

la morfotopografía de la región, a la que se observa con claridad el primer ganglio raquídeo (1G) (figuras 4.3; 4.4, lado izquierdo y 4.5; 4.6 y 4.6A, lado derecho).

Por parte de la primera vértebra cervical, esto es el atlas (A), podemos observar no sólo la morfología que presentan (muy clara y definida) sus masas laterales (figuras 4.1; 4.2; 4.3; 4.4 y 4.5, lado izquierdo), sino que también (figuras 4.5; 4.5A; 4.6; 4.6A; 4.6B; 4.6C; 4.7 y 4.7A, lado derecho) podemos comprobar y analizar con toda claridad la banda de tejido cartilaginosa en desarrollo (expresión de aquellos refuerzos hipocordales ó arcos hipocordales que veíamos en estadios previos) que se sitúan inmediatamente subyacente al occipital (en estos momentos del desarrollo) y al basioccipital (en estadios previos) y que vienen a unir (como una delicada y sutil banda conjuntiva) una y otra masa lateral. Se está organizando, por tanto (y tiene su máxima expresión en estos momentos del desarrollo), el arco anterior del atlas (A) (figuras 4.6; 4.6A y 4.6B); e incluso sobre la margen anterior de dicho arco anterior del atlas en desarrollo se muestra y se dibuja con toda claridad el anticipo en la organización de su futuro tubérculo anterior (figura 4.6B).

Las imágenes del atlas nos ayudan también a definir y localizar el curso, en relación con dichas masas laterales, de la arteria vertebral (V) (figuras 4.1; 4.2; 4.3; 4.4, lado izquierdo; y 4.5; 4.6A; 4.6C; 4.7 y 4.7A, lado derecho). En dichas figuras son claras y manifiestas las relaciones que dicho elemento vascular mantiene, por ahora, con la margen anterolateral de las masas laterales del atlas, que por otro lado siguen organizando (y en este

caso lo observamos en el lado derecho) su futuro proceso costotransverso (figuras 4.7 y 4.7A). A través del orificio (aún no cerrado completamente) de dicho proceso costotransverso, futuro agujero costotransversario (figura 4.7A), vemos ascender la arteria vertebral (V).

Inmediatamente dorsal, con relación a la porción del occipital que organiza el foramen occipitale magnum, se puede observar como la notocorda (N) está inmersa en un tejido denso, aún de naturaleza mesenquimal densa (E) (figuras 4.1; 4.2 y 4.3), que está organizando el diente de la segunda vértebra cervical y que queda a la altura y (como hemos visto en estadios previos) en perfecta continuidad (hasta que se organicen los correspondientes ligamentos e interzonas) con la primera vértebra cervical (atlas) situada a uno y a otro lado de dicho diente.

Llama nuestra atención el hecho de que el grado evolutivo de la apófisis odontoides del axis (E), es mucho más retrasado que aquél que está organizando el resto de las futuras piezas esqueléticas de las articulaciones craneovertebrales; permaneciendo aún (obsérvense las figuras 4.1; 4.2 y 4.3) en una clara fase precartilaginosa ó mesenquimal densa. Sin embargo, es posible observar cómo finalmente el material que organizará la apófisis odontoides termina implantándose y continuándose con aquél que organiza la porción más alta del cuerpo de la segunda vértebra cervical, esto es el axis (sería la base de implantación del diente del axis (E) que se observa claramente en la figura 4.4) y que su citoestructura a ese nivel ya vuelve a ser nuevamente de naturaleza condrogénica.

Por otro lado, todavía persiste como tal, desde el punto de

vista histológico, la formación notocordal que está mucho más clara, manifiesta y desarrollada en el momento que cruza la porción correspondiente al diente del axis si la comparamos con la porción de la notocorda que está cruzando el cuerpo del axis (X); compárense, si no, las figuras 4.2 y 4.4 con la figura 4.7A y se observará con claridad como la porción más alta de la notocorda vertebral (H) tiene un mayor grado evolutivo que la porción que está ya embutida en el espesor condrogénico del cuerpo del axis.

Por otro lado, el espacio que media entre el diente del axis (E) en desarrollo y las masas laterales del atlas (A), que puede ser observado tanto en el lado izquierdo (figuras 4.1; 4.2 y 4.3), como en el lado derecho (figuras 4.5 y 4.5A), está ocupado por un tejido conjuntivo mesenquimal análogo a aquel que está organizando el diente del axis. Ese tejido conjuntivo blastemático mesenquimal denso, hemos visto en estadios previos cómo venía a rellenar como una banda transversal, por completo, el espacio que quedaba entre una y otra masa lateral del atlas en desarrollo. En estos momentos de su organización, el diente del axis, una vez que trata de independizarse de las masas laterales del atlas por una porción más condensada que lo entorna (observense, si no, las figuras 4.1; 4.2 y 4.3), comprobamos cómo las porciones laterales, izquierda y derecha, de esa banda transversal de tejido conjuntivo que comienza a aislarse del diente del axis (E) para adquirir naturaleza propia, comienza a estructurarse en dos porciones densas claramente delimitadas que dejan entre sí un espacio más laxo que, (según nuestra forma de pensar) progresando el desarrollo, terminará finalmente por aparecer como un espacio claro entre una y otra

porción. Nos estamos refiriendo, lógicamente a la primera manifestación en el desarrollo (con cierta claridad) de la organización de los ligamentos que intervienen directamente en el sistema articular craneovertebral. Lógicamente, la banda posterior mesenquimal que está como entornando la margen más posterior del diente del axis (figura 4.1) y que termina por alcanzar la margen medial del atlas en desarrollo (A), inmediatamente por detrás de la interlínea articular occipito-atloidea (4) (fenómeno claramente visible en las figuras 4.1; 4.2 y 4.3), toma un aspecto denso que nos anticipa con su presencia la organización del *ligamentum transversum atlantis* ó ligamento transverso del atlas (1).

Por otro lado, inmediatamente ventral a ella, y tras un discreto espacio ocupado por un tejido conjuntivo más laxo, se sitúa otra banda densa (2) que termina en la margen medial de los cóndilos del occipital que se puede observar, como decíamos, en las figuras 4.1, 4.2 y 4.3 (en el lado izquierdo), y 4.5 y 4.5A (en el lado derecho) y que está organizando los ligamentos alares ya claramente independizados en los planos de sección que corresponden a las figuras 4.5 y 4.5A de la margen anterior del *foramen occipitale magnum*, quedando un espacio claro bien definido entre una y otra estructura.

Son claras, también, y manifiestas las relaciones que mantienen entre sí la margen anterior del diente del axis en desarrollo con la margen anterior del *foramen occipitale magnum*. Entre una y otra estructura en desarrollo (figuras 4.1; 4.2 y 4.3) queda un pequeño espacio a modo de cavidad, claro y transparente, que sin embargo, en las porciones que quedan inmediatamente caudales se viene a rellenar

por una banda de tejido conjuntivo denso a la altura de la base de implantación del diente (figura 4.4 y 4.5A). Es como si en estos momentos del desarrollo, el diente del axis, por medio de su margen anterior, tratara de buscar y establecer contacto y articulación con la margen anterior del *foramen occipitale magnum*. Todo ello condicionado por las relaciones que, como decíamos, se establecen en estos momentos del desarrollo entre *foramen occipitale magnum* y diente del axis, hecho que como sabemos (tras conocer la morfología craneovertebral del adulto) frecuentemente no se va a mantener. Tendrá por tanto que descender como consecuencia de la deflexión cefálica, como hemos dicho anteriormente, el conjunto de la primera y segunda vértebra cervical para que las relaciones a que hacemos referencia en condiciones de normalidad dejen de establecerse entre sí.

Además, hemos comprobado cómo el diente del axis (E) finalmente termina implantándose por medio de su base en el cuerpo de la segunda vértebra cervical (X) (tal y como se observa en la figura 4.4); y cómo finalmente dicho cuerpo vertebral del axis (en clara fase condrogéna) se expande lateralmente para organizar lo que desde el punto de vista anatómico conocemos como las "charreteras" del axis, tratando de cerrar el arco vertebral; lógicamente aún sin conseguirlo ya que dorsalmente se encuentra aún una membrana que hace las veces de arco posterior y que conocemos como *membrana reuniens dorsalis*. Aparece, por tanto, el conjunto vertebral del axis como si fuera una vértebra claramente bifida (figuras 4.5 y 4.6).

Precisamente la porción que está organizando las apófisis articulares superiores (ó charreteras) del axis (X) (figuras 4.4; 4.5,

lado izquierdo; 4.6; 4.6A; 4.6B; 4.6C; 4.7 y 4.7A, lado derecho) está en íntima relación y vecindad con la primera vértebra cervical. En estadios previos hemos visto como uno y otro elemento formaban un todo; ahora, se establece un mucho más claro límite ó lindero de separación entre uno y otro elemento vertebral. Se está organizando, por tanto, la correspondiente interzona articular de la futura articulación atlo-axoidea lateral (5) (figuras 4.4 y 4.5, lado izquierdo; y figuras 4.6; 4.6A; 4.6B; 4.6C; 4.7 y 4.7A, lado derecho). Dicha interzona articular (con un grado evolutivo análogo al que hemos comentado previamente en relación con la articulación occipito-atloidea) también presenta la típica imagen de la interzona de una futura diartrosis, es decir, aparecen claramente dos bandas excéntricas más densas (que están en íntima relación tanto con el tejido pericondral del atlas como con el del axis) y una tercera banda intermedia de tejido conjuntivo más laxo. Sin embargo, en planos más caudales, cuando estamos ya próximos a terminar de seccionar las masas laterales del atlas (figuras 4.7 y 4.7A), el espesor de esa interzona articular está claramente disminuído, existiendo un claro contacto, entre sí, entre la lámina pericondral de la cara inferior de las masas laterales del atlas y de la apófisis articular superior ó charreteras del axis (fenómeno que se observa con claridad, decíamos en el lado derecho de las figuras 4.7 y 4.7A).

- Embrión humano: J.D.-7.
- Longitud: 19 mm.
- Estadío: 20 de O'Rahilly.
- Cortes: Transversales de 10 micras de espesor.
- Procedencia. Embrioteca del Departamento de Ciencias Morfológicas de la Universidad de Granada.
- Figuras: 10.

OBSERVACIONES

El embrión humano que presentamos, perteneciente también al estadio 20 de O'Rahilly, presenta un grado evolutivo análogo al embrión que comentábamos anteriormente. En este sentido, hemos de destacar las imágenes que nos ofrecen aquellas porciones del hueso occipital en desarrollo que se organizan a partir de los basioccipitales (O) (figuras 5.1; 5.1A y 5.2), los cuales precisamente, al encontrarse en la línea media, no sólo están organizando la margen anterior del futuro agujero occipital mayor (figuras 5.1; 5.1A y 5.2), sino que también colaboran en la organización de los cóndilos del occipital (C) (figuras 5.1; 5.2; 5.3; 5.3A; 5.4 y 5.4A): la base de implantación de los cuales (como podemos observar también) está atravesada por el conducto del nervio hipogloso, en cuyo interior se aloja (constituido también en este caso a uno y otro lado por dos raíces), acompañado por su plexo venoso satélite, el nervio hipogloso (H) (figuras 5.1 y 5.2). Las citadas porciones derivadas de los basioccipitales, ya muy avanzadas en el desarrollo, siguen presentando una estructura clara de tipo condrogéno.

En íntima relación con los citados cóndilos del occipital se siguen encontrando, como ya vimos en estadios anteriores, las masas laterales del atlas (A) (figuras 5.1; 5.2; 5.3; 5.3A; 5.4 y 5.4A). De dichas masas laterales del atlas se ve incluso emerger una prominencia que está edificando su futuro proceso costotransversario, muy claramente observable en las figuras 5.3; 5.4 y 5.4A.

En el ángulo diedro que queda entre las masas laterales del atlas y la margen anterior del futuro proceso transversario viene ascendiendo la arteria vertebral (V) (figuras 5.2; 5.3; 5.3A; 5.4; 5.4A y 5.5); hasta que finalmente, la citada arteria vertebral remontará, apoyándose sobre las masas laterales del atlas, para introducirse por el *foramen occipitale magnum*; porción esta última de su recorrido que podemos observarla en el lado derecho de las figuras 5.1 y 5.2.

Siguiendo las secciones en dirección caudal llega un momento en que es interesante (en casi toda su longitud) el arco anterior de la primera vértebra cervical (atlas) (A) (figura 5.5).

El espacio que media entre los cóndilos del occipital (C) y las masas laterales del atlas (A) está relleno, por el momento (al igual que ocurría en embriones anteriores), por un tejido conjuntivo denso que se interpone a modo de "hojaldré" entre una y otra estructura en fase condrogénica; se está edificando la interzona articular occipito-atloidea (4) (figuras 5.1; 5.2; 5.3; 5.3A; 5.4 y 5.4A) que nos permite observar claramente (figura 5.3A) cómo está realmente formada por tres bandas, dos de ellas excéntricas y densas, que están en íntima relación con el pericondrio que envuelve a la

porción condrogénica de las masas laterales del atlas y los cóndilos del occipital, y una porción intermedia mucho más laxa. Por otro lado, tiene un aspecto evolutivo análogo al que ya comentamos en el embrión anterior.

Inmediatamente dorsal, con relación a la margen anterior del agujero occipital mayor en desarrollo, seguimos (al igual que en el embrión anterior) observando la presencia de un tejido denso aún en fase mesenquimal densa, precondrogénica que nos está edificando una formación de aspecto cilíndrico en la sección transversa, rodeada por un remolino de material algo más densificado (figura 5.1B) que se prolonga en la topografía de la región desde esta porción, en la que se sitúa la margen anterior del agujero occipital mayor, hasta el cuerpo de la segunda vértebra cervical. Lógicamente, nos estamos refiriendo a la apófisis odontoides del axis (E) (figuras 5.1; 5.1A; 5.1B; 5.2; 5.2A y 5.3).

En relación con la citada apófisis odontoides, llama la atención el hecho de que está siendo todavía cruzada y atravesada por la porción más alta de la notocorda (N) (figuras 5.1; 5.1A; 5.1B; 5.2; 5.2A y 5.3). Pero es que además, llama la atención el hecho de que, a nivel del vertice superior de la citada apófisis odontoides la notocorda se continúa e insinúa, introduciéndose en la línea media, entre una y otra porción de los basioccipitales. Todavía, la notocorda, tiene un grado evolutivo muy alto en esta porción más craneal y mantiene un claro nexo de unión entre el vértice ó punta de la apófisis odontoides (E) y la margen anterior del agujero occipital mayor, sobre la cual se insinúa prolongándose sobre la línea mediosagital por los basioccipitales (O) (figuras 5.1 y 5.1A).

La apófisis odontoides se encuentra (lo mismo que en el embrión anterior) en una clara fase mesenquimal densa. Aspecto citológico éste que contrasta con el punto en el cual tiene lugar la base de implantación de la citada apófisis odontoides en el cuerpo del axis, donde cambia por completo la morfoestructura. Obsérvense, si no, las imágenes de 5.2A referidas a la porción del cuerpo de la apófisis odontoides, y las de 5.3 y 5.3A referidas a la base de implantación de la citada apófisis odontoides. La primera en clara fase mesenquimal densa y la segunda ya en clara fase condrogénica. Y finalmente se continúa, en dirección caudal, con el cuerpo del axis (X) (figuras 5.4 y 5.4A), el cual a su vez se prolonga ahora en sentido lateral con las porciones correspondientes al arco neural ó arco vertebral de la segunda vértebra (figura 5.5), el cual (al igual que le ocurre al atlas) no se encuentra cerrado dorsalmente sino por una membrana que corresponde a la *membrana reuniens dorsalis*.

En derredor de la apófisis odontoides, el tejido conjuntivo denso se dispone formando un remolino celular que trata de rodear (y lo consigue) al citado futuro *epistropheus*; y además, no sólo lo rodea, sino que viene ahora a prolongarse lateralmente. Estamos asistiendo a la manifestación ó esbozo de los futuros ligamentos alares (2) (figura 5.1A; 5.1B; 5.2 y 5.2A, lado izquierdo; y 5.3, lado derecho).

Los citados ligamentos alares se extienden entre la margen lateral de la apófisis odontoides en desarrollo a la margen medial de los cóndilos del occipital (curso que puede seguirse con claridad observando las figuras 5.1A; 5.1B; 5.2; 5.2A y 5.3), adoptando el conjunto una forma triangular de base medial y vértice lateral. Pero

además, inmediatamente subyacente a los citados esbozos de los ligamentos alares, se dispone otra banda mesenquimal densa, análoga a la de los ligamentos alares, que salta entre la base de implantación del diente del axis (E) y la cara medial de las masas laterales del atlas (A) (claramente observable en las figuras 5.3; 5.3A y 5.4) y que corresponde al *ligamentum transversum atlantis* ó ligamento transverso del atlas (1); el cual se prolonga en dirección dorsal y luego craneal con relación al diente del axis (E) formando parte del conjunto del ligamento cruciforme (1) (figuras 5.1A; 5.1B y 5.2A) como una condensación dispuesta en la línea mediosagital que está en íntima relación con la banda densa que rodea el diente del axis en fase mesenquimal.

A ese nivel, en planos más caudales, obviamente deberá de establecerse una interlínea articular independiente que será la que establezca la articulación entre el diente del axis y el ligamento transverso del atlas. Y todo ello está sucediendo a la altura a la que puede observarse con claridad el primer ganglio raquídeo (1G) (figuras 5.2; 5.3 y 5.4).

Si seguimos en dirección caudal llegará un momento en el que comprobamos (como hemos dicho antes) cómo el diente del axis se continúa con el cuerpo (X) de la segunda vértebra cervical (figura 5.4), el cual finalmente se expande en sentido lateral para continuarse con sus apófisis articulares superiores y finalmente su arco vertebral (figura 5.4A y 5.5). Precisamente a ese nivel, podemos también observar cómo entre las apófisis articulares superiores del axis y las masas laterales del atlas por medio de sus apófisis articulares inferiores ó carillas articulares inferiores en

desarrollo, se establece otra interlínea, otra interzona articular mesenquimal densa, esbozo de la articulación atloído-axoidea lateral (5) (figuras 5.4; 5.4A y 5.5), la cual viene (como veíamos en el embrión anterior) denunciada por una triple estratificación formada por dos bandas excéntricas densas (en íntima relación con el pericondrio que entorna las masas laterales del atlas y a las apófisis articulares superiores del axis) y una banda intermedia mucho más laxa, imagen típica, por otro lado, de las que conforman y organizan las interzonas articulares de una diartrosis.

- Embrión humano: J.D.-2.
- Longitud: 20 mm.
- Estadio: 20 de O'Rahilly.
- Cortes: Transversales de 10 micras de espesor.
- Procedencia: Embrioteca del Departamento de Ciencias Morfológicas de la Universidad de Granada.
- Figuras: 16.

OBSERVACIONES

Los cortes transverso-horizontales que presentamos de este embrión, vienen a ser prácticamente un calco, algo más evolucionado quizás, de los que veíamos en el embrión anterior (tan sólo han transcurrido unas horas más y el embrión tiene un milímetro más de longitud). Estamos, por tanto, dentro del estadio 20 de O'Rahilly, en la fase, decimos, de 20 mm. de longitud vertex-coxis.

Concretamente, son interesadas aquellas porciones de los

basioccipitales (O) (figuras 6.1; 6.2; 6.2B; 6.3; 6.4; 6.4A y 6.5B) que están organizando la margen anterior del agujero occipital mayor y toda la masa que luego dará lugar a la porción basilar del occipital. Pero también, junto con los exoccipitales (como vimos en estadios previos), organizan gran parte de los cóndilos del occipital (C) que son interesados en dirección craneocaudal (figuras 6.1; 6.1A; 6.1B; 6.2; 6.2A; 6.3; 6.3B; 6.4; 6.5; 6.5A y 6.6). Concretamente en la figura 6.6 está siendo interesada la porción más caudal ó inferior del cóndilo del occipital del lado izquierdo.

La base de implantación de los cóndilos del occipital están siendo atravesadas por sendos conductos del nervio hipogloso en cuyo interior circula (constituido en este caso también por dos raíces) el nervio hipogloso (H) (figuras 6.1; 6.1A; 6.2; 6.2A y 6.3).

Inmediatamente dorsal con relación a la margen anterior del agujero occipital mayor (en estos momentos de desarrollo) también seguimos observando una condensación de naturaleza aún mesenquimal densa - por tanto - en fase precondrogénica (al contrario de lo que le ocurre a la porción basilar del occipital, ó los basioccipitales, en organización que ya están en fase condrogénica), que está manteniendo claras relaciones con la notocorda (N), la cual después de cruzar a la citada masa mesenquimal densa (E) (figuras 6.3; 6.3A; 6.4 y 6.4A) finalmente culmina introduciéndose en el punto medio de la margen anterior del agujero occipital mayor, siendo la manifestación, como venimos observando hasta estos momentos, del anlage del *ligamentum apicis dentis*, todavía pura notocorda (3) (Figuras 6.2 y 6.2B). Y el tejido conjuntivo denso, como hemos observado en dirección caudocraneal, en líneas anteriores, que

entorna y rodea (arropándola) a la notocorda, es la manifestación (también la hemos observado en embriones anteriores) de la apófisis odontoides del axis (E).

Y compárense, además, la estructura mesenquimal densa del citado diente del axis con la estructura de cartilago inmaduro de los basioccipitales (figuras 6.2; 6.2B; 6.3; 6.3A; 6.4 y 6.4A). Pero además, la base de implantación del diente del axis en el cuerpo del axis (E) (figura 6.5) es también estructura de cartilago inmaduro, al igual que lo es el cuerpo de la segunda vértebra cervical (axis) (X) (figuras 6.6 y 6.6A).

En la proximidad de las caras mediodorsales de los cóndilos del occipital recubiertas de pericondrio (C) y bajo el curso de la arteria vertebral (V) (figuras 6.1; 6.1A; 6.1B y 6.2) se observan sendas masas laterales del atlas (A) (figuras 6.1; 6.1B; 6.2; 6.3; 6.3B; 6.4; 6.5; 6.5A; 6.6 y 6.6A) que tienen claras relaciones de vecindad por su margen ventrolateral con el curso ascendente de la arteria vertebral (V).

Pero además, entre las caras contrapuestas de cóndilos del occipital en desarrollo y masas laterales del atlas se establece una banda mesenquimal densa que corresponde a la interzona articular occipito-atloidea (4) (figuras 6.3; 6.3B; 6.4; 6.5; 6.5A y 6.6) claramente estructurada en dos capas excéntricas (en íntima relación con el pericondrio que envuelve a cóndilos y a masas laterales del atlas) y una porción intermedia, como veníamos diciendo, mucho más laxa, claramente manifiesta en la figura 6.5A.

Por su parte el cuerpo del axis se prolonga lateralmente con sus apófisis articulares, estableciéndose entre dichas apófisis

articulares superiores del axis y la cara inferior de las masas laterales del atlas otra formación mesenquimal densa, otra interzona articular - concretamente aquella que organiza las articulaciones atlóido-axoideas laterales (5) (figuras 6.6 y 6.6A) - con una disposición y estructura de interzona trilaminar análoga y superpuesta a la que organiza la articulación occipito-atlóidea. Todo ello ocurriendo, además, a la altura en la que secciona el primer ganglio raquídeo (1G) (figuras 6.4; 6.5 y 6.6).

Si fijamos ahora nuestra atención en la porción que hemos identificado como la apófisis odontoides (E), comprobaremos cómo de ella (en dirección lateral) parten sendas condensaciones, de una estructura análoga a la que está organizando el diente del axis, que vienen a terminar y alcanzar la margen medial de los cóndilos del occipital y que interpretamos e identificamos como los ligamentos alares (2) (figuras 6.3; 6.3A; 6.4 y 6.4A).

Pero además, en situación inmediatamente caudal a los ligamentos alares, y entre la margen lateral de la base de implantación del diente del axis (E) y las masas laterales del atlas (A) (figuras 6.5 y 6.5A), se dispone otra banda conjuntiva densa que corresponde al ligamento transversal del atlas (1), el cual se prolonga cranealmente sobre la cara dorsal del diente del axis para terminar alcanzando la base del occipital y organizar junto con el transversal del atlas lo que se conoce como ligamento cruciforme.

Obviamente, en estos momentos del desarrollo, no se han organizado todavía y no se han cerrado ni el arco vertebral de la segunda vértebra cervical, ni se ha organizado el arco posterior del atlas, apareciendo como si fueran vértebras bifidas, ya que entre una

y otra porción lo que se sitúa es la *membrana reuniens dorsalis* que es el elemento que cierra dorsalmente el agujero vertebral.

Todas las estructuras, por tanto, a excepción del diente del axis en desarrollo, se encuentran (como es lógico) en fase de cartilago inmaduro. Tan sólo el diente, a nivel de su base de implantación está en fase condrogénica, ya que el resto (aquella porción que queda entre una y otra masa lateral del atlas, alcanzando la base del occipital) está en clara fase mesenquimal, condensativa, precondrogénica.

- Embrión humano: P.T.-9.
- Longitud: 20 mm.
- Estadío: 20 de O'Rahilly.
- Cortes: Transversales de 10 micras de espesor.
- Procedencia: Embrioteca del Instituto F. Olóriz. Universidad de Granada.
- Figuras: 5.

OBSERVACIONES

Las imágenes que presentamos en este último embrión del protocolo 3, correspondiente al estadío 20 de O'Rahilly, de 20 mm. de longitud, vienen a reforzar, aún más, todo cuanto venimos diciendo en relación con el desarrollo, durante el estadío 20 de O'Rahilly, de las articulaciones craneovertebrales y sus futuros elementos óseos de sostén.

En este sentido puede observarse cómo aquellas porciones de

los basioccipitales (O) (figuras 7.1; 7.2 y 7.2A) organizan la porción medioventral de la futura porción basilar del occipital, organizando con su presencia el contorno y la margen anterior del futuro *foramen occipitale magnum*. Lateralmente se expanden y se extienden con unas formaciones aproximadamente ovoideas que identificamos como los cóndilos del occipital (C) (figuras 7.1 y 7.2), los cuales están atravesados a nivel de su base de implantación por un conducto en el que circulan hasta (en este caso) tres raicillas, que corresponden a tantas otras de las que organizan el curso del nervio hipogloso (H) (figuras 7.1 y 7.2).

La estructura de los elementos que organizan el agujero occipital mayor (su contorno anterior) y los cóndilos del occipital, siguen estando (como hemos visto en embriones anteriores) en una clara fase de cartilago inmaduro, con una envuelta pericondral densa muy manifiesta.

Situación y morfoestructura análoga presenta la primera vértebra cervical, esto es el atlas (A) (figuras 7.1; 7.2; 7.2A y 7.3), por parte de la cual, y también en clara fase de cartilago inmaduro y a la altura a la que se encuentra el primer ganglio raquídeo (1G) (figuras 7.1 y 7.2), podemos observar, en primer lugar a uno y a otro lado de la línea media y en clara relación y dependencia con los cóndilos del occipital, sendas masas laterales del atlas (figuras 7.1; 7.2 y 7.2A), las cuales (si las seguimos en dirección caudal en los cortes seriados de este embrión de 20 mm.) vemos cómo finalmente, en la línea media, una y otra se continúan con el esbozo y la imagen del arco anterior de dicha primera vértebra cervical (A) (figura 7.3).

Llama la atención, como venimos observando y relatando en embriones previos, cómo entre cóndilos del occipital y atlas se establece una interzona articular correspondiente a la futura articulación occipito-atloidea (4) (figuras 7.1; 7.2 y 7.2A), la cual presenta (si bien un pliegue en el corte embrionario dificulta su visión) sin embargo, una estructuración análoga a lo que venimos comentando en embriones previos.

Inmediatamente dorsal con relación a la margen anterior del agujero occipital mayor, seguimos observando la presencia de un tejido conjuntivo denso (muy densificado en este embrión de los últimos momentos del estadio 20 de O'Rahilly) que se prolonga y se relaciona con la margen anterior del agujero occipital mayor, que viene a situarse a la altura a la que se encuentra el primer ganglio raquídeo, entre una y otra masa lateral del atlas y que corresponde a la apófisis odontoides del axis (B) (figuras 7.1; 7.2; 7.2A y 7.2B), y que es todavía puro tejido conjuntivo denso; el cual está atravesado por la imagen correspondiente a la formación notocordal (N) (figuras 7.1; 7.2 y 7.2A). La notocorda, precisamente, al llegar al ápice ó porción más alta del esbozo de la apófisis odontoides del axis se prolonga insinúa e introduce en el punto medio de la margen anterior del *foramen occipitale magnum*, prolongándose aún más en dirección craneal sobre el basioccipital. Existe por tanto, a través de la notocorda, un punto ó nexa de unión entre apófisis odontoides en desarrollo y margen anterior del agujero occipital mayor. Se está elaborando el esbozo (como hemos observado ya en otros embriones) del *ligamentum apicis dentis* (3) (figura 7.1).

Pero es que además, observamos cómo el tejido conjuntivo denso

que está organizando (todavía en fase precartilaginosa) el diente del axis, está claramente aislado - por una especie de cápsula densa mesenquimal - de otro tejido también de naturaleza análoga al que organiza el diente del axis, que se dispone a uno y a otro lado del mismo y que tiene relaciones no sólo con los cóndilos del occipital sino también con las masas laterales del atlas. De ese tejido conjuntivo denso que queda a uno y a otro lado del diente del axis se va a desarrollar formaciones ligamentosas que corresponderán a los ligamentos alares (2) (figuras 7.1, lado derecho; 7.2; 7.2A y 7.2B), los cuales parten de la margen lateral de la apófisis odontoides (aún en desarrollo) teniendo una forma triangular con la base amplia dirigida y orientada hacia la cara lateral de la apófisis odontoides y cuyo vértice busca y termina implantándose y relacionándose con la margen medial de los cóndilos del occipital (C) (obsérvense, si no, las figuras 7.1, lado derecho; 7.2 y sobre todo la 7.2A y 7.2B).

Pero es que además, inmediatamente dorsal no sólo a la cara posterior de la apófisis odontoides, sino también adosado sobre el lado posterior de esa formación triangular con que comparábamos los ligamentos alares, observamos otra condensación también de tejido conjuntivo denso, que a modo de puente, se dispone saltando entre la masa lateral del atlas de un lado (A) (figura 7.1) a la masa lateral del atlas del otro lado (A) (figuras 7.2A y 7.2B), relacionándose con la cara posterior del tejido conjuntivo denso que organiza el diente del axis. Es la representación, muy clara en estos momentos del desarrollo, del *ligamentum transversum atlantis* (1) (figuras 7.1; 7.2; 7.2A y 7.2B), el cual se prolongará, ahora, cranealmente en su

porción más alta para organizar el ligamento cruciforme.

Además, observamos entre la cara posterior, en fase de tejido conjuntivo denso precartilaginoso, del diente del axis en organización y la margen anterior del ligamento transverso, también en desarrollo, la presencia de una condensación mesenquimal (7) (figuras 7.1; 7.2 y 7.2A) que con su presencia nos anticipa la organización de la futura interlínea articular que ha de establecerse entre la cara posterior del diente del axis y la cara anterior del *ligamentum transversum atlantis*, formando la cámara posterior de la articulación atlanto-odontoidea ó simplemente articulación transverso-odontoidea (7).

Por otro lado, finalmente, el diente del axis se ancla, por medio de su base de implantación, en el cuerpo de la segunda vértebra cervical (axis) (X) (figura 7.3), la cual sigue, como el resto de los elementos que hemos observado, en fase de cartilago inmaduro cruzada por la notocorda (N) (figura 7.3) que tiene un grado evolutivo mucho menor que en aquella porción que cruza atraviesa la apófisis odontoides del axis.

La segunda vértebra cervical (axis) vemos también cómo se prolonga lateralmente con su arco neural que sigue todavía totalmente abierto, unida una y otra porción por la *membrana reuniens dorsalis*, al igual que le ocurre al atlas, ya que aún no se ha organizado su correspondiente arco posterior.

Entre atlas y axis se establece una interzona ó interlínea articular no muy manifiesta en este embrión, porque coincide justamente con un pliegue en el corte embrionario, que identificamos como articulación atlo-axoidea lateral (5) (figura 7.3).

RESULTADOS ESTADIO 20 DE O'RAHILLY

En las primeras horas del estadio 20 de O'Rahilly, comprobamos como aquél molde único mesenquimal blastemático esclerotómico que formaba un todo entre la columna vertebral y la porción del basioccipital comienza a escindirse al establecerse entre cada una de esas estructuras - esto es, basioccipital y exoccipital que organizan los cóndilos de dicho hueso, la primera vértebra cervical (atlas) y la segunda vértebra cervical (axis) - líneas de separación claramente manifiestas en estos momentos del estadio 20 de O'Rahilly, organizándose las correspondientes interzonas articulares, de las cuales por ahora sólo son observables la occipito-atloidea y la atlo-axoidea lateral; y no habiendo el menor vestigio por ahora de la articulación entre el diente del axis y el atlas y el ligamento transversal del atlas por una razón muy sencilla y es que el diente del axis no sólo se mantiene aún en fase mesenquimal densa, sino que además se relaciona con el *foramen occipitale magnum* y no con el arco anterior del atlas; quiere decir, por tanto, que aún tampoco tienen carta de naturaleza ni el ligamento transversal, ni el *ligamentum apicis dentis*, aunque ya se insinúa su posición, ni los ligamentos alares; aunque ya se pueden marcar también su posición porque se observa su anlage.

Al final del estadio 20 de O'Rahilly, se observa cómo las futuras piezas esqueléticas craneovertebrales están en clara fase de cartilago inmaduro, a excepción del diente del axis que permanece en fase mesenquimal densa precondrogénica. Concretamente el cuerpo del axis se organiza a partir de dos núcleos de condricación.

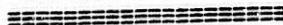
Se observa igualmente el mayor grado evolutivo alcanzado por

la articulación occipito-atloidea y atlo-axoidea lateral, así como el inicio en su definición de la articulación transverso-odontoidea marcada por la presencia de un atisbo de interzona trilaminar, aún poco manifiesta, entre cara posterior del diente del axis y ligamento transverso del atlas.

A partir del mismo material que está organizando el diente del axis, comienzan a organizarse tanto los ligamentos alares como el ligamento transverso del atlas, que aún no están separados entre sí, sino formando un todo, pudiendose diferenciar sólo por su distinta morfotopografía.

El *ligamentum apicis dentis* aún no está definido, estando representado por la porción de notocorda que salta entre vértice del diente del axis y la margen anterior del agujero occipital mayor.

Al no haber tenido lugar aún la deflexión de la cabeza, se mantienen las relaciones de vecindad entre el diente del axis y la margen anterior del agujero occipital mayor.



PROTOCOLO -4-

- Embrión humano: M.A.-7.
- Longitud: 22 mm.
- Estadio: 21 de O'Rahilly.
- Cortes: Transversales de 10 micras de espesor.
- Procedencia: Embrioteca del Instituto F. Olóriz. Universidad de Granada.
- Figuras: 9.

OBSERVACIONES

En los primeros momentos del estadio 21 de O'Rahilly, cual es el caso de este embrión M.A.-7 de 22 mm., el desarrollo alcanzado por los elementos que conforman el sistema craneovertebral viene a ser análogo al que ya comentábamos en el estadio anterior.

Efectivamente, la porción basilar del occipital en fase aún de cartilago inmaduro, organizada a partir de los basioccipitales (O) (figuras 8.1; 8.1A; 8.2; 8.3; 8.4; 8.4A y 8.4B), se prolonga en sentido dorsolateral, edificando junto con los exoccipitales las porciones articulares del hueso occipital que intervendrán en el sistema craneovertebral, es decir, los cóndilos del occipital (C) (figuras 8.1; 8.1A; 8.2; 8.3; 8.4; 8.4A y 8.4B). Los cuales se presentan al corte transversal con un aspecto más o menos ovalado, cuya cara dorsomedial está cubierta por una banda pericondral realmente ancha.

