

СРАВНИТЕЛЬНАЯ СКЕЛЕТОТОПИЯ ПОЯСНИЧНОГО ОТДЕЛА СПИННОГО МОЗГА МЛЕКОПИТАЮЩИХ

© 2024 г. П. Ю. Шкорбатова, В. А. Ляховецкий,
А. А. Вещицкий, Н. С. Меркульева *

Институт физиологии им. И.П. Павлова РАН, Санкт-Петербург, Россия

**e-mail: merkulyeva@infran.ru*

Поступила в редакцию 11.04.2024 г.

После доработки 26.05.2024 г.

Принята к публикации 27.05.2024 г.

Спинальный мозг — наиболее филогенетически древнее образование центральной нервной системы. Более быстрый рост позвоночника по отношению к спинному мозгу в онтогенезе приводит к тому, что у взрослых млекопитающих некоторые сегменты спинного мозга смещены роstralно по отношению к одноименным позвонкам, что называют восхождением спинного мозга. На основе литературных данных проводили сравнение скелетотопии поясничного отдела спинного мозга 17-и видов млекопитающих. У 4-х видов также проводили сравнение скелетотопии новорожденных и взрослых животных. Определяли отношение длины сегмента L2 к длине позвонка VL2 и номер позвонка, в котором находится 29-й сегмент спинного мозга, характеризующие степень восхождения. На основе литературных данных определялись часто используемые в сравнительных исследованиях характеристики: ловкость пальцев и коэффициент энцефализации. Показано, что различные виды в большей степени отличаются между собой относительной длиной верхних поясничных сегментов, а в рамках одного вида новорожденные отличаются от взрослых особей относительной длиной нижних поясничных сегментов. Для большинства видов степень восхождения спинного мозга значимо положительно коррелирует с ловкостью пальцев и коэффициентом энцефализации. Рассмотренные макроанатомические характеристики спинного мозга могут быть использованы для анализа взаимосвязей адаптационных механизмов у различных видов млекопитающих.

Ключевые слова: спинной мозг, скелетотопия, восхождение, ловкость пальцев, энцефализация

DOI: 10.31857/S0044452924040032, **EDN:** YQNIOR

ВВЕДЕНИЕ

Спинальный мозг (СМ) млекопитающих — длинная цилиндрическая структура с, как правило, двумя утолщениями: шейным и поясничным. В СМ регулярно входят дорсальные корешки, сформированные аксонами клеток спинальных ганглиев, а выходят вентральные корешки, представляющие собой преимущественно аксоны мотонейронов [1]. СМ обычно разделяют на сегменты на основании положения зон входа дорсальных корешков (например, [2–8]). СМ млекопитающих занимает только часть позвоночного канала [9], что обусловлено его более медленным ростом по сравнению с позвоночником в пренатальный и ранний постнатальный периоды [10, 11]. Этот феномен, называемый восхождением СМ, наиболее выражен у сегментов поясничного и крестцового отделов, которые у взрослых животных располагаются выше, чем соответствующие им позвонки. Предполагается, что укорочение СМ является следствием того, что в онтогенезе сегменты шейного и поясничного утолщения СМ растут мед-

леннее одноименных позвонков [12–14], расширяясь и укорачиваясь по сравнению с другими сегментами СМ.

Степень восхождения СМ различна у разных видов млекопитающих. Например, у ежа крестцовый отдел СМ находится в шестом грудном позвонке [15], а у кошки — в пятом-шестом поясничных [4]. Вопрос о факторах, влияющих на степень восхождения, обсуждается в литературе достаточно давно [13, 14]. По-видимому, для его решения целесообразно, во-первых, однообразно описать некоторые параметры СМ, характеризующие восхождение, для как можно большего количества видов млекопитающих, в том числе и в онтогенезе [13, 14], и, во-вторых, предпринять поиск связи этих параметров с иными параметрами организма. Однако работы с количественным межвидовым анализом характеристик СМ крайне редки — в [14] рассматривается скелетотопия СМ ежа, кошки, кролика, свиньи и человека; в [16] — скелетотопия СМ крысы, кролика и морской свинки; в [8] — скелетото-

пия СМ кошки, кролика, свиньи, макаки-резуса и человека. Для сравнительно небольшого числа видов описана скелетотопия сегментов СМ.

Начиная с исследований Ч. Дарвина [17], количественные характеристики головного мозга, его отдельных структур и трактов используются в эволюционной биологии при изучении закономерностей филогенеза. Не менее популярен поиск корреляций между этими характеристиками и некоторыми параметрами животного, например, с массой тела [18], ловкостью пальцев [19], координацией движений [20], временем появления локомоции в онтогенезе [21] и т.д. СМ является важной частью нервной системы, однако поиску зависимостей с некоторыми характеристиками СМ уделено значительно меньшее внимание. В известных нам немногочисленных работах проводится анализ зависимостей площади утолщений СМ [22, 23], его длины [24] и количества нейронов в утолщениях [25] лишь от массы головного мозга, массы и длины тела животного.

Цель настоящей работы — провести метаанализ скелетотопии сегментов поясничного отдела СМ различных видов млекопитающих, полученной на основе литературных данных, предложить информативные параметры, описывающие степень восхождения, а также установить корреляционные зависимости этих параметров с коэффициентом энцефализации [18] и ловкостью пальцев [19] — характеристиками, часто используемыми в эволюционной биологии. Выбор поясничного отдела определяется, во-первых, важностью этого отдела для контроля локомоции, во-вторых, относительно большим набором данных именно по этому отделу, в-третьих, значительной выраженностью восхождения для сегментов этого отдела. Часть результатов работы была прежде представлена в тезисной форме [26].

МЕТОДЫ ИССЛЕДОВАНИЯ

Таксономия видов, рассматриваемых в метаанализе, по [27] приведена на рис. 1. Скелетотопия взрослых животных была взята из следующих источников: европейский ёж (*Erinaceus europaeus*) — [15], европейский крот (*Talpa europaea*) — [28], крыса-пасюк (*Rattus norvegicus*) — [29], морская свинка (*Cavia porcellus*) — [16], домашняя собака (*Canis lupus familiaris*) и дикий кролик (*Oryctolagus cuniculus*) — [30], домашняя кошка (*Felis catus*) — [6], европейская норка (*Mustela lutreola*) и песец (*Vulpes lagopus*) — [31], каспийская нерпа (*Pusa caspica*) — [32], домашняя свинья (*Sus domesticus*) — [33], домашний осёл (*Equus asinus asinus*) — [2], домашний бык (*Bos taurus*) — [34], двупалый ленивец (*Choloepus hoffmanni*) — [35, 36], виргинский опоссум (*Didelphis virginiana*) — [37], макак-резус (*Macaca mulatta*) — [38], человек

разумный (*Homo sapiens sapiens*) — [39, 40]. Скелетотопия новорождённых животных была взята из следующих источников: домашняя кошка (*Felis catus*) — [7], европейская норка (*Mustela lutreola*) и песец (*Vulpes lagopus*) — [31], человек разумный (*Homo sapiens sapiens*) — [41].

Для оценки степени восхождения нами предложено два параметра. Во-первых, номер позвонка (*vertebra*, V), в котором оканчивается 29-й сегмент СМ (наиболее каудальный сегмент, информация о котором была доступна нам из данных литературы для всех анализируемых видов животных). Например, для человека при позвоночной формуле VC7 (шейный, *cervical*, C) VT12 (грудной, *thoracic*, T) VL5 (поясничный, *lumbar*, L) VS5 (крестцовый, *sacral*, S) — это сегмент S4 (напомним, что в семи шейных позвонках млекопитающих находятся восемь сегментов), который находится в позвонке VL1 — 20-м, считая от первого шейного позвонка [39]. Во-вторых, относительная длина сегмента. Предполагается, что степень восхождения СМ в основном обусловлена относительной длиной нижних грудных и верхних поясничных позвонков [13], поэтому необходимо нормирование длины спинальных сегментов. Существуют различные способы этого нормирования. Нормировка к общей длине СМ [12] неудачна для сравнения видов с различной позвоночной формулой, нормировка к длине одноименного позвонка [11] затруднительна для крестцовых сегментов. Как следствие, для описания степени восхождения мы, аналогично [6, 7, 33], использовали отношение длины второго поясничного сегмента к длине одноименного позвонка (L2/VL2).

