Departamento de Ciencias Morfológicas Facultad de Medicina

Universidad de Granada

T E S I S D O C T O R A L

"MORFOGENESIS Y HORARIO MORFOGENICO DE LA ARTICULACION DE LA MUÑECA DURANTE LOS PERIODOS EMBRIONARIO Y FETAL TEMPRANO".

Por

Mª. MERCEDES NAVARRO-PELAYO SANCHEZ

DIRECTORES

Dr. D.Juan de Dios García García y Dr. D. Juan Antonio Mérida Velasco, Catedrático y Profesor Titular de Universidad, respectivamente, del ára de Ciencias Morfológicas (Anatomía Humana), de la Facultad de Medicina de la Universidad de Granada.

UNIVERSIDAD DE GRANADA

ACTA DEL GRADO DE DOCTOR EN Medicina

Curso de 19 89 a 19 90 Folio 76 Vº Número 133

Reunido en el dia de la fecha el Tribunal nombrado para el Grado de Doctor de D.ª Mª Mercedes Navarro-Pelayo Sánchez, el espirante leyó un discurso sobre el siguiente tema, que libremente habia elegido: "Morfogénesis y Horario Morfogénico de la Articulación de la Muñeca durante los Periodos Embrionario y Fetal Temprano".

Terminada la lectura y contestadas la objecciones formuladas por los Jueces del Tribunal, este le calificó de APTO "CUM LAUDE" por UNANIMIDAD.

Granada 24 de Marzo de 19 90

EL PRESIDENTE,

Fdo.: Luis Alvarez Guisado.

El Secretario del Tribunal,

Fdo.: Indalecio Sánchez-Montesinos Cano.

EL VOCAL,

Fdo.: Juan Jiménez Collado

EL VOCAL,

Fdo.: Antonio Campos Muñoz

EL VOCAL,

Fdo.: Pedro Cuello Cano

FIRMA DEL GRADUANDO

Mª Mercedes Navarro-Pelayo

Dpto. de Ciencias Morfológicas.

UNIVERSIDAD DE GRANADA
DEPARTAMENTO DE CIENCIAS
MORFOLOGICAS

18012 - GRANADA

D. JUAN DE DIOS GARCIA GARCIA (AO1EC1442), Catedrático de Universidad y D. JUAN ANTONIO MERIDA VELASCO (A44EC4678), Profesor Titular de Universidad; ambos en activo del AREA DE CIENCIAS MORFOLOGICAS (Anatomía Humana) de la Universidad de Granada:

C E R T I F I C A N: Que todos los trabajos realizados para la ejecución de la presente Tesis Doctoral por **Dª. Mª. MERCEDES NAVARRO-PELAYO SANCHEZ**, bajo el título: **" MORFOGENESIS Y HORARIO MORFOGENICO DE LA ARTICULACION DE LA MUÑECA DURANTE LOS PERIODOS EMBRIONARIO Y FETAL TEMPRANO"**, han sido efectuados bajo nuestra dirección en el Departamento de CIENCIAS MORFOLOGICAS (Anatomía Humana) de la Universidad de Granada.

Con la debida antelación se ha puesto en conocimiento del Ilustrísimo Señor Decano de la Facultad de Medicina, que dichos trabajos se destinaban para el fin señalado.

Y para que conste, firmamos la presente certificación en Granada, a diecinueve de Enero de mil novecientos noventa.

DIRECTORES DE LA TESIS

DEPARTAMENTO C. MORFOLOGICAS ANATOMIA UNIVERSIDAD DE GRANADA

Fdo. Juan de Dios García García. Fdo. Juan A. Mérida Velasco.

DEDICATORIA

A mis padres a los que todo les debo, y a Paco con quien voy a compartir mi vida.

AGRADECIMIENTOS

No es para mí un deber, sino un honor y un privilegio el poder expresar en estas líneas mi más sincero agradecimiento al Departamento de Ciencias Morfológicas (Anatomía Humana) y a todas aquellas personas que me han ayudado y animado a realizar esta Tesis Doctoral que finalmente hoy ve la luz, en especial a sus directores. A todas ellas mi reconocimiento y gratitud.

En primer lugar a **D. Juan de Dios García García**, Catedrático del Area de Ciencias Morfológicas de la Universidad de Granada, quien con sus extraordinarias cualidades científicas y humanas me dio la oportunidad de trabajar en el apasionante mundo de la investigación del que dificilmente se puede salir una vez que se penetra en él. A él mi más profundo agradecimiento y admiración por su inestimable dirección, su constante aliento, apoyo y entusiasmo puesto en la realización de esta Tesis Doctoral. Sin sus consejos, directrices y orientaciones este trabajo de investigación no sería una realidad.

Igualmente, quiero expresar mi agradecimiento y cariño a **D. Juan Antonio Mérida Velasco**, Profesor Titular del Area de Ciencias Morfológicas, por su quehacer en la dirección, que con su gran preparación científica, valía universitaria y profesional, me ha dado su desinteresada y entusiasta dedicación y su constante aliento en la realización de esta Tesis Doctoral para lo que me dedicó muchas horas de su tiempo y trabajo.

Pero este agradecimiento debe ser doble pués no sólo me han dado en todo momento su estímulo, consejo y dirección, sino que además me han ido introduciendo en todo lo que supone la metódica y sistemática que hay que seguir a la hora de realizar un trabajo de investigación. Todo ello, ha ido dejando en mí una huella imborrable, que nunca podré olvidar.

Además, un trabajo como éste, necesita de numerosos colaboradores y personas que continuamente me han apoyado para

garantizar su finalización.

A D. **Indalecio Sánchez Montesinos García**, amigo y compañero que en todo momento ha sabido comprenderme, orientarme y guiarme, ofreciéndome sus consejos y a quien debo una enorme gratitud.

A **D. Joaquín Espín Ferra**, igualmente mi respeto y agradecimiento, por su valiosa cooperación, incondicional ayuda y desinteresada colaboración.

Quiero expresar igualmente mi gratitud a **D. Miguel Guirao Pérez**, Catedrático del Area de Ciencias Morfológicas y Director del Instituto Federico Olóriz, por la cesión desinteresada y generosa de su valiosísimo material embriológico y fetal, que hemos utilizado para la confección de esta Tesis Doctoral. Por iguales motivos al Catedrático de Ciencias Morfológicas de la Universidad Complutense de Madrid. **D. Juan Jiménez Collado**, por proporcionarnos algún material de la embrioteca del que no disponiamos.

A todo el personal del Departamento de Ciencias Morfológicas que de una forma u otra me han animado y ayudado y que tuvieron una parte muy importante en la realización de este trabajo, en especial a **Marieta** por su quehacer mecanográfico, su dedicación, paciencia, animosidad y las tardes de su ocio que me dedicó. A **Sensi** por su eficaz trabajo en el material fotográfico. Y no puedo olvidarme de **Karem** por su ayuda prestada en la traducción de textos en inglés.

A mi gran amiga **Marora** que tanto me ayudó y que siempre estuvo disponible cuando la necesité, y a **Josefa Ruiz González**, por sus traducciones de textos.

A **mis padres**, pués les debo el ser y todo lo que ello representa y que me han enseñado que con dedicación, trabajo y

esfuerzo no hay nada imposible, y que han tenido paciencia para que yo vea cumplida esta meta.

Finalmente a **Paco** por tanto tiempo que no le dediqué, por su ayuda y por lo mucho que tuvo que aguantar en mis momentos de irritación y sobre todo por su constante apoyo en mis momentos de desánimo.

Toda esta gratitud hacia las personas directa o indirectamente señaladas anteriormente, se ha ido acumulando desde el momento que comencé mi trabajo de investigación. A todas ellas muchas gracias.

INDICE

Pág.

INTRODUCCION Y PLANTEAMIENTO DEL TEMA 1

JUSTIFICACION 173

MATERIAL Y METODOS 179

MATERIAL 182

METODOS 186

DESCRIPCION DE FIGURAS 197

PERIODO EMBRIONARIO 199

PERIODO FETAL 293

OBSERVACIONES Y RESULTADOS 360

PERIODO EMBRIONARIO 362

PERIODO FETAL 407

DISCUSION 438

RESUMEN 488

CONCLUSIONES 500

BIBLIOGRAFIA 506

INTRODUCCION

Y

PLANTEAMIENTO DEL TEMA

El estudio de la morfogénesis de los miembros en general y de su esqueleto y articulaciones en particular, ha sido objeto de estudio de los embriólogos clásicos. Si bien, en general, el tema fué abordado por ellos con grandes dosis de empirismo e imaginación. El estudio profundo de la morfogénesis de los miembros se ha iniciado, sin lugar a dudas, en los últimos treinta años en que al amparo, sobre todo, de la embriología causal y experimental, tiene lugar una verdadera eclosión de conocimientos según se deduce de las publicaciones y documentación bibliográfica nacional e internacional, analizándose la intimidad de la organización de los distintos elementos esqueléticos y articulares. Dichos estudios descubren la intimidad de la organización del esqueleto de los miembros superiores e inferiores del cuerpo humano y de sus respectivas articulaciones, estableciendo la intervención no sólo del código genético sino también de factores intrínsecos y extrínsecos. Gracias a ellos, en la actualidad, se conoce con bastante precisión la morfogénesis articular general y su ulterior desarrollo, así como estudios puntuales de algunas de las articulaciones de los miembros. En cualquier caso y refiriéndonos al miembro superior, el estudio de la articulación de la muñeca por los diversos autores va encaminado a descubrir su complejidad articular.

A pesar de ello, son muchas las lagunas que se pueden apreciar tras una revisión bibliográfica completa, no sólo en los acontecimientos generales de los miembros, sino también de sus articulaciones. Estas últimas, por ejemplo, no han sido tratadas con la misma uniformidad ni intensidad. Y así, la articulación de la rodilla es quizás la que haya gozado de más dedicación por los distintos investigadores, echándose en falta tratamientos similares en otras articulaciones que, tanto desde el punto de vista descriptivo o morfológico, y no digamos clínico, alcanzan una relevacia equivalente o incluso mayor a ella. Este es el caso de la articulación de la muñeca cuyo interés morfológico es

innegable, pero aún lo es más cuando este repercute sobre su prisma clínico; y baste para ello mencionar la frecuencia de algunos cuadros patológicos que afectan a la muñeca, cuyas terapéuticas aún no están bien definidas ni logran el máximo de efectividad. Todo ello hace que el conocimiento de las características particulares del desarrollo y de la anatomía de esta articulación alcance altas cotas de interés, pués con toda seguridad, de esto dependerá, o al menos, permitirá clarificar y ampliar en gran medida el conocimiento de las diferentes patologías, así como de sus diagnósticos y tratamientos. Especialidades como Traumatología y la de tan de moda hoy en día, Medicina Deportiva, están demandando con insistencia un estudio amplio y conciso del desarrollo y de los diferentes aspectos anatómicos que presenta la articulación de la muñeca.

Haciéndonos eco de esta inquietud intentamos contribuir, en el marco de nuestras posibilidades, con el presente trabajo dedicado a la citada articulación de muñeca.

Al examinar y contrastar la bibliografía existente hasta la fecha sobre este tema en concreto se hace evidente, y en cierto modo hasta sorprendente, la ausencia de datos o la ambigüedad o falta de unanimidad en las diferentes obras. Así por ejemplo, hay gran disparidad de criterios cuando se intenta establecer el origen y desarrollo de los distintos elementos que participan en la organización del sistema articular de la muñeca. Tampoco existe además, ningún estudio completo que establezca en especímenes humanos durante los períodos embrionario y fetal temprano el correspondiente horario morfogénico articular.

Estas dos plataformas temáticas ofrecen por sí solas un interés más que suficiente para provocar y animar a cualquier investigador a adentrarse en un estudio pormenorizado y exhaustivo, teniendo presente, en estos primeros momentos que desde estos dos planteamientos o hallazgos básicos irán surgiendo

nuevas inquietudes e interrogantes que harán la labor tan difícil como interesante.

Esta es la situación de partida que nos surgiere y permite adentrarnos en el estudio y análisis morfogénico de la citada articulación de la muñeca en especímenes humanos, y de este modo contribuir al conocimiento de su organización y desarrollo, tanto en su aspecto general como en sus peculiaridades, a la vez que establecer su horario morfogénico, no solo durante el período embrionario, sino también durante el período fetal temprano.

Por otra parte, muchas de las distintas parcelas y aspectos que conforman los diferentes y complejos elementos que intervienen en la articulación de la muñeca, tienen entidad e importancia para constituir una línea a investigar por sí sola, lo que hace mucho más complejo y difícil el tratamiento del tema.

Para facilitar al lector el análisis bibliográfico cronológico sobre la problemática antes citada, es por lo que dividimos el primer capítulo de Introducción en una serie de apartados, de modo que nos permita un análisis bibliográfico profundo sobre los distintos y complejos elementos que intervienen en la articulación de la muñeca.

1. DESARROLLO DE LAS EXTREMIDADES SUPERIORES.

El análisis del cómo y por qué se organizan las extremidades superiores ha sido objeto de estudio en gran cantidad de vertebrados por una pléyade de autores.

A) APARICION DEL ESBOZO DE LA EXTREMIDAD SUPERIOR.

Para **LEWIS (1901)**, a los 4,5 mm. surgen por primera vez las evidencias de unas yemas a modo de un agrupamiento celular

uniformemente dispuesto.

TAURE (1930), en su "Manual de Embriología Humana", expone: "A fines de la 4ª. semana aparecen en los lados del cuerpo en el embrión humano, dos pares de elevaciones que teniendo un eje mesodérmico indiferenciado, están revestidas por una cubierta ectodérmica. Una constricción que aparece en la 6ª. semana limita a la mano del resto del miembro, formándose más adelante la del codo, y es en la 7ª. semana, cuando aparecen los dedos a modo de relieves de la mano hasta que quedan definitivamente separados en la 8ª. semana".

Para **CELESTINO (1945)**: "Los esbozos de los miembros están constituídos por mesénquima cubierto de epiblasto que se espesa en su extremidad en una especie de botón terminal. Este mesénquima deriva de la somatopleura. La diferenciación de los diversos segmentos de cada miembro comienza en el curso del 2º. mes. Se forma primero, muy cerca de la extremidad del esbozo, un surco que separa la extremidad manual o podal del resto del miembro.

Al 3º. mes, aparecen surcos longitudinales en el esbozo de la mano y del pie, y separan los rudimentos de los dedos".

Según **STREETER (1948)**: "En el estadío 15 (aproximadamente 7-9 mm., alrededor de 33 días): se puede reconocer una placa de la mano, en especímenes transparentes normalmente se puede observar la vena marginal primaria a lo largo o que recorre la margen de esta placa. La extremidad superior se va subdividiendo regionalmente en un segmento distal que corresponde a la mano y en una región proximal que corresponde al brazo y hombro.

En el estadío 16 (aproximadamente 8-11 mm., alrededor de 37 días) : la placa de la mano está comprendida de una porción carpiana central y una parte periférica que forma un reborde

grueso, reborde digital en forma decreciente: la placa digital". Observaciones, con las que coinciden plenamente **O'RAHILLY** y **GARDNER (1975).**

"En el estadío 17 (aproximadamente 11-14 mm., alrededor de 41 días): la placa de la mano, se caracteriza por la presencia de rayos digitales y en los miembros más avanzados, se observa la presencia de un reborde crenulado debido a los extremos sobresalientes de los dedos individuales".

O'RAHILLY y **Cols. (1956),** se manifiestan con parecida sistemática: "En el horizonte XII (2,5-5,8 mm.): la extremidad superior inicia su presencia en la forma de una hinchazón difusa enfrentada a las somitas 8ª. a 10ª. inclusive. La capa basal (stratum germinativum) del ectodermo presenta dos filas de núcleos.

En el horizonte XIII (3-6 mm.): el engrosamiento ectodérmico ocupa la superficie ventral y margen ventro-lateral. Hay varias capas de núcleos en el engrosamiento, el cual se va difuminando a medida que se va confundiendo con el ectodermo adyacente más delgado".

BLECHSCHMIDT (1961) dice: "El esbozo del aparato locomotor aparece en la pared truncal paramedial, durante la etapa de láminas. Una lámina amplia y clara que conecta los esbozos de las dos extremidades (la cresta toraco-abdominal) contiene los esbozos de la musculatura dorsal y abdominal y además, los esbozos del tórax. Los esbozos en forma de pliegues de los brazos son formados por encima de la flexión serosa superior durante la curvatura del embrión. Forman pliegues alejándose de la pared lateral del tronco, en cuanto que la piel de la curva dorsal superior aumenta rápidamente de tamaño en dirección ventral hacia el anillo ectodérmico".

Así pues: "...Los esbozos de las extremidades aparecen en las curvas serosas inferior y superior a medida que aumenta el área de superficie del ectodermo a lo largo del tubo neural. A medida que los pliegues se alejan de la pared del tronco, el ectodermo permanece a lo largo de la cara de flexión corto y se hace más grueso. Los tejidos adyacentes se consolidan y se hacen ricos en vasos sanguíneos y nervios".

Continúa diciendo: "Durante el crecimiento de los esbozos de los miembros el área de superficie aumenta más que en volumen. La disarmonía entre superficie y volumen es especialmente grande a nivel distal. En el estadío de 11-15,5 mm. la porción aplanada distal del anlage de la extremidad ya presenta los anlages de los dedos. Distalmente, el anlage de la extremidad crece por aposición de tal modo que se va agrandando la superficie y formándose gradualmente la mano".

AREY (1962), precisa además que: "Los esbozos de los miembros aparecen al final de la 4ª. semana, como prominencias laterales. El extremo distal del brote se aplana y una constricción separa esa porción, semejante a una paleta de la zona proximal que es un segmento cilíndrico".

Las extremidades superiores aparecen **(GARDNER 1963)**, inicialmente como diminutas yemas en el embrión humano de 4 a 5 mm. de longitud, aproximadamente 4 semanas después de la fecundación. Cada yema de extremidad se desarrolla en una secuencia proximo-distal, es decir, el brazo aparece antes de la mano. Para aproximadamente las 4 semanas y media, se establece la circulación en la yemas de la extremidad y están siendo penetradas por los troncos nerviosos principales.

En su libro de "Biología del Desarrollo" **GENIS (1970)**, afirma: "En el hombre el esbozo de los miembros aparece hacia la 4ª. semana del desarrollo (horizonte XII, 2,5 a 5,8 mm., 25-27

días), bajo la forma de un relieve más o menos alargado localizado por detrás del relieve cardíaco y que corresponde a la extremidad superior.

En el corto espacio de 2 a 3 días, e iniciándose a nivel del esbozo torácico, se aprecia el inicio de una segmentación regional primitiva que permite reconocer en el esbozo una parte proximal u hombro, una media o brazo y una distal o mano (horizonte XV, 6-11 mm., 31-32 días). Un poco más tarde hacia el horizonte XVI (embriones de 7 a 12 mm., 33 días) la parte distal del esbozo torácico se aplana para formar una bien definida placa mania en la que pronto se distinguen radios que divergen en dirección distal y que representan los esbozos digitales (horizonte XVII, 11-14 mm., 35 días)".

Sin embargo, **BODEMER (1972)**, señala que: "En el día 31 (aproximadamente 7,5 mm. de longitud) destacan los brotes en forma de aleta del brazo. Cada brote de la extremidad superior, puede ser dividido en un segmento distal o mano y en un segmento proximal, brazo y hombro".

Para **GASSER (1975)** "En la 5ª. semana (4-8 mm.): los esbozos de los miembros aparecen como proyecciones obtusas en la superficie lateral, e incluyen mesodermo denso rodeado por un ectodermo formando así una especie de placoda.

A la 6ª. semana (8-14 mm. de longitud): los esbozos de los miembros son como aletas con una constricción alrededor de la porción media, que separa un segmento distal llamado mano primitiva. También se distinguen las ramas nerviosas correspondientes al músculo-cutáneo, mediano, cubital y radial.

A la 7ª. semana (14-20 mm. de longitud): el brazo, antebrazo y mano se hacen evidentes en el esbozo del miembro superior y los componentes del esqueleto se hacen distinguibles piezas de

cartílago. De modo que:

A la 8ª. semana (21-30 mm. de longitud): el esbozo del miembro superior, puede ser llamado miembro superior o extremidad y así las áreas del hombro, codo y muñeca se hacen aparentes".

HAMILTON y **MOSSMAN (1975)**, al referirse al desarrollo durante el 2º. mes afirman que: "En los embriones de 10 mm. (37º día), el brote del miembro superior se ha subdividido en brazo, antebrazo y mano".

De modo análogo **NARBAITZ (1975)**, expone que: "En el curso de la 5ª. semana del desarrollo se forman los esbozos de los miembros. En una primera etapa, estos esbozos consisten únicamente en una masa de mesodermo formada a expensas del mesodermo somático y rodeadas por ectodermo.

La primera modificación consiste en la dilatación de la porción más distal del miembro para formar el esbozo de la mano.

Al terminar el 2º. mes, los esbozos de los miembros han completado la diferenciación de sus partes".

O'RAHILLY y **Cols. (1981)**, en su "Introduction à l'étude des stades embryonnaires chez l'embryon humaine", precisan que: "En el estadío 12 (3-5 mm., 26 días): sólo están las yemas de las extremidades frente a las somitas 4º-10º.

En el estadío 14 (5-7 mm., 32 días): se puede observar una cresta ectodérmica y una arcada vascular marginal.

En el estadío 15 (7-9 mm., 33 días): el segmento distal del miembro superior, en forma de paleta, representa el primer esbozo de la mano".

SOLERE y **HAEGEL (1982)**, en su "Embriología. Cuadernos Prácticos" precisan que: "El primer esbozo del miembro superior aparece desde el 24º día. A los 34 días, se distinguen ya los elementos constitutivos esenciales.

A la 7ª. semana, el miembro adquiere su segmento distal. Inmediatamente, un surco redivide el segmento proximal: el miembro posee entonces sus tres segmentos definitivos".

MOORE (1985), por su parte establece que: "Los extremos distales de los primordios de las extremidades en forma de aleta se aplanan pronto en placas de mano y de pie en forma de pala, y los dedos se diferencian en los bordes de estas placas".

Y sigue afirmando: "...Las yemas de las extremidades aparecen por primera vez como elevaciones pequeñas de la pared ventro-lateral del cuerpo hacia el final de la 4ª. semana. Las primeras etapas del desarrollo de las extremidades son semejantes, tanto para las superiores como para las inferiores, salvo en que el desarrollo de las yemas de las extremidades superiores precede al de las yemas de las extremidades inferiores por unos cuantos días. Las yemas de las extremidades superiores se desarrollan en sentido opuesto a los segmentos caudales cervicales, y las yemas de las extremidades inferiores se forman en sentido opuesto a los segmentos lumbar y sacro alto. Cada yema de las extremidades está constituída por una masa de mesénquima derivado del mesodermo somático, y está cubierta por una capa de ectodermo. El reborde ectodérmico apical ejerce una influencia inductora de ese mesénquima, que fomenta el crecimiento y el desarrollo de las extremidades.

Conforme las extremidades se alargan y se forman los huesos, se agregan mioblastos que se convierten en masas musculares grandes en cada extremidad. En general, esta masa muscular se separa en componentes dorsal (extensor) y ventral (flexor). Al

principio, las extremidades tienen dirección caudal; más adelante se extienden en sentido ventral y a continuación, brazos y piernas en desarrollo entran en rotación en direcciones opuestas y en grados distintos. Al principio, la superficie flexora de las extremidades es ventral y la extensora dorsal, y los bordes preaxiles y postaxiles son craneales y caudales, respectivamente. Las yemas de las extremidades superiores entran en rotación lateral con una amplitud de 90º sobre sus ejes longitudinales; así, los codos futuros apuntan hacia atrás o en sentido dorsal y los músculos extensores se orientan sobre las superficies externa y dorsal del brazo. Debemos dejar claramente establecido, además, que radio y tibia, y peroné y cúbito, son huesos homólogos, del mismo modo que dedo pulgar y dedo grueso del pie lo son.

Los músculos de las extremidades se desarrollan in situ a partir del mesénquima que rodea los huesos en desarrollo. Este mesénquima deriva de la capa somática de la placa mesodérmica lateral. En general, se cree ahora que no hay emigración del mesénquima desde las zonas miotómicas de las somitas para formar los músculos de las extremidades".

Finalmente señala: "...Características principales del desarrollo: En la 4ª. semana, las yemas de las extremidades superiores se vuelven reconocibles como pequeñas protusiones a nivel de las paredes corporales laterales hacia el día 26.

En la 5ª. semana, las yemas de las extremidades muestran diferenciación regional considerable, sobre todo las de las extremidades superiores. Las regiones de codo y muñeca se vuelven identificables, y las láminas de las manos en forma de pala, ya tienen salientes digitales, llamados rayos digitales, dedos futuros.

Los nervios periféricos crecen desde los plexos de las extremidades (braquial y lumbosacro) hacia las yemas de las

mismas.

El desarrollo de las extremidades caudales ocurre un poco más tarde que el de las extremidades anteriores.

En la 6ª. semana, las extremidades se someten a cambios muy importantes. A los 37 días, las extremidades superiores se proyectan sobre el plano donde se sitúa el corazón; hacia el día 38, se han alargado y flexionado ligeramente de modo que los dedos alcanzan la nariz. Aparecen yemas entre los rayos de las láminas de las manos que señalan la aparición de los futuros dedos. Hacia los 42 días, ya hay dedos de las manos palmeados y aparecen yemas entre los rayos de los dedos de los pies en las placas de los pies.

En la 7ª. semana, las extremidades superiores empiezan a subir por encima del nivel del hombro, y las manos a menudo cubren las regiones de boca y nariz.

Las extremidades aumentan de longitud, y sus divisiones se tornan muy claras. Los dedos de las manos y los pies están bien diferenciados".

En embriones de 6 semanas **(SADLER, 1986)**, la porción terminal de los esbozos se aplana (placas de la mano y del pie) y se separa del segmento proximal por una constricción circular.

Por último, hemos de citar autores que contemplan la inervación y vascularización del miembro superior, así:

GRAY y **GARDNER (1965)**, estudiaron detalladamente la inervación de las articulaciones de la mano y muñeca, señalando que:

La articulación radio-carpiana está inervada principalmente por ramas de los nervios interóseos anterior y posterior.

Las articulaciones intercarpianas y mediocarpianas están inervadas por su cara palmar, por los nervios interóseos anterior, mediano y cubital y por una rama profunda del nervio cubital. La mayoría de estas articulaciones están inervadas dorsalmente por el nervio interóseo posterior.

Ventralmente las articulaciones carpo-metacarpianas están inervadas por el nervio cubital y su rama profunda. Dorsalmente reciben fibras de los nervios que discurren distalmente sobre el dorso de la mano.

La rama profunda del nervio cubital inerva toda la articulación intermetacarpiana.

La rama articular, de la rama superficial del nervio radial inicialmente descrito por WINCKLER, se distribuye por algunas de las articulaciones intercarpianas y carpo-metacarpianas del lado lateral de la muñeca.

GENIS (1970), refiriéndose a las arterias de la extremidad superior expone que:

"La prolongación de la subclavia recorre el esbozo del miembro en una posición axil, recibiendo el nombre de arteria braquial en los tramos proximales del miembro y de interósea en los tramos distales. A partir de esta última, que se sitúa entre las masas blastemáticas del cúbito y radio, se forma pronto una colateral que acompaña al nervio mediano (arteria mediana) y que al llegar a la extremidad distal del miembro se hace cargo de las arteriolas digitales, siendo la causa de que la arteria interósea disminuya progresivamente de volumen transformándose en la pequeña arteria interósea volar que en el adulto es rama indirecta de la arteria cubital.

En una fase posterior y proximal con relación al origen de

la arteria mediana se forma una colateral interna, esbozo de la arteria cubital. Simultáneamente y a partir de la arteria braquial, se forman varias colaterales externas que por anastomosis conforman un sólo vaso arterial, que resultará ser la arteria radial. Normalmente la colateral externa proximal, que es superficial con relación al nervio mediano desaparece, pero a veces puede conservarse, formando la arteria radial superficial que proporciona la falsa apariencia de una bifurcación alta de la arteria humeral del adulto.

La arteria cubital se anastomosa con la extremidad distal de la arteria mediana para formar el arco arterial palmar superficial, pero posteriormente al regresar la arteria mediana es la arteria radial la que hace conexión con los arcos palmares superficial y profundo".

WILLIAMS y **WARWICK** (1985), refiriéndose a esta misma cuestión exponen que:

"Al llegar a la mano, la arteria cubital se une con el plexo palmar superficial, del que se deriva el arco palmar superficial, mientras que la arteria mediana pierde sus conexiones distales y queda reducida a un vaso muy pequeño. La arteria radial pasa a la superficie dorsal de la mano, pero después de emitir las ramas digitales dorsales, atraviesa el primer espacio intermetacarpiano y se une con el arco palmar profundo".

B, ORIGEN Y FACTORES QUE INTERVIENEN EN EL DESARROLLO DE LA EXTREMIDAD SUPERIOR.

Ya en el siglo XIX **DUGES** (1832), comparó los miembros del hombre y los vertebrados con otros animales articulados; él tuvo la idea de que correspondían a muchos de los miembros de los articulados y que cada uno de los miembros correspondía o

resultaba de la soldadura de un sistema único de otros miembros elementales. La soldadura de cinco apéndices elementales darán lugar al brazo y al muslo completamente, menos completos al antebrazo y a la pierna; después aparecen las cinco hileras de huesos digitales que acaban en cinco dedos libres.

En 1837 **BAER** describió el desarrollo inicial de las extremidades en el pollo. Así, observó un repliegue mesenquimatoso de la pared lateral del cuerpo, en los embriones de pollo, llamándolo "cresta de Wolff", al que posteriormente algunos autores lo consideran como origen del material de construcción de los miembros. Esta cresta fue demostrada en los seláceos y en el conjunto de amniotos por **BRAUS (1906).**

Sin embargo, desde nuestro punto de vista el primero en describir el desarrollo inicial en las extremidades de los mamíferos fué **BISCHOFF (1842).**

Años más tarde, **GERVAIS (1856),** puso de manifiesto que no había más que un fémur en el miembro abdominal y más que un húmero en el miembro torácico, y pensó que el fémur y el húmero eran únicos siguiendo el canon de los rumiantes y que en realidad resultan de la fusión de numerosos rayos óseos elementales. En una palabra, los miembros de los vertebrados resultan cada uno de la soldadura más o menos completa de 5 rayos o apéndices simples y unidigitales. La naturaleza habría modificado estos rayos para que adquieran su longitud y forma en todo armoniosa.

HIS (1868) al igual que años antes **BAER (1837),** observa una "cresta ectodérmica" para cada extremidad, situada en el lado del tronco paralelo con el eje largo del cuerpo, que según **MOLLIER (1894),** podía tener alguna importancia filogenética.

En otro orden de cosas, **MULLER (1906), RABL (1901), MOLLIER (1894,95), PETER (1903)** y **CORNING, (1899),** defendieron el origen

metamérico de las extremidades pares, encontrando su teoría una adhesión casi unánime.

Sin embargo, ello no está en contradicción con las ideas defendidas por **BALFOUR (1878)** y sostenidas por **MOLLIER (1894,95)**, **RABL (1901)** y **MIVART (1879)**, por las que las extremidades no serían más que los extremos craneal y caudal de una gran aleta primitiva, pliegue mesenquimatoso de la pared lateral del cuerpo de la cual, **(BRACHET, 1935)**, la parte media estaría atrofiada.

En la opinión de otros investigadores, como **MADERSON (1967)**, todo sugiere que las funciones locomotoras de estos apéndices, en la propia evolución de las especies, pueden ser consideradas como primarias hasta que sufren esta última especialización tactil. Estas funciones más específicas necesitan de un tentáculo con una gran movilidad ya desde su propia emergencia.

KOLLIKER (1879), ilustró un engrosamiento del epiblasto en las extremidades, en unas secciones de embriones de pollo, empleando por primera vez el término "Gorro Ectodérmico".

Años más tarde **BALFOUR (1885)** abundando en las ideas de **KOLLIKER (1879)**, pone de manifiesto que las extremidades de los embriones amniotos, se caracterizan por un engrosamiento del epiblasto en sus extremidades.

Sin embargo, **KLAATSCH (1888)**, al contrario de la opinión generalmente aceptada, piensa que la piel desnuda de la mano y del pie en el hombre no es derivado de la almohadilla de los cuadrúpedos por su expansión y subsiguiente fusión.

MOLLIER (1894,95), describió las prolongaciones de las miotomas unidas las unas a las otras en el esbozo de las extremidades en el Selaniens y en el Lacerta.

CORNING (1899), ha señalado la convergencia de las prolongaciones ventrales de las miotomas 9 a 13 de los esbozos de las extremidades en el Lacerta, opinión compartida con **MOLLIER (1894,95)**. Pero **CORNING (1899)**, afirma finalmente que estas prolongaciones se dividen en dos láminas, una ventral y otra dorsal.

BARDEEN y **LEWIS (1901)**, y **LEWIS (1901)**, vuelven nuevamente a llamar la atención sobre el epitelio engrosado en la margen libre de la yema de la extremidad en el hombre.

Por otra parte **BARDEEN** y **LEWIS (1901)**, **LEWIS (1901)** y **BARDEEN (1905)**, demostraron que la musculatura de los miembros se desarrolla in situ a partir del mesénquima que rodea a los elementos esqueléticos. Por lo que es importante resaltar que no existe migración del mesodermo miotómico hacia la yema del miembro.

PETER (1903), afirmaba sin embargo que la cresta significaba un modo especial de crecimiento. Especulaba que el mesodermo de la yema de la extremidad crecía en tres direcciones, mientras que el ectodermo de superficie solamente podía aumentarse en dos direcciones, y se plegaría a no ser que su crecimiento estuviera modificado.

HARRISON (1904) y **HAMBURGER (1929)** en ranas, opinan que: "La invasión neural del esbozo no influye en los procesos morfogenéticos iniciales del mismo, ya que cuando se impide la entrada de los nervios del miembro se desarrolla normalmente". No obstante, **HAMBURGER** y **WAUGH (1940)** constatan la influencia del sistema nervioso en el trofismo del primordio apendicular.

Además, para **HARRISON (1918)** y **BALINSKY (1931)**: "La epidermis de cualquier parte del cuerpo puede cooperar con el futuro mesodermo del miembro para formar el esbozo".

Los trabajos de **BALINSKY (1925,33)**, sobre el Axolote (anfibio urodelo), ponen de manifiesto que, después de haber descubierto la inducción de una extremidad supernumeraria por el injerto de una vesícula auditiva o un esbozo nasal en los músculos de la espalda (región situada entre los esbozos del miembro anterior y del miembro posterior), este autor llega, sobre la base de diversas experiencias, a pensar **(BALINSKY 1931)** que el epiblasto de una yema de extremidad adquiere, después de algún tiempo, la facultad de ocasionar por sí solo la formación de una extremidad.

El percibe que el epiblasto subordinado al mesoblasto al inicio del desarrollo, llega a tener propiedades nuevas de modo que progresivamente actuando sobre el mesénquima, consigue la división del miembro en segmentos, la separación de los dedos, etc.

Las experiencias de **HARRISON (1925,31)** y **ROTMANN (1931)** en anfibios urodelos, y las de **TSCHUMI (1957)** en xenopus, ponen también de manifiesto la acción inductiva del mesodermo sobre el ectodermo subyacente en el momento de la aparición de la cresta de la extremidad.

Paralelamente **FILATOW (1928)** prosigue en los anfibios el estudio del mismo problema. Por simple disección él separaba el epiblasto del mesénquima subyacente e injertaba separadamente estos dos constituyentes bajo la piel del flanco. Si bien los injertos mesenquimatosos no daban jamás nacimiento a una extremidad, los injertos epiblásticos, por contra, suscitaban en la mitad de los casos una yema de extremidad anterior típica pero no funcional. Para este autor, el epiblasto jugaba, en el curso de los primeros estadíos de la morfogénesis de la extremidad, el papel de organizador, el mesénquima no adquiriría más que secundariamente, por una suerte de inducción, sus potencialidades.