Como viene siendo una norma, las bases de implantación de los

cóndilos del occipital son cruzadas por unos conductos que albergan a las raíces que componen el nervio hipogloso (H) que en este caso vemos salir (en la figura 8.1, lado derecho) a nivel del orificio condíleo anterior y que sin embargo (por la oblicuidad del corte) en el lado izquierdo podemos seguir el conúcto del citado nervio hipogloso, a lo largo de su recorrido (figuras 8.1; 8.1A; 8.2; y 8.3), hasta que finalmente hace también su emergencia por el orificio condíleo anterior (figura 8.4).

En este embrión, las raíces que componen el nervio hipogloso (en número de tres) están prácticamente unidas desde su emergencia, de modo que al final, en el orificio condíleo anterior (figura 8.4), forman un tronco único e independiente. Además, en la sección, el orificio condíleo anterior se sitúa a una altura aproximada que coincide, en la topografía de la región, con el primer ganglio raquídeo (1G) (figuras 8.3 y 8.4).

El segundo elemento, aún en desarrollo, que interviene en la conformación del sistema craneovertebral, lo integra la primera vértebra cervical, esto es, el atlas. Hemos seguido su desarrollo en los primeros momentos (ya en el estadio 18 de O'Rahilly) y hemos comprobado cómo de la banda de mesenquima transversal, que en los primeros momentos del desarrollo se dispone inmediatamente subyacente a los basioccipitales, se organiza como una entidad independiente aquella porción que conforma las masas laterales del atlas, unidas como vimos en estadios previos, por la correspondiente banda hipocordal, organizadora del arco anterior.

Las masas laterales del atlas (A) (figuras 8.1; 8.1A; 8.3; 8.4; 8.4A; 8.4B; 8.5 y 8.5A) podemos seguirlas en dirección craneocaudal,

comprobando cómo, por su cara superior, llegan a establecer contacto (separadas por una banda de tejido conjuntivo denso) con la cara dorsal de los cóndilos del occipital (C). De ese modo, se establece entre una y otra formación (aún en fase de cartilago inmaduro) una banda de tejido conjuntivo denso que establece el nexo de unión entre una y otra estructura.

La citada banda de tejido conjuntivo denso organiza (en estos momentos del desarrollo), con un aspecto análogo a lo que ya comentábamos en el estadio anterior, la correspondiente interzona articular occípito-atloidea (4) (claramente observable en las figuras 8.1; 8.1A; 8.3; 8.4 y 8.4A, en el lado derecho; y las figuras 8.3; 8.4 y 8.4B, en el lado izquierdo). La citada banda mesenquimal (interzona articular) se dispone, como hemos venido observando en estadios previos, laminada en tres capas: dos excéntricas - en íntima relación con la gruesa banda de pericondrio que envuelve a las masas laterales del atlas y a los cóndilos del occipital - y otra intermedia, de aspecto mucho más laxo (obsérvense las figuras 8.1A, lado derecho y 8.4B, lado izquierdo).

La banda de tejido conjuntivo denso, que veíamos, se disponía dorsal al refuerzo ó arco hipocordal del atlas (entre una y otra masa lateral), hemos visto cómo, sigue un patrón de desarrollo distinto e independiente del de las masas laterales del atlas. Viene a disponerse inmediatamente dorsal a los basioccipitales y, por tanto, a la margen anterior del agujero occipital mayor en organización (entre una y otra masa lateral del atlas) y presenta un aspecto de tejido conjuntivo denso aún en estos momentos del desarrollo; llegando a alcanzar por su extremidad más craneal la

porción correspondiente a los basioccipitales a la altura a la que se encuentran los conductos del nervio hipogloso.

Tal condensación, aún mesenquimal, precartilaginosa está edificando la futura apófisis odontoides del axis (B) (cuya porción más craneal puede observarse en las figuras 8.1 y 8.1A y su porción intermedia en la figura 8.2). Esta condensación precondrogénica, esbozo de la apófisis odontoides del axis, está en íntima relación con la notocorda (N), la cual finalmente, desde el vértice, alcanza el punto medio de la margen anterior del agujero occipital mayor en desarrollo (figura 8.2).

La citada notocorda presenta aún un notable grado de desarrollo y será el elemento que mantenga el nexo de unión entre el vértice del diente del axis en desarrollo y la porción correspondiente a los basioccipitales, anticipo de lo que (una vez culminado el desarrollo) dará lugar al *ligamentum apicis dentis* (3) (figuras 8.2 y 8.3).

La base de implantación de la porción mesenquimal densa que está edificando el diente del axis, con la porción correspondiente al cuerpo del axis comienza a presentar ya un aspecto claramente de cartilago inmaduro (tal como se observa en la figura 8.3). Y llama la atención cómo dicha porción, e incluso la margen posterior del cuerpo de la segunda vértebra cervical, esto es, el axis (X) (figuras 8.4; 8.4A; 8.4B; 8.5 y 8.5A) presenta un aspecto bilobulado (muy claro sobre todo a nivel de su margen posterior) y en el ángulo diedro que se establece entre una y otra porción se condensa también un tejido conjuntivo denso análogo, por su citoestructura, a aquel que está conformando la apófisis odontoides. Por tanto, realmente el cuerpo

del axis se está edificando por dos núcleos de condricación que incluyen también la base de implantación del diente.

Siguiendo nuestras observaciones, se nos muestra también claramente cómo, el tejido conjuntivo denso precartilaginoso que está organizando el diente del axis se prolonga ahora a uno y a otro lado - a modo de dos puentes transversales de citoestructura análoga a la del diente del axis - con sendas bandas que terminan (las más craneales) alcanzando la cara medial de los cóndilos del occipital, estableciéndose un puente ó nexo de unión entre las citadas bandas transversales (de tejido conjuntivo denso) y la interzona articular occipito-atloidea. Nos estamos refiriendo, por su morfoestructura y su disposición, a los futuros ligamentos alares (2) (observables claramente en el lado derecho en las figuras 8.1 y 8.1A; a uno y otro lado en las figuras 8.2; y en el lado izquierdo en las figuras 8.2 y 8.3), que presentan en estos momentos del desarrollo un aspecto análogo al que ya comentábamos en el estadio anterior con una forma (al corte) triangular, con la base dirigida hacia el contorno de la apófisis odontoides y su vértice apuntando hacia los cóndilos del occipital (a su cara dorsomedial) y confundiéndose y prolongándose con el mesenquima que organiza la interzona articular occipito-atloidea.

En planos ligeramente caudales, con relación a la organización de los ligamentos alares, se dispone otra banda mesenquimal de disposición también transversal, que se sitúa dorsal con relación al diente del axis en desarrollo y que salta desde una a otra masa lateral del atlas: se está organizando también el correspondiente ligamento transversal del atlas (1), cuya porción más craneal

observamos en la margen derecha de las figuras 8.1, 8.1A, 8.2 y 8.3; y que también puede seguirse perfectamente (en su margen izquierda) en las figuras 8.3, 8.4 y 8.4B.

La citada banda de tejido conjuntivo denso (que organiza el ligamento transversal del atlas) se prolonga, ahora en línea mediosagital, en dirección caudal, resbalando sobre la cara posterior del cuerpo del axis (X), rellenando precisamente el ángulo diedro que se establece a nivel de su cara dorsal y del que ya hemos hablado anteriormente, organizando la porción inferior ó caudal del ligamento cruciforme.

Por ahora, todas estas formaciones ligamentosas se encuentran en una clara fase mesenquimal. Es un mesenquima denso análogo por su citoestructura, decíamos, al de la apófisis odontoides del axis.

Tras la base de implantación de la apófisis odontoides en el cuerpo del axis, se prolonga (y podemos seguir ahora) en dirección caudal el cuerpo de la segunda vértebra cervical (axis) (figuras 8.4; 8.4A; 8.4B; 8.5 y 8.5A), la cual sigue igualmente en clara fase de cartilago inmaduro, está siendo cruzada por la notocorda (N) (figuras 8.4; 8.4A; 8.4B; 8.5 y 8.5A) y se prolonga lateralmente con aquellas formaciones que organizarán los arcos vertebrales de la segunda vértebra cervical (claramente observables en el lado derecho de las figuras 8.4 y 8.4A; y en el lado izquierdo de las figuras 8.5 y 8.5A). El arco vertebral del axis no se cierra por completo, sino que el cierre, y la protección completa de la médula en desarrollo, se establecerá a partir de la *membrana reuniens dorsalis*.

Concretamente entre el cuerpo del axis y sus arcos vertebrales se observa (figuras 8.4A, lado derecho; y 8.5A, lado izquierdo) una

estructuración celular particular como si en ese lugar viniera a situarse precisamente la sincondrosis que en el desarrollo articula y une finalmente el cuerpo del axis con sus correspondientes arcos vertebrales.

Pero es que además, atlas y axis se articulan entre sí por medio de una articulación que conocemos como atlo-axoidea lateral. La manifestación de la interzona atlo-axoidea lateral (5) se aprecia con claridad en las figuras 8.4 y 8.4A (en el lado derecho); y 8.5 y 8.5A (en el lado izquierdo); estando organizada por un tejido conjuntivo denso en el cual (por la estrecha unión que establecen entre sí, cabalgando una sobre otra, apófisis articulares superiores del axis y las carillas inferiores de las masas laterales del atlas) no se observa con claridad la porción intermedia, más laxa, de la interzona articular; adivinándose (si acaso) en la figura 8.4A, como la línea más laxa que establece el punto de unión entre masas laterales del atlas y axis.

Hemos, finalmente, de destacar la relación que mantienen los correspondientes elementos vertebrales, esto es, atlas y axis con el curso ascendente de la arteria vertebral (V), la cual podemos seguirla, en dirección ascendente, en las figuras 8.5A; 8.5; 8.4B; 8.4A; 8.4; y 8.3, hasta que finalmente (a partir de ese momento) penetrará, tras apoyarse sobre las masas laterales del atlas, para contribuir a la organización del futuro tronco basilar.

- Embrión humano: P.E.-8.
- Longitud: 23 mm.
- Estadío: 21 de O'Rahilly.
- Cortes: Transversales de 10 micras de espesor.
- Procedencia: Embrioteca del Instituto F. Olóriz. Universidad de Granada.
- Figuras: 14.

OBSERVACIONES

Apenas iniciado el estadío 21 de O'Rahilly, como corresponde a este embrión de 23 mm. que presenta un grado de desarrollo muy superior al que observábamos anteriormente, se nos hacen patentes el cambio que experimentan algunas estructuras implicadas en la organización del sistema articular craneovertebral.

En relación con los derivados de los basioccipitales, esto es, con la organización de la porción basilar del occipital y los cóndilos de dicho hueso, observamos que presentan una morfotopografía y estructura análoga a lo ya comentado en embriones anteriores; se encuentran ó siguen en una clara fase cartilaginosa y podemos observar en sentido craneocaudal, en esta serie de cortes transversales del embrión P.E.-8 de 23 mm., cómo es interesada la porción basilar del occipital (O) (figura 9.1) inmediatamente dorsal a la cual se dispone (ya no el diente del axis, sino) una formación de estructura aún análoga a la notocorda, formada por un conjunto celular dispuesto (con un cierto grado de desestructuralización) en torno a una luz central y rodeado por unas imágenes celulares en remolino que ya observábamos se disponían a ese nivel al observar

aquella porción de la notocorda que se dirigía ó que culminaba la porción más craneal del diente del axis. Obviamente nos estamos refiriendo a la progresiva evolución de la notocorda para dar lugar al *ligamentum apicis dentis* (3) (figura 9.1A).

Pero si seguimos la porción basilar del occipital, en dirección caudal, veremos cómo inmediatamente dorsal a la conformación de la margen anterior del *foramen occipitale magnum* (figuras 9.2 y 9.2A) se dispone la porción correspondiente al diente del axis (B), e incluso ya podemos observar cómo se labra una huella (en forma de arco) que encaja perfectamente con la margen anterior de dicho diente del axis, cual si a ese nivel se estuviera organizando una pequeña articulación.

Siguiendo en dirección caudal, las porciones basilares del occipital se continúan ahora (ya en pleno *foramen occipitale magnum*) con los cóndilos del occipital (C), de los cuales es interesado el del lado derecho (figuras 9.3; 9.3A; 9.4 y 9.4A) y, por la oblicuidad del corte, a continuación el del lado izquierdo (figuras 9.5; 9.5A; 9.6 y 9.7). Como decíamos, los derivados de los basi y exoccipitales, esto es, porción basilar del occipital y cóndilos del occipital presentan ó se encuentran en una clara fase cartilaginosa con una envuelta pericondral realmente densa.

Pero además, y como viene siendo una norma, la base de implantación de los cóndilos del occipital en desarrollo son cruzadas por los conductos del nervio hipogloso, en cuyo interior se aloja no sólo el nervio hipogloso (H) (figuras 9.1 y 9.2), sino el plexo venoso que lo acompaña (las llamadas *venas cumnervi hipoglosi*). Los citados conductos del nervio hipogloso vamos a

observarlos (en este caso) preferentemente en el lado izquierdo, donde podemos observar con claridad el orificio de entrada al conducto (figura 9.1) y su orificio de salida ó foramen condíleo anterior ó precondíleo (figura 9.2). En este caso el nervio hipogloso aparece con un aspecto cordonal único.

Otro de los elementos, todavía también en fase cartilaginosa, implicado en la organización del sistema articular craneovertebral es la primera vértebra cervical ó atlas, del cual se observan con claridad las porciones correspondientes a sus masas laterales (A) (figuras 9.3; 9.3A; 9.4; 9.4A; 9.5; 9.5A; 9.6; 9.7; 9.8 y 9.8A, en el lado derecho; y 9.5 y 9.8, en el lado izquierdo).

Pero no sólo observamos aquellas porciones que organizan, derivadas de aquel mesenquima que se disponía inmediatamente caudal con relación a los basioccipitales en las porciones más laterales, las masas laterales del atlas, sino que aquel arco hipocordal que observábamos en los primeros momentos del desarrollo craneovertebral (allá por el estadio 18 de O'Rahilly) y que venía a disponerse como una banda transversal densa que unía una y otra masa lateral en fase esclerotómica; ahora se observa con toda claridad, organizando el arco anterior del atlas (A) (figuras 9.5; 9.5A; 9.6 y 9.7) el cual se encuentra también en una clara fase cartilaginosa y sobre su margen anterior, en su línea mediosagital, se observa también con toda claridad (por primera vez en el desarrollo) la organización del esbozo, claramente perceptible, de su futuro tubérculo anterior (figuras 9.5; 9.5A; 9.6 y 9.7). Incluso, la primera vértebra cervical, a uno y a otro lado inicia la organización (prolongándose en sentido dorsal y medial) de los arcos

posteriores (figura 9.5, lado derecho; y 9.8, lado izquierdo), los cuales, sin embargo, todavía no llegan a encontrarse en la línea mediosagital, estando cerrada esta porción vertebral por la *membrana reuniens dorsalis*.

Sobre las masas laterales del atlas se observa también con claridad el curso de la arteria vertebral, la cual buscará el *foramen occipitale magnum*. La citada arteria vertebral (V) puede observarse, en su curso, sobre las masas laterales del atlas en la figura 9.2 (lado derecho) y 9.3 (lado izquierdo). La citada arteria viene ascendiendo por el foramen costotransversario que queda entre las vértebras cervicales desde (generalmente), como sabemos, la 6ª vértebra cervical. Y nosotros podemos seguir, en esta porción alta de la región cervical, el curso ascendente de la arteria vertebral (V) en las figuras 9.8A, 9.8, 9.5, 9.4, 9.3A y 9.3. Realmente, en este curso la arteria vertebral, hasta ahora hemos visto cómo venía apoyada sobre la margen ventral de un esbozo lateral que surgía de las masas laterales del atlas, que están organizando su proceso costal. Sin embargo, también en estos momentos del desarrollo, comienza a cerrarse dicho agujero costotransversario (al irse cerrando su margen anterior) organizándose la porción transversa ó porción de apófisis transversa de dicha vértebra cervical; obsérvese, si no, la figura 9.5 (lado derecho) para comprobar perfectamente como la arteria vertebral y sus venas satélites vienen alojadas ya en una perfecta estructura conductal.

Toman, por tanto, carta de naturaleza en estos momentos del desarrollo, no sólo la organización de los arcos posteriores del atlas, sino que además comienza a cerrarse y a organizarse el futuro

agujero costotransversario.

Por lo que se refiere a la segunda vértebra cervical (axis), nos llama la atención algo importante (en estos momentos del desarrollo) en relación con la misma. Aquella formación que conocíamos y observábamos como la apófisis odontoides (que hasta ahora se encontraba en una clara fase precartilaginosa, precondrogénica ó blastemática densa), a partir de estos momentos del desarrollo comienza ya a presentar un claro aspecto de cartilago inmaduro. Se encuentra formada por un conjunto de células cartilaginosas rodeadas (como le ocurre al resto de la estructura) por una banda densa pericartilaginosa ó pericondrógena.

La odontoides (E) llega a encaramarse y relacionarse con la margen anterior del foramen occipitale magnum en desarrollo (figuras 9.2; 9.2A y 9.3), pero en dirección caudal (figuras 9.4 y 9.4A) llega a situarse inmediatamente dorsal al arco anterior del atlas (A) (tal como se observa en las figuras 9.5; 9.5A; 9.6 y 9.7) y finalmente se continúa y se implanta a través de su base de implantación en el cuerpo del axis (X) (figuras 9.8 y 9.8A). Concretamente el cuerpo del axis (también en fase cartilaginosa) se prolonga ahora lateralmente con sus apófisis articulares superiores y la organización de su arco posterior.

Por parte de la apófisis odontoides, debemos destacar en estos momentos del desarrollo no sólo que se encuentra ya en una clara fase cartilaginosa, sino que además mantiene unas claras relaciones de vecindad y se encuentra prácticamente en contacto con la margen anterior del *foramen occipitale magnum* (figuras 9.2 y 9.2A). Estableciéndose a ese nivel un claro contacto entre las bandas

densas pericondrógenas ó pericartilaginosas de apófisis odontoides y *foramen occipitale magnum*, cual si se estuviera organizando a ese nivel una pequeña articulación, sin apreciarse por el momento signo alguno de interzona articular.

Pero además, en relación con el diente del axis, se organizan tres formaciones ligamentosas importantes. En primer lugar ya hemos comentado cómo desde el vértice del diente del axis y en busca de la margen anterior del *foramen occipitale magnum*, aquella porción de notocorda cuyo vestigio apenas ya es perceptible sobre el futuro hueso occipital termina conformando, ya muy desdibujada en cuanto a su desarrollo, una formación que terminará alcanzando la margen anterior del *foramen occipitale magnum* y nos anticipa y organiza el *ligamentum apicis dentis* (3) (figuras 9.1 y 9.1A).

Pero es que además, las caras ó margenes laterales de la apófisis odontoides veíamos hasta ahora como se expandían lateralmente con un tejido que tenía un aspecto análogo al del diente del axis, de naturaleza blastemática densa, que ahora cambia por completo su estructura, ya que presenta un claro aspecto ligamentoso, manteniendo su forma triangular (con la base dirigida hacia el axis) y su vértice dirigido hacia la cara medial de los cóndilos del occipital; nos estamos refiriendo, lógicamente, a la organización y presencia de los ligamentos alares (2) (figuras 9.2A; 9.3; 9.3A; 9.4 y 9.4A). Es clara y manifiesta la disposición, organización y estructura de los ligamentos alares, que presentan ya un aspecto estructural completamente distinto al del diente del axis (recordemos que hasta estos momentos del desarrollo presentaban un aspecto citoestructural prácticamente análogo) y en estos momentos

ya se comienza a diferenciar una estructura cartilaginosa (diente del axis) de otra estructura ligamentosa (ligamentos alares).

Pero es que además, se observa también con mucha claridad (en estos momentos del desarrollo) la tercera formación ligamentosa del sistema craneovertebral. Nos estamos refiriendo a una banda ligamentosa que tiene ya estructura de tal, a diferencia de lo que ocurría en estadios previos, que viene a saltar desde la cara medial de una a otra masa lateral del atlas y que viene a conformar y organizar el *ligamentum transversum atlantis* (1), que podemos observar con toda claridad en las figuras 9.3, 9.3A, 9.4, 9.4A, 9.5, 9.5A, 9.6 y 9.7; en las que podemos observar como dicho ligamento (saltando, como decíamos, desde la cara medial de una y otra masa lateral del atlas) abraza por su cara posterior al diente del axis y en su línea mediosagital finalmente se prolonga en dirección craneal (1) para conformar (tras alcanzar la margen anterior del *foramen occipitale magnum*) el ligamento cruciforme. Esa prolongación craneal del *ligamentum transversum atlantis* puede seguirse con toda claridad en las figuras 9.1, 9.1A, 9.2 y 9.2A.

Además del conjunto de formaciones todavía cartilaginosas y ligamentosas, en la organización del futuro sistema articular craneovertebral, también siguen su organización una serie de interzonas articulares.

En primer lugar, queremos hacer mención a aquella interzona articular, ya muy avanzada en el desarrollo, que se establece entre los cóndilos del occipital y las masas laterales del atlas y que corresponde a la interzona articular occipito-atloidea (4) (figuras 9.3; 9.3A; 9.4; 9.4A y 9.5). En estos momentos del desarrollo, y en

este embrión, en dicha interzona articular no se observa cavitación articular alguna ya que aparece como una banda mesenquimal con dos porciones laterales densas y una porción intermedia más laxa; como corresponde a la interzona articular que se organiza generalmente a nivel de cualquiera de las diartrosis de nuestra economía (observense para ello las figuras 9.3A y 9.4A). Además, la citada interlínea articular viene a quedar aproximadamente situada a la altura a la que se encuentra el primer ganglio raquídeo (1G) (figuras 9.2, lado derecho; y 9.5, lado izquierdo).

Además de la interzona occipito-atloidea (todavía sin cavitación articular), podemos comprobar también la presencia de la articulación atlo-axoidea lateral (5) (figuras 9.8 y 9.8A). La citada interzona articular se establece entre las carillas articulares inferiores que existen en las masas laterales del atlas y las apófisis articulares superiores ó charretaras del axis; interzona articular en la que tampoco existe por el momento cavidad articular alguna y que presenta un menor espesor que la occipito-atloidea, pero en cualquier caso se ha organizado una banda mesenquimal densa que separa una y otra formación cartilaginosa al encontrarse las bandas pericondrales de atlas y axis.

En relación con el diente del axis, tenemos que hacer las siguientes precisiones: en el adulto, su margen anterior establece una interlínea articular con la cara posterior del arco anterior del atlas, estableciéndose una articulación atlo-odontoidea; sin embargo, en estos momentos del desarrollo todavía no se ha producido la deflexión cefálica y el consiguiente descenso de las primeras vértebras cervicales y, por tanto, observamos con claridad cómo la

margen anterior del diente del axis establece contacto y presenta un aspecto a modo de interzona con la margen anterior del *foramen occipitale magnum* (hecho muy manifiesto en las figuras 9.2 y 9.2A). Sin embargo, progresando en dirección caudal, podremos comprobar cómo, entre la margen anterior del diente del axis y la cara posterior del arco anterior del atlas (figuras 9.5; 9.5A; 9.6 y 9.7), donde deberá establecerse la futura articulación atlo-odontoidea (6); sin embargo entre una y otra estructura, lo que se dispone es un tejido mesenquimal indiferente análogo al que viene a rellenar los espacios que quedan entre los elementos que están organizando las articulaciones craneovertebrales. No podemos hablar, por tanto, en estos momentos del desarrollo de que, entre la margen anterior del diente del axis y la cara posterior del arco anterior del atlas, se organice ninguna interzona articular.

Sin embargo, entre el ligamento transverso del atlas (su cara anterior) y la margen posterior del diente del axis, se establece una clara interzona articular, preferentemente a nivel de sus porciones más altas ó más craneales (figuras 9.2 y 9.2A), donde existe un claro adosamiento entre ligamento transverso y pericondrio que envuelve la cara posterior del diente del axis. Sin embargo, si seguimos en dirección caudal, observaremos cómo a nivel del sitio donde se organiza en el adulto la interzona articular que nosotros llamamos transverso-odontoidea, esto es, entre el ligamento transverso y la apófisis odontoides y que identificamos con el número 7 (figuras 9.4A; 9.5; 9.5A; 9.6 y 9.7). Observamos cómo entre una y otra estructura, al igual que ocurre entre la margen anterior del diente del axis y la cara posterior del arco anterior del atlas, se

dispone una estructura de naturaleza mesenquimal indiferente que en nada asemeja a la organización de una interzona articular. Así pues, tal fenómeno sólo ocurre en las porciones más altas del ligamento transversal y, por tanto, en las porciones más altas del diente del axis (aquellas que coinciden precisamente con la, a modo de, articulación que establece el diente del axis y el occipital y que, como decíamos, las observábamos en las figuras 9.2 y 9.2A).

- Embrión humano: C.H.-1.
- Longitud: 24 mm.
- Estadío: 21 de O'Rahilly.
- Cortes: Transversales de 10 micras de espesor.
- Procedencia: Embrioteca del Instituto F. Olóriz. Universidad de Granada.
- Figuras: 15.

OBSERVACIONES

Las imágenes que nos ofrece este embrión, tan sólo un milímetro mayor que el que acabamos de analizar, son un fiel reflejo del grado evolutivo conseguido por el sistema articular craneovertebral en estos momentos del estadío 21 de O'Rahilly.

Efectivamente, en general el conjunto implicado en el sistema articular craneovertebral, esto es, cóndilos del occipital, atlas y axis se encuentran en una clara fase cartilaginosa. Seguimos observando las imágenes y el grado evolutivo conseguido por el occipital y, más concretamente, por la porción basilar del occipital

derivada de los basioccipitales (O), la cual (si nosotros la seguimos en dirección craneocaudal y ventrodorsal) va a ser interesada hasta el momento en el cual llegamos a la altura del agujero occipital mayor; de esa forma, pueden seguirse secuencialmente las imágenes de la porción basilar del occipital (O) en las figuras 10.1, 10.2, 10.3, 10.4 y 10.5.

La porción basilar del occipital se expande ahora en sentido dorsal y lateral con unas formaciones, derivadas en parte de los basi y en parte de los exoccipitales, que corresponden a los cóndilos del occipital (C). Obviamente, dichos cóndilos del occipital serán también interesados en las secciones transversales y por ello pueden observarse con claridad en las figuras 10.1 (lado izquierdo), 10.2, 10.3, 10.4, 10.5 (en uno y otro lado), y 10.5A (lado derecho). Igualmente, la base de implantación de los cóndilos del occipital es cruzada por un conducto en el interior del cual se sitúa (entre otras cosas) el nervio hipogloso (H), el cual precisamente podemos observarlo en el momento en que emerge por el orificio precondileo ó condileo anterior, formando ya realmente una entidad cordonal única (figuras 10.1; 10.2 y 10.3).

Podemos observar igualmente cómo aquella porción que va a organizar la margen anterior del *foramen occipitale magnum*, es cruzada (como hemos visto, ocurría en embriones estudiados previamente) por la porción más alta de la notocorda (N) (figuras 10.1; 10.2 y 10.3). Esta porción notocordal, aunque ya está regresando en el desarrollo, tiene sin embargo un grado evolutivo mucho más alto que la porción de notocorda que encontraremos en áreas más caudales (observense y compárense, si no, las figuras 10.1

con la 10.6, por ejemplo). Pues bien, esta porción notocordal alta (que termina implantándose en la margen anterior del *foramen occipitale magnum*) es la continuación hacia arriba de aquella porción notocordal que estaba incluida en el espesor del diente del axis en organización. Dicha porción notocordal, que hemos visto en embriones previos y ahora vemos en este de 24 mm., va a organizar el futuro *ligamentum apicis dentis* (3) (figura 10.3).

La primera vértebra cervical, esto es, el atlas también puede identificarse claramente en este embrión de 24 mm.. En sentido craneocaudal comienzan a ser interesadas las porciones correspondientes a sus masas laterales (A) (figuras 10.1, lado izquierdo; y figuras 10.2; 10.3; 10.4; 10.5 y 10.5A), las cuales por su cara ó margen superior, y por intermedio de la correspondiente formación articular, establecerán articulación con los cóndilos del occipital. Igualmente, las masas laterales del atlas en desarrollo (por su cara inferior) harán lo propio con la superior de la segunda vértebra cervical (axis) (X), estableciéndose entre una y otra la correspondiente articulación.

En estos momentos del desarrollo, podemos observar otro hecho importante, y es que una y otra masa lateral, al igual que veíamos en estadios previos, están unidas en la línea medioventral por el arco anterior del atlas (A) (figuras 10.7A; 10.8 y 10.8A), en el cual comienza a marcarse con claridad (como veíamos que ocurría en el embrión anterior) el tubérculo anterior. En la primera vértebra cervical, apenas se ha iniciado aún la organización de su arco posterior, como continuación dorsal de las masas laterales del atlas (figura 10.2, lado izquierdo); por tanto, aparece como si fuera una

gran vértebra bífida ya que realmente el cierre dorsal a este nivel lo establece la *membrana reuniens dorsalis*.

Además, observando con detenimiento las masas laterales del atlas, podemos comprobar cómo de ellas, en sentido lateral (a uno y otro lado), parten las correspondientes expansiones que terminarán por organizar el proceso costotransversario del atlas, del cual (al igual que vimos en el embrión anterior) está muy claramente manifiesto y en clara fase cartilaginosa el tubérculo posterior ó dorsal, anticipo del proceso transversario del atlas. Igualmente, en estos momentos del desarrollo, comienza a organizarse, apareciendo como una banda conjuntiva densa que viene a continuar en sentido lateral el pericondrio denso de la margen anterior del arco anterior del atlas (fácilmente visible en las figuras 10.8B; 10.9 y 10.9A) que termina, decíamos, tomando contacto con el esbozo transversario del atlas para cerrar el proceso costotransversario del atlas. Se ha originado, por tanto, la margen anterior de ese futuro agujero costotransversario, que es el esbozo de la porción costal del atlas, en cuyo interior circula la arteria vertebral (V) (figuras 10.7; 10.8; 10.8B; 10.9 y 10.9A), la cual sigue en dirección ascendente (10.5A; 10.5; 10.4; 10.3; 10.2 y 10.1) hasta que finalmente penetre en el interior del cráneo a través del foramen occipitale magnum para organizar el tronco basilar.

Por lo que se refiere a la segunda vértebra cervical (axis), seguimos observando (en estos momentos del desarrollo), como recuerdo de lo que habíamos observado en embriones precedentes, cómo realmente (desde el punto de vista organogénico) está formada por dos porciones de origen claramente diferente. En primer lugar, una

porción que ha culminado con cierto retraso su organización cartilaginosa, que era aquella que quedaba entre una y otra masa lateral del atlas en desarrollo en la fase pre-cartilaginosa blastemática densa y que organiza la apófisis odontoides (B) (figuras 10.2; 10.3; 10.4; 10.4A; 10.5; 10.6; 10.7 y 10.7A).

La citada apófisis odontoides del axis, como decíamos en fase claramente cartilaginosa, culmina a nivel de su vértice ó ápice (en su porción más craneal) (figura 10.2) estableciéndose, a partir de ese momento, a través de la notocorda (que la cruza y atraviesa en busca del occipital) la organización del *ligamentum apicis dentis*. El diente del axis (figuras 10.7 y 10.7A) se implanta finalmente, a través de su base de implantación, en el cuerpo del axis (X) (figuras 10.8; 10.8A; 10.8B; 10.9 y 10.9A). El cuerpo del axis, también en fase cartilaginosa, se expande lateralmente organizando no sólo la superficies articulares para el atlas, sino el esbozo ó inicio del arco vertebral, el cual (como viene siendo una norma en estos momentos del desarrollo) no acaba por unirse en la línea mediodorsal, sino que el agujero vertebral permanece abierto, cerrado simplemente por la *membrana reuniens dorsalis*.

Estos elementos, todavía cartilagosos y futuros elementos óseos, están en contacto entre sí por medio de interzonas articulares (anticipo, en el desarrollo, de las futuras articulaciones craneovertebrales).

Efectivamente, entre los cóndilos del occipital y el atlas, y al igual que hemos visto en embriones previos, se dispone una masa densa de tejido conjuntivo, que establece el contacto entre sí de una y otra estructura, que corresponde a la interzona articular occipito-

atloidea (4) (figura 10.1 y 10.2, lado izquierdo; 10.3; 10.4 y 10.5, a uno y otro lado; y 10.5A, lado derecho).

En relación con el aspecto citoestructural de la citada interzona articular debemos poner de manifiesto que en ella se observan y aprecian dos porciones claramente distintas. Una central más laxa y dos excéntricas más densas que están en claro contacto con la banda ó cubierta de pericondrio de los cóndilos del occipital y de las masas laterales del atlas. Tiene, pues, una estructura típica de interzona articular ó pieza articular intermedia organizadora de una diartrosis, como es el caso de la articulación occipito-atloidea; y todo ello está situado a la altura a la que se dispone y se observa en la sección el primer ganglio raquídeo (1G) (figura 10.4).

El atlas, por su parte, establece además (por medio de la cara inferior de sus masas laterales) contacto y articulación con el axis (con sus apófisis articulares superiores ó charreteras). Entre una y otra estructura se establece una interzona articular atlo-axoidea lateral, anticipo de la correspondiente articulación (5) (figura 10.7; 10.8B y 10.9A, lado derecho; y figuras 10.8 y 10.9, a uno y otro lado). La imagen citoestructural de la interzona articular atlo-axoidea lateral presenta un aspecto y morfología estructural análoga a la que comentábamos que se observaba a nivel de la occipito-atloidea; obsérvense y compárense, si no, las figuras 10.8B ó 10.9A con la 10.5A, por ejemplo: es una típica interzona articular organizada en tres capas, dos excéntricas en íntima relación y continuidad con el pericondrio que rodea masa lateral y apófisis articular superior en desarrollo del axis, y una intermedia menos

ancha, pero más laxa que la homónima de la articulación occipito-atloidea.

Pero atlas y axis además se articulan por medio de otro sistema articular. Sistema articular que es aquél que establecen entre sí el diente del axis y arco anterior del atlas y *ligamentum transversum atlantis*. Veamos el aspecto y la organización (en estos momentos del desarrollo) de una y otra estructura; para ello, si observamos y localizamos la porción correspondiente al diente del axis, lo primero que nos va a llamar la atención es que está muy desplazado en dirección craneal de modo que, prácticamente a todo lo largo de su recorrido, el citado diente del axis establece contacto separado por un tejido de naturaleza mesenquimatosa indiferente que no organiza (al menos así nos lo parece a nosotros) interzona articular, y se encuentra en íntima relación y vecindad, con la margen anterior del agujero occipital mayor en desarrollo; esto es, con aquella porción que queda entre uno y otro cóndilo del occipital. Las relaciones, por tanto, que mantiene la margen anterior del diente del axis son directamente con el hueso occipital.

La relación que mantiene (en estos momentos del desarrollo), en este embrión, el arco anterior del atlas es sólo y exclusivamente con el cuerpo del axis y con (en cierto modo) la porción próxima ó vecina a la base de implantación del diente; viendo las figuras 10.7A, 10.8 y 10.8A comprobaremos cómo realmente es en el límite entre el cuerpo del axis y la base de implantación del diente, donde se establece relación con el arco anterior del atlas.