Коэффициент энцефализации (КЭ) рассчитывался по формуле: $КЭ = m / (0.12 \cdot M^{2/3})$, где m — масса мозга, г, а M — масса тела, г. КЭ для норки рассчитывался на основе данных [42], для крысы — [43], для прочих видов — [18]. Степень ловкости пальцев определяли по ранговой шкале, основанной преимущественно на анатомии передних конечностей. Наименьший ранг, 1, присвоен животным, передние конечности которых имеют крайне ограниченные возможности манипулирования объектами за счет слияния и редукции пальцев (например, осёл). Наибольший ранг, 7, присвоен животным (человеку) с противостоящим большим пальцем, способным к точному хвату [19]. Степень ловкости пальцев крысы была взята из [44], кошки — из [45], прочих видов — из [19].

В рамках анализа корреляционных зависимостей выделяли высокоспециализированные виды животных, под которыми в контексте данной работы понимаются виды, обладающие некоторыми особыми локомоторными или поструральными способностями, отличными от обычной локомоции и



поддержания равновесия, например, существенная модификация конечностей и тела для плавания (тюлень), особенности строения позвоночника [46] для возможности сворачивания (ёж), модификация передних конечностей для рытья подземных ходов (крот). Значимость корреляций Пирсона и Спирмена определялась на уровне 0.05.

РЕЗУЛЬТАТЫ ИССЛЕДОВАНИЯ

Сравнительная скелетотопия поясничного-крестцового отдела СМ взрослых животных приведена на рис. 2а. У ежа и тюленя — наибольшая степень восхождения (29-й сегмент СМ расположен в 13-м и 16-м позвонках соответственно), а у осла — наименьшая (29-й сегмент СМ расположен в 28-м позвонке). У видов с относительно низкой степенью восхождения некоторые сегменты поясничного отдела СМ нисходят: например, сегменты L1 и L2 у кошки, кролика, морской свинки, быка, свиньи и осла расположены несколько ниже, чем одноименные позвонки.

На рис. 2б приведена относительная длина поясничных сегментов СМ рассматриваемых видов, приведенная к длине VL2. Данные сгруппированы в соответствии с числом поясничных сегментов (3, 5, 6 или 7). Из рис. 2а, б видно, что у большинства видов относительная длина верхних поясничных сегментов больше, чем длина нижних поясничных. Исключениями являются ёж (примерно равная длина всех поясничных сегментов) и ленивец (длина верхних поясничных сегментов больше, чем у нижних поясничных).

Наибольшие межвидовые отличия по относительной длине показаны для верхних, но не нижних поясничных сегментов СМ (рис. 2). Например, для осла и человека, видов, имеющих пять поясничных сегментов, относительная длина верхнего поясничного сегмента L1 составляет 1.03 и 0.45, соответственно, в то время как относительная длина нижнего поясничного сегмента L5 — 0.42 и 0.23, соответственно. Аналогично, для песца и резуса, видов, имеющих семь поясничных сегментов, относительная длина верхнего поясничного сегмента L1 песца составляет 1.23 и 0.74, соответственно, в то время как относительная длина нижнего поясничного сегмента L7 — 0.31 и 0.42, соответственно.

Сравнительная скелетотопия новорожденных и взрослых животных приведена на рис. 3а. У человека и кошки восхождение, по-видимому, в значительной степени завершено пренатально: у новорожденных детей 29-й сегмент (S4) уже находится в позвонке VL1, у котят 29-й сегмент (S1) уже находится в позвонке VL5. Между тем, у норки и песца 29-й сегмент (S1) восходит от границы между позвонками VL6—VS1 до границы между позвонками

VL4—VL5 и от позвонка VL7 до позвонка VL5 соответственно. У кошки постнатально нисходят все поясничные сегменты (L1—L7), у человека наблюдается незначительное нисхождение сегментов L1 и L2. Из рис. 3б видно, что новорожденные животные в большей степени отличаются от взрослых по относительной длине нижних поясничных, но не верхних поясничных сегментов СМ.

Выбранные нами параметры, характеризующие восхождение СМ: отношение длины второго поясничного сегмента к длине одноименного позвонка (L2/VL2) и номера позвонка, содержащего 29-й сегмент СМ, значительно коррелируют между собой ($R_{\text{Пирсон}} = 0.86, p < 0.001$). На рис. 4 приведены зависимости этих параметров от степени ловкости пальцев и КЭ. Небольшая выборка высокоспециализированных видов не позволяет найти нам коэффициенты корреляции между выбранными парами параметров для этой группы. Однако имеющиеся данные позволяют предположить, что степень восхождения СМ таких видов не зависит ни от ловкости пальцев, ни от КЭ. Для не высокоспециализированных (прочих) видов чем больше восходит СМ, тем большие значения принимают ловкость пальцев и КЭ. Оба выбранных нами параметра достоверно связаны с ловкостью пальцев ($R_{\text{Спирмен}} = -0.61, p < 0.05$ и $R_{\text{Спирмен}} = -0.90, p < 0.001$, соответственно), также выявлена достоверная связь номера позвонка, содержащего 29-й сегмент СМ, и КЭ ($R_{\text{Пирсон}} = -0.68, p < 0.01$).

ОБСУЖДЕНИЕ РЕЗУЛЬТАТОВ

Какая степень детализации необходима при изучении восхождения СМ? Согласно некоторым авторам, СМ невозможно строго разделить на субъединицы, поскольку отсутствуют маркеры, позволяющие однозначно выделить в сером веществе дискретные области с четкими границами [47, 48]. Другие авторы предполагают возможность регионального деления, например, на предплечевой, плечевой, постплечевой, бедренный, постбедренный и каудальный регионы, что коррелирует с паттерном экспрессии гомеозисных (HOX) генов в процессе онтогенеза [49, 50]. Однако с помощью этих подходов, по-видимому, крайне затруднительно описать возрастную динамику изменений ряда макроанатомических параметров СМ. Например, скорость роста сегментов одного региона (см. рис. 3 данной работы; [7, 11, 13]) может значительно различаться. Структурно-функциональная организация СМ подразумевает возможность его деления на более мелкие, чем регионы, единицы. Мотонейронные пулы, управляющие различными группами мышц, строго упорядочены вдоль rostroкаудальной оси спинного мозга [3, 51]. Это отражает эмбриональную организацию периодических связей между сомитами и нервной трубкой за счет мигра-