Este papel de organizador del epiblasto fue igualmente admitido por **STEINER (1928)**. Para él además, este papel únicamente sería adquirido en los Selacios, los Mamíferos, los Pájaros, por la cresta epiblástica marginal característica de estas clases.

STEINER (1929), en un estudio del desarrollo de la piel en el hombre, ilustró un gorro ectodérmico en la extremidad superior de un embrión humano de 9 mm. Afirmando que constaba de un grosor de varias capas y que se encontraba principalmente en las superficies caudal y medial del esbozo de la extremidad, y que probablemente tenían una influencia formativa sobre el mesodermo.

FISCHEL (1929), se refirió al epitelio superior situado en el extremo distal de la yema de la extremidad en muchos tipos de animales y la denominó "EPITHELFALTE", "EKTODERMKAPPE" o "RANDFALTE", que significó más o menos "pliegue epitelial", "gorro ectodérmico" o "pliegue marginal". El consideró que el término "EPITHEL VERDICKUNG", que es "engrosamiento epitelial" es más apropiado en el embrión humano, y demostró estos engrosamientos en ilustraciones de dos embriones de 6 mm. y de 9 mm. El consideró a este engrosamiento como un centro de crecimiento para el incremento en tamaño del esbozo de la extremidad y también como un centro de organización que ejerce una influencia de formación en el tejido conectivo embrionario. Consideró que el engrosamiento era responsable de la condensación axial del blastema y que el epitelio alto, encontrado en la superficie interna (presumiblemente ventral) del esbozo del epitelio de los miembros juega un papel similar.

DETWILER (1933) y **CHAUBE (1959)**, al analizar diversos aspectos en animales de experimentación, opinan que: "Ciertas propiedades características de los miembros tales como sus relaciones de simetría se establecen precozmente en el seno del mesoblasto presuntivo".

HARRISON (1918) en los anfibios y **HAMBURGER (1938)**, en las aves reconocieron experimentalmente que, en asociación, los dos constituyentes primordiales, mesoblasto y epiblasto, forman un sistema, el cual tiene facultad de autodiferenciación.

Un año después **HAMBURGER (1939)** en su trabajo sobre enbriones de pollo, afirma: "Siempre que las conexiones vasculares satisfagan con su penetración el aseguramiento de todas sus necesidades tróficas y respiratorias, la joven cresta de la extremidad puede desarrollarse independientemente de las neuritas que la colonizan secundariamente".

DAVIES (1946) propone que: "Todos los componentes de la articulación diartrodial se desarrollan a partir del mesodermo. Los elementos esqueléticos condrificantes, que ya están esbozados, inicialmente están separados del tejido mesenquimal en el cual aparecerá la cavidad".

Además, años más tarde **HAINES (1947)** publica una microfotografía de un embrión humano de 10 mm., en donde "la cresta ectodérmica" estaba presente.

En las aves parece estar demostrada experimentalmente desde los trabajos de **SAUNDERS (1948 a)** la no intervención de los somitos sobre la génesis de los miembros, ya que este autor, marcando con carbón los somitos de embriones comprendidos entre las 60 y 90 horas de incubación, no encontró nunca las marcas más allá de la cintura escapular.

STREETER (1948) pone de manifiesto que: "...El ectodermo por encima de las extremidades no está reducido sino más bien va engrosado". Llamó la atención sobre el ectodermo más grueso en la piel que se encuentra por encima de las zonas más condensadas del mesénquima de la cabeza, particularmente en las regiones mandibular e hioidea. Según **STREETER (1940)**, estos engrosamientos

sugieren una mayor actividad funcional. Afirma además que: "El ectodermo grueso de la piel y la marcada proliferación en el mesénquima con quien está en contacto son asimismo características de las yemas de los miembros e indudablemente son una expresión de alguna interacción entre los dos tejidos".

STREETER (1949), reprodujo también unos dibujos y microfotografías donde se muestra un engrosamiento ectodérmico y una cresta ectodérmica.

BLECHSCHMIDT (1948,51 a,b) opina por su parte que las bandas de ectodermo engrosado en la cabeza eran contínuas con unas zonas o bandas localizadas en las extremidades superiores, y que estas últimas a su vez estaban en continuidad con las que se encontraban en las extremidades inferiores. Así que él dibujó un anillo de ectodermo engrosado en el embrión humano, una parte del cual se sitúa en el aspecto ventral de la cresta wolfiana. De modo que cuando las extremidades aparecen el engrosamiento ectodérmico se sitúa inicialmente sobre sus aspectos ventrales. Reprodujo también unas microfotografías de estadíos más avanzados, que mostraron el "EKTODERMKPPE" o el "RANDREIFEN" ("Gorro ectodérmico" o "Anillo marginal").

SAUNDERS (1948 b), basándose en el método del marcaje con carbón sobre injertos de porciones definidas de yemas de extremidades estableció la "carta" de los territorios presuntivos del esbozo mostrando además que los materiales de los diversos territorios llegan a ser identificables como tales siguiendo un orden próximo-distal. Demostró además en el pollo con métodos experimentales que el ectodermo engrosado en el vértice de la yema es esencial para la formación de la extremidad, hecho que además fué confirmado por **ZWILLING (1949)** al demostrar que "el síndrome sin alas" de los embriones de pollo estaba asociado a la pérdida de la cresta apical ectodérmica; Confirma, pués el papel inductor de la capa apical. Asimismo comprueba la sucesión

próximo-distal en la aparición del mesénquima destinado a formar los diferentes segmentos de la extremidad.

Por otra parte, **SAUNDERS (1949)** descarta la idea de una contribución de los somitos en la constitución del ala del pollo.

Pero además, **SAUNDERS (1948 b)**, **ZWILLING (1955,56 a)**, **HAMPE (1957,59)** en embriones de pollo y **TSCHUMI (1955,56,57)** en xenopus, pusieron en evidencia el papel activo del ectodermo en el crecimiento y en la diferenciación de las articulaciones de las extremidades, señalando que: "Inmediatamente formada, la capa apical ejerce alrededor del mesoblasto una influencia inductiva controlando su crecimiento y asegurando la regionalización sucesiva en sentido próximo-distal de territorios reservados a los diversos segmentos esqueléticos del apéndice".

NAUJOKS (1953) encontró que: "Tras la exposición de embriones de pollo a una deficiencia de oxígeno durante un período breve condujo a varios defectos ontogénicos: en algunos casos las extremidades mostraron un desarrollo del esqueleto deficiente y carecían de la cresta apical ectodérmica".

Otros autores analizan la posible actuación del factor vascular a la vista de la presencia en estadios muy precoces de la vena o seno marginal. **STREETER (1945)**, recoge en el estadío 14 (5-7 mm.) en algunos ejemplares el inicio de un vaso sanguíneo marginal. **CARTER (1954)**, "observa variaciones en el tamaño y disposición del seno marginal en embriones de ratón con alteraciones genéticas". **TSCHUMI (1957)**, piensa que "es la cresta apical la que determina el desarrollo y trayecto del seno marginal y este a su vez, provee al miembro de metabolitos necesarios para su crecimiento". **JIMENEZ (1982)**, manifiesta que: "El papel exacto que ejercen estos vasos sobre el desarrollo del miembro, es en parte desconocido, pudiendo pertenecer e integrarse en el contexto de factores de "epigénesis trófica" de

DALQ (1949)".

En **1954, CAIRNS** y **SAUNDERS** al estudiar los papeles respectivos del mesoblasto y del epiblasto en la diferenciación de la extremidad, injertando independientemente estos dos constituyentes, acabaron admitiendo el papel inductor del mesoblasto sobre el epiblasto que lo reviste.

La investigación del papel que desempeña la cresta epidérmica apical en el desarrollo de las extremidades de las aves se vió favorecida al descubrirse que el mesodermo y el ectodermo de los esbozos de los miembros pueden separarse por medios químicos, en vez de mecánicos. Estas experiencias fueron llevadas a cabo por **ZWILLING (1955)**, el cual, comprobó que el mesodermo, separado del ectodermo por el versene e implantado bajo el ectodermo situado fuera del territorio del miembro es incapaz de provocar la diferenciación de un miembro.

Sin embargo injertada una cresta apical de un esbozo posterior sobre el mesoblasto de una yema anterior **(ZWILLING, 1955, SAUNDERS** y **Cols. 1957)** se induce la formación de un miembro anterior y viceversa.

AMPRINO y **CAMOSSO (1955)** asignan un papel relevante al mesodermo, negando toda importancia morfogénica a la cresta apical, al estudiar su papel en las yemas de miembros en embriones de pollo.

Para **ZWILLING (1956 a)** trabajando en embriones de pollo y **TSCHUMI (1955,56)** en anfibios, el mesénquima contiene un factor responsable del mantenimiento de la cresta apical ectodérmica en un estado de actividad permanente, que impondrá un cambio en el mesodermo subyacente, un modo particular de crecer y diferenciarse. En estas ideas se basó **ZWILLING (1956 b)** para terminar afirmando que tras sus estudios: La integridad funcional

y morfológica de la cresta ectodérmica apical depende en cada momento de la influencia ejercida por el mesoblasto, a la que calificó como "factor mesoblástico de mantenimiento" predominando el efecto del factor citado en la región postaxial de la yema.

La existencia de tal factor fué seguidamente demostrada por autores como: **SAUNDERS** y **Cols. (1958)**, **SAUNDERS, GASSELING** y **BERTIZAL (1959)**, **AMPRINO** y **CAMOSSO (1958 a,b,59)** en las aves, los cuales, después de haber modificado las relaciones especiales de la extremidad distal de la yema y del muñón proximal, observaron como se desarrollaba un autópodo simétricamente duplicado. Sin embargo, los resultados obtenidos son interpretados de modo distinto, y así, para **SAUNDERS** y **Cols. (1958)**, **SAUNDERS, GASSELING** y **BERTIZAL (1959)** y **MILAIRE (1963)**, la porción preaxial de la capa apical adquiriría, bajo la influencia del mesoblasto postaxial del muñón, el poder inductivo que caracteriza normalmente la mitad postaxial de esta estructura; y para **AMPRINO** y **CAMOSSO (1958 a,b,59)**, que no aceptan la participación morfogénica de la hoja superficial en el curso del desarrollo normal, la formación de un autópodo supernumerario en dependencia del mesoblasto primitivo preaxial resultaría directamente de la influencia ejercida por el mesoblasto postaxial, sin la intervención de la capa apical.

Sin embargo, las experiencias de **THORNTON (1956)** y **SAUNDERS** y **Cols. (1957)** al estudiar el desarrollo en diversos animales, muestran que la cresta ectodérmica y la placoda de los miembros juega un papel importante en la regeneración e inducción de las extremidades. Este fenómeno puede ser comprendido en base a la citada teoría placodal del origen de las extremidades, considerando a éstas como un tentáculo, provisto de esqueleto y musculatura, con la misión de transportar un órgano o placoda táctil.

LUTZ y **MAMET (1955)**, realizaron unas experiencias en

embriones de aves injertando en la vesícula corioatlantoidea esbozos prospectivos de miembros pertenecientes a estadíos de 11 a 27 pares de somitos (estadíos 10 a 16 de H.H.) con y sin tubo neural, observando que el miembro desarrollado en ambos tipos de experiencias era de iguales características.

MILAIRE (1956) precisó estudiando en ratas, las diferencias existentes entre las células de la cresta apical ectodérmica de las ectodérmicas ordinarias, señalando que: "Las células de la cresta difieren de las de las ectodérmicas ordinarias no sólo en su disposición, sino también por sus propiedades fisiológicas. Se observó que contienen más ácido ribonucléico y más glucógeno y que difieren mucho de las células ectodérmicas vecinas por su elevado contenido del enzima fosfatasa alcalina".

O'RAHILLY y Cols. (1956), señalan la importancia del ectodermo en el desarrollo de la extremidad de las aves, afirmando además que es posible que tenga una importancia análoga en otros embriones amniotes, en donde por otro lado parece ocurrir esto de forma constante. Y afirman: "Es muy interesante disponer de información adicional con respecto a esta porción del ectodermo en los embriones humanos, particularmente en cuanto a la localización exacta, estructura microscópica, tiempo de su primera aparición y sus relaciones temporales con la diferenciación interna de las extremidades. La información exacta sobre estos puntos puede ser obtenida únicamente a través de un estudio de unos embriones cuidadosamente estudiados". Hablan de que "la interación epitelio- mesenquimal es un factor importante, controvertido y complejo en la morfogénesis de las extremidades de los vertebrados".

De esta forma, trabajando con 70 embriones humanos y exponiendo sus resultados en horizontes hicieron las siguientes observaciones:

"Horizonte XIV (4,9-8,2 mm.): ocho especímenes fueron examinados. Las yemas de las extremidades superiores estaban más elongadas en este estadío y sus extremos distales sobresalían libremente de la pared corporal. De modo que en este horizonte se podía describir la extremidad superior por primera vez como un miembro que posee un eje próximo-distal. Cada extremidad superior poseía una superficie dorso-lateral, convexa, más grande, y una superficie ventro-medial cóncava, más pequeña, una margen ventro-lateral y extremo caudal. La porción lateral del engrosamiento ectodérmico formaba una elevación prominente, la cresta ectodérmica, que ocupaba la margen ventro-lateral o preaxial de la extremidad. Bien unos pocos vasos, o bien un sólo vaso marginal (la vena marginal) subyacente a la cresta ectodérmica estaba presente en la mayoría de los especímenes examinados.

Horizonte XV (6,0-11,0 mm.): estudiamos 6 especímenes. La placa de mano más aplanada tenía superficies lateral y medial, y márgenes dorsal y ventral que estaban en continuidad entre sí alrededor del extremo caudal de la extremidad. En el segmento manual una prominente cresta ectodérmica se extendía a lo largo de la margen ventral y alrededor del extremo caudal en la margen dorsal. Un evidente vaso marginal estaba presente en cada especimen.

Horizonte XVI (7,0-12,2 mm.): la cresta ectodérmica se extendía a lo largo de toda la margen ventral o preaxial y una parte de la margen dorsal o postaxial. Al igual que en los estadíos anteriores, la cresta ectodérmica destacaba y estaba relacionada similarmente a la vena marginal.

Horizonte XVII (8,6-14,5 mm.): estudiamos 15 extremidades superiores y 19 inferiores. Un reborde crenulado y rayos digitales estaban presentes en una reconstrucción de escayola. La cresta ectodérmica se extendía a lo largo de la margen de la

placa digital.

Horizonte XVIII (11,7-18,0 mm.): la cresta ectodérmica estaba ausente en las extremidades superiores de los 8 especímenes examinados.

Aparentemente la cresta desaparece antes de que los elementos carpianos empiecen a condrificarse, y otros datos sugieren que en aquellos embriones en que la condrificación ha empezado en los metacarpianos, la cresta ha desaparecido.

Las extremidades surgen de la pared lateral-corporal en la forma de hinchazones o protuberancias de la cresta wolfiana de somatopleura".

MILAIRE (1957), trabajando con 65 embriones de reptiles, refiriéndose a los aspectos morfológicos en el curso del desarrollo de las yemas de las extremidades, dice: "Los aspectos morfológicos del desarrollo de las extremidades de los reptiles ha sido encontrado idéntico al que nos habían descrito en los mamíferos.

Las yemas de las extremidades de 4 especies de reptiles examinadas, encuentran su origen en la cresta de Wolff, cresta mesenquimatosa de la pared lateral del embrión, extendida desde la región cardiaca hasta justamente el inicio de la yema caudal. Las primeras etapas del desarrollo de esta cresta han podido ser seguidas en el Mabuia desde el estadío 15. Se trata de una proliferación activa de la parte dorsal de la parietopleura que se inicia a nivel truncal del embrión.

Parece, por consiguiente, que esta porción de uno de los elementos de la hoja ya está dotada de un potencial morfógeno que le es propio, y sin que intervenga en estos estadíos jóvenes otros constituyentes de la hoja media. Más dorsalmente, en

efecto, el somito y la pieza intermediaria no son la sede de ninguna proliferación particular.

Es a este nivel donde la elaboración mesenquimatosa cesa en primer lugar, desde que ha terminado el estadío 18 a la puesta en marcha del joven esbozo del miembro anterior, mientras que la formación del mesénquima prosigue en las regiones más caudales de la región más caudal dependiendo de la hoja celómica parietal. El epiblasto, primitivamente grueso sobre todo en la zona lateral donde recubre el mesoblasto, recupera dorsalmente un espesor normal pero queda espeso al contacto del mesénquima de la yema de la extremidad. El mesénquima llega a ser más denso en las zonas periféricas donde es asiento de mitosis más abundantes.

Desde que este aporte mesenquimatoso ha tenido éxito en la individualización de una yema de la extremidad anterior, la parietopleura cesa en la participación de su elaboración, pero en cada estadío metamérico, un prolongamiento ventral del miotomo correspondiente penetra en efecto en estas zonas profundas del futuro apéndice y colabora netamente a su enriquecimiento. Estos aspectos son pruebas evidentes en el Camaleón donde la extremidad ventral de los miotomos se insinúa bajo el mesénquima dorsal y proximal del esbozo sin que una dispersión haya sido efectivamente percibida, pero no ha sido hecha a nivel de la extremidad de otras especies. Los miotomos intervienen primero por su extremidad ventral, seguido por su capa celular externa o dérmica.

En nuestro estudio, tales expansiones de los mitomos han sido encontradas en los estadíos 18 y 19 en los quelonios y en el mabuia, pero únicamente bajo las yemas anteriores. En el primero de estos estadíos, es la extremidad misma del miotomo quien parece influir en el enriquecimiento del mesénquima, mientras que en el segundo, sólo la hoja dérmica, por sus relaciones con la yema de la extremidad, parece intervenir. En la continuación del

desarrollo, las prolongaciones de los miotomos prosiguen su crecimiento ventral, contra la parietopleura, sin desviarse más hacia el esbozo de la extremidad, mientras que los dos tercios dorsales de la hoja dérmica se dispersan en mesénquima laxo. En este momento todavía nos parece posible pensar que este mesénquima nuevamente liberado interviene en la elaboración del esbozo.

En las yemas posteriores, una intervención de los miotomos en la constitución del material mesenquimatoso es mucho más sospechosa. Los miotomos están en efecto situados a un nivel mucho más dorsal por conexiones en la zona de implantación del apéndice y ciertos contactos se establecen entre el polo ventral y las zonas más dorsales de la yema. Digamos simplemente que si algunas células somíticas penetran las yemas de las extremidades, ellas lo hacen sin un aspecto morfológico evidente y sólo un método experimental podría contrastar el problema.

En las ratas no hay penetración precoz evidente de material somítico ni en las yemas anteriores ni en las posteriores. Esta situación parece también encontrarse en el camaleón.

Estas variaciones tienden a mostrar que la intervención de los materiales somíticos en la formación del blastema de la yema no es ciertamente indispensable. La proliferación primaria de la parietopleura es un elemento esencial. El resto no tiene aparentemente más que un papel coadyuvante. Sin embargo, la intervención de los miotomos en las yemas anteriores, en tres de los cuatro reptiles estudiados no debe ser subestimado. Se puede comparar el hecho de que en las ratas hay en los miembros anteriores una contribución miotómica, por otra parte, más tardía.

En los estadíos 19 y 20, el esbozo de la extremidad anterior ha sufrido un incremento de talla y presenta por otra parte

algunas particularidades morfológicas.

Bajo la influencia de este crecimiento mesenquimatoso, a nivel de cada una de las yemas, el revestimiento epiblástico, que se carga deradamente de glucógeno, se transforma en una capa apical.

El espesamiento epiblástico no interesa más junto a la yema pero tiende a concentrarse a lo largo de su borde marginal, primera etapa hacia la formación de la capa apical. Las diversas prolongaciones ventrales de los miotomos continúan desviándose sistemáticamente hacia el mesénquima de la extremidad pero sólo su hoja dérmica parece contribuir a reforzar este blastema. La arterialización ha aparecido bajo la forma de numerosas arterias axiales originarias de la aorta dorsal. Posteriormente, el origen de la arteria axial es diferente, proviene de la arteria umbilical.

De todas maneras la acción inductiva del mesénquima sobre el epiblasto está igualmente demostrada en el pollo. La hipótesis se puede considerar bien fundamentada.

El método experimental ha podido mostrar en efecto que la capa apical, una vez constituída, imprime ciertas modalidades de desarrollo al mesénquima subyacente y juega de este modo un papel considerable en la edificación de la extremidad.

En los estadíos 20 y 21 en los quelonios y 21 y 22 en los lacertas, la yema anterior prosigue su crecimiento general de tamaño sin sufrir modelaje particular. La capa apical, bien estructurada, se limita al contorno marginal del esbozo y presenta en las cuatro especies una particularidad morfológica que la diferencia del mamífero. Una inflexión hacia el exterior escota profundamente su limitante basal y las células se ordenan perpendicularmente a los límites de este pliegue. El mesénquima

es más denso en la periferia y en su zona central, el esquema circulatorio se precisa. La extremidad dilatada de la arteria axial se divide en numerosas arteriolas más delgadas que no alcanzan las regiones más distales. La circulación de retorno se efectua por medio de algunas venas centrales que desembocan en la vena umbilical. Las prolongaciones ventrales de los miotomos cesan de encorvarse hacia la yema de la extremidad pero el mesénquima originario de los dos tercios dorsales de la hoja externa, recientemente dislocadas, se continúan sin discontinuidad con la zona dorsal de implantación del esbozo.

Estos procesos, verdaderamente regidos por la influencia inductiva de la capa apical sobre el mesénquima al que ella reviste, conducirán pronto la yema de la extremidad a ser modelada en una paleta y un pedículo. Es en este momento cuando la organogénesis comienza en el seno del esbozo.

Desde el estadío 24, las yemas anteriores están modeladas en pedículo y paleta en todas las especies examinadas. Como si ella hubiese sido arrancada por el crecimiento rápido de este segmento distal del apéndice, la capa apical se limita ahora al contorno marginal de la paleta. En el seno del pedículo, el mesénquima ha perdido su densidad en las zonas periféricas y se condensa en una masa ovoide central, el esbozo precartilaginoso del stilopodo. La región axilar del mesénquima pediculado conserva una cierta densidad celular importante. Nosotros encontramos una repetición celular más apretada en las zonas periféricas de la paleta y ella se conecta ventralmente con la región axilar del pedículo.

La arteria axial se desdobla abordando el precartílago del stilopodo y sus arteriolas terminales caminan en el eje del mesénquima más laxo de la paleta. Las venas periféricas, que habían comenzado a ordenarse más regularmente en el estadío 23 y constituyendo la única modificación importante en este estadío del desarrollo, se unen ahora en un seno venoso marginal. Este

vaso recorre la paleta de la yema en el sentido cefalo-caudal y presenta aquí un calibre bastante débil, atraviesa en seguida la región postaxial del pedículo y dilatándose considerablemente y reuniéndose por esta vía la vena cardinal posterior.

Sin desviarse hacia la extremidad, los miotomos prosiguen su migración ventral paralelamente a la parietopleura y están regularmente perforadas por raíces nerviosas del futuro plexo braquial. Estas últimas se dividen en ramas dorsales y ventrales abordando masivamente el stilopodo, pero no continúan más lejos su camino.

Llegando a la yema anterior, la cresta de Wolff "se esfuma" a lo largo de la parte lateral del embrión, mientras que más caudalmente la yema posterior alcanza el mismo grado de desarrollo que la anterior.

En el último estadío tratado en este estudio, la organogénesis ha progresado poco y el contorno de la paleta no manifiesta brotes digitales sobrepasando el del stilopodo. La pieza preaxial del zygopodo está en su sitio, mientras que a nivel del autopodo, dos metacarpianos o metatarsianos suplementarios están individualizados.

En conclusión, la formación de las extremidades en los reptiles puede explicarse como en los mamíferos por la complicación progresiva, epigenética de un sistema primitivo muy simple.

El acúmulo mesenquimatoso inicial originario de la hoja media, induce a nivel del epiblasto la formación de una capa apical. Esta última controla en cada momento el crecimiento y después el modelaje de la yema, proceso que el método citogenético ha venido a explicar con más precisión. Al mismo tiempo, se realiza la irrigación del esbozo, su penetración

secundaria por fibras nerviosas y finalmente la diferenciación de las diversas piezas esqueléticas".

HOLLINSHEAD (1958) dice que: "El mesénquima que produce la protuberancia parece ser derivado de la proliferación de la pared lateral del cuerpo y no por migración de los somitos".

Con respecto a la intervención somítica en el desarrollo de los miembros **GUIRAO** y **Cols. (1959)**, afirman que: "En unas experiencias realizadas por nosotros, consistentes en destruir por medio de electrocoagulación determinados somitos de los que se corresponden con el esbozo prospectivo de los miembros, en el embrión de pollo, observamos que los embriones que sobrevivían a la intervención presentaban, con gran constancia, alteraciones del desarrollo del miembro correspondiente, llegando a la conclusión de que parece evidente la intervención de los somitos en la génesis primitiva de los miembros. No podemos asegurar que sea el mismo material somítico el que emigre y forme las estructuras musculares y esqueléticas del miembro, pero sí [illegible] al menos los somitos situados a nivel de la zona donde normalmente han de brotar los miembros, ejercen un evidente papel en su génesis y desarrollo".

KIENY (1959,60,71) demostró en los embriones de pollo, que el mesodermo es el inductor primario de las yemas de las extremidades, precisando que: "La inducción inicial emana del mesodermo somatopleural". Y es evidente, "el papel activo del ectodermo en el crecimiento y en la diferenciación de las articulaciones de las extremidades".

En **1959, KIENY** comprobó que: "Antes de proliferar en una yema, el mesoblasto presuntivo es ya capaz de formar un miembro cuando él es trasplantado bajo el ectoblasto en posición heterotópica".

De este modo **KIENY (1960)** y **REUSS** y **SAUNDERS (1965)** afirman que: en el embrión de pollo, injertando en el flanco de un embrión de 48 horas, el mesodermo del territorio presuntivo de la extremidad (estadío 17) provoca el desarrollo de un miembro supernumerario, el cual está relacionado con el origen del mesodermo. El ectodermo del flanco, bajo la acción del mesodermo injertado, forma una cresta apical. La unión mesodermo del miembro y ectodermo del flanco se comporta entonces como una cresta (esbozo) del miembro normal.

Además **KIENY (1960)**, señala que los somitos pueden estar implicados de algún modo en la iniciación del campo de la extremidad.

HAMPE (1959) de una parte y **SAUNDERS, GASSELING** y **CAIRNS (1959)** de otra, señalaron un papel dominante sobre la diferenciación regional según un orden próximo-distal, del ectodermo apical de la yema de los miembros de embriones de pollo en estadíos avanzados (19-24).

Casos de regulación parcial han sido descritos por **BELL, SAUNDERS** y **ZWILLING (1959)** después de denudar las yemas con versene.

BELL, KAIGHN y **FESSENDEN (1959)** han demostrado en embriones de pollo, que el mesodermo de la cresta de la extremidad separado del ectodermo por los ultrasonidos e implantados en injerto celómico es capaz de diferenciarse en porciones cartilaginosas y en musculatura, lo mismo en ausencia de todo revestimiento ectodérmico. Esto pone en duda el papel activo de la capa apical ectodérmica y entra así en contradicción con las conclusiones de los autores citados más arriba.

HAMPE (1960) obtuvo unos resultados trabajando en el embrión de pollo, que sugieren que el mesoblasto, que se diferencia en el

apex, se elabora en la raiz de la yema y migra después distalmente de un modo que el autor no pudo precisar.

Para **KIENY (1960)**, el mesodermo parece jugar un papel no menos importante que el ectodermo, puesto que es él quien determina la cualidad (ala o pata) de esta diferenciación. Por tanto la cuestión de la determinación precoz y de la inducción primaria de la cresta del miembro no está todavía resuelta.

Trabajando con embriones de pollo, llegó a las siguientes conclusiones: "Hemos injertado mesodermo del territorio presuntivo de la extremidad (estadío 15-16, justo hasta el estadío 17-18) bajo el ectodermo lateral de embriones de 15-23 somitos. Los injertos son implantados entre las futuras yemas del ala y de la pata.

En estas condiciones, aproximadamente el 40% de los injertos mesodérmicos, provocaron el desarrollo de una extremidad e indujeron en el ectodermo la formación de una calota apical. Esta calota apical tiene las mismas propiedades inductivas sobre el mesodermo subyacente que la calota apical de una extremidad normal. La diferenciación de las porciones distales no se realiza en la ausencia de ectodermo. Además, la calota apical es capaz de inducir en el muñón stilopodial la formación de un miembro de tres partes".

Y sigue afirmando: "...Los resultados negativos de Zwilling nos hacen pensar que en el estadío donde él opera (72 horas) el ectodermo puede haber perdido la capacidad de responder a la inducción mesodérmica".

Finalmente concluye: "...Que el ectodermo situado fuera del territorio del miembro puede contribuir a la edificación de una extremidad, porque él ha sido sometido a la acción inductiva primaria del mesodermo de la extremidad.

La inducción del mesoblasto sobre el epiblasto, puede en estadíos jóvenes actuar sobre los territorios epiblásticos que no están normalmente destinados a las extremidades.

El ectodermo reacciona formando una calota apical, que a su alrededor, ejerce una acción inductiva sobre el mesodermo subyacente.

El mesodermo del esbozo de la extremidad es el inductor primario de la extremidad".

ZWILLING (1961) y **GRIM (1970)** estudiando embriones de pollo, mantienen que "los somitos no contribuyen a la formación de las yemas de las extremidades".

Después de haber estudiado paralelamente los efectos de la exéresis del epiblasto, **BELL** y **Cols. (1962)** han establecido que toda regulación consecutiva a la exéresis después de haber tratado con versene, es debido a la reconstrucción de una capa apical dependiente o por los fragmentos celulares que queden adheridos al mesoblasto; estos fragmentos pertenecen al estrato celular basal de la hoja superficial.

Para **CAUNA (1963)**: "En el hombre y en todos los mamíferos investigados, la primitiva yema de la extremidad está cubierta de un ectodermo grueso y la superficie de la pared corporal está cubierta de un ectodermo delgado. El primero representa la futura piel desnuda. A medida que se van alargando las yemas de las extremidades este ectodermo grueso de la extremidad es transportado en sentido distal y el área de su distribución se va restringiendo paulatinamente a la región de la mano y del pie. Simultaneamente, el ectodermo delgado del cuerpo va invadiendo progresivamente la porción proximal del miembro (extremidad) proporcionándole una piel con pelos.

Los resultados muestran que las extremidades, independientemente de su modificación definitiva y que las aletas apareadas comienzan su desarrollo en forma de condensaciones o placodas ectodérmicas, de aspecto similar a las placodas de los órganos de los sentidos, normalmente en la forma de una cresta para cada extremidad o aleta situada en el lado del tronco paralelo con el eje largo del cuerpo.

Según nuestros hallazgos, la cresta de la extremidad ectodérmica es similar en apariencia a las placodas de los órganos de los sentidos. Además las placodas de las extremidades están interconectadas entre sí y con las placodas de la cabeza por una banda de ectodermo engrosado que se extiende desde el extremo rostral del embrión hasta el extremo del rabo en vías de desarrollo. Así que las placodas de los órganos de los sentidos y las de las extremidades aparecen como derivados de una larga zona longitudinal de ectodermo placodal especializado. En el amphioxus que no posee ni órganos de los sentidos definitivos ni extremidades, las placodas no están presentes durante el desarrollo embriológico o larvado.

Desde su situación el ectodermo puede funcionar como receptor de estímulos externos, y las tiras longitudinales de ectodermo engrosado pueden ser adaptaciones para este fin. Las placodas ectodérmicas según esta opinión podrían considerarse como especializaciones para la recepción de diversas formas de estímulo.

La teoría placodal propuesta se basa en las evidencias embriológicas.

Estos fenómenos pueden ser comprendidos en base de la teoría placodal del origen de las extremidades.

El fenómeno de inducción de las extremidades supernumerarias

por las placodas de los órganos de los sentidos no ha sido satisfactoriamente explicada hasta la fecha. Según la teoría propuesta de la evolución de los apéndices apareados, las placodas de la extremidad y las de la cabeza tienen un origen común, y por lo tanto pueden tener propiedades inductivas similares. La zona placodal se extiende desde el extremo rostral del embrión hasta el extremo de la cola en desarrollo. El número de placodas durante el desarrollo es mayor que el número de órganos sensoriales especializados al final del desarrollo. Las placodas transitorias de los arcos viscerales pueden significar rudimentos de órganos sensitivos que han sido perdidos durante las etapas posteriores de evolución.

En el embrión de 7 mm., sin embargo, el ectodermo placodal sí puede ser seguido más allá de la extremidad inferior por encima del aspecto ventral del rabo en desarrollo. Estos hallazgos sugieren que la piel desnuda caudal podría ser un derivado del extremo caudal de la zona placodal.

Se sugiere que los apéndices apareados de los vertebrados evolucionaron a partir de los órganos tactiles sensitivos de la pared corporal representados por las placodas de las extremidades. Estas sufrieron una mejora durante la evolución: la pared corporal fué modificada para dar lugar a un tentáculo que transportaba la placoda y quedó provista de esqueleto y de musculatura originalmente, para realizar movimientos exploratorios.

La teoría placoda explica la inducción experimental del desarrollo de las extremidades por placodas de la cabeza".

MILAIRE (1963) en su trabajo: "A Morphological and Cytochemical Study of the Development of the Limbs of Mice and the Mole", dice:

"En todos los vertebrados tetrápodos, cada una de las extremidades se edifica bajo la dependencia e interacción de un blastema mesoblástico de origen parietopleural así como del epiblasto que lo reviste. En asociación, estos dos constituyentes primordiales forman un sistema con la facultad de autodiferenciación.

Aunque la capa apical es la única estructura donde el papel morfogénico ha sido demostrado por la experimentación, la totalidad de la hoja superficial parece implicada en las dos especies estudiadas. La capa apical de los mamíferos asegura, en el sentido próximo-distal, el crecimiento y la regionalización del mesoblasto condrógeno.

En las dos especies, dos grupos de actividades toman sucesivamente parte en el desarrollo de las extremidades y se manifiestan en sentido próximo distal. Se trata desde el principio de una serie de interacciones morfogenéticas entre el mesoblasto y ciertos territorios epiblásticos engrosados y portadores, de forma transitoria, de caracteres citoquímicos particulares, ellas terminan en la individualización de la matriz primitiva del esquelto en la región profunda de las yemas y de un material superficial destinado a formar el pericondrio, los músculos, los tendones y otras partes blandas. En esta fase de morfogénesis primordial, sucede, en cada territorio segmentario, una fase de citodiferenciación que se acompaña de importantes modificaciones progresivas en cada sistema de órganos y algunas poco diferentes de una especie a otra.

La entrada en proliferación de una región dorsal de la parietopleura truncal marca el desencadenamiento de la morfogénesis de las extremidades. Esta actividad predomina en la mitad ventral de la hoja de origen y el mesoblasto que ella produce es más abundante ventralmente que dorsalmente.

Inicialmente indiferenciado, el revestimiento epiblástico reacciona todo él a los primeros contingentes mesoblásticos de origen parietopleural, esta reacción es más intensa a medida que la cantidad de mesoblasto subyacente, es, más importante. Ella predomina sobre toda la cara ventral de la joven yema.

Un sector limitado del epiblasto ventral así diferenciado no tarda en distinguirse por su quimismo más activo, él anuncia la capa apical. Antes de adquirir su forma típica, esta lengüeta de epiblasto asegura, por una inducción en el entorno, el crecimiento y la regionalización del mesoblasto condrogénico destinado al stilopodo, al zygopodo y a la parte proximal del basipodo.