Inmediatamente dorsal al diente del axis sí se organiza y se dispone, en estos momentos del desarrollo con muchísima claridad,

una banda de tejido conjuntivo denso (de disposición transversal) que se adapta perfectamente a la morfología de la cara posterior del diente del axis y que corresponde al ligamento transverso del atlas. Ligamento transverso del atlas (1) que (concretamente en este embrión) se pierde en sentido lateral en el espacio a nivel del cual se organiza la interlínea articular occipito-atloidea (figura 10.5; 10.5A; 10.5B y 10.6). Realmente, entre ligamento transverso del atlas y cara posterior del diente del axis, no se establece más que una cierta densificación correspondiente a la futura interzona articular que se organizará a ese nivel para dar lugar a la articulación entre el diente y el ligamento transverso; articulación que conocemos como transverso-odontoidea (7) (figuras 10.4A y 10.6). Finalmente el ligamento transverso del atlas se expande en dirección craneal para formar una densificación que alcanzará finalmente (e inmediatamente por detrás del *ligamentum apicis dentis*) la margen anterior del *foramen occipitale magnum*, que por ahora vemos como una simple densificación ó refuerzo de la cara posterior del diente del axis (figura 10.2 y 10.3) que formará parte del llamado ligamento cruciforme.

Pero además, el diente del axis, en sentido lateral se expande con unas formaciones también en este embrión de tejido conjuntivo denso, si bien en este caso tienen una porción excéntrica densa y una porción central más laxa que termina buscando la margen medial de los cóndilos del occipital y que están organizando los ligamentos alares (2) (figuras 10.3; 10.4; 10.4A y 10.5A). Dichos ligamentos alares se disponen como dos expansiones transversales de tejido conjuntivo denso, en los cuales se nos marca, muy manifiestamente,

una porción central claramente de tejido mucho más laxo (observense las figuras 10.4A y 10.5A). A diferencia del ligamento transversal del atlas, estos buscan la margen medial ó interna de los cóndilos del occipital.

- Embrión humano: X.-14.
- Longitud: 24 mm.
- Estadío: 21 de O'Rahilly.
- Cortes: Transversales de 10 micras de espesor.
- Procedencia: Embrioteca del Instituto F. Olóriz. Universidad de Granada.
- Figuras: 10.

OBSERVACIONES

En este último espécimen humano, que presentamos del estadío 21 de O'Rahilly y de 24 mm. de longitud, los hechos morfogénicos en relación con el sistema articular craneovertebral se mantienen dentro de unos parámetros análogos a los que comentamos del embrión anterior (también de 24 mm. de longitud). De modo que, todo aquello cuanto dijimos, referido a la morfogénesis craneovertebral, en relación con el embrión humano C.H.-1 es superponible a este embrión X.-14.

Quiere decir, por tanto, que todas las estructuras implicadas en la organización de las articulaciones craneovertebrales se encuentran en fase aún de cartilago inmaduro, si bien presentan algunos signos de madurez, tanto los derivados de los

basioccipitales - ya porción basilar del occipital (O) (figuras 11.1; 11.2 y 11.2A) - como el atlas (A) (figuras 11.2; 11.3; 11.3A; 11.4; 11.4A; 11.5 y 11.5A), como la segunda vértebra cervical, esto es, el axis (X) (figuras 11.4; 11.4A; 11.5 y 11.5A) y su prolongación craneal ó apófisis odontoides (E) (figuras 11.2; 11.2A; 11.2B; 11.3 y 11.3A), si bien esta última aún permanece en fase de cartílago inmaduro.

Sin embargo, en este espécimen podemos observar con toda claridad como los cóndilos del occipital (C) (figura 11.1) son cruzados a nivel de su base de implantación por el conducto del nervio hipogloso, en cuyo interior circula dicho par craneal (H), formado (como hemos visto también en otros especímenes) por dos raíces.

Pero además, y también de una forma muy clara, podemos seguir el curso arqueado (apoyándose sobre las masas laterales del atlas para buscar la entrada en el cráneo a través del *foramen occipitale magnum*) de las arterias vertebrales (V) (figura 11.1), las cuales vienen ascendiendo a lo largo de los agujeros costotransversarios de las vértebras cervicales; de esa forma, en dirección ascendente, podemos seguir las en las figuras 11.5A, 11.5, 11.4A, 11.4, 11.3, 11.2 y finalmente (como decíamos) en la figura 11.1; quedando situadas en este último nivel en íntima relación y vecindad con el primer ganglio raquídeo cervical (1G) (figuras 11.1, lado izquierdo; y 11.2, lado derecho).

Otro hecho puntual, en la morfogénesis de este espécimen de 24 mm., que queremos destacar es la organización (ya prácticamente completa) del agujero costotransversario, concretamente a nivel del

atlas, ya que no sólo se originó su tubérculo posterior ó proceso transversal, sino que también se ha organizado su tubérculo anterior (proceso costal) que ya en estos momentos del desarrollo están en fase cartilaginosa y que contribuyen a cerrar el agujero costotransversario por el que circula la arteria vertebral (claramente visible en la figura 11.3, lado izquierdo).

Lo que se mantiene prácticamente dentro de los mismos parámetros, ya comentados en el embrión anterior, son las piezas articulares intermedias ó interzonas articulares occipito-atloidea (4) (figuras 11.2 y 11.3A), así como la atlo-axoidea lateral (5) (figuras 11.4; 11.4A; 11.5 y 11.5A). Sobre la disposición y estructura de las citadas interzonas articulares remitimos al lector al espécimen comentado anteriormente.

En relación con la apófisis odontoides del axis, debemos destacar su situación todavía muy alta en relación con lo que ocurrirá en el adulto, de forma que mantiene íntimas relaciones de vecindad con la margen anterior del *foramen occipitale magnum* (figuras 11.1; 11.2 y 11.2A), estableciéndose entre una y otra estructura (en fase cartilaginosa) una condensación mesenquimal que a modo de interzona articular establece ó mantiene por el momento el contacto entre diente del axis (E) y margen anterior del *foramen occipitale magnum* (O) (figuras 11.2 y 11.2A). Este último incluso presenta una muesca de concavidad dorsal en la cual aparece engastada (como decíamos, con la interposición de un tejido conjuntivo denso a modo de interzona) la margen anterior del diente del axis. Si seguimos dicha margen anterior en dirección caudal observaremos las relaciones que presenta con el arco anterior del

atlas (A) (figuras 11.3 y 11.3A); sin embargo, a ese nivel, donde debería estar organizándose la interzona articular atlóido-odontoidea (6) (figura 11.3A), lo que se dispone es un tejido mesenquimal laxo, en todo análogo al tejido mesodérmico que entorna y baña las distintas estructuras imbricadas en el sistema craneovertebral. No hay, por tanto, el menor vestigio, a ese nivel (entre margen anterior del diente del axis y cara posterior del arco anterior del atlas), de interzona articular.

Algunas de las formaciones ligamentosas implicadas en el sistema articular craneovertebral sí están, como hemos visto en otros especímenes, claramente patentes y manifiestas; así observamos cómo la porción más alta de la notocorda termina anclándose en la margen anterior del *foramen occipitale magnum* (figura 11.1) y que corresponde al *ligamentum apicis dentis* (3). A este nivel, comprobamos cómo la notocorda tiene un grado de desarrollo mucho mayor aún que el que presenta (ya muy involucionada) en el momento que cruza no sólo el diente del axis (B) (figuras 11.2A y 11.3A), sino incluso en el momento que cruza el cuerpo del axis (X) (figura 11.4A). La porción alta de la notocorda (H) es, por tanto, la que se encarga (según nuestra forma de pensar) de organizar el *ligamentum apicis dentis*.

Pero también de las márgenes laterales del diente del axis salen dos expansiones que corresponden a los ligamentos alares (2) (figuras 11.2; 11.2A y 11.2B). Las citadas formaciones ligamentosas, cuya naturaleza mesenquimal conocíamos al estudiar esta zona en el estadio 18 y 19 de O'Rahilly, se nos presentan con una estructura ya claramente ligamentosa, si bien en ella seguimos distinguiendo dos

bandas densas excéntricas (una dorsal y otra ventral) que limitan y dejan entre sí a un tejido conjuntivo mucho más laxo. Terminan finalmente buscando (figura 11.2; 11.2A y 11.2B) la margen medial de los cóndilos del occipital, donde finalmente se anclan y rinden viaje.

De origen y naturaleza citoestructural análoga nos aparece el *ligamentum transversum atlantis* ó ligamento transverso del atlas (1) (figuras 11.2; 11.2A; 11.2B; 11.3 y 11.3A). El tejido conjuntivo que dió lugar a la organización del ligamento transverso del atlas se prolonga rostralmente para formar parte del conjunto ligamentoso conocido como ligamento cruciforme (1) (figura 11.1), a través del cual, y en situación inmediatamente dorsal al *ligamentum apicis dentis*, alcanza la porción basilar del occipital a nivel del *foramen occipitale magnum*. Pero además, el *ligamentum transversum atlantis* se dispone a todo lo largo, en dirección craneocaudal, inmediatamente dorsal con relación a la cara posterior del diente del axis; entre una y otra estructura se dispone una, a modo de interzona articular, que va a organizar la articulación transverso-odontoidea ó cámara posterior de la articulación atlo-odontoidea ó atlo-axoidea medial (7) (figuras 11.2A y 11.2B). A ese nivel, por tanto, entre la banda pericondral densa del diente del axis (en su margen posterior) y la condensación ligamentosa que conforma el ligamento transverso del atlas, se dispone una (cuasi típica) interzona articular encargada de organizar la articulación transverso-odontoidea (7).

Pero debemos recordar cómo ligamento transverso del atlas, ligamentos alares y diente del axis, en los estadios 18 y 19 de O'Rahilly, formaban un todo mesenquimal del cual progresivamente (al

seguir el curso del desarrollo) se han ido independizando estas tres estructuras; orientándose una en la organización (por ahora de cartilago inmaduro) del diente del axis y tras en la organización ligamentosa de los ligamentos alares y transversos.

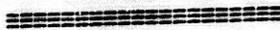
Finalmente, el ligamento transversal del atlas termina anclándose y confundiendo con la interzona articular occipito-atloidea (4) (figura 11.3A), para terminar justamente en la margen medial de las masas laterales del atlas. Esta relación que, hemos visto, se viene manteniendo desde el estadio 18 de O'Rahilly es clara y manifiesta en este espécimen. Nos referimos al hecho de que las margenes laterales del ligamento transversal del atlas "se pierden" en la interzona articular ó en el mesenquima denso que se interpone, en situación caudal, entre cóndilos del occipital y atlas.

RESULTADOS ESTADIO 21 DE O'RAHILLY

En estos momentos del desarrollo (23 mm.) toman, por tanto, carta de naturaleza, no sólo la organización de los arcos posteriores del atlas, sino que además comienza a cerrarse y a organizarse el futuro agujero costotransversario.

A partir de los 23 mm., todas las futuras estructuras óseas implicadas en la organización de las articulaciones craneovertebrales, se encuentran en fase aún de cartilago inmaduro, si bien presentan algunos signos de madurez, tanto los derivados de los basioccipitales - ya claramente porción basilar del occipital - como el atlas, como la segunda vértebra cervical (es decir, el axis), como su prolongación craneal ó apófisis odontoides, si bien esta última permanece en fase de cartilago inmaduro.

Los elementos ligamentosos, por su parte, durante la primera mitad de este estadio 21 de O'Rahilly, permanecen mesenquimatosos, no estando enteramente individualizados; no siendo hasta la segunda mitad de este estadio que su citoestructura se hace claramente ligamentosa.



PROTOCOLO -5-

- Embrión humano: E.A.-3.
- Longitud: 24'5 mm.
- Estadio: 22 de O'Rahilly.
- Cortes: Sagitales de 10 micras de espesor.
- Procedencia: Embrioteca del Instituto F. Olóriz. Universidad de Granada.
- Figuras: 12.

OBSERVACIONES

Las imágenes que presentamos de este embrión, que cursa en las primeras horas del estadio 22 de O'Rahilly, por el hecho de haber sido cortado sagitalmente nos ofrece algunos detalles aclarativos importantes en relación con la morfogénesis craneovertebral.

En primer lugar, debemos señalar el hecho de que tanto la primera como la segunda vértebra cervical así como los cóndilos del occipital y su porción basilar, estructuras todas ellas implicadas en el sistema articular craneovertebral, se encuentran todavía en fase cartilaginosa presentando, sin embargo, un mayor grado de madurez citoestructural el cartílago que las integra.

Las secciones sagitales de este embrión se han realizado en sentido mediolateral, de modo que, en la figura 12.1 podemos observar la porción más medial del sistema articular craneovertebral y nos vamos desplazando lateralmente hasta llegar a la figura 12.6A.

Si hacemos un análisis detallado y ordenado de las estructuras

implicadas en el sistema craneovertebral deberemos, lógicamente, empezar con aquellas porciones del occipital que intervienen en dicho sistema. En primer lugar observamos, en plena línea mediosagital, la porción basilar del occipital (O) (figuras 12.1 y 12.2) que llega a prolongarse en sentido caudal con la porción más medial de los cóndilos en desarrollo (C) (figuras 12.1; 12.1A; 12.2 y 12.2A) hasta que finalmente (siguiendo los cortes en sentido lateral) observamos, como estructura totalmente independiente, el cóndilo del occipital (C) (figuras 12.3; 12.3A; 12.4; 12.4A; 12.5 y 12.5A).

En cada uno de los derivados de los basi y exoccipitales podemos observar claramente su estructura cartilaginosa apareciendo, incluso, la imagen del contorno condilar que viene a asemejarse a una especie de ovoide de eje mayor anteroposterior oblicuo, como se aprecia en las figuras 12.3A; 12.4A y 12.5A. Además, la formación condilar en fase cartilaginosa presenta una envuelta ó cáscara pericondral muy bien manifiesta.

Por otro lado, y en sentido lateral, es interesada la primera vértebra cervical (atlas) de la cual observamos, en primer lugar, su arco anterior (A) (figuras 12.1 y 12.1A), para (siguiendo en sentido lateral) comprobar cómo dicho arco anterior se prolonga con la organización y formación de las masas laterales (A) (figuras 12.2; 12.2A; 12.3; 12.3A; 12.4; 12.4A; 12.5 y 12.5A) para, en último extremo, ser interesada la porción que queda inmediatamente dorsal a la superficie articular de las masas laterales del atlas, sobre la cual se apoya la arteria vertebral (V) (figuras 12.6 y 12.6A). La conformación, estructura y disposición del atlas es análoga a la que

ya hemos observado en estadios previos del desarrollo.

La segunda vértebra cervical (axis) nos muestra en esta serie de imágenes cómo, en sentido mediolateral, es interesado su cuerpo vertebral (X) (figuras 12.1 y 12.1A) cruzado por la extremidad más alta de la notocorda (N) (figura 12.1A), y podemos observar además cómo, en plena línea mediosagital, el cuerpo del axis se prolonga en sentido cefálico con el saliente (en fase también claramente cartilaginosa) de su apófisis odontoides (E) (figuras 12.1 y 12.1A).

Además, en estos cortes sagitales, se nos brinda la oportunidad de reconocer las mutuas relaciones que mantienen axis y apófisis odontoides. Podemos comprobar, en las figuras 12.1 y 12.1A, cómo una y otra formación, esto es, cuerpo del axis (X) y apófisis odontoides (E) están en una clara fase cartilaginosa; pero además, se nos muestra con mucha claridad una banda densa que, a modo de interzona, se dispone entre apófisis odontoides (a nivel de su base de implantación) y el axis; y es que realmente en estos momentos del desarrollo una y otra estructura están unidas entre sí, y entre ellas se dispone y organiza una interzona articular (una pieza intermedia articular) que progresando el desarrollo, sabemos, culminará con la fusión completa entre cuerpo del axis y apófisis odontoides, pero que por ahora (y temporariamente) entre una y otra estructura se dispone una pieza articular intermedia con la típica triple estratificación de dos capas excéntricas densas adosadas al pericondrio y una intermedia más laxa. Quiere decir que una y otra estructura (que finalmente terminan articulándose y, al fin y a la postre, fundiéndose entre sí) tienen un origen completamente diferente, ya que de lo contrario una y otra formarían un todo único

desde los primeros momentos del desarrollo.

Siguiendo el análisis en sentido lateral, podemos seguir lógicamente la disposición de las porciones laterales (y luego arco vertebral) del axis (X), tal como aparece en las figuras 12.2, 12.2A, 12.3 y 12.3A, en las que se muestra la porción lateral del cuerpo del axis con sus apófisis articulares superiores, hasta que finalmente se prolonga (figuras 12.4; 12.4A; 12.5 y 12.5A) con el correspondiente arco vertebral del axis (a ese nivel pedículo vertebral), que como sabemos (y hemos visto en estadios previos) no está unido en la línea media dorsal, sino simplemente por intermedio de la *membrana reuniens dorsalis*.

Entre las distintas estructuras cartilagueas craneovertebrales se siguen desarrollando y organizandose las correspondientes piezas articulares intermedias. De esa forma, podemos observar con claridad la interzona articular occipito-atloidea (4) (figuras 12.2; 12.2A; 12.3; 12.3A; 12.4; 12.4A; 12.5 y 12.5A) que establece el nexo de unión y articulación entre la cara inferior de los cóndilos del occipital convexa y la clara excavación cóncava en dirección cefálica que ya están ofreciendo (y se observa muy bien en estos cortes sagitales) las cavidades glenoideas del atlas en desarrollo. Entre una y otra formación cartilaguea sigue disponiéndose una interzona articular tri-estratificada. Sin embargo, ya podemos comenzar a observar como dicha interzona articular presenta a nivel de su porción más interna (figura 12.4A) un aspecto mucho más laxo, cual si se estuviera anticipando la organización de la cavidad articular occipito-atloidea que por el momento no está presente.

Precisiones análogas podríamos hacer en relación con la articulación que establecen entre sí las caras inferiores de las masas laterales del atlas y las apófisis articulares superiores del axis, esto es, la articulación atlo-axoidea lateral (5) (figuras 12.3; 12.3A; 12.4 y 12.4A). La citada interzona articular tiene una morfología, disposición y citoestructura análoga a lo ya descrito en estadios previos y análoga a la occipito-atloidea, si bien, hemos de destacar el hecho de que la altura de la interzona articular occipito-atloidea es muy superior (casi el doble) a la que corresponde a la atlo-axoidea lateral.

Debemos también destacar determinadas estructuras que tienen relación directa con el sistema craneovertebral; por ejemplo, el nervio hipogloso alojado en el conducto del nervio hipogloso (H) (figuras 12.4; 12.4A y 12.5), así como el curso de la arteria vertebral (V), la cual se dispone ascendiendo en relación con las vértebras cervicales (figuras 12.3A; 12.4A y 12.5) hasta que finalmente se apoya sobre la porción de las masas laterales del atlas (figuras 12.6 y 12.6A).

Pero también se está organizando otro sistema articular en el conjunto craneovertebral, y es aquél en el que está íntimamente implicada la apófisis odontoides. Por ello debemos observar la figura 12.1 y su ampliación 12.1A. En primer lugar hemos de observar cómo la apófisis odontoides rebasa claramente al atlas y establece un claro nexo de unión y contacto (interponiéndose un mesénquima laxo entre una y otra estructura) con la porción correspondiente a la porción basilar del occipital, representada a este nivel por la porción más medial de los cóndilos (C) (figuras 12.1 y 12.1A).

Igualmente observamos la clara distancia y separación que dificulta, por ahora, cualquier posibilidad de articulación entre margen anterior del diente del axis y arco anterior del atlas (A), tal como se aprecia en la figura 12.1A, ya que por el momento (entre una y otra estructura) se dispone a modo de cuña la porción más medial de los cóndilos del occipital ó la porción más lateral de la margen anterior del foramen occipitale magnum.

Sí podemos observar, sin embargo, como el vértice de la apófisis odontoides del axis se prolonga metiéndose dentro de la cavidad craneana y terminando en la margen anterior del *foramen occipitale magnum* (a nivel de su porción basilar) contribuyendo a la organización del *ligamentum apicis dentis* (S) (figura 12.1A) que no es más que la prolongación craneal (como hemos visto en estadios previos) de la notocorda.

Igualmente, inmediatamente dorsal con relación al diente del axis, se dispone (ascendiendo) una banda mesenquimal densa que precisamente viene relacionándose con la cara posterior del cuerpo vertebral en desarrollo de las vértebras cervicales y que no es otra cosa en la porción más alta que la membrana tectoria.

Pero, precisamente a nivel de la cara posterior del diente del axis, la porción más alta de esa banda ó membrana tectoria se engrosa de una forma especial, ya que a ese nivel se está organizando (y ya lo hemos observado en cortes transversales en estadios previos) el ligamento transversal del atlas (1) (figuras 12.1 y 12.1A); siendo claro y manifiesto el nexo de unión y contacto que establecen entre sí la banda ligamentosa en desarrollo del ligamento transversal con la cara posterior de la apófisis

odontoides. A ese nivel se está organizando (con una anchura muy discreta) una interzona articular que nosotros conocemos como transverso-odontoidea (7) (figura 12.1A) cuyo desarrollo está ligeramente más retrasado en relación con los sistemas articulares occipito-atloideo y atlo-axoideo lateral.

Quiere decir por tanto que, al igual que la apófisis odontoides se desarrolló a un ritmo mucho menor que el resto de las estructuras implicadas en el sistema craneovertebral, igualmente sus articulaciones atlanto-odontoidea y transverso-odontoidea presentan un retraso en el desarrollo de sus correspondientes interzonas articulares.

- Embrión humano: H.E.-1
- Longitud: 28 mm.
- Estadío: 22 de O'Rahilly.
- Cortes: Transversales de 10 micras de espesor.
- Procedencia: Embrioteca del Instituto F. Olóriz. Universidad de Granada.
- Figuras: 15.

OBSERVACIONES

Al final del estadío 22 de O'Rahilly, como corresponde a este espécimen H.E.-1 de 28 mm de longitud, han progresado sobremedida algunos hechos morfogénicos en relación con el sistema craneovertebral; presentándose a partir de estos momentos del desarrollo algunas diferencias manifiestas (desde el punto de vista

de la morfogénesis) en relación con embriones estudiados previamente.

En primer lugar, llama la atención la maduración alcanzada no sólo por la porción basilar del occipital (O) y sus cóndilos (C) (figuras 13.1; 13.1A; 13.1B; 13.2; 13.2A; 13.2B; 13.3; 13.3A y 13.3B) sino también por el atlas (A) (figuras 13.1; 13.1B; 13.2; 13.2B; 13.3; 13.3B; 13.4; 13.5; 13.5A; 13.6 y 13.6A) y el axis (X) (figuras 13.5; 13.5A; 13.6 y 13.6A). Todas estas estructuras presentan una estructura cartilaginosa, pero con un alto grado de maduración, anunciando lo que pensamos que debe ocurrir en estadios siguientes, cual es el inicio del proceso de la osificación de los elementos cranovertebrales.

Pero eso, con ser importante, quizás no sea lo definitivo de este embrión de 28 mm., al final del estadio 22 de O'Rahilly. Si fijamos nuestra atención, concretamente a nivel de las interzonas articulares, observaremos cómo la interzona articular occipito-atloidea (4) (figuras 13.1; 13.1B; 13.2; 13.2B; 13.3 y 13.3B), en la cual están enfrentados las masas laterales del atlas (A) y los cóndilos del occipital (C), aparece (como hemos visto otras veces), a manera de interzona articular ó pieza articular intermedia, conformada por dos bandas excéntricas adosadas al pericondrio y una banda media de tejido mucho más laxo. Pues bien, en estos momentos del desarrollo y como consecuencia (pensamos nosotros) de un proceso de delaminación, la porción media de la interzona articular (aquella que era mucho más laxa) comienza a ofrecer y presentar una muy incipiente cavidad articular, tal como puede observarse en el lado derecho (figura 13.1B) ó en el lado izquierdo (figura 13.3B). Es

la primera manifestación (en el desarrollo craneovertebral) de cavidad articular, aunque aún sea muy incipiente, a nivel del sistema articular occipito-atloideo.

Sin embargo, y por lo que se refiere al sistema articular atloaxoideo lateral (5) (figuras 13.4; 13.5; 13.5A; 13.6 y 13.6A), observamos cómo aparece dispuesta entre apófisis articulares superiores del axis y la carilla articular que aparece en la cara inferior de las masas laterales del atlas, una pieza articular intermedia que aún permanece como interzona articular trilaminar, escasa en anchura, pero en la que no se ha iniciado por el momento el proceso de delaminación de la capa intermedia de la interzona articular que organice una cavidad articular. Quiere decir que, dentro del conjunto articular craneovertebral, la primera cavidad articular, aunque sea incipiente, en aparecer es la occipito-atloidea.

Pero no debemos olvidarnos del otro sistema articular implicado en el sistema craneovertebral; son las articulaciones que mantienen la margen anterior y la margen posterior del diente del axis (E), el cual, se observa cómo todavía, se prolonga cefálicamente manteniendo claras relaciones de vecindad con el margen anterior del *foramen occipitale magnum* (figuras 13.1; 13.1A; 13.2; 13.2A 13.3 y 13.3A). Sin embargo, inmediatamente subyacente a la disposición del occipital, cuando nos encontramos a nivel de la margen superior del arco anterior del atlas, observamos ya también las claras relaciones de vecindad (como si hubiera tenido lugar un descenso de la segunda vértebra cervical como consecuencia del inicio de la deflexión cefálica) entre el diente del axis (por su margen anterior) y el arco anterior del atlas. No obstante, entre una y otra estructura

(por el momento) se dispone un tejido conjuntivo laxo que en ningún momento puede remedar la imagen de pieza articular intermedia de la articulación atlanto-odontoidea, que nosotros señalamos con 6 en las figuras 13.4 y 13.4A, pero que obviamente (como hemos dicho) a ese nivel no hay por el momento el menor signo de pieza articular intermedia.

Sin embargo, observando el tejido conjuntivo que se dispone entre margen anterior del diente del axis y margen posterior del *foramen occipitale magnum* (concretamente en las figuras 13.2A y 13.3A), comprobamos cómo a ese nivel sí existe realmente una condensación, a modo de pieza articular intermedia, como si diente del axis y *foramen occipitale magnum* en la línea mediansagital establecieran (aunque sabemos que temporariamente, si acaso) una articulación.

El diente del axis, igualmente, sabemos que en el adulto establece un sistema articular con el ligamento transverso del atlas. Dicho ligamento, observamos cómo, se prolonga cranealmente formando el ligamento cruciforme (1) (figuras 13.1 y 13.1A); pero tal banda ligamentosa de disposición transversal seguimos viéndola (en toda su amplitud) en las figuras 13.2A y 13.3A; y finalmente vemos (figura 13.4 y 13.4A) cómo termina alcanzando e implantándose en la margen ó cara medial de las masas laterales del atlas. Pues bien, la citada banda ligamentosa, que está organizando el ligamento transverso del atlas, está en íntima relación y en contacto con la margen posterior del diente del axis. Entre una y otra estructura, simplemente se establece (como hemos visto) una aposición de modo que remeda, por su imagen y morfoestructura, una muy discreta

interzona articular, que nosotros identificamos como la transverso-odontoidea (7) (figuras 13.2A y 13.3A), la cual obviamente (por el momento) tampoco presenta el menor signo de cavitación articular.

Pero además, desde las márgenes laterales del diente del axis, parten bandas ligamentosas (con unos contornos ó porciones excéntricas densas y unas porciones internas ó concéntricas mucho más laxas) que corresponden a los ligamentos alares (2) (figuras 13.2; 13.2A; 13.3; 13.3A y 13.3B). Tales formaciones terminan finalmente anclándose en la margen medial de los cóndilos del occipital, fenómeno que se manifiesta con mucha claridad en las figuras 13.2B y 13.3B. Incluso (como hemos observado en otros especímenes) tales porciones de los ligamentos alares terminan finalmente en íntima relación (como si trataran de continuarse) con la margen ó porción más medial de la pieza articular intermedia occipito-atloidea; fenómeno, que como decimos, se aprecia en las figuras 13.2B y 13.3B: hay como una especie de nexo de unión, de continuidad entre ligamentos alares e interzona articular occipito-atloidea. Lo que realmente ocurre (pensamos nosotros), es que la porción más lateral de los ligamentos alares (aquella que termina en busca de los cóndilos del occipital) lo que hace realmente es continuarse y confundirse con la porción de pericondrio que está recubriendo la margen medial de dichos cóndilos del occipital.

Por otra parte, la porción más alta de la notocorda (ya apenas manifiesta, en el desarrollo, en las porciones altas de la columna cervical, pero todavía presentando algun recuerdo de lo que fué en la porción que está en relación con la porción basilar del occipital) (N) (figura 13.1A) será la que organice, metiéndose e insinuándose

en el espesor de la porción basilar del occipital a nivel de los basioccipitales, el *ligamentum apicis dentis* (3) (figuras 13.1 y 13.1A).

Por otro lado, podemos seguir también (en dirección ascendente) el curso de la arteria vertebral (V) y cómo realmente ésta discurre a través de un verdadero agujero: el agujero costotransversario; el cual hasta estos momentos del desarrollo, hemos visto como, realmente no terminaba de cerrarse por completo, ya que apenas al final del estadio anterior había iniciado su desarrollo y estaba en fase de cartilificación el tubérculo anterior. Ahora (en estos momentos del desarrollo) ya podemos observar con toda claridad como finalmente, al unirse el proceso transversal con el proceso costal (ó mejor el rudimento transversal con el rudimento costal), organizan (al unirse y cerrarse) por completo el citado agujero costotransversario en cuyo interior discurre en dirección ascendente la arteria vertebral (V). Tal hecho, observado por primera vez en estos momentos del desarrollo, se puede identificar a nivel del agujero costotransversario del atlas en la figura 13.4.

RESULTADOS ESTADIO 22 DE O'RAHILLY

En las primeras horas del estadio 22 de O'Rahilly tanto la primera como la segunda vértebra cervical así como los cóndilos del occipital y su porción basilar, estructuras todas ellas implicadas en el sistema articular craneovertebral, se encuentran todavía en fase cartilaginosa presentando, sin embargo, un mayor grado de madurez citoestructural el cartilago que las integra.

En cada uno de los derivados de los basi y exoccipitales podemos observar claramente su estructura cartilaginosa apareciendo, incluso, la imagen del contorno condilar que viene a asemejarse a una especie de ovoide de eje mayor anteroposterior oblicuo. Además, la formación condilar en fase cartilaginosa presenta una envuelta ó cáscara pericondral muy bien manifiesta.

Podemos comprobar cómo cuerpo del axis y apófisis odontoides están en una clara fase cartilaginosa; pero además, se nos muestra con mucha claridad una banda densa que, a modo de interzona, se dispone entre apófisis odontoides (a nivel de su base de implantación) y el axis; y que progresando el desarrollo, sabemos, culminará con la fusión completa entre cuerpo del axis y apófisis odontoides, pero que por ahora (y temporariamente) entre una y otra estructura se dispone una pieza articular intermedia con la típica triple estratificación de dos capas excéntricas densas adosadas al pericondrio y una intermedia más laxa. Quiere decir que una y otra estructura (que finalmente terminan articulándose y, al fin y a la postre, fundiéndose entre sí) tienen un origen completamente diferente, ya que de lo contrario una y otra formarían un todo único desde los primeros momentos del desarrollo.

Podemos observar con claridad la interzona articular occipito-atloidea que establece el nexo de unión y articulación entre la cara inferior de los cóndilos del occipital convexa y la clara excavación cóncava en dirección cefálica que ya están ofreciendo las cavidades glenoideas del atlas en desarrollo. Entre una y otra formación cartilaginosa sigue disponiéndose una interzona articular triestratificada.

Precisiones análogas podríamos hacer en relación con la articulación atlo-axoidea lateral, si bien, hemos de destacar el hecho de que la altura de la interzona articular occipito-atloidea es muy superior (casi el doble) a la que corresponde a la atlo-axoidea lateral.

Pero también se está organizando otro sistema articular en el conjunto craneovertebral, y es aquél en el que está íntimamente implicada la apófisis odontoides. En primer lugar hemos de observar cómo la apófisis odontoides rebasa claramente al atlas y establece un claro nexo de unión y contacto (interponiéndose una mesénquima laxo entre una y otra estructura) con la porción correspondiente a la porción basilar del occipital. Igualmente observamos la clara distancia y separación que dificulta, por ahora, cualquier posibilidad de articulación entre margen anterior del diente del axis y arco anterior del atlas.

Claro y manifiesto es el nexo de unión y contacto que establecen entre sí la banda ligamentosa en desarrollo del ligamento transversal con la cara posterior de la apófisis odontoides. A ese nivel se está organizando (con una anchura muy discreta) una interzona articular que nosotros conocemos como transversal-

odontoidea.

Quiere decir por tanto que, al igual que la apófisis odontoides se desarrolló a un ritmo mucho menor que el resto de las estructuras implicadas en el sistema craneovertebral, igualmente sus articulaciones atlanto-odontoidea y transverso-odontoidea presentan un retraso en el desarrollo de sus correspondientes interzonas articulares.

Al final del estadio 22 de O'Rahilly, llama la atención la maduración alcanzada no sólo por la porción basilar del occipital y sus cóndilos, sino también por el atlas y el axis. Todas estas estructuras presentan una estructura cartilaginosa, pero con un alto grado de maduración, anunciando lo que pensamos que debe ocurrir en estadios siguientes, cual es el inicio del proceso de la osificación de los elementos craneovertebrales.

Pero quizás lo definitivo al final de este estadio 22 de O'Rahilly sea el hecho de que en estos momentos del desarrollo, y como consecuencia (pensamos nosotros) de un proceso de delaminación, la porción media de la interzona articular (aquella que era mucho más laxa) comienza a ofrecer y presentar una muy incipiente cavidad articular. Es la primera manifestación (en el desarrollo craneovertebral) de cavidad articular, aunque aún sea muy incipiente, a nivel del sistema articular occipito-atloideo.

Sin embargo, y por lo que se refiere al sistema articular atlo-axoideo lateral, aparece una interzona articular trilaminar, escasa en anchura, pero en la que no se ha iniciado por el momento el proceso de delaminación de la capa intermedia de la interzona articular que organice una cavidad articular. Quiere decir que,

dentro del conjunto articular craneovertebral, la primera cavidad articular, aunque sea incipiente, en aparecer es la occipito-atloidea.

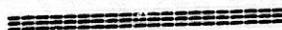
Respecto del diente del axis, se observa cómo todavía, se prolonga cefálicamente manteniendo claras relaciones de vecindad con el margen anterior del *foramen occipitale magnum*. Sin embargo, inmediatamente subyacente a la disposición del occipital, cuando nos encontramos a nivel de la margen superior del arco anterior del atlas, observamos ya también las claras relaciones de vecindad (como si hubiera tenido lugar un descenso de la segunda vértebra cervical como consecuencia del inicio de la deflexión cefálica) entre el diente del axis (por su margen anterior) y el arco anterior del atlas. No obstante, entre una y otra estructura (por el momento) se dispone un tejido conjuntivo laxo que en ningún momento puede remedar la imagen de pieza articular intermedia de la articulación atlanto-odontoidea.

Respecto del ligamento transverso del atlas, está en íntima relación y en contacto con la margen posterior del diente del axis. Entre una y otra estructura, simplemente se establece una aposición de modo que remeda, por su imagen y morfoestructura, una muy discreta interzona articular, que nosotros identificamos como la transverso-odontoidea, la cual obviamente tampoco presenta el menor signo de cavitación articular.