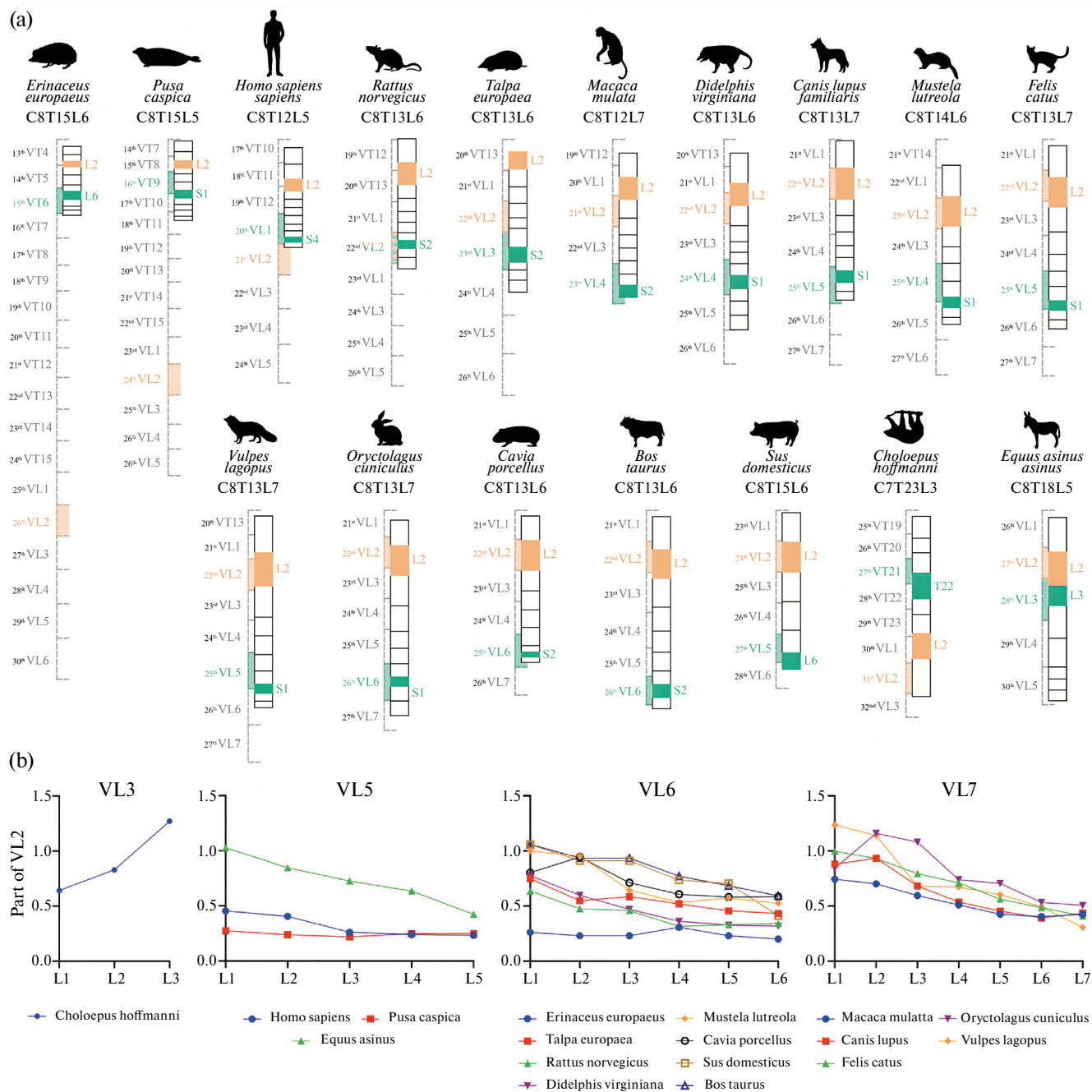


Рис. 2. Скелетотопия (a) и относительная длина (b) сегментов поясничного отдела спинного мозга взрослых животных для видов, использованных в метаанализе. На (a) для каждого вида указано число шейных, грудных и поясничных сегментов; слева пунктиром обозначены позвонки с нумерацией их по отделам (VT4–VL7) и непрерывной нумерацией, начиная от первого шейного позвонка (13th–32nd); светло-зелёным обозначен позвонок, в котором находится 29-й сегмент спинного мозга. Масштаб выбран так, чтобы длина позвонка VL2 (обозначен светло-оранжевым), используемого для нормировки, была одинаковой для всех видов. Черными прямоугольниками обозначены сегменты спинного мозга, сегмент L2 обозначен ярко-оранжевым, а 29-й сегмент – ярко-зелёным. Виды животных упорядочены по степени восхождения 29-го сегмента спинного мозга. На (b): Отношение длин поясничных сегментов к длине позвонка VL2. На каждом графике представлены виды животных с равным количеством поясничных позвонков (VL3, VL5–VL7). L – поясничный сегмент, part of VL2 – доля от длины позвонка VL2.

ции клеток нервного гребня [52]. Аfferентные входы в систему дорсальных корешков, организуемые нейронами спинальных ганглиев, также имеют топическую привязку.

Деление СМ на сегменты на основании входных зон дорсальных корешков также имеет значение в ряде практических задач, например, при выборе зоны электрической стимуляции СМ в медицин-

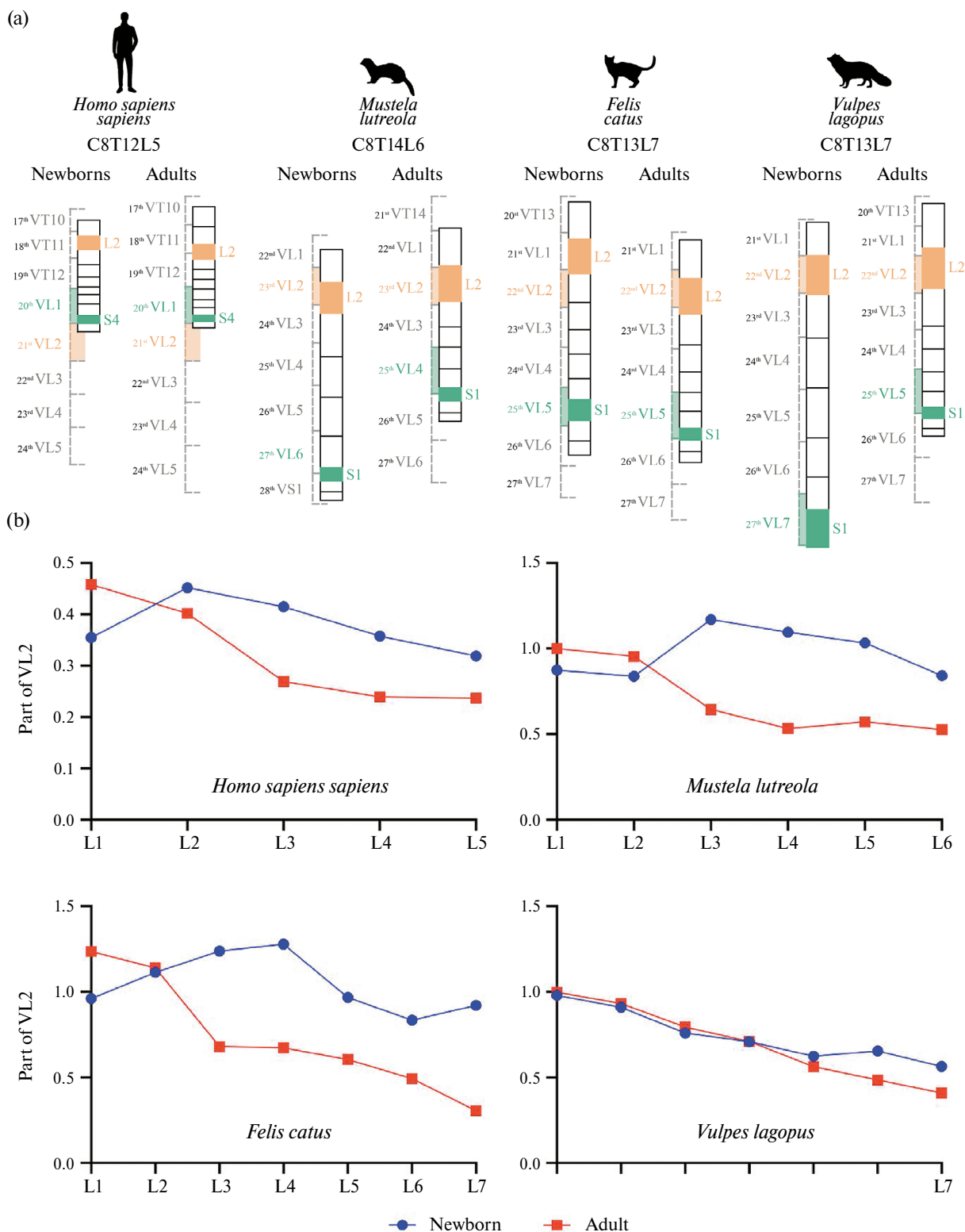


Рис. 3. Скелетотопия (a) и относительная длина (b) сегментов поясничного отдела спинного мозга новорожденных (newborn) и взрослых (adult) животных. На (a) для каждого вида указано число шейных, грудных и поясничных сегментов; слева пунктиром обозначены позвонки с нумерацией их по отделам и непрерывной нумерацией, начиная от первого шейного; светло-зелёным обозначен позвонок, в котором находится 29-й сегмент спинного мозга. Масштаб выбран так, чтобы длина позвонка VL2 (обозначен светло-оранжевым), используемого для нормировки, была одинаковой для всех видов. Черными прямоугольниками обозначены сегменты спинного мозга, сегмент L2 обозначен ярко-оранжевым, а 29-й сегмент – ярко-зелёным. На (b): отношение длин поясничных сегментов к длине позвонка VL2 у новорожденных и взрослых животных. L – поясничный сегмент, part of VL2 – доля от длины позвонка VL2.

ской практике [40, 53], диагностике травмы СМ или планировании хирургического вмешательства [5, 54]. Локальные воздействия на СМ в разных возрастных группах следует проводить с учетом неоднородности возрастных изменений размеров и положения его сегментов, поэтому большее внимание уделяется скелетотопии лабораторных животных (кошка, крыса, свинья, макак-резус) и человека [8].

Известно, что восхождение СМ происходит неравномерно в процессе онтогенеза, затем некоторые сегменты могут нисходить (кошка [4, 7], свинья [13, 55], ленивец [36], крыса [56], импала [57]; рис. 2а, 3а). Тем не менее, этот сложный процесс в большинстве литературных источников оценивается посредством единственного, относительно простого параметра — положения *conus medullaris* (человек [58–60], овца [61], верблюд [62], северный морской котик, сивуч, калан, пёстрая нерпа, тюлень Стейнегера, морская свинья Далля [63]). В ряде работ проводится анализ размеров отделов или подотделов СМ (макак-резус [64], мышь [10], крыса [56], кошка [4, 65], песец и норка [31], кролик [66], собака [67], коза [68]). Лишь в работах на овце [11] и кошке [7] проведен посегментный анализ роста СМ.