Los territorios epiblásticos que estaban diferenciados en el mismo tiempo que la capa apical aseguran por su parte, la individualización del mesoblasto destinado a las partes blandas; su intervención es más fugaz y menos poderosa que la de la capa apical misma. Este material se condensa en la periferia de la yema donde forma una mancha basófila subepiblástica; su abundancia predomina ventralmente, en consonancia con la diferenciación más pronunciada del epiblasto ventral. Esta diferencia anuncia la predominancia de la musculatura de flexión sobre la de extensión. En el momento preciso que corresponde a la fase de condensación de los blastemas precartilaginosos subyacentes, la mayor parte de este material superficial realiza un movimiento de migración que la lleva al contacto del esqueleto. Los constituyentes celulares más profundos se incorporan a los precartílagos, los cuales formarán el pericondrio, los contingentes más superficiales se laminan en diversos blastemas músculo-tendinosos, las células más periféricas, las que no participan en la migración se transforman en un mesoblasto laxo con destino conjuntivo.

La individualización de los blastemas musculares y

tendinosos resulta de un laminado que sobreviene independientemente del sistema nervioso en el seno de las capas del mesoblasto originario de las regiones superficiales de las yemas. Con el mismo tratamiento que la migración de los materiales indeferenciados, esta individualización progresa en el sentido próximo-distal.

La primera manifestación perceptible de la morfogénesis es la actividad proliferativa del mesoblasto presuntivo parieto-pleural. Los procesos que ponen en funcionamiento estos fenómenos son tadavía desconocidos. Durante esta fase de elaboración y crecimiento, influencias recíprocas se establecen gradualmente entre el mesoblasto y el epiblasto marginal de la joven yema. Respondiendo primero a la influencia primaria del mesoblasto esta región del epiblasto se engruesa y adquiere la conformación de la capa apical.

Con la excepción del territorio de la cintura en la cual la determinación no parece necesitar la intervención del epiblasto, los materiales del stilopodo, del zygopodo y del autopodo evolucionan poco a poco en contacto y bajo la influencia de la capa apical; en cada caso, los ejes de polarización del futuro esqueleto están allí precozmente establecidos. De todos modos, el destino de los diversos territorios no está inmediatamente fijado. Por otra parte está anotado, que el origen de los materiales que se individualizan sucesivamente en el vértice de la joven yema no está formalmente dilucidado. La mayor parte de los autores consideran que ellos proceden del crecimiento de las regiones más distales de los territorios proximales que se han individualizado antes de ellas.

La inducción ejercida por la capa apical es una influencia no específica e incapaz de modificar la naturaleza del mesoblasto inducido.

Por contra cuando la denudación ha sido realizada por ultrasonidos la regulación puede sobrevenir en un débil porcentaje de casos, lo mismo que en la ausencia de toda célula epiblástica residual.

Estas observaciones nos han llevado a pensar que la individualización y el crecimiento de las capas del mesoblasto periférico podrían ser tributarias de una influencia epiblástica subyacente; es al menos lo que parece evocar el parelelismo de las desigualdades dorso-ventrales manifestándose en estos dos constituyentes.

Referente al gradiente de diferenciación próximo-distal del mesoblasto los cuerpos carnosos de los músculos se diferencian antes que sus porciones tendinosas distales.

En cada segmento de apéndice, el desplazamiento de material miogénico sigue poco tiempo después de la fase de condensación de los cartílagos subyacentes, el paralelismo que se establece así entre la formación del esqueleto cartilaginoso y el del dispositivo músculo-tendinoso permite sorprender las diversas fases de individualización de los músculos escalonados a diferentes niveles del eje próximo-distal de la yema. Es así como ciertos músculos se han individualizado ya en las regiones proximales mientras que su porción tendinosa distal está todavía a punto de constituirse en el mismo estadío.

De un modo general y en la medida que las técnicas utilizadas han permitido constatarlo, la migración profunda de las capas miogénicas indiferenciadas se efectúa independientemente de los filetes nerviosos destinados a los músculos que en ellos penetraron. Es frecuente en efecto asistir a esta movilización antes de la llegada de las neuritas".

MURILLO (1963), estudió la participación del mesoblasto

paraaxial sobre la morfogénesis de los miembros en embriones de aves, y dice así:

"Se han realizado una serie de experiencias en embriones de pollo y pato, consistentes en la separación, por medio de una lámina de mica o de una sustancia porosa (Milipore), del esbozo prospectivo de los miembros de los somitos que con él se corresponden". "...De la experiencias obtenidas se deduce la necesidad de la continuidad del mesoblasto paraaxial con el mesoblasto lateral, que han de diferenciarse en los distintos segmentos del miembro, para que éste se construya normalmente, así como la existencia de un posible "factor somítico", de naturaleza química, que actuaría sobre la precoz determinación del esbozo prospectivo de los miembros. Se establece una relación causal entre la diferenciación y mantenimiento de la cresta apical y el mencionado factor somítico". "...Se pretende incluir entre los factores que parecen intervenir en la compleja formación de los miembros, una posible acción precoz del mesodermo paraaxial".

"...La participación del mesoblasto paraaxial segmentado en la génesis de los miembros de los tetrapodos es generalmente negada, considerándose en la actualidad como cuerpo de doctrina la procedencia del material de construcción de los miembros del primitivo engrosamiento del repliegue longitudinal o cresta de Wolff".

"Esta cresta está constituída por un repliegue o engrosamiento de la somatopleura formado por la proliferación de células mesenquimatosas, recubierto por un epiblasto estratificado".

"...La separación, por medio de una barrera no porosa del esbozo prospectivo del miembro de las estructuras de la zona medio-dorsal del embrión condiciona siempre un desarrollo anómalo

del miembro, si la separación es sólo parcial, el miembro que se desarrolla es casi siempre doble. Parece poder deducirse que para la normal morfogénesis de los miembros de las aves (pollo o pato) es imprescindible la continuidad del esbozo prospectivo de los miembros, con las estructuras de la zona medio-dorsal del embrión.

Esta influencia sobre la morfogénesis de los miembros no puede atribuirse al tubo neural".

Para **ZWILLING (1966), SEARLS** y **JANNERS (1969), CAPLAN** y **KOUTROUPAS (1973):** Existe un gran cuerpo de evidencias en la literatura que sugiere que existe una multipotencialidad de las células mesenquimatosas de la extremidad. Se dice que dichas células inicialmente son inestables en cuanto a sus rasgos fenotípicos y que se estabilizan después cuando su área miogénica y condrogénica ya están formadas.

KIENY (1968) hizo un estudio en embriones de pollo de raza Leghorn, donde determinó ciertas modalidades de la diferenciación precoz de las extremidades afirmando que: "Se sabe que la inducción inicial emana del mesodermo somatopleural y que la competencia correspondiente reside en el ectodermo lateral, aunque también en el interior del territorio presuntivo de los miembros de entre los territorios del ala y de la pata.

Las experiencias han consistido en colocar al mesodermo presuntivo de la extremidad en contacto con el ectodermo "non-membre". Dos series experimentales han sido realizadas. En la primera, el ectodermo "non-membre" viene a recubrir por vía cicatricial, el mesodermo previamente denudado in situ. En la segunda, el mesodermo es trasplantado en contacto con el ectodermo del flanco presuntivo.

Los resultados muestran que la disminución de la capacidad

inductiva del mesodermo y la capacidad de competencia del ectodermo "non-membre" son progresivas y particularmente concomitantes. Pero el inicio del declive del poder inductivo precede al de la disminución de competencia, paralelamente la pérdida de ésta es ulterior a la desaparición de aquélla. Se asiste, en el curso del estadío 15, al inicio de la disminución del poder inductor de la pata; luego al inicio de la disminución de la competencia, en el curso del estadío 16.

En lo que concierne a la desaparición de estas propiedades morfogénicas se realizan de la manera siguiente:

- al final del estadío 17 y más precisamente en el estadío de 31 pares de somitos, el poder inductor del ala ha cesado.

- en el estadío 19, el mesodermo ha perdido su poder inductor.

- y, por fín, un poco más tarde, en el estadío 20, la competencia del ectodermo lateral desaparece del todo.

Los experimentos que han sido objeto de este trabajo, muestran que un ectodermo "non-membre", puesto en contacto con el mesodermo inductor de la extremidad antes del estadío normal de la elaboración de la cresta apical (estadío 17) organiza la diferenciación regional, próximo-distal de la extremidad en función de sus capacidades propias. En efecto, asociado al inductor primario de la extremidad en un estadío muy temprano (estadío 12 a 14), él responde en la gran mayoría de los casos (86%) al menos en sus capacidades para la diferenciación regional de un stilopodo, de un zygopodo y de un autopodo. Asociado al inductor en un estadío más avanzado (estadío 14 a 16) el ectodermo suscita aún la formación de numerosos (aproximadamente 60%) miembros en tres artículos. Pero desde el estadío 17, las propiedades organizadoras del ectodermo "non-membre" se

restringen a la elaboración de un zygopodo, de un autopodo para finalmente en el estadío 19 no permitir más que la elaboración de un autopodo. Esta delimitación progresiva en un orden próximo-distal parece inservible a la fuerza del inductor.

De todas maneras, en los casos de recubrimiento cicatricial del mesodermo prospectivo por el ectodermo circundante, son las partes distales de las extremidades operadas las que son afectadas las primeras, cuando la edad del embrión aumente más allá del estadío de 27 pares de somitos. Esta disminución progresiva, en el sentido disto-proximal, de la capacidad de formar los artículos de las extremidades es quizás debida a la participación del ectodermo cicatricial proveniente de otras regiones que de la región del flanco presuntivo.

Así, el ectodermo "non-membre" del flanco aparece como un territorio privilegiado, más capaz, que todo el otro ectodermo, de responder correctamente al inductor primero medosérmico".

BRADLEY (1970) también estudiando embriones de pollo, puso de manifiesto que: "Extremidades posteriores de embriones de pollo fueron obtenidas cultivando yemas de extremidades de donante de 3 días sobre la membrana corioatlantoidea de huéspedes de 7½ días. Los injertos fueron recuperados en edad total de 11 días.

Morfoiógicamente, el desarrollo de la extremidad estuvo retrasado por lo menos un día.

El esqueleto de la extremidad del pollo puede ser considerado como una estructura capaz de autodifereciación, puesto que la morfogénesis esqueletal en las extremidades sin nervios era esencialmente normal. Las posibles causas de las anormalidades son discutidas.

La degeneración, aparentemente de tipo graso, estuvo evidente en la mayoría de las masas musculares. Se concluyó por lo tanto, que los músculos de las extremidades, aunque capaces de una diferenciación inicial independiente requieren un suministro nervioso para continuar su desarrollo normal.

Se desarrollaron tendones relativamente normales en los injertos pero estos tendones no tenían una típica relación con el músculo y el hueso.

Se sugiere que existe una graduación de dependencia en las estructuras de las extremidades en el suministro nervioso para alcanzar su diferenciación y mantenimiento".

PINOT (1970) opina: "En el pollo el mesénquima somítico estimula el mesodermo de la extremidad".

KIENY y **BURGBAL (1970)**, consideran al estudiar embriones de pollo que: "En los estadíos donde el mesodermo presuntivo no posee aún poder morfogenético, sólo el mesodermo somítico regional tiene capacidad difereciadora o cuando menos, inductora sobre el mesénquima somatopleural aún indiferenciado". A este respecto **FERNANDEZ (1982)** cree que "el mesodermo somítico mantiene su poder morfogenético incluso una vez establecido el estadío en que el mesodermo somatopleural adquiere capacidad autodiferenciadora".

NOGAMI y **URIST (1970,74)**, **NATHANSON** y **Cols. (1978)**, **NATHANSON (1979)**, **NATHANSON** y **HAY (1980)** ponen de manifiesto que: "Incluso en etapas más avanzadas, cuando la diferenciación se supone que ha terminado, los músculos esqueléticos embrionarios todavía mantienen la capacidad de formar cartílago al ser cultivadas in vitro sobre una matriz de hueso desmineralizado".

GENIS (1970), opina que: "El conocimiento de los mecanismos

diferenciativos incriminados en la morfogénesis del miembro es aún altamente especulativo, a pesar de la gran información recogida experimentalmente". Presenta una hipótesis explicativa de los procesos que conducen a la formación de los miembros, como él mismo dice, sujeta como es natural, a una futura revisión: "1. El mesodermo parietal (somatopleura) es activado por un factor, posiblemente de procedencia somítica. El mesodermo así diferenciado influiría sobre el epiblasto ocasionando la aparición de la "cresta ectodérmica apical". 2. La cresta ectodérmica apical ejercería ahora un efecto inductor sobre el mesénquima subyacente, determinando la sucesiva segregación de todos los componentes según una secuencia próximo-distal. 3. La persistencia estructural y funcional de la cresta apical depende de un segundo factor mesoblástico o "factor de mantenimiento" **(ZWILLING y HANSBOROUGH, 1956)**, que se propaga a los territorios mesodérmicos proximales".

FABER (1971), cree que "existe una interdependencia morfogenética contínua entre el ectodermo apical y el mesodermo, y que esta relación es importante en el establecimiento de la diferenciación regional, pero no necesariamente en la secuencia de la determinación de la extremidad".

JIMENEZ y PUCHADES (1971) en sus estudios de embriones de pájaros, llegan a la conclusión de que la cresta apical juega un papel activo e imprescindible en la formación del miembro, ya que "tras la extirpación de la cresta apical de un esbozo de miembro y su ulterior implantación en un área mesodérmica no da origen a un miembro; en todos estos casos obtienen esbozo con alto grado de tipicidad de miembro".

BODEMER (1972) expone que: "El mesodermo del futuro miembro provee al ectodermo de cualidades inductoras que a su vez reaccionan sobre el mesodermo. Las cualidades propias del miembro parecen ser propiedad del mesodermo. La prominencia apical ejerce

una acción inductora sobre el mesodermo subyacente del miembro, dando origen a la formación de partes terminales de este. El ectodermo influye en el carácter regional de la diferenciación morfológica en relación con el eje próximo-distal del miembro, pero el ectodermo no afecta la calidad. Se ilustra la reciprocidad de las influencias mesodérmica y ectodérmica por la evidente dependencia de la influencia ectodérmica sobre algún factor del mesodermo. La persistencia del reborde ectodérmico apical como una influencia activa sobre la elaboración continuada de elementos distales del miembro parece requerir un factor de mantenimiento asociado al mesodermo".

ZWILLING (1972) piensa que: Los somitos pueden estar implicados en la iniciación del campo de la extremidad, pero esta información es aún rudimentaria, y todavía sabemos muy poco acerca del mecanismo de crecimiento.

Dice así: "Al igual que en el caso de la médula espinal y la distribución de los cartílagos derivados de los somitos, encontramos que ninguna otra fuente de cartílagos, es decir, ningún tejido embrionario capaz de una histogénesis equivalente en el mesodermo de la extremidad, es capaz de dar lugar a un crecimiento al ser colocado en el mesodermo de la yema de la extremidad. Los somitos bien interaccionan o bien se disocian, la somatopleura que dió lugar al esternón y varias otras fuentes de mesodermo en la envoltura ectodérmica, resultan en la desparición y degeneración de la cresta ectodérmica. El mesodermo de estas otras fuentes es incapaz de permitir que la cresta continúe su existencia. Ninguno de estos tejidos han sido capaces de producir el crecimiento al entrar en contacto con la cresta ectodérmica. Así que ésta parece ser una propiedad (a saber, la capacidad de sostener la cresta y de responder a la cresta), que es muy distintiva y que se encuentra únicamente en el mesodermo de la yema de la extremidad.

La mayoría de las fuentes de los cartílagos, y esto especialmente cierto en el mesodermo de la extremidad, van a formar cartílagos independientemente de si se produce o no el crecimiento. En el caso de la extremidad en el embrión de pollo esto es cierto en los estadíos 16 a 17".

Según **SAUNDERS** y **REUSS (1974)**: "En el pollo existe un ectodermo competente que responde a la inducción mesodérmica de la formación de la cresta apical que, a su vez induce el crecimiento hacia afuera del mesodermo de la yema de la extremidad".

Para **HAMILTON** y **MOSSMAN (1975)** "se presenta el problema de si el mesodermo del esbozo es capaz de diferenciarse de manera autónoma, o si es el ectodermo que lo recubre el que toma parte en el proceso. La actividad proliferativa especial del mesénquima apical, se debe, posiblemente, a la presencia de una prominencia ectodérmica que puede servir como inductor del crecimiento del miembro, no habiendo elaboración posterior de estructuras distales tales como dedos o manos, una vez que se saca esta prominencia". Estos autores ilustran una placa epitelial en el vértice de la yema de la extremidad superior de embriones humanos de 10 mm. Asimismo realizan unos comentarios profundos y muy sugerentes a los grupos de investigadores como el del **BELL, SAUNDERS** y **ZWILLING (1959)** que proponen que al sacar las células ectodérmicas apicales no siempre se produce una inhibición en la diferenciación distal del esbozo del miembro. Opinan que "los resultados contradictorios que siguen a la estracción ectodérmica pueden explicarse con la presencia o ausencia luego de esa extracción de una capa refringente, no celular quizás, en la superficie del mesodermo subyacente. Todos los investigadores que intervienen en este trabajo experimental parecen estar persuadidos de que la extracción quirúrgica de la prominencia ectodérmica origina una carencia de estructuras apendiculares distales. La respuesta final al problema debe aguardar análisis

experimentales posteriores. Entre tanto, no obstante, parece correcto decir que el promontorio ectodérmico y su vena marginal están probablemente relacionados con los estadíos sucesivos en la diferenciación próximo-distal del esbozo del miembro".

Para **CHEVALLIER y Cols. (1976,77)**, **CHRIST y Cols. (1974,77)** "las células que abandonan los somitos, entran en el mesodermo somatopleural de la extremidad y forman células musculares estriadas de la yema de la extremidad específica".

CHEVALLIER (1978), **JACOB y Cols. (1978)** demostraron, mediante experimentos de intercambios somíticos heteroespecíficos entre embriones de pollo y codorníz, que en condiciones normales del desarrollo de la somito-somatopleura, las células abandonan los somitos.

Para **KIENY (1980)**, estas células somito-derivadas constituyen la línea celular miogénica.

Las experiencias en embriones de aves de **CHEVALLIER y Cols. (1976,77)**, **KIENY y Cols. (1979)**, **KIENY y CHEVALLIER (1980)**, **MAUGER y KIENY (1980 a,b)** han llevado a la idea de que las células derivadas de los somitos que invaden el mesodermo somatopleural de la extremidad constituyen un linaje celular miogénico distinto.

Los hallazgos de **CHRIST y Cols. (1979)** ponen de manifiesto que las células musculares de la extremidad tienen su origen exclusivamente en las células somito-derivadas, es decir, que las células somatopleurales no son capaces de contribuir a la musculatura propia.

Mc LACHLAN y HORNBRUCH (1979) y **MAUGER y Cols. (1980)** han demostrado que las células somatopleurales pueden también, en relaciones topográficas anormales, dar lugar a miocitos. Esta

capacidad se debe a una cierta inestabilidad fenotípica de las células mesenquimales somatopleurales.

SEICHERT (1979), en su estudio en embriones de pollo mediante el método de marcaje lineal, redunda una vez más en la idea de la interacción entre el ectodermo y mesodermo en el desarrollo de los miembros.

GUMPEL-PINOT (1980), utilizando en sus estudios sobre las interacciones del mesodermo-ectodermo embriones de pollo, concluye que:

"La inducción de cartílago en el mesodermo de la extremidad no puede ser considerado o clasificado como un sistema de transmisión a largo plazo. Requiere que el ectodermo y el mesodermo estén separados por un espacio muy estrecho y esta condición puede ser creada in vitro por extensión de los procesos del mesodermo a través del filtro cerca del ectodermo. Los resultados son tratados en relación con un posible papel de la membrana basal y la matriz extracelular asociada en la inducción del cartílago de la extremidad.

Transferencia de la señal inductiva: En base de nuestros descubrimientos hemos concluído que la transmisión de la señal inductiva del ectodermo al mesodermo no puede tener lugar a través de una distancia y necesita condiciones de contacto entre los dos tejidos".

Un año después, **GUMPEL-PINOT (1981 a,b)** trabajando también con embriones de pollo, expone:

"El ectodermo de la extremidad induce la diferenciación del cartílago en el mesodermo en yemas de extremidades de embriones de pollos. Los cultivos con filtros han demostrado que esta interacción requiere condiciones de contacto y no puede tener

lugar a distancia. En estudios in vivo la membrana basal está presente entre el ectodermo y el mesodermo.

El trabajo presente demuestra que la relación entre el mesodermo y el ectodermo es similar in vivo y en cultivo con filtros. En las condiciones de cultivo, el filtro parece ser infiltrado por crecimiento de células mesodérmicas que forman una cobertura mesodérmica continua sobre el filtro. Una membrana basal siempre está presente entre la capa o lámina de procesos mesodérmicos y el ectodermo.

La interacción mesodermo-ectodermo en la extremidad: Incluso a través de filtros, el contacto entre las células del ectodermo y el mesodermo es mediado por una membrana basal, al igual que en condiciones in vivo. Este resultado apoya la hipótesis del papel significativo jugado por la membrana basal en la interacción ectodérmica-mesenquimal que participa en la diferenciación del cartílago en la yema de la extremidad. La membrana basal de al extremidad parece no ser restaurada normalmente cuando las células epiteliales están en contacto directo con el filtro, sí se recupera en ausencia de mesodermo cuando se cultiva el ectodermo sólo en una membrana vitelina o a lo largo de una vesícula vacía en el centro de un cultivo ectodérmico, muy alejado, del mesodermo".

En **1981 JIMENEZ**, en esta ocasión in vitro con técnicas enzimáticas, de nuevo pone de manifiesto el papel básico de la cresta apical en la formación del miembro.

KIENY y **Cols. (1981)** utilizando embriones de pollos y codornices, en sus experiencias, llegaron a la siguiente conclusión:

"Durante el desarrollo normal, las líneas celulares condrogénicas y miogénicas tienen diferentes orígenes y destinos

especiales. Pero mantienen durante un período considerable la historia del desarrollo, la capacidad de diversificarse o desviarse de sus vías normales y de adaptarse de forma armoniosa con sus condiciones ambientales anormales.

Todos estos experimentos y observaciones indican que las influencias locales son responsables de la diferenciación final".

MUNEOKA y **BRYANT (1982)**, ponen su atención en los mecanismos de desarrollo y los de regeneración de los miembros y dicen así:

"Algunos anfibios tienen la capacidad de formar nuevas extremidades en cualquier momento de su vida. La similitud esencial entre la regeneración de la extremidad y el desarrollo original de la extremidad es que los dos procesos implican la producción de nuevos patrones de estructuras. Mientras que algunos autores opinan que los dos sistemas en desarrollo utilizan mecanismos similares para regenerarse, otros han subrayado las diferencias básicas en las extremidades en desarrollo y en las extremidades en regeneración, y han concluído que existen diferentes mecanismos. Las extremidades de los Urodelos tanto en desarrollo como en regeneración pueden ser inducidas a formar porciones supernumerarias después de un mal alineamiento tisular, de modo que las células procedentes de posiciones normalmente diferentes dentro de la circunferencia de la extremidad se encuentran extremidades en desarrollo y extremidades en regeneración. Si funcionan mecanismos similares, la extremidad e desarrollo debe responder a injertos de tejido de extremidad regenerante y visceversa con la formación de crecimientos supernumerarios. Si funcionan por mecanismos diferentes cualquiera de las dos cosas podrían pasar, bien unos injertos no responderían o bien serían desorganizados. Nuestros resultados con el Axoloti ambystoma mexicanum sugieren que los mecanismos de la formación de estos patrones son los mismos"

En el libro "Introducción a la Embriología" de **BALINSKY (1983)** podemos leer: "La primera señal del desarrollo de las extremidades se encuentra en el mesodermo de la placa lateral. La capa somática de la placa lateral se engruesa inmediatamente debajo de su borde superior. Las células de este engrosamiento pierden pronto sus conexiones epiteliales y se transforman en una masa de mesénquima, sin que la capa somática pierda su continuidad. Se trata, por tanto, de un caso de migración de células mesenquimales a partir de una capa epitelial más bien que de una desintegración de un epitelio con producción de mesénquima. El mesénquima se acumula entre el restante epitelio de la placa lateral y la epidermis y pronto se adhiere firmemente a la superficie interna del epitelio. El engrosamiento del mesodermo de la placa lateral y la formación subsiguiente de una masa de mesénquima debajo del epitelio puede coincidir bastante con la posición de los dos pares de extremidades, esto es, puede aparecer en las dos regiones desconectadas, situadas inmediatamente detrás de la región branquial e inmediatamente delante del ano. Así sucede en los anfibios. En los amniotos los engrosamientos y las acumulaciones de mesénquima son contínuas a lo largo de todo el cuerpo y forman crestas horizontales, las crestas de Wolff. No obstante, las partes más anteriores y más posteriores de la cresta son más gruesas que la parte intermedia y sólo estas partes anteriores y posteriores se desarrollan progresivamente, dando origen a las extremidades anteriores y a las extremidades posteriores. La parte intermedia de la cresta de Wolff desaparece más tarde.

La epidermis situada sobre la masa de mesénquima se engruesa ligeramente y se hincha hacia afuera. Esto ocurre también en la cresta de Wolff, pero en la partes intermedias de la misma el engrosamiento epitelial desaparece junto con la acumulación de mesénquima. En las regiones donde se desarrollan las extremidades anteriores y posteriores, la protusión, formada por una cubierta epitelial engrosada y una masa interna de mesénquima denso y

compacto aumenta y se transforma en el esbozo del miembro. De los dos componentes que contribuyen a la formación del esbozo del miembro, el mesodermo está ya determinado en una fase primitiva, poco después del cierre del tubo neural. En esta fase pueden cortarse y trasplantarse debajo de la epidermis del flanco o de la cabeza pedazos de la parte lateral. Entonces, la epidermis local se transformará en el componente epitelial del esbozo del miembro desarrollándose una extremidad heterotópicamente. En las mismas fases la futura epidermis del miembro, esto es, antes de que se forme el esbozo del miembro, no posee propiedades especiales y si se trasplanta ella sola no dará origen a un nuevo miembro.

No obstante, la epidermis no es un componente pasivo en el desarrollo del miembro; en los amniotos el esbozo de la extremidad se aplana ligeramente en una fase temprana y se desarrolla un engrosamiento epidérmico a lo largo del borde del esbozo aplanado. El engrosamiento tiene la forma de una cresta claramente definida y algunas veces (en los reptiles) adquiere incluso la forma de un pliegue epidérmico macizo. En sección transversal la cresta parece una tetilla. Se llama cresta apical epidérmica.

La capacidad para el desarrollo de las extremidades puede demostrarse a lo largo de todo el flanco del embrión, entre la región de la extremidad anterior y la extremidad posterior, aunque en el desarrollo normal se manifiesta.

El injerto actúa a manera de "inductor anormal" activando las potencias latentes de los tejidos del flanco.

Los experimentos sobre la inducción de los miembros sugieren que también en el desarrollo normal debe existir algún factor determinante de qué parte del mesodermo, competente para el desarrollo de miembros, producirá realmente un esbozo de

extremidad.

Diferenciación de las extremidades: Una vez que el esbozo del miembro ha crecido de manera que su longitud supera a su anchura, se inicia la diferenciación de las partes subordinadas del miembro. Ahora, la porción distal del esbozo se aplana todavía más y al mismo tiempo se ensancha claramente más que la parte proximal. La parte distal aplanada y ensanchada es la placa de la mano (o del pie). Al principio el borde de la placa es circular pero pronto adquiere forma pentagonal, con unas puntas salientes que indican los esbozos de los dedos.

En los esbozos primitivos de los miembros la futura superficie flexora ocupa una posición ventral y la futura superficie extensora una posición dorsal, pero al alargarse la extremidad se produce una rotación de manera que la superficie flexora se vuelve hacia atrás y, por último, puede orientarse en dirección postero-dorsal.

Las células del mesénquima que en los esbozos jóvenes fueron masas compactas, se escienden en áreas en que el mesénquima es menos compacto y en otras áreas en que las células del mesénquima siguen estando apelotonadas. Estas últimas áreas constituyen los esbozos de las partes esqueléticas de la extremidad. En el momento oportuno, las masas concentradas de mesénquima se convierten en precartílago, y luego, por una disposición ulterior de la sustancia intercelular, en cartílago. Mientras que en la fase inicial de concentración del mesénquima grandes partes del esqueleto de la extremidad están representadas por una masa común de mesénquima, en la fase de precartílago los elementos distintos del esqueleto forman unidades separadas, que pueden fusionarse más tarde.

La diferenciación del esqueleto de las extremidades suele progresar en dirección próximo-distal, si bien son frecuentes

algunas desviaciones respecto a este orden. En los anfibios la primera parte esquelética reconocible es el stilopodo (húmero y fémur). Luego se forman las partes del zygopodo (radio y ulna en el miembro anterior) y el autopodo se diferencia mucho más tarde. Los esbozos de la cintura aparecen después del stilopodo, pero antes del autopodo. En los vertebrados superiores la cintura tiende a desarrollarse simultáneamente con los elementos proximales del miembro".

WILLIAMS y **WARWICK (1985)** manifiestan que: "Los datos experimentales disponibles indican que el ectodermo de la región apical de la yema del miembro, aunque relativamente indiferenciado, es necesario para el desarrollo de las sucesivas agregaciones de mesénquima durante el crecimiento de la yema. La potencialidad de la masa inicial del mesodermo esplacnopleural está limitada a la formación de los elementos más proximales del miembro, es decir, la cintura del mismo. El desarrollo del mesodermo de los segmentos sucesivos del miembro es inducido en sentido próximo-distal por la cresta del ectodermo, cuyas células aparentemente no proliferan para cubrir la yema en crecimiento. El necesario aumento de ectodermo para ello parece derivar de proliferación intersticial o del ectodermo de la pared del cuerpo".

MOORE (1985) y **SADLER (1986)** coinciden al precisar que "los sistemas articular, esquelético y muscular se desarrollan a partir del mesodermo. Cada primordio de las extremidades está constituído por una masa de mesénquima derivada del mesodermo somático y está cubierto por una capa del ectodermo. El reborde ectodérmico apical ejerce una influencia inductora de ese mesénquima, el cual fomenta el crecimiento y desarrollo de las extremidades".

Asimismo, **GUILLEN (1987)** concluye que "la cresta apical diferenciada después de la disociación y reagregación al azar de

sus elementos constitutivos, presenta normal patrón histotípico, por lo que consideramos puede mantener su capacidad inductora diferenciadora". Y que "la condensación apical controla el ciclo mitótico del mesénquima subapical, con la determinación de espacios libres en el extremo distal del miembro, reducción de la densidad celular e incremento de su división".

2. FACTORES QUE DETERMINAN EL DESARROLLO DE LAS ARTICULACIONES.

El establecimiento de una forma determinada en la articulación de la muñeca es una cuestión altamente discutida y debatida por distintos investigadores que han intentado relacionar el desarrollo de esta forma con factores de tipo mecánico o de tipo genético.

Para **BRUCH (1852)** y, **WALMSLEY (1940)**, el mecanismo de separación de los elementos esqueléticos que aparecen en el blastema, se debió únicamente al movimiento de la articulación.

HENKE y **REYHER (1874)**, consideran que "el movimiento es el factor que determina la forma de la estructura articular". Estos defensores mecanicistas fueron pronto apoyados en sus conclusiones por investigadores de la talla de **SCHULIN (1879)**, **HAGEN-TORN (1882)**, **TORNIER (1894)**, y más recientemente por **FALDINO (1921)**, que llegó a la conclusión de que: "La fuerza muscular es un factor muy importante en el desarrollo de las articulaciones, puesto que éstas no se diferencian antes de que aparezcan los tendones en su superficie".

RETTERER (1902) piensa que los factores intrínsecos, muy importantes en el desarrollo primario del esqueleto, están enlazados tanto en la formación de la cavidad articular como en la acumulación de fluídos o moco **(WILLIS, 1940)**, degeneración celular **(STRAYER, 1943** y **Mc DERMOTT, 1943)** y digestión azimática

de la matriz (**MUNARON, 1954 a**).

URBANTSCHITSCH (1880), piensa que el desarrollo de la articulación maleolo-incudal er donde los movimientos articulares deben o tienen que ser pequeños o ausentes antes de nacer, parece ser bastante similar al curso exhibido por las demás articulaciones del cuerpo.

FELL (1925,28), **MURRAY (1926)**, **MURRAY** y **SELBY (1930)**, **FELL** y **CANTI (1934)** han demostrado a través de experimentos sobre células cultivadas y explantes, que la diferenciación satisfactoria de huesos y articulaciones es posible cuando la movilidad falta.

Para **BLINCOE (1928)** es posible, que la aparición y extensión posterior de la cavidad articular esté asociada con el movimiento embrionario, ya que en el embrión de rata los movimientos angulares de la articulación del codo se observan a los 13 mm., un estadío cuando la interzona está formada de tres capas.

BERNAYS (1878), en su clásico trabajo sobre la articulación de la rodilla en el hombre y en animales, tras sugerir que existen dos estadíos de desarrollo en la articulación de la rodilla, primero de formación del esbozo y desarrollo primitivo y segundo muscular, afirma que: "La forma de la articulación se parece a la del adulto antes de que aparezcan las cavidades y aún antes de que sea posible una actividad muscular, y que son los factores hereditarios los que determinan, principalmente, la forma de la articulación"; aunque no negó, sin embargo, que durante el período muscular la actividad de dichos músculos podía ser un factor importante en la consecución de la alteración en la forma de la articulación.

Las teorías de Bernays fueron ratificadas por autores como **KAZZANDER (1894)**, **BARDEEN (1905)**, **HESSER (1926)**, **LANGER (1929)**,

FELL y CANTI (1934), MARTINO (1935), Mc DERMOTT (1943), HAINES (1947), GRAY y GARDNER (1950), GARDNER (1963), entre otros.

Así, **FELL** y **CANTI (1934)** demostraron in vitro en aves que "los rudimentos precondrales del esqueleto de los miembros, explantados por el método del cristal de reloj, sufrieron un crecimiento anatómicamente normal en ausencia de movimiento". También podrían intervenir el suministro nervioso y vascular.

GARDNER (1963) precisa que: "Los huesos y las articulaciones son estructuras autodiferenciadoras, osea, pueden alcanzar su forma y su disposición iniciales mediante factores intrínsecos en las células que van a formar parte de los huesos y las articulaciones. Los factores externos, tales como la actividad muscular y las presiones de crecimiento carecen de importancia".

Las experiencias realizadas por **MURRAY** y **SELBY (1930)** y las de **FELL** y **CANTI (1934)**, demostraron que los huesos y las articulaciones pueden ser reconocidos en especímenes embrionarios aislados de las influencias extrínsecas por cultivo o transplante.

Para **LELKES (1958)**, **DRACHMAN** y **COULOMBRE (1962)**, **MURRAY** y **DRACHMAN (1969)**, **HALL (1975)**, en el desarrollo normal de las articulaciones diatrodiales, la contracción muscular esquelética es fundamental o esencial. En el mismo sentido pero más recientemente podemos citar a **LLUSA** y **Cols. (1988)**.

PELLEGRINI (1933), mediante cultivos de yemas de extremidades de embriones de pollo, en los cuales el mesénquima articular sufre un desarrollo normal, mientras que no ocurre separación de los esbozos esqueléticos, demostró que los movimientos embrionarios juegan un importante papel en el desarrollo de las articulaciones particularmente en el de la cavidad articular.

Según **FELL** y **CANTI (1934)**, el tejido interzonal adquiere, en los primeros momentos del desarrollo, la información genética necesaria para la expresión del fenotipo de la articulación.

Para **MURRAY (1936)**, los huesos y las articulaciones son estructuras autodiferenciadas, es decir, pueden alcanzar su forma y su disposición iniciales mediante factores intrínsecos.