Pero además, desde las márgenes laterales del diente del axis, parten bandas ligamentosas (con unos contornos ó porciones excéntricas densas y unas porciones internas ó concéntricas mucho más laxas) que corresponden a los ligamentos alares, los cuales terminan finalmente anclándose en la margen medial de los cóndilos

del occipital.

Por tanto, no sólo tiene lugar la primera manifestación de cavidad articular a nivel de la interzona articular occipito-atloidea, sino que además se cierra por completo el agujero costotransversario y finalmente (y producido posiblemente por el proceso de deflexión ó extensión de la cabeza que se produce en estos últimos momentos del periodo embrionario), en cierto modo, el diente del axis "al descender" comienza a perder las relaciones tan nítidas que mantenía con la porción basilar del occipital y comienza a presentar unas relaciones más definidas y manifiestas con el arco anterior del atlas. Pero el diente del axis aún tendrá que "descender" más para que su relación con el arco anterior del atlas y su correspondiente interzona articular se organicen y se manifiesten y así se establezca la correspondiente articulación atlanto-odontoidea.



PROTOCOLO -6-

- Embrión humano: N.A.-1.
- Longitud: 29 mm.
- Estadío: 23 de O'Rahilly.
- Cortes: Transversales de 10 micras de espesor.
- Procedencia: Embrioteca del Instituto F. Olóriz. Universidad de Granada.
- Figuras: 16.

OBSERVACIONES

En los primeros momentos del estadío 23 de O'Rahilly, como nos muestra este embrión de 29 mm., y presto ya a finalizar el periodo embrionario de la morfogénesis, podemos observar cómo los hechos que lleva consigo el desarrollo del sistema articular craneovertebral avanzan a pasos agigantados.

En estos momentos del desarrollo, no sólo encontramos el occipital a nivel de su porción basilar (D) y cóndilos (C), el atlas (A) y el axis (X) con su apófisis odontoides (E) en una clara fase cartilaginosa, sino que además ese cartilago (como vimos en el estadío anterior) es un cartilago claramente maduro.

Si hacemos un estudio detallado y ordenado de los elementos implicados en el sistema articular craneovertebral, y siguiendo en dirección cráneo-caudal la serie de cortes transversales que presentamos de este embrión, deberemos comenzar con el análisis del occipital, concretamente la porción basilar del occipital derivada de

los basioccipitales (O) (figuras 14.1; 14.2; 14.3; 14.4 y 14.5) está en su porción mediosagital limitando y organizando el *foramen occipitale magnum* y se expande lateralmente para dar lugar a los cóndilos del occipital (C) (figuras 14.1; 14.1B; 14.1D; 14.2; 14.3; 14.4; 14.4A; 14.5 y 14.5A). Concretamente, la base de implantación de los mencionados cóndilos del occipital está cruzada y atravesada por el conducto del nervio hipogloso, en cuyo interior (lógicamente) circula dicho par craneal, esto es, el nervio hipogloso (H) integrado y formado en este caso también por dos raíces (figuras 14.1; 14.2 y 14.3). Precisamente a este nivel (figura 14.3) es interesante en el momento que hace su emergencia del cráneo por el orificio condíleo anterior ó precondíleo.

En esta serie de cortes transversales también se nos pone de manifiesto la imagen correspondiente al atlas, del cual observamos la porción correspondiente a sus masas laterales (A) situadas a la altura en la que se dispone el primer ganglio raquídeo (1G) (figuras 14.1 y 14.1D). Las masas laterales del atlas (en parte) se orientan y enfrentan a los cóndilos del occipital (figuras 14.2 y 14.3), pero en parte también se enfrentan y articulan con el axis (figura 14.2; 14.3; 14.4; 14.4A; 14.4B; 14.5 y 14.5B).

Observamos igualmente cómo las masas laterales del atlas, de uno y otro lado, tratan de encontrarse (en la línea medioventral) por intermedio del arco anterior del atlas, cuya porción más craneal e incipiente en el lado derecho puede observarse en la figura 14.5, interpuesta (concretamente en este corte transversal) entre la porción basilar del occipital y la base de implantación del diente del axis (E).

De la segunda vértebra cervical (axis), podemos observar en la imagen sus expansiones laterales que organizan las apófisis articulares superiores ó charreteras del axis (X) (figuras 14.3, lado derecho; 14.4; 14.4A; 14.4B; 14.5 y 14.5B) e intentan prolongarse en sentido mediodorsal con la organización de los arcos vertebrales del axis, los cuales (como hemos dicho repetidamente) no llegan a cerrarse y encontrarse en la línea mediodorsal, apareciendo en estos momentos del desarrollo, como una gran vértebra bífida. De su cuerpo emerge, en dirección craneal, la apófisis odontoides (E), la cual está siendo interesada a nivel de su base de implantación (figura 14.5) y se prolonga cefálicamente (figuras 14.4; 14.3A; 14.3; 14.2A; 14.2; 14.1C; 14.1A y 14.1) de modo que su porción más craneal ó cefálica (y prácticamente a lo largo de todo su recorrido) tiene relaciones de vecindad con la margen anterior del *foramen occipitale magnum* y sólo a nivel de su base de implantación (figura 14.5) con el arco anterior del atlas; ocupando, por ahora, una posición muy cefálica en relación a lo que debe ocurrir y a lo que veremos, lógicamente que ocurre, en el sujeto una vez acabado el desarrollo craneovertebral. A partir de ese momento se establecerán claras relaciones entre margen anterior del diente del axis y arco anterior del atlas.

Pero quizás el hecho más definitivo y definitorio, en estos momentos iniciales del estadio 23 de O'Rahilly, es la organización de las articulaciones craneovertebrales *sensu strictu*, esto es, la organización de las articulaciones occipito-atloidea, atlo-axoidea lateral, atlanto-odontoidea y transverso-odontoidea. Pero llama la atención en estos momentos del desarrollo como un hecho que ya se

inició en los últimos momentos del estadio 22 de O'Rahilly, la organización de la cavidad articular occipito-atloidea, la cual aparece ya con toda nitidez y claridad en estos momentos del desarrollo; de forma que la interlínea articular occipito-atloidea (4) aparece con una cavidad articular bien y claramente definida (figuras 14.1; 14.1A; 14.1B; 14.1C; 14.1D; 14.2; 14.3; 14.4; 14.4A; 14.5 y 14.5A). Ha tenido lugar, por tanto, en un corto periodo de tiempo el proceso de delaminación celular, como consecuencia del cual las capas excéntricas de la interzona articular se han adosado, para organizar el fibrocartilago articular, a las superficies en desarrollo de las cavidades glenoideas del atlas y de los cóndilos del occipital (que aparecen en estas imágenes claramente condensadas); y la capa media de la interzona trilaminar que incluso en el estadio anterior comenzaba a presentar dehiscencias y anticipos de la cavidad articular, y como consecuencia del proceso de delaminación da lugar a una cavidad articular mucho más amplia y definida. Sin embargo, y como consecuencia del citado proceso de delaminación celular, quedan todavía unos tractos conjuntivos que obviamente tendrán que desaparecer, pero que por el momento no dejan totalmente limpia la cavidad articular (observense las figuras 14.1D y 14.5A que nos orientan sobre estos extremos).

Por otro lado, observamos cómo el mesénquima ambiental que entorna la interlínea articular occipito-atloidea (tal como se observa con mucha claridad en las figuras 14.1D y 14.5A) se dispone a uno y a otro lado de la citada cavidad articular con objeto de organizar (de una forma ya un tanto definida) a ese nivel la futura cápsula articular.

Cuanto hemos dicho para la articulación occipito-atloidea, podemos repetirlo en relación con la articulación atlo-axoidea lateral (figuras 14.2; 14.3; 14.4; 14.4A; 14.4B; 14.5 y 14.5B); apareciendo una cavidad articular bien definida (con un desarrollo y disposición análogos a cuanto hemos dicho en relación con la articulación occipito-atloidea), en la cual siguen observándose todavía algunos tractos de tejido conjuntivo que nos señalan, y denotan, restos del proceso de delaminación celular a partir de la capa media de la interzona trilaminar que está organizado la cavidad articular.

Igualmente, a nivel de la articulación atlo-axoidea lateral (que como sabemos se establece entre la carilla articular de la cara inferior de las masas laterales del atlas y las apófisis articulares superiores del axis ó charreteras del axis) el mesenquima ambiental se dispone a uno y a otro lado (en situación, por tanto, medial y lateral) para organizar, de una forma también definida, la cápsula de la citada articulación; tal y como se observa en la figura 14.4B. Igualmente, en las superficies que formarán el par kinemático articular se está organizando también, y aparece como una clara condensación, el fibrocartilago hialino que recubre por completo las superficies articulares enfrentadas

Si fijamos nuestra atención ahora en la apófisis odontoides (B) (figuras 14.1; 14.1A; 14.1C; 14.2; 14.2A; 14.3; 14.3A; 14.4 y 14.5) comprobaremos las relaciones que presenta dicha formación cartilaginosa con los elementos ligamentosos del sistema articular craneovertebral. Observamos cómo de las márgenes laterales de la apófisis odontoides parten unas bandas ligamentosas, con una porción

medial más laxa limitada por sendas bandas dorsal y ventral más densas, que nos organizan (ya muy definidos e independientes del entorno) los ligamentos alares (2) (figuras 14.1; 14.1A; 14.1B; 14.1C y 14.1D). Dichas bandas ligamentosas, de forma triangular, con la base orientada hacia la apófisis odontoides, tienen su vértice dirigido hacia las caras mediales de los cóndilos del occipital, donde finalmente terminan implantándose; llegando por su extremidad justamente hasta la altura del fibrocartilago que está recubriendo los cóndilos del occipital y en íntima relación con el mismo a nivel de la implantación de la cápsula articular; obsérvense para ello las figuras 14.1B, 14.1C y 14.1D; para tomar nota de cómo el vértice lateral de esa imagen triangular, a la que hemos comparado los ligamentos alares, termina continuándose e implantándose en la cara medial de los cóndilos del occipital, confundiendo con aquella porción de fibrocartilago hialino que está recubriendo la superficie articular de los cóndilos del occipital.

Igualmente, podemos observar la presencia del ligamento transversal del atlas; la banda ligamentosa transversal más estrecha que organiza los ligamentos alares que parte desde la cara medial de las masas laterales del atlas, de uno a otro lado. El citado ligamento transversal (1) podemos observarlo precisamente a nivel de su base de implantación ó de su inserción en la cara medial de la masa lateral en el lado derecho (figuras 14.1 y 14.1B). Igualmente, a ese nivel, podemos observar las íntimas relaciones de vecindad y de relación que presenta (a nivel de su implantación en el atlas) con la superficie articular ó con la porción de fibrocartilago hialino que está recubriendo la margen articular del atlas; e incluso llega a

formar una discreta hernia sobre la cavidad articular occipito-atloidea (4) en desarrollo, tal y como se observa en las figuras 14.1B y 14.1D. Todo lo que hemos dicho en relación con la implantación del ligamento transverso en el lado derecho, igualmente podemos observarlo y apreciarlo en el lado izquierdo (1) (figuras 14.4; 14.4A; 14.5 y 14.5A) para comprobar también las íntimas relaciones de vecindad que presenta a nivel de su implantación en el atlas. Se ponen de manifiesto, por tanto, las relaciones íntimas de vecindad que presenta con la margen medial del fibrocartilago que está revistiendo las cavidades glenoideas del atlas en desarrollo y con la cavidad de la articulación, formando también en este lado izquierdo una especie de muesca ó hernia que hace protrusión sobre la luz de la cavidad en desarrollo.

Debemos observar también las articulaciones relacionadas con las margenes anterior y posterior de la apófisis odontoides. En este sentido, observamos cómo la margen anterior del diente del axis está enfrentada directamente con la margen anterior de la porción basilar del occipital (organizando a ese nivel el *foramen occipitale magnum*). Entre una y otra formación veíamos hasta este estadio, como se disponía una condensación celular mesenquimal que a modo de interzona nos describiría y nos conformaría una pequeña articulación a ese nivel; como consecuencia del desarrollo se ha organizado también, entre margen anterior de la apófisis odontoides del axis y *foramen occipitale magnum*, una solución de continuidad que, a modo de cavidad articular, nos vendría a articular el citado diente del axis con la margen anterior del *foramen occipitale magnum*; y que nosotros en las figuras 14 , 14.1A, 14.2, 14.2A, 14.3 y 14.4

señalamos con el número 6. Pero no podemos perder de vista que realmente la articulación en el adulto (una vez acabado el desarrollo) la establece la margen anterior del diente del axis con el arco anterior del atlas. Para ello, si observamos la figura 14.5, comprobaremos cómo a ese nivel entre una y otra estructura lo que se dispone es un mesenquima laxo ambiental sin el menor signo (por el momento) de organización de cavidad articular alguna; de modo que en estos momentos del desarrollo lo que observamos es una "cavidad articular" muy discreta, no excesivamente bien definida, entre margen anterior del diente del axis y margen anterior del *foramen occipitale magnum*.

Sin embargo, la observación detenida de la citada solución de continuidad a ese nivel nos muestra cómo aunque en la margen anterior del diente del axis se dispone una estructura de naturaleza fibrocartilaginosa, no ocurre otro tanto con la margen anterior del *foramen occipitale magnum*, donde es simplemente el pericondrio general que envuelve al occipital el que se sitúa a ese nivel en tener el aspecto histogénico ó histológico, por el momento, de fibrocartilago hialino. No podemos hablar por tanto (desde el punto de vista de su estructura) de una verdadera superficie articular entre margen anterior del diente del axis y margen anterior del *foramen occipitale magnum* en desarrollo, pero tampoco podemos hablar por el momento de que entre la citada porción del diente del axis y el arco anterior del atlas se esté organizando (y así lo observamos en la figura 14.5) superficie articular alguna.

Por otro lado, entre ligamento transversal del atlas y margen posterior de la apófisis odontoides del axis se dispone también una

clara y muy discreta interzona articular que organizará lo que nosotros conocemos como articulación transverso-odontoidea (7) (figuras 14.1A; 14.2A y 14.3A); la citada interzona articular está bien definida entre la margen anterior (en su porción mediosagital) del ligamento transverso del atlas y la margen posterior (ya con formación y de naturaleza francamente fibrocartilaginosa) del diente del axis. Entre una y otra formación todavía se observa una interzona articular con una porción media más laxa. Sigue estando, por tanto, el diente del axis y el sistema articular en relación con él más retrasado el desarrollo que el resto de los sistemas craneovertebrales.

Finalmente debemos destacar las relaciones que mantiene el conjunto con el curso ascendente de la arteria vertebral (V) (figuras 14.5; 14.4B; 14.4; 14.2 y 14.1D).

- Embrión humano: X.-4.
- Longitud 31 mm.
- Estadio: 23 de O'Rahilly.
- Cortes: Transversales de 10 micras de espesor.
- Procedencia: Embrioteca del Instituto F. Olóriz. Universidad de Granada.
- Figuras: 7.

OBSERVACIONES

Al finalizar el periodo embrionario de la morfogénesis, esto es, en embriones de 31 mm. de longitud del estadio 23 de O'Rahilly,

prácticamente los hechos morfogénicos se mantienen en relación a lo ya comentado en el embrión anterior perteneciente a las primeras horas de este mismo estadio 23 de O'Rahilly; sin embargo como el desarrollo progresa, se muestran unas pequeñas diferencias ó matizaciones en relación con los primeros momentos de este estadio 23 de O'Rahilly.

En general, la disposición, relaciones y desarrollo, tanto de la porción basilar del occipital y margen anterior del *foramen occipitale magnum* (O) (figura 15.1 y 15.2), como el atlas (A) (figura 15.1; 15.1A; 15.2; 15.2A; 15.4 y 15.5) a nivel de sus masas laterales, como su arco anterior (A) (figura 15.3), así como el axis (X) (figuras 15.4 y 15.5) y su apófisis odontoides (E) (figuras 15.1; 15.2 y 15.3), presentan un grado de desarrollo, disposición y relaciones análogos en todo a lo comentado en el embrión anterior, perteneciente a este mismo estadio 23 de O'Rahilly.

Sin embargo, aparece un hecho nuevo y diferencial en relación con lo apuntado anteriormente. Simplemente se trata del hecho del mayor grado de maduración que presentan las citadas estructuras cartilaginosas, cual si estuvieran anticipando su derrumbe y el posterior y progresivo proceso osteogénico.

Además, hemos comprobado cómo el mayor grado de maduración cartilaginosa radica precisamente a nivel de los cóndilos del occipital (C) (figuras 15.1; 15.1A; 15.2 y 15.2A), así como a nivel de las masas laterales del atlas (A) (figuras 15.1; 15.1A; 15.2 y 15.2A). Pero además, el citado proceso de maduración cartilaginosa también asienta preferentemente a nivel del arco vertebral del axis (figuras 15.4 y 15.5), el cual tiene a nivel de su arco un mayor proceso de

maduración cartilaginosa que el que pueda corresponder a su cuerpo ó incluso a la apófisis odontoides.

Por otro lado, las articulaciones craneovertebrales presentan una clara cavidad articular, tanto a nivel de la occipito-atloidea (4) (figuras 15.1; 15.1A; 15.2 y 15.2A) como a nivel de la atloxoidea lateral (5) (figuras 15.4 y 15.5). Como consecuencia de la orientación del corte, en ocasiones, no se aprecia la citada cavidad articular; sin embargo, si es posible, en determinadas secciones, poderla observar. Tal hecho es debido sólo y exclusivamente a la orientación casi tangencial del corte transverso-horizontal con relación a cada una de las cavidades articulares.

Sin embargo, el grado evolutivo que presentan las articulaciones que mantiene la apófisis odontoides es prácticamente análogo al que ya estudiamos y observamos en el embrión anterior de este mismo estadio 23 de O'Rahilly. De esa forma, la articulación que establece el ligamento transverso del atlas (1) (figuras 15.2 y 15.3) con la margen posterior de la apófisis odontoides del axis (B), esto es, lo que nosotros llamamos articulación transverso-odontoidea sigue todavía estructurada de tal forma que no hay, por ahora, el menor vestigio de cavidad articular. Hay una interzona densa, con una capa intermedia (claramente visible en este espécimen en la figura 15.3) laxa, pero aún no ha tenido lugar el proceso de delaminación celular, de la capa media de la interzona trilaminar, que organice la cavidad articular.

Otro tanto podríamos decir en relación con la articulación que establece la margen anterior de la apófisis odontoides con el arco anterior del atlas, articulación atlanto-odontoidea (6) (figura 15.3).

No hay todavía el menor vestigio de interzona articular, ya que entre una y otra estructura (al igual que ocurre entre el diente del axis y la margen anterior del *foramen occipitale magnum*) (figura 15.2) se dispone un mesenquima ambiental no denso, que nos anticipa, por tanto (con su presencia), la futura interzona articular que ha de organizarse como sabemos a ese nivel.

Por otro lado, seguimos observando la disposición del nervio hipogloso (H), formado también por dos raíces, que finalmente tras cruzar el conducto del nervio hipogloso (figura 15.1) se abre en el orificio condíleo anterior (figura 15.2). También es de destacar las relaciones que mantiene el conjunto con la arteria vertebral (V) (figuras 15.1A; 15.4 y 15.5), la cual va circulando por los agujeros costotransversarios, ya total y perfectamente organizados.

Por último, debemos destacar el alto grado evolutivo conseguido no sólo por el ligamento transversal del atlas (1) (figura 15.3), como ya hemos comentado, sino también por los ligamentos alares (2) (figuras 15.2 y 15.2A), los cuales, en estos momentos del desarrollo, ya han dejado de presentar una estructura con dos capas excéntricas densas y una concéntrica más laxa, y aparecen como un todo denso, de naturaleza ligamentosa, que anclan la margen lateral de la apófisis odontoides del axis a la cara medial de los cóndilos del occipital, muy cerca de la superficie articular de los mismos.

Finalmente, el ligamento transversal se prolonga en sentido cefálico con la banda ligamentosa que alcanzará la margen anterior del *foramen occipitale magnum*, organizando el ligamento cruciforme (1) (figuras 15.1 y 15.2), que ahora se nos presenta como una condensación ligamentosa en íntima relación con la margen posterior

de la apófisis odontoides del axis.

En estos momentos del desarrollo, por tanto, al final del periodo embrionario, en este embrión de 31 mm. de longitud, siguen (como tenemos ocasión de comprobar) manteniéndose claras relaciones entre apófisis odontoides y porción basilar del occipital, concretamente margen anterior del *foramen occipitale magnum* ó agujero occipital mayor; y son muy discretas todavía las relaciones que mantienen dicha apófisis del axis con el arco anterior del atlas (observense para ello las figuras 15.1; 15.2 y 15.3).

Igualmente, tampoco se han cerrado, ni se ha organizado, ni han culminado su organización y desarrollo, ni el arco posterior del atlas, ni la porción dorsal del arco vertebral del axis, con lo cual una y otra vértebra presentan una estructura como si fueran unas vértebras bífidas. La unión en la línea mediodorsal se realiza, como sabemos, por intermedio de la *membrana reuniens dorsalis*.

RESULTADOS ESTADIO 23 DE O'RAHILLY

En estos momentos del desarrollo, no sólo encontramos el occipital a nivel de su porción basilar y cóndilos, el atlas y el axis con su apófisis odontoides en una clara fase cartilaginosa, sino que además ese cartílago es un cartílago claramente maduro.

El hecho más definitivo y definitorio, en estos momentos iniciales del estadio 23 de O'Rahilly, es la organización de las articulaciones craneovertebrales *sensu strictu*, esto es, la organización de las articulaciones occipito-atloidea, atlo-axoidea lateral, atlanto-odontoidea y transverso-odontoidea. Llama la atención en estos momentos del desarrollo la organización de la cavidad articular occipito-atloidea, la cual aparece ya con toda nitidez y claridad en estos momentos del desarrollo.

Por otro lado, el mesénquima ambiental que entorna la interlínea articular occipito-atloidea se dispone a uno y a otro lado de la citada cavidad articular con objeto de organizar a ese nivel la futura cápsula articular.

La articulación atlo-axoidea lateral aparece como una cavidad articular bien definida (con un desarrollo y disposición análogos a cuanto hemos dicho en relación con la articulación occipito-atloidea), en la cual siguen observándose todavía algunos tractos de tejido conjuntivo que nos señalan, y denotan, restos del proceso de delaminación celular a partir de la capa media de la interzona trilaminar que está organizado la cavidad articular.

Igualmente, a nivel de la articulación atlo-axoidea lateral, el mesenquima ambiental se dispone a uno y a otro lado para organizar, de una forma también definida, la cápsula de la citada articulación.

De las márgenes laterales de la apófisis odontoides parten unas bandas ligamentosas, con una porción medial más laxa limitada por sendas bandas dorsal y ventral más densas, que nos organizan los ligamentos alares. Dichas bandas ligamentosas, de forma triangular, tienen su vértice dirigido hacia las caras mediales de los cóndilos del occipital, llegando por su extremidad justamente hasta la altura del fibrocartilago que está recubriendo los cóndilos del occipital y en íntima relación con el mismo a nivel de la implantación de la cápsula articular. Igualmente, podemos observar la presencia del ligamento transversal del atlas.

Se ponen de manifiesto, por tanto, las relaciones íntimas de vecindad que presenta con la margen medial del fibrocartilago que está revistiendo las cavidades glenoideas del atlas en desarrollo y con la cavidad de la articulación, formando una especie de muesca ó hernia que hace protrusión sobre la luz de la cavidad en desarrollo.

En estos momentos del desarrollo lo que observamos es una "cavidad articular" muy discreta, no excesivamente bien definida, entre margen anterior del diente del axis y margen anterior del *foramen occipitale magnum*.

Sin embargo, la observación detenida de la citada solución de continuidad a ese nivel nos muestra cómo aunque en la margen anterior del diente del axis se dispone una estructura de naturaleza fibrocartilaginosa, no ocurre otro tanto con la margen anterior del *foramen occipitale magnum*, donde es simplemente el pericondrio general que envuelve al occipital el que se sitúa a ese nivel sin tener el aspecto histogénico ó histológico, por el momento, de fibrocartilago hialino. No podemos hablar por tanto (desde el punto

de vista de su estructura) de una verdadera superficie articular entre margen anterior del diente del axis y margen anterior del *foramen occipitale magnum* en desarrollo, pero tampoco podemos hablar por el momento de que entre la citada porción del diente del axis y el arco anterior del atlas se esté organizando superficie articular alguna.

Por otro lado, entre ligamento transverso del atlas y margen posterior de la apófisis odontoides del axis se dispone también una clara y muy discreta interzona articular que organizará lo que nosotros conocemos como articulación transverso-odontoidea.

Sigue estando, por tanto, el diente del axis y el sistema articular en relación con él más retrasado el desarrollo que el resto de los sistemas craneovertebrales.

Al finalizar el periodo embrionario de la morfogénesis, aparece un hecho nuevo y diferencial en relación con lo apuntado anteriormente. Simplemente se trata del hecho del mayor grado de maduración que presentan las citadas estructuras cartilaginosas, cual si estuvieran anticipando su derrumbe y el posterior y progresivo proceso osteogénico.

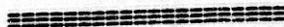
Además, hemos comprobado cómo el mayor grado de maduración cartilaginosa radica precisamente a nivel de los cóndilos del occipital, así como a nivel de las masas laterales del atlas. Pero además el citado proceso de maduración cartilaginosa también asienta preferentemente a nivel del arco vertebral del axis.

Los ligamentos alares, en estos momentos del desarrollo, ya han dejado de presentar una estructura con dos capas excéntricas densas y una concéntrica más laxa, y aparecen como un todo denso, de

naturaleza ligamentosa, que anclan la margen lateral de la apófisis odontoides del axis a la cara medial de los cóndilos del occipital, muy cerca de la superficie articular de los mismos.

En estos momentos del desarrollo, por tanto, al final del periodo embrionario, en este embrión de 31 mm. de longitud, siguen manteniéndose claras relaciones entre apófisis odontoides y porción basilar del occipital, concretamente margen anterior del *foramen occipitale magnum* ó agujero occipital mayor; y son muy discretas todavía las relaciones que mantienen dicha apófisis odontoides del axis con el arco anterior del atlas.

Igualmente, tampoco se han cerrado, ni se ha organizado, ni han culminado su organización y desarrollo, ni el arco posterior del atlas, ni la porción dorsal del arco vertebral del axis, con lo cual una y otra vértebra presentan una estructura como si fueran unas vértebras bífidas.



PROTOCOLO -7-

- Feto humano: R.I.-1.
- Longitud: 38 mm.
- Periodo fetal: Nueve semanas.
- Cortes: Transversales de 10 micras de espesor.
- Procedencia: Embrioteca del Instituto F. Olóriz. Universidad de Granada.
- Figuras: 7.

OBSERVACIONES

En la novena semana del desarrollo, al iniciarse por tanto el periodo fetal de la morfogénesis, en fetos humanos de 38 mm. (como corresponde a este espécimen R.I.-1), prosigue el desarrollo craneovertebral dentro de unos parámetros análogos a los que acabamos de ver, al final del periodo embrionario, en embriones del estadio 23 de O'Rahilly.

Sin embargo, el proceso de la morfogénesis craneovertebral da al inicio del periodo fetal un paso más, de modo que determinadas formaciones presentan un grado evolutivo mayor. Concretamente, y refiriéndonos a las estructuras cartilaginosas que están organizando los futuros moldes óseos implicados en el sistema craneovertebral, podemos comprobar el hecho significativo de que se está produciendo una intensa maduración celular no sólo a nivel fundamentalmente de los cóndilos del occipital (C) (figuras 16.1; 16.1B y 16.2), sino también a nivel de las masas laterales del atlas (figuras 16.2 y

16.4), y también a nivel preferentemente del inicio del arco vertebral del axis, concretamente a nivel del sitio donde las charreteras del axis se continúan con el pedículo vertebral (figura 16.4). En esos puntos determinados, en los cuales también estaría implicada la margen anterior del *foramen occipitale magnum* (O) (figuras 16.1 y 16.1A), progresa la maduración celular, de modo, que está empezando a iniciarse, en esos puntos concretos, el proceso por el cual se destruirá el molde cartilaginoso para que tenga lugar la osteogénesis. Tal hecho, concretamente en estos momentos del desarrollo, se marca en puntos precisos tal y como acabamos de definir.

Si fijamos ahora nuestra atención en el aspecto y grado de desarrollo alcanzado por las distintas articulaciones implicadas en el sistema craneovertebral, podremos comprobar cómo la articulación occipito-atloidea (4) (figuras 16.1; 16.1B y 16.2) presenta, al igual que ocurría al final del periodo embrionario, una clara cavidad articular, en la cual, sin embargo, quedan todavía y está surcada por trabéculas conjuntivas: restos y recuerdo de la capa media de la interzona trilaminar, que tras sufrir su correspondiente proceso de delaminación, organizó la cavidad articular.

No podemos perder de vista las relaciones que el citado sistema articular mantiene con la arteria vertebral (V) (figuras 16.1 y 16.1B) y con el primer ganglio raquídeo (1G) (figura 16.2).

Observamos también con claridad la interlínea articular atlo-axoidea lateral (5) (figuras 16.3; 16.3A y 16.4), en la cual sigue apreciándose una clara cavidad articular surcada también por trabéculas - recuerdo de la capa media de la interzona trilaminar -

e incluso podemos comprobar cómo, tanto en la articulación occipito-atloidea como en la atlo-axoidea lateral, el mesenquima ambiental se dispone organizando la capsula articular (figuras 16.1B y 16.3B).

Por otro lado, observando la disposición de la apófisis odontoides del axis, nos llama la atención cómo ya en estos momentos del periodo fetal (posiblemente por el inicio de la deflexión de la cabeza) son más marcadas y patentes las relaciones que la citada apófisis mantiene con el arco anterior del atlas; sin embargo aún en estos momentos del desarrollo, se prolonga cranealmente estableciéndose e incluso marcándose una "cavidad articular", de organización en todo distinta a la occipito-atloidea ó atlo-axoidea lateral (ya que apenas se marcó en estadios previos del desarrollo una interzona trilaminar) entre la margen anterior del *foramen occipitale magnum*, en desarrollo, y la cara anterior del diente del axis (E) (figuras 16.1 y 16.1A); articulación ó interlínea que corresponde a la articulación que temporariamente mantienen entre sí diente y occipital (6).

Sin embargo, si seguimos en dirección caudal el citado diente del axis, comprobamos cómo adquiere en mayor amplitud relaciones con el arco anterior del atlas, disponiéndose entre una y otra estructura un tejido mesenquimal laxo que en ningún momento remeda la organización de interzona articular alguna; y que nosotros señalamos con el número 6 en la figura 16.2. A ese nivel, tendrá que organizarse la articulación atlanto-odontoidea ó atlo-axoidea medial.

Igualmente, sobre la margen posterior del diente del axis, se dispone y sitúa el ligamento transversal del atlas (1) (figuras 16.1 y 16.2). El citado ligamento, que finalmente alcanza la margen medial

de las masas laterales del atlas (figura 16.3), cruza en dirección transversal sobre la cara posterior del diente del axis; a ese nivel sí se ha organizado una interzona articular trilaminar con una porción que organizará la articulación, que nosotros llamamos, transverso-odontoidea (7) (figura 16.1), con una capa media muy laxa que parece mostrar el inicio de la intranquilidad celular que llevará consigo la organización de la cavidad articular, y dos bandas más densas, una que se suma al pericondrio que recubre la cara posterior del diente del axis para organizar su fibrocartilago articular, y otra algo más delgada sobre la cara anterior del ligamento transversal para darle su correspondiente recubrimiento de fibrocartilago hialino. Pero por el momento, en estas horas del inicio del periodo fetal, no llegamos a observar manifestación alguna de cavidad articular.

Lo que sí se muestra con claridad es el curso, en el interior de los agujeros costotransversarios, de la arteria vertebral (V), que la podemos seguir en dirección ascendente en las figuras 16.4, 16.3 y 16.2. Se ha organizado (y se completa) el proceso por el cual se cierra el agujero costotransversario, que deja albergado en su interior el curso ascendente de la arteria vertebral.

Por otro lado, sigue también observándose con claridad el tubérculo anterior del atlas (A) (figuras 16.2 y 16.3).

- Feto humano: G.V.-3.
- Longitud: 41 mm.
- Periodo fetal: Nueve semanas.
- Cortes: Transversales de 10 micras de espesor.
- Procedencia: Embrioteca del Instituto F. Olóriz. Universidad de Granada.
- Figuras: 10.

OBSERVACIONES

A medida que progresa el desarrollo del sistema craneovertebral, llegados hacia la mitad de la novena semana de desarrollo en fetos humanos de 41 mm., observamos que aparecen sensibles progresos en el proceso morfogénico del sistema craneovertebral. Obviamente, los futuros elementos óseos (por ahora cartilago maduro) implicados en el sistema articular craneovertebral siguen progresando en su proceso madurativo que viene a situarse en los mismos términos y situaciones de lo que ya comentamos en el feto anterior.

Prácticamente el conjunto de elementos imbricados en este sistema articular craneovertebral se encuentran en una fase de desarrollo análoga a lo que comentamos en el feto anterior. En este sentido, podemos observar, con su típica disposición ovalada y orientados oblicuamente en sentido ventromedial, los cóndilos del occipital (C) (figuras 17.1; 17.1A; 17.1B; 17.2 y 17.3).

Concretamente, los citados cóndilos del occipital están enfrentados y articulados con las masas laterales del atlas y (en concreto en estos cortes transversales) puede seguirse casi en toda

su longitud la primera vértebra cervical, encontrándose muy manifiesta y desarrollada la imagen correspondiente a su arco anterior, con su tubérculo anterior también muy manifiesto (A) (figuras 17.1; 17.2; 17.2A y 17.3); y es fácil de localizar y diferenciar el sistema articular occipito-atloideo (4) (figuras 17.1; 17.1A; 17.1B; 17.2 y 17.3). Concretamente en el citado sistema articular encontramos una cavidad articular bien definida, pero aún permanecen trabéculas de aquella porción media de la interzona trilaminar, de modo que no se ve con entera limpieza la luz de la citada cavidad articular.

Sí observamos la organización, a partir del mesénquima ambiental, de la cápsula del citado sistema articular (figuras 17.1A y 17.1B), incluso observaremos con toda nitidez y claridad cómo, desde las márgenes laterales de la apófisis odontoides (B) (figuras 17.1; 17.1A; 17.1B y 17.2), parten sendas bandas ligamentosas que terminan alcanzando (e introduciéndose en su estructura cartilaginosa) la cara medial de los cóndilos del occipital; tales formaciones, cuya estructura y desarrollo venimos siguiendo desde los primeros momentos del estadio 18 de O'Rahilly, conforman los ligamentos alares (2) (figuras 17.1; 17.1A; 17.1B y 17.2); llamándonos la atención cómo la porción medial (que hasta ahora observábamos de naturaleza mucho más laxa) desaparece por completo, apareciendo con una estructura ya prácticamente madura de naturaleza ligamentosa.

Podemos observar, igualmente, la sincondrosis que se establece entre el arco posterior del atlas en desarrollo y las masas laterales del mismo (figura 17.3) y cómo incluso está perfectamente

conformado el agujero costotransversario de la primera vértebra cervical, por donde circula en dirección ascendente la arteria vertebral (V) (figura 17.3), la cual finalmente terminará apoyándose sobre las masas laterales del atlas para penetrar a través del *foramen occipitale magnum* (V) (figura 17.1).