Из рис. 2б видно, что степень восхождения СМ у различных видов в большей степени обусловлена размером верхних поясничных, а не нижних поясничных сегментов; об этом же феномене свидетельствует значимая корреляция отношения L2/VL2 с номером позвонка, содержащим 29-й сегмент СМ: чем больше восходит СМ, тем короче верхние поясничные сегменты. По-видимому, это связано с тем, что длинные сегменты СМ никогда не имеют большую ширину и площадь. Нижние поясничные сегменты, являющиеся частью поясничного утолщения, должны обладать большой шириной и площадью, и, следовательно, будут укорочены у всех видов.

Как правило, предполагается, что поясничный и крестцовый отдел СМ восходят не только в пренатальный, но и в постнатальный период [58, 69, 70]. Например, крестцовый отдел СМ норки восходит с VS1 (новорождённые) до VL5 (180 дней), крестцовый отдел СМ песца восходит с VL7 (новорождённые) до VL5 (180 дней) (рис. 3а; [31]), *conus medullaris* у мыши восходит с VS5 (новорождённые) до VL5 (120 дней) [10], у верблюда — с середины VS3 (новорождённые) до ростральной части VS2 (7–10 лет) [62], у овцы — с VS3 (новорождённые) до VS2 (взрослые) [11], у сивуча — с VT8–VT9 (щенки) до VT5 (взрослые самки) или VT4 (взрослые самцы) [63], у ларги и курильского тюленя — с VT12–VT13 (щенки) до VT9–VT12 (взрослые особи) [63]. Между тем, согласно ряду литературных данных, для некоторых видов восхождение СМ заканчивается пренатально. Например, диапазон изменчивости по-

ложения нижней границы поясничного отдела СМ у новорожденных и взрослых людей крайне сходен ([39]; рис. 3а), положение крестцового отдела СМ новорожденных котят такое же, как у взрослых животных (рис. 3а; [7]), взрослый уровень подъема СМ (VL4) наблюдался у недельных макак-резусов [64], у щенков (до 6 месяцев) СМ заканчивается выше (VL5), чем у взрослых собак (VL6) [71].

Об эволюционных аспектах роста позвонков известно крайне мало [72]. На ранней стадии эволюции млекопитающих число грудных и поясничных позвонков было диверсифицировано за счет ослабления функциональных ограничений НОХ-генов у эутериев (*Hoxa11*, *Hoxd9*) и лавразиатериев (*Hoxc10*) [73]. Эволюционная изменчивость скорости роста позвонков у разных видов может обеспечивать гетерохронный механизм возникновения различий в грудопоясничном отделе позвоночника, связанных с типом локомоции [72]. При этом ограничения вариативности позвоночной формулы в грудопоясничном отделе могут быть обусловлены биомеханикой локомоции: предположительно, у более быстрых млекопитающих позвоночная формула менее вариативна [74].

Данные по пренатальному сегментарному развитию СМ скудны, однако позволяют предположить общность онтогенетических механизмов развития СМ в различных таксонах млекопитающих [11, 13, 75]. В частности, на ранних стадиях эмбрионального развития длины миотомов и сегментов СМ соответствует друг другу [11, 13], причем у эмбрионов свиньи и человека наиболее длинными являются сегменты шейного и поясничного утолщений [13]. Далее происходит относительное укорочение сегментов шейного утолщения (овца [11], свинья, человек [13]), затем — относительное удлинение нижних грудных и верхних поясничных сегментов и относительное укорочение нижних поясничных сегментов (свинья, человек [13], коза [75]). Новорождённые животные отличаются от зрелых животных того же вида лишь относительной длиной нижних поясничных сегментов. Такое отличие наблюдается не только для незрелорождающихся видов, представленных на рис. 3, но и для зрелорождающейся овцы [76]. Предположительно, постнатальная скорость роста верхних поясничных сегментов равна или даже превышает скорость роста одноименных позвонков, что приводит как к нисхождению некоторых сегментов (рис. 3), так и к дальнейшему относительному укорочению нижних поясничных сегментов, необходимому для формирования функционального поясничного утолщения.

Ряд адаптационных факторов влияет на степень восхождения СМ у высокоспециализированных видов. СМ, заканчивающийся в грудном позво-

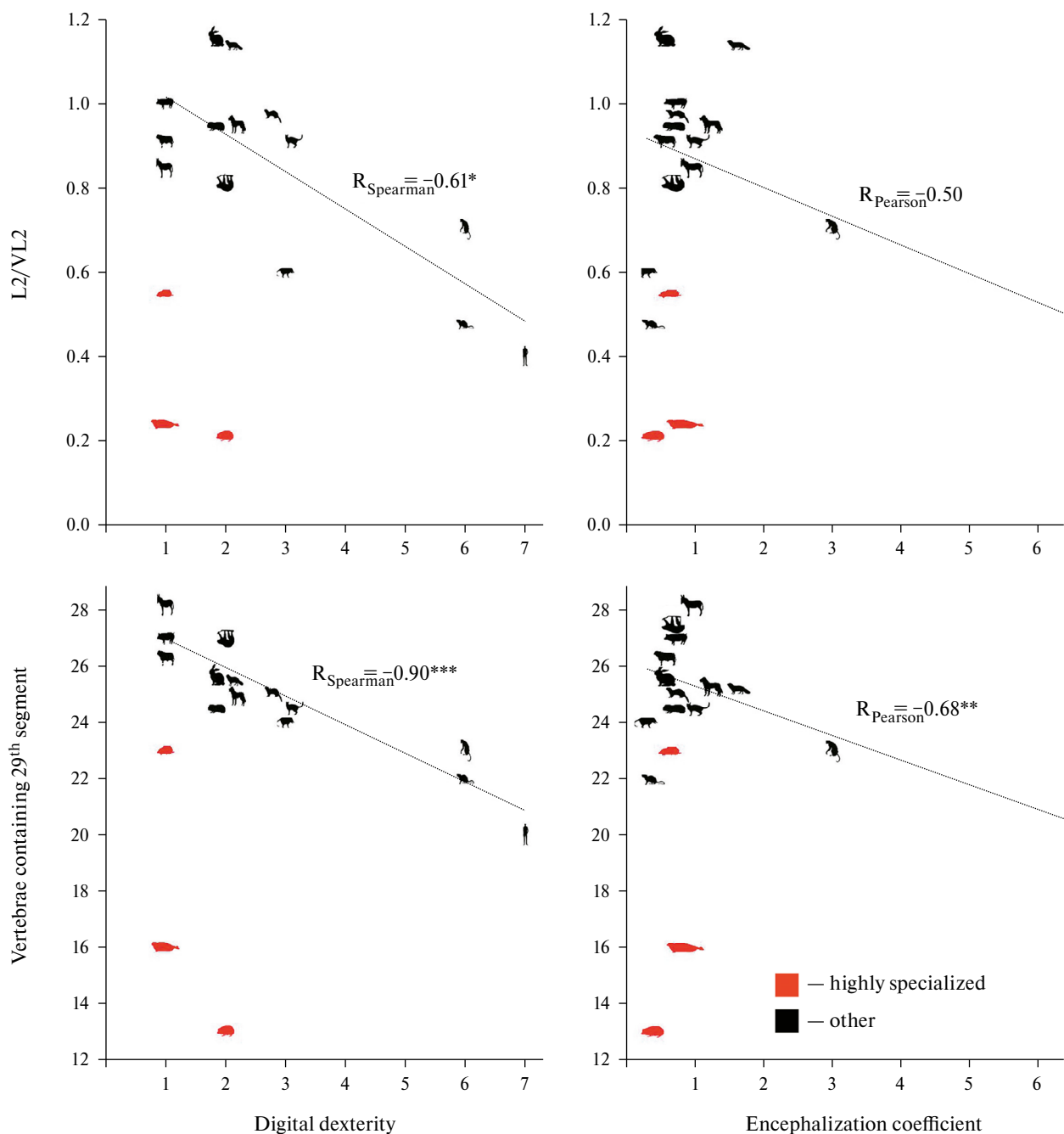


Рис. 4. Связь параметров восхождения (относительной длины сегмента L2 (L2/VL2) и номера позвонка, содержащего 29-й сегмент спинного мозга, (vertebrae containing 29th segment)) с ловкостью пальцев (digital dexterity) и коэффициентом энцефализации (encephalization coefficient). Highly specialized – высокоспециализированные, other – не высокоспециализированные (прочие) виды. R_{Spearman} , R_{Pearson} – значения коэффициента корреляции Спирмена и Пирсона, соответственно. * – $p < 0.05$, ** – $p < 0.01$, *** – $p < 0.001$.