WINDLE y **FITZGERALD (1937)** y **WINDLE (1944)** analizan los factores mecánicos en relación a sí el movimiento influye o no en la formación de las diferentes estructuras de las extremidades. Estos autores detectan los movimientos en las extremidades humanas aproximadamente a los 20-23 mm. C-R.

Para **WHILLIS (1940)** "el hecho de que la unión de los dos elementos esqueléticos por cartílagos primitivos persiste en el embrión humano hasta el 4º. o 5º. mes, y que no se observe después en este período, significa que es tentador suponer que los movimientos fetales son el factor determinante para completar el proceso de formación de la articulación. Sin embargo, las evidencias de éste son escasas y poco convincentes. En primer lugar, los hechos podrían ser igualmente bien explicados suponiendo que el movimiento no ocurre porque la formación de la articulación no está completa, así como a través de la suposición de que ese movimiento justamente es lo que completa la formación de la articulación. Sea así o no, hay que suponer la actuación de otros factores además del movimiento. Esta no es la única causa de la separación de los dos elementos, pero juega un papel importante". Observa, en concreto en el codo de ratas, que "la separación ocurre por licuefacción progresiva de la matriz degenerada desde el margen hacia el interior". Confiesa que la razón de la licuefacción es desconocida.

Utilizando yemas de extremidades de embrión de pollo cultivadas en la cavidad celómica: **HAMBURGER** y **WAUGH (1940)**; en

membranas corioatlantoideas: **MURATORI** y **SABBIONI (1953)**, **BRADLEY (1970)**, **MITROVIC (1974)**; o en yemas de extremidades de embriones humanos: **LELKES (1958)**. Estos autores obtuvieron unos resultados que les hicieron llegar a la conclusión de que, en ausencia de movimientos, el tejido articular sufre condri[illegible]ción, progresivamente desaparece a través de fusión con los elementos esqueléticos cartilaginosos adyacentes.

Por otro lado **SISSONS (1956)**, opina que "en los primitivos estadíos del desarrollo, sólo tienen importancia los factores intrínsecos". En subsiguientes estadíos, él atribuye mucha importancia a los factores extrínsecos y señala que "las contracciones de músculo esquelético son esenciales para la formación de la cavidad articular".

Asimismo establece que "inicialmente las yemas pueden diferenciarse, pero que el adecuado desarrollo de las cavidades articulares, y la propia forma de la lámina sinovial requieren el movimiento de las extremidades".

Para **HAGEMANN (1960)**, los factores mecánicos y de crecimiento deberían influir en la formación de hendiduras articulares.

Sin embargo, **AREY (1965)** afirma, a este respecto, que: "...Las influencias nerviosas, vasculares o musculares no tienen ningún efecto sobre la formación de las cavidades articulares".

Otros se inclinan por la relación con la influencia nerviosa, tanto en sentido favorable como desfavorable, y así a título demostrativo, entre los que afirman la repercusión nerviosa se pueden citar a **EASTLICK (1943)** que acepta la participación nerviosa en el crecimiento del esbozo y en la organización de los elementos musculares y **SCHOWING** y **CELERS (1973)**.

ANDERSEN y **BRO-RASMUSSEN (1961)**, concluyen que "el primer proceso involucrado en la formación de la cavidad articular es un mecanismo de separación o disrupción del mesénquima articular primitivo con pequeña participación del tejido celular y es controlado genéticamente".

HAMILTON y **MOSSMAN (1975)** señalaron que: "Los factores mecánicos, tales como la presión o la contracción muscular pueden tener influencias modificadoras sobre algunos aspectos de la estructura esquelética, pero que las características primarias de la forma y tamaño del hueso y de la existencia de las articulaciones entre los huesos se deben a una capacidad de autodiferenciación".

La opinión de **SISSONS (1956)** es compartida por **DRACHMAN** y **SOKOLOFF (1966)** quienes consiguieron la parálisis del movimiento embrionario en el embrión de pollo con la administración de bromuro de decametonio, toxina botulínica, o bien seccionando la médula. Ellos observaron que una cavidad articular no se formó a nivel de la rodilla y notaron la ausencia del sesamoide del pie. Los resultados obtenidos les permite citar la importancia que tiene la contracción muscular esquelética en la formación de las cavidades articulares y en la determinación de la forma de las superficies articulares.

DRACHMAN y **SOKOLOFF (1966)** mediante sección nerviosa; **SULLIVAN (1966)**, **MURRAY** y **DRACHMAN (1969)**, **MITROVIC (1971 a,b)**, usando productos químicos, tales como el compuesto curare; **DRACHMAN** y **Cols. (1976)** por infección viral, obtuvieron unos resultados en los que embriones de pollo fueron paralizados. Lo cual apoya la hipótesis de que en ausencia de movimiento el tejido articular sufre condrificación, progresivamente desaparece a través de fusión con los elementos esqueléticos cartilaginosos adyacentes.

De este modo **DRACHMAN** y **SOKOLOFF (1966)** proponen que "los factores que pueden en teoría ser responsables del fracaso en la terminación del desarrollo articular son la inmovilidad del miembro, crecimiento en un ambiente anormal, y la falta de inervación. La primera de estas posibilidades es la que nos parece más razonable". Concluyen que "las contracciones musculares son esenciales durante el desarrollo embrionario para: 1.- Formación de la cavidad articular primaria. 2.- Inicio de la forma de las superficies articulares. 3.- Las contracciones musculares no son necesarias para la morfogénesis articular previa al estadío de la formación de la cavidad".

BRADLEY (1970), utilizando en sus experiencias embriones de pollo, expone que: "La formación de extremidades a veces era casi perfecta; pero la presencia de fusiones en la mayoría de los casos apoya la sugerencia de que la diferenciación correcta de una articulación depende de la existencia de movimiento en esta articulación".

Otros como **HOLDER (1978)**, hablan de que la osteogenesis es un hecho programado genéticamente.

RUANO y **Cols. (1978)**, estudiaron los efectos de la succinil colina sobre el desarrollo articular, utilizando para ello embriones de pollo Leghor-n-Cornish. La movilidad fué inhibida con succinilcolina en dos grupos de embriones. En el primer grupo, se obtuvieron articulaciones sin cavidades. En el segundo grupo, en el cual las articulaciones estaban ya establecidas, se observó una regresión de la cavidad.

Y afirman: "Después de las observaciones detalladas de los embriones de pollo cuyos movimientos embrionarios fueron paralizados, nosotros estamos en posición de afirmar que los movimientos son indispensables para el desarrollo de las cavidades articulares. La ausencia de las cavidades inducida por

parálisis aparece en todas las articulaciones ya que se puede encontrar en articulaciones grandes como la rodilla, cadera, hombro y codo, así como en las pequeñas articulaciones de la mano y del pie. Finalmente el espacio articular está ocupado por un tejido mesenquimatoso no diferenciado. En nuestros experimentos no hemos encontrado nunca ninguna modificación en las estructuras articulares óseas". Pero además estos autores encontraron también modificaciones en otras estructuras que componen la articulación. Y continúan diciendo: "Las contracciones musculares esqueléticas también son necesarias para mantener la cavidad articular y las formaciones paraarticulares. En efecto todos los embriones cuyo movimiento fué paralizado en los estadíos 28 y 29 de Hamburger-Hamilton y cuyos testigos revelaron la presencia de cavidades articulares bien definidas, presentaron una regresión de la cavidad articular y el reemplazamiento de la cavidad por tejido mesenquimatoso. También deberíamos notar que esta regresión afecta todas las estructuras paraarticulares, tales como la cápsula, los ligamentos y meniscos".

RUANO y **Cols. (1980)**, precisan aún más el papel del movimiento en el desarrollo articular mediante la producción de parálisis de los movimientos embrionarios con una perfusión de una solución continua de Succinil Colina diluída en Ringer. "El lugar de la cavidad articular es ocupado por mesénquima indiferenciado. Esta ausencia de formación de cavidad está presente en todas las articulaciones, en las pequeñas tales como las de la mano y pie, así como en las grandes tales como rodilla, cadera, hombro, codo.

En los embriones en los cuales la paralización sobreviene cuando las cavidades ya han sido formadas, presentan una regresión total de estas cavidades, así como de la cápsula, ligamentos y meniscos".

También intentaron obtener un efecto contrario, la

hipermovilidad embrionaria. Para ello utilizaron reserpina. "Pequeñas concentraciones de reserpina producen hipermovilidad embrionaria que se expresa por la presencia de grandes cavidades articulares, más grandes de las que corresponden a su estadío normal de desarrollo.

En concentraciones más grandes de reserpina, ésta produce depleción de catecolominas y supresión de la transmisión. Se expresa como ausencia de movimientos embrionarios. Hemos notificado una ausencia completa de las cavidades articulares en estos embriones.

Finalmente a concentración intermedia, se ha notificado que algunas articulaciones queden pequeñas y otras grandes.

A altas concentraciones hemos notificado ausencia de las cavidades articulares. Resultados idénticos se han obtenido después de la administración de succinilcolina".

Se puede deducir que: "Con la administración de sustancias de tipo del curare se obtiene las parálisis de los movimientos embriológicos, así como ausencia de las cavidades o regresión de éstas si ya estaban formadas, así como la cápsula, ligamentos y meniscos.

Con la administración de reserpina a concentraciones inferiores, la hipermovilidad obtenida da lugar a formación de buenas cavidades articulares.

Estos resultados confirman la poderosa influencia de los factores extrínsecos en el desarrollo de las articulaciones. En algunas sustancias, dependiendo de su concentración, dan lugar a un efecto contrario al efecto propio de ella".

MITROVIC (1982), estudió el papel del movimiento en el

desarrollo de las articulaciones en yemas de extremidades de embriones de pollo Leghorn y Rhode Island, cultivadas en membranas corioatlantoideas, y afirmó: "Es bien conocido que los movimientos embrionarios juegan un importante papel en el desarrollo de las articulaciones, particularmente en el de la cavidad articular. En ausencia de movimiento, el tejido articular sufre condrificación, progresivamente desaparece a través de fusión con los elementos esqueléticos cartilaginosos adyacentes.

Sin embargo, numerosas investigaciones muestran la presencia de pequeñas vesículas en la periferia de las articulaciones de los embriones paralizados, sugestivas de que algún grado de hendidura ha ocurrido aún bajo tales condiciones de parálisis.

Esta y nuestras propias evidencias acumuladas son sugestivas de que, junto al movimiento, factores celulares intrínsecos también juegan un papel en los estadíos iniciales de la cavitación o hendidurización.

Se sabe que después de muchos días de supresión del movimiento en las aves embrionarias se induce la fusión de los segmentos articulares esqueléticos.

Parece que el desarrollo de la cavidad articular está asociado con una secuencia de eventos específicos celulares tisulares los cuales pueden ser importantes en el mecanismo de la hendidurización. Las morfologías de estas células sugieren o son sugestivas de degeneración celular y necrosis. La función de estas células puede ser la de cubrir las paredes de las primitivas hendiduras, previniendo su colapso y la secundaria fusión".

De este modo, llegó a las siguientes conclusiones: "Los resultados de este estudio consistente en la producción de parálisis, con decametonium, sugieren que los factores

intrínsecos son importantes para la diferenciación en los estadíos primitivos de la cavitación articular, mientras que el movimiento parece ser condición necesaria para la diferenciación y mantenimiento de todas las cavidades articulares. Sin embargo, estos factores intrínsecos son ineficientes en el mantenimiento de la diferenciación de las hendiduras en la ausencia de movimiento. Más tarde requiere de la completa expresión y mantenimiento de la primitiva cavidad. Nuestros resutados demuestran que la parálisis no inhibe completamente los estadíos tempranos de la hendidura articular, ya que en numerosos embriones paralizados pequeñas hendiduras aparecen en la periferia y ocasionalmente en el centro de la interzona. A diferencia de lo que ocurre en los embriones normales, ellas rápidamente desaparecen, induciendo funciones a través de las articulaciones. Paralizados durante el periodo de dos días, la normal hendidura inhibe irreversiblemente el desarrollo de la cavidad articular que logra aparecer después de cesar el efecto de la droga. La parálisis iniciada en los embriones viejos causa una rápida regresión y anquilosis fibrosa parcial de articulaciones que estaban previamente diferenciadas".

PERSSON (1983), refiriéndose también al papel del movimiento en el desarrollo de las articulaciones y tomando como material de estudio los embriones de pollo, dice: "...La falta de movimientos musculares resulta un obstáculo para la fusión de las articulaciones...".

"La articulación del tobillo (la tibio-tarsal y tarso-metararsiana) que va a servir como indicador suplementario de las parálisis logradas, muestra una completa ausencia de la cavidad en la articulación en los embriones paralizados. Los cartílagos de los dos elementos esqueléticos se extienden a través del área de la articulación, estableciéndose una dura articulación del tejido cartilaginoso. Las porciones adyacentes de los cartílagos articular y epifisario están muchas veces

torcidos, como están frecuentemente las orientaciones celulares. La malformación también implica a las estructuras paraarticulares, tales como la cápsula, los ligamentos y los meniscos...".

"Las observaciones recogidas aquí muestran que la ausencia de movimientos musculares en los embriones de pollo impiden el desarrollo de las articulaciones sinoviales, pero no debe ser causa de ninguna desviación en el desarrollo de las suturas. El desarrollo de las articulaciones sinoviales depende originalmente del movimiento del músculo".

RUANO y **Cols. (1985)**, también pusieron su atención en la influencia del movimiento en el desarrollo de las cavidades articulares. Para ello tabajaron en embriones de pollo y precisan: "Los cambios producidos por la reserpina en la motilidad del embrión produce importantes modificaciones en el desarrollo del sistema articular. Cuando los movimientos fueron mejorados, las cavidades articulares son mayores de lo normal. Sin embargo, la eficacia de la droga es transitoria y la hipermovilidad desaparece 48 horas después de su administración, por lo tanto, los embriones sacrificados 72 horas después de la inyección no presentan ninguna anomalía articular.

Con dosis más altas de reserpina, la movilidad es restringida y las cavidades articulares son reemplazadas por un mesénquima indiferenciado".

Por último, en un trabajo muy reciente de **LLUSA** y **Cols. (1988)**, en embriones de pollo, se refrendan los trabajos de **RUANO** y **Cols. (1978,80,85)**, comentados anteriormente, comunicando que "la formación de las articulaciones acontece en el periodo donde los movimientos embrionarios son periódicos y gradualmente más intensos y frecuentes". Asimismo creen que estos movimientos se producen de manera pasiva como ya sugerían **WINDLE** y **ORR** en **1934.**

"En los dos últimos días del desarrollo los movimientos van disminuyendo debido a que estos comienzan a ser controlados por el sistema nervioso central", compartiendo esta idea con **DECKER (1967)** y **HAMBURGER (1968)**.

3. CONDRIFICACION DE LOS ELEMENTOS ESQUELETICOS QUE CONSTITUYEN LA ARTICULACION DE LA MUÑECA.

El desarrollo del esqueleto de ambas extremidades se hace de acuerdo con el mismo plan general, siendo los elementos más grandes los que se condrifican y osifican primero.

La articulación de la muñeca (articulación radio-carpiana y articulación mediocarpiana) constituída por elementos, primero cartilaginosos y más tarde óseos, pasa en el curso de su desarrollo progresivamente por una serie de fases hasta adquirir su constitución final en el período "a término", pero con la particularidad de que todos los puntos de osificación de los huesos del carpo aparecen después del nacimiento, teniendo generalmente cada hueso un punto de osificación.

Todo ello ha sido objeto de amplios e importantes estudios a lo largo del presente siglo. Por nuestra parte, en este apartado expondremos las opiniones de los distintos autores que han estudiado con más detalle o que han hecho alguna aportación importante, en relación con el desarrollo de la citada articulación de la muñeca.

En este sentido, **LEWIS (1901)** en un embrión de 10,5 mm. de largo y **BARDEEN (1905)** en un embrión de 11 mm. señalan que: la placa de la mano está en continuidad con los extremos distales del radio y cúbito y distalmente con el metacarpo. Está compuesta de mesénquima condensado. Hay varios centros de mayor condensación que deben corresponder a los huesos carpianos, a

saber, el escafoides, semilunar, piramidal, trapecio, trapezoides, hueso grande y hueso ganchoso. El escafoides está alineado con el radio, y el semilunar está alineado con el cúbito, mientras que el piramidal se sitúa en el lado cubital del carpo, y puesto que el quinto metacarpiano continúa a partir de éste más que del unciforme, toda la mano tiene una flexión peculiar hacia el lado cubital. En el carpo sobresalen cinco masas de tejido condensado, que se van desvaneciendo en el mesénquima que llena el extremo distal del brazo.

En un embrión de 16 mm. el carpo consta de una matriz de tejido condensado que está incluída en los distintos cartílagos. La fila distal está completa: trapecio, trapezoides, hueso grande y hueso ganchoso. Este último se ha extendido entre el quinto metacarpiano y el piramidal. En la fila proximal, el piramidal y el escafoides están hechos de cartílago y el semilunar y el pisiforme de tejido condensado.

En un embrión de 22 mm. todos los huesos del carpo están representados por cartílago y se sitúan aproximadamente en sus posiciones relativas. La cantidad de matriz de tejido condensado es mucho menor que en el estadío anterior. La matriz de tejido condensado está en continuidad con el cúbito y el radio y los cinco metacarpianos sin cavidades de articulación.

RETTERER (1902), refiere en su publicación que el esbozo esqueletógeno presenta al principio una estructura totalmente idéntica a la que tienen los tejidos cartilaginoso, fibroso o mucoso, que él elabora ulteriormente y dice:

"He visto siempre los segmentos cartilaginosos aparecer cada uno separadamente en el tejido primitivo o esqueletógeno de los miembros. Lo mismo que para el tejido esqueletógeno, los primeros nódulos cartilaginosos que se desarrollan son los de sostén del miembro; los últimos segmentos en aparecer son los de la

extremidad misma del miembro".

LEWIS (1910), reitera que en el horizonte XVII (8,6-14,5 mm., 35 días): "...A nivel de la placa de la mano existen condensaciones blastemáticas que corresponden a determinadas piezas del carpo".

SIMON (1923), habla ya a los 18 mm. de la presencia de la zona condrógena.

TAURE (1930) en su libro de Embriología, apunta que: "De las estructuras del miembro, la primera en diferenciarse es el esqueleto que deriva a principios de la 6ª. semana, del mesénquima del miembro. A fín de dicha semana es cuando aparecen los puntos de condrificación, formándose el esqueleto cartilaginoso y al terminar el 2º. mes se originan los puntos de osificación que formarán el esqueleto definitivo".

El desarrollo de las extremidades para **PUJIULA (1943)** tiene una dirección centrífuga, es decir, del tronco hacia afuera, y además, en el desarrollo se adelantan las extremidades superiores a las inferiores. Afirma que: "En el desarrollo del esqueleto de las extremidades se pueden considerar tres estadíos, como en el de las demás partes: estadío membranoso, cartilaginoso y óseo...", y continúa: "El esqueleto de las extremidades está bien formado en cada una de sus partes o huesos, primero por el esqueleto precondral, caracterizado por sus numerosas células o núcleos celulares, y luego por los cartílagos individualizados, correspondientes a los diversos huesos definitivos, cada uno con la forma que presenta el hueso de sustitución".

Aborda la idea de la diferenciación entre huesos largos y cortos diciendo: "La osificación es más tardía en los huesos pequeños o cortos cuales son los del carpo...".

"Otra diferencia se nota entre huesos largos y cortos y es que en éstos la osificación es completamente endocondral: desde el pericondrio penetran en el interior del cartílago tiras conjuntivas, llevando vasos y numerosos elementos celulares, y comienzan a destruir por el interior el cartílago, originando un sistema de lagunas o tejido esponjoso. Los elementos celulares se transforman en osteoblastos y se ordenan en serie para producir láminas de huesos, invadiendo, previa calcificación y destrucción después, el cartílago desde el centro a la periferia. La osificación de estos huesos cortos, según acabamos de indicar, es tardía es decir, suele suceder después del nacimiento".

Para **CELESTINO (1945)** "...Las futuras piezas óseas se delimitan en el seno del escleroblastema. El proceso comienza hacia la extremidad proximal de los miembros y se extiende sea hacia la inserción del tronco, sea en dirección distal".

HAINES (1947) observó que: "A los 11 mm. y 12 mm., las regiones carpianas están representadas por masas de blastema condensado. En la muñeca este blastema está en continuidad proximalmente con el radio y el cúbito y distalmente con los metacarpianos, y en este blastema los elementos del carpo están apareciendo en la forma de centros de un tejido más condensado...".

"A los 13 mm. el carpo y tarso han divergido en cuanto a su estructura y en comparación con las otras partes del esqueleto, ya que cada elemento está representado no por un centro condrificado en el interior de un blastema contínuo sino por una condensación separada del mismo blastema, separada de los elementos vecinos por unas láminas interpuestas de tejido rarificado...".

"Para los 14 mm., los elementos carpianos están condrificados y están separados por densas interzonas comparables

en términos de estructuras con las de las articulaciones mayores, y a partir de este estadío el curso del desarrollo se ajusta a lo observado en otras regiones.

La aparición de centros separados de condensación para los huesos pequeños del carpo ha sido con frecuencia representada, particularmente en relación con el estudio de las homologías de estos elementos, pero los contrastes particulares en el curso del desarrollo de éstos y los huesos largos no parecen haber llamado la atención. Probablemente ellos no tengan importancia morfológica sino que dependen de la aparición relativamente tardía del cartílago en los elementos carpianos y tarsianos".

En el mismo orden de cosas, **STREETER (1949)** señala que: "El mesénquima esquelético aparece como una masa condensada contínua que, inicialmente no está claramente limitada del tejido miógeno circundante. En este núcleo de mesénquima se desarrollan centros de condrificación y de osificación que se extienden rápidamente para configurar los elementos esqueléticos individuales, cada uno de los cuales contiene su propio centro o foco de cambio, a partir del cual avanza el proceso de formación de hueso o cartílago de una manera ordenada y característica".

DAVIES (1950) opina que "los elementos esqueléticos toman primero la forma de condensaciones mesodermales (precartílago), convertida después en cartílago y finalmente en hueso. Los elementos esqueléticos condrificados se expanden y crecen por proliferación de sus células y aumento de la matriz entre ellos, el llamado "método intersticial de crecimiento", y por un nuevo depósito de cartílago en sus superficies. El mesodermo prolifera y se transforma de precartílago a cartílago. En este estadío la capa cubierta de precartílago se caracteriza por la densidad de su núcleo y su avascularidad. El mesodermo situado más periféricamente es un retículo que más tarde se destina a ser la capa osteogénica del periostio. La capa fibrosa del periostio la

limita externamente y, desde su comienzo, se continúa con los ligamentos capsulares".

NOBACK y **ROBERTSON (1951)**, consideran que los centros de osificación de los huesos aparecen durante los cinco primeros meses de vida prenatal.

O'RAHILLY y **Cols. (1956)** al hacer el estudio de los miembros en los estadíos humanos embrionarios, afirmaron:

"Horizonte XV (6,0-11,Q mm.): estudiamos 6 especímenes. Las condensaciones blastémicas estaban presentes en la porción proximal en la mayoría de yemas de extremidades superiores, pero no encontramos ninguna, en ninguna de las extremidades inferiores.

Horizonte XVI (7,0-12,2 mm.): las condensaciones blastémicas estaban presentes en todas las extremidades superiores. En un especimen el húmero estaba empezando apenas a condrificarse. Las condensaciones de radio y cúbito podían ser identificadas en algunos casos.

Horizonte XVII (8,6-14,5 mm.): estudiamos 15 extremidades superiores y 19 inferiores. La condrificación fué observada en radio y cúbito además de húmero y en unos pocos especímenes, había comenzado la condrificación temprana de los metacarpianos.

Horizonte XVIII (11,7-18,0 mm.): 8 especímenes fueron examinados. El desarrollo de los elementos esqueléticos había avanzado más y la condrificación de algunos de estos elementos en manos y pies había ocurrido en algunos especímenes".

Finalmente puntualizan: "Es interesante que las condensaciones mesenquimales para el esqueleto de la extremidad superior ya pueden estar presentes para el horizonte XV, y que en

el XVII, cuando la cresta está desapareciendo, ha empezado la condrificación en el metacarpo de algunos especímenes y está más avanzada en el esqueleto del brazo y antebrazo".

Más tarde, **O'RAHILLY** y **Cols. (1957)** en su trabajo: "Chondrification in the Hands and Feet of Staged Human Embryos", afirman que "el carpo empieza a condrificarse en los estadíos 18 (aproximadamente 13-17 mm., alrededor de 44 días) y 19 (aproximadamente 16-18 mm., alrededor de 48 días). El pisiforme sin embargo inicia su condrificación en los estadíos 19 a 21 (aproximadamente 22-24 mm., alrededor de 52 días)". Confirman lo anterior **O'RAHILLY** y **GARDNER (1975).**

GRAY y **Cols. (1957)** en su trabajo: "The Prenatal Development of the Skeleton and Joints of the Human Hand", precisan:

"Para el horizonte XIX (16-18 mm., alrededor de 48 días): los procesos estiloides del radio y cúbito habían empezado a condrificarse en algunos especímenes, seguían siendo de naturaleza blastémica en otros y no eran reconocibles en otros más. Cuando el proceso estiloides del cúbito estaba presente, estaba muy íntimamente relacionado con el piramidal. El central está libre y condrificado. El gancho del ganchoso está condrificado en algunos embriones.

En el horizonte XX (aproximadamente 18-22 mm., alrededor de 51 días): los procesos estiloides del radio y cúbito normalmente se encuentran en vías de condrificación.

La superficie distal del radio era cóncava en el horizonte XXI (22-24 mm., alrededor de 52 días). El proceso estiloides del cúbito tenía forma de cayado y estaba condrificado en la mayoría de los especímenes.

La fusión escafo-central es incipiente en los horizontes XXI

y XXII.

En el horizonte XXIII (aproximadamente 27-31 mm., alrededor de 57 días): el central está constantemente fundido con el escafoides en el aspecto palmar, pero constantemente separado dorsalmente".

En **1975, O'RAHILLY** y **GARDNER** opinaron de la misma forma.

GRAY y **Cols. (1957)**, continúan diciendo: "El esqueleto de la mano durante el período embrionario era de naturaleza blastémica para el horizonte XVII (11-13,5 mm.), los diversos elementos comenzaban a condrificarse durante los horizontes XVII y XXI, es decir, durante aproximadamente la 6ª. semana de postovulación (11-24 mm.). Los elementos carpianos comenzaban a condrificarse en una secuencia ya definida por **SENIOR (1929)**. El hueso grande y el ganchoso aparecían primero y, por último, aparecían el semilunar y el pisiforme. El central era libre y condrificado en el horizonte XIX (17-20 mm.). Había empezado a fundirse con el escafoides en algunos embriones de los horizontes XXI y XXII, y estaba fundido en todos los especímenes del horizonte XXIII. El gancho del ganchoso estaba presente en la forma de una condensación celular en algunos especímenes en el horizonte XXI (22-24 mm.) y había comenzado a condrificarse en otros. El polo proximal del semilunar estaba mal definido en especímenes de 25 hasta al menos 37 mm".

MILAIRE (1957) estudiando las yemas de las extremidades en algunos reptiles, dice así: "En el estadío 25, el precartílago del stilopodo se prolonga en el seno del pedículo por una zona de condensación que se extiende en seguida en tabla en el centro de la paleta.

En el estadío 27, los procesos de diferenciación de los esbozos esqueléticos prosiguen. En el stilopodo y zygopodo, que

son ya jóvenes cartílagos, se distingue ahora una actividad intensa de condrificación en el seno del amazacotamiento proximal del autopodo. Una primera pieza metacarpiana (o metatarsiana) está condensada en la paleta".

En el último estadío de este estudio, "el cartílago de la cintura está formado y se forma en el seno del pedículo".

Continúa diciendo: "La formación del precartílago se inicia después del modelaje de la yema por una condensación de mesénquima en el seno del segmento proximal. Este mazacote, que no tiene otra característica que su densidad celular, se prolonga pronto hasta la paleta de la yema por un eje de mesénquima condensado.

En seguida, la disposición de la arteria axial se adapta a las nuevas condiciones y se divide en una rama ventral y otra dorsal. Estos vasos acaban en seguida en múltiples arteriolas que caminan de una parte a otra de la capa celular condensada de la paleta. Paralelamente a la división ocurrida en la arteria axial, los diversos fascículos nerviosos destinados a la extremidad se dividen igualmente cada uno en dos ramas ventral y dorsal que atraviesa la zona proximal de la condensación del mesénquima de la paleta.

La condrificación se manifiesta desde el estadío 26 en el seno de un grupo de células ocupantes del centro de la condensación proximal, primer esbozo del stilopodo.

La rama ventral de la arteria axial, que es preponderante, atraviesa o recorre la cara interna del stilopodo, después la misma cara de la condensación postaxial del zygopodo y se distribuye por fín en dos capas vasculares, dorsal y ventral de una parte a otra del eje precartilaginoso de la paleta".

El autor explica la formación de los mazacotes cartilaginosos por una consumisión progresiva del mesénquima de la yema. "En una primera etapa, él ha edificado allí los rudimentos de la cintura y del stilopodo y zygopodo por una migración mesenquimatosa de la base hacia la cima de la yema. Regueros celulares se extienden de la periferia hacia los esbozos esqueléticos así que una disminución cuantitativa del mesénquima periférico conduce a esta interpretación. En una segunda etapa, se constituye el autopodo pero esta vez por proliferación del mesénquima periférico de la paleta hacia las regiones centrales.

El orden de aparición de los esbozos es diferente de la que nosotros hemos descrito. Las cinturas se formarían antes del stilopodo y los cinco metacarpianos se condensarían simultáneamente".

Por su parte **HOLLINSHEAD (1958)** dice así: "En una etapa temprana, mientras la lámina de la mano se está formando, un núcleo denso aparece en el centro del brote del miembro como el precursor del esqueleto del miembro independiente.

Dentro de las dos semanas, los núcleos del mesénquima se han transformado en cartílago".

En las generalidades, expuestas por **PATTEN (1958)** en su libro de Embriología sobre el esqueleto de los miembros, puede leerse: "...La denominación de esqueleto apendicular se emplea para designar las cinturas escapular y pelviana, así como los huesos de los miembros. En un plan básico y estructural, los brazos y las piernas son comparables. A principios de la 6ª. semana tenues condensaciones mesenquimatosas representan los esbozos que intervienen en la formación de los miembros y de sus cinturas escapular y pelviana. Hacia la terminación de la 6ª. semana estas condensaciones precartilaginosas se han modelado lo suficiente para sugerir algunos de los huesos principales".

"...Una vez iniciado el desarrollo del esqueleto apendicular, progresa muy rápidamente. Durante la 7ª. semana comienzan a dintinguirse los esbozos de los pequeños huesos de las manos y los piés y en la 8ª. semana todos los segmentos principales de los miembros están representados por miniaturas cartilaginosas bien formadas".

En este mismo sentido **ANDERSEN** y **BRO-RASMUSSEN (1961)** afirman que: "En un embrión humano de 5 semanas el blastema esqueletal en las extremidades forma un cordón de mesénquima condensado en el cual se produce la diferenciación de los centros precondrales y después condrales en los huesos individuales. Gradualmente, a medida que estos centros se desarrollan y se van aproximando entre sí, quedan algunas zonas de blastema no diferenciado entre aquéllas, la llamada interzona".

Cada elemento esquelético queda rodeado por una capa compacta de células indiferenciadas procedentes de los tejidos circundantes; esta capa prolifera y produce células cartilaginosas y osteoblastos que contribuyen al crecimiento por aposición superficial. Esta lámina se distingue cada vez con mayor claridad del cartílago o del hueso subyacente formando el pericondrio o el periostio, que continúa generando condroblastos y osteoblastos y que parece ser un factor importante en la determinación del crecimiento del hueso, en la formación de los elementos individuales, **BARNETT** y **Cols. (1961).**

GARDNER (1963), fijó en parte la atención en la forma de osificación de los huesos cortos, planos e irregulares: "Los huesos carpianos también se osifican al igual que las epífisis. Es decir, un centro endocondral comienza y después se extiende. Al alcanzar la periferia comienza la osificación periosteal, o bien el cartílago articular forma una zona de crecimiento y mantiene el crecimiento".

Continúa así: "Los carpianos, sesamoideos y todas las epífisis son vascularizadas en la vida fetal, normalmente mucho antes de que empiece la osificación".

En 1963 **MILAIRE** en un estudio en roedores tipo ratón y topo, afirma: "Las variaciones citoquímicas que acompañan a los procesos de citodiferenciación permiten seguir la evolución de la condrificación y los procesos de osificación endocondral. Permiten así precisar el origen del pericondrio, de los músculos, de los tendones, y numerosas estructuras conjuntivas.

Con dos excepciones, la diferenciación del esqueleto cartilaginoso progresa, de un segmento a otro, en un sentido próximo-distal.

Desde que entra en contacto con el material precartilaginoso, el mesoblasto destinado al pericondrio es el sitio o lugar de una diferenciación citoquímica que evoluciona justo a la conversión del pericondrio en periostio.

Los centros primarios de la osificación endocondral son el lugar de las modificaciones citoquímicas precoces que sobrevienen antes de la modificación hipertrófica del cartílago y preceden toda mineralización. Se observan en los dos últimos estadíos estudiados en las piezas esqueléticas de la cintura, del stilopodo y del zygopodo".

Y continúa diciendo, con respecto a la formación del esqueleto apendicular: "De un modo general, la condrificación de las piezas esqueléticas progresa en el sentido próximo-distal, conforme a un gradiente que ha caracterizado la morfogénesis primordial de la yema. Esta regla es sin embargo mancillada por algunas excepciones, netamente en lo que concierne al blastema de la cintura y las de la parte proximal del basipodo, que se diferencian con un cierto retraso por conexión con los elementos

más distales. Si se considera no la diferenciación sino la primera individualización morfológica de los precartílagos en el seno del mesoblasto, la evolución próximo-distal es todavía menos aparente".

O'RAHILLY y **GARDNER (1965)** en su trabajo: "The Initial Appearance of Ossification in Staged Human Embryos" establecen que: "Los componentes músculo-esqueléticos de las extremidades se desarrollan directamente a partir del mesénquima indiferenciado. Se desarrollan in situ, pero no pasan por una fase característica de las formas inferiores adultas. Durante el desarrollo de las extremidades, la proliferación celular y la condrificación y osificación ocurren en los componentes esqueléticos. Para finales del período embrionario, propiamente dicho, (estadío 23), todos los elementos principales del esqueleto, articulares, musculares, neurales y vasculares de las extremidades están presentes en una forma y en una disposición parecidas a la del adulto. Los diversos acontecimientos aparecen y ocurren, generalmente, unos pocos días antes en las extremidades superiores que en las inferiores".

En cuanto a la cuestión de la condrificación y osificación: "Los elementos que comienzan su osificación fueron el húmero (estadíos 21-22), el radio (estadíos 21-23) y el cúbito (estadíos 22-23).

La invasión celular fué encontrada en el cuello del radio y del cúbito a los dos meses prenatales".

Más tarde **O'RAHILLY** y **GARDNER (1972)** confirman lo anterior.

En el mismo año **PINEAU** y **TARDIF (1965)** especifican la fecha de aparición de los centros de condrificación de los huesos del carpo:

Hueso ganchoso y gran hueso: 45º día.
Trapezoides .....: 47º día.
Piramidal y trapecio .....: 49º día.
Escafoides y central .....: 50º día.
Semilunar .....: 51º día.
Pisiforme .....: 52º día.

BRADLEY (1970), estudiando las extremidades en embriones de pollo señala que: "La condrificación y la primera fase de osificación proceden normalmente en ausencia de inervación".

Para **GENIS (1970)**: "En el período cubierto por el horizonte XVII (8,6-14,5 mm., 35 días) el proceso de condrificación es claramente manifiesto.