Inmediatamente subyacente al atlas se dispone la segunda vértebra cervical (axis) (X) (figuras 17.4; 17.4A y 17.5), cuyo cuerpo se prolonga en dirección lateral con las charreteras ó apófisis articulares superiores, las cuales se enfrentan y articulan con la cara inferior de las masas laterales del atlas (A), estableciéndose entre unas y otras la articulación atlo-axoidea lateral (5) (figuras 17.4; 17.4A y 17.5). En este caso (y como consecuencia de la inclinación del corte) apenas se observa cavidad articular, tan sólo se insinúa su porción excéntrica en la figura 17.5. Es una manifestación como consecuencia de la sección del corte transversal que está pasando tangente a la citada interlínea articular, pero que duda cabe (y así lo apreciamos en la figura 17.5), que presenta una cavidad articular nítida y clara en cuyo contorno se está organizando (a partir del mesenquima ambiental) la cápsula articular (figuras 17.4A y 17.5).

Pero además, el cuerpo del axis se prolonga en dirección craneal con la apófisis odontoides (6) (figuras 17.1; 17.1A; 17.1B; 17.2; 17.2A; 17.3 y 17.3A). El cilindro que representa la apófisis odontoides, que al corte transversal ofrece un aspecto redondeado (casi circular), de estructura netamente cartilaginosa; observamos, cómo va perdiendo progresivamente sus relaciones con el occipital y aumentan sobremanera las correspondientes con el atlas,

concretamente con la margen posterior del arco anterior del atlas.

Hemos visto cómo de sus márgenes laterales partían los ligamentos alares; pero además, a ellos hemos de añadir ahora el ligamento transverso del atlas (1), el cual finalmente termina alcanzando la margen medial de las masas laterales del atlas (figuras 17.3 y 17.3A). El citado ligamento transverso del atlas se prolonga cranealmente (1) (figuras 17.1 y 17.2) para conformar el ligamento cruciforme, resbalando por la cara posterior de la apófisis odontoides.

El ligamento transverso termina, como decíamos, implantándose en el atlas, en la cara medial de sus masas laterales confundándose totalmente con el pericondrio que envuelve a ese nivel el atlas. Es de notar la diferencia de anchura que presenta entre su porción media (en relación con la cara posterior del diente del axis) y sus porciones laterales ensanchadas y triangulares, concretamente allí donde se implanta en la cara medial de las masas laterales del atlas. No sólo se relaciona con la cara posterior del diente del axis, sino que a ese nivel se está organizando una articulación, concretamente la articulación transverso-odontoidea (7) (figuras 17.1A; 17.1B; 17.3 y 17.3A); a ese nivel, todavía se dispone (entre la banda densa del ligamento transverso y el pericondrio del diente del axis) un tejido conjuntivo laxo, ya que aún no acaba de organizarse una cavidad articular completa.

Sin embargo, si observamos las relaciones entre la margen anterior del diente del axis y la cara posterior del arco anterior del atlas, comprobando cómo, a partir de la mitad de la novena semana de desarrollo (en fetos humanos de 41 mm. de longitud), entre

una y otra estructura se organiza, con un grado evolutivo muy avanzado, una cavidad articular, concretamente la articulación atlanto-odontoidea ó atlo-axoidea medial (6) (figuras 17.1; 17.1A; 17.1B; 17.2; 17.2A; 17.3 y 17.3A). En el interior de la citada cavidad articular se observan todavía algunos septos; sin embargo, hemos de resaltar el hecho de que en ningún momento del desarrollo hemos podido observar la organización a ese nivel de interzona articular alguna. Simplemente se disponía un tejido conjuntivo mesenquimal laxo (entre una y otra formación) que es el que finalmente, sin acertar nosotros a pronunciarlos acerca de ello, desaparece quedando unos restos de trabéculas mesenquimales para organizar la luz de la cavidad articular atlanto-odontoidea ó atlo-axoidea medial.

Igualmente, el tejido que envuelve el diente del axis, del cual parten los ligamentos alares (figuras 17.1A; 17.1B y 17.3A), presenta un aspecto de tipo pericondral siendo una banda densa, aunque con una densidad intermedia entre la propia del diente del axis y el tejido mesenquimal que entorna al conjunto; y es precisamente esa porción la que viene a limitar (concretamente a nivel de su margen anterior) la cavidad articular atlanto-odontoidea.

- Feto humano: A.M.-1.
- Longitud: 41 mm.
- Período fetal: Novena semana.
- Cortes: Sagitales de 10 micras de espesor.
- Procedencia: Embrioteca del Instituto F. Olóriz. Universidad de Granada.
- Figuras: 10.

OBSERVACIONES

En la novena semana del desarrollo, según podemos observar en las imágenes que presentamos de este feto de 41 mm., que presenta un grado evolutivo mayor que el anterior también de 41 mm., están realmente concluidos los procesos que han traído consigo la organización de los correspondientes sistemas articulares craneovertebrales.

Si hacemos una lectura ordenada de los planos de sección, que presentamos de este feto humano, podremos comprobar cómo (en dirección mediolateral) se puede seguir perfectamente, por parte del occipital, la margen anterior del *foramen occipitale magnum* (O) (figuras 18.1; 18.1A; 18.2; 18.2A; 18.3 y 18.3A), que se continúa lateralmente con la porción correspondiente a los cóndilos del occipital (C) (figuras 18.4; 18.5; 18.6 y 18.7); sin perder de vista las íntimas relaciones de vecindad que presentan los citados cóndilos del occipital no sólo con la arteria vertebral (V) (figura 18.6), sino también con el primer nervio raquídeo que observamos inmediatamente dorsal y caudal al cóndilo del occipital en la figura 18.4.

Enfrentado, y caudal con relación al occipital y los cóndilos, se dispone el atlas, del cual observamos su arco anterior (A) (figuras 18.1; 18.2; 18.2A; 18.3 y 18.3A) que se continúa obviamente en sentido lateral con sus masas laterales (A) (figuras 18.4; 18.5; 18.6 y 18.7). Inmediatamente subyacente, y formando el eje del sistema, se dispone la segunda vértebra cervical, de la cual observamos su prolongación craneal ó apófisis odontoides (B) (figuras 18.1; 18.1A; 18.2; 18.2A; 18.3 y 18.3A), así como su cuerpo (X) (figuras 18.1; 18.2 y 18.3) que se continúa en sentido lateral con sus apófisis articulares superiores ó charreteras del axis y el inicio de su pedículo (X) (figuras 18.4 y 18.5).

Igualmente podemos comprobar cómo todavía queda un recuerdo de la situación de la inicial sincondrosis que se establece entre diente del axis y cuerpo del axis, que queda marcada por una línea y una ligera estrangulación entre una y otra estructura, tal y como se puede observar en las figuras 18.1 y 18.2; precisamente a este último nivel (figura 18.2) observamos un recuerdo, en la línea mediosagital, de la notocorda ya muy involucionada en el desarrollo.

Todos estos elementos se encuentran en una fase de cartilago maduro, e incluso podemos apreciar y observar con claridad, en estos momentos del desarrollo, cómo se inicia en la porción próxima y dorsal a las masas laterales del atlas (claramente apreciable en las figuras 18.5 y 18.6) un claro proceso de derrumbamiento del muro de cartilago; iniciandose, por tanto, la invasión vascular que traerá consigo el proceso de la osificación que ya se está iniciando (concretamente a esos niveles) en la porción lateral de las masas laterales del atlas (figura 18.6).

Observamos igualmente, en estos cortes sagitales, la presencia en la línea mediosagital del *ligamentum apicis dentis* (3) (figuras 18.1; 18.1A y 18.2) que parte del borde superior y posterior del diente del axis. E igualmente podemos observar con mucha claridad, en estos fetos de 41 mm. de longitud, cómo diente del axis y margen anterior del agujero occipital pierden sus relaciones entre sí, al producirse el correspondiente descenso (por la deflexión de la cabeza) del diente del axis. Sin embargo, la interlínea articular entre atlas y apófisis odontoides del axis prolonga su cavidad articular, semejando un divertículo que se dispone y se introduce entre diente del axis y occipital (claramente observable en la figura 18.3, y su ampliación la figura 18.3A).

Pero no sólo apreciamos el *ligamentum apicis dentis*, sino que igualmente (inmediatamente dorsal al diente del axis) se dispone una condensación (ventral a la membrana tectoria) que corresponde al ligamento transversal del atlas (1) (figuras 18.1; 18.1A; 18.2 y 18.3). La citada banda ligamentosa condensada está enfrentada directamente a la margen posterior de la apófisis odontoides del axis. No podemos, tampoco, perder de vista las relaciones que, en conjunto, mantiene con la arteria vertebral (V) (figuras 18.4; 18.5; 18.6 y 18.7), así como con el primer ganglio raquídeo (1G) (figura 18.7).

Por lo que se refiere a la organización de los correspondientes sistemas articulares, no sólo observamos (como ya hemos comentado) los restos de la sincondrosis entre cuerpo del axis y apófisis odontoides - a nivel de su base de implantación - (figuras 18.1 y 18.2), sino igualmente el sistema articular occipito-atloideo que se establece entre los cóndilos del occipital (C) y las masas laterales

del atlas (A) y que referenciamos con el número 4 en las figuras 18.4, 18.5, 18.6 y 18.7.

El citado sistema articular se nos presenta con una cavidad articular totalmente definida y amplia, pero en la cual todavía se observan algunos tractos conjuntivos; no está totalmente limpia, por tanto, la luz de la cavidad articular occipito-atloidea. Su cápsula articular - condensación del mesenquima ambiental - también aparece claramente definida en las márgenes anterior y posterior del citado sistema articular.

Igualmente, por su cara inferior las masas laterales del atlas se articulan con las apófisis articulares superiores del axis, formando la articulación atlo-axoidea lateral (5) (figuras 18.4; 18.5 y 18.6), la cual ofrece una cavidad articular amplia, clara, con algunos tractos conjuntivos y con la organización también definida de su cápsula articular en su margen anterior y posterior, como condensación del mesenquima ambiental.

Por su parte, la apófisis odontoides organiza y se articula con el arco anterior del atlas formando a ese nivel la articulación atlanto-odontoidea ó atlo-axoidea medial (6) (figuras 18.1; 18.2; 18.2A; 18.3 y 18.3A). En sentido mediolateral, podremos comprobar cómo la citada cavidad articular (ya perfectamente definida y con algunos tractos conjuntivos) se expande a uno y a otro lado - en sentido lateral - con sendos divertículos que se introducen (y establecen una, a modo de articulación) entre margen anterior del *foramen occipitale magnum* y diente del axis; tal como se observa en las figuras 18.3 y 18.3A. Es una cavidad articular, por tanto (según pensamos nosotros), que si bien establece y facilita la articulación

entre atlas y apófisis odontoides, también colabora para articular (en estos momentos del desarrollo), con su correspondiente condensación de futuro cartílago hialino, la margen anterior del agujero occipital mayor y el diente del axis.

Igualmente, también en estos momentos del desarrollo, aparece muy definida una clara interlínea articular que establece la correspondiente articulación entre la cara posterior del diente del axis y el ligamento transverso, articulación que nosotros llamamos transverso-odontoidea (7) (figuras 18.1; 18.2 y 18.3). La citada interlínea articular aparece absolutamente clara en estos momentos del desarrollo, con algunos tractos conjuntivos, y su suelo está formado por un tejido conjuntivo mesenquimal (condensación del mesenquimal ambiental) que se dispone inmediatamente subyacente al ligamento transverso.

Es clara y manifiesta la relación que mantiene el *ligamentum apicis dentis* (3) con el borde y margen superior de la superficie articular (que está organizando el correspondiente cartílago hialino) y que se dispone en la margen posterior del diente del axis; y esa continuidad la observamos con toda claridad en la línea mediosagital en la figura 18.1A.

Quiere decir que, en estos momentos del desarrollo, en fetos humanos de la novena semana (al final de ella), en los 41 mm. de longitud, queda completamente definido el sistema articular craneovertebral; con todas las cavidades articulares, implicadas en el sistema, absolutamente bien definidas aunque aún permanecen algunos tractos conjuntivos en la luz de los citados sistemas articulares.

RESULTADOS NOVENA SEMANA DEL DESARROLLO

En la novena semana del desarrollo, al iniciarse por tanto el periodo fetal de la morfogénesis, podemos comprobar el hecho significativo de que se está produciendo una intensa maduración celular no sólo a nivel fundamentalmente de los cóndilos del occipital, sino también a nivel de las masas laterales del atlas, y también a nivel preferentemente del inicio del arco vertebral del axis, concretamente a nivel del sitio donde las charreteras del axis se continúan con el pedículo vertebral.

La articulación occipito-atloidea presenta, al igual que ocurría al final del periodo embrionario, una clara cavidad articular, en la cual, sin embargo, quedan todavía y está surcada por trabéculas conjuntivas.

La interlínea articular atlo-axoidea lateral, en la cual sigue apreciándose una clara cavidad articular surcada también por trabéculas - recuerdo de la capa media de la interzona trilaminar - e incluso podemos comprobar cómo, tanto en la articulación occipito-atloidea como en la atlo-axoidea lateral, el mesenquima ambiental se dispone organizando la cápsula articular.

Por otro lado, observando la disposición de la apófisis odontoides del axis, nos llama la atención cómo ya en estos momentos del periodo fetal son más marcadas y patentes las relaciones que la citada apófisis mantiene con el arco anterior del atlas; sin embargo, aún en estos momentos del desarrollo, se prolonga cranealmente estableciéndose e incluso marcándose una "cavidad articular", de organización en todo distinta a la occipito-atloidea ó atlo-axoidea lateral (ya que apenas se marcó en estadios

previos del desarrollo una interzona trilaminar) entre la margen anterior del *foramen occipitale magnum*, en desarrollo, y la cara anterior del diente del axis.

Sin embargo, en dirección caudal el citado diente adquiere en mayor amplitud relaciones con el arco anterior del atlas, disponiéndose entre una y otra estructura un tejido mesenquimal laxo que en ningún momento remeda la organización de interzona articular alguna. A ese nivel, tendrá que organizarse la articulación atlanto-odontoidea ó atlo-axoidea medial.

Sobre la margen posterior del diente del axis, se dispone y sitúa el ligamento transverso del atlas, que finalmente alcanza la margen medial de las masas laterales del atlas, cruza en dirección transversal sobre la cara posterior del diente del axis; a ese nivel sí se ha organizado una interzona articular trilaminar con una porción que organizará la articulación, que nosotros llamamos, transverso-odontoidea, con una capa media muy laxa que parece mostrar el inicio de la intranquilidad celular que llevará consigo la organización de la cavidad articular, y dos bandas más densas, una que se suma al pericondrio que recubre la cara posterior del diente del axis para organizar su fibrocartilago articular, y otra algo más delgada sobre la cara anterior del ligamento transverso para darle su correspondiente recubrimiento de fibrocartilago hialino. Pero por el momento, en estas horas del inicio del periodo fetal, no llegamos a observar manifestación alguna de cavidad articular.

Hacia la mitad de la novena semana de desarrollo los futuros elementos óseos (por ahora cartilago maduro) implicados en el sistema articular craneovertebral siguen progresando en su proceso

madurativo que viene a situarse en los mismos términos y situaciones de lo que ya comentamos en el feto anterior.

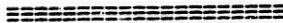
Entre la margen anterior del diente del axis y la cara posterior del arco anterior del atlas, a partir de la mitad de la novena semana de desarrollo se organiza, con un grado evolutivo muy avanzado, una cavidad articular, concretamente la articulación atlanto-odontoidea ó atlo-axoidea medial. En el interior de la citada cavidad articular se observan todavía algunos septos; sin embargo, hemos de resaltar el hecho de que en ningún momento del desarrollo hemos podido observar la organización a ese nivel de interzona articular alguna. Simplemente se disponía un tejido conjuntivo mesenquimal laxo (entre una y otra formación) que es el que finalmente, sin acertar nosotros a pronunciarnos acerca de ello, desaparece quedando unos restos de trabéculas mesenquimales para organizar la luz de la cavidad articular atlanto-odontoidea ó atlo-axoidea medial.

Igualmente, el tejido que envuelve el diente del axis presenta un aspecto de tipo pericondral siendo una banda densa, aunque con una densidad intermedia entre la propia del diente del axis y el tejido mesenquimal que entorna al conjunto; y es precisamente esa porción la que viene a limitar (concretamente a nivel de su margen anterior) la cavidad articular atlanto-odontoidea. Así pues, en estos momentos del desarrollo ha hecho su aparición una nueva cavidad articular (la atlanto-odontoidea).

Igualmente, también en estos momentos del desarrollo, aparece muy definida una clara interlínea articular que establece la correspondiente articulación entre la cara posterior del diente del

axis y el ligamento transverso, articulación que nosotros llamamos transverso-odontóidea. La citada interlínea articular aparece absolutamente clara en estos momentos del desarrollo, con algunos tractos conjuntivos, y su suelo está formado por un tejido conjuntivo mesenquimal (condensación del mesenquimal ambiental) que se dispone inmediatamente subyacente al ligamento transverso.

En fetos humanos de la novena semana (al final de ella), queda, por tanto, completamente definido el sistema articular craneovertebral; con todas las cavidades articulares, implicadas en el sistema, absolutamente bien definidas aunque aún permanezca algunos tractos conjuntivos en la luz de los citados sistemas articulares.



PROTOCOLO -8-

- Feto humano: G.V.-1.
- Longitud: 45 mm.
- Periodo fetal: Diez semanas.
- Cortes: Transversales de 12 micras de espesor.
- Procedencia: Embrioteca del Instituto F. Olóriz. Universidad de Granada.
- Figuras: 5.

OBSERVACIONES

Al inicio de la décima semana del desarrollo, prácticamente están definidas, tanto la morfología como la estructura y relaciones del sistema craneovertebral; integrado por los cóndilos del occipital, el atlas (con sus masas laterales), y la segunda vértebra cervical (axis).

El proceso de maduración del molde de cartilago progresa, al igual que lo hace el proceso que trae consigo la organización de los correspondientes sistemas articulares. En este sentido, se nos pone de manifiesto el sistema articular que forman entre sí los cóndilos del occipital (C) con las masas laterales del atlas (A) (figuras 19.1 y 19.2); esto es, la articulación occipito-atloidea (4) (figuras 19.1 y 19.2), la cual presenta una clara cavidad articular, todavía surcada por algunos septos ó tabiques. La citada cavidad articular presenta igualmente una especie de divertículo ó expansión medial (con luz) claramente visible, en estos momentos del desarrollo, en la

sección correspondiente a la figura 19.2; e igualmente comprobamos a este nivel la formación capsular - a partir del mesenquima ambiental - y cómo está cubierta su cara profunda por una muy sutil banda que esboza la sinovial articular.

Precisiones análogas, en lo que se refiere al desarrollo, podemos hacer en relación con la articulación que se establece entre la cara inferior de las masas laterales del atlas (A) y las apófisis articulares superiores ó charreteras del axis (X); nos referimos, lógicamente, a la articulación atlo-axoidea lateral (5) (figuras 19.4 y 19.5), cuya interlínea articular y cuya cavidad articular aparece totalmente clara con sendas expansiones diverticulares en sentido dorsal (figura 19.4) y ventral (figura 19.5). Presenta un grado evolutivo en todo análogo al que ofrece la articulación occipito-atloidea.

Igualmente, hemos de destacar el hecho de la perfecta y completa organización del agujero costotransversario del atlas, en cuyo interior circula arteria vertebral (V), la cual observamos con claridad en las figuras 19.4 y 19.5.

Un elemento significativo en la morfogénesis del sistema craneovertebral que, como consecuencia de su desarrollo un tanto "distinto" al resto de las formaciones, no es otro que la apófisis odontoides del axis (E) (figuras 19.1 y 19.3). La citada apófisis odontoides, por su extremidad más craneal, sigue manteniendo una clara relación de vecindad con la margen anterior del *foramen occipitale magnum* (O) (figura 19.1). Entre una y otra estructura se dispone un mesenquima muy vascularizado.

Además, podemos comprobar cómo, de la margen lateral de la

apófisis odontoides, parten unas bandas ligamentosas perfectamente estructuradas que terminan alcanzando la margen medial de los cóndilos del occipital (C) y que corresponden a los ligamentos alares (2) (figuras 19.2 y 19.3). Inmediatamente ventral a las citadas bandas ligamentosas se dispone un mesenquima muy vascularizado, que en dirección craneal se introduce entre apófisis odontoides y margen anterior del *foramen occipitale magnum*, como acabamos de comentar.

Pero hemos de destacar también la presencia de otro elemento ligamentoso trascendente. En situación caudal, con relación a los ligamentos alares, se dispone (relacionándose con la cara dorsal del diente del axis) otra banda ligamentosa más estrecha que la que conforma los ligamentos alares, y que corresponde obviamente al ligamento transversal del atlas (1) (figuras 19.1 y 19.3). El citado ligamento se prolonga cranealmente conformando el ligamento cruciforme (figura 19.1) y termina lateralmente alcanzando la cara medial de las masas laterales del atlas.

Pero quizás el hecho más trascendente es que aquella interzona articular que se disponía entre ligamento transversal y cara posterior del diente del axis, que iba a conformar la interzona articular transversal-odontoides (7), presenta ya una luz (todavía surcada por bandas ó trabéculas ciertamente más amplias que aquellas que se disponen en la interzona occipital-atloidea, por ejemplo) y que está organizando la correspondiente cavidad articular transversal-odontoides (7) (figura 19.3).

Por otro lado, entre la margen anterior del diente del axis y la cara posterior del arco anterior del atlas (tal como se observa

con claridad en la figura 19.3) se organiza una cavidad articular claramente manifiesta; cavidad articular que corresponde a la articulación atlanto-odontoidea (6), en la cual es muy patente la presencia de una banda trabecular casi completa que la cruza en dirección transversal. A uno y otro lado la citada cavidad articular está cerrada por la correspondiente cápsula articular organizada por el mesenquima ambiental.

Finalmente, hemos de destacar la notable y densa vascularización que se dispone a nivel del mesenquima que entorna (en sentido lateral y ventral) la imagen cartilaginosa del diente del axis. Vasos que son interesados en los cortes transversales y que observamos con toda claridad en las figuras 19.1, 19.2 y 19.3.

- Feto humano: M.A.-3.
- Longitud: 46 mm.
- Periodo fetal: Diez semanas.
- Cortes: Transversales de 12 micras de espesor.
- Procedencia: Embrioteca del Instituto F. Olóriz. Universidad de Granada.
- Figuras: 7.

OBSERVACIONES

El desarrollo del sistema articular craneovertebral progresa de tal forma que, al inicio de la décima semana del desarrollo (como corresponde a este feto y al analizado anteriormente), prácticamente está culminado el proceso de organización de los distintos elementos

que intervienen en el sistema craneovertebral. Las futuras estructuras óseas permanecen aún en fase de cartilago maduro; en este sentido podemos señalar la margen anterior del *foramen occipitale magnum* (O) (figuras 20.1; 20.2; 20.2A y 20.3), así como aquellas expansiones de los basi y exoccipitales que han organizado los cóndilos del occipital (C) (figura 20.4).

De modo análogo, podemos seguir la disposición del arco anterior del atlas y sus masas laterales (A) (figuras 20.1; 20.1A; 20.2; 20.2A; 20.3; 20.4 y 20.5), comprobando cómo, por intermedio de las carillas que se están organizando en sus masas laterales, cranealmente a través de su cavidad glenoidea, se articula con los cóndilos del occipital (C) (figura 20.4) y en dirección caudal, se articula con la apófisis articular superior que presenta la segunda vértebra cervical (axis) (X) (figuras 20.1 y 20.2, lado izquierdo; y 20.5, lado derecho).

Como decíamos, en estas estructuras que acabamos de mencionar la morfogénesis progresa de tal forma que son muy pocas las variantes que podemos encontrar en relación a lo ya descrito en el feto anterior e incluso en la novena semana del desarrollo. Destacar, si acaso, nuevamente la interlínea articular occipito-atloidea (4) (figura 20.4) con una clara cavidad articular y unos divertículos ó expansiones lateral y medial, en la cual todavía quedan algunos restos de trabéculas de la interzona trilaminar (concretamente de la capa media de dicha interzona trilaminar).

La interlínea articular atlo-axoidea lateral (5) (figuras 20.1 y 20.2, lado izquierdo; y 20.5, lado derecho) también podemos seguirla. Sin embargo, como consecuencia de la orientación del corte, aparecen

en claro contacto las superficies recubiertas de cartilago hialino en desarrollo, tanto por parte del atlas como por parte del axis. Sin embargo, en el lado derecho de la figura 20.5 aunque tal circunstancia se mantiene, observamos cómo en sentido dorsolateral y ventromedial aparecen unas pequeñas dehiscencias que corresponden a sendos divertículos, que se establecen a nivel de esas superficies articulares.

En cualquier caso, tanto en uno como en otro sistema articular, está perfectamente estructurada la cápsula articular, organizada a partir del mesenquima ambiental, y recubierta por una delgada lámina de sinovial articular (extremos estos, que pueden observarse en la figura 20.4).

El otro elemento directamente implicado en el sistema articular craneovertebral es, obviamente, la apófisis odontoides del axis (E) (figuras 20.1; 20.1A; 20.2; 20.2A y 20.3), la cual (en clara fase de cartilago maduro) se prolonga cranealmente hasta alcanzar la margen anterior del *foramen occipitale magnum* (figuras 20.1; 20.1A y 20.2). Sin embargo, como consecuencia del proceso de deflexión de la cabeza, ya son más claras y manifiestas las relaciones que la citada apófisis odontoides mantiene con el arco anterior del atlas (figuras 20.1; 20.1A; 20.2; 20.2A y 20.3).

Llama la atención cómo, en torno al diente del axis, se dispone un mesenquima denso que forma una especie de anillo en derredor de su envuelta pericondral. Igualmente observamos cómo este mesenquima que se dispone en derredor suyo, está muy vascularizado (figuras 20.1A; 20.2A y 20.3). Incluso observamos cómo el diente del axis todavía está cruzado (aunque ya en clara involución) por la imagen

de la notocorda.

En relación con el diente del axis se organizan dos importantes refuerzos ligamentosos. Nos estamos refiriendo, en primer lugar, a dos anchas bandas ligamentosas que parten de las márgenes laterales del diente del axis y que, desde este origen (figuras 20.1; 20.1A; 20.2; 20.2A y 20.3), terminan alcanzando e implantándose en la margen medial de los cóndilos del occipital (C) (figura 20.4). Tales refuerzos ligamentosos están organizando, ya perfectamente desarrollados, los ligamentos alares (2). Observamos en estas imágenes cómo la implantación de los ligamentos alares en la cara medial de los cóndilos del occipital ya se realiza a clara distancia de donde se situaba la interzona articular trilaminar y donde ahora se dispone la cavidad articular.

El otro refuerzo ligamentoso, de disposición transversal, corresponde al ligamento transversal del atlas (1) (figuras 20.1; 20.1A; 20.2; 20.2A y 20.3). La citada banda ligamentosa salta (como podemos observar perfectamente en la figura 20.1 y en su ampliación la figura 20.1A) desde la cara medial de las masas laterales del atlas, de uno a otro lado, relacionándose y estableciendo la correspondiente articulación con la cara posterior del diente del axis.

Concretamente, y en relación con dicha apófisis odontoides, se organizan dos importantes sistemas articulares. Uno, aquél que articula la margen anterior del diente del axis con la cara posterior del arco del atlas, mandando un discreto divertículo que se dispone entre diente del axis y occipital, y que corresponde a la articulación atlanto-odontoides (6) (figuras 20.1; 20.1A; 20.2; 20.2A

y 20.3). En relación con la citada superficie articular, podemos comprobar en estos momentos del desarrollo cómo el mesénquima que se dispone en torno al pericondrio que envuelve al diente del axis, a nivel justamente donde va a establecerse el correspondiente sistema articular, se condensa para organizar a partir de ese momento el cartilago hialino articular. Otro tanto le ocurre al mesenquima que se dispone inmediatamente dorsal ó posterior al arco anterior del atlas; entre uno y otro se establece una cavidad articular en la cual todavía quedan algunos importantes septos ó tabiques, uno muy marcado concretamente el que aparece en la figura 20.1A, que se dispone cruzando transversalmente la correspondiente cavidad articular. Sin embargo, craneal y caudal con relación al mismo, se puede establecer el tránsito ó paso entre sendas porciones de la cavidad articular.

El mesénquima ambiental se dispone en torno a la cavidad articular organizando la cápsula de esa articulación (figuras 20.1A y 20.2A), recubierta por una delgada lámina organizadora de la sinovial articular.

Precisiones análogas podemos hacer en relación con la articulación que se organiza entre la margen anterior del ligamento transversal del atlas y la margen posterior de la apófisis odontoides del axis; entre una y otra se establece la articulación que conocemos nosotros como transversal-odontoides (7) (figuras 20.1; 20.1A; 20.2; 20.2A y 20.3). En la citada articulación se observa con claridad una cavidad articular bien manifiesta, en la cual sin embargo aún permanecen trabéculas mesenquimales que proceden de la capa media de la inicial interzona trilaminar. Igualmente es muy

manifiesto cómo el mesénquima (que comentábamos se dispone alrededor del diente del axis) a ese nivel se condensa anticipándonos la organización del futuro cartilago hialino.

Del mismo modo, sobre la cara ventral del ligamento transversal del atlas, a nivel de la articulación transversal-odontoidea, se dispone una muy delgada lámina que se adosa a la margen anterior del citado ligamento transversal y que formará la delgada cubierta de cartilago hialino que establecerá el par cinemático articular entre una porción ligamentosa y la otra porción todavía cartilaginosa y futuro hueso.

Están, por tanto, muy claras y manifiestas no sólo las interlíneas articulares occipito-atloidea (4) y atlo-axoidea (5), sino también claramente manifiestas las articulaciones que establece el diente del axis con la margen posterior del arco anterior del atlas (6) y con la margen anterior del ligamento transversal del atlas (7).

- Feto humano: X.-8.
- Longitud: 50 mm.
- Periodo fetal: Décima semana.
- Cortes: Sagitales de 12 micras de espesor.
- Procedencia: Embrioteca del Instituto F. Olóriz. Universidad de Granada.
- Figuras: 8.

OBSERVACIONES

Los últimos momentos de la décima semana de desarrollo, como corresponde a este feto humano de 50 mm. de longitud cortado sagitalmente, nos ilustran sobre algunos hechos nuevos que se ponen de manifiesto dentro del conjunto del sistema articular craneovertebral. Concretamente, y como hemos venido analizando hasta ahora, los futuros elementos óseos que formarán parte de las articulaciones craneovertebrales, hemos visto cómo hasta ahora, aparecían en una clara fase de cartilago maduro. Sin embargo, a partir de los 50 mm. de longitud, a partir por tanto del final de la décima semana de desarrollo, podemos comprobar cómo comienza el proceso por el cual se derrumba el cartilago hialino para preparar el inicio de la osteogénesis.

Tales hechos se nos ponen de manifiesto con claridad a nivel de la porción correspondiente a la margen anterior del *foramen occipitale magnum* (O) (figuras 21.1 y 21.2), así como a nivel de la base de implantación y cara craneal de los cóndilos del occipital (C) (figuras 21.5 y 21.6), e igualmente a nivel de los futuros pedículos del atlas (A) y del axis (X) (figuras 21.5 y 21.6). Sin

embargo, tal proceso (por el cual se produce el derrumbamiento del cartilago maduro) no acontece por el momento en aquellas porciones que están directamente implicadas en los sistemas articulares craneovertebrales, esto es, cóndilos del occipital, masas laterales del atlas y apófisis articulares superiores del axis.

Estos cortes sagitales nos ilustran también lo suficiente como para identificar y señalar el primer ganglio raquídeo cervical (1G) (figuras 21.5 y 21.6), y concretamente se aprecia con claridad apoyado sobre el futuro pedículo del atlas, a nivel del inicio del arco posterior del mismo, e inmediatamente ventral a él, el curso de la arteria vertebral (V), la cual tras apoyarse y formar el surco correspondiente sobre el atlas remonta para introducirse por el *foramen occipitale magnum* (proceso que puede seguirse en la figura 21.4).

Hechas estas apreciaciones, pasamos inmediatamente a prestar atención al grado evolutivo alcanzado por las articulaciones craneovertebrales; concretamente el sistema articular occipito-atloideo (4) (figuras 21.3; 21.4; 21.5 y 21.6) nos muestra, como hemos observado en otros especímenes, el claro contacto que establece entre sí el par kinématico articular. Sin embargo, podemos observar parte de la cavidad articular en aquellos divertículos que ya los observábamos en dirección lateral y medial y que ahora los observamos en dirección ventral y dorsal (tal y como se aprecia en las figuras 21.4; 21.5 y 21.6). Observándose muy marcado sobre todo el divertículo dorsal de ese sistema articular que llega casi a alcanzar el curso de la arteria vertebral (V) (figuras 21.5 y 21.6).

Por lo que se refiere al sistema ó interlínea articular atlo-

axoidea lateral (5) (figuras 21.3; 21.4; 21.5 y 21.6) podemos hacer precisiones análogas. El par kinemático articular está completamente cerrado y podemos observar también sendos divertículos (aunque de menor entidad en dirección ventral y dorsal), que se expanden como expansiones de la cavidad articular atlo-axoidea lateral.

En estos sistemas articulares nuevamente hacemos mención al hecho de la organización de la cápsula articular a partir del mesenquima ambiental; y de dicha cápsula articular, en estos cortes sagitales observamos obviamente, su margen anterior y su margen posterior, recubierta por una fina capa de sinovial articular.

Otro de los sistemas articulares poco estudiados en cuanto a su organización, integrados en el sistema articular craneovertebral, son las articulaciones que se disponen en relación con el diente del axis. En cortes practicados a nivel de la línea mediosagital se observa cómo el cuerpo del axis se prolonga en dirección craneal con su apófisis odontoides (figuras 21.1; 21.1A; 21.2 y 21.2A). En este sentido, se nos pone de manifiesto en estos momentos del desarrollo que, como consecuencia de la deflexión de la cabeza, prácticamente se pierden las relaciones que (hasta estos momentos, hemos observado) mantenían claramente entre sí el diente del axis (en su porción apical) y el hueso occipital a nivel de la margen anterior del agujero occipital mayor. Uno y otro se encuentra a cierta distancia, separados entre sí por un mesenquima laxo muy vascularizado.

Pero también creemos oportuno hacer mención a las relaciones ya muy claras que mantienen entre sí la margen anterior del diente del axis y el arco anterior del atlas. Entre una y otra estructura se organiza una cavidad articular claramente visible en estos

momentos del desarrollo que corresponde a la articulación atlanto-odontoidea (6) (figuras 21.1; 21.1A; 21.2 y 21.2A); en estos cortes sagitales se nos muestra con mucha claridad dicha cavidad articular. Nos llama la atención, en ella, cómo está cruzada (en dirección craneocaudal) por una discreta trabécula incompleta de naturaleza mesenquimal que prácticamente trata de organizar un doble compartimento en dicha articulación, de modo que nos dividiría el conjunto en una cámara anterior y una cámara posterior dentro de dicha articulación atlanto-odontoidea, perfectamente intercomunicadas entre sí.

Nos llama también la atención el hecho de que, tanto sobre la margen anterior del diente del axis como sobre la margen posterior del arco anterior del atlas, se dispone un material de naturaleza mesenquimal, análogo al mesenquima ambiental, que se condensa especialmente a esos niveles para organizar, pensamos nosotros, el futuro cartílago hialino. Ese material, de naturaleza mesenquimal, es el que hemos visto (a lo largo de todo el desarrollo) que se disponía entre diente del axis y arco anterior del atlas sin organizar (y así lo hemos comprobado durante el desarrollo) ninguna interzona articular *sensu strictu* a ese nivel.