ночном отделе у ехидны [77], панголина [78] и ежа ([15]; рис. 2а), позволяет им сворачиваться, занимая оборонительную позицию [79]. Значительная степень восхождения СМ крота может быть обусловлена высокой специализацией его передних конечностей (рис. 2а). Утрата задних конечностей у китообразных [80, 81], водная специализация ко-

нечностей у ластоногих ([63, 82]; рис. 2а) и слабое развитие задних конечностей летучих мышей [83, 84] также приводят к развитию короткого СМ. Интересно отметить, что помимо млекопитающих относительно коротким СМ обладают бесхвостые амфибии [9] и некоторые виды иглобрюхообразных рыб (*Tetraodontiform*) [85]. Причем для обеих групп

животных такое укорочение предположительно может быть связано с редукцией, упрощением или полной потерей элементов скелета, особенно в его каудальной части [85, 86]. Напротив, длинный цепкий хвост у обезьян приводит к развитию относительно длинного СМ [87, 88].

Вероятно, НОХ-гены, контролирующие паттерн развития скелета, косвенно регулируют степень восхождения СМ. СМ мышцей, мутантных по гену *Hoxb13*, которые обладают более длинным хвостом по сравнению с диким типом, длиннее, чем у мышцей дикого типа, как за счет появления дополнительных копчиковых сегментов, так и за счет удлинения более роstralных сегментов [89]. У гомозиготных мышцей, нокаутных по генам *Hoxa10* и *Hoxd10*, по сравнению с мышцами дикого типа не только появляется дополнительное ребро (VT14), но и на 2-3 позвонка опускаются моторные колонки поясничного отдела [90]. У гомозиготных мышцей, одновременно нокаутных по генам *Hoxc10* и *Hoxd10*, по сравнению с мышцами дикого типа роstralная граница моторных колонок поясничного отдела смещается каудально, как следствие, у таких мышцей моторные колонки поясничного отдела занимают три, а не пять сегментов, как у животных дикого типа [91].

Полученные нами корреляционные зависимости (рис. 4) показывают, что для не высокоспециализированных видов степень восхождения СМ положительно связана с КЭ и степенью ловкости пальцев. Причем корреляции со степенью ловкости пальцев выше для обоих параметров, используемых нами для описания степени восхождения. Процессы изменения функций конечностей, преимущественно автоподия, в различных таксонах млекопитающих происходят, как сказано в статье [92], “относительно легко” за счет дифференциальной регуляции одного и того же набора генов. В результате, насколько позволяет судить наша ограниченная выборка, полученные корреляционные зависимости слабо связаны с принадлежностью вида некоторому определенному таксону. Вслед за [13] можно предполагать, что у видов, обладающих высокой ловкостью пальцев и значительно дифференцированными двигательными и чувствительными функциями передних конечностей, формирование функциональных нейрональных связей шейного утолщения задерживает процесс удлинения нижних грудных и верхних поясничных сегментов. Данные ретроградного трейсирования мотонейронов, доступные для некоторых видов из нашей выборки, указывают на то, что укорочение СМ сопровождается более роstralным положением мотонейронных пулов задних конечностей в рамках поясничного утолщения (например, мотонейроны сгибателя бедра расположены в сегментах L1/L2–L2/L3

(*m. iliopsoas*) у макаки-резуса [93], в сегментах L1–L3 (*m. psoas minor*) у крысы [94], но в сегментах L4–L5 (*m. iliopsoas*) у кошки [3]; мотонейроны разгибателя бедра (*m. semimebranosus*) расположены в сегментах L3–L5 у макаки-резуса [93], в сегментах L3–L4 у крысы [95], но в сегментах L6–L7 у кошки [3]). Это позволяет предположить, что вышеобозначенные процессы (укорочение нижних грудных и верхних поясничных сегментов и роstralное смещение мотонейронных пулов) являются возможными эволюционными механизмами, способствующими облегчению кортикального контроля над спинальными моторными сетями. В пользу данного предположения косвенно свидетельствуют данные о нарушениях развития кортикоспинального тракта у мышцей, нокаутных по гену эфринового рецептора 4 типа (*EphA4*), у которых проекции кортикоспинального тракта в поясничном утолщении выражены в меньшей степени, чем в контроле [96], что сопровождается более каудальным положением мотонейронных пулов разгибателя голени (*m. tibialis anterior*) [97].

Таким образом, впервые проведено сравнение скелетотопии сегментов СМ относительно позвонков у 17-и видов млекопитающих, принадлежащих к различным таксонам. Предложены информативные параметры, описывающие степень восхождения СМ: отношение длины второго поясничного сегмента к длине одноименного позвонка, а также номер позвонка, в котором расположен 29-й сегмент. Полученные данные указывают, что на степень восхождения СМ оказывают влияние различные адаптационные факторы. Степень восхождения СМ у не высокоспециализированных видов положительно коррелирует с КЭ и ловкостью пальцев передних конечностей.

ВКЛАДЫ АВТОРОВ

Идея работы (П.Ю.Ш., В.А.Л.), сбор данных (П.Ю.Ш., В.А.Л., Н.С.М., А.А.В.), обработка данных (П.Ю.Ш., В.А.Л.), написание и редактирование манускрипта (П.Ю.Ш., В.А.Л., Н.С.М., А.А.В.).

СОБЛЮДЕНИЕ ЭТИЧЕСКИХ СТАНДАРТОВ

Все применимые международные, национальные и/или институциональные принципы ухода и использования животных были соблюдены. Исследование проведено в соответствии с требованиями Директивы Совета Европейского Парламента по защите животных, используемых для экспериментальных и других научных целей (2010/63EU). Все процедуры, выполненные в исследованиях с участием животных, соответствовали этическим стандартам, утвержденным правовыми актами РФ, принципам Базельской декларации и рекомендациям этического комитета Институт физиологии РАН.

ИСТОЧНИКИ ФИНАНСИРОВАНИЯ

Работа поддержана средствами федерального бюджета в рамках государственного задания ФГБУН Институт физиологии им. И.П. Павлова РАН (№1021062411653-4-3.1.8).