El carpo suele reconocerse en su fase blastemática cuando el embrión alcanza una longitud de unos 10 a 14 mm. con una edad aproximada de cinco semanas. Su condrificación tiene lugar en embriones de 15 a 20 mm. siendo el pisiforme el último en hacerlo".

Y continúa diciendo: "Hacia los 100 mm. y con excepción del carpo, la totalidad de las piezas esqueléticas de la extremidad superior, presentan algún centro de osificación.

Por regla general, la osificación del carpo no comienza hasta después del nacimiento, pero no es infrecuente que el recién nacido muestre centros de osificación para el hueso grande y para el ganchoso".

En este mismo sentido **LEWIS (1970)** se pronuncia: "Para el horizonte XXI (19,0 mm.-26,4 mm.) todo el carpo está condrificado al igual que el radio y el cúbito, los cuales están directamente involucrados en la articulación de la muñeca".

Cinco años más tarde, para **GASSER (1975)**, "la mayoría de los huesos de las extremidades pueden ser identificados y son principalmente cartilaginosos a la 8ª. semana (21-30 mm. de longitud)".

"Las condensaciones mesenquimatosas de los huesos de las extremidades, para **HAMILTON** y **MOSSMAN (1975)**, aparecen siguiendo una secuencia próximo-distal, en un período relativamente temprano (alrededor de la 6ª. semana del desarrollo, 12 mm. de longitud). Como todos los elementos cartilaginosos, éstos están precedidos por un estado membranoso o de blastema y los centros de condrificación corresponden a los centros primarios de osificación, que aparecen poco después. Los centros primarios de osificación se forman en los huesos largos cuando el embrión mide 25 mm., más o menos, (8ª. semana del desarrollo). Antes del nacimiento hay centros primarios de osificación en todos los cuerpos de ambas extremidades, excepto en la rótula, los huesos del carpo y el escafoides. Los únicos centros secundarios presentes, normalmente, en el momento del nacimiento se hallan en las epífisis distal del fémur y, en ocasiones, en la proximal de la tibia".

En ese mismo año, **O'RAHILLY** y **GARDNER (1975)** realizaron un detallado estudio del tiempo y la secuencia de eventos en el desarrollo de los miembros en el embrión humano llegando a la conclusión de que: "La condrificación del carpo (excepto el pisiforme) se prod[illegible] en el estadío 18-19".

PALACIOS y **RHODE (1980)** consideran que: "Los primordios óseos, que van a participar en la articulación pasan por los estadíos sucesivos de la condensación mesenquimal continua, dentro del escleroblastema central del brote apendicular. Los estadíos histogénicos de los primordios óseos son: mesenquimal, en el que el primordio está formado por una red de células anastomosadas entre sí por sus prolongaciones citoplasmáticas de

carácter conjuntivo embrionario; precondroblástico, con agrupación de los mesoblastos en un ambiente intercelular fundamental; y precondral, en el que las células ya segregan ácido condroitín sulfato, y hay fibras elásticas en menor cuantía. Los modelos cartilaginosos, finalmente formados, crecen por aposición subpericondral y división de las propias células del modelo cartilaginoso en formación, tanto en anchura como en longitud".

O'RAHILLY y **Cols. (1981)** en su trabajo: "Introduction à l'Etude des Stades Embryonnaires chez l'Embryon Humaine", exponen la siguiente secuencia en el desarrollo:

"Estadío 16 (8-11 mm., 37 días): dos condensaciones de mesénquima indican el radio y el cúbito. Se puede localizar la región carpiana.

Estadío 17 (11-14 mm., 41 días): la condrificación ha hecho su aparición en el radio y en el cúbito.

Estadío 18 (13-17 mm., 44 días): la condrificación hace su aparición en el carpo.

Estadío 21 (22-24 mm., 52 días): la fusión escafoides-central comienza.

Estadío 22 (23-28 mm., 54 días): la osificación empieza en el cúbito".

En los "Cuadernos Prácticos de Embriología" de **SOLERE** y **HAEGEL (1982)**, podemos leer que "a la 7ª. semana, una vez que el miembro posee sus tres segmentos definitivos, aparecen condroblastos en la matríz precartilaginosa, que se fragmenta para dar lugar a las diferentes piezas esqueléticas".

MOORE (1985) en su "Embriología Básica" expone: "Durante la 6ª. semana, los anlages mesenquimatosos de los huesos en los primordios de las extremidades experimentan condrificación para que se formen modelos cartilaginosos hialinos del futuro esqueleto apendicular. Los modelos del cinturon pectoral y de la extremidad superior aparecen un poco antes que los del citurón pélvico de las extremidades inferiores, y los modelos de cada extremidad aparecen en sucesión próximo-distal".

SADLER (1986) por su parte, asegura que: "...Para la 6ª. semana pueden indetificarse por primera vez los llamados modelos de cartílago hialino, que anuncian los huesos de las extremidades. La osificación de los huesos de las extremidades se llama encondral. Mientras que se está estableciendo la forma externa, el mesénquima de los esbozos de las extremidades comienza a condensarse y las células se tornan redondeadas: condroblastos. El espacio intercelular contiene fibras de colágeno, incluídas en una sustancia basófila homogénea: la sustancia fundamental o cemento".

4. FORMACION DE LAS CAVIDADES ARTICULARES.

El inicio de la organización de la cavidad articular de la articulación de la muñeca y su forma de constitución ha sido ampliamente estudiado a lo largo de la historia. Así: **BAER (1837)**, en embriones de pollo, hizo una observación fundamental en el sentido que en términos generales cada elemento del esqueleto apendicular quedaba establecido originalmente como un cartílago separado, y que el tejido no condrificado entre los elementos formaba las articulaciones.

VELPEAU (1843), estudió el modo de formación de las cavidades articulares en embriones y fetos; como se sabe él se contenta con la inspección y la disección directa. Y concluyó:

"En las primeras semanas de vida embrionaria ninguna cavidad articular puede ser distinguida; yo no he reconocido evidencias de ellas más que después de los 40 días. No existe más que un pequeño número antes del 3º. mes. Todas las cavidades aparecen bajo la forma de simples fisuras o de ligeras cavernas, se las ve sucesivamente por todos lados donde los puentes sólidos del cuerpo deberán ejercer movimientos de uno sobre el otro. Parece que se trata de rayas o fisuras que se establecen espontáneamente en lugares fijos o determinados, en el centro de los cuales una cavidad articular accidental se forma...".

"Se observa que las cavidades articulares resultan de la separación de dos puntos que se continúan o se tocan precedentemente. La superficie de estos dos puntos, primero un poco desigual, se regulariza, se humedece cada vez más. Las partes que las contornean representan pronto una vaina en la cual la superficie interna completa la cavidad de intersección.

En la época donde no ha todavía ni ligamentos, ni músculos, está perfectamente claro que esta cavidad se escava mecánicamente, bajo la influencia de un trabajo orgánico especial, a modo de cavernas patológicas".

BRUCH (1852), que publicó la primera descripción detallada del desarrollo de las articulaciones, describió la formación del tejido sinovial y las cavidades articulares y sugirió que la cápsula fibrosa era una continuación del pericondrio a través de la región articular.

Así este autor precisó que: "Cuando las articulaciones van a iniciar su organización, las extremidades cartilaginosas enfrentadas aumentan o crecen a expensas del tejido intermediario (Zwischemasse). A medida que los segmentos cartilaginosos se alargan, el blastema amorfo o masa intermedia disminuye y se reduce poco a poco a una lámina delgada transparente", que él

designa con el nombre de rafe.

"Finalmente se hace una deshiscencia a nivel del rafe y es así como se produce una hendidura, que es la cavidad articular. Esta queda circunscrita por el pericondrio, pasando de un segmento cartialginoso sobre el otro (esta vaina fibrosa se engasta para formar la cápsula articular y los ligamentos)".

En **1858 LUSCHKA** vuelve a tratar de la organización de las cavidades articulares: "En el principio, dice, la sustancia intercelular es contínua entre las diversas piezas cartilaginosas que más tarde, después de la segmentación, serán articulares. Para asegurar la movilidad de los segmentos, la sustancia intercelular se fluidifica y es así como se forma la articulación".

BENTZEN (1875) creía encontrar el revestimiento endotelial sobre las superficies articulares del embrión. Según este autor, las células embrionarias de los discos intermedios se transformarán, a medida que los segmentos cartilaginosos se agranden, de esta forma, una serie de células se aplanan para convertirse en elementos endoteliales. En el intervalo de las células endoteliales aparecen las hendiduras donde se acumula la serosidad. Poco a poco, la presión que la serosidad ejerce sobre las células endoteliales determina la atrofia lenta de los delgados tabiques de separación que ellos forman entre las cavidades llenas de serosidad. En principio, las superficies articulares poseen un revestimiento endotelial contínuo que desaparecerá enseguida.

Este autor, junto con **SCHULIN (1879)** y **RETTERER (1902)** atribuyeron la reorganización que se produce en las células de la interzona con un "aflojamiento" en su porción medial, ocurrida después del estadío de necrosis celular, a la acumulación del fluído intersticial más o menos viscoso.

SCHULIN (1879) fué el primero en afirmar que la cavitación de la articulación comenzaba en la periferia de la misma. Dijo que las estructuras, tales como el tejido sinovial, cápsula fibrosa..., derivaban del blastema, de modo que él consideró que el mesénquima sinovial era tejido blastémico que se tornó laxo para prepararse para la formación de la cavidad articular.

LEWIS (1901) y **BARDEEN (1905)** admitieron las sugerencias de **SCHULIN (1879)**, sin cuestionarlas.

BERNAYS (1878) explica, con gran rigor científico, la formación de la cavidad articular mediante la introducción del concepto de interzona. Fué el primero que describió esta estructura trilaminar que aparece donde las cavidades articulares están a punto de formarse. Afirmó que la interzona consta de dos capas condrogénicas, separadas por una capa lisa, avascular, intermedia. Las dos capas condrogénicas, se transforman en cartílago. La capa intermedia se extiende periféricamente hacia el mesénquima vascular, el llamado mesénquima sinovial. Posteriormente se produce una dehiscencia entre las dos superficies cartilaginosas, siendo la contracción muscular la que determina esta dehiscencia. En una palabra, el tejido indiferente que limita los cartílagos se transforma de una parte a otra en tejido condrogénico. Cuando estos lechos condrogénicos se observan, el tejido indiferente está bastante atenuado y en su lugar se ve un espacio vacío, la cavidad articular.

Este autor llama "Chondrogenen Schichten" a las dos capas condrogénicas densas, separadas por la capa laxa intermedia que se produce a los 21 mm. en las interzonas de algunas articulaciones.

Describió con detalle una estructura de tres capas, pero esta descripción pasó desapercibida por autores posteriores.

LEBOUCQ (1884) afirmó que todos los espacios articulares estaban presentes al final del 4º. mes.

HERTWIG (1896) afirma, que la futura cavidad articular está primitivamente ocupada por un tejido intermediario rico en células. Estos discos se adelgazan porque ellos se transforman en tejido cartilaginoso por sus extremidades. En muchos casos desaparecen totalmente, de suerte que las extremidades cartilaginosas quedan en contacto unas con las otras.

El proceso de licuefacción fué cuidadosamente estudiado por **RETTERER (1896)**, en un material especialmente fijado para este fin en donde las preparaciones no se vieron complicadas por la presencia de cartílago o hueso, y años después **(1902)** este mismo autor confirmó sus conclusiones en el estudio de articulaciones sinoviales típicas. Encontró que la sustancia base intercelular estaba licuada dejando una malla celular compuesta de hilos dispersos que contenían núcleos de disposición irregular. Algunas de las células quedaron destruidas, pero la mayoría se unían a las paredes de la cavidad y persistían formando el revestimiento.

Para **THILENIUS (1896 a)** y **CORNER (1898)** el fibrocartílago de la muñeca es posiblemente un elemento primario del carpo.

RETTERER (1902) expone que: "La cavidad articular resulta de una evolución especial y esencialmente activa de ciertos elementos conjuntivos embrionarios. En un principio presenta la misma forma y las mismas relaciones que los que van a dar lugar al nacimiento de los cartílagos, a los ligamentos o a la sinovial; estas células por una elaboración peculiar producen una sustancia mucosa que se acumula entre ellas y sus prolongaciones. Más tarde, estas mismas células se atrofian y desaparecen en el centro de la sustancia mucosa que las ha producido y contribuyen a constituir la primera sinovial.

El tejido que produce las cápsulas articulares y los ligamentos es idéntico al tejido precartilaginoso; así conviene llamar a uno y otro con el nombre de esbozo o tejido esqueletógeno.

Desarrollo de la hendidura articular: El esbozo esqueletógeno da origen también a los segmentos cartilaginosos, a las cavidades articulares, a la cápsula, a los ligamentos. Justamente en la época en donde los nódulos cartilaginosos han aparecido, es imposible distinguir los elementos que producen el cartílago, la cápsula y el tejido conjuntivo que, por fundición posterior, dará lugar a la cavidad articular.

Una vez que dos nódulos cartilaginosos han aparecido uno a continuación del otro, su centro y su cuerpo son ya cartilaginosos, mientras sus extremidades están todavía en un estado de tejido esqueletógeno. En la evolución ulterior este tejido esqueletógeno soportará, en su centro, la fundición y será reemplazado por una solución de continuidad o hendidura, mientras que, a cada lado de ella, el tejido esqueletógeno se transformará en cartílago de cubrimiento.

En todo caso la evolución del tejido esqueletógeno es la misma en todos los mamíferos: el citoplasma común pasa al estadio de tejido reticulado en el cual las mallas están al principio llenas y más tarde vacías de hialoplasma. Los filamentos cromófilos degeneran del todo, hay producción de elementos libres (leucocitos, hematíes). Ellos constituyen con los productos de licuefacción la primera sinovia. Esta sinovia llena al principio la cavidad que sucede a un territorio, ocupado, desde el origen por un complejo celular.

Condiciones en las cuales se produce la hendidurización o la formación de la cavidad articular: En su superficie, las extremidades articulares están todavía revestidas de una capa de

citoplasma común o precartílago que se transformará ulteriormente en cartílago de revestimiento; por todas partes, la hendidura articular está limitada por tejido conjuntivo reticulado (futura sinovial) en vía de elaborar las fibrillas colágenas de la cápsula o los ligamentos.

En una palabra, cuando la hendidura articular aparece, los tejidos interesados se encuentran en condiciones idénticas a aquéllas en las cuales se producen las bolsas serosas o mucosas, poseen ya una extremada delicadeza, gran blandura, etc...

Las acciones mecánicas que actuarán sobre estos tejidos no tendrán otro efecto que el de inducir el desgarramiento o desleír las partes duras de los cartílagos".

En cuanto al lugar en donde aparece la cavidad, expone que: "El esbozo de la cavidad aparece en la periferia de la futura articulación. La cavidad articular (hendidura articular) es el resultado de la evolución especial, mucosa o albuminosa de todo un territorio conjuntivo o esqueletógeno primordial que concluye para sufrir la fusión total".

Sin embargo, **LEWIS (1901)** encontró que en el embrión más avanzado de su serie (20 mm., horizonte XXI) no estaban presentes cavidades de articulaciones.

Para **WOOD-JONES (1920)**, la presencia en las etapas tempranas de la formación de la articulación entre la estiloides cubital y el piramidal en el embrión humano es de especial interés, puesto que en el mono macaco, una gran articulación sinovial está también presente en esta región.

FALDINO (1921), describió la presencia de cavidades metacarpo-falángicas a los 25 mm., una cavidad central en la articulación radio-carpiana a los 35 mm., (pero no en el feto de

41 mm. que él también estudió), cavidades centrales en las articulaciones intercarpianas a los 45 mm., y cavidades interfalángicas después de 61 mm.

Para este autor las cavidades articulares aparecen en la parte central de la interzona.

CAREY en **1922**, afirmó que la cavidad articular se completaba por la licuefacción del tejido que unía los dos elementos enfrentados. Esto fué confirmado posteriormente por **WHILLIS**, en **1940**, al estudiar las articulaciones de la extremidad superior, en concreto el codo, en ratas durante los primeros días después de nacer. "En este período, cuando las superficies de la articulación están separándose, la matriz del cartílago primitivo que une los dos futuros elementos óseos pierde su reacción de tinción. El proceso es más marcado cerca de las márgenes en donde la matriz está expuesta a líquido sinovial presente en la cavidad circunferencial. La separación ocurre por licuefacción progresiva de la matriz degenerada desde la margen hacia adentro.

La razón de la licuefacción de la matriz a lo largo de la línea de la articulación en este período es desconocida. Ocurre en un estadío determinado del desarrollo del cartílago, el cual, en algunas situaciones, estaba asociado con la aparición de calcificación. Es posible que los intentos de movimiento en la articulación en este período crítico puede ayudar en la separación de los dos huesos".

Las interzonas de la muñeca y la mayoría de las articulaciones intercarpianas tienen para **HESSER (1926)** tres capas a los 25 mm.

Sus embriones de 25, 30 y 34 mm. presentan la estructura en tres capas muy claramente.

Las articulaciones intercarpianas más pequeñas todavía son homogéneas a los 27 mm., pero ya tienen tres capas a los 32 mm. A los 25 y 32 mm. no encontró cavidades.

MARTIN (1929) no encontró cavidades a los 31 mm.; sin embargo estaban presentes a los 41 mm. cavidades en las articulaciones: digital, intercarpiana y de la muñeca.

Para **TAURE (193C)**, en los embriones humanos la formación de las articulaciones de los miembros ocurre así:

"Los centros de condrificación de cada hueso que formará la articulación, que han aparecido durante el 2º. mes, van extendiéndose y aproximándose hasta que sólo queden separados por una delgada capa de mesénquima denominada disco intercondral blastemático o zona intermedia. Si bien este disco se continúa al principio sin separación alguna ni límite con el mesénquima de alrededor, más adelante, la periferia de dicho disco se diferencia en una especie de membrana o pericondrio que unirá a modo de manguito los dos cartílagos próximos. De este manguito derivan la sinovial, la cápsula y los ligamentos capsulares. Del disco intercondral proceden los fibrocartílagos interarticulares o bien (si desaparece), la cavidad articular.

En las diartrosis el disco intermedio desaparece, quedando en su lugar la cavidad articular. El manguito, por su superficie interna, se diferencia en sinovial y por fuera queda reforzado y constituye la cápsula y los ligamentos".

Las experiencias de **FELL** y **CANTI (1934)**, demuestran que se produce una disminución progresiva del grosor del disco mesenquimal entre los cartílagos en desarrollo, un aflojamiento del mesénquima en la pared circunferencial del disco y, por último, la unión de dos elementos esqueléticos por cartílagos primitivos. Para **WHILLIS (1940)**, estas experiencias demuestran en

conclusión que el mesénquima del disco articular en efecto experimenta la condrificación, y deshacen la teoría de que la articulación se forma debido a la interposición de un tejido condrificante entre los dos huesos.

Los trabajos de **GLUCKSMANN (1939)**, han demostrado que el mesénquima no diferenciado sometido a la presión entre dos cartíalgos en desarrollo por sí mismo sufre una condrificación. Dice así: "La condrificación progresiva del disco articular que ocurre en el desarrollo normal, por lo tanto, es consistente con el hecho de que el disco mesenquimal está siendo sometido a una presión. El hecho de que se observan muchas figuras mitóticas en las células de los cartílagos en los alrededores del disco durante este período de desarrollo, probablemente indique que la disminución progresiva del grosor del disco se deba, en parte, a la conversión de las células mesenquimales en condroblastos y, en parte, a la invasión del disco por condroblastos que están experimentando una multiplicación activa desde los extremos de los cartílagos. Para postular la existencia de una presión sobre el disco se debe suponer que los cartílagos crecen mucho más que los tejidos que lo rodean; y es posible, ya que los cartílagos nacen no sólo por multiplicación celular, sino también por la suma de cantidades relativamente grandes de sustancia intercelular. Si existe presión sobre los discos articulares en los estadíos tempranos del desarrollo, ayudará a la formación de la cavidad articular circunferencial".

CHANG (1939) y **GLUCKSMANN (1951)**, describieron procesos morfológicamente similares a necrosis celulares primitivas.

WHILLIS (1940) considera a los dos elementos esqueléticos en una articulación, como "estructuras unidas a través del espacio de la articulación por un cartílago primitivo hasta el 4º.-5º. mes fetal. A partir de este momento, los elementos quedan separados por un proceso de licuefacción visualizado con la

técnica de tinción de Tionina, mostrando las zonas de licuefacción menor afinidad por la tinción. La cavitación suele comenzar periféricamente".

Este autor ignoró completamente la estructura de tres capas, y dibujó una muñeca de 30 mm., que presenta interzonas que tienen un aspecto homogéneo.

DAVIES (1945) precisa que: "Todos los componentes de la articulación diartrodial se desarrollan a partir del mesodermo. Los elementos esqueléticos condrificantes, que ya están esbozados en el patrón adulto, inicialmente están separados del tejido mesenquimal, en el cual dentro de poco tiempo aparece la cavitación que delimita la cavidad articular".

HAINES (1947), en su trabajo "The Development of Joints" dice: "En el momento de la primera aparición, las cavidades sinoviales están formadas parcialmente en los tejidos de la interzona y parcialmente en el mesénquima sinovial".

Llamaba la atención sobre el hecho de que el tejido blastémico entre los elementos en vías de condrificación de las articulaciones es de naturaleza homogénea. "Al igual que el resto del blastema esqueletal estas interzonas homogéneas son avasculares. Así, la interzona temprana compuesta de una sola capa de mesénquima denso se convierte en una estructura de tres capas que presenta dos zonas condrógenas densas separadas de otra capa intermedia más suelta que subsiguientemente forma la cavidad y que está en continuidad con el mesénquima sinovial vascular que rodea la articulación".

Subraya el hecho de que las estructuras articulares tales como la cápsula, los ligamentos y la membrana sinovial son derivadas del mesénquima sinovial, y que la cavitación implica el mesénquima sinovial y la capa intermedia de la interzona de tres

capas.

Así especifica: "A los 16 mm. las interzonas de las articulaciones mayores siguen siendo homogéneas y en continuidad con el pericondrio que rodea los cartílagos.

A los 21 mm. las interzonas de algunas de las articulaciones han perdido su naturaleza homogénea, con dos capas condrogénicas densas destinadas a formar las superficies articulares de la articulación, separadas de una capa suelta intermedia.

Esta capa intermedia de la interzona está en continuidad periféricamente con el mesénquima sinovial, y los dos presentan una estructura similar, pero el tejido interzonal es y siempre seguirá siendo avascular.

Las capas condrógenas están en continuidad periféricamente con el pericondrio intracapsular y forman con éste una envoltura completa para el extremo de cada elemento esquelético. Estas capas persisten hasta un estadío mucho más tardío del desarrollo, y en una etapa más tardía dan lugar a pericondrios verdaderos.

La interzona entre el cartílago transitorio y en el fibrocartílago de la muñeca y el proceso estiloides del cúbito nunca llegan más allá del estadío homogéneo que todavía es conservado a los 49 mm.

A los 30 mm. la capa media de la interzona y las porciones internas de mesénquima sinovial se están resblandeciendo y parcialmente ya están descompuestas para producir las primeras cavidades articulares.

A juzgar por mis series de cavidades de articulaciones más grandes se puede decir que las cavidades aparecen en el momento de o poco después del comienzo de la osificación periostial. En

las articulaciones más pequeñas las cavidades aparecen después.

Aunque puede permanecer alguna duda la capa intermedia de la interzona siempre queda licuada poco después del mesénquima sinovial, de modo que la dehiscencia queda completa. En la articulación de la muñeca y las articulaciones carpianas no aparece la dehiscencia hasta después de los 50 mm. La aparición de la cavidad comienza en la periferia".

Encontró interzonas de tres capas de la muñeca (carpo) y la mayoría de las articulaciones intercarpianas de embriones del estadío de 25 mm. y en todas las articulaciones de los dedos (interfalángicas) a los 27 mm.

Observó la existencia completa de algunas articulaciones metacarpo-falángicas a los 45 mm. pero las articulaciones de muñeca e intercarpianas no presentaron esta deshiscencia hasta después de los 50 mm.

De nuevo **HAINES (1952)** expone que: "...En el embrión de 13 mm., se encuentran interzonas articulares en la mano y en la cadera...".

BEAU y Cols. (1952) encontraron cavidades radio-carpianas a los 25 mm. y una cavitación casi completa a los 65 mm.

Para **EBERL-ROTHE y SONNENSCHEIN (1950), GRAY y Cols. (1957) y WASSILEV (1972):** El desarrollo de la cavidad de articulación es un proceso degenerativo.

DAVIES (1950) manifiesta que: "Entre los elementos esqueléticos en condrificación hay un mesodermo indiferenciado, el llamado mesodermo interzonal o disco articular, ocupando el lugar de la futura articulación y limitado externamente, en los estadíos más tempranos, por un acúmulo de tejido condensado

precisando el ligamento capsular proximal y distalmente, esta condensación capsular se une con el pericondrio que posteriormente se diferencia al periostio que recubre los elementos esqueléticos".

Este autor, cree que: "Las porciones centrales y, posteriormente, las más periféricas de la interzona comienzan a cavitarse para formar la futura cavidad articular. Esto se consigue por una ampliación y confluencia de las mallas del retículo por retracción y separación de sus puentes protoplasmáticos, permitiendo de este modo, que los espacios adjuntos o próximos se unan y formen un gran espacio. La licuefacción del tejido juega un papel menor en este proceso, pero no puede ser excluído".

MUNARON (1954 b), **ANDERSEN (1964)**, presuponen en la formación de la cavidad articular una actividad secretoria mayor o incrementada de sustancias intercelulares, por ejemplo, el ácido hialurónico con una capacidad subsiguientemente mayor de enlace de agua, y una reducción en la resistencia mecánica.

FELL (1956) realizó una serie de experimentos in vitro sobre el desarrollo de la cavidad articular, con los que **ANDERSEN** y **BRO-RASMUSSEN (1961)** coinciden, explicando la participación de la interzona en la formación de la cavidad articular.

GRAY y **Cols. (1957)**, estudiando el desarrollo prenatal del esqueleto y articulaciones de la mano humana y refiriéndose al desarrollo de las articulaciones afirman: "Interzonas. Período embrionario: Unas interzonas homogéneas estaban presentes en cada articulación de la mano para los 28 mm. o antes con la excepción de lo observado en el hueso grande y cuarto metacarpiano, que fué encontrado inicialmente a los 30 mm.

Las interzonas estaban presentes en las articulaciones metacarpo-falángicas de algunos especímenes del horizonte XVIII

(13-17 mm.). Los tejidos en la periferia de las interzonas estaban dispuestos de forma más laxa en profundidad con respecto a los ligamentos colaterales cuando estos últimos estaban presentes.

En el horizonte XIX (17-20 mm.): una amplia zona de tejido densamente celular separaba el radio del cúbito. Una interzona homogénea se observaba entre el hueso grande y el hueso ganchoso. El central estaba libre y separado por interzonas del escafoides, hueso grande, trapezoides y normalmente el trapecio.

En el horizonte XX (21-23 mm.): las interzonas eran homogéneas y relativamente amplias. En algunas, los núcleos estaban aplanados y orientados. La zona cúbito-piramidal era homogénea. Observamos un aflojamiento por debajo de los ligamentos colaterales de todas las articulaciones metacarpo-falángicas y en algunas articulaciones interfalángicas proximales, y alrededor del trapezoides en algunos especímenes.

Las interzonas de tres capas se observaron por primera vez en el horizonte XXI (22-24 mm.) entre el trapezoides y los elementos vecinos y, en una parte de la articulación radio-escafoidea. En la interzona cúbito-piramidal del algunos especímenes, los núcleos estaban elongados y orientados en paralelo entre sí.

En el horizonte XXII (25-27 mm.): el pericondrio del radio y del cúbito en sus porciones distales se situaba directamente adyacente entre sí. En algunos especímenes de los horizontes XXI y XXII, la interzona escafo-central se volvió más difícil de definir en el aspecto palmar, y la matriz de los dos elementos parecía estar en continuidad. En un embrión sin estadiar de 25 mm., el aflojamiento de las células fué observado en el tejido que ocupaba el intervalo entre el ganchoso y el semilunar, y el pericondrio de las bases de los metacarpianos se situaba

directamente adyacente entre sí.

En el horizonte XXIII (28-30 mm.): el central estaba consistentemente fundido en el aspecto palmar con el escafoides, pero constantemente separado en el aspecto dorsal. Con la excepción de las interzonas homogéneas cúbito-piramidal y piso-piramidal, las interzonas radio-carpianas e intercarpianas tenían tres capas en la periferia, pero seguían siendo homogéneas en sus regiones centrales. Las interzonas alrededor del trapezoides sin embargo, presentaban consistentemente las tres capas en todos los especímenes.

En el horizonte XXIII, en las articulaciones o las partes de articulaciones no recubiertas de ligamentos, los vasos sanguíneos habían empezado a entrar en el tejido laxo adyacente a algunas interzonas.

Interzonas. Período fetal: Las interzonas de tres capas no aparecían en muchas de las articulaciones hasta el período fetal.

En un especimen de 45 mm., en donde un os triangulare estaba presente bilateralmente, observamos una interzona homogénea entre éste y el proceso estiloides del cúbito. A los 49 mm. el os triangulare estaba presente bilateralmente y los núcleos de la interzona homogénea cúbito-triangular estaban aplanados y situados paralelos a una línea oblícua. Esta interzona en un feto de 75 mm. era muy débil.

La cavitación en todas las articulaciones de la mano, con la excepción de las de los dedos, probablemente comienza durante el período fetal, entre aproximadamente 9 y 11 semanas menstruales (30-50 mm.). Las cavidades aparecen inicialmente y por lo general en la periferia de las articulaciones. Todas las cavidades no estaban presentes de manera constante hasta aproximadamente 65 mm. Muchos contactos entre los diversos elementos cartilaginosos

y esqueléticos fueron observados después de que la cavitación hubiera comenzado.

No encontramos cavidades articulares durante el período embrionario, salvo en un embrión de 26 mm., en donde observamos cavidades tempranas en las articulaciones metacarpo-falángicas. La cavitación también parecía estar comenzando entre el trapezoides y un segundo metacarpiano, y entre el semilunar y el hueso grande.

En un especimen de 31 mm. que parecía ser una fase transitoria entre la embrionaria y la fetal, estaban presentes las cavidades entre el radio y el escafoides y entre el hueso grande y el hueso ganchoso. Notamos un tejido muy laxo, pero ninguna cavidad definida, entre el piramidal y el hueso ganchoso, y en las articulaciones metacarpo-falángicas.

En un feto de 30 mm. una cavidad entre el hueso grande y el ganchoso estaba en continuidad con otra cavidad entre los metacarpianos tercero y cuarto . Una cavidad fué encontrada en el intervalo entre el piramidal, semilunar y hueso ganchoso, y otra entre hueso ganchoso, hueso grande y semilunar y otra más entre hueso grande, semilunar y escafoides. Una cavidad también fué observada entre el trapezoides y el segundo metacarpiano.

En unos fetos de 35 y 37 mm., sin embargo, las cavidades estaban limitadas a las articulaciones radio-escafoideas. A los 43 mm. las cavidades estaban presentes en la mayoría de las articulaciones de la mano aparte de las cavidades intermetacarpianas, cúbito-piramidal y piso-piramidal.

En la articulación distal radio-cubital de la mano derecha de un feto de 45 mm., una cavidad se extendía a niveles proximales en la forma de recessus sacciformis, en la periferia del cual observamos un tejido vascular laxo. En esta mano las

cavidades estaban presentes en las articulaciones radio-escafoidea y en la mayoría de las intercarpianas y en todas las articulaciones carpo-metacarpianas e intermetacarpianas, y también en la articulación cúbito-piramidal. En la mano izquierda, las cavidades estaban limitadas a las articulaciones radio-escafoidea, piso-piramidal, ganchoso-piramidal y a la articulación metacarpo-falángica en el quinto dedo.

Las cavidades radio-cubital y cúbito-piramidal, así como algunas cavidades intermetacarpianas, también fueron observadas a los 46 mm.

Una cavidad fué observada entre el os triangulare y el piramidal a los 49 mm.

Unas claras cavidades cúbito-piramidal y piso-piramidal fueron encontradas en un especimen de 50 mm., pero no estaban presentes en otros fetos de esta longitud.

En fetos de 60, 61 y 69 mm., la cavidad cúbito-piramidal se había agrandado extendiéndose entre el disco articular y el piramidal pero en estos y otros especímenes más avanzados permanecía separada de la cavidad radio-carpiana. En un feto de 61 mm. el proceso estiloides del cúbito era directamente adyacente a la cavidad cúbito-piramidal.

En varios especímenes la cavidad piso-piramidal estaba separada de la cavidad de articulación de la muñeca solamente por un delgado hilo celular, mientras que en al menos tres manos estas cavidades estaban en comunicación. La cavidad piso-piramidal con frecuencia era bastante grande".

Y terminan afirmando que: "En base a la información disponible se pueden comparar las articulaciones del hombro, codo, muñeca, y también las articulaciones de la mano para ver

que las interzonas homogéneas aparecen por lo general aproximadamente entre los 12 y 23 mm., aunque las interzonas para algunas de las articulaciones intercarpianas quizás no estén tan definidas hasta los 28 mm. Las interzonas de tres capas que se encuentran en la muñeca y la mano, se observan por primera vez en el estudio presente entre los 28 y 35 mm., o incluso después. La cavitación comienza en la muñeca a los 30 mm. y las articulaciones restantes de la mano entre los 30 y 49 mm.".

Para **GRAY** y **Cols. (1957)** la cavitación ocurre entre el radio y el carpo a los 30-37 mm. C.R. y entre el cúbito y el piramidal, y entre el pisiforme y el piramidal a los 45 mm. C.R.

Se encuentran cavidades en las articulaciones radio-escafoidea y grande-ganchoso, ocasionalmente en las articulaciones metacarpo-falángicas e incipientemente en otras articulaciones intercarpianas.

ANDERSEN y **BRO-RASMUSSEN (1961)** hicieron un estudio histoquímico de las articulaciones, con especial hincapié de las de la mano y pie, para ello recogieron 25 fetos humanos por cesárea y observaron: "En el lugar de la futura articulación existe en períodos tempranos del desarrollo una llamada interzona, insertada entre los cartílagos vecinos. En los estadíos tempranos del desarrollo la interzona consiste en tejido homogéneo, pero pronto adquiere la estructura de tres capas, consistente en dos capas condrogénicas, cada una de las cuales está en continuidad con el pericondrio de los cartílagos, y de una capa intermedia y laxa, de mesénquima avascular que está en continuidad periféricamente con el mesénquima vascular, el llamado mesénquima sinovial. Este último se extiende en forma de cuña entre las capas condrógenas vecinas.

En el principio del desarrollo, la capa intermedia de la interzona presenta una zona con un grosor de 3-4 células, que

están dispuestas con sus ejes largos en ángulo recto con los ejes largos de los cartílagos vecinos, y en este sitio las figuras mitóticas no son tan abundantes como en las dos capas condrogénicas.

Pero en fases posteriores esta capa está rodeada por ambos lados por las capas condrógenas, y sus células son convertidas en condroblastos que depositan una sustancia marcadamente gamma-metacromática alrededor de aquéllos. Los cartílagos que delimitan la articulación crecen de forma aposicional en todas las direcciones, en parte a través de las capas condrógenas en la interzona y en parte gracias a la ayuda del pericondrio ordinario".

"Las investigaciones revelaron que la formación de la cavidad articular comienza centralmente en la articulación después que la capa intermedia de la interzona haya quedado incorporada a las dos capas condrógenas de la interzona. A partir de entonces dejan de existir las dos capas condrógenas como entidades distintas en el centro de la articulación, quedando incorporadas a los cartílagos de la articulación, a las superficies articulares, mientras que persisten durante algún tiempo en las porciones periféricas de las superficies articulares que aseguran el crecimiento aposicional de estas estructuras.