Igualmente, sobre la cara posterior del diente del axis, se dispone el ligamento transverso (1), el cual se remonta cranealmente con el ligamento cruciforme. Entre ligamento transverso y la cara posterior del diente del axis se organiza una cavidad articular, bien definida en estos momentos del desarrollo, que es la articulación que nosotros llamamos transverso-odontoidea (7) (figuras 21.2). La citada articulación también se ve surcada por algunos restos de

trabéculas; siendo de destacar, igualmente, el mesenquima laxo que se dispone sobre la margen posterior del diente del axis justamente a nivel de dicha cavidad articular.

RESULTADOS DECIMA SEMANA DEL DESARROLLO

Al inicio de la décima semana del desarrollo prácticamente está culminado el proceso de organización de los distintos elementos que intervienen en el sistema craneovertebral. Las futuras estructuras óseas permanecen aún en fase de cartilago maduro.

La interlínea articular occipito-atloidea con una clara cavidad articular y unos divertículos ó expansiones lateral y medial, en la cual todavía quedan algunos restos de trabéculas de la interzona trilaminar. La interlínea articular atlo-axoidea lateral también podemos seguirla.

Tanto en uno como en otro sistema articular, está perfectamente estructurada la cápsula articular, organizada a partir del mesenquima ambiental, y recubierta por una delgada lámina de sinovial articular.

La apófisis odontoides del axis en clara fase de cartilago maduro se prolonga cranealmente hasta alcanzar la margen anterior del *foramen occipitale magnum*. Sin embargo, como consecuencia del proceso de deflexión de la cabeza, ya son más claras y manifiestas las relaciones que la citada apófisis odontoides mantiene con el arco anterior del atlas.

Llama la atención cómo, en torno al diente del axis, se dispone un mesenquima denso que forma una especie de anillo en derredor de su envuelta pericondral. Igualmente observamos cómo este mesenquima que se dispone en derredor suyo, está muy vascularizado.

En relación con el diente del axis se organizan dos importantes refuerzos ligamentosos. Nos estamos refiriendo, en primer lugar, a dos anchas bandas ligamentosas que parten de las

márgenes laterales del diente del axis y que, desde este origen, terminan alcanzando e implantándose en la margen medial de los cóndilos del occipital. Tales refuerzos ligamentosos están organizando, ya perfectamente desarrollados, los ligamentos alares. Observamos cómo la implantación de los ligamentos alares en la cara medial de los cóndilos del occipital ya se realiza a clara distancia de donde se situaba la interzona articular trilaminar y donde ahora se dispone la cavidad articular.

El otro refuerzo ligamentoso, de disposición transversal, corresponde al ligamento transverso del atlas, que salta desde la cara medial de las masas laterales del atlas, de uno a otro lado, relacionándose y estableciendo la correspondiente articulación con la cara posterior del diente del axis.

En relación con dicha apófisis odontoides, se organizan dos importantes sistemas articulares. Uno corresponde a la articulación atlanto-odontoidea. En relación con la citada superficie articular, podemos comprobar en estos momentos del desarrollo cómo el mesénquima que se dispone en torno al pericondrio que envuelve al diente del axis, a nivel justamente donde va a establecerse el correspondiente sistema articular, se condensa para organizar a partir de ese momento el cartilago hialino articular. Otro tanto le ocurre al mesenquima que se dispone inmediatamente dorsal ó posterior al arco anterior del atlas; entre uno y otro se establece una cavidad articular en la cual todavía quedan algunos importantes septos ó tabiques, uno muy marcado concretamente el que aparece en la figura 20.1A, que se dispone cruzando transversalmente la correspondiente cavidad articular. Sin embargo, craneal y caudal con

relación al mismo, se puede establecer el tránsito ó paso entre sendas porciones de la cavidad articular.

En la articulación transverso-odontoidea se observa con claridad una cavidad articular bien manifiesta, en la cual sin embargo aún permanecen trabéculas mesenquimales que proceden de la capa media de la inicial interzona trilaminar. Igualmente es muy manifiesto cómo el mesénquima que se dispone alrededor del diente del axis a ese nivel, se condensa anticipándonos la organización del futuro cartilago hialino.

Están, por tanto, muy claras y manifiestas no sólo las interlíneas articulares occipito-atloidea y atlo-axoidea, sino también claramente manifiestas las articulaciones que establece el diente del axis con la margen posterior del arco anterior del atlas y con la margen anterior del ligamento transverso del atlas.

Los últimos momentos de la décima semana de desarrollo nos ilustran sobre algunos hechos nuevos que se ponen de manifiesto dentro del conjunto del sistema articular craneovertebral. Concretamente, los futuros elementos óseos que formarán parte de las articulaciones craneovertebrales, a partir de los 50 mm. de longitud, a partir por tanto del final de la décima semana de desarrollo, podemos comprobar cómo comienza el proceso por el cual se derrumba el cartilago hialino para preparar el inicio de la osteogénesis.

Tales hechos se nos ponen de manifiesto con claridad a nivel de la porción correspondiente a la margen anterior del *foramen occipitale magnum*, a nivel de la base de implantación y cara craneal de los cóndilos del occipital, e igualmente a nivel de los futuros pedículos del atlas y del axis.

Se nos pone de manifiesto en estos momentos del desarrollo que, como consecuencia de la deflexión de la cabeza, prácticamente se pierden las relaciones que (hasta estos momentos, hemos observado) mantenían claramente entre sí el diente del axis (en su porción apical) y el hueso occipital a nivel de la margen anterior del agujero occipital mayor. Uno y otro se encuentra a cierta distancia, separados entre sí por un mesenquima laxo muy vascularizado.

Pero también creemos oportuno hacer mención a las relaciones ya muy claras que mantienen entre sí la margen anterior del diente del axis y el arco anterior del atlas. Entre una y otra estructura se organiza una cavidad articular claramente visible en estos momentos del desarrollo que corresponde a la articulación atlanto-odontoidea. Nos llama la atención, en ella, cómo está cruzada por una discreta trabécula incompleta de naturaleza mesenquimal que prácticamente trata de organizar un doble compartimento en dicha articulación, de modo que nos dividiría el conjunto en una cámara anterior y una cámara posterior dentro de dicha articulación atlanto-odontoidea, perfectamente intercomunicadas entre sí.

Nos llama también la atención el hecho de que, tanto sobre la margen anterior del diente del axis como sobre la margen posterior del arco anterior del atlas, se dispone un material de naturaleza mesenquimal, para organizar el futuro cartilago hialino. Ese material, de naturaleza mesenquimal, es el que hemos visto que se disponía entre diente del axis y arco anterior del atlas sin organizar ninguna interzona articular *sensu strictu* a ese nivel.

Sobre la cara posterior del diente del axis, se dispone el ligamento transverso. Entre ligamento transverso y la cara posterior

del diente del axis se organiza una cavidad articular, bien definida en estos momentos del desarrollo, que es la articulación que nosotros llamamos transverso-odontoidea. La citada articulación también se ve surcada por algunos restos de trabéculas; siendo de destacar, igualmente, el mesenquima laxo que se dispone sobre la margen posterior del diente del axis justamente a nivel de dicha cavidad articular.

Hay algunos hechos diferenciativos en estos últimos momentos de la décima semana del desarrollo, cuales son: el inicio del proceso de derrumbamiento del cartilago para iniciarse posterior e inmediatamente el proceso de la osificación de los elementos craneovertebrales; así como la clara definición de las cavidades articulares transverso-odontoidea y atlanto-odontoidea, las cuales todavía se ven surcadas por algunas trabéculas mesenquimales; y llamamos la atención, igualmente, en el mesénquima ambiental que se dispone, sobre margen posterior del arco anterior del atlas y margen anterior de la apófisis odontoides, limitando la interlínea articular atlanto-odontoidea y cómo ese mesénquima está tremendamente vascularizado y tiene estructura análoga (sólo que más denso) al mesenquima ambiental que se dispone, por ejemplo, entre vértice de la apófisis odontoides y la margen anterior del *foramen occipitale magnum*.

=====

PROTOCOLO -9-

- Feto humano: M.A.-1.
- Longitud: 52 mm.
- Periodo fetal: Once semanas.
- Cortes: Transversales de 12 micras de espesor.
- Procedencia: Embrioteca del Instituto F. Olóriz. Universidad de Granada.
- Figuras: 18.

OBSERVACIONES

La once semana del desarrollo nos muestra cómo el sistema articular craneovertebral progresa, aunque discretamente, sobre todo a nivel de la organización de sus correspondientes cavidades articulares.

Las secciones que presentamos, de este feto humano de 52 mm. cortado transversal y oblicuamente, nos ponen de manifiesto cómo, aún en este espécimen, se mantienen relaciones entre el diente del axis (B) y la margen anterior del *foramen occipitale magnum* (O) (figuras 22.1; 22.2 y 22.3); y cómo, sin embargo, a ese nivel entre una y otra estructura no hay el menor signo de organización cavitaria articular alguna, disponiéndose (entre una y otra estructura) tan sólo un mesenquima laxo muy vascularizado.

En estos momentos del desarrollo progresa el proceso de derrumbamiento del cartilago, para dar paso seguidamente a la osificación. Tal fenómeno tiene aspecto, morfología y estructura

análoga a lo que ya hemos comentado en el protocolo anterior; tan sólo resaltar la observación de tales extremos a nivel de la porción próxima a los cóndilos del occipital, entre ellos y el conducto del nervio hipogloso (H) (figura 22.1), e incluso (en esta serie de cortes) a nivel del inicio del arco posterior del atlas (A) (figuras 22.3 y 22.4).

Por lo demás, tanto occipital (con su margen anterior y sus cóndilos) (C) como atlas (A), al igual que el axis (X) y la apófisis odontoides (E), presentan un grado evolutivo análogo a lo que ya hemos comentado en el protocolo anterior.

Fijando nuestra atención en los sistemas articulares directamente implicados en la organización craneovertebral, podemos observar cómo la interlínea articular occipito-atloidea (4) (figuras 22.1; 22.2; 22.3; 22.3A; 22.4; 22.5 y 22.6) nos muestra una cavidad articular amplia en su porción más craneal (figura 22.1), en la cual apenas quedan restos de aquellas trabéculas que hemos venido observando hasta estos momentos del desarrollo. Podemos observar igualmente la condensación capsular, a partir del mesenquima ambiental, y cómo se expande dicha cavidad articular en sentido lateral y medial (figura 22.3A) para formar sendos fondos de saco, recubiertos y limitados a ese nivel por la cápsula articular, y cuya cara profunda está cubierta por una sutil lámina de sinovial articular.

El sistema articular atlo-axoideo lateral (5) (figuras 22.5; 22.6; 22.7; 22.8; 22.8B y 22.9) nos muestra, como en otros fetos estudiados previamente, la presencia de una cavidad articular bien manifiesta (figura 22.5), en la cual, sin embargo, se observa que aún

quedan algunos restos de trabéculas procedentes de la capa media de la interzona trilaminar; e igualmente, la citada cavidad articular atlo-axoidea lateral se expande en sentido medial y lateral con sendos divertículos, limitados claramente por la cápsula articular - de mayor profundidad y tamaño el que se dispone en sentido lateral (figura 22.8B) - cubierta por una delgada sinovial articular. Concretamente, el divertículo que ocupa esa posición más lateral está, a ese nivel, en relación directa con el curso ascendente no sólo de la arteria vertebral, sino del plexo venoso vertebral que entorna a la citada arteria.

Observamos, igualmente, cómo el espacio que media entre uno y otro cóndilo del occipital y entre una y otra masa lateral del atlas, está ocupado (por el momento) por un mesénquima laxo en el cual hay una gran cantidad de elementos vasculares; siendo precisamente ese mesénquima el que se dispone, sitúa y separa la interlínea articular atlo-axoidea lateral (5) de la articulación que establece diente del axis y arco anterior del atlas (6) (figuras 22.7 y 22.8); todo ello en posición inmediatamente subyacente al curso del ligamento transversal (1) (figura 22.6).

Si fijamos ahora nuestra atención concretamente en los elementos ligamentosos trascendentes de este sistema articular, podremos seguir perfectamente la disposición y la estructura de los ligamentos alares (2), los cuales desde las márgenes laterales (concretamente, próximos a su porción dorsal) del diente del axis (figuras 22.2 y 22.2A) alcanzan finalmente la cara medial de los cóndilos del occipital (C); la citada disposición podemos seguirla en las figuras 22.3, 22.4 y 22.5, concretamente a nivel de su base de

implantación en la cara medial del cóndilo del lado derecho. Los citados ligamentos limitan (relacionándose y anclándose precisamente en la margen posterolateral de la apófisis odontoides) un espacio triangular, con la base dirigida a la apófisis odontoides, en el cual se dispone un mesénquima laxo muy vascularizado.

El otro elemento ligamentoso, que se sitúa inmediatamente subyacente a la disposición de los ligamentos alares, es el ligamento transverso del atlas (1), el cual lo podemos observar en las figuras 22.4, 22.4A, 22.5, 22.5A, 22.6 y 22.6A. Finalmente, lo observamos a nivel de su implantación en la cara medial de las masas laterales del atlas, concretamente en el lado derecho (figuras 22.7 y 22.8). Comprobamos la estructura y la disposición análoga a los ligamentos alares (desde el punto de vista estructural) del citado ligamento transverso, que termina anclándose en la cara medial de las masas laterales del atlas.

En torno al citado elemento ligamentoso se dispone (como ya hemos comentado) un mesénquima laxo, también muy vascularizado, que es el elemento que (en situación caudal con relación al ligamento transverso del atlas) se dispone entre interlínea articular atlanto-odontoidea (6) y atlo-axoidea lateral (5) (figura 22.8), como ya hemos comentado.

Pero el diente ó apófisis odontoides del axis tiene relaciones no sólo con el ligamento transverso del atlas, sino también con el arco anterior de la primera vértebra cervical. En este sentido, podemos seguir y observar perfectamente cómo, entre cara anterior del diente del axis y cara posterior del arco anterior del atlas, se establece y organiza una cavidad articular, la articulación atlanto-

odontoidea (6) (figuras 22.7; 22.7A; 22.8 y 22.8A); pero la citada cavidad articular se prolonga (como hemos observado en fetos cortados sagitalmente) en dirección craneal, para tratar de introducirse en el espacio que media entre diente del axis y la porción más inferior de la margen anterior del occipital, tal y como aparece en las figuras 22.6 y 22.6B.

Prestando nuestra atención a los elementos que conforman la citada cavidad articular, podremos comprobar un hecho interesante, cual es que, reforzando la cara ventral de la margen anterior del diente del axis y haciendo lo propio con la superficie homónima que le ofrece el arco anterior del atlas, se dispone una banda de mesenquima, de una densidad intermedia entre el aspecto cartilaginoso (que presentan diente y arco anterior del atlas) y el mesenquima ambiental. Es una banda mesenquimal que refuerza, como decíamos, una y otra estructura y que tendrá que organizar el cartilago hialino que cierre el par kinemático articular (figuras 22.7A y 22.8A). Entre una y otra formación que se adosan y colocan directamente sobre la lámina de pericondrio que envuelve y rodea no sólo el diente del axis, sino también el arco anterior del atlas; se dispone una ancha cavidad articular que se prolonga, como hemos visto, cranealmente entre diente y occipital. En el interior de la citada cavidad articular quedan todavía algunas trabéculas de naturaleza mesenquimal, y observamos cómo predomina en cierto modo en su porción más craneal una trabécula que tiene una disposición transversal (figuras 22.6 y 22.6B), como si tratara de dividir la cavidad articular única en dos porciones completamente distintas.

Llama la atención también cómo la cápsula articular (que está

formada a ese nivel por la porción correspondiente al mesenquima ambiental) se reviste de una delgada capa de sinovial articular. Como hemos venido observando hasta estos momentos, el modo de organizarse la articulación atlanto-odontoidea dista mucho de ser aquel que organiza cualquier otro sistema articular de tipo diartrosico. No se ha organizado (tal y como hemos podido observar estudiando el desarrollo) ninguna interzona articular, sino que es simplemente el mesenquima que se dispone entre diente del axis y arco anterior del atlas el que organiza no sólo la cavidad articular, sino las futuras porciones de cartilago hialino.

No ocurre otro tanto a nivel de la articulación que establecen entre sí la cara posterior del diente del axis y el ligamento transverso del atlas, articulación que nosotros hemos identificado como la transverso-odontoidea (7) (figuras 22.4; 22.4A; 22.5; 22.5A; 22.6 y 22.6A). La citada articulación, con una cavidad articular realmente amplia y limitada por una cápsula articular (expresión de la condensación del mesenquima ambiental), presenta no sólo una gran cantidad de trabéculas ó septos mesenquimales, restos de la capa media de la interzona articular primitiva, sino que además presenta una clara condensación en la cara posterior del diente del axis, expresión de la organización del cartilago hialino. Cartilago hialino, cuya porción adosada sobre la margen anterior del ligamento transverso del atlas, sin embargo, es simplemente una sutil capa condensada (figura 22.6A) sobre la margen anterior de la estructura ligamentosa propia del ligamento transverso del atlas.

- Feto humano: B.B.-3.
- Longitud: 53 mm.
- Periodo fetal: Once semanas.
- Cortes: Transversales de 12 micras de espesor.
- Procedencia: Embrioteca del Instituto F. Olóriz. Universidad de Granada.
- Figuras: 12.

OBSERVACIONES

El feto humano B.B.-3, de 53 mm. de longitud, que presentamos en este protocolo 9, durante la once semana de desarrollo, y que ha sido cortado transversal y muy oblicuamente, nos muestra algunos detalles significativos en relación con el proceso morfogénico que conduce a la organización definitiva del sistema articular craneovertebral.

En este sentido, y si fijamos nuestra atención primariamente en los futuros elementos esqueléticos que intervendrán en el sistema craneovertebral, podremos comprobar cómo, en determinados niveles de esos todavía cartílagos maduros, se está iniciando el proceso de la osteogénesis. Previamente ha tenido lugar el derrumbamiento del cartilago maduro y tras ello, y la consiguiente invasión vascular, el inicio de la osteogénesis.

Pero el citado inicio de la osificación ocurre primariamente en determinadas porciones de dichos sistemas craneovertebrales. Concretamente, podemos observar cómo en la porción más craneal y medial de los cóndilos del occipital, en posición completamente opuesta a su superficie articular para el atlas, está teniendo lugar

el citado proceso de la osteogénesis (figuras 23.1; 23.2 y 23.3). Por otro lado, a nivel de la margen anterior del *foramen occipitale magnum* (O) (figura 23.9 y 23.9B), está ocurriendo también otro tanto.

El citado fenómeno osteogénico incluye también, y se observa con mucha claridad en las imágenes que presentamos (figura 23.5), el inicio del proceso osteogénico a nivel concretamente del inicio del arco posterior del atlas, en concreto a nivel de su implantación en las masas laterales del atlas. Fenómeno que ocurre de un modo análogo a nivel del pedículo del axis (figura 23.8).

Estos tres puntos son en los que, selectivamente, se inicia, como decimos, el proceso de la osteogénesis del sistema articular craneovertebral.

Pero fijémonos, igualmente, en el grado evolutivo conseguido por las cavidades articulares. Concretamente, el sistema articular occipito-atloideo (4) (que observamos con claridad en las figuras 23.1; 23.2; 23.3; 23.4; 23.5; 23.6; 23.7 y 23.8) nos muestra con toda claridad una cavidad articular bien definida, en la cual aún permanecen algunos tractos conjuntivos (figuras 23.1 y 23.6), pero que, sin embargo, se nos muestra ya prácticamente limpia y muy amplia, y enfrentando concretamente a las superficies articulares, recubiertas ya de cartílago hialino por parte de los cóndilos del occipital y las homónimas del atlas.

Estas imágenes nos muestran también cómo, en situación ventral y dorsal, y con más amplitud a nivel de la margen ventral de la citada cavidad articular, se organizan unas a modos de expansiones ó pequeños divertículos de la cavidad articular (figura 23.5 y 23.6).

Igualmente observamos con claridad la organización de la cápsula articular que aparece como una simple condensación del mesenquima ambiental, reforzada a nivel de la margen fundamentalmente ventral de la interlínea articular occípito-atloidea (figuras 23.5 y 23.6); presenta además por su cara profunda una delgada y sutil lámina de sinovial articular (figura 23.5).

En íntima relación de vecindad con la interlínea articular occípito-atloidea, concretamente a nivel de la cara medial de las masas laterales del atlas, podemos observar con claridad la implantación (abriéndose en abanico y entremezclándose con el cartilago que organiza las masas laterales del atlas) del ligamento transversal del atlas (1) (figura 23.8).

De modo análogo, en relación con los cóndilos del occipital y concretamente en relación con sus caras mediales, se nos pone de manifiesto la implantación de los ligamentos alares (2) (figura 23.7), íntimamente relacionados también con la porción dorsomedial de la interlínea articular occípito-atloidea (4).

Tanto aquél como estos ligamentos se encuentran inmersos y cruzando un mesenquima laxo que entorna el diente del axis y que ofrece como carácter distintivo no sólo su laxitud, sino sobre todo su gran vascularización.

No podemos perder de vista las relaciones de vecindad que mantiene la articulación occípito-atloidea (4) no sólo con el curso de la arteria vertebral (V) (figuras 23.3 y 23.4), sino también la correspondiente con el primer ganglio raquídeo (1G) (figura 23.5).

Por lo que se refiere a la articulación atlo-axoidea lateral (5) (figuras 23.8 y 23.9), podemos comprobar que tiene un grado

evolutivo en todo análogo a la occípito-atloidea, marcándose también igualmente evaginaciones ó divertículos de la cavidad articular, uno ventral y otro dorsal, de los cuales el ventral (al igual que le ocurría a la occípito-atloidea) tiene mucha más amplitud que el dorsal (figuras 23.8 y 23.9). Por lo demás presenta un grado evolutivo (en lo que se refiere a su cápsula articular, sinovial articular y a la conformación de la cavidad) en todo análogo a lo que ya hemos comentado en relación con la occípito-atloidea, con relación a la cual lleva un desarrollo parejo.

Otro de los elementos importantes implicados en el sistema craneovertebral lo compone el diente del axis (E), al cual lo podemos seguir prácticamente desde su vértice (figura 23.7), observando que todavía mantiene relaciones de vecindad con la margen anterior del *foramen occipitale magnum*, hasta su base de implantación en el axis (figura 23.10).

En relación con el diente del axis, el cual todavía no ha iniciado su proceso de derrumbamiento del cartílago para iniciar la osteogénesis, se organizan dos cavidades articulares distintas y totalmente independientes. Por un lado, entre la margen anterior del diente del axis - desde prácticamente su base de implantación (figura 23.10) hasta la altura y disposición próxima al *foramen occipitale magnum* (figura 23.9) - y la margen posterior del arco anterior del atlas (A) (figuras 23.9; 23.9B y 23.10), se ha organizado una cavidad articular llamada atlanto-odontoidea (6), la cual presenta una amplia luz y se extiende en sentido craneal, metiéndose como a modo de divertículo entre diente del axis y occipital. En relación con dicha cavidad articular, podemos observar

cómo a partir del mismo mesénquima ambiental se ha organizado una banda densa que viene a depositarse sobre el pericondrio que recubre la margen anterior del diente del axis (figura 23.9B), así como la margen posterior del arco anterior del atlas (figura 23.9B). Entre una y otra banda mesenquimal densa, organizadora del recubrimiento de cartilago hialino, se organiza una amplia cavidad articular. En relación con dicha cavidad articular, seguimos observando la presencia de un septo ó hemi-tabique que se dispone en dirección transversal (de derecha a izquierda), como si tratara de segmentar ó dividir dicha cavidad articular en dos compartimentos, por otro lado perfectamente intercomunicados entre sí; tal disposición se observa con claridad en la figura 23.10.

Por otro lado, entre la margen posterior del diente del axis (E) y el ligamento transversal del atlas (1), se ha ido organizando otra cápsula articular y otra cavidad articular a partir de una interzona ó pieza articular intermedia; y que corresponde a la articulación transversal-odontóidea (7) (figuras 23.9; 23.9A y 23.10). Se nos organiza, por tanto, una amplia cavidad articular en la cual apenas quedan algunas trabéculas conjuntivas que son recuerdo de la capa intermedia de la interzona trilaminar.

En sentido lateral, el mesenquima ambiental se ha condensado (figura 23.9) para conformar la cápsula articular; y además, las capas excéntricas de la interzona trilaminar se han adosado claramente tanto a la margen posterior del diente del axis como (ahora se observa con mucha claridad) a la margen anterior del ligamento transversal, sólo que a este nivel con una amplitud ó anchura menor, para organizar los futuros cartilagos hialinos

articulares.

En estos momentos del desarrollo, por tanto en la once semana, no sólo tiene lugar el inicio del proceso de osificación tras derrumbarse el cartilago maduro en determinadas porciones, que en cualquier caso no interesan al diente del axis, sino que tambien presentan una mayor claridad y definición las articulaciones occipito-atloidea, atlo-axoidea lateral y las que se disponen en relación con el diente del axis.

A partir de estos momentos del desarrollo, una vez que se ha iniciado el proceso de la osteogénesis y se han definido prácticamente los sistemas articulares ligamentosos, se nos muestra una organización craneovertebral que prácticamente remeda y recuerda a la futura organización del adulto. Sólo queda pues, la posterior y ulterior delimitación de las cavidades articulares, con la desaparición de las trabéculas conjuntivas, y que el proceso de la osteogénesis incluya a todos los elementos, todavía cartilagosos, implicados en el sistema craneovertebral.

RESULTADOS UNDÉCIMA SEMANA DEL DESARROLLO

En la once semana del desarrollo las relaciones entre el diente del axis y la margen anterior del *foramen occipitale magnum*; y sin embargo, a ese nivel entre una y otra estructura no hay el menor signo de organización cavitaria articular alguna, disponiéndose (entre una y otra estructura) tan sólo un mesenquima laxo muy vascularizado.

En estos momentos del desarrollo progresa el proceso de derrumbamiento del cartilago, para dar paso seguidamente a la osificación.

La articulación occipito-atloidea nos muestra una cavidad articular amplia en su porción más craneal, en la cual apenas quedan restos de aquellas trabéculas que hemos venido observando hasta estos momentos del desarrollo. Dicha cavidad articular se expande en sentido lateral y medial para formar sendos fondos de saco, recubiertos y limitados a ese nivel por la cápsula articular, y cuya cara profunda está cubierta por una sutil lámina de sinovial articular.

El sistema articular atlo-axoideo lateral nos muestra una cavidad articular bien manifiesta, en la cual, sin embargo, se observa que aún quedan algunos restos de trabéculas procedentes de la capa media de la interzona trilaminar; e igualmente, la citada cavidad articular atlo-axoidea lateral se expande en sentido medial y lateral con sendos divertículos, limitados claramente por la cápsula articular - de mayor profundidad y tamaño el que se dispone en sentido lateral - cubierta por una delgada sinovial articular.

Los ligamentos alares, desde las márgenes laterales, próximos a

su porción dorsal, del diente del axis alcanzan finalmente la cara medial de los cóndilos del occipital. El ligamento transverso del atlas termina anclándose en la cara medial de las masas laterales del atlas.

La articulación atlanto-odontoidea se prolonga en dirección craneal, para introducirse en el espacio que media entre diente del axis y la porción más inferior de la margen anterior del occipital.

Reforzando la cara ventral de la margen anterior del diente del axis y haciendo lo propio con la superficie homónima que le ofrece el arco anterior del atlas, se dispone una banda de mesenquima, de una densidad intermedia entre el aspecto cartilaginoso (que presentan diente y arco anterior del atlas) y el mesenquima ambiental. Es una banda mesenquimal que refuerza una y otra estructura y que tendrá que organizar el cartilago hialino que cierre el par kinemático articular. En el interior de la citada cavidad articular quedan todavía algunas trabéculas de naturaleza mesenquimal, y observamos cómo predomina en cierto modo en su porción más craneal una trabécula que tiene una disposición transversal, como si tratara de dividir la cavidad articular única en dos porciones completamente distintas.

Como hemos venido observando hasta estos momentos, el modo de organizarse la articulación atlanto-odontoidea dista mucho de ser aquel que organiza cualquier otro sistema articular de tipo diartrosico. No se ha organizado ninguna interzona articular, sino que es simplemente el mesenquima que se dispone entre diente del axis y arco anterior del atlas el que organiza no sólo la cavidad articular, sino las futuras porciones de cartilago hialino.

La articulación transverso-odontoidea, con una cavidad articular realmente amplia y limitada por una cápsula articular, presenta no sólo una gran cantidad de trabéculas ó septos mesenquimales, restos de la capa media de la interzona articular primitiva, sino que además presenta una clara condensación en la cara posterior del diente del axis, expresión de la organización del cartilago hialino. Cartilago hialino, cuya porción adosada sobre la margen anterior del ligamento transverso del atlas, sin embargo, es simplemente una sutil capa condensada.

En estos momentos del desarrollo, por tanto en la once semana, no sólo tiene lugar el inicio del proceso de osificación tras derrumbarse el cartilago maduro en determinadas porciones, que en cualquier caso no interesan al diente del axis, sino que también presentan una mayor claridad y definición las articulaciones occipito-atloidea, atlo-axoidea lateral y las que se disponen en relación con el diente del axis.

A partir de estos momentos del desarrollo, una vez que se ha iniciado el proceso de la osteogénesis y se han definido prácticamente los sistemas articulares ligamentosos, se nos muestra una organización craneovertebral que prácticamente remeda y recuerda a la futura organización del adulto. Sólo queda pues, la posterior y ulterior delimitación de las cavidades articulares, con la desaparición de las trabéculas conjuntivas, y que el proceso de la osteogénesis incluya a todos los elementos, todavía cartilagosos, implicados en el sistema craneovertebral.

=====

PROTOCOLO -10-

- Feto humano: S.A.-4.
- Longitud: 65 mm.
- Periodo fetal: Doce semanas.
- Cortes: Transversales de 15 micras de espesor.
- Procedencia: Embrioteca del Instituto F. Olóriz. Universidad de Granada.
- Figuras: 13.

OBSERVACIONES

El desarrollo del sistema craneovertebral progresa durante la doce semana de desarrollo como nos muestra este feto de 65 mm. de longitud vertex-coccix; sin embargo, y como es norma general durante el periodo fetal, son cada vez menos manifiestos los cambios evolutivos que se producen. El aspecto que nos ofrecen las imágenes craneovertebrales de este feto de 65 mm., cortado transversalmente, prácticamente son un calco de lo que ya hemos comentado en fetos del protocolo anterior.

Efectivamente, avanza el proceso de maduración celular que incluye obviamente el derrumbamiento del cartilago, muy claro en este caso a nivel del pediculo del axis (X) (figuras 24.4; 24.6 y 24.7); pero sin embargo, tal proceso de derrumbamiento del cartilago aún no se ha hecho presente (y destacamos este hecho) a nivel del diente del axis (E) (figuras 24.2; 24.3; 24.3A; 24.3B; 24.4; 24.5; 24.6 y 24.7). De modo que desde el punto de vista de la maduración

celular, la morfología y estructura que presentan cóndilos del occipital, atlas y axis es en todo análoga a lo ya comentado en el periodo anterior.

Por lo que se refiere a los sistemas articulares propiamente dichos, hemos de mencionar el hecho de que prácticamente la articulación occipito-atloidea (4) (figuras 24.1; 24.1A; 24.2; 24.3 y 24.4) presenta una cavidad articular en la cual no quedan restos de las trabéculas que hemos ido observando hasta estos momentos del desarrollo. Hemos de mencionar en relación con dicho sistema articular, cómo la cavidad articular (con su correspondiente cápsula articular recubierta de sinovial articular) presenta sendas evaginaciones ó divertículos en dirección medial y lateral; en este caso muy manifiesto, sobre todo, el divertículo medial (figuras 24.1A; 24.2; 24.3 y 24.3A), el cual se introduce en el espesor del mesénquima ambiental, que sigue siendo muy vascularizado.

Por lo que se refiere a la articulación atlo-axoidea lateral (5) (figuras 24.4; 24.5; 24.5A; 24.6; 24.6B y 24.7), podemos decir otro tanto: apenas no quedan ya trabéculas conjuntivas en su interior y ofrece también sendas expansiones diverticulares ó evaginaciones de la cavidad articular, en este caso mucho más manifiesta la que presenta en dirección lateral (figuras 24.6; 24.6B y 24.7).

La apófisis odontoides del axis (E), desde su base de implantación (figuras 24.6; 24.6A y 24.7) hasta casi su vértice (figura 24.2), nos ofrece una morfología análoga a la que ya hemos descrito en periodos anteriores. Hemos de destacar, en relación con la citada apófisis, la organización en dependencia suya de dos sistemas articulares.

Uno, el que establece entre su margen anterior y la cara posterior del arco anterior del atlas, la articulación atlanto-odontoidea (6) (que la seguimos en dirección craneocaudal en las figuras 24.5, 24.6, 24.6A y 24.7). En relación con el citado sistema articular, hemos de mencionar el hecho de que aún quedan trabéculas en el interior de su luz; a ello hemos de añadir la presencia de una marcada trabécula (figura 24.5) incompleta y densa que trata de cruzarla en dirección transversal, como si tratara de dividir al citado sistema articular en dos compartimentos, uno anterior y otro posterior.

Observamos también con claridad (en estos cortes transversales) los límites laterales de la cápsula de la articulación (figura 24.6A) recubierta de una delgada capa de sinovial articular; y además comprobamos cómo a partir del mesénquima ambiental, y concretamente aquella porción de mesénquima que se disponía en íntima relación con la margen anterior del diente del axis, se ha condensado sobremanera para organizar el cartilago hialino. Otro tanto podemos observar (aunque con menos amplitud) con relación al que se dispone en relación con el arco anterior del atlas; muy manifiestos uno y otro en la figura 24.6A.

La cavidad articular citada se expande en dirección craneal (figura 24.5) hasta introducirse (a modo de divertículo) entre el diente del axis (E) y la margen anterior del *foramen occipitale magnum*, de la cual se encuentra realmente separada.

Pero la cara posterior del diente del axis mantiene claras relaciones de vecindad con el ligamento transversal (1) (figuras 24.2; 24.3; 24.3A y 24.3B), en relación con el cual, y como

consecuencia de su evolución a partir de la pieza articular intermedia, se organiza la cavidad articular que nosotros llamamos transverso-odontoidea (7) (figuras 24.3 y 24.3B). La citada cavidad articular muy manifiesta presenta no sólo la cubierta de cartilago hialino muy densa por parte de la cara posterior del axis y muy delgada por parte de la margen anterior del ligamento transverso, sino también una luz cavitaria en la cual todavía encontramos algunos septos de trabéculas conjuntivas.

Por otro lado, la cápsula articular, realmente muy laxa, también se nos pone de manifiesto con su correspondiente recubrimiento de sinovial articular (figura 24.3B). Finalmente de las márgenes laterales del diente del axis parten sendos ligamentos alares (2) (figura 24.2; 24.3 y 24.3A) que terminan alcanzando e implantándose en la cara medial de los cóndilos del occipital, inmediatamente ventral con relación a la evaginación diverticular que, decíamos, formaba la cápsula en sentido medial (figura 24.3A).

- Feto humano: P.E.-3.
- Longitud: 70'5 mm.
- Periodo fetal: Doce semanas.
- Cortes: Transversales de 15 micras de espesor.
- Procedencia: Embrioteca del Instituto F. Olóriz. Universidad de Granada.
- Figuras: 10.