КОНФЛИКТ ИНТЕРЕСОВ

Авторы декларируют отсутствие явных и потенциальных конфликтов интересов, связанных с публикацией данной статьи.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. *Kayalioglu G* (2009) "The spinal nerves" in The spinal cord, eds C. Watson, G. Paxinos, and G. Kayalioglu (Amsterdam: Elsevier), 238–306.
<https://doi.org/10.1016/B978-0-12-374247-6.50019-5>
2. *Haziroğlu RM, Öcal MK* (1988) Comparative morphological studies on the spinal cord of the donkey. II. The topography of the segments. *A U Vet Fak Derg* 35: 476–487.
3. *Vanderhorst VG, Holstege G* (1997) Organization of lumbosacral motoneuronal cell groups innervating hindlimb, pelvic floor, and axial muscles in the cat. *J Comp Neurol* 382: 46–76.
4. *Maierl J, Liebich HG* (1998) Investigations on the postnatal development of the macroscopic proportions and the topographic anatomy of the feline spinal cord. *Anatomia Histologia Embryologia* 27: 375–379.
<https://doi.org/10.1111/j.1439-0264.1998.tb00210.x>
5. *Canbay S, Güner B, Bozkurt M, Comert A, İzci Y, Başkaya MK* (2014) Anatomical relationship and positions of the lumbar and sacral segments of the spinal cord according to the vertebral bodies and the spinal roots. *Clin Anat* 27: 227–233.
<https://doi.org/10.1002/ca.22253>
6. *Shkorbatova PY, Lyakhovetskii VA, Merkulyeva NS, Veshchitskii AA, Bazhenova EY, Laurens J, Pavlova NV, Musienko PE* (2019) Prediction algorithm of the cat spinal segments lengths and positions in relation to the vertebrae. *Anat Rec (Hoboken)*. 302: 1628–1637.
<https://doi.org/10.1002/ar.24054>
7. *Shkorbatova PY, Lyakhovetskii VA, Veshchitskii AA, Bazhenova EY, Pavlova NV, Musienko PE, Merkulyeva NS* (2023) Postnatal growth of the lumbosacral spinal segments in cat: Their lengths and positions in relation to vertebrae. *Anat Rec (Hoboken)* 306: 831–843.
<https://doi.org/10.1002/ar.24945>
8. *Toossi A, Bergin B, Marefatallah M, Parhizi B, Tyreman N, Everaert DG, Rezaei S, Seres P, Gatenby JC, Perlmutter SI, Mushahwar VK* (2021) Comparative neuroanatomy of the lumbosacral spinal cord of the rat, cat, pig, monkey, and human. *Sci Rep* 11: 1955.
<https://doi.org/10.1038/s41598-021-81371-9>
9. *Nieuwenhuys R* (1964) Comparative anatomy of the spinal cord. In *JC Eccles JP Schädé* (Eds.), *Progress in brain research*: 1–57. Elsevier.
10. *Sakla FB* (1969) Quantitative studies on the postnatal growth of the spinal cord and the vertebral column of the albino mouse. *J Comp Neurol* 136: 237–251.
<https://doi.org/10.1002/cne.901360209>
11. *Ghazi SR, Gholami S* (1994) Allometric growth of the spinal cord in relation to the vertebral column during prenatal and postnatal life in the sheep (*Ovis aries*). *J Anat* 185: 427–431.
12. *Lüderitz C* (1881) Über das rückenmarkssegment. Ein beitrage zur morphologie und histologie des rückenmarks. *Archiv Anat Physiol* 8: 423–495.
13. *Лебедкин СИ* (1936) Изменение длины спинного мозга и осевого скелета в течение развития у человека и у свиньи. Изв научного ин-та им ПФ Лесгафта XX: 13–94. [*Lebedkin SI* (1936) Changes in the length of the spinal cord and axial skeleton during development in humans and pigs. *Izv nauchnogo in-ta im PF Lesgafta*. XX: 13–94. (In Russ).].
14. *Лебедкин СИ* (1937) Спинной мозг ежа и некоторых млекопитающих. К вопросу об образовании конского хвоста / Сборник, посвященный памяти М.А. Мензибра. М.-Л.: 261–290. [*Lebedkin SI* (1937) Spinal cord of the hedgehog and some mammals. On the issue of the formation of the cauda equina / *Sbornik, posvyashchenny pamyati M.A. Menzibra*. М.-Л.: 261–290. (In Russ).].
15. *Malinska J, Kapoun S, Malinsky J* (1972) Topography of the spinal cord in the East Central European hedgehog (*Erinaceus roumanicus centroeuropaeus*). *Folia Morphologica* 10: 182–184.
16. *Козельская ЛА* (1980) Топография сегментов и ядер спинного мозга у лабораторных животных (Морфологическое исследование). Дисс. на соиск. степ. к.б.н. Смоленск — Чита. 279 с. [*Kozelskaya LA* (1980) Topography of segments and nuclei of the spinal cord in laboratory animals (Morphological study). PhD Thesis. Smolensk — Chita. 279 p. (In Russ).].
17. *Darwin CR* (1871) The Descent of man, and selection in relation to sex (Vol. 1). John Murray, Albemarle Street, London, UK.
18. *Boddy AM, McGowen MR, Sherwood CC, Grossman LI, Goodman M, Wildman DE* (2012) Comparative analysis of encephalization in mammals reveals relaxed constraints on anthropoid primate and cetacean brain scaling. *J Evol Biol* 25: 981–994.
<https://doi.org/10.1111/j.1420-9101.2012.02491.x>
19. *Heffner R, Masterton B* (1975) Variation in form of the pyramidal tract and its relationship to digital dexterity. *Brain Behav Evol* 12: 161–200.
<https://doi.org/10.1159/000124401>
20. *Nudo RJ, Masterton RB* (1990) Descending pathways to the spinal cord, IV: Some factors related to the amount of cortex devoted to the corticospinal tract. *J Comp Neurol*. 296: 584–597.
<https://doi.org/10.1002/cne.902960406>
21. *Garwicz M, Christensson M, Psouni E* (2009) A unifying model for timing of walking onset in humans and other mammals. *Proc Natl Acad Sci USA* 106:21889–21893.
<https://doi.org/10.1073/pnas.0905777106>

22. MacLarnon A (1995) The distribution of spinal cord tissues and locomotor adaptation in primates. *J Hum Evol* 29: 463–482.
<https://doi.org/10.1006/jhev.1995.1069>
23. Ashwell KW, Shulruf B (2014) Spinal cord development in marsupials in relation to birthing strategies and in comparison, with monotremes and the laboratory rat. *Somatosens Mot Res* 31: 152–165.
<https://doi.org/10.3109/08990220.2014.907150>
24. MacLarnon A (1996) The scaling of gross dimensions of the spinal cord in primates and other species. *J Hum Evol* 30: 71–87.
<https://doi.org/10.1006/jhev.1996.0005>
25. Burish MJ, Peebles JK, Baldwin MK, Tavares L, Kaas JH, Herculano-Houzel S (2010) Cellular scaling rules for primate spinal cords. *Brain Behav Evol* 76: 45–59.
<https://doi.org/10.1159/000319019>
26. Шкорбатова ПЮ, Ляховецкий ВА, Вещицкий АА, Меркульева НС (2020) Эволюционные аспекты восхождения спинного мозга млекопитающих. *Журн эвол физиол биохим* 56: 719. [Shkorbatova PYu, Lyakhovetskii VA, Veshchitskii AA, Merkulyeva NS (2020) Evolutionary aspects of the ascension of the spinal cord in mammals. *J Evol Fiziol Biokhim* 56: 719. (In Russ)].
27. Schoch CL, Ciufo S, Domrachev M, Hotton CL, Kannan S, Khovanskaya R, Leipe D, Mcveigh R, O'Neill K, Robbertse B, Sharma S, Soussov V, Sullivan JP, Sun L, Turner S, Karsch-Mizrachi I (2020) NCBI Taxonomy: a comprehensive update on curation, resources and tools. *Database* (Oxford).
<https://doi.org/10.1093/database/baaa062>
28. Malinska J, Hubackova E, Malinsky J (1976) A topographical and quantitative anatomical study of the spinal cord in the mole. *Acta University Palacky Olomus Facul-ty Med.* 76: 169–178.
29. Gilerovich EG, Moshonkina TR, Fedorova EA, Shishko TT, Pavlova NV, Gerasimenko YP, Otellin VA (2008) Morpho-functional characteristics of the lumbar enlargement of the spinal cord in rats. *Neurosci Behav Physiol* 38: 855–860.
<https://doi.org/10.1007/s11055-008-9056-8>
30. Бурдей ГД (1960) Морфология и скелетотопия элементов спинного мозга некоторых экспериментальных животных. *Труды Саратов мед ин-та XXXI*: 289–317. [Burdey GD (1960) Morphology and skeletopy of elements of the spinal cord of some experimental animals. *Trudy Sarat med in-ta XXXI*: 289–317. (In Russ)].
31. Илюшина ИА (2002) Возрастная морфология и скелетотопия спинного мозга и его твердой оболочки у норки и песца клеточного содержания в раннем постнатальном онтогенезе. Дисс. на соиск. степ. к.б.н. М. 177 с. [Ilyushina IA (2002) Age-related morphology and skeletotopy of the spinal cord and its dura mater in mink and arctic fox cage content in early postnatal ontogenesis. PhD Thesis. M. 177 p. (In Russ)].
32. Щербакова АА (1962) К морфологии и скелетотопии корешков спинномозговых нервов у тюленя. *Труды Ростовского мед ин-та* 17: 63–73. [Shcherbakova AA (1962) K morfologii i skeletotopii koreshkov spinnomozgovykh nervov u tyuleny [On the morphology and skeletotopy of the spinal nerve roots in the seal]. *Trudy Ros-tovskogo med in-ta* 17: 63–73 (In Russ)].
33. Cuellar CA, Mendez AA, Islam R, Calvert JS, Grahn PJ, Knudsen B, Pham T, Lee KH, Lavrov IA (2017) The role of functional neuroanatomy of the lumbar spinal cord in effect of epidural stimulation. *Frontiers in Neuroanatomy*. 11: 82.
<https://doi.org/10.3389/fnana.2017.00082>
34. Sisson S, Grossman JD, Getty R (1975) Sisson and Grossman's The anatomy of the domestic animals. V. 1. Philadelphia: Saunders, 1975.
35. Goffart M, Gerebtzoff MA (1965) Spinal roots in the sloth. *Nature*. 206: 1062–1063.
<https://doi.org/10.1038/2061062a0>
36. Goffart M, Gerebtzoff MA, Duchesne PY (1967) The spinal roots in the sloth (*Choloepus hoffmanni* Peters). *J Comp Neurol*. 131: 393–403.
<https://doi.org/10.1002/cne.901310309>
37. Voris HC (1928) The morphology of the spinal cord of the virginian opossum (*Didelphis virginiana*). *J Comp Neurol*. 46: 407–459.
<https://doi.org/10.1002/cne.900460203>
38. Capogrosso M, Milekovic T, Borton D, Wagner F, Moraud EM, Mignardot JB, Buse N, Gandar J, Barraud Q, Xing D, Rey E, Duis S, Jianzhong Y, Ko WK, Li Q, Detemple P, Denison T, Micera S, Bezard E, Bloch J, Courtine G (2016) A brain-spine interface alleviating gait deficits after spinal cord injury in primates. *Nature* 539: 284–288.
<https://doi.org/10.1038/nature20118>
39. Бурдей ГД (1984) Спинной мозг. Саратов: СГУ. 263 с. [Burdey GD (1984) Spinal cord. Saratov: SGU. 263 p. (In Russ)].
40. Mendez A, Islam R, Latypov T, Basa P, Joseph OJ, Knudsen B, Siddiqui AM, Summer P, Staehnke LJ, Grahn PJ, Lachman N, Windebank AJ, Lavrov IA (2021) Segment-specific orientation of the dorsal and ventral roots for precise therapeutic targeting of human spinal cord. *Mayo Clin Proc* 96: 1426–1437.
<https://doi.org/10.1016/j.mayocp.2020.07.039>
41. Бурдей ГД (1960) Топографоанатомические особенности сегментов спинного мозга новорожденных и у детей первого года жизни. *Труды Саратов мед ин-та XXXI*: 276–289. [Burdey GD (1960) Topographic-anatomical features of the spinal cord segments of newborns and children of the first year of life. *Trudy Sarat med in-ta XXXI*: 276–289 (in Russ)].
42. Gittleman JL (1986) Carnivore brain size, behavioral ecology, and phylogeny. *J Mammalogy* 67: 23–36.
<https://doi.org/10.2307/1380998>
43. Roth G, Dicke U (2005) Evolution of the brain and intelligence. *Trends Cognitive Sci* 9: 250–257.
<https://doi.org/10.1016/j.tics.2005.03.005>
44. Iwaniuk AN, Pellis SM, Whishaw IQ (1999) Is digital dexterity really related to corticospinal projections?: a re-analysis of the Heffner and Masterton data set using modern comparative statistics. *Behav Brain Res* 101: 173–187.
[https://doi.org/10.1016/S0166-4328\(98\)00151-X](https://doi.org/10.1016/S0166-4328(98)00151-X)
45. Lemon RN, Griffiths J (2005) Comparing the function of the corticospinal system in different species: organization-