Después de estos procesos comienza la formación de las cavidades. Desde el centro de la articulación, la cavidad articular se va extendiendo gradualmente hacia la parte periférica de la misma.

En los estadíos más tardíos del desarrollo la capa intermedia ha sido ocupada por ambos lados por las capas condrógenas y las dos capas condrógenas se tocan en el área central de la articulación. Simultáneamente dejan de existir las

dos capas condrógenas en este sitio, a medida de que las zonas de crecimiento de los cartílagos vecinos se van incorporando en el cartílago articular permaneciendo en contacto a través de sus superficies lisas. En el arco periférico de la articulación los cartílagos permanecen cubiertos durante cierto tiempo, con una capa condrógena. Desde esta capa, los segmentos periféricos de la futura superficie articular sufren un crecimiento continuo, aposicional, para mantenerse al ritmo del crecimiento del feto en total. El área central del cartílago sufre un crecimiento exclusivamente intersticial.

En el carpo, los canales vasculares cartilaginosos (a los 100 mm. de longitud C.R.) no aparecen hasta después de que las partes centrales de las capas condrogénicas hayan sido incorporadas en el cartílago articular. Esto debe estar relacionado con el hecho de que en la mano los cartílagos permanecen durante mucho tiempo en un orden de magnitud que permite el suministro necesario al interior de los cartílagos por los vasos pericondrales, lo que asegura el crecimiento intersticial. El mesénquima sinovial que se extiende, en forma de cuña entre las capas condrógenas en las porciones periféricas de la articulación, gradualmente muestra un incremento vascular. No se observa glucógeno en las células del mesénquima sinovial.

Las articulaciones de la mano desde la articulación radio-carpiana a las de la extremidad distal están algo más adelantadas en el desarrollo, y las cavidades de la articulación aparecen cuando el embrión tiene una longitud cabeza-cola entre 50-65 mm.

En el comienzo, la interzona consiste en un tejido homogéneo pero como ya hemos dicho poco después adquiere una estructura de tres capas. Este fenómeno se aprecia en todas las articulaciones, la separación en tres capas aparece por primera vez en la grandes articulaciones proximales de las extremidades.

En la serie presente hemos encontrado interzonas de tres capas en la mano en el estadío de 30 mm.

Prácticamente todos los autores están de acuerdo en que el primordio de las cavidades de la articulación comienza en las porciones periféricas de las articulaciones, desde donde van extendiéndose hasta la capa intermedia de la interzona por procesos de licuefacción.

Nuestros estudios no han apoyado ni la aparición primaria de la cavidad articular en la periferia ni tampoco la licuefacción en la capa intermedia.

Mediante estudios metódicos de secciones de las mismas manos y los mismos pies, hemos llegado a la conclusión de que cualquier aparición primaria de la cavidad articular en situación periférica puede ser interpretada como un artefacto. Y especialmente el secado de las secciones después de desparafinarlas y teñirlas (y éste mas cuando mayor era la longitud cabeza-cola) daba lugar a la formación de cavidades articulares periféricas de exactamente el mismo aspecto que algunas de las señaladas por Haines, así como por Gray, Gardner y O'Rahilly y por Whillis.

Cuando se sigue una técnica cuidadosa en todas las etapas de la preparación, nunca observamos cavidades periféricas en la articulación.

La formación de las cavidades articulares está precedida por un proceso de licuefacción periférica y central. Estos procesos de licuefacción se dice que aparecen en la sustancia base intracelular dejando una red celular de hilos dispersos con núcleos de disposición irregular. Algunas de las células en la porción interna de las cavidades se dice que muestran indicios de muerte celular, y se dice que el líquido sinovial contiene restos

del detritus celular. En nuestro estudio no hemos encontrado ningún indicio de esta licuefacción. Por el contrario, las reacciones histoquímicas utilizadas por nosotros demuestran que las células de la capa intermedia son capaces de depositar paulatinamente una sustancia base cartilaginosa y amorfa, presumiblemente sulfato de condroitina A y C a medida que se van incorporando en las capas condrogénicas de la interzona. Además, la tinción con PAS revela que paulatinamente las células almacenan glucógeno en el citoplasma, al igual que otras células condrógenas así como las células del cartílago. Con tinción de tionina Whillis afirmó que existía una menor afinidad de tinción en la llamada zona de licuefacción. Nosotros no hemos encontrado ninguno de estos indicios con tinción metacromática. Es lamentable que Whillis no mencionara la concentración de la tinción, el solvente y el tiempo de tinción y el postratamiento. Las secciones con hematoxilina-eosina no ofrecen ninguna información acerca de la sustancia base intercelular en los sitios en donde se dice que ha ocurrido la licuefacción. Por otra parte, una tinción metacromática muestra una sustancia base gamma-metacromática en estos sitios.

Los hilos celulares que forman arcos desde una superficie articular a otra, que han sido interpretados como un fenómeno normal, representan en nuestra experiencia unas distorsiones artificiales en una etapa en la cual la capa media de la interzona está presente solamente como una sola capa de células.

Sólo en las zonas periféricas de las superficies de la articulación tales capas condrogénicas siguen persistiendo, dando lugar al crecimiento aposicional de las zonas marginales de las superficies de la articulación, mientras que las zonas centrales sólo muestran un crecimiento intersticial. Durante el desarrollo de la articulación, se forman cantidades bastante grandes de condroitin-sulfato A y C, mientras que el ácido hialurónico no ha sido demostrado en las capas de la interzona. Y la formación de

la cavidad no fué precedida por ningún indicio de licuefacción ni de degeneración en la capa intermedia de la interzona.

La mayoría de los autores están de acuerdo en que el mesénquima vascular sinovial participa en la formación del aparato sinovial. También tenemos que suponer que el aumento en la vascularización que se produce en este tejido después del estadío de 30 mm. tiene importancia con respecto al suministro de las capas condrógenas en la interzona avascular siempre que no se haya producido la cavitación. Cuando la cavitación ha ocurrido se puede formar el líquido sinovial por transudación de estos vasos".

Para **BARNETT** y **Cols. (1961)**, "las células en el centro de la interzona desaparecen enseguida, de manera que los elementos cartilaginosos contactan entre sí y se forma una cavidad articular evidente".

KESSLER y **SILBERMAN (1961)** describieron comunicaciones entre los espacios articulares piso-piramidal y carpianos. **KAUER (1975)** los ha encontrado repetidas veces, y piensa que son de naturaleza adquirida.

ANDERSEN y **BRO-RASMUSSEN (1961)** describieron en yemas de miembros humanos, que la interzona mesodérmica representa el supuesto material de los cartílagos articulares adyacentes que pone en marcha la síntesis de matriz exocelular más tarde que el cartílago monoarticular.

Esto fué también mostrado en 35 observaciones autorradiográficas por **MILAIRE (1978,83)**.

Para **AREY (1962)** "las articulaciones diartrósicas se caracterizan por la existencia de una cavidad articular, entre las partes esqueléticas movibles, y de una cápsula ligamentosa en

la periferia. La cavidad articular aparece en el 3º. mes, como hendiduras en el mesénquima laxo situado entre los futuros huesos".

Según **SAUNDERS** y **GASSELING (1962)**, es muy posible que la cavitación articular se deba a un proceso enzimático que se acompaña de una activa muerte celular.

MEACHIN y **COLLINS (1962)**, **GARDNER (1972)**, **SOKOLOFF** y **Cols. (1973)**, fueron artífices de los hallazgos en animales adultos en el sentido de que los condrocitos de la superficie articular no pueden producir proteino-glicanos. Aspecto importante en el desarrollo de las articulaciones.

GARDNER (1963) expone que: "La proliferación celular ha dado lugar a una masa de disposición longitudinal y situación central, una masa de células blastemáticas.

En las regiones de las futuras articulaciones, el blastema permanece sin condrificar y en forma de interzonas homogéneas.

Los factores externos, tales como la actividad muscular y las presiones de crecimiento, carecen de importancia.

El desarrollo temprano de las grandes articulaciones de las extremidades consta de dos fases principales la formación de interzonas y la aparición de las cavidades. El blastema que queda entre los elementos esqueléticos condrificantes forma unas zonas celulares homogéneas llamadas interzonas. Con frecuencia, las interzonas se convierten en estructuras de tres capas, constando de dos capas condrogénicas y una capa suelta intermedia. Para finales del período embrionario, las articulaciones en desarrollo se parecen estrechamente a las articulaciones adultas en cuanto a su forma y disposición.

A veces a finales del período embrionario, pero con más frecuencia durante el período fetal, pero en cualquier caso, después de establecerse la forma articular, aparecen espacios diminutos en el mesénquima sinovial y en la capa media de la interzona. Estos espacios confluyen para formar la cavidad articular. La cavitación probablemente sea un proceso enzimático, y es independiente del movimiento articular. Una vez iniciada la cavitación, la forma y la disposición específicas de la cavidad articular quedan establecidas rápidamente. La cavidad aumenta de tamaño absoluto mientras que mantiene los tamaños relativos. Por lo tanto, se observa una proliferación activa de membrana sinovial, así como un avance del proceso de cavitación.

Algunas de las pequeñas articulaciones pueden demostrar un retraso considerable entre la diferenciación y la cavitación. Algunas de éstas quizás no demuestren nunca las interzonas habituales homogéneas de tres capas".

Para este autor: "Hacia el final del período embrionario el esbozo de cualquier articulación es muy semejante al patrón adulto".

MILAIRE (1963) en su trabajo: "A Morphological and Cytochemical Study of the Development of the Limbs of Mice and the Mole", afirma: "Justamente en los estadíos más avanzados que nosotros hemos estudiado, las futuras articulaciones quedan ocupadas por un mesoblasto denso, de aspecto indiferente, pobre en RNA y desprovisto de mucopolisacáridos y de fosfatasas. Este material deriva de la matriz precartilaginosa primordial, pero muy pronto se distingue del mesoblasto condrogénico y no sufre ninguna de las modificaciones características de la condrificación. En el topo, él posee sin embargo un punto común con los precartílagos, es la pérdida precozmente de la fosfatasa alcalina cuando esta enzima preexistía antes de la fase de condensación. En los ratones, nosotros hemos señalado ya la relativa

particularidad de la densidad celular en las regiones articulares metatarso o metacarpo-falángicas. Estas modificaciones siguen en el estadío 8 en el ratón y estadío 9 en el topo, ello interesa las regiones articulares interfalángicas. En el estadío 9 igualmente, estrechas hendiduras aparecen en el seno del mesoblasto articular de la cadera y del hombro anunciando la formación de una cavidad articular a este nivel. En ningún caso, nosotros hemos observado procesos degenerativos a este nivel del mesoblasto articular en el proceso de formación de la cavidad articular".

LEWIS (1965) hace especial hincapié a los discos articulares, opinando: "En todos los lugares, se forma un disco articular mesenquimal y donde no está sometido a presión puede permanecer en la forma de una estructura intraarticular; por lo tanto, en una etapa primitiva un menisco está presente en la periferia de la mayoría de las articulaciones.

El fallo general de reconocer este menisco o distinguirlo del disco triangular articular morfológicamente distinto ha conducido a mucha confusión".

SCHWARZ (1966), describió focos de necrosis celular en el blastema esquelético condensado de embriones de rata (11-13 días de edad) durante su transformación a cartílago. Este autor no se refirió a las articulaciones y esto hace pensar en una oleada diferente de necrosis celular.

GENIS (1970) precisa que: "A nivel de las futuras articulaciones el tejido mesenquimatoso blastemático no se modifica.

El blastema que permanece entre las piezas esqueléticas cartilaginosas forma un área celular homogénea que recibe el nombre de interzona. Frecuentemente dichas interzonas se estratifican en tres capas, dos de las cuales son cartila-

ginosas".

Este autor dividió el desarrollo primario de las grandes articulaciones de los miembros en dos grandes fases: la formación de zonas de contacto o interzonas y la aparición o formación de cavidades.

Para él, "al final del período embrionario y más frecuentemente al comienzo del fetal, aparecen pequeños espacios en el tejido sinovial intermedio de la interzona. Dichos espacios confluyen entre sí y forman la cavidad articular, la cual pronto es delimitada por la sinovial que crece según una forma específica".

Más tarde, aborda de nuevo el tema considerando que: "...Es posible que la cavitación articular se deba a un proceso enzimático que se acompaña de muerte celular activa".

LEWIS (1970) en su trabajo "The Development of the Human Wrist Joint during the Fetal Period", utilizando manos fijadas en solución BOUIN, de fetos de longitudes cabeza-cola entre 35 mm. y 240 mm. hizo las siguientes observaciones:

"Las cavidades articulares no están formadas durante la vida embrionaria, y las interzonas de mesénquima condensado separan los elementos condrificados. La primera parte del período fetal se caracteriza por la aparición de cavidades articulares...".

"El período de establecimiento de las cavidades articulares radio-carpianas y cúbito-carpianas (35-60 mm. C.R.): La formación de las cavidades articulares se produjo según la secuencia descrita por **Haines** en **1947.** Los cambios en el lado radial de la articulación aparecieron con anterioridad a los del lado cubital.

Al comienzo del período (35-37 mm.) la cavitación ya había ocurrido en la interzona entre el radio y el escafoides, pero una capa intermedia suelta de mesénquima aún persistía entre el radio y el semilunar.

Para la etapa de 45 mm., sin embargo, una cavidad independiente se había formado entre el radio y el semilunar, separadas de la cavidad radio-escafoidea por un tabique o septo mesenquimal persistente.

Esta disposición se conservó hasta el final del período (60 mm.) cuando las dos cavidades eran aún independientes pero casi en continuidad.

El septo que separaba las dos y que era derivado de una capa intermedia de la interzona original, era un mesénquima celular muy denso anteriormente, pero quedó reducido a unos pocos hilos mesenquimales en zonas más posteriores.

Incluso en el comienzo del período, los esbozos cartilaginosos del cúbito y pisiforme no estaban en una estrecha aposición sino que estaban separados de un intervalo importante lleno de mesénquima.

En todos los especímenes incluídos en este período, el proceso estiloides cubital se situó muy próximo al piramidal.

En los especímenes más tempranos, una interzona típica de tres capas estaba presente, pero para los 48 mm. se había producido la desintegración de la capa intermedia suelta, formando una cavidad articular cúbito-piramidal. De modo que en esta etapa se encuentran tres cavidades articulares distintas: radio-escafoidea y radio-semilunar separadas por un delgado septo mesenquimal y una cavidad cúbito-piramidal más ampliamente separada. Este último compartimento designado cubital de la

futura articulación de la muñeca, está separado de la cavidad radio-semilunar por una considerable extensión de mesénquima suelto situado distalmente con respecto al esbozo condensado del disco triangular articular en desarrollo.

En ningún ejemplo observamos una cavidad articular piso-piramidal elaborada durante este período del desarrollo.

En la mayor parte de los especímenes, los esbozos cartilaginosos, del pisiforme y piramidal estaban en íntima aposición, separados sólo por una interzona condersada de una sola capa.

En el ejemplo de 48 mm., sin embargo, esta interzona, muestra una temprana etapa de conversión, en la variedad o tipo de tres capas.

Al comienzo del período, una interzona de tres capas fué observada en el sitio de la futura articulación inferior radio-cubital.

Para la etapa de 45 mm., la cavitación había comenzado en la articulación inferior radio-cubital...".

"El período de alejamiento del cúbito del carpo, con la elaboración del menisco intraarticular y el receso preestiloides: La cavidad sinovial cúbito-carpiana está ahora situada distal con respecto del menisco; este compartimento cubital originalmente separado de la articulación de la muñeca, sin embargo, incluso a los 64 mm. ya se había extendido lateralmente, separándose paulatinamente del menisco y el disco triangular del piramidal y estableciendo continuidad con la cavidad radio-semilunar la cual a su vez estaba en comunicación con la cavidad radio-escafoidea.

Una cavidad de articulación de muñeca continua, por lo

tanto, ha quedado establecida extendiéndose desde los márgenes radial al cubital de la articulación y relacionada con los huesos escafoides, semilunar y piramidal.

La cavitación de la interzona piso-piramidal también había ocurrido en el comienzo de este período, y a los 64 mm. ya formaba una cavidad independiente. La cavidad piso-piramidal en todo momento durante este período intervenía entre el pisiforme por un lado y el piramidal y el homólogo del menisco por otro lado: el pisiforme generalmente, en efecto, también articulaba con la periferia del menisco.

En muchos de los especímenes (65, 80, 87, 90, 92 y 94 mm.) la cavidad piso-piramidal estaba en comunicación con la cavidad articular de muñeca propiamente dicha, ya que la cavitación distal con respecto al menisco, entre éste y el piramidal, había establecido contacto con la cavidad piso-piramidal.

En otros especímenes (79, 90, 93, 95, 110 y 120 mm.) la continuidad no fué realmente alcanzada, aunque el tabique interpuesto con frecuencia era muy delgado o sutil.

Ha sido también señalado que durante el desarrollo una comunicación entre la articulación piso-piramidal y las cavidades articulares de la muñeca (indudablemente la primitiva condición) no siempre queda establecida; puede ser posible incluso que esta comunicación una vez establecida puede secundariamente perderse.

Se ha indicado arriba que las cavidades de articulación radio-escafoidea y radio-semilunar se desarrollan independientemente y secundariamente entran en comunicación; los restos del septum permanecen presentes como pliegues (grandes anteriormente y pequeños posteriormente), que sobresalen en la cavidad articular. En términos de desarrollo la porción cubital de la cavidad de la articulación, formada inicialmente entre el proceso

estiloideo cubital y el piramidal, está durante un tiempo separada de la cavidad radio-carpiana.

Durante la vida fetal se ha indicado que el pisiforme está aparentemente localizado más proximalmente que en el adulto, formando articulación con el piramidal y también con la periferia del menisco en vías de desarrollo. Parece probable que durante las etapas tardías de crecimiento, el pisiforme sufre una emigración distal, esto explica el hinchamiento de la membrana sinovial de la articulación piso-piramidal, para establecer una relación con el homólogo del menisco que con frecuencia es aparente en la articulación adulta".

MITROVIC (1971 a,b) describió en el embrión de pollo "la necrosis celular temprana" muy importante en la artrogénesis.

MITROVIC (1971 a,b,77) intentó darle una significación a dicha necrosis, sugiriendo que las células con expresión condrogénica queden eliminadas de este modo de la interzona y, por lo tanto, este tejido evita ser condrificado.

MITROVIC (1972) describió por primera vez en el desarrollo de las articulaciones metatarso-falángicas e interfalángicas del embrión de pollo, unas células basófilas elongadas a lo largo del plano de separación de la articulación, lo cual es un aspecto citológico nuevo en la artrogénesis.

En **1974, MITROVIC** las encontró en las mismas articulaciones de embriones de pollo cultivadas en membrana corioatlantoidea.

WASSILEV (1972) trabajando con ratas, considera que: "El desarrollo de la interzona articular puede ser demostrado por primera vez en el estadío correspondiente a 14 días". Considera que la cavitación se debe a un proceso degenerativo.

HAMILTON y **MOSSMAN (1975)** en su "Embriología Humana" escriben: "No hay indicación del sitio de la futura articulación sinovial hasta después de la diferenciación de los modelos cartilaginosos de los turos huesos. En seguida que se forman los modelos cartilaginosos, el mesénquima entre los extremos de elementos cartilaginosos adyacentes, se dispone para formar interzonas. En el centro de una interzona las células son aplanadas, mientras que en la periferia se continúan con el pericondrio de los modelos cartilaginosos. El crecimiento de los modelos cartilaginosos hacia el otro comprime la parte central de la interzona, y las células del centro de la misma desaparecen rápidamente, de modo que los elementos cartilaginosos contactan entre sí, y a la vez, aparece una cavidad en la parte circunferencial".

Para **KAUER (1975)**: "El espacio de la articulación piso-piramidal que se dice que está filogenéticamente aislado del espacio articular carpiano aparece en la embriología humana desde el primer momento como un espacio aislado".

O'RAHILLY y **GARDNER (1975)** precisan: "Estadío 19 (aproximadamente 16-18 mm., alrededor de 48 días): existen interzonas homogéneas en una serie de articulaciones inter-carpianas.

Estadío 21 (aproximadamente 22-24 mm., alrededor de 52 días): existen interzonas de tres capas entre el trapezoides y los elementos adyacentes, y en una parte de la articulación radio-escafoidea.

Estadío 23 (aproximadamente 27-31 mm., alrededor de 57 días): se encuentra en especímenes más avanzados, la cavitación de la articulación radio-escafoidea.

Se observan interzonas en tres capas alrededor del

trapezoides, en la periferia de la articulación radio-escafoidea y en muchas articulaciones intercarpianas".

Así comparando el miembro superior y el inferior exponen:

"La muñeca homogénea, se observa en el miembro inferior en el estadío 21.

La muñeca con tres capas, ocurre en el miembro superior en el estadío 21 y en el miembro inferior en el estadío 23.

La cavitación de la muñeca, ocurre en el miembro superior en el estadío 23".

LEWIS (1977), refiriéndose a la evolución de la mano humana dice:

"El agrandamiento del aspecto volar del trapezoides, que reajusta el acercamiento del trapecio y el establecimiento de una nu[illegible] diatrosis anterior con el hueso grande, puede ser interpretado como marcador morfológico del asimiento de potencia en el hombre".

MITROVIC (1978), realizando el estudio de diversas articulaciones diartrodiales en 43 embriones de rata, llegó a las siguientes conclusiones: "Los estadíos clásicamente descritos en la formación de las articulaciones son: condensación celular (mesénquima primitivo), constitución del mesénquima con tres capas, invasión vascular y formación de hendiduras en las articulaciones. En otros aspectos celulares es interesante destacar: a) una ola temprana de células de necrosis celular que ocurre inmediatamente después de la diferenciación de la interzona. La desaparición de las células necróticas se cree que previene la condrificación de este tejido al eliminar células con potencialidades condroblásticas y b) un tipo morfológicamente

particular de células que se diferencian simultáneamente con la formación de las hendiduras y que parecen estar relacionadas con este proceso. De modo que la formación de hendiduras en la articulación es también el resultado de fenómenos relacionados con la célula y el tejido que actúan conjuntamente con el movimiento de la articulación, cuya importancia ya ha quedado previamente demostrada.

La articulación se desarrolla a partir de un mesénquima celular primitivo avascular y denso (blastema esquelético), siguiendo una dirección próximo-distal. Los nódulos esqueléticos cartilaginosos, que aparecen en medio de este tejido crecen en todos los sentidos y permanecen separados en la región de la futura articulación, con una delgada cinta de blastema celular densamente empaquetada que se suele designar como interzona.

La interzona se diferencia en tres capas: dos condrogénicas, similares al pericondrio, que cubren las superficies articulares cartilaginosas, y otra intermedia compuesta de tejido laxo que separa a aquéllas. Los vasos sanguíneos sólo aparecen en la periferia de la articulación en el blastema cápsulo-sinovial antes de la separación de las superficies adyacentes articulares. El mecanismo de separación de los elementos esqueléticos ha provocado muchas discusiones".

Podemos seguir leyendo: "En la fase de condensación del mesénquima primitivo: las evidencias de la presencia de un mesénquima axial condensado fueron notados en los días 12 y 13 de gestación en las yemas de las extremidades superiores e inferiores. La diferenciación de las yemas de las extremidades tenía lugar en dirección próximo-distal y ocurría 12-24 horas antes en las yemas anteriores que en las posteriores.

Se podía reconocer en el día 13 las articulaciones de la muñeca, la rodilla y el tobillo.

Posteriormente sobreviene una necrosis celular precoz: aproximadamente 12 horas después de que las articulaciones hayan sido individualizadas, numerosos núcleos picnóticos y células aparecen en la capa media del mesénquima articular. Tales núcleos eran muy parecidos a los que se observaron en zonas de necrosis fisiológicas de los espacios interdigitales. El cuadro era especialmente claro en las primeras articulaciones de los dedos de ambas extremidades y eran fáciles de apreciar en los días 15 y 17 de gestación. En las grandes articulaciones estas células necróticas eran más difíciles de ver.

En la fase de segregación del mesénquima articular se observa: el mesénquima de tres capas en la muñeca, rodilla y tobillo en el día 16 de gestación; en el hombro, codo y cadera en el día 15 y en las articulaciones distales en el día 17.

En la fase de invasión vascular: aparecen vasos en la periferia de la articulación, en el mesénquima cápsulo-sinovial, que no invaden su porción central intercartilaginosa en ningún estadío del desarrollo y que pudieron ser apreciados en la articulación del hombro y cadera en el día 15; codo, muñeca y rodilla en el día 16 y en las articulaciones distales en el día 17.

Posteriormente sobreviene una fase de separación de las superficies articulares: apareciendo la cavidad de la articulación en el hombro, codo, rodilla y cadera en el día 16; en las articulaciones carpales y tarsales en el día 17 y en las articulaciones interdigitales de ambas piernas en el día 19 y 22. Las pequeñas hendiduras o separaciones eran pequeñas o estrechas en las articulaciones sencillas tales como hombro o las articulaciones digitales.

Las cavidades de las articulaciones fueron observadas por primera vez en la periferia del mesénquima y en las

articulaciones más complejas tales como cadera, codo y rodilla o carpo y tarso; estas hendiduras pudieron ser observadas simultáneamente en la periferia o en el centro de la articulación en la forma de dos e incluso tres hendiduras separadas. En estos últimos casos, la porción periférica de la cavidad de la articulación normalmente estaba más desarrollada. En las articulaciones con meniscos o ligamentos intraarticulares, tales como la cadera y rodilla, las hendiduras fueron observadas simultáneamente en la periferia y separaban marcadamente a estas estructuras del cartílago articular.

Las primeras hendiduras seguían extendiéndose para finalmente unirse en una o dos cavidades grandes. Ocasionalmente, la continuidad de las cavidades articulares quedó interrumpida en uno o dos sitios por zonas que se parecían a pequeñas porciones de mesénquima todavía no separado. Esto ocurría incluso al nacer y fué observado en las articulaciones húmero-cubitales, rodilla, carpo y tarso. Para el día 21, el día de terminación de la gestación, las articulaciones de ambas piernas estaban todas esencialmente separadas con la excepción de estas ocasionales fusiones. Sin embargo, en el mesénquima articular todavía fundido, se pudieron observar células elongadas, lo que sugería que el proceso de separación o hendidura tisular estaba siendo iniciado.

El primer paso en el desarrollo de la articulación es una agregación celular clásica que conduce a la formación del blastema esqueletógeno; según nuestras observaciones, ésto ocurre en dos oleadas. La primera da lugar al blastema esqueletal axial a partir del que surgen las estructuras tales como el cartílago articular, los procesos glenoideos, los meniscos y los ligamentos intraarticulares que se diferencian posteriormente. La segunda oleada de agregación celular ocurre posteriormente en el desarrollo del mesénquima vecino. Parece ser discontinuo tanto en el espacio como en el tiempo.

La necrosis celular que ha sido descrita en los embriones de pollo y también en el de rata parece significar un importante acontecimiento en la artrogénesis. Esta fisiológica necrosis celular se cree que está asociada con cambios regresivos que ocurren durante el desarrollo embriológico. Su significación en el desarrollo de las articulaciones no está tan clara.

Después del estadío de necrosis celular ocurre una reorganización peculiar de las células de la interzona con un aflojamiento en su porción medial.

Por lo tanto, sugerimos que una reducción numérica de las células, debido a necrosis celular es el mecanismo del aflojamiento tisular observado en la porción medial de la interzona. La distribución de los vasos sanguíneos parece ser diferente en el desarrollo de las articulaciones de los embriones de ratas,en comparación con sus homólogos en el embrión de pollo.

El hallazgo de células basófilas elongadas a lo largo del plano de separación de la articulación es un aspecto citológico nuevo en la artrogénesis.

El significado preciso de estas células está poco claro, pero su relación con la separación de la hendidura resulta evidente. Su aparición programada justo antes de su ordenamiento a lo largo del plano de separación de la articulación, sugiere que pueden contribuir de algún modo al proceso de fisuración del blastema articular. Esta se podría básicamente realizar de dos formas diferentes. En primer lugar, resulta tentador considerar a estas células como un estadío primitivo de necrosis celular, particularmente debido a su basofilia núcleo-citoplasmática. Este aspecto de las células efectivamente se observa en la primera oleada de necrosis celular. El problema con esta hipótesis es que los estadíos más tardíos de intensa mecrosis celular tales como la desintegración celular y la macrofagocitosis, no se observan

fácilmente durante la separación de la articulación de la porción axial de la interzona. Los cambios degenerativos fueron observados en la porción sinovial periférica de la articulación. En este caso, las células que se piensa no sufren la necrosis celular tienen otros patrones de tinción diferentes, con núcleos picnóticos, citoplasma poco teñido y límites borrosos. La explicación alternativa del papel de estas células sería una línea celular especial que ya se ha diferenciado poco cuando se produce la separación y que toman un papel activo durante este proceso, y por lo tanto facilitaría la separación mecánica. Estas células que permanecen en la superficie del cartílago articular podrían considerarse como células diferentes a los condrocitos más profundos.

Otro aspecto importante en la articulación es el sitio de la muesca o separación inicial. Parece que la formación periférica de las hendiduras sinoviales precede, en la mayoría de los casos, la formación de las hendiduras intercartilaginosas de formación más axial. Sin embargo, en algunas articulaciones completas, tales como la muñeca y el tobillo, se observan cavidades centrales en estas articulaciones con múltiples facetas articulares y sin cavidad sinovial o con una cavidad pequeña.

En conclusión, de las observaciones presentadas parece que la formación de las articulaciones durante la vida embrionaria es una secuencia de acontecimientos programados que lleva a la expresión completa de potencialidades fenotípicas. Esto es particularmente evidente durante la formación de la cavidad articular, en donde fenómenos especiales, células relacionadas, preceden la formación del espacio articular. El papel del movimiento en el desarrollo de la cavidad articular aunque es extraordinariamente importante, parece ser una condición de la expresión fenotípica de la articulación que se adapta a su función".

LINCK y **PORTE (1978)**, estudiando el desarrollo de las cavidades articulares en el ratón, no encontraron indicios de necrosis celular. **STOFFT** y **EFFENDY (1985)** están a favor de esta opinión ya que tampoco la observaron.

MILAIRE (1978) en su trabajo versado sobre ratones, corrobora el hallazgo ya visto por **ANDERSEN** y **BRO-RASMUSSEN (1961)** en el sentido de que "la interzona mesodérmica representa el supuesto material de los cartílagos articulares adyacentes que pone en marcha la síntesis de la matriz exocelular más tarde que el cartílago monoarticular". Unos años después. este mismo autor, **MILAIRE (1983)**, con el mismo tipo de material, habla de que "el mesodermo indiferenciado de las interzonas prearticulares se caracteriza por una reacción temprana de AMP-PH (AMP-fosfohidrolasa). A medida que ocurre el desarrollo, se hace evidente que el material positivo que representa el futuro cartílago articular retiene selectivamente AMP-PH mientras se está diferenciando. Las diversas articulaciones reaccionan de acuerdo a un peculiar patrón topográfico en el que ocurren dos inversiones respecto al gradiente próximo-distal del desarrollo de los miembros: la interzona del hombro se hace positiva más tarde en relación al codo y la mediocarpiana más tarde que la carpo-metacarpiana".

La opinión de **O'RAHILLY** y **Cols (1981)** sobre la fecha de aparición de las cavidades articulares viene a coincidir con la tónica general, alrededor del estadío 23 (27 a 31 mm.).

Para **OKADA** y **Cols. (1981)** la formación de la cavidad articular temprana parece ser iniciada por la acumulación de hialuronato, un producto secretorio de las células de revestimiento.

ORTS (1985) habla de la reunión de vacuolas y así formar la hendidura articular.

MOORE (1985) en su "Embriología Básica", expone que: "El mesénquima entre los huesos en desarrollo, conocido como mesénquima interzonal, en la parte central desaparece y forma la cavidad articular. Probablemente como resultado del movimiento de la articulación las células mesenquimales desaparecen subsecuentemente de la superficie de los cartílagos articulares".

WILLIAMS y **WARWICK (1985)** en la "Anatomía de Gray", en el apartado dedicado al desarrollo embriológico de las articulaciones, afirman que: "En la futura articulación, a medida que los elementos esqueléticos se van definiendo, en las zonas de conexión entre dos elementos adyacentes quedan masas mesenquimatosas contínuas que no experimentan evolución a cartílago o hueso, sino que permanecen como placas de mesénquima interzonal. Estos son los lugares de las futuras articulaciones, y su desarrollo varía según el tipo de articulación que se forma.

El mesénquima interzonal de las diartrosis en desarrollo se hace trilaminar, debido a la aparición de una zona intermedia, más ténue, entre dos capas densas próximas a los extremos cartilaginosos de los elementos esqueléticos de la región. Estas últimas se continúan periféricamente con el pericondrio vecino y, como él, son condrogénicas cartilaginosas, por lo que están relacionadas con el crecimiento de las epífisis cartilaginosas.

A medida que los elementos esqueléticos se condrifican y, en parte, se osifican, las capas densas del mesénquima interzonal también se hacen cartilaginosas, y la cavitación de la capa intermedia da lugar a la cavidad o discontinuidad de la articulación. El mesénquima sinovial origina, a continuación, la membrana sinovial, y probablemente también da origen a todas las demás estructuras intraarticulares, como los tendones, ligamentos, discos y meniscos.

En las articulaciones que poseen discos o meniscos y en las

articulaciones compuestas, puede aparecer al principio más de una cavidad, después pueden confluir en una sola. A medida que prosigue el desarrollo pueden reconocerse en los engrosamientos de la cápsula fibrosa las especialidades peculiares de una articulación determinada. Sin embargo, en ciertos casos, estas agregaciones a la cápsula fibrosa proceden de tendones, músculos o elementos cartilaginosos vecinos".

5. SUPERFICIES ARTICULARES.

HENKE y REYHER (1874) describieron que en embriones de 18 a 20 mm., todos los elementos esqueléticos con excepción de las falanges distales y el pisiforme estaban presentes, y que las fascias, ligamentos y cápsulas no pudieron ser reconocidas.

SCHULIN (1879) señaló que a los 27 mm. todos los elementos esqueléticos de la mano con excepción de los sesamoideos, estaban presentes (también observó los esbozos de los ligamentos de los dedos).

RETTERER (1884) puso de manifiesto que todos los elementos carpianos y sus conexiones estaban presentes en un feto de 55 mm., tal como se encuentran en el adulto.

LEBOUCQ (1884) sin embargo, encontró carpianos y metacarpianos diferenciados a los 12,5 mm. Este autor describió que el pisiforme en este embrión estaba mucho más proximal que en el adulto, y que se situaba entre el cúbito y el piramidal.

BARDEEN y LEWIS (1901) y **LEWIS (1901)**, estudiaron el desarrollo de la extremidad superior en el hombre. En el embrión más avanzado de su serie (20 mm., horizonte XXI) encontraron todos los elementos esqueléticos con la excepción de algunas falanges distales. **LEWIS (1901)** afirmó que "la disposición

general era similar a la del adulto", (encontró engrosamientos para los ligamentos de la muñeca, así como ligamentos metacarpo-falángicos e interfalángicos. No estaban presentes cavidades de las articulaciones); por su parte **BARDEEN** y **LEWIS (1901)** afirman que "los pericondrios verdaderos recubren las superficies articulares del embrión".