OBSERVACIONES

Al final de la doce semana del desarrollo, las imágenes del sistema articular craneovertebral que nos presentan los fetos

cortados transversalmente son en todo un calco de los hechos que ocurren, en el desarrollo, al comienzo de la doce semana. Esto es lógico puesto que, prácticamente, se conformó el sistema articular remedando *in miniature* al futuro sistema del adulto, y sólo le queda madurar (desde el punto de vista citoestructural) su organización cartilaginosa para iniciar la osteogénesis y completarla y realizar el correspondiente crecimiento a nivel de sus distintas articulaciones; en esta serie de figuras podemos observar las imágenes que nos ofrecen los cóndilos del occipital (C) (figuras 25.1; 25.2 y 25.4) así como la porción correspondiente al atlas (A) (figura 25.1; 25.2; 25.3; 25.4; 25.4A; 25.5; 25.5A y 25.5B). Precisiones análogas podemos hacer en relación con la segunda vértebra cervical (axis) (X) (figura 25.5 y 25.5B). Todo cuanto hemos dicho en el espécimen anterior en relación con estos elementos, aún cartilaginosos (pero iniciando su proceso de derrumbamiento del cartilago para que tenga lugar la osteogénesis), son perfectamente superponibles a este feto.

La interlínea articular occipito-atloidea (4) (figura 25.1; 25.2 y 25.4) presenta una estructura, morfología y disposición análogas a lo que ya hemos comentado, marcándose nuevamente la expansión medial de mayor tamaño que la lateral (a modo de divertículo) de dicha cavidad articular (figura 25.1).

La formación articular atlo-axoidea lateral (5) (figuras 25.5 y 25.5B) nos muestra el contacto que experimentan entre sí los elementos del par kinemático articular, lo cual hace que podamos observar con claridad sólo la expansión medial (figura 25.5) de la cavidad articular.

Los ligamentos alares (2) (figura 25.2) que terminan implantándose en la margen medial de los cóndilos del occipital, en íntima relación y vecindad con la expansión medial de la cavidad articular occipito-atloidea (4) (figura 25.2), así como el ligamento transverso (1) (figuras 25.4 y 25.4B), que termina implantándose en la margen medial de las masas laterales del atlas (figura 25.4), tienen una citoestructura y desarrollo análogo al feto anterior. Se marca con mucha claridad, en estos momentos, no sólo la interlínea articular transverso-odontoidea (7) (figuras 25.4 y 25.4B), en la cual aún permanecen pequeños restos de trabéculas mesenquimales conjuntivas, sino también la articulación atlanto-odontoidea (6) (figuras 25.3; 25.3A; 25.4; 25.4A; 25.5 y 25.5A), la cual presenta en este feto parte de aquel tabique, que hemos venido comentando, de disposición transversal que, sin embargo, en este espécimen no es completo.

Por todo lo demás, el grado evolutivo, morfología, estructura y topografía de este feto (del final de la doce semana del desarrollo) es, en todo, análogo a lo que hemos comentado ya al principio de la doce semana; y a esas páginas remitimos al lector.

RESULTADOS DUODECIMA SEMANA DEL DESARROLLO

Durante la doce semana de desarrollo avanza el proceso de maduración celular que incluye obviamente el derrumamiento del cartilago a nivel del pedículo del axis; pero sin embargo, tal proceso aún no se ha hecho presente a nivel del diente del axis. De modo que desde el punto de vista de la maduración celular, la morfología y estructura que presentan cóndilos del occipital, atlas y axis es en todo análoga a lo ya comentado en el periodo anterior.

La articulación occipito-atloidea presenta una cavidad articular en la cual no quedan restos de las trabéculas que hemos ido observando hasta estos momentos del desarrollo. Dicho sistema articular, con su correspondiente cápsula articular recubierta de sinovial articular, presenta sendas evaginaciones ó divertículos en dirección medial y lateral; muy manifiesto, sobre todo, el divertículo medial, el cual se introduce en el espesor del mesénquima ambiental, que sigue siendo muy vascularizado.

En la articulación cefalo-axoidea lateral no quedan ya trabéculas conjuntivas en su interior y ofrece también sendas expansiones diverticulares ó evaginaciones de la cavidad articular.

En la articulación atlanto-odontoidea aún quedan trabéculas en el interior de su luz, a ello hemos de añadir la presencia de una marcada trabécula incompleta y densa que trata de cruzarla en dirección transversal, como si tratara de dividir al citado sistema articular en dos compartimentos, uno anterior y otro posterior.

Además comprobamos cómo a partir del mesénquima ambiental, y concretamente aquella porción de mesénquima que se disponía en íntima relación con la margen anterior del diente del axis, se ha

condensado sobremanera para organizar el cartilago hialino. Otro tanto podemos observar con relación al que se dispone en relación con el arco anterior del atlas. La cavidad articular citada se expande en dirección craneal hasta introducirse (a modo de divertículo) entre el diente del axis y la margen anterior del *foramen occipitale magnum*.

La cavidad articular transverso-odontoidea presenta no sólo la cubierta de cartilago hialino muy densa por parte de la cara posterior del axis y muy delgada por parte de la margen anterior del ligamento transverso, sino también una luz cavitaria en la cual todavía encontramos algunos septos de trabéculas conjuntivas.

Quiere decir, por tanto que, en estos momentos del desarrollo, los hechos morfogénicos, prácticamente, son análogos a los descritos en el protocolo anterior, habiendo evolucionado muy poco; si acaso, la perfecta limpieza de la luz de las articulaciones occipito-atloidea y atlo-axoidea lateral que se ve libre de trabéculas conjuntivas, y la organización quizás más manifiesta (con un cartilago hialino mucho más desarrollado) a nivel de la articulación atlanto-odontoidea y la permanencia aún de algunas trabéculas en la articulación transverso-odontoidea.

=====

PROTOCOLO -11-

- Feto humano: Z.O.-2.
- Longitud: 102 mm.
- Periodo fetal: Trece semanas.
- Cortes: Sagitales de 15 micras de espesor.
- Procedencia: Embrioteca del Instituto F. Olóriz. Universidad de Granada.
- Figuras: 13.

OBSERVACIONES

Al final del periodo fetal temprano de la morfogénesis, y en lo que se refiere al sistema craneovertebral, podemos observar en las imágenes que presentamos de este feto humano de 102 mm., cortado sagitalmente, cómo se inicia el proceso de la osteogénesis, de modo que la invasión vascular que la condiciona se muestra con claridad no sólo a nivel de la base de implantación de los cóndilos del occipital (C) (figura 26.1), sino a nivel de la margen anterior del *foramen occipitale magnum* (O) (figuras 26.3; 26.4; 26.5 y 26.6). Del mismo modo, un proceso análogo está ocurriendo (tras la infiltración vascular) a nivel de los pedículos del atlas (A) y del axis (X) (figura 26.2), así como a nivel del cuerpo del axis (X) (figura 26.4 y 26.5), el cual se ve invadido por penachos vasculares que preceden el proceso de la osteogénesis. Igualmente, y por primera vez en el desarrollo, podemos observar cómo tiene lugar el proceso del inicio de la osteogénesis a nivel de la base de implantación y margen

posterior del diente del axis (E) (figura 26.6B).

Pero si a partir de estos momentos (final del periodo fetal tempr) tiene lugar con toda claridad el derrumbamiento de los muros de cartilago maduro tras la invasión vascular, con el inicio de la organización de los futuros elementos óseos, de igual modo adquieren plena madurez los sistemas articulares implicados en este conjunto craneovertebral.

De esa forma podemos observar con toda claridad (y totalmente limpia) la interlínea articular de la cavidad occipito-atloidea (4) (figura 26.1 y 26.2), con una clara expansión, en estos cortes sagitales, de dirección dorsal. Del mismo modo, observamos la interlínea atlo-axoidea lateral (5) (figuras 26.1 y 26.2) con un comportamiento análogo al de la occipito-atloidea, quedando la cápsula articular (dorsalmente) inmediatamente subyacente al curso del segundo nervio raquídeo.

Pero además, el diente del axis participa en un doble sistema articular. Por un lado, se articula claramente con el ligamento transverso del atlas (1) (figuras 26.3; 26.4; 26.4A; 26.5; 26.5A; 26.6 y 26.6B), estableciéndose entre uno y otro el sistema articular ó articulación transverso-odontoidea; la citada articulación transverso-odontoidea está ya casi totalmente libre de trabéculas conjuntivas, y presenta ya, de una forma clara y definida, un techo y un suelo (representados por la correspondiente porción de la cápsula articular recubierta de sinovial articular, tal como podemos observar en las figuras 26.4A y 26.5A).

Inmediatamente dorsal con relación al ligamento transverso del atlas, podemos seguir el curso (figuras 26.5A y 26.6E) de la

membrana tectoria, que no es más que la prolongación del ligamento longitudinal común dorsal, e igualmente señalamos la presencia (en busca de la margen anterior del *foramen occipitale magnum*) del *ligamentum apicis dentis* (figuras 26.6 y 26.6C) que parte del vértice del diente del axis.

Por otro lado, la margen anterior del diente del axis establece articulación con la cara posterior del arco anterior del atlas (A), organizándose entre uno y otro la correspondiente articulación atlanto-odontoidea (6) (figuras 26.3; 26.3A; 26.4; 26.4B; 26.5; 26.6 y 26.6A). Del citado sistema articular atlanto-odontoideo, en estos momentos del desarrollo, vemos cómo prácticamente no presenta (ó al menos lo hace de un modo incipiente) aquella expansión craneal que trataba de introducirse entre vértice del diente del axis y margen anterior del *foramen occipitale magnum*.

Lo que sí se nos muestra con toda claridad en estos momentos del desarrollo es aquel hemisepto que la dividía parcialmente, ya que existe comunicación entre una y otra porción de la cavidad articular. Ya hemos visto en los cortes transversales cómo había un septo que tenía una disposición transversal, y ahora en los cortes sagitales (figuras 26.3 y 26.3A) vemos como tiene una disposición vertical, de modo que presenta una disposición, a modo de menisco, que nos divide el citado sistema articular en dos compartimentos, uno anterior y otro posterior que, sin embargo, en sentido lateral (figuras 26.4B y 26.6A) se comunican perfectamente entre sí; es un, a modo de, tabique incompleto que trata de establecer la separación entre una y otra porción de cartilago hialino.

Por lo demás, el conjunto articular craneovertebral (al llegar

al final del periodo fetal temprano) remeda *in miniature* las futuras articulaciones craneovertebrales del adulto.

RESULTADOS TRECE SEMANA DEL DESARROLLO

Al final del periodo fetal temprano de la morfogénesis se inicia el proceso de la osteogénesis, de modo que la invasión vascular que la condiciona se muestra con claridad no sólo a nivel de la base de implantación de los cóndilos del occipital, sino a nivel de la margen anterior del *foramen occipitale magnum*. Del mismo modo, un proceso análogo está ocurriendo a nivel de los pedículos del atlas y del axis, así como a nivel del cuerpo del axis, el cual se ve invadido por penachos vasculares que preceden el proceso de la osteogénesis. Igualmente, y por primera vez en el desarrollo, podemos observar cómo tiene lugar el proceso del inicio de la osteogénesis a nivel de la base de implantación y margen posterior del diente del axis.

De igual modo adquieren plena madurez los sistemas articulares implicados en este conjunto craneovertebral. Podemos observar con toda claridad (y totalmente limpia) la interlínea articular de la cavidad occipito-atloidea, con una clara expansión de dirección dorsal. Del mismo modo, observamos la interlínea atlo-axoidea lateral con un comportamiento análogo al de la occipito-atloidea, quedando la cápsula articular (dorsalmente) inmediatamente subyacente al curso del segundo nervio raquídeo.

La articulación transverso-odontoidea está ya casi totalmente libre de trabéculas conjuntivas, y presenta ya, de una forma clara y definida, un techo y un suelo (representados por la correspondiente porción de la cápsula articular recubierta de sinovial articular).

La articulación atlanto-odontoidea, en estos momentos del desarrollo, vemos cómo prácticamente no presenta (ó al menos lo hace

de un modo incipiente) aquella expansión craneal que trataba de introducirse entre vértice del diente del axis y margen anterior del *foramen occipitale magnum*.

Lo que sí se nos muestra con toda claridad en estos momentos del desarrollo es aquel hemisepto que la dividía parcialmente, ya que existe comunicación entre una y otra porción de la cavidad articular. Presenta una disposición, a modo de menisco, que nos divide el citado sistema articular en dos compartimentos, uno anterior y otro posterior que, sin embargo, en sentido lateral se comunican perfectamente entre sí.

Por lo demás, el conjunto articular craneovertebral (al llegar al final del periodo fetal temprano) remeda *in miniature* las futuras articulaciones craneovertebrales del adulto.

DISCUSSION

DISCUSION

Tras haber realizado, tal y como ha quedado expresado en los capítulos precedentes, un minucioso y detallado estudio sobre la morfogénesis y el horario morfogénico de las articulaciones craneovertebrales durante los periodos embrionario y fetal temprano humano, estamos en condiciones de contrastar nuestros resultados con los obtenidos por los distintos autores que se han ocupado del tema, y cuyas concepciones quedarán expresadas en el capítulo correspondiente de la presente Tesis Doctoral.

Pero antes de entrar en materia de discusión, y aunque no sea el tema central del trabajo de investigación que nos ocupa, no podemos resistirnos a hacer algunas consideraciones y precisiones acerca del origen filogenético y el desarrollo temprano de este importante sistema articular. Y una vez puestos a la tarea evidentemente hay que reconocer que la "vedette" de este importante complejo articular no es otra que la apófisis odontoides ó diente del axis, por lo que todas nuestras consideraciones filogenéticas versarán alrededor de esta estructura.

En primer lugar, adelantémonos a decir que coincidimos plenamente con JENKINS (1969), cuando afirma que las especiales características de las dos primeras vértebras cervicales no son sino una consecuencia de la exigencia funcional de un mayor grado de movimiento de rotación sin detrimento de la estabilidad.

Para nosotros la existencia de ese eje central que está constituido por la apófisis odontoides no deja de ser un artificio evolutivo similar al existente en otros grupos articulares, ya que a nuestro entender no existe un mecanismo mejor para controlar los movimientos de rotación que la existencia de un pivote central ó eje de rotación, tal como vemos que la naturaleza ha dotado a la articulación de la rodilla (ligamentos cruzados), y aunque de menor importancia funcional, también a otras articulaciones tales como la coxo-femoral (ligamento redondo).

Igualmente coincidimos con **FULLENLOVE (1954)** y **JENKINS (1969)**, en que la presencia de dicha estructura no es imprescindible para realizar la rotación, pero disentimos de ellos, en que consideramos que, si bien su ausencia no impide los movimientos de rotación, sí produce (al igual que ocurre en la rodilla cuando faltan ó están lesionados alguno de los ligamentos cruzados) una importante inestabilidad. Otro aspecto diferente será que dicha inestabilidad se traduzca ó no en síntomas subjetivos.

De todas formas casi todas estas afirmaciones anteriores no dejan de ser un tanto especulativas dado que no han podido ser confirmadas ó desmentidas mediante una aproximación desde el punto de vista de la Embriología Experimental, ó al menos así nos lo parece a nosotros ya que frente a la ingente cantidad de trabajos experimentales en otros grupos articulares, nos ha llamado especialmente la atención la práctica ausencia total de trabajos de Embriología Experimental referidos a la región craneovertebral.

Otro aspecto no menos interesante de esta importante encrucijada lo constituye la determinación del número total de somitos occipitales a fin de poder establecer claramente el límite exacto y definido entre la región vertebral y la occipital. Para ello se han utilizado una serie de marcadores territoriales ó, como dicen los anglosajones, «landsmarkers» que en la mayoría de las ocasiones han sido casi siempre los mismos. Entre estos, los más frecuentemente utilizados han sido los miotomos, la situación respecto del miembro anterior, el nivel de máxima actividad de la cresta neural, pero sobre todo las raíces del nervio hipogloso.

Uno de los primeros autores en pronunciarse acerca del número de raíces del nervio hipogloso fué MALL (1891, 1897) quien describió la presencia de tres raíces del nervio hipogloso en un embrión humano de 7 mm. Nosotros, por nuestra parte hemos encontrado dos (embriones de 17, 19 y 20 mm.) y tres raíces (embriones de 20 y 22 mm.). Estas observaciones evidentemente coinciden con las anteriormente mencionadas de MALL (1891, 1897), pero están en clara y franca contradicción con los hallazgos de BECK (1896), NUGGIA (1931) y SCHMEIDEL (1932), todos los cuales encontraron cuatro raíces hipoglosas. Sin embargo coincidimos parcialmente con SENSENIG (1957), quien menciona que puede identificar al menos ocho filetes del nervio hipogloso que se unen en al menos tres raíces, si bien en varios casos llegó a contabilizar hasta cinco raíces. Posiblemente el motivo de esta aparente disparidad de nuestras observaciones con las de SENSENIG (1957), así como las de este autor con otros se deba según sus propias palabras a que las fibras

más rostrales del nervio hipogloso son muy pequeñas y frecuentemente pueden pasar desapercibidas.

Una vez hechas estas puntualizaciones, que como decíamos al principio, se alejan un tanto del tema central de nuestro trabajo de investigación, pasamos ya sin mayor dilación a entrar en materia de discusión, tratando de contrastar nuestras observaciones con las de los diferentes autores consultados. Y para ello, seguiremos un esquema análogo al expuesto en el capítulo de "Introducción".

1.- Sobre el desarrollo del occipital.

Al iniciar nuestro trabajo de investigación en el estadio 18 de O'Rahilly, es a partir de ese momento cuando hemos comenzado a observar el hueso occipital. Durante este estadio comprobamos cómo la porción caudal del hueso occipital, aún en fase mesenquimatosa, está constituida por los basioccipitales, los cuales se prolongan en sentido laterodorsal con sendas expansiones conocidas como porciones laterales del occipital en desarrollo ó exoccipitales; contribuyendo, por tanto, ambas porciones del occipital (basioccipital y exoccipital) a la organización y formación de los cóndilos del occipital. Afirmación esta última que está en franca contradicción con la de autores como THEILER (1963), AREY (1965), SINGH (1965) y BATEMAN (1972), todos los cuales afirman que los cóndilos del occipital están formados a expensas exclusivamente de los exoccipitales; mientras que coincidimos plenamente con las observaciones de autores como AUGIER (1931, 1936), TONDURY (1968),

TILLMANN y LORENZ (1978); y sobre todo con O'RAHILLY, MÜLLER y MEYER (1983), quienes afirmaron que los cóndilos del occipital se desarrollan en su mayor parte de los exoccipitales, pero también en parte de los basioccipitales.

Igualmente, hemos observado en dicho estadio cómo la porción más caudal del occipital, aún en fase mesenquimal, forma un molde único que se continúa formando un todo con el mesénquima de las futuras primeras vértebras cervicales, no apareciendo indicios de diferenciación entre las diferentes piezas esqueléticas de la región craneovertebral hasta las primeras horas del estadio 20 de O'Rahilly, cuando dichas piezas (a excepción del diente del axis) pierden su carácter mesenquimal, adquiriendo una estructura de cartilago inmaduro, todo lo cual está totalmente de acuerdo con la afirmación de GLADSTONE y WAKELEY (1925), quienes afirman que en los estadios tempranos del desarrollo el tejido esqueletógeno de la columna vertebral y cráneo es continuo uno con el otro, no pudiéndose realizar una distinción clara entre ambas zonas hasta estadios posteriores, cuando la condricación ha tenido lugar.

Esa condricación se inicia (y en ello coincidimos con BARDEEN, 1908) a través de dos núcleos situados bilateralmente que se unen por delante y por detrás de la notocorda y que originarán un anillo cartilaginoso que hacia el estadio 23 cerrará el agujero occipital mayor según O'RAHILLY, MÜLLER y MEYER (1983). Esa fase de cartilago inmaduro se continúa durante los estadios 20 y 21 de O'Rahilly, hasta las primeras horas del estadio 22 de O'Rahilly, en

las que ya se aprecia un mayor grado de madurez citoestructural del cartilago, madurez cartilaginosa que es franca y clara en el estadio 23 de O'Rahilly y cuyo exponente más demostrativo lo constituyen los cóndilos del occipital a cuyo nivel asienta el mayor grado de maduración cartilaginosa.

Dicha fase de cartilago maduro se va a mantener hasta casi el final de la décima semana del desarrollo en cuyo momento comienza el proceso por el cual se derrumba el cartilago hialino que permitirá la ulterior invasión vascular y consiguiente proceso de osteogénesis, proceso de derrumbamiento que se nos pone de evidencia sobre todo a nivel de la porción correspondiente a la margen anterior del *foramen occipitale magnum*.

El mencionado proceso de osteogénesis se inicia a los 53 mm. (undécima semana del desarrollo) primariamente sobre todo en la porción más craneal y medial de los cóndilos del occipital, en una posición completamente opuesta a su superficie articular para el atlas. Idénticos fenómenos se están produciendo en estos momentos a nivel de la margen anterior del *foramen occipitale magnum*. Dicha invasión vascular es ya evidente y manifiesta a nivel de la base de implantación de los cóndilos en la trece semana.

Respecto de las subdivisiones del conducto del nervio hipogloso que fueron descritas por autores tales como AUGIER (1931) e INGELMARK (1947), hemos de mencionar que por nuestra parte no las hemos observado, lo cual coincide con las observaciones de

O'RAHILLY, MÜLLER y MEYER (1963) que tampoco las encontraron en su magnífico estudio del estadio 23.

2.- Sobre el desarrollo del atlas.

El mesénquima correspondiente a la futura primera vértebra cervical lo observamos en el estadio 18 de O'Rahilly, en un embrión de 16'5 mm., formando parte del molde mesenquimal único que forma un todo con el futuro axis y occipital; y que se diferenciará en las diversas piezas esqueléticas, de acuerdo con GLADSTONE y WAKELEY (1925) con devenir cartilaginoso de dicho mesénquima allá por el estadio 20 de O'Rahilly.

No podemos estar, por tanto, de acuerdo con la afirmación de BARDEEN (1908) que el refuerzo hipocordal del atlas se hace cartilaginoso hacia los 14 mm., pues dicho refuerzo hipocordal, para nosotros procedente de la porción ventral del primer disco pericordal (y en ello coincidimos con FRAME, 1960), es claramente visible en el estadio 18 de O'Rahilly como una banda mesenquimal densa que cruza desde la imagen de una a otra arteria vertebral. Afirmación que concuerda con la realizada por SEMSEWIG (1957), según el cual el arco hipocordal del atlas se condifica especialmente tarde.

Con respecto a dicha estructura, coincidimos parcialmente con FRORIEP (1883) y totalmente con BARDEEN (1908) y GLADSTONE y WAKELEY (1925) en que los refuerzos hipocordales sólo se desarrollan

en relación con el atlas, ya que, recordemos, para el primero de los autores citados anteriormente dicha estructura también se desarrollaba en relación con el axis.

Si estamos, sin embargo, de acuerdo con **BARDEEN** (1908) en que dicho arco hipocordal no se condriifica sino después que el arco neural del atlas, e igualmente coincidimos con **WOOD-JONES** (1946), en que esta estructura es cartilaginosa hacia los 40 mm., pues el arco anterior del atlas, hemos comprobado nosotros, está en una clara fase cartilaginosa ya a los 23 mm.

Respecto del arco posterior del atlas, estamos de acuerdo con **SENSENIG** (1957), en que sigue la misma secuencia de desarrollo que el resto de las vértebras cervicales, excepto en su cierre final que es algo más tardío, pues dicha estructura la observamos nosotros que apenas ha iniciado su organización hacia los 24 mm. (momento en que dicha estructura toma carta de naturaleza), no existiendo el menor vestigio de su organización en el estadio 18 de O'Rahilly, y permaneciendo aún completad su cierre posterior por la *membrana reuniens dorsalis* en el estadio 23 de O'Rahilly. Todo ello concuerda con la observación de **BARSON** (1970) de que la visión posterior de la columna en el estadio 23 presenta una raquisquisis total, así como con el magnífico estudio de este estadio realizado por **O'RAHILLY, MÜLLER y MEYER** (1983), quienes como mencionamos anteriormente afirman que, en este estadio, el agujero magno se ha cerrado posteriormente por un anillo cartilaginoso, quedando sólo la raquisquisis.

Respecto de las masas laterales del atlas, estamos de acuerdo con HAGEN (1900), en que proceden del resto del anlage primario del cuerpo del atlas, una vez que este ha contribuido a la formación del diente del epistrofeo. No podemos estar de acuerdo con BARDEEN (1908) quien afirma que a partir de los arcos neurales se desarrollan los procesos lamirares, articulares y transversos. Para nosotros, si bien el primero de estos procesos puede tener el origen que menciona dicho autor, los otros procesos derivan de las mencionadas masas laterales, como se aprecia en un espécimen de 24 mm. (estadio 21 de O'Rahilly), en el que podemos comprobar cómo de las masas laterales, en sentido lateral, parten las correspondientes expansiones que terminarán por organizar el proceso costotransversario del atlas, del cual está muy claramente manifiesto y en clara fase cartilaginosa el tubérculo posterior ó dorsal, anticipo del proceso transversal del atlas.

En cuanto a estos procesos, sólo decir que comienzan a organizarse en este estadio de tal forma que se inicia el cierre del agujero costotransversario a expensas sobre todo del cierre de su margen anterior; agujero costotransversario que estará completamente cerrado en el estadio 22 de O'Rahilly.

Respecto del horario morfogénico propiamente dicho del atlas, del cual ya hemos adelantado algunas fechas, sólo nos queda por mencionar que sigue un patrón muy similar al de las otras piezas esqueléticas que constituyen esta región craneovertebral. Así, observamos cómo persiste en fase mesenquimal hasta el estadio 20 de

O'Rahilly en que pasa a una fase de cartilago inmaduro que progresivamente irá adquiriendo signos cada vez más acentuados de madurez, hasta alcanzar el final del estadio 22, en el que llama la atención el alto grado de maduración de la estructura cartilaginosa. Dicho cartilago maduro persistirá hasta la segunda mitad de la novena semana del desarrollo, momento en que comenzará a desmoronarse el molde cartilaginoso, situación que posteriormente conllevará la invasión vascular y los correspondientes depósitos de calcio. Todo ello es más evidente sobre todo a nivel de aquella zona donde las masas laterales del atlas se continúan con el arco posterior del atlas, en la porción que desarrollará los futuros pedículos del atlas, lo cual concuerda con los hallazgos de **VERTHEIMER y DE LUNA (1972)**.

3.- Sobre el desarrollo del axis.

El desarrollo de la segunda vértebra cervical (axis) durante los periodos embrionario y fetal temprano sigue una pauta de comportamiento muy similar al de las otras piezas esqueléticas craneovertebrales, anteriormente mencionadas y descritas.

Así, observamos cómo dicha vértebra permanece en una fase francamente mesenquimal durante los estadios 18 y 19 de O'Rahilly, conformando un todo ó molde único que está en perfecta continuidad con el mesénquima de las otras piezas esqueléticas. Dicha fase mesenquimal, observamos, se continúa hasta el comienzo del estadio 20 de O'Rahilly, en que se puede observar en el espécimen de 19 mm.,

cómo ese todo mesenquimal comienza a rodearse de una "cáscara" condrogéna, así como a sufrir una diferenciación en las correspondientes piezas esqueléticas a que dará lugar el mismo. En dicho momento evolutivo, el axis organiza su cuerpo a partir de dos núcleos de condricación, situados a ambos lados del cuerpo de la vértebra, y dorsales a la notocorda y que a diferencia de lo que opina BARDEEN (1908), se unen en la línea media entre sí primero dorsal y después ventralmente a la notocorda. Así pues coincidimos con dicho autor en que el modo general de desarrollo del axis es similar al de las otras vértebras cervicales, pero no en cuanto a la reunificación de los núcleos de condricación. Dichos núcleos de condricación, a nuestro entender, incluirán también la base de implantación del diente

Dicha fase de cartílago inmaduro, que como hemos dicho más arriba, se inicia en las primeras horas del estadio 20 de O'Rahilly, persiste, si bien con cotas ó signos de un cada vez mayor grado de maduración celular hasta finales del estadio 22 de O'Rahilly, momento en el cual la estructura cartilaginosa del axis exhibe un alto grado de maduración.

Dicha estructura de cartílago maduro se hace mucho más evidente y significativa a nivel del axis en la novena semana del desarrollo, sobre todo a nivel de su pedículo; siendo en esta porción donde va a iniciarse, a partir de los 50 mm. (décima semana del desarrollo), el proceso por el cual se derrumba el cartílago y se inicia la correspondiente invasión vascular, ya muy clara en esta

vértebra, en la misma localización a los 102 mm; observación que a nuestro juicio concuerda con las de NOBACK y ROBERTSON (1951) (entre 69 y 120 mm.), y las de TÖNDURY (1958) (120 mm.).

Por lo que respecta a la porción dorsal del arco vertebral del axis, ocurre otro tanto que con el arco posterior del atlas, en el sentido de que su cierre es muy tardío, observándose cómo durante el estadio 23 de O'Rahilly aún permanece completado por la *membrana reuniens dorsalis*, lo que le aporta un aspecto típico de vértebra bífida, tal y como mencionan BARSON (1970) y O'RAHILLY, MÜLLER y MEYER (1983).

4.- Sobre el desarrollo del diente del axis.

Como mencionamos al principio de este capítulo, si hay una estructura que realmente caracteriza al complejo articular craneovertebral no cabe duda que ésta no es otra que la apófisis odontoides ó diente del axis. Dicha estructura además de una filogenia sumamente intrigante también está caracterizada por tener un desarrollo morfogénico totalmente característico.

Concretamente, y refiriéndonos al estadio de 16'5 mm, que fué en el que iniciamos nuestro estudio, observamos cómo en esos momentos del desarrollo (estadio 18 de O'Rahilly) no existe el menor indicio de la morfología típica y futura de dicho diente del axis, estando por tanto dicha estructura incorporada en el molde mesenquimal único craneovertebral del que ya hablamos anteriormente.

Dicha falta de diferenciación persiste aún durante el estadio 19.

Sin embargo, durante el inicio del estadio 20 (19 mm.), observamos cómo ese molde mesenquimal, que ya vimos se empezaba a escindir, da paso a un tejido mesenquimal que queda precisamente como representante de la porción más alta de la banda mesenquimal inicial de la columna vertebral y que se sitúa a la altura en que aparece la primera vértebra cervical representada por sus masas laterales ya en fase condrogénica; tejido mesenquimal que para nosotros constituye la primera manifestación del futuro diente del axis, y que por tanto nos hace pensar, junto con autores como HAGEN (1900), GLADSTONE y WAKELEY (1925), ROMER (1962), y GANGULY y SINGH-ROY (1964), que en su organización forma parte si no todo, sí al menos en parte del centrum del atlas; pues de otro modo no se explicaría la presencia observada por nosotros y por otros autores como BARDEEN (1908) y FISCHER y Cols. (1969) de una banda densa, a modo de interzona entre apófisis odontoides y axis (claramente manifiesta en el estadio 22 de O'Rahilly), que sabemos, continuando el desarrollo, terminará por desaparecer (según FRAME, 1960; hacia los 40 mm.), culminando con la fusión más ó menos completa de ambas estructuras, lo que demuestra (a nuestro entender) que ambas tienen un origen completamente diferente, ya que de lo contrario una y otra formarían un todo único desde los primeros momentos del desarrollo.

Por otro lado, y continuando en el estadio 20 de O'Rahilly, dado que aún no se ha producido la deflexión de la cabeza, se observa cómo dicha masa mesenquimal mantiene claras relaciones de vecindad,

no con el arco hipocordal del atlas, sino con la margen anterior del *foramen occipitale magnum*. Permaneciendo en dicho estadio el diente del axis aún en fase mesenquimal a diferencia del resto de las futuras piezas esqueléticas que presentan en este momento ya características de cartilago inmaduro.

La apófisis odontoides, comenzado el estadio 21 de O'Rahilly (embriones humanos de 22 mm.), observamos cómo a nivel de su base de implantación en el cuerpo del axis, comienza a presentar un aspecto ya claramente de cartilago inmaduro, mientras que el resto del diente permanecerá en fase mesenquimal hasta la segunda mitad del estadio 21 en que ya adopta un claro aspecto de cartilago inmaduro. Quiere decir, por lo tanto, que la apófisis odontoides va a presentar ya desde este momento, un desarrollo retardado con respecto al resto de las futuras piezas esqueléticas craneovertebrales; desarrollo retardado que, como veremos en el capítulo correspondiente, afectará igualmente a las articulaciones con ella relacionadas.

Dicha fase de cartilago inmaduro se va a prolongar durante todo el estadio 22 de O'Rahilly, durante el cual es significativo señalar que se inicia la deflexión cefálica que motivará el inicio del consiguiente "descenso" del diente. Dicho descenso se inicia según nuestras observaciones hacia los 24'5 mm., lo que a nuestro entender concuerda con HAYEK (1923), quien da unos inicios del descenso entre 25 y 35 mm.; mientras que según FRAME (1960), éste comienza mucho antes, hacia los 18 mm; y será el motivo que dé

lugar a que comiencen a definirse y manifestarse (si bien aún muy debilmente) relaciones de vecindad con el arco anterior del atlas que se encuentra inmediatamente subyacente a la disposición del occipital..

A comienzos del estadio 23 de O'Rahilly, el diente del axis presenta ya un claro aspecto de cartilago maduro, si bien con un cierto desfase respecto al resto de las futuras piezas esqueléticas; cartilago maduro que se prolongará y mantendrá hasta la trece semana del desarrollo (fetos humanos de 102 mm.), momento en el cual tiene lugar el inicio de la osteogénesis a nivel de la base de implantación y margen posterior del diente del axis, motivo por el cual algunos autores (FLOWER, 1885) consideran a dicha margen posterior como la "habitual epifisis" del centrum del axis. Dicha localización del inicio de la osteogénesis concuerda con lo aportado por NOBACK y ROBERTSON (1951), quienes afirman que la odontoides se osifica comenzando dicho proceso a nivel de su base hacia los 120 mm, mientras que TÖNDURY (1958) y O'RAHILLY, MÜLLER y MAYER (1963) consideran que dicha osificación se produce hacia los 200 mm., demasiado tardío a nuestro entender.

Pero es más, el descenso de la apófisis odontoides se continúa a lo largo de todo el periodo fetal temprano, y así llegados a la décima semana del desarrollo (fetos humanos de 50 mm.), y como consecuencia de la deflexión total de la cabeza, las relaciones que mantienen entre sí diente del axis y margen anterior del agujero occipital mayor prácticamente se han perdido, siendo ya muy claras

y manifiestas las establecidas entre diente y arco anterior del atlas.

5.- Sobre el desarrollo de las cavidades articulares.

Acerca de la organización de estas estructuras, y comenzando por nuestro espécimen más joven (16'5 mm.), no encontramos en estos momentos indicios no ya de cavidades articulares, sino ni tan siquiera de piezas articulares intermedias ó interzonas articulares, lo que concuerda con GLADSTONE y WAKLEY (1925), quienes afirman igualmente que en los estadios más tempranos del desarrollo no hay presentes signos de las articulaciones.

Los primeros signos de interzonas articulares los observamos nosotros hacia los 17 mm. (estadio 19 de O'Rahilly), momento en que se puede apreciar entre los moldes mesenquimales de las futuras piezas esqueléticas unas condensaciones mesenquimales que nos anticipan la disposición de esas futuras piezas articulares intermedias ó interzonas articulares.

Dichas interzonas articulares se organizan en los primeros momentos del estadio 20 de O'Rahilly (embriones humanos de 19 mm.), cuando comienza la escisión del molde único mesenquimal con el inicio de la fase condrógena. Pero dicha organización de las interzonas articulares no va a tener lugar a todos los niveles, sino únicamente a la altura de las futuras articulaciones occipito-atloidea y atlo-axoidea lateral, no habiendo por el momento signos

algunos de las futuras articulaciones odontoideas, entre otras cosas porque el axis en estos momentos se mantiene en fase mesenquimal, y además porque no está en relación con el arco anterior del atlas, sino con la margen anterior del *foramen occipitale magnum*.

