nikolay N. Shevlyuk, Dr. Sci. (Biology), Professor;
address: 6 Sovetskaya street, 460000 Orenburg, Russia;
ORCID: 0000-0001-9299-0571;
eLibrary SPIN: 6952-0466;
e-mail: k_histology@orgma.ru