HESSER (1926) prestó atención particular a las formas de las superficies articulares de los distintos elementos esqueléticos. Encontró que a los 25 mm. la porción lateral de la articulación mediocarpiana, a saber, la porción entre el escafoides, el trapecio y el trapezoides no tenía su forma definitiva, pero la porción media de la articulación, a saber, la porción entre el escafoides, el semilunar y el piramidal, y el hueso grande y hueso ganchoso era muy similar a la forma definitiva incluso en numerosos detalles. Hesser consideró que era posible que el central pudiera jugar un papel en el retraso del modelamiento de la porción lateral. Señaló que "a los 25 y 32 mm., los elementos cartilaginosos esqueléticos de las articulaciones radio-carpianas e intercarpianas tenían formas y disposiciones muy similares a las del adulto. La articulación carpo-metacarpiana del dedo pulgar era débil pero una evidente articulación en forma de silla se observaba a los 25 mm., y esta forma ya estaba mucho más clara a los 32 mm.".

Este autor recoge las diversas teorías que han rechacado las formas de las superficies articulares a los resultados directos o indirectos de movimientos embrionarios, y las rechaza en base a que las formas ya están desarrolladas en el estadío cuando las interzonas son todavía homogéneas y cuando no se podría haber producido ningún movimiento o bien poco movimiento.

La importancia de los factores intrínsecos en el desarrollo primario del esqueleto fué recalcada en los trabajos de **MURRAY (1926)**, **MURRAY** y **SELBY (1930)**, **FELL (1925 28)**, **FELL** y **CANTI**

(1934) entre otros. Se demostró que la forma grosera de las superficies articulares y los contornos anatómicos de los segmentos esqueléticos podrían desarrollarse in vitro en la ausencia de fuerzas mecánicas.

Para **HAINES (1947)**: "En el momento de su primera aparición, las cavidades sinoviales están formadas parcialmente en los tejidos de la interzona, y parcialmente en el mesénquima sinovial, de modo que las superficies articulares están compuestas centralmente de las capas condrógenas de las interzonas, y en la periferia estarían construídas de tejidos similares que originalmente formarían parte del pericondrio intracapsular. Conforme se van ampliando más las cavidades sinoviales, una gran proporción del pericondrio se condrifica formando cartílagos articulares, y las grandes porciones de las superficies en la mayoría de las articulaciones son formadas de esta manera. Cerca de las márgenes de las superficies articulares se aprecia una zona de transición entre las superficies articulares y el pericondrio, que va progresando sobre los cartílagos embrionarios siempre que la superficie articular también se encuentre en el proceso de extensión, pero después se estabiliza formando una zona de transición del adulto.

En el estadío de licuefacción los tejidos que forman las superficies todavía no están condrificados, de modo que las capas condrógenas de las interzonas todavía son reconocibles como tales, y de forma similar, en donde las cavidades se están formando en el mesénquima sinovial, las superficies articulares todavía están recubiertas del pericondrio. Cuando se produce la condrificación completa los restos de tejidos licuefactados de la interzona o de la membrana sinovial llegan a formar, como ya hemos visto, una delgada capa fibrilar superpuesta sobre el cartílago, y que contiene células aplanadas, algunas de ellas picnóticas o reducidas a detritus. Después estas células aplanadas desaparecen de modo que si las superficies articulares

han entrado en contacto en el curso de preparación del material no se produce por esto ningún cambio llamativo de tipo celular, puesto que la estructura del cartílago se puede seguir desde un elemento de articulación a otro".

Opina que las dos capas condrogénicas densas de las interzonas son destinadas a formar las superficies articulares de la articulación.

BEAU y **Cols. (1952)**, encontraron elementos esqueléticos de la muñeca que presentaban una forma similar a su forma definitiva a los 25 mm.

GRAY y **Cols. (1957)** afirman lo siguiente: "Esqueleto del antebrazo. Período fetal. La cresta antero-posterior de la superficie distal del radio fué identificada en un especimen de 50 mm. El proceso estiloides del cúbito todavía tenía forma de cayado a los 90, 95 y 106 mm. La curvatura era mucho menos marcada a los 83 mm. y en otros fetos a los 95 mm. El proceso estiloides era recto a los 110, 125 y 126 mm. Hasta donde se pudo determinar sin reconstrucciones, la primera articulación carpo-metacarpiana aparecía con superficies en forma de silla de montar a los 25 mm.

Esqueleto de la mano. Período fetal. El polo proximal del semilunar estaba bien definido a los 45 mm. El semilunar era el primero de los carpianos en evidenciar la invasión vascular. Un canal de cartílago había comenzado a entrar en el semilunar anterior y proximalmente a los 45 mm., y de nuevo bilateralmente a los 50 mm. Los canales de cartílago que se organizaban en los aspectos anterior y posterior estaban presentes constantemente en el semilunar a partir de los 65 mm.

Los canales de cartílago aumentaban considerablemente en número y complejidad en los especímenes más avanzados. El número

de aberturas vasculares en la superficie de cada elemento cartilaginoso era mayor, y las anastomosis parecían o parecen desarrollarse dentro de este elemento. Unos canales, en forma de túnel, ramificados, múltiples y arraigados también fueron encontrados. Los canales de cartílago aparecían en el pisiforme en el mismo momento que en la mayoría de los otros huesos carpianos y alcanzaron un grado similar de complejidad en los especímenes más avanzados...".

"En la articulación distal radio-cubital de 35 mm., la superficie articular del cúbito parecía estar recubierta de pericondrio, mientras que la superficie articular del radio no tenía este recubrimiento. La interzona era homogénea a nivel proximal, pero su parte central era más laxa a niveles distales. En la primera articulación carpo-metacarpiana, las superficies en forma de silla no están en contacto, y una fosa resultante en la superficie proximal del primer metacarpiano estaba llena de un tejido avascular de disposición laxa...".

"A los 58 mm. la fusión escafo-central estaba completa, de modo que el central ya no era distinguible. Esto también era cierto a los 60 y 61 mm., pero un central relativamente grande, y libre en su margen posterior fué observado en un feto de 73 mm.".

HOLLINSHEAD (1958) observa, que la fusión del semilunar y piramidal es el tipo más común de fusión congénita en el carpo adulto.

LEWIS (1970) hizo la observación, algo sorprendente, de la fusión de los esbozos cartilaginosos del semilunar y piramidal en dos fetos (79 y 93 mm.). Esta coalescencia podría persistir incluso hasta el comienzo de la osificación.

La cuestión de si el cúbito interviene o entra a formar parte de los elementos óseos articulares de la muñeca en algún momento del desarrollo embriológico o fetal, es una cuestión ampliamente debatida.

Además, el hecho de que la estiloides cubital varía mucho en longitud, refleja su historia filogenética y del desarrollo.

Así, para **WHILLIS (1940)**: "En un embrión humano de 30 mm., el cartílago de la estiloides cubital es largo y curvo y está separado del cartílago piramidal por un disco articular bien señalado que se parece en todo sentido al observado en donde posteriormente se van a formar las articulaciones sinoviales.

El mesénquima entre la cabeza del cúbito y el piramidal se verá protegido de las contrapresiones aplicadas por los cartílagos en crecimiento gracias a la aposición de la estiloides cubital frente al piramidal. En el estadío de 125 mm., el proceso estiloides del cúbito es mucho menor en comparación con el tamaño de la cabeza de lo que fue a los 30 mm. Está separado del piramidal por un intervalo considerable y no está tan curvado como en el estadío anterior de formación. El crecimiento del radio aparentemente ha empujado los elementos carpianos en sentido distal alejándolos del cúbito que parece crecer algo más lentamente que el radio. Entre los elementos carpianos individuales y entre el extremo inferior del radio y el carpo, los discos articulares han experimentado la condrificación y los elementos están unidos a través de las líneas de articulación por cartílago primitivo. Entre la cabeza del cúbito y el piramidal, sin embargo, en donde la aposición anterior de la estiloides cubital frente al carpo ha protegido el mesénquima de la presión, no ha sufrido condrificación sino que se ha modificado formando un disco articular de la articulación inferior radio-cubital. El aiejamiento de la estiloides cubital del piramidal, ha resultado de la ausencia de presión sobre el disco articular, originalmente

presente entre estos dos elementos. El mesénquima del disco no ha sufrido condrificación sino que se ha activado incorporándose en el ligamento medial de la articulación de la muñeca".

GRAY y **Cols. (1957)** expusieron: "Durante todo el período fetal, el proceso estiloideo del cúbito mantiene una estrecha relación con la cavidad de la articulación de la muñeca. Aunque el disco tendía cada vez más a excluir el proceso estiloides de la cavidad, incluso a término, una pequeña porción del proceso quedaba directamente adyacente a la cavidad. La superficie a este nivel estaba recubierta por un delgado pericondrio fibroso. Habitualmente un grueso pliegue fibroso y pliegue sinovial fueron encontrados sobresaliendo en la cavidad a un nivel justamente distal al proceso estiloides".

LEWIS en **1965**, en su trabajo: "Evolutionary Change in the Primate Wrist and Inferior Radio-Ulnar Joints", afirma que: "...La articulación radio-cubital inferior sinovial de los primates antropoides, presenta una modificación llamativa de la misma articulación de la muñeca: un menisco intraarticular, con un margen libre cóncavo dirigido en sentido radial, surge en el intervalo entre el cúbito y el carpo".

En relación con las articulaciones adultas dice:

"Las articulaciones adultas. El cúbito se ha retirado más de su primitiva articulación con el carpo y ya no se presenta por medio del orificio de un menisco.

Pero incluso en el homo, la curva contínua de la superficie articular superior presenta una abertura: la abertura que conduce al receso preestiloideo.

La superficie articular superior de la articulación de la muñeca humana, por lo tanto, es una estructura compuesta, formada

por una amalgama de tres estructuras: la superficie articular del radio, el disco triangular articular y el menisco de los primates antropoides. El último componente se ha convertido en aquella porción de la superficie situada en contacto con la cara articular piramidal.

Las variaciones en tamaño del estiloides cubital humano, están asociadas con variaciones correspondientes en el receso preestiloideo que puede sobresalir más o menos horizontalmente desde la cavidad articular de la muñeca, o bien puede estar alineado en sentido más vertical".

"El Feto Humano. En los dos especímenes (15 y 16 cm. de longitud C.R.) que hemos estudiado por disección: el estiloides cubital se acerca mucho al piramidal y el homólogo interpuesto del menisco del primate era más claramente aparente como una entidad desigual con un margen más claramente definido de lo que se observa en el adulto.

Este margen delgado y libre estaba en íntimo contacto con la superficie inferior del disco triangular articular y formaba una entrada similar a una válvula, que admitía libremente una sonda al receso preestiloideo y proceso estiloides adyacente. El estudio de secciones seriadas transversas de la mano y antebrazo de un feto de 24 cm. de longitud, cabeza-cola confirmaron estos hallazgos.

Las secciones seriadas coronales de un feto de 13 cm. también demostraron el receso preestiloideo con una margen de entrada bien definida y un homólogo similar a una solapa en el homólogo del menisco de los primates, con una unión en las secciones más anteriores con respecto al semilunar.

Estas secciones revelaron el gran grosor de la cuña triangular del tejido que interviene entre el cúbito y el

piramidal y que contiene el estiloides cubital y el receso preestiloideo.

La membrana sinovial que limitaba el receso era extremadamente vascular.

La articulación de la muñeca en el Hombre. La superficie articular superior está formada de tres componentes: el radio, el disco triangular articular y el homólogo del menisco de los primates. Estos últimos dos componentes están bastante bien mezclados, lo cual oculta hasta cierto punto la identidad de la porción más medial de la cavidad receptiva (la parte que establece contacto con el piramidal) como el homólogo del menisco en los primates. La abertura limitada por el menisco permanece en el hombre como la entrada al receso preestiloideo.

Este divertículo sinovial establece una relación con el proceso estiloideo cubital y quizá invierte su porción inferior, en cuyo caso la descripción, de una ocasional forma tubular revestida de sinovial que puede ser absorbido por el ligamento lateral interno de la articulación de muñeca, resulta más clara".

LEWIS (1969) afirma que: "Las especializaciones de la articulación de la muñeca tienen una profunda significación en desentrañar la historia evolutiva del hombre".

LEWIS y Cols. (1970 a) al tratar de la evolución de la articulación radio-carpiana dicen:

"Los primates, con la excepción de los primates antropoides, conservan un patrón primitivo de la articulación de la muñeca en los mamíferos: la extremidad inferior del cúbito participa en la articulación, formando articulación con los huesos piramidal y pisiforme. Los monos presentan esta disposición y además presentan un grado variable de sofistificación de la articulación

sinovial inferior radio-cubital (incorporando la cabeza cubital neomórfica) en el sitio primitivamente ocupado por una sindesmosis. Todos los primates antropoides poseen una articulación radio-cubital inferior sinovial completamente elaborada. La articulación carpiana primitiva del cúbito se ha convertido en el llamado proceso estiloides (con frecuencia un término inadecuado) que se sitúa enteramente separado del pisiforme, y parcialmente separado del piramidal por un menisco. Alrededor de la margen anterior cóncava del menisco, la cavidad articular pisiforme-piramidal se sitúa en libre comunicación con la cavidad articular de la muñeca. El menisco, unido por detrás al radio y anteriormente al semilunar, por lo tanto aisla parcialmente el proceso estiloideo cubital que aún participa en la articulación en su propio compartimento sinovial proximal, comunicando dentro de la concavidad del menisco con la propia articulación de la muñeca, pero completamente separado de la articulación inferior radio-cubital.

La articulación humana es básicamente similar a la del gorila pero ofrece un amplio rango de variaciones que afectan al proceso estiloideo cubital y el receso preestiloideo (el compartimento proximal de la articulación). Las formas variantes de la articulación humana son fáciles de interpretar a la luz de la historia filogenética que presentamos aquí. Parecen existir pocas dudas de que la construcción peculiar de la articulación de la muñeca entre los homínidos (es decir, la superfamilia que incluye al hombre y los grandes primates antropoides) es una especialización asociada con el método de locomoción arboreal conocido como braquiación. Además existen amplias evidencias de que la braquiación ofreció un aprendizaje esencial a la postura bipedal característica del hombre.

El divertículo proximal de la articulación: el receso sinovial preestiloideo es una característica normal y constante de la articulación humana de la muñeca. La entrada en el receso

lógicamente se encuentra adyacente al vértice del disco triangular articular. La abertura puede encontrarse disimulada por vellosidades sinoviales, pero admite libremente una sonda roma. El tamaño de la cavidad varía considerablemente pero siempre se aproxima al aspecto anterior del proceso estiloideo cubital. Cuando el proceso estiloideo cubital realmente está rodeado del receso o cuando sobresale en el receso, está revestido de cartílago articular. El estiloides cubital, de hecho, varía mucho en longitud, reflejando su historia filogenética (y del desarrollo) de una retirada o separación progresiva del carpo. Por lo general, cuando el proceso estiloideo cubital es corto, sobresaliendo poco o sin sobresalir en sentido distal con respecto a la cabeza del cúbito, no está revestido de cartílago; son los procesos estiloides cubitales largos y/o reforzados los que forman una invaginación en el receso preestiloideo y los que están recubiertos de cartílago articular. Ocasionalmente el menisco puede conservar una identidad individual en el hombre pero normalmente está claramente fundido con la superficie articular proximal.

Ya hemos señalado que el gibbon y en los primates africanos antropoides grandes, las cavidades articulares pisiforme-piramidal y de la muñeca están en comunicación libre alrededor de la margen anterior de los meniscos, en donde están en relación con el pisiforme. Una disposición similar puede ocurrir en la articulación humana. Con más frecuencia, sin embargo, la cavidad articular pisiforme-piramidal está separada de la cavidad articular de la muñeca. Esto ocurre por unión secundaria del homólogo del menisco al piramidal; una disposición análoga también ha sido observada en el orangután".

Más tarde **LEWIS (1970)** en su trabajo "The Development of the Human Wrist Joint during the Fetal Period", afirma: "En las etapas embrionarias tempranas, el cúbito tiene un contacto amplio con el carpo, y para el final de la vida embrionaria, cuando su

extremidad inferior está modelada formando una cabeza y un proceso estiloideo, sólo la segunda parte conserva su contacto con el piramidal (y provisionalmente con el pisiforme)".

Continúa diciendo: "...Posteriormente a la cavitación entre el radio y el carpo (30-37 mm. C.R.) y entre el cúbito y el piramidal y entre el pisiforme y el piramidal (45 mm. C.R.), el proceso estiloideo cubital se retira o pierde su contacto con el carpo.

Este retiro de participación directa en la articulación de la muñeca ha llamado la atención debido a la manera muy llamativa en la que se recapitula la filogenia: es bien conocido que los homínidos se caracterizan peculiarmente por una pérdida de la articulación primitiva (persistiendo en otros primates) entre el cúbito por un lado y los huesos pisiforme y piramidal por otro".

De tal forma que para los 64-120 mm., "Período de retiro del cúbito del carpo, con la elaboración del menisco intraarticular y el receso preestiloides", dice **LEWIS (1970)**: "...Incluso al comienzo de este período, el cúbito ya se había separado del piramidal y una masa considerable de mesénquima condensado de sección triangular intervenía ya entre los dos. Esta masa era el homólogo del menisco.

Estaba en continuidad (y presumiblemente era derivado) con el mesénquima denso señalado en el período anterior entre el cúbito y el pisiforme y el tejido situado distalmente con respecto al esbozo del disco triangular articular, que en algunos especímenes en el período anterior contenía un cartilaginoso intermedium antebrachii".

"...El receso sinovial preestiloideo ya estaba empezando a aparecer en el comienzo de este período, en la forma de una prolongación desde la cavidad de articulación de la muñeca, y al

final de este período había alcanzado un tamaño importante, extendiéndose en el mesénquima suelto en forma de jalea anteriormente con respecto al proceso estiloideo cubital.

En dos especímenes (93 y 94 mm.) el proceso estiloideo cubital no se había retirado del carpo, y formaba una articulación mediante la cavidad articular de la muñeca con el piramidal.

En otros dos ejemplos (79 y 93 mm.) los esbozos cartilaginosos del semilunar y piramidal estaban fundidos.

Es evidente en este estudio que el retiro normal del cúbito, del carpo puede verse enlentecido atavísticamente o arrestado durante la ontogenia humana ya que en un feto de 93 mm. y otro de 94 mm. el proceso estiloides cubital aún formaba una articulación con el piramidal, esta situación puede incluso persistir en la vida adulta.

Similarmente las variaciones en la extensión de este retiro y el grado de desarrollo del receso preestiloideo sinovial determina si el proceso estiloides cubital ahonda el receso, y también determina si está o no cubierto de cartílago articular.

La persistencia del receso preestiloideo en el hombre, puede estar relacionado con la necesidad continua de una bolsa sin salida en la articulación, en donde la membrana sinovial no está sometida a presión".

6. MEMBRANA SINOVIAL.

LUSCHKA (1858) observa que: "...La sustancia intercelular se fluidifica y ésta se extiende también por las células que pierden sus granulaciones, se inflaman y se vuelven cada vez más blandas

y voluminosas. El contenido fluído de la célula es expulsado del cuerpo celular bajo la forma de una gotita albuminosa. La sinovia es el resultado de la fusión de la sustancia intercelular y de la exudación o expulsión del fluído albuminoso".

Este autor llama mesénquima sinovial a la zona de tejido menos condensado, todavía poco desarrollado, que se encuentra entre la cápsula y el pericondrio extracapsular.

Sin embargo en la teminología de **HAGEN-TORN (1882)** se llama mesocondrio vascular.

Por otro lado, la naturaleza conectiva del revestimiento sinovial, membrana sinovial, fue demostrada por primera vez por **HUETER (1866).**

Esta opinión fué apoyada por los estudios de **REYHER (1874), HAGEN-TORN (1882)** y **HAMMAR (1894).**

Así **BERNAYS (1878)** y **HAGEN-TORN (1882)** dicen: "Las estructuras intracapsulares hasta donde alcanzan los conocimientos, están todas formadas de condensaciones del mesénquima sinovial".

BERNAYS (1878), SCHULIN (1879), BARDEEN (1905) y posteriormente **EBERL-ROTHE** y **SONNENSCHEIN (1950)** consideran que "las estructuras intraarticulares, tales como el tejido sinovial, meniscos, etc. son de origen blastemático".

SCHUSTER (1878) llegó a sugerir "que tales estructuras son derivados capsulares".

RETTERER (1902) considera que: "El tejido de los discos intercartilaginosos que persiste entre la periferia de las superficies articulares, por una parte, y entre la cápsula y los ligamentos, de otra, sirve, como se sabe, para el desarrollo de

las membranas sinoviales. Nosotros hacemos abstracción en este estudio de las articulaciones portadoras de meniscos. En los cortes longitudinales, el esbozo de la sinovial se presenta bajo la forma de un pliegue triangular cuya base es continua fuera con la cara interna de la cápsula, mientras que el vértice se prolonga más o menos lejos de las superficies articulares".

"...En los embriones jóvenes la membrana sinovial y sus prolongamientos están constituídos por tejido conjuntivo reticulado de mallas llenas de hialoplasma y conteniendo una gran riqueza vascular. Un poco más tarde se perciben las arrugas o bandas cuya base está implantada sobre la sinovial, mientras que el cuerpo está libre en la cavidad articular. La estructura de este pliegue o banda es la de un tejido reticulado con mallas llenas y en parte vacío de hialoplasma. ¿Cómo se forman estos pliegues o franjas?. Su persistencia en las articulaciones embrionarias o fetales, su persistencia en el adulto, no permiten considerarlos como producciones patológicas.

Los pliegues o las franjas de la sinovial no son más que regueros de estos discos intercartilaginosos que persisten en ciertos puntos y desaparecen en otros por fusión celular".

Resulta sorprendente, pero en **1928 CLARK** y **LE GROSS** afirmaron que "las cavidades tienen un revestimiento auténticamente mesotelial".

SIMON (1923) considera que: "La membrana sinovial se diferencia de la capa interna de la cápsula a los 50 mm.".

LANGER (1929) indicó que: "La estructura de la superficie sinovial de alguna región en concreto depende del ritmo de extensión de la cavidad sinovial, además de la naturaleza del substrato sobre el cual se apoya esta superficie".

En 1933 **KEITH** insistió en que la membrana sinovial tiene su origen en el pericondrio y es de naturaleza cartilaginosa.

Para **DAVIES (1945)** y **DAVIES** y **EDWARDS (1948)**, la red vascular subyacente a las células de la superficie deberían ser incluídas en la definición de membrana sinovial.

Para **HAINES (1947)** "...El mesénquima sinovial da lugar a las porciones más centrales de la cavidad sinovial, a la sinovial y a los tejidos subsinoviales, así como a las estructuras intracapsulares, incluyendo a los ligamentos, tendones y fibrocartílago".

Este autor, de acuerdo con **LANGER (1929)** continúa diciendo: "...En el momento de la aparición inicial de la cavidad articular, las superficies sinoviales están desgarradas, pero en cuanto la extensión activa de la cavidad pierde ritmo incluso pasajeramente, la superficie queda alisada y está recubierta de una capa de células sinoviales. Para el estadío de 60-70 mm. la mayoría de las articulaciones han alcanzado las proporciones que van a tener en el adulto y las superficies sinoviales están formadas de una o dos capas de células sinoviales típicas situadas sobre el substratum vascular.

En las articulaciones menores, sin embargo, aún se aprecian evidencias de extensión en éste y posteriores estadíos.

En donde la superficie sinovial está superpuesta a las estructuras densas tales como los ligamentos y los tendones sin la intervención del tejido conectivo laxo, los tejidos sinoviales están poco desarrollados".

Para **DAVIES (1950)**: "La membrana sinovial es el último de los tejidos articulares que completa su diferenciación y, al compararse con las estructuras capsulares y los elementos esqueléticos, es la menos especializada. En resumen, las

características significativas en el desarrollo de la membrana sinovial son su lentitud en conseguir su diferenciación total, su temprana y pronunciada vascularización, y la continuidad de su tejido con el condrógeno y más tarde de la capa osteogénica del periostio".

ANDERSEN y **BRO-RASMUSSEN (1961)** consideran "al mesénquima sinovial extendiéndose en forma de cuña entre las capas condrógenas en las porciones periféricas de la articulación, mostrando gradualmente un incremento vascular. Participa en la formación del aparato sinovial, tanto en la del tejido sinovial y subsinovial, como en la de estructuras intracapsulares, tales como los ligamentos". También supone que "en el aumento en la vascularización que se produce en este tejido después del estadío de 30 mm. tiene importancia con respecto al suministro de las capas condrógenas en la interzona avascular, siempre que no se haya producido la cavitación. Cuando eso ocurre se puede formar el líquido sinovial por transudación de estos vasos".

AREY (1962) afirmó que "...Las células de la superficie interior de la cápsula se aplanan formando un falso epitelio, llamado membrana sinovial".

BARLAND y Cols. **(1962)**, **GHADIALLY** y **ROY (1966)**, **WASSILEV (1972)** y **STOFFT** y **EFFENDY (1985)**, no encontraron en ningún estadío del desarrollo una lámina basal que limitara la capa sinovial a los tejidos subsinoviales.

Para **GARDNER (1963)** "...El mesénquima que rodea la articulación se vasculariza, y la cápsula y la mayoría de las estructuras intraarticulares (ligamentos, meniscos y membrana sinovial) se diferencian a partir del mesénquima".

Continúa diciendo: "...En los primeros momentos de la vida fetal, la membrana sinovial forma un revestimiento relativamente

liso con la red vascular subyacente".

WASSILEV (1972) realizó un estudio de microscopía electrónica, así como histoquímico de la membrana si[illegible]l en la rata afirmando que: "...Para el día 16 del período embrionario, en el centro de esta zona, que corresponde a la interzona articular, la condensación de mesénquima es observada. En la periferia se observan células mesenquimales con numerosas vacuolas. Dichas células representan el esbozo de la membrana sinovial. Se pueden observar células precursoras de las llamadas células A y B y a los 20 días es posible distinguirlas o diferenciarlas entre sí. Las células A son ricas en vacuolas, presentan actividad ATPasa positiva, lo que sugiere que son derivadas de la membrana celular externa. Las células B exhiben una gran zona de Golgi y grandes cantidades de RER. Otra forma celular intermedia, entre estos dos tipos, también ha sido encontrada. En todos los estadíos del desarrollo estudiados, la membrana basal estuvo ausente por debajo de las células de la capa sinovial".

HAMILTON y **MOSSMAN (1975)** opinan que: "...Las células que bordean las superficies articulares y la cápsula forman un mesotelio aplanado, la membrana sinovial".

MITROVIC (1978) precisa que: "...El tejido sinovial va a surgir de las células situadas entre la interzona y el blastema capsular".

Para **MOORE (1985)** "...El mesénquima entre los huesos en desarrollo, conocido como mesénquima interzonal, se diferencia donde tapiza la cápsula y las superficies articulares, y forma la membrana sinovial".

WILLIAMS y **WARWICK (1985)** precisan que: "...Producida la cavitación de la capa intermedia del mesénquima interzonal, el

mesénquima sinovial origina a continuación la membrana sinovial, y probablemente también da origen a todas las demás estructuras intraarticulares, como los tendones, ligamentos, discos y meniscos".

7. CAPSULA ARTICULAR.

La cápsula fibrosa articular ha sido también objeto de estudio de gran cantidad de investigadores que han intentado dar luz a sus orígenes y constitución, y merecen ser citados, por tal motivo.

BAER (1837) quien trabajando en el embrión de pollo afirmó que: "La cápsula articular es una formación blastémica, una continuación del pericondrio por encima de la región de la articulación".

BRUCH (1852) explica la formación de la cavidad articular, a través de una masa intermedia delgada que llama Rafe y dice: "Esta vaina fibrosa se engasta para formar la cápsula articular y los ligamentos".

Sugirió que "la cápsula fibrosa era una continuación del pericondrio a través de la región articular".

SCHULIN (1879), LEWIS (1901) y **BARDEEN (1905)** admiten y comparten las sugerencias de los autores anteriores.

Más tarde **HAGEN-TORN (1882)** descubrió que el mesénquima sinovial es de naturaleza vascular. Esto llevó a este autor a afirmar que "formaba una parte del mesénquima general, separada por el desarrollo de la cápsula articular, y que no formaba una parte del blastema avascular", de modo que este autor consideraba que la cápsula fibrosa era una formación completamente

extrablastémica.

RETTERER (1902) afirmó: "El esbozo esqueletógeno da origen también a los segmentos cartilaginosos, a las cavidades articulares, a la cápsula, y a los ligamentos".

SIMON (1923) se refiere a la cápsula articular como "una estructura producida por la interzona, cuyas células provienen de su capa celular externa. El anlage ocurre a los 18 mm.".

Para **LANGER (1929)** la cápsula articular está presente con anterioridad y posterioridad al estadío de 28 mm. (finales del horizonte XXIII).

TAURE (1930) está convercido de que "la cápsula y los ligamentos capsulares así como la sinovial articular, derivan del manguito pericondral que está uniendo los dos cartílagos próximos de la articulación".

De la misma opinión es **KEITH (1933)** para quien el pericondrio da lugar a la cápsula de la articulación.

PUJIULA (1943) afirma, atendiendo a dicha estructura fibrosa, que: "...La cavidad o hendidura de la articulación queda lateralmente limitada por tejido conjuntivo, transformado en la pared de la cápsula articular; esta pared diferencia su capa interna alrededor de la cavidad articular, para constituir la cápsula sinovial. Sobre la cápsula articular, periféricamente, se modifica el tejido conjuntivo tomando un carácter muy fibroso y compacto, para formar los ligamentos periarticulares".

DAVIES (1945) afirma que: "El pericondrio está en continuidad por encima de la cavidad articular en la forma de cápsula, mientras que el revestimiento de la cavidad presenta, por un lado, cartílago articular, y por otro lado, membrana

sinovial. La cápsula está compuesta de un tejido conectivo, relativamente avascular, resistente y poco elástico".

HAINES (1947), haciendo una entusiasta defensa de que la cápsula articular no deriva de los pericondrios articulares, afirmó que: "Si la cápsula fibrosa realmente representara el pericondrio, sería sorprendente encontrar otra capa, el pericondrio intracapsular encerrada dentro de aquélla. El pericondrio cerca de las articulaciones más grandes es perfectamente evidente a los 12 mm., mientras que la cápsula fibrosa sigue estando ausente a los 14 mm., y cuando aparece a los 16 mm., sus células están dispuestas en sentido longitudinal, mientras que las células del pericondrio son redondeadas. El desarrollo de la cápsula fibrosa, en forma de condensaciones en el tejido blastémico sobrante, cerca de la articulación, ha aislado una porción general, que va a formar el mesénquima sinovial y otra porción del pericondrio para formar el pericondrio intracapsular. El pericondrio intracapsular quedará parcialmente transformado en las porciones más periféricas del cartílago articular, mientras que el resto persiste toda la vida".

Su trabajo apoya la teoría de **HAGEN-TORN (1882)** ya que, según afirma, "en donde el desarrollo de las articulaciones no se ve complicado por estructuras vecinas es evidente que las cápsulas son nuevas formaciones".

Continúa diciendo: "Las cápsulas y los ligamentos fibrosos aparecen en la forma de condensaciones mesenquimales. En donde los tendones o los ligamentos están desarrollados o se desarrollan en íntima asociación con la cápsula, inicialmente no se pueden distinguir aquellos de ésta, pero después su estructura histológica se va diferenciado. Las estructuras articulares, tales como la cápsula, los ligamentos y la membrana sinovial, son derivadas del mesénquima sinovial".

GRAY y **Cols. (1957)** trabajando con embriones humanos y exponiendo los resultados en horizontes, observan que: Las cápsulas fibrosas diferentes de los ligamentos estaban incompletas o ausentes en la mayoría de las articulaciones durante el período embrionario. En un embrión de 26 mm. una cápsula celular fué observada en la porción inferior de la articulación distal radio-cubital y estaba en continuidad con el disco articular.

Para **AREY (1962)**: "La cápsula deriva del tejido externo, más denso, que es continuación del periostio".

GARDNER (1963) precisa que: "...El mesénquima que rodea la articulación se vasculariza, y la cápsula y la mayoría de las estructuras intraarticulares (ligamentos, meniscos y membrana sinovial) se diferencian a partir del mesénquima".

Para **GENIS (1970)**: "...El mesénquima que rodea los extremos de las piezas esqueléticas y la interzona es muy rico en vasos y se diferencia en la cápsula y estructuras intraarticulares".

HAMILTON y **MOSSMAN (1975)** consideran que: "El tejido mesenquimatoso que rodea la articulación en desarrollo y que se continúa con el pericondrio se diferencia para formar una membrana delgada que se transforma eventualmente en el ligamento capsular de la articulación. Luego de modificaciones tales como engrosamientos locales y cambios en la posición relativa da también origen a los ligamentos especiales".

MITROVIC (1978) trabajando con 43 embriones de rata, refiriéndose a la diferenciación de estructuras peri e intraarticulares, afirma que: "Las estructuras peri e intraarticulares tales como la cápsula articular, los meniscos y ligamentos se desarrollan del mismo modo que el mesénquima esqueletal".

"...En la rodilla se observó una condensación capsular en el día 16 que se extendía lateralmente hacia la rótula y sus ligamentos y que desaparecía de la vista en la región poplítea en donde fué encontrada incluso en el día 21 de gestación". Y continúa: "Las estructuras tales como tendones, ligamentos para y periarticulares y las cápsulas articulares van a formarse a partir de una condensación celular en el mesénquima vecino articular, en diferentes períodos del desarrollo".

WILLIAMS y **WARWICK (1985)**, de acuerdo con **GARDNER** y **GRAY (1950)** y **GARDNER** y **O'RAHILLY (1968)** exponen que: La capa intermedia de la interzona se une con el mesénquima general del miembro, que está vascularizado. A partir de éste se condensa una capa para formar la cápsula fibrosa de la articulación, que se desarrolla en continuidad con el pericondrio de los huesos relacionados con ella. Una capa más delgada de mesénquima vascular se incluye dentro de ella y representa el precursor de la membrana sinovial.

8. FORMACIONES LIGAMENTOSAS.

Los refuerzos ligamentosos de la articulación de la muñeca son comunes para las dos cámaras articulares, apareciendo ambas cubiertas por un verdadero manguito ligamentoso, en el cual podemos distinguir una serie de haces dispuestos en determinadas direcciones.

De la formación de los distintos elementos ligamentosos, merecen consideración especial los trabajos de investigadores tales como:

HENLE (1856) para el cual, "en ba[illegible] a la característica de que la pared del receso preestiloideo es muy vascular, derivó su descripción de una agregación de vasos sanguíneos que separaba el

ápice del disco triangular articular en dos láminas ligamentosas: el ligamentum subcruentum".

HENKE y REYHER (1874) describieron que en embriones de 18 a 20 mm., "...las fascias, ligamentos y cápsulas no pudieron ser reconocidas".

SCHULIN (1879) observó a los 27 mm. los esbozos de los ligamentos de los dedos.

RETTERER (1884) describió que todos los elementos carpianos y sus conexiones estaban presentes en un feto de 55 mm., tal como se encuentran en el adulto.

SUTTON (1887) explicó el origen de las estructuras intraarticulares, como el resultado del arrastre de dichas estructuras hacia adentro con la superposición de una capacidad de flexionar la articulación.

LEWIS (1901) a los 22 mm. (horizonte XXI), encontró engrosamientos para los ligamentos de la muñeca y dedos, así como ligamentos metacarpo-falángicos e interfalángicos.

LUCIEN (1907) hizo un estudio del desarrollo del ligamento anular anterior del carpo en el hombre:

"El ligamento anular anterior del carpo se insertaría dentro, sobre el pisiforme y la apófisis unciforme del hueso ganchoso, hacia fuera sobre los tubérculos del escafoides y del trapecio; pero mientras que las fibras superficiales vienen a pasar por encima del tendón del gran palmar, las fibras profundas alcanzan su punto de inserción pasando por debajo de este tendón.

En un feto de 33 mm., el esbozo del ligamento palmar del carpo es ya bien visible. Se presenta en esta época bajo la forma

de una estrecha banda celular entre la apófisis unciforme del hueso ganchoso y el tubérculo del escafoides donde ella parece venir a insertarse. Desde el escafoides partiría una pared secundaria que se dirige al hueso grande.