Estas dos primeras interzonas son las únicas que se van a establecer, digamos, de una manera reglada; las otras dos (es decir las establecidas en relación con la apófisis odontoides) tienen, como veremos más adelante un desarrollo totalmente atípico. Las interzonas articulares presentan la típica estructuración de toda interzona de diartrosis, con una triple estratificación en dos láminas excéntricas densas unidas íntimamente al pericondrio de las piezas esqueléticas y una tercera lámina concéntrica más laxa.

Pero si continuamos con dicho estadio 20, al final del mismo (hacia los 20 mm.) las interzonas articulares occipito-atloidea y atlo-axoidea lateral presentan un mayor grado evolutivo y advertimos una condensación mesenquimal que representa para nosotros el inicio de definición de la articulación transverso-odontoidea, inicio señalado por un atisbo de interzona trilaminar no muy bien definida aún.

Durante el estadio 21 de O'Rahilly, las interzonas articulares occipito-atloidea y atlo-axoidea lateral permanecen con una estructuración similar al estadio anterior, no habiendo aún el menor signo de cavitación; llamándonos solamente la atención el menor espesor de la segunda de estas interzonas articulares que viene a

ser aproximadamente la mitad de la primera. Respecto de la articulación transverso-odontoidea sólo vimos una interzona articular clara trilaminar en la porción más craneal entre la margen posterior del diente y el ligamento transverso del atlas. Mientras que por parte de la margen anterior del diente y el arco anterior del atlas no existe ningún atisbo de interzona articular, existiendo únicamente entre ambas estructuras un mesénquima laxo similar al mesénquima ambiental. Donde sí existe una a modo de "interzona" en este estadio es entre diente y margen anterior del agujero occipital mayor.

A comienzos del estadio 22 (24.5 mm.) observamos una imagen del contorno condilar que viene a semejarse a una especie de ovoide de eje mayor anteroposterior oblicuo, lo que concuerda en cuanto a forma y estadio con HESSER (1926), quien lo describió como elipsoide en una reconstrucción de 26 mm.. Por su parte las interzonas occipito-atloidea y atlo-axoidea lateral mantienen su triple estratificación; sin embargo, la primera a finales de este estadio (embriones humanos de 28 mm.) comienza a presentar, en su porción media, un fenómeno de delaminación que no es sino el primer indicio de cavitación. La interzona articular atlo-axoidea lateral por el contrario no presenta ningún cambio en su estructuración.

Con respecto a la articulación transverso-odontoidea sólo señalar que sigue presentando, por su imagen y morfoestructura, una muy discreta interzona. En lo que se refiere a las relaciones de la margen anterior del diente, éste sigue manteniendo claras relaciones

de vecindad con la margen anterior del *foramen occipitale magnum*, sin embargo (al haberse iniciado la deflexión cefálica) en sentido más caudal ya inicia relaciones de vecindad también con el arco anterior del atlas, si bien entre ambas estructuras sigue sin organizarse interzona articular alguna.

En el estadio 23 de O'Rahilly, ya en sus momentos iniciales, el hecho más significativo, para nosotros, es la organización en sentido estricto de las cavidades articulares, tanto de la occipito-atloidea cuyo inicio de delaminación ya comenzó en el estadio anterior, como de la atlo-axoidea lateral que presenta un desarrollo análogo a la mencionada occipito-atloidea. Ambas cavidades aparecen en estos momentos (embriones humanos de 29 mm.) ya claramente definidas, en las que se aprecia además cómo el mesénquima ambiental se dispone a ambos lados de las mismas para organizar a ese nivel la cápsula articular.

Estos hallazgos concuerdan, a nuestro modo de ver, con los de INGELMARK (1947), quien afirma que hasta la fase de 30 mm. los cóndilos del occipital están unidos a las masas laterales del atlas por tejidos laxos, momento en que dicha articulación comienza a desarrollarse por la aparición de un surco en su porción más dorsal; pero no con los de O'RAHILLY, MÜLLER y MEYER (1963), quienes afirmaron que no encontraron cavidades articulares en ninguno de sus embriones del estadio 23 estudiados, pero sí un inicio de cavitación periférica en el único feto (de 33 mm.) que estudiaron.

Respecto a las articulaciones relacionadas con la apófisis odontoides, en este estadio 23, hemos de mencionar que se aprecia una "cavidad articular" muy discreta y no bien definida entre margen anterior del *foramen occipitale magnum* y margen anterior del diente del axis; sin embargo, su observación detenida demuestra que si bien la margen anterior del diente del axis presenta una estructura fibrocartilaginosa, no ocurre lo mismo con el *foramen occipitale magnum*, donde sólo existe el pericondrio general que envuelve el occipital, lo que sí corrobora lo observado por LE DOUBLE (1903). No podemos hablar por tanto de una verdadera superficie articular entre diente del axis y margen anterior del *foramen occipitale magnum*, al igual que tampoco se observa por ahora organización articular alguna entre diente del axis y arco anterior del atlas.

Por otro lado, la interzona articular transverso-odontoides persiste como tal sin ningún indicio aún de cavitación. Todo lo cual nos indica que sigue estando tanto el diente del axis, como los sistemas articulares en relación con él, más retrasado el desarrollo que el resto de los sistemas articulares craneovertebrales.

En la novena semana del desarrollo, tanto la articulación occipito-atloidea como la atlo-axoidea lateral presentan sendas cavidades articulares bien definidas en las que, sin embargo, persisten restos de trabéculas conjuntivas, que son a nuestro entender recuerdo de la capa media de la interzona articular. Tanto en una como en otra articulación el mesénquima ambiental se condensa organizando la cápsula articular.

Por su parte, la apófisis odontoides mantiene unas relaciones con el arco anterior del atlas cada vez más estrechas y patentes aunque persiste el mesénquima laxo ambiental entre ellos que en ningún momento remeda la organización de interzona articular alguna; sin embargo, aún se marca una "cavidad articular", de organización en todo distinta a la occipito-atloidea ó a la atlo-axoidea lateral (ya que apenas se marcó en estadios previos una interzona trilaminar) entre margen anterior del *foramen occipitale magnum* y odontoides. Dicha "cavidad articular" también es observada por HAYEK (1923) en fetos de 43 mm. y mayores. Pero además, a partir de la segunda mitad de la novena semana (en fetos humanos de 41 mm.), se organiza, con un grado evolutivo muy avanzado, una auténtica cavidad articular entre margen anterior del diente y margen posterior del arco anterior del atlas en cuyo interior se mantienen aún algunos septos; siendo de destacar que en ningún momento hemos observado entre dichas estructuras existencia de pieza articular intermedia alguna.

Finalmente y respecto a la articulación transverso-odontoidea hemos de señalar que al inicio de la novena semana del desarrollo persiste la interzona trilaminar, si bien con una banda media muy clara que denota la intensa actividad celular prelude del proceso de delaminación. Si bien, en los últimos días de la novena semana, dicha articulación muestra por primera vez una cavidad articular bien manifiesta, aunque cruzada por trabéculas mesenquimales. Quiere decir, por tanto, que esta articulación transverso-odontoidea va a ser la última en desarrollarse de todas las que componen el sistema

articular craneovertebral.

En la décima semana del desarrollo, las articulaciones occipito-atloidea y atlo-axoidea lateral presentan un grado de desarrollo similar al de la novena semana, presentando igualmente todavía restos de trabéculas de la interzona articular, pero apreciándose ya una cápsula articular perfectamente estructurada a partir del mesénquima ambiental, y recubierta por una delgada lámina de sinovial articular. Igualmente presentan ya unos divertículos ó expansiones en sentido lateral y medial.

Asimismo, a nivel de la articulación atlanto-odontoidea el mesénquima en torno al pericondrio de odontoides y arco anterior del atlas se condensa para formar el correspondiente cartilago hialino articular. Entre ambas estructuras la cavidad articular encierra aún importantes septos ó tabiques, entre los que destaca uno muy marcado que cruza transversalmente la cavidad articular y que al final de este periodo va a organizar un doble compartimento en dicha articulación, a modo de cámaras anterior y posterior, perfectamente comunicadas entre sí.

En la once semana del desarrollo, las articulaciones occipito-atloidea y atlo-axoidea lateral muestran un grado similar de desarrollo al periodo anterior, si bien apenas quedan restos de aquellas trabéculas, persistiendo en sentido lateral y medial sendos fondos de saco.

La articulación atlanto-odontoidea se prolonga en dirección

craneal para introducirse en el espacio que media entre diente del axis y la porción más inferior de la margen anterior del occipital, presentando aún en este periodo algunas trabéculas mesenquimales, entre las que destaca en su porción craneal esa trabécula transversal que ya mencionamos en el periodo anterior. Hemos de insistir nuevamente en que el modo de organizarse la articulación atlanto-odontoidea dista mucho de ser aquél que organiza cualquier otro sistema articular de tipo diartrosico. No se ha organizado ninguna interzona articular, sino que es simplemente el mesénquima ambiental que se dispone entre diente y arco anterior del atlas el que organiza no sólo la cavidad articular, sino también el cartilago hialino que cierre el par kinemático articular.

Respecto de la articulación transverso-odontoidea, ésta presenta ya una clara cavidad articular limitada por una cápsula articular, con abundantes trabéculas ó septos, y sobre todo una condensación en la cara posterior del diente del axis, expresión de la organización del cartilago hialino. Cartilago hialino que a nivel de la cara anterior del ligamento transverso queda limitado a una sutil capa condensada.

En la doce semana del desarrollo, tanto la cavidad articular occipito-atloidea, como la atlo-axoidea lateral están ya completamente libres de trabéculas conjuntivas, presentando claros evaginaciones en sentido lateral y medial; ello ocurre ya hacia los 65 mm., lo cual difiere en 5 mm. con lo expresado por **INGELMARK** (1947).

Con respecto a la articulación atlanto-odontoidea resaltar sólo que aún persisten trabéculas, entre las que destaca la anteriormente mencionada de disposición transversal; y la expansión en sentido craneal que se introduce (a modo de divertículo) entre diente del axis y margen anterior del *foramen occipitale magnum*. Por su parte, la articulación transverso-odontoidea presenta aún una luz cavitaria en la cual encontramos todavía septos conjuntivos.

Finalmente en la trece semana del desarrollo, las articulaciones del sistema craneovertebral están totalmente limpias de trabéculas ó septos, salvo la articulación atlanto-odontoidea, donde aún persiste aquel hemisepto que, a modo de menisco, la dividía en dos cámaras, anterior y posterior, y sobre cuyo destino morfogénico final no nos atrevemos a definir. Pudiendo decirse que, en estos momentos, el conjunto articular craneovertebral remeda *in miniature* las futuras articulaciones craneovertebrales.

Queremos terminar este capítulo con una especie de glosario del mismo en el que hay que destacar:

- El desarrollo articular más precoz que viene protagonizado por la articulación occipito-atloidea.

- El desarrollo más retardado de los sistemas articulares dependientes de la apófisis odontoides, así como su organización totalmente atípica, sobre todo de la atlanto-odontoidea.

- La nula bibliografía existente con respecto a estos dos últimos sistemas articulares citados, que prácticamente nos ha impedido hacer un análisis comparativo adecuado.

- La existencia del mencionado hemi-septo, acerca del cual no tenemos ningún antecedente bibliográfico.

6.- Sobre los elementos ligamentosos.

El desarrollo morfogénico de estas estructuras se inicia hacia el estadio 20 de O'Rahilly (embriones humanos de 19 mm.), momento en el cual si bien no tienen carta de naturaleza aún dichos ligamentos (alares, apicis dentis y transverso del atlas) sí se adivina su posición porque se observan sus anlagen. Esta observación concuerda con la realizada por LUDWIG en 1953 quien dice reconocer el anlage de los ligamentos transverso, alares y apical ya en especímenes de 20 mm.

Respecto al *ligamentum apicis dentis*, consideramos junto con JOHNSTON y WHILLIS (1945) que se trata de un disco intervertebral rudimentario, y con SENSEWIG (1949) que es un vestigio funcional de la notocorda, producto de una mayor maduración de la porción notocordal más craneal, justo aquella porción que salta desde el vértice del diente del axis y la margen anterior del agujero occipital mayor.

Respecto a los otros dos importantes elementos ligamentosos (ligamentos alares y ligamento transverso del atlas) consideramos que tienen un origen morfogénico idéntico, observándose al final del estadio 20 de O'Rahilly (embriones humanos de 20 mm.) el comienzo de su organización a partir del mismo material que está organizando el

diente del axis, formando un todo mesenquimal con él, y pudiendo diferenciarse entre sí, sólo por su diferente morfotopografía. Coincidimos pues con **SENSENIG** (1957) quien afirma que el arco proatloideo participa en la formación de los ligamentos alares, así como en la de otros ligamentos relacionados con la articulación occipito-atloidea.

Dichos ligamentos (alares y transverso del atlas) continúan en fase mesenquimal hasta la segunda mitad del estadio 21 (embriones humanos de 23 mm.), en que su estructura se hace ligamentosa con dos capas excéntricas densas y una concéntrica laxa, estructura que mantienen hasta el final del estadio 23 de O'Rahilly, momento en el cual la capa media comienza a desaparecer hasta hacerlo por completo a comienzos de la novena semana del desarrollo, en que ofrecen una estructura madura ligamentosa densa prácticamente definitiva.

CONCLUSIONES

A la vista de nuestros resultados creemos oportuno establecer las siguientes conclusiones:

1ª.- Ratificamos que la apófisis odontoides del axis se organiza a partir del mesénquima esclerotómico que se dispone entre sendas masas laterales del atlas también en fase mesenquimal.

2ª.- Se establece el horario morfogenico de las articulaciones cráneo-vertebrales, destacándose las siguientes fases evolutivas en su desarrollo:

A.- Fase Mesenquimal Condensativa:

- 1.- Cóndilos del Occipital, Atlas y Axis: Durante los estadios 18 y 19 de O'Rahilly forman un molde mesenquimal denso continuo.
- 2.- Apófisis Odontoides del Axis: Algo más retrasada en el desarrollo, se encuentra en fase mesenquimal densa durante los estadios: 18, 19, 20 y primera mitad del 21 de O'Rahilly.

B.- Fase Condrogénica ó Precartilaginosa:

- 1.- Cóndilos del Occipital, Atlas y Axis: Durante los estadios 20 y 21 de O'Rahilly, las condensaciones mesenquimales que están organizando estas estructuras han evolucionado a tejido precartilaginoso, comenzando a definirse las interzonas articulares: occipito-atloidea y atlo-axoidea lateral.
- 2.- Apófisis Odontoides del Axis: Durante la segunda mitad

del estadio 21 de O'Rahilly se inicia su fase condrogénica, que se extiende a todo lo largo del estadio 22 de O'Rahilly, definiéndose además los ligamentos: alares y transversos del atlas.

C.- Fase Cartilaginosa:

- 1.- Códilos del Occipital, Atlas y Axis: El proceso de cartilificación se inicia en el estadio 22 de O'Rahilly y progresa durante el estadio 23 de O'Rahilly y la primera mitad de la novena semana del desarrollo.
- 2.- Apófisis Odontoides del Axis: Inicia su cartilificación en el estadio 23 de O'Rahilly y progresa durante las semanas: novena a duodécima.

D.- Fase Osteogénica:

- 1.- Códilos del Occipital, Atlas y Axis: El derrumbamiento de los moldes de cartilago tiene lugar según la siguiente secuencia:
 - Segunda mitad de la novena semana: Base de implantación del arco posterior del Atlas.
 - Segunda mitad de la décima semana: Códilos del Occipital y pedículos del Axis.

El proceso de invasión vascular se inicia en la décimo tercera semana del desarrollo.

- 2.- Apófisis Odontoides del Axis: Se inicia en la décimo tercera semana del desarrollo.

3a.- Las cavidades articulares del sistema articular craneo-vertebral se definen como tales de acuerdo con la siguiente

secuencia:

- Estadio 22 de O'Rahilly: Articulación Occipito-atloidea.
- Estadio 23 de O'Rahilly: Articulación Atlo-axoidea lateral.
- Segunda mitad del novena semana: Articulaciones Atlanto-odontoidea y Transverso-odontoidea.

4ª.- La articulación Atlanto-odontoidea se organiza con un patrón de desarrollo distinto al del resto de las articulaciones cráneo-vertebrales ya que no se organiza interzona articular alguna a ese nivel, posiblemente debido al hecho de que hasta el final del periodo embrionario no se establecen relaciones de vecindad entre apófisis odontoides del axis y arco anterior del atlas.

5ª.- Los agujeros costo-transversarios del atlas y del axis están totalmente organizados al final del estadio 22 de O'Rahilly.

BIBLIOGRAFIA

BIBLIOGRAFIA

ALBRECHT, P. (1880).- Ueber den Proatlas einen zwischen dem Occipitale und dem Atlas der amnioten Wirbelthiere gelegenen Wirbel, und den Nervus Spinalis l.s. pro-atlanticus. *Zool. Anz.* 27 (450-456).

AREY, L. B. (1938).- The history of the first somite in human embryos. *Contr. Embryol.* 27 (233-269).

AREY, L. B. (1965).- *Developmental Anatomy. A textbook and laboratory manual of embryology.* Saunders Co. Philadelphia.

AUGIER, M. (1928).- Sur le développement de la région céphalo-cervical. *C. R. Ass. Anat.* 23 (43-56).

AUGIER, M. (1931).- Squelette céphalique. En: *Traité d'Anatomie.* 4^e ed. Ed. Masson. Paris.

AUGIER, M. (1936) - Voûte chondrocrânienne et cerveau. *Arch. Anat.* 21 (16-29).

BAER, K. E. von (1828).- *Ueber Entwicklungsgeschichte der Thiere. Beobachtung und Reflexion.* Verlag der Gebrüder. Königsberg.

BALFOUR, F. M. (1876).- The development of elasmobranch fishes. *J. Anat. Physiol.* 10 (672-688).

BARDEEN, C. R. (1908).- Early development of the cervical vertebrae and the base of the occipital bone in man. *Am. J. Anat.* 8 (81-86).

BARDEEN, C. R. y LEWIS, W. H. (1901).- Development of the limbs, body-wall and back in man. *Am. J. Anat.* 7 (1-35).

BARGE, J. A. J. (1915).- Die Entwicklung der Wirbelsäule nebst Rippen. *Anat. Hefte.* 49 (239-274).

BARGE, J. A. J. (1918).- Die Entwicklung der Cranio-vertebral-grenze beim Schaf. *Anat. Hefte.* 55 (415-442).

BARSON, A. J. (1970).- Spina bifida: the significance of the level and extent of the defect to the morphogenesis. *Dev. Med. Child. Neurol.* 12 (129-144).

BATHMAN, J. E. (1972).- *The shoulder and neck.* Saunders. Co. Philadelphia

BECK, W. (1896).- Ueber den Austritt des N. hypoglossus und N. cervicalis primus aus dem Centralorgan beim und in der Reihe der Säugetiere unter besonderer Berücksichtigung der dorsalen Wurzeln. *Anat. Hefte.* 6 (249-346).

BERGMANN, C. (1845).- *Einege Beobachtungen und Reflexionen über die Skelettsysteme der Wirbelthiere, deren Begrenzung und Plan.* Göttinger Studien. Göttingen.

BOJANUS, L. H. (1819-1821).- *Anatome testudinis Europaeae, indagavit, depinxit, commentatus est.* Wilnae.

BONNET, R. (1889).- Beiträge zur Embryologie der Wiederkäufer, gewonnen am Schafei. *Arch. f. Anat. u. Physiol.* 12 (1-106).

BROMAN, I. (1911).- *Normale und abnorme Entwicklung des Menschen.* Wiesbaden.

BUTCHER, E. O. (1929).- The development of the somites in the white rat (*Mus norvegicus albinus*) and the fate of the myotomes, neural tube and gut in the tail. *Am. J. Anat.* 44 (381-439).

CARUS, K. G. (1828).- *Von den Ur-Theilen der Knochen und Schalengerüsten.* Leipzig.

CAVE, A. J. F. (1938).- The morphological constitution of the odontoid process. *J. Anat.* 72 (621).

CROUCH, J. B. (1965).- *Functional Human Anatomy.* Lea and Febiger. Philadelphia

CUVIER, G. (1835).- *Leçons d'anatomie comparée.* Crochard et Cie. Paris.

CHIARUGI, G. (1890).- Le developpement des nerfs vague, accesoire, hypoglosse, et première cervicaux chez les sauropsides et chez les mammifères. *Arch. Ital. Biol.* 13 (309-443).

DANDY, W. E. (1910).- A human embryo with seven pairs of somites, measuring about 2 mm. in length. *Am. J. Anat.* 10 (85-108).

DAVIS, C. L. (1923).- Description of a human embryo having 20 paired somites. *Contr. Embryol.* 15 (1-51).

DAVES, B. (1930).- IV. The development of the vertebral column in mammals as illustrated by its development in *Mus musculus*. *Philos. Trans. R. Soc. Lond.* 218 (155-70).

DE BEER, G. R. (1937).- *The development of the vertebrate skull*. Oxford University Press. Oxford.

FISCHER, L. y Cols.(1969).- Structure macroscopique de l'apophyse odontoïde d'après l'étude anatomo-radiologique. *Lyon médical* 34 (433-436).

FLOWER, W. H. (1885).- *An Introduction to the Osteology of the Mammalia*. 3^a ed. MacMillan & Co. London.

FRAME, J. (1960).- Some observations on the development of the cranio-vertebral region. *J. R. Coll. Surg. Edinb.* 5/4 (320-324).

FRORIEP, A. (1882).- Ueber ein Ganglion des Hypoglossus und Wirbelanlagen in der Occipitalregion. Beitrag zur Entwicklungsgeschichte des Säugethierkopfes. *Arch. f. Anat. u. Physiol.* 7 (279-302).

FRORIEP, A. (1883).- Zur Entwicklungsgeschichte der Wirbelsäule insbesondere des Atlas und Epistrofeus und der Occipitalregion. I. Beobachtung an Hühnerembryonen. *Arch. f. Anat. u. Physiol.* 10 (177-234).

FRORIEP, A. (1886).- Zur Entwicklungsgeschichte der Wirbelsäule insbesondere des Atlas und Epistrofeus und der Occipitalregion. II. Beobachtung an Säugethierembryonen. *Arch. f. Anat. u. Physiol.* 19 (69-150).

FULLENLOVE, T. M. (1954).- Congenital absence of the odontoid process. *Radiology.* 63 (72-73).

GADOW, H. F. (1896).- On the evolution of the vertebral column of the Amphibia and Amniota. *Philos. Trans. R. Soc. Lond.* 187 (1-57).

GADOW, H. F. (1933a).- *The Evolution of the Vertebral Column.* Cambridge University Press. Cambridge.

GADOW, H. F. (1933b).- *The evolution of the vertebral column: a contribution to the study of vertebrate phylogeny.* Gaskell, J.F. and Green H.L. edit. Cambridge.

GAGE, S. P. (1905).- A three weeks' human embryo, with especial reference to the brain and nephric system. *Am. J. Anat.* 4 (409-443).

GANGULY, D. N. y SINGH-ROY, K. K. (1964).- A study on the cranio-vertebral joint in the man. *Anat. Anz.* 114 (433-452).

OSGENBAUR, C. (1872).- *Das Kopfskelett der Selachier; ein Beitrag zur Erkenntniss der Genese des Kopfskelettes der Wirbelthiere.* Leipzig.

GLADSTONE, R. J. y WAKELEY, C. P. (1925).- Variations of the occipital-atlantal joint in relation to the metameric structure of the cranio-vertebral region. *J. Anat.* 59 (195-216).

GOETHE, J. W. (1820).- *Zur Naturwissenschaft überhaupt, besonders zur Morphologie.* Berlin.

GOODRICH, E. S. (1930).- *Studies on the Structure and Development of Vertebrates.* MacMillan & Co. London.

HAGEN, M. (1900).- Die Bildung des Knorpelskelets beim menschlichen Embryo. *Arch. f. Anat. u. Physiol.* 59 (1- 134).

HAYEK, H. von (1923).- Ueber den ProAtlas und über die Entwicklung der Kopfgelenke beim Menschen und bei einigen Säugetieren. *Sitzung. Akad. Wiss. Wien.* 130 (25-60).

HAYEK, H. von (1924).- über das Schicksal des Pro-Atlas und über die Entwicklung der Kopfgelenke bei Reptilien und Vögeln. *Morph. Jb.* 53 (137-163).

HAYEK, H. von (1927).- Untersuchungen über Epsitropheus, Atlas und Hinterhauptsbein. *Morph. Jb.* 58 (269-347).

HESSER, C. (1926).- Beitrag zur Kenntnis der Gelenkentwicklung beim Menschen. *Morph. Jb.* 55 (489-567).

HOFFMANN, C. K. (1890).- Reptilien. En: *Klassen und Ordnungen des Thierreichs* (de H.G. Bronn). Ed. Chocard. Bruselas.

HUNTER, R. M. (1935).- The development of the anterior postotic somites in the rabbit. *J. Morphol.* 57 (501-531).

HUXLEY, T. H. (1858).- The Croonian Lecture -"On the Theory of the Vertebrate Skull". *Proc. R. Soc. Lond.* 9 (381-457).

INGALLS, H. W. (1907).- Beschreibung eines menschlichen Embryos von 4.9 mm. *Arch. f. mikr. Anat. u. Entwickl.* 70 (506-576).

INGELMARK, B. B. (1947).- über das craniovertebrale Grenzgebiet beim Menschen. *Acta Anat.* 4 (1-116).

JENKINS, F. A. (1969).- The evolution of the mammalian axis. *Anat. Rec.* 164 (173-184).

JOHNSON, F. P. (1917).- A human embryo of twenty-four pairs of somites. *Contr. Embryol.* 6 (125-168).

JOHNSTON, T. B. y WHILLIS, J. (1945).- The Cranio-vertebral Joint. En: *Gray's Anatomy*. Churchill Livingstone. London.

KELLOG, R. (1936).- *Review of the Archaeoceti*. Publs. Carnegie Instn. No. 482.

KNESE, K. H. (1948).- Kopfgelenk, Kopfhaltung und Kopfbewegung des Menschen. *Z. Anat. Entwickl. Gesch.* 114 (67-107).

KÖHLER, A. y ZIMMER, E. A. (1968).- *Borderlands of the Normal and Early Pathologic in Skeletal Roentgenology*. 3ª ed. Grune & Stratton. N° York.

LAROCCA, H. (1988).- Embriología del aparato neuromusculo-esquelético. En: *Ortopedia Pediátrica*. (de Lovell, W. y Winter, B.) 2ª edic. Ed. Panamericana. Buenos Aires.

LE DOUBLE, A. F. (1903).- *Traité des Variations des Us du Crâne de l'Homme*. Ed. Vigot. Paris.

LESSERTISSEUR, J. y SABAN, R. (1967).- Squelette Axial. En: *Traité de Zoologie*. Ed. Maison et Cie. Paris.

LEWIS, W. H. (1910).- The development of the muscular system. En: *Manual of human embryology*. (de Keibel y Mall). Lippincott. Philadelphia.

LEWIS, W. H. (1920).- The cartilagenous skull of a human embryo twenty-one millimetres in length. *Contr. Embryol.* 9 (299-324).

LOCKHART, R. D.; HAMILTON, G. F. y FYFE, F. W. (1965).- *Anatomy of the Human Body*. 2ª ed. J.B. Lippincott Co. Philadelphia.

LUDWIG, E. (1928).- Ueber einen operativ gewonnenen menschlichen Embryo mit einem Ursegmente. *Morph. Jb.* 59 (41-104).

LUDWIG, K. S. (1957).- Die Frühentwicklung des Atlas und der Occipitalwirbel beim Menschen. *Acta Anat.* 30 (444-461).

MACALISTER, A. (1894).- The development and varieties of the second cervical vertebra. *J. Anat. Physiol.* 28 (257-268).

MALL, F. P. (1891).- A human embryo twenty-six days old. *J. Morphol.* 5 (459-480).

MALL, F. P. (1897).- Development of the human coelom. *J. Morphol.* 12 (395-453).

MECKEL, J. F. (1820).- *Handbuch der menschlichen Anatomie*. Ed. Halle.Berlin.

NUGGIA, G. (1931).- Evoluzione dei segmenti mesodermici occipitali negli embrioni umani. *Monit. zool. ital.* 42 (275-284).

MÜLLER, F. y O'RAHILLY, R. (1980).- The human chondrocranium at the end of the embryonic period proper, with particular reference to the nervous system. *Am. J. Anat.* 159 (33-58).

NOBACK, C. R. y ROBERTSON, G. G. (1951).- Sequences of appearance of ossification centers in the human skeleton during the first five prenatal months. *Am. J. Anat.* 89 (1-28).

OKEN, L. (1807).- *über die Bedeutung der Schädelknochen.* Gustav Fischer. Jena.

O'RAHILLY, R.; MÜLLER, F. y MEYER, D. B. (1983).- The human vertebral column at the end of the embryonic period proper. 2. The occipitocervical region. *J. Anat.* 136/1 (181-195).

OVEN, R. (1846).- *Lectures on the comparative anatomy and physiology of the vertebrate animals.* Hunterian lectures. London.

OVEN, R. (1854).- *The Principal Forms of the Skeleton and Teeth.* Blanchard and Lea. Philadelphia.

PEYER, B. (1950).- Goethes Wirbeltheorie des Schädels. *Vischr. Natur. Gesch.* 94 (1-131).

PRESLEY, R. y HALLMAN, L. A. (1980).- A pro-atlas arch in mammals. *J. Anat.* 131 (209-210).

RATHKE, H. (1839).- *Entwicklungsgeschichte der Natter (Coluber natrix)*. Verlag der Gebrüder. Königsberg.

REICHERT, K. B. (1838).- *Vergleichende Entwicklungsgeschichte des Kopfes der nackten Amphibien nebst den Bildungsgesetzen des Wirbelthierkopfes im allgemeinen und seinen hauptsächlichsten Variationen durch die einzelnen Wirbelthier-Klassen*. Verlag der Gebrüder. Königsberg.

REITER, A. (1944).- Die Frühentwicklung der menschlichen Wirbelsäule. II. Mitteilung. Die Entwicklung der Occipitalsegmente und der Halswirbelsäule. *Z. Anat. Entwickl. Gesch.* 113 (66-104).

REMAK, R. (1855).- *Untersuchungen über die Entwicklung der Wirbelthiere*. Reimer. Berlin.

ROBIN, C. H. (1864).- *Memoire sur le développement des vertébrés Atlas et Axis*. *J. Anat. Physiol.* 1 (274-299).

ROMER, A. S. (1962).- *The Vertebrate Body*. W. B. Saunders Co. Philadelphia.

RÜEGER, J. (1938).- Zur Osteologie der beiden ersten Halswirbel der Säugetiere. *Vischr. Natur. Gesch.* 83 (25-56).

- SCHAUMSLAND, H. (1905).- Citado por Gladstone y Wakeley (1925):
Variations of the occipital-atlantal joint in
relation to the metameric structure of the cranio-
vertebral region. *J. Anat.* 59 (195-216).
- SCHMEIDEL, G. (1932).- Die Entwicklung der Arteria vertebralis des
Menschen. *Morphol. Jb.* 71 (315-435).
- SENSEWIG, E. C. (1943).- The origin of the vertebral column in the
deer-mouse, *Peromyscus maniculatus rufinus*. *Anat. Rec.* 86 (123-141).
- SENSEWIG, E. C. (1949).- The early development of the human
vertebral column. *Contr. Embryol.* 33 (21-41).
- SENSEWIG, E. C. (1957).- The development of the occipital and
cervical segments and their associated structures in human embryos.
Contr. Embryol. 36 (141-152).
- SINGH, S. (1965).- Variations of the superior articular facets of
atlas vertebrae. *J. Anat.* 99/3 (565-571).
- SINGH-ROY, K. K. (1967).- On Goethe's vertebral theory of origin of
the skull. *Anat. Anz.* 120 (250-259).
- SISSON, S. y GROSSMAN, J. D. (1953).- *The Anatomy of the Domestic
Animals*. W.B. Saunders Co. Philadelphia.

SPIX, J. B. von (1815).- Citado por Singh-Roy K. K. (1967): On Goethe's vertebral theory of origin of the skull. *Anat. Anz.* 120 (250-259).

STERNBERG, H. (1927).- Beschreibung eines menschlichen Embryos mit vier Ursegmentpaaren, nebst Bemerkungen über die Anlage und früheste Entwicklung einiger Organe beim Menschen. *Z. Anat. Entwickl.* 82 (142-240).

STRECKER, C. (1887).- über die Condylen des Hinterhauptes. *Arch. Anat. Entwickl.* 12 (301-338).

STREETER, G. L. (1904).- Development of the cranial and spinal nerves in the occipital region of the human embryo. *Am. J. Anat.* 4 (83-116).

THEILER, K. (1963).- Embryonale und postnatale Entwicklung des Schädels. En: *Handbuch der medizinischen Radiologie. Röntgendiagnostik des Schädels I.* Springer. Berlin-Göttingen-Heidelberg

THOMPSON P. (1907).- Description of a human embryo of twenty-three paired somites. *J. Anat. Physiol.* 41 (159-171).

TILLMANN, B. y LORENZ, R. (1978).- The stress at the human atlanto occipital joint. I. The development of the occipital condyle. *Anat. Embryol.* 153 (269-277).

TÖNDURY, G. (1958).- *Entwicklungsgeschichte und Fehlbildungen der Wirbelsäule*. Ed. Hippokrates. Stuttgart.

TÖNDURY, G. (1968).- *Rauber-Kobsch. Lehrbuch und Atlas der Anatomie des Menschen*. Ed. Thieme. Stuttgart.

TORKLUS, D. von y GEHLE, W. (1972).- *The Upper Cervical Spine*. Ed. Thieme. Stuttgart.

TROTTER, M. y PETERSON, R. R. (1966).- *Osteology*. En: *Human Anatomy*. (de Morris B.J.). 12ª ed. Ed. McGraw-Hill Inc. New York.

VOGT, K. (1842).- *Untersuchungen über die Entwicklungsgeschichte der Geburtshilfkröte (Alytes obstetricans)*. Solothurn.

WATT, J. C. (1915).- *Description of two young twin embryos with 17-19 paired somites*. *Contr. Embryol.* 2 (5-44).

WEISS, A. (1901).- *Die Entwicklung der Wirbelsäule der weissen Ratte, besonders der vordersten Halswirbel*. *Z. Wissensch. Zool.* 69 (492-533).

VEH, I. C. (1928).- *The anatomy of human embryos with seventeen to twenty-three pairs of somites*. *J. Comp. Neural.* 45 (301-376).

VERTHEIMER, L. G. y DE LUNA, S. (1972).- Embriologia e desenvolvimento da coluna vertebral e suas malformações. *Folia Clin. Biol.* 1/1 (10-15).

WEST, C. M. (1937).- A human embryo of twenty-five somites. *J. Anct.* 71 (169-200).

VIJHE, J. W. van (1882).- *Ueber die Mesodermsegmente und die Entwicklung der Nerven des Selachierkopfes.* Amsterdam.

WOOD-JONES, F. (1946).- The Vertebral Column. En: *Buchanan's Manual of Anatomy.* 7^a ed. Baillière, Tindall & Cox. London.

YOUNG, J. Z. (1957).- *The Life of the Mammals.* Clarendon Press. Oxford.

ZAVISCH, C. (1957).- Der Ossifikationsprozess des Occipitale und die Rolle des Tectum posterius beim Menschen. *Acta Anat.* 30 (988-1007).