- al differences for motor specialization? *Muscle & Nerve*. 32: 261–279.
<https://doi.org/10.1002/mus.20333>
46. Gupta BB (1961) Investigations of the rolling mechanism in the indian hedgehog. *J Mammal* 42: 365–371.
<https://doi.org/10.2307/1377033>
 47. Порцева ВВ, Шилкин ВВ (2016) Строение серого вещества спинного мозга: неопределенности и перспективы исследования. *Тихоокеанск мед журн* 64: 20–30. [Porseva VV, Shilkin VV (2016) The structure of the gray matter of the spinal cord: uncertainties and research prospects. *Tikhookeansk Med Zhurn* 64: 20–30 (In Russ)].
 48. Leijnse JN, D'Herde K (2016) Revisiting the segmental organization of the human spinal cord. *J Anat* 229: 384–393. <https://doi.org/10.1111/joa.12493>
 49. Carpenter EM (2002) Hox genes and spinal cord development. *Dev Neurosci* 24: 24–34.
<https://doi.org/10.1159/000064943>
 50. Watson C, Sengul G, Tanaka I, Rusznak Z, Tokuno H (2015) The spinal cord of the common marmoset (*Calithrix jacchus*). *Neurosci Res* 93: 164–175.
<https://doi.org/10.1016/j.neures.2014.12.012>
 51. Romanes GJ (1964) The motor pools of the spinal cord. *Prog Brain Res* 11: 93–119.
[https://doi.org/10.1002/10.1016/s0079-6123\(08\)64045-5](https://doi.org/10.1002/10.1016/s0079-6123(08)64045-5)
 52. Erickson CA, Perris R (1993) The role of cell-cell and cell-matrix interactions in the morphogenesis of the neural crest. *Developmental Biology* 159: 60–74.
<https://doi.org/10.1006/dbio.1993.1221>
 53. Gerasimenko YP, Makarovskii AN, Nikitin OA (2002) Control of locomotor activity in humans and animals in the absence of supraspinal influences. *Neurosci Behav Physiol* 32: 417–423.
<https://doi.org/10.1023/a:1015836428932>
 54. Ko H-Y, Park JH, Shin YB, Baek SY (2004) Gross quantitative measurements of spinal cord segments in human. *Spinal Cord* 42: 35–40.
<https://doi.org/10.1038/sj.sc.3101538>
 55. Журавлева ЛД (1979) Возрастная скелетотопия и морфология спинного мозга свиньи. Дисс. на соиск. степ. к. б. н. Ульяновск. 200 с. [Zhuravleva LD (1979) Age-related skeletotopy and morphology of the pig spinal cord. PhD Thesis. Ulyanovsk. 200 p. (In Russ)].
 56. Istaitih AR (1975) Vertebromedullary topography and its postnatal changes in the rat. *Folia Morphologica* 23: 397–403.
 57. Rao GS, Kalt DJ, Koch M, Majok AA (1993) Anatomical studies on the spinal cord segments of the impala (*Aepyceros melampus*). *Anatom Histol Embryol* 22: 273–278.
<https://doi.org/10.1111/j.1439-0264.1993.tb00365.x>
 58. Barson AJ (1970) The vertebral level of termination of the spinal cord during normal and abnormal development. *J Anat* 106: 489–497.
 59. Wolf S, Schneble F, Tröger J (1992) The conus medullaris: Time of ascendance to normal level. *Pediatric Radiol* 22: 590–592.
<https://doi.org/10.1007/BF02015359>
 60. Van Schoor ANV, Bosman MC, Bosenberg AT (2015) Descriptive study of the differences in the level of the conus medullaris in four different age groups. *Clin Anatom* 28: 638–644. <https://doi.org/10.1002/ca.22505>
 61. Ghazi SR, Gholami S (1993) Changes in the termination of spinal cord at vertebral levels during pre- and postnatal development of sheep. *J Appl Animal Res* 4: 61–66.
 62. Gholami S, Ghazi SR, Khaksar Z (1997) Postnatal changes of termination of the spinal cord in camel (*Camelus dromedarius*). *J Appl Animal Res* 11: 69–72.
<https://doi.org/10.1080/09712119.1997.9706162>
 63. Соболевский ЕИ (1978) Сравнительная анатомия спинного мозга полуводных, водных и наземных млекопитающих. *Архив анатомии, гистологии и эмбриологии*. LXXV: 74–80. [Sobolevskii EI (1978) Comparative anatomy of the spinal cord in semiwater, water and terrestrial mammals. *Arkhir anatomii, gistologii i embriologii*. LXXV: 74–80. (In Russ)].
 64. Hines M, Emerson BM (1951) Development of the spinal cord in the fetal and infant macaque, 1. Growth as increase in size. In *Contributions to embryology* (Vol. 34, pp. 1–18). Carnegie Institution of Washington.
 65. Mellström A, Skoglund S (1969) Quantitative morphological changes in some spinal cord segments during postnatal development. A study in the cat. *Acta Physiol Scandinavica* 331: 1–84.
 66. Фасахутдинова АН, Симанова НГ, Хохлова СН (2015) Морфогенез спинного мозга кролика. *Ученые записки КГАВМ им. Н. Э. Баумана*. 2: 229–233. [Fasakhutdinova AN, Simanova NG, Khokhlova SN (2015) Morphogenesis of the rabbit spinal cord. *Uchenyye zapiski KGAVM im. N. E. Bauman*. 2: 229–233. (In Russ)].
 67. Писалева СГ, Фасахутдинова АН (2008) Возрастные особенности скелетотопии спинного мозга собаки и кролика. *Известия ОГАУ* 20: 117–118. [Pisaleva SG, Fasakhutdinova AN (2008) Age-related features of skeletotopy of the spinal cord of dogs and rabbits. *Izvestiya OGAU* 20: 117–118 (In Russ)].
 68. Maya S, Chungath JJ, Harshan KR, Ashok N (2008) Regional growth of spinal cord and vertebral column in goat fetuses. *Indian J Animal Res* 42: 164–170.
 69. Arthurs OJ, Thayyil S, Wade A, Chong WK, Sebire NJ, Taylor AM, Magnetic resonance imaging autopsy study collaborative group (2013) Normal ascent of the conus medullaris: a post-mortem foetal MRI study. *J Matern Fetal Neonatal Med* 26: 697–702.
<https://doi.org/10.3109/14767058.2012.746307>
 70. Vettivel S (1991) Vertebral level of the termination of the spinal cord in human fetuses. *J Anat* 179: 149–161.
 71. Меньщикова ИА, Кирсанов КП, Мельников НМ (2001) Морфометрия спинного мозга и позвоночного канала экспериментальных животных (собака). *Гений Ортопедии*. 3: 50–52. [Menshchikova IA, Kirsanov KP, Melnikov NM (2001) Morphometry of the spinal cord and spinal canal of experimental animals (dog). *Geniy Ortopedii*. 3: 50–52. (In Russ)].

72. Jones KE, German RZ (2014) Ontogenetic allometry in the thoracolumbar spine of mammal species with differing gait use. *Evol Dev* 16: 110–120.
<https://doi.org/10.1111/ede.12069>
73. Li K, Sun X, Chen M, Sun Y, Tian R, Wang Z, Xu S, Yang G (2018) Evolutionary changes of Hox genes and relevant regulatory factors provide novel insights into mammalian morphological modifications. *Integr Zool* 13: 21–35.
<https://doi.org/10.1111/1749-4877.12271>
74. Galis F, Carrier DR, van Alphen J, van der Mije SD, Van Dooren TJ, Metz JA, ten Broek CM (2014) Fast running restricts evolutionary change of the vertebral column in mammals. *Proc Natl Acad Sci U S A* 111: 11401–11406.
<https://doi.org/10.1073/pnas.1401392111>
75. Maya S, Sreeranjini AR, Leena C, Sunilkumar NS, Sumeena KB, Irshad A (2020) Developmental morphometry and allometry of spinal cord. *J Food Animal Sci* 01: 7–12.
<https://doi.org/10.51128/jfas.2020.A002>
76. Ghazi SR, Gholami S (1993) A study of the length of the spinal cord in pre- and postnatal life in Mehraban sheep (*Ovis Aries*). *Vet Res Commun* 174: 17–420.
<https://doi.org/10.1007/BF01839209>
77. Ashwell KW, Zhang LL (1997) Cyto- and myeloarchitectonic organisation of the spinal cord of an echidna (*Tachyglossus aculeatus*). *Brain Behav Evol* 49: 276–294.
<https://doi.org/10.1159/000112998>
78. Imam A, Ajao MS, Bhagwandin A, Ihunwo AO, Manger PR (2017) The brain of the tree pangolin (*Manis tricuspis*). I. General appearance of the central nervous system. *J Comp Neurol* 525: 2571–2582.
<https://doi.org/10.1002/cne.25353>
79. Ashwell KW (2013) Peripheral nervous system, spinal cord, brainstem and cerebellum. In K. W. Ashwell (Ed.), *Neurobiology of monotremes: Brain evolution in our distant mammalian cousins* (pp. 69–105). Csiro Publishing.
80. Ridgway SH (2012) The central nervous system of the bottlenose dolphin. In S. Leatherwood & R. R. Reeves (Eds.), *The bottlenose dolphin* (pp. 69–97). Elsevier.
81. Seki Y (1958) Observations on the spinal cord of the right whale. *Sci Rep Whales Res Inst* 3: 231–251.
82. Machado GV, Lesnau GG, Birck AJ (2003) Topografia do cone medular no lobo marinho (*Arctocephalus australis Zimmermann*, 1783). *Arquivos de Ciências Veterinárias e Zoologia da UNIPAR* 6: 11–14.
83. Kapoun S, Malinska J, Zrzavy J (1973) Anatomical peculiarities of the spinal cord in some Insectivora and Chiroptera. *Folia Morphol* 21: 136–138.
84. Neuweiler G (2000) *The biology of bats*. Oxford University Press.
85. Uehara M, Hosaka YZ, Doi H, Sakai H (2015) The shortened spinal cord in tetraodontiform fishes. *J Morphol* 276: 290–300.
<https://doi.org/10.1002/jmor.20338>
86. Sánchez SS, Sánchez RS (2021) Delineating the anuran axial skeleton. *Int J Dev Biol* 65: 177–186.
<https://doi.org/10.1387/ijdb.200230ss>
87. Chang HT, Ruch TC (1947) Morphology of the spinal cord, spinal nerves, caudal plexus, tail segmentation, and caudal musculature of the spider monkey. *The Yale J Biol Med* 19: 345–377.
88. de Souza Terra DR, Sabec-Pereira DK, Lima FC, Melo FCSA, Melo FR, Pereira KF (2018) Anatomy of the spinal cord of *Alouatta belzebul*. *Acta Veterinar Brasil* 12: 55–61.
89. Economides KD, Zeltser L, Capecchi MR (2003) Hoxb13 mutations cause overgrowth of caudal spinal cord and tail vertebrae. *Dev Biol* 256: 317–330.
[https://doi.org/10.1016/s0012-1606\(02\)00137-9](https://doi.org/10.1016/s0012-1606(02)00137-9)
90. Lin AW, Carpenter EM (2003) Hoxa10 and Hoxd10 coordinately regulate lumbar motor neuron patterning. *J Neurobiol* 56: 328–337.
<https://doi.org/10.1002/neu.10239>
91. Wu Y, Wang G, Scott SA, Capecchi MR (2008) Hoxc10 and Hoxd10 regulate mouse columnar, divisional and motor pool identity of lumbar motoneurons. *Development* 135: 171–182.
<https://doi.org/10.1242/dev.009225>
92. Sears K, Maier JA, Sadier A, Sorensen D, Urban DJ (2017) Timing the developmental origins of mammalian limb diversity. *Genesis*. e23079.
<https://doi.org/10.1002/dvg.23079>
93. Gross C, Ellison B, Buchman AS, Terasawa E, Vander Horst VG (2017) A novel approach for assigning levels to monkey and human lumbosacral spinal cord based on ventral horn morphology. *PLoS One* 12: e0177243.
<https://doi.org/10.1371/journal.pone.0177243>
94. Takahashi Y, Ohtori S, Takahashi K (2010) Somatotopic organization of lumbar muscle-innervating neurons in the ventral horn of the rat spinal cord. *J Anat* 216: 489–495.
<https://doi.org/10.1111/j.1469-7580.2009.01203.x>
95. Nicolopoulos-Stournaras S, Iles JF (1983) Motor neuron columns in the lumbar spinal cord of the rat. *J Comp Neurol* 217: 75–85.
<https://doi.org/10.1002/cne.902170107>
96. Canty AJ, Greferath U, Turnley AM, Murphy M (2006) Eph tyrosine kinase receptor EphA4 is required for the topographic mapping of the corticospinal tract. *Proc Natl Acad Sci U S A* 103: 15629–15634.
<https://doi.org/10.1073/pnas.0607350103>
97. Coonan JR, Bartlett PF, Galea MP (2003) Role of EphA4 in defining the position of a motoneuron pool within the spinal cord. *J Comp Neurol* 458: 98–111.
<https://doi.org/10.1002/cne.10571>

COMPARATIVE SKELETOTOPY OF THE MAMMALIANS LUMBAR SPINAL CORD

P. Yu. Shkorbatova, V. A. Lyakhovetskii, A. A. Veshchitskii and N. S. Merkulyeva[#]

Pavlov Institute of Physiology of the Russian Academy of Sciences, St. Petersburg, Russia

[#] e-mail: merkulyevan@infran.ru

The spinal cord is the most phylogenetically ancient part of the central nervous system. The more rapid growth of the spine in relation to the spinal cord in ontogenesis leads to the fact that in adult mammals some segments of the spinal cord are shifted rostrally in relation to the eponymous vertebrae, which is called ascension of the spinal cord. Based on literature data, we compared the skeletotopy of the lumbar spinal cord of 17 species of mammals. In 4 species, we also compared the skeletotopy of newborn and adult animals. The ratio of the length of the L2 segment to the length of the VL2 vertebra and the number of the vertebra in which the 29th segment of the spinal cord is located, characterizing the degree of ascension, were determined. Based on literature data, we determined characteristics frequently used in comparative studies: finger dexterity and encephalization coefficient. It has been shown that different species differ to a greater extent in the relative length of the rostral lumbar segments, and within the same species, newborns differ from adults in the relative length of the caudal lumbar segments. For most species, the degree of spinal cord ascension significantly positively correlates with finger dexterity and the encephalization coefficient. The considered macroanatomical characteristics of the spinal cord may be used to analyze the relationships between adaptive mechanisms in various mammalian species.

Keywords: spinal cord, skeletotopy, ascension, digital dexterity, encephalization