En los fetos de 49 y 65 mm. el ligamento palmar se separa esta vez del pisiforme y de la apófisis unciforme del hueso ganchoso, pasa por delante de los tendones flexores de los dedos, se repliega sobre sí mismo a nivel del flexor propio del pulgar, tapiza la cara posterior de los flexores y vuelve a insertarse al hueso ganchoso o se pierde a nivel de la base de los últimos metacarpianos. Además de esta formación, se constituye del lado radial del canal carpiano un segundo anillo fibroso contíguo al precedente y que une el tendón del gran palmar al escafoides y al trapecio".

Según **FALDINO (1921)** "los ligamentos y cápsulas de la articulación de la muñeca ya están diferenciados a los 35 mm.".

BEAU y **Cols. (1952)** describen un estadío similar del desarrollo a los 25 mm.

Para **CAREY (1922)** "...las estructuras intraarticulares quedan bien diferenciadas con respecto a la porciones periféricas y centrales del blastema intermedio antes del comienzo de la formación de la cavidad de la articulación".

POIRIER y **CHARPY (1911)** y **DESTOT (1926)**, reconocieron que los ligamentos volares eran independientes y con frecuencia estaban separados por encima del aspecto volar de la articulación capítulo-ulnar lo cual creaba un embolsamiento sinovial evidente. **GRANT** y **BOILEAU (1962)** eran también conscientes de estos hechos.

BRAUS (1921) describió los ligamentos volares de una manera diferente de **POIRIER** y **CHARPY (1911)** o **DESTOT (1926)**, siendo para

todos ellos fibras capsulares.

SOBOTTA (1968) describió los ligamentos volares de la muñeca como unas estructuras que constaban de dos conjuntos de ligamentos en forma de V formados por fibras capsulares. Las bases de ambos se situaban en los orígenes ligamentosos del radio, volar y cubitalmente, y los ápices se situaban en la superficie volar del cuerpo del hueso grande y semilunar respectivamente.

La rama más distal de la V se denominó ligamento volar arcuatum.

Otro ligamento volar que ha sido descrito por diversos autores es el ligamento radiado carpiano (ligamentum carpi radiatum) que sale de forma radiada desde la superficie volar del hueso grande a la superficie volar de los huesos escafoides, semilunar y piramidal **(DESTOT, 1926; SCHAEFFER, 1942; GARDNER y Cols., 1969; GOSS, 1973).**

La mayoría de los anatomistas han descrito la presencia de los ligamentos colaterales radial y cubital en el adulto **(SCHAEFFER, 1942; GARDNER y Cols., 1969; GOSS, 1973).**

Hay un acuerdo generalizado con respecto a la presencia del ligamento radio-carpiano dorsal. Este ligamento tiene su origen en la superficie dorsal y distal del radio y en la articulación radio-carpiana y se dirige oblícuamente sobre el semilunar hasta el aspecto dorsal del piramidal al cual está unido **(DESTOT, 1926; HOWITZ, 1940; SCHAEFFER, 1942; SOBOTTA, 1968; GARDNER y Cols., 1969; LEWIS y Cols., 1970 a,b; GOSS, 1973).**

El disco fibrocartilaginoso de la articulación de muñeca **(WHILLIS, 1940)** y los ligamentos interóseos del carpo en su momento de formación están rodeados de abundante tejido

mesenquimal vascular suelto o laxo aunque posteriormente se sitúan en íntima relación con las cavidades articulares **(HAINES, 1947).**

Del mismo modo, **HAINES 1947,** afirma que: "Las cápsulas y los ligamentos fibrosos aparecen en la forma de condensaciones mesenquimales. En donde los tendones o los ligamentos están desarrollados o se desarrollan en íntima asociación con la cápsula, inicialmente no se pueden distinguir aquéllos de ésta, pero después su estructura histológica se va diferenciando. Las estructuras articulares tales como la cápsula, ligamentos y membrana sinovial son derivados del mesénquima sinovial".

HAINES (1947) ha descrito las diferencias características en el desarrollo entre la cápsula fibrosa y los ligamentos: "En la cápsula fibrosa las células son pequeñas, aplanadas y dispuestas en cortas filas o dispersas entre haces de fibras onduladas; en los ligamentos, las células son cuboidales y están dispuestas en filas longitudinales entre los haces fibrosos".

Las descripciones tradicionales de la anatomía de la muñeca: **HOWITZ (1940), SCHAEFFER (1942), SOBOTTA (1968), GARDNER y Cols. (1969), GOSS (1973),** normalmente representan solamente las fibras capsulares superficiales de la articulación de muñeca.

GRAY y Cols. (1957) en "The Prenatal Development of the Skeleton and Joints of the Human Hand", hacen un estudio de los ligamentos en el período embrionario y en el fetal, diciendo:

"Período embrionario: Otros ligamentos estaban presentes como condensaciones celulares ya para el horizonte XX (21-23 mm.). Estos incluyen los ligamentos colaterales de algunas articulaciones proximales interfalángicas, los ligamentos interóseos metacarpianos, pisi-hamatum, radio-carpianos y colateral y el flexor retinaculum flexorium.

Período fetal: Como ya hemos observado en las condensaciones celulares del período embrionario, los ligamentos intercarpianos palmares eran más gruesos que los dorsales, y estaban en continuidad con un flexor retinaculum más delgado.

En un especimen de 35 mm. un ligamento estrecho y prominente se extendía distalmente desde el lado medial del hueso grande hasta el cuarto metacarpiano. Proximalmente este ligamento recibía contribuciones del ligamento pisi-hamatum, y distalmente estaba anclado también al tercer metacarpiano.

A los 65 mm. observamos que en el ligamento interóseo entre el escafoides y el ganchoso, muchas fibras (especialmente a nivel anterior) se extendían en sentido sagital al ligamento capsular y no en sentido transversal.

El ligamento radio-carpiano palmar, por lo general, constaba de dos porciones. Una porción se extendía como una banda distinta y redondeada hasta el semilunar. La otra porción distal y difusa llegaba hasta el hueso grande y desde allí salía un número variable de bandas hasta el piramidal y el hueso ganchoso. El ligamento radio-carpiano dorsal constaba principalmente de una banda directa desde el radio hasta el piramidal. A veces se les unía una banda del semilunar. Otra banda delgada con frecuencia pasaba desde el proceso estiloides del radio hasta el piramidal. Ninguna cápsula evidente entre éste y las fibras más proximales fué observada. En unos pocos especímenes, un ligamento delgado se extendía distalmente desde el escafoides hasta el hueso grande y trapezoides, y entonces, junto con una banda del semilunar se pasaba hasta el piramidal. Este presumiblemente es el ligamento arcuatum carpi dorsale de la I.N.A. y no fué encontrado en especímenes menores de 61 mm.".

ANDERSEN y **BRO-RASMUSSEN (1961)** están de acuerdo con la mayoría de los autores en que el mesénquima vascular sinovial

participa en la formación del aparato sinovial, tanto en la formación del tejido sinovial y subsinovial, así como en la formación de las estructuras intracapsulares, tales como ligamentos.

Para **AREY (1962)**, "los ligamentos se desarrollan como engrosamientos localizados de la cápsula".

Por su parte, **GARDNER (1963)** opina: "Las estructuras articulares tales como los ligamentos, surgen in situ y no experimentan ninguna migración de importancia filogenética".

LEWIS (1965) en su trabajo "Evolutionary Change in the Primate Wrist and Inferior Radio-Ulnar Joints", dice:

"En el hombre, al igual que en los otros primates, un fuerte ligamento atraviesa la zona desde el radio, adyacente a su proceso estiloideo, uniéndose a la parte frontal del carpo y particularmente al semilunar.

Este ligamento es claramente aparente sólo al contemplar la articulación desde el interior y pocas descripciones le han dado una importancia adecuada".

Y continúa diciendo: "El ligamento cúbito-carpiano palmar humano y el ligamento radio-carpiano palmar son estructuras significativas en toda la evolución de los primates".

En cuanto al origen de las estructuras intraarticulares **(GARDNER y O'RAHILLY, 1968)** consideran que: "Las estructuras articulares, tales como los ligamentos se desarrollan in situ y no experimentan ninguna migración de significado filogenético".

LEWIS y Cols. (1970a) estudiando la evolución de la articulación radio-carpiana y su comparación con otros primates,

se expresan así:

"Una familiaridad con los primates además del hombre también enfoca la atención sobre los elementos esenciales del aparato ligamentoso de la muñeca. En todo este grupo de animales, los únicos ligamentos realmente destacables son el cúbito-carpiano palmar y el radio-carpiano; su fuerza y su disposición obviamente están correlacionadas con la postura primitiva palmígrada de las articulaciones. Estos ligamentos son muy fuertes (particularmente el radio-carpiano) convergen desde el cúbito y radio sobre el semilunar, y se sitúan intracapsularmente sobre el aspecto flexor de la articulación; su tamaño considerable, por lo tanto, puede pasar desapercibido y aparentemente así ha sucedido a no ser que se observen desde dentro de la articulación. En los primates superiores el ligamento cúbito-carpiano se incorpora en gran parte con la margen anterior del disco articular triangular emergente, y el ligamento radio-carpiano palmar extiende su anclaje al hueso grande, convirtiéndose así en una estructura bifascicular".

Y continúan diciendo:

"También pueden ocurrir deficiencias en los ligamentos interóseos que unen el semilunar con el piramidal y escafoides, lo cual establece comunicación entre las articulaciones radio-carpianas e intercarpianas; estos ligamentos forman la mayor parte de la superficie articular distal de la articulación. En la serie de 50 disecciones notamos una perforación del ligamento semilunar-piramidal en 18, y perforación del ligamento semilunar-escafoides en 20".

LEWIS y Cols. (1970 a,b), reconocieron que los principales ligamentos de muñeca son intracapsulares, cuando empezó a formularse una imagen exacta de los ligamentos de la muñeca, pero no explicaron como estos ligamentos intracapsulares participan en

la función mecánica del carpo.

Demostraron con sus disecciones que:

"El ligamento radio-carpiano palmar o volar es una estructura masiva, gruesa y diferente, que es intracapsular, subdividida en dos bandas extremadamente fuertes sobre su aspecto interno. No es ni mucho menos una lámina membranosa plana, tal como sugieren la mayoría de los textos, ésta es una impresión errónea que surge de la observación de la articulación solamente desde el exterior. Surge este ligamento desde una impresión grande y lisa sobre el aspecto anterior del proceso estiloideo del radio. Sorprendentemente, esta faceta casi invariablemente no ha estimulado ningún comentario. Las dos bandas se unen al aspecto anterior del semilunar y el hueso grande. En su trayectoria intracapsular está alojado en el surco (frecuentemente revestido por cartílago) sobre el hueso escafoides, proximal a su tubérculo; el aspecto anterior cóncavo del escafoides, en efecto, está moldeado por el ligamento.

El ligamento intracapsular cúbito-carpiano palmar, que es más variable, ha perdido en gran parte su identidad individual primitiva al confundirse con la margen anterior del disco articular triangular. Cuando se abre la articulación dorsalmente se tiene la impresión de que el ángulo antero-lateral del disco tiene una unión considerable con la parte frontal del semilunar; se presenta como una protusión o saliente prominente recubierto de tejido sinovial en la articulación de esta región. La disección de esta masa revela que contiene una cantidad variable de fibras ligamentosas que surgen de la fosa entre la cabeza y el proceso estiloides del cúbito (junto con el disco triangular articular) y que está unido distalmente al semilunar.

Las descripciones clásicas subrayan invariablemente la presencia de ligamentos colaterales radial y cubital, una noción

que parece ser justificada por el aspecto que ofrecen las secciones coronales. De hecho, el hombre no posee entidades separadas que justificara esta descripción. Es cierto que en donde el masivo ligamento radio-carpiano palmar forma un surco sobre el hueso escafoides, la cápsula fibrosa que lo reviste está unido al tubérculo escafoides. Esto puede dar la impresión errónea de un importante ligamento colateral aquí, de hecho, no hay más que una especialización de la cápsula fibrosa en esta situación. De forma similar, hay pocos datos que justifiquen el concepto de un ligamento colateral cubital definido que surja desde el extremo del proceso estiloideo cubital, se ha demostrado arriba que este proceso, con frecuencia, es libre de toda unión ligamentosa, que está revestido de cartílago articular, y sobresale en el receso sinovial preestiloideo. Cuando la articulación pisiforme-piramidal está cerrada o aislada de la articulación radio-carpiana, la separación ha sido efectuada por la unión del homólogo del menisco con el piramidal; en estos casos se observa una unión reforzada entre las superficies articulares proximal y distal, lo cual, quizás, justifique la descripción de al menos la banda cúbito-piramidal de un ligamento colateral cubital.

La cápsula fibrosa dorsal es relativamente delgada pero presenta una cinta o banda engrosada, el ligamento radio-carpiano dorsal, que discurre desde el radio hasta el piramidal".

LEWIS (1970) en su trabajo "The Development of the Human Wrist Joint during the Fetal Period" al escribir sobre el período de establecimiento de las cavidades articulares radio-carpianas y cúbito-carpianas (35-60 mm. C.R.) afirma: "En un especimen de 48 mm. el ligamento palmar radio-carpiano muy prominente fué observado y surgía desde el radio y se separaba formando dos bandas unidas a los aspectos anteriores del semilunar y hueso grande. Una banda similar pero más delgada (el ligamento dorsal radio-carpiano), cruzaba a través del aspecto posterior de la

articulación del radio al piramidal.

El ligamento palmar cúbito-carpiano, una evidente entidad separada en los primates inferiores, resultó tomar la forma de un haz de desarrollo variable de fibras que atravesaba desde la base del proceso estiloides cubital al semilunar; este haz se fundía imperceptiblemente con el tejido condensado del disco articular triangular en desarrollo.

Ningunos haces especializados indicativos de los ligamentos colaterales ni radial ni cubital pudieron ser observados.

A los 64-120 mm. C.R., (período de retiro del cúbito del carpo con la elaboración del menisco intraarticular y el receso preestiloides), observa en dos especímenes (79-93 mm.) que los ligamentos radio-carpianos palmar y dorsal están bien señalados y un ligamento cúbito-carpiano palmar menos marcado".

Como fué descrito por **LEWIS** y **Cols. (1970 a)**, "las etapas fetales ofrecen pruebas convincentes de que los únicos verdaderos ligamentos accesorios de la articulación de la muñeca son: el radio-carpiano anterior (del radio al semilunar y hueso grande), radio-carpiano posterior (del radio al piramidal) y el variable ligamento cúbito-carpiano palmar (del cúbito al semilunar)". Observaciones esencialmente similares en el período fetal son señaladas por **GRAY** y **Cols. (1957)** y por **LANDSMEER (1968).**

Para **HAMILTON** y **MOSSMAN (1975)** en su "Embriología Humana": "El tejido mesenquimatoso que rodea la articulación en desarrollo y que se continúa con el pericondrio se diferencia para formar una membrana delgada que se transforma eventualmente en el ligamento capsular de la articulación".

O'RAHILLY y **GARDNER (1975)**, en su estudio sobre extremidades de embriones humanos afirman que:

"Estadío 19 (16-18 mm., 48 días): están comenzando a condensarse los ligamentos.

Estadío 20 (18-22 mm., 51 días): muchos ligamentos están presentes en la forma de condensaciones celulares: el radio-carpiano, el colateral de la muñeca, el pisi-hamatum, el interóseo.

Estadío 21 (22-24 mm., 52 días): la mayoría de los ligamentos, incluyendo el disco articular, están presentes en la forma de condensaciones celulares".

En **1978 MITROVIC**, en su trabajo: "Development of the Diarthrodial Joints in the Rat Embryo", observa que: "Las estructuras peri e intraarticulares tales como la cápsula articular, los meniscos y ligamentos se desarrollan del mismo modo que el mesénquima esqueletal.

Las estructuras, tales como tendones, ligamentos para y periarticulares y las cápsulas articulares van a formarse a partir de una condensación celular, en diferentes períodos del desarrollo".

Para **MOORE (1985)**, "el mesénquima entre los huesos en desarrollo, conocido como mesénquima interzonal, se diferencia periféricamente y da lugar a los ligamentos capsulares y a otros ligamentos".

TALEISNIK (1976), **MAYFIELD** y **Cols. (1976)** y **KUHLMANN** y **Cols. (1984)** localizan el ligamento cubital colateral entre el extremo del proceso estiloideo cubital y el aspecto medial del piramidal.

GARCIA-ELIAS y **DOMENECH-MATEU (1987)** trabajando en 18 manos en sección seriada de fetos de 35-115 mm., no lo encontraron. Opinan con respecto a lo anterior: "Sin embargo, las secciones

frontales revelan que el tejido en cuestión no tiene orientación de fibras longitudinales (tal como se encontró en los ligamentos fuertes) sino una red articular irregular de fibras, lo cual implica un elevado grado de elasticidad".

PALMER y **WERNER (1981)** y **MOHIUDDIN** y **ZANJUAN (1982)** describen el ligamento interóseo radio-cubital volar como una colección de fibras que tiene su origen en el estiloides cubital y que toma un curso lateral hasta su inserción en el margen anterior del radio.

Sin embargo, **GARCIA-ELIAS** y **DOMENECH-MATEU (1987)**, tampoco lo encontraron. "En lugar de esto, podemos encontrar el receso preestiloideo que ocupa la parte medial del lugar donde deberíamos haber encontrado este ligamento".

GREEN (1982), sobre el ligamento volar cúbito-carpiano que se dice tiene su origen en el aspecto anterior del cúbito, señaló, sin embargo, que las secciones sagitales revelan que este ligamento tiene su principal origen en el aspecto anterior del disco.

Este hecho fue confirmado por **GARCIA-ELIAS** y **DOMENECH-MATEU (1987)**, opinando que este hecho tiene importantes implicaciones en el comportamiento biomecánico del carpo durante la pronación-supinación.

9. LIGAMENTO TRIANGULAR DE LA MUÑECA. DISCO ARTICULAR.

Este ligamento es una lámina triangular de tejido conjuntivo fibroso que aumenta la superficie articular de la cavidad sigmoidea del radio con la que forma un ángulo diedro abierto hacia arriba y adentro.

Por su significación haremos mención aparte. Habiendo sido ampliamente tratado a lo largo de la historia por los diversos autores.

Las primeras descripciones del disco articular de la muñeca como una estructura fibrocartilaginosa, interpuesta entre la articulación inferior radio-cubital y radio-carpiana de forma triangular, extendiéndose desde el margen medial del extremo inferior del radio y unido al proceso estiloides cubital, hechas por **WEITBRECHT (1829), HENLE (1856) y FICK (1911)** han sido generalmente admitidas desde hace tiempo.

Así **HENLE (1856)** describía una hendidura apical del disco articular en las láminas superior e inferior, la primera unida a la raiz del proceso estiloides cubital, y el inferior continuando para formar parte de la superficie articular curva; una agregación de vasos sanguíneos entre las dos laminillas ligamentosas le indujo a aplicar el término "ligamentum subcruentum".

LEBOUCQ (1884) trató el disco articular y sus relaciones con los cartílagos adyacentes. Encontró su esbozo a los 25-30 mm. y encontró el proceso estiloideo del cúbito en forma de cayado en este momento. Este autor describió dos fascículos del disco articular a los 4 meses y encontró el ligamento triangular en el inferior. El ligamento triangular fué encontrado de forma constante en fetos de los meses 3º. y 4º.

TESTUT (1904) y **POIRIER** y **CHARPY (1911)** describieron un fondo de saco sinovial (receso preestiloideo) que se extendía desde la cavidad de la articulación de la muñeca propiamente dicha para establecer relación con el proceso estiloides cubital, es decir que ocuparía una situación similar a la agregación de vasos sanguíneos señalados por **HENLE (1856).**

La existencia de este divertículo sinovial ha sido

confirmada en arteriografías por **KESSLER** y **SILBERMAN (1961)** en su trabajo "An Experimental Study of the Radio-carpal Joint by Arthrography".

Se sabe que la oquedad radiográfica ocasionalmente es observada en la región adyacente al extremo del proceso estiloideo cubital **(OLIVIER, 1962).**

TAURE en **1930** en su "Manual de Embriología Humana" expone: "Todas las articulaciones son diartrosis, quedando la cavidad articular, según ya expusimos, por reabsorción del disco intermediario. No obstante, pueden quedar en alguna de ellas restos de dicho disco, como son, el ligamento triangular en la muñeca".

GRAY y **Cols. (1957)** en su trabajo: "The Prenatal Development of the Skeleton and Joints of the Human Hand" dicen: "En un embrión de 28 mm. el tejido entre el cúbito y el disco articular estaba más laxo que en especímenes anteriores.

Una condensación para el disco articular fué encontrada en el período embrionario. Era principalmente fibrocelular a los 50 mm., aunque su parte central no estaba tan densa como los ligamentos o los tendones. Un aspecto que sugería matriz cartilaginosa fué observada en el lado lateral a lo 58 mm. Esta matriz parecía estar en continuidad con la del radio. Esta característica, por lo general, estaba presente en especímenes mayores. Por lo tanto, a los 61 mm., la parte del disco más próxima al radio parecía tener una matriz cartilaginosa, mientras que la porción cerca del cúbito tenía un aspecto ligamentoso. Para los 83 mm., la matriz era más extensa y en el resto del período fetal, gran parte del disco se parecía al fibrocartílago temprano. El tejido sinovial no recubría la superficie distal del disco articular en ninguno de los especímenes examinados".

LANZ y **WACHSMUTH (1959)** y **KAUER (1975)**, opinan que todo el proceso estiloides cubital está involucrado en la inserción del disco articular.

LEWIS (1965) con respecto a la evolución de la articulación inferior radio-cubital en el primate, afirma: "...La cápsula inferior de la nueva diartrosis que ha sido ampliada gracias al desarrollo de la cabeza cubital neomómorfica, se convierte en el disco triangular articular".

KAUER (1968,75) ha considerado otros elementos anatómicos, todos en relación directa con el disco articular como por ejemplo: el ligamento colateral cubital, los ligamentos radio-cubitales dorsal y volar, la vaina del músculo extensor carpi ulnaris, el homólogo del menisco cúbito-carpiano, como componentes de un sistema fibroso extenso que se extiende del radio hasta la base del quinto metacarpiano . Este autor, en **1975**, opina: "El ligamentum subcruentum es claramente distinguible como un área areolar entre las inserciones del disco en el proceso estiloideo cubital y el capitulum. A nivel más volar, la parte ya formada de la hendidura de la articulación radio-carpiana da la impresión de que la separación del proceso estiloideo cubital desde el carpo conduce a la formación de un receso.

La descripción tradicional del disco articular como una conexión triangular radio-cubital es incompleta, y por lo tanto, poco satisfactoria. Nuestros hallazgos tienden hacia la conclusión de que el disco articular tiene que ser considerado como un extendido sistema fibroso que tiene su origen en el extremo distal del radio y que alcanza la base del quinto metacarpiano. En este curso el sistema está unido al cúbito, al piramidal y al hueso ganchoso. Las fibras más proximales están unidas al aspecto cubital de la cabeza del cúbito y las fibras orientadas en dirección distal están unidas al proceso estiloideo

cubital. Todo el proceso estiloideo cubital está involucrado en esta inserción. Las fibras insertadas en el aspecto dorsal del proceso estiloideo cubital envuelven el tendón del músculo extensor carpi ulnaris en la forma de una vaina. Esta vaina establece el sistema fibroso del disco que alcanza hasta la base del quinto metacarpiano. Estratigráficamente el extensor carpi ulnaris se localiza dentro de la capa profunda de la fascia antebraquial. Puesto que el área del disco está bordeada por una capa profunda de fascia antebraquial, la vaina del tendón del extensor carpi ulnaris forma inconfundiblemente una parte de los extensores del disco. La capa superficial envuelve los otros tendones dorsales; se sitúan claramente fuera del área del disco.

En el nicho entre las dos inserciones del disco en el cúbito se encuentra un tejido conectivo muy vascular suelto. Hemos demostrado que este tejido es idéntico al tejido del "ligamentum subcruentum" descrito por **Henle (1856).** De hecho su porción anterior constituye un recubrimiento vascular para el "recessus preestiloideus" que es una invaginación del espacio de la articulación radio-carpiana situado en el aspecto volar del proceso estiloideo cubital".

Para **LEWIS** y **Cols. (1970 a)**: "Las descripciones tradicionales de la anatomía de la articulación de la muñeca parecen ser sorprendentemente inadecuadas y con frecuencia se contradicen entre sí y, a veces, introducen datos que no parecen encajarse en ningún marco lógico satisfactorio". Y así dice: "Por ejemplo, sólo dos componentes normalmente son descritos en la superficie articular proximal de esta articulación elipsoide: la superficie articular distal del radio y el disco articular triangular. El vértice de este último se dice que está unido a una oquedad en la base del proceso estiloideo cubital, sin embargo, las ilustraciones de cortes coronales con frecuencia ilustran un disco cuyo grosor aparentemente aumenta medialmente hasta el punto de abarcar toda la longitud del proceso estiloideo

cubital".

Continúa diciendo: "...El disco articular triangular es un derivado de la cápsula inferior de esta articulación".

LEWIS (1970) utilizando manos de fetos en su trabajo "The Development of the Human Wrist Joint during the Fetal Period" hace la siguiente observación: "...Al comienzo del período (35-37 mm.) una interzona de tres capas fué observada en el sitio de la futura articulación inferior radio-cubital. Pero incluso en esta precoz etapa una condensación bien marcada en el tejido mesenquimal entre la cabeza cubital y el carpo, selalaba el sitio del disco triangular articular en desarrollo".

STACK y **VAUGHAN-JACKSON (1971)** y **KAUER (1975)** subrayó que la extensión del disco en sentido distal con una vaina o envoltura alrededor del tendón del músculo extensor carpi ulnaris influye en el mecanismo del carpo, mediante sus uniones al piramidal, hueso ganchoso y quinto metacarpiano.

PALMER y **WERNER (1981)** proponen el complejo término de "fibrocartílago triangular de la muñeca" para los componentes de un sistema fibroso que se extiende del radio hasta la base del quinto metacarpiano.

GARCIA-ELIAS y **DOMENECH-MATEU (1987)** en su trabajo "The Articular Disc of the Wrist. Limits and Relations", se plantean la controvertida pregunta de si el disco articular debe considerarse como un sistema fibroso extenso que alcanza el quinto metacarpiano, tal como **Kauer** en **1968**, señaló, o contrariamente, si es un elemento independiente de sus estructuras contíguas cúbito-carpianas y así exponen que: "Las secciones frontales demuestran que siempre existen diferencias esenciales entre el disco fibrocartilaginoso avascular y los elementos fibroelásticos completamente vascularizados, capsulares

del lado cubital. Así, mientras que el disco está recubierto de una capa cartilaginosa los tejidos del lado medial están cubiertos de una membrana sinovial.

El disco articular no es ninguno de estos dos ligamentos sino un fibrocartílago, no es de forma triangular sino es semicircular. Y, de acuerdo con esto, el término "ligamento triangular" parece ser poco acertado".

10. LUNULAS OSEAS.

Otra característica interesante de la articulación de la muñeca fetal también ha provocado especulación filogenética. Este es el llamado intemedium antebrachii u os triangulare, un nódulo cartilaginoso que se encuentra durante la parte temprana del período fetal, adyacente al proceso estiloideo cubital en el mesénquima suelto distal con respecto del disco articular en desarrollo.

Ha recibido diversos nombres: ulnare antebrachii, triquetrum secundarium, os intermedium antebrachii, os triangulare, os stiloydes. Esta diversidad de términos refleja hasta cierto punto la incertidumbre sobre la naturaleza de estos osículos. Algunos autores sostienen que todos son el resultado de fracturas no unidas del proceso estiloideo. Otros mantienen la opinión de que representan verdaderos elementos morfológicos carpianos.

Otros sugieren que pueden representar centros de osificación supernumerarios desprendidos del proceso estiloides, este concepto se basa en la suposición muy dudosa de que el proceso estiloideo cubital ocasionalmente se osifica a partir de un centro diferente. En apoyo de esta noción se decantan **BOROVANSKY y HNEUKOVSKY (1929)** y **FLECKER (1942).**

Sin embargo, **LEWIS** y **Cols. (1970 a)** opinan que estos autores estaban describiendo el osículo separado mismo y no la condición que se podría considerar como una predisposición hacia ello. Y dicen: "De hecho, hay pocas dudas a la luz de los hallazgos comparativos descritos arriba de que estos osículos son de la misma naturaleza que el os Daubentonii del gibbon, es decir, son lúnulas y representan osificaciones del nódulo cartilaginoso normalmente transitorio que se sitúa en el mismo sitio en el embrión humano".

Estos autores encuentran un caso en donde la anomalía era bilateral y no había historia de lesión.

HENKE y **REYHER, en 1874,** afirmaron haber encontrado un os triangulare y **SCHULIN (1879)** describió su presencia bilateralmente a los 70 mm., aunque estaba ausente en especímenes de edad más avanzada.

LEBOUCQ (1884) y **CORNER (1898),** señalaban que el embrión humano durante los meses 2º. al 4º. exhibe un nódulo cartilaginoso transitorio en un sitio comparable: la cercanía del proceso estiloides cubital.

LEBOUCQ (1884, 86) y **CORNER (1898)** consideraron, que el nódulo era una parte proximal desprendida del pisiforme y que, en su conjunto, representa la raya digital postaxial.

THILENIUS (1896 a) registró una disminución en la frecuencia de aparición del os triangulare entre los meses 2º. al 4º.

Este mismo autor en **1896 b,** identificó este nódulo como el intermedium antebrachii e implícitamente desestimó la homología ampliamente aceptada entre el semilunar, el intemedium y el carpo tetrapodo primitivo. La noción de que en el hombre, el semilunar representa uno de los centrales **(HOLMGREN, 1952)** puede ser

interpretada como una justificación adicional a favor de esta opinión. **THILENIUS (1896 a)** sugirió que el os triangulare a veces se incorpora en el proceso estiloides del cúbito.

Los radiólogos y anatomistas hace tiempo que son conscientes de la presencia ocasional (0,5 a 1%) de opacidades radiográficas discretas adyacentes al extremo del proceso estiloides cubital. Así fué observado por: **BIZARRO (1921)**, **IZQUIERDO (1925)**, **LECOUX** y **Cols. (1949)**, **GRASHEY** y **BIRKNER (1965)**, **GUI** y **Cols. (1966).**

HENCKEL en **1931** encontró un esbozo del disco a los 30 mm. y un os triangulare a los 42. Afirmó que a los 55 mm. el proceso estiloideo del cúbito está separado del piramidal por una prolongación distal del disco. El os triangulare todavía estaba presente pero, en este momento (63 mm.) estaba empezando a degenerarse y está marcadamente degenerado a los 95 mm.

Este autor sugirió que el nódulo no es más que un cartílago secundario adventicio y no forma parte del esqueleto primordial.

Esta opinión fué admitida por **OLIVIER (1962)** y **KAUER (1975)**, para los que no tiene ninguna importancia para el patrón morfológico del disco humano.

HAINES en **1947** y **WINCKLER (1954)** describieron e ilustraron igualmente el nódulo cartilaginoso, llamado intermedium antebrachii u os triangulare.

BEAU y **Cols. (1952)** encontraron el os triangulare a los 40 mm. pero no después de los 89 mm.

GRAY y **Cols. (1957)**, en su trabajo "The Prenatal Development of the Skeleton and Joints of the Humand Hand", dicen: "Un os triangulare cartilaginoso fué encontrado en varias manos de los

especímenes de 75 mm. y menos. Estaba claramente identificado a los 49 mm. y 75 mm., pero en otros casos estaba poco definido y difícil de distinguir del pisiforme secundarium. A los 50 mm. estaban presentes en la misma mano un os triangulare y un pisiforme secundarium". "...No está claro en la investigación presente, sin embargo si el os triangulare a veces se incorpora en el proceso estiloides del cúbito". Terminan diciendo que "en base a los trabajos disponibles, no es posible pronunciarse sobre el destino del os triangulare".

LEWIS (1970), en su trabajo "The Development of the Human Wrist Joint during the Fetal Period", expuso: "En el período 35-60 mm. C.R. un nódulo cartilaginoso, el así llamado intermedium antebrachii u os triangulare, era evidente en el mesénquima distal con respecto al disco triangular articular en desarrollo en el especimen de 45 mm., los dos especímenes de 52 mm., los tres especímenes de 55 mm., y el especimen de 60 mm.".

"...Incluso al comienzo de este período (64-120 mm. C.R.) el cúbito ya se había separado del piramidal, y una masa considerable de mesénquima condensado de sección triangular ya intervenía entre los dos. Esta masa era el homólogo del menisco.

Estaba en continuidad con (y presumiblemente era derivado de) el mesénquima denso señalado en el periodo anterior entre el cúbito y el pisiforme y el tejido situado distalmente con respecto al esbozo del disco triangular articular, que en algunos especímenes en el período anterior contenía un cartilaginoso intermedium antebrachii.

En un sólo ejemplo (65 m..) en este período posterior observamos un cartilaginoso intermedium antebrahii".

Ante la sugerencia de algunos autores de que el nódulo

cartilaginoso es homólogo con el "lunae intrameniscale" que actualmente se encuentra en gibbones vivos opina: "Su aparente precoz desarrollo (antes del retiro del proceso estiloides cubital del carpo) no parece contradecir esta opinión, ya que en aquellos casos en que persiste hasta el segundo período (como describimos aquí) asume una posición en el menisco en trance del desarrollo distal con respecto al proceso estiloides cubital".

KAUER (1975) en su trabajo "The Articular Disc of the Hand", dijo: "En este período se observa con frecuencia un primordio cartilaginoso en el área del disco. En estadíos más tempranos este primordio está presente como un cúmulo de células mesenquimales. Estos primordios sólo se encuentran en el lado radial del receso preestiloideo en desarrollo, y en contraste con la posición del os Daubentonii en el gibbon. Este hueso siempre está localizado cubital con respecto al receso preestiloideo.

La homología del primordio cartilaginoso en la área del disco con el os Daubentonii en el gibbon no es evidente. En etapas fetales más avanzadas nunca encontramos cartílagos en el área del disco, y tampoco se ha descrito esto jamás en la literatura. Además, las localizaciones del os Daubentonii y del primordio cartilaginoso son diferentes".

JUSTIFICACION

La realización de una Tesis Doctoral ha de poseer como premisa condicionante el estudio y análisis personal de un trabajo de investigación, con temática y planteamiento lógicamente ligado a la trayectoria y al quehacer cotidiano en el que se desarrolla una labor.

La elección de la articulación de la muñeca como materia y objetivo a estudiar en el presente trabajo de investigación con la importante particularidad de constituir cuerpo de una Tesis Doctoral, hemos de confesar en honor de la verdad, que no nos presentó ningún obstáculo, y no lo ha sido por varias razones:

En primer lugar porque el estado actual del conocimiento de su morfogenesis y desarrollo ofrece un campo aún muy abierto, es decir, sin determinar con claridad y con algunos puntos de gran interés confusos por el momento; baste mencionar algunos de ellos, expuestos en el capítulo anterior cuando se presentaba la introducción y se planteaba el tema. Ya que a la vista de la bibliografía consultada y al analizar y contrastar los datos de que disponemos sobre la morfogénesis de los miembros y en especial de la articulación de la muñeca, cuyas opiniones más significativas hemos transcrito, se llega al convencimiento de la existencia de la falta de unanimidad de criterios a la hora de establecer el origen y desarrollo de los distintos elementos que participan en la organización del citado sistema articular que de algún modo tienen una relación significativa, que hay bastantes lagunas y falta de tratamiento bibliográfico con profundidad e incluso contradicciones sobre el particular y por ello falta de datos y consideraciones suficientes, tampoco existe además, ningún estudio completo que establezca en especímenes humanos durante los periodos embrionario y fetal temprano, el correspondiente horario morfogenético articular, y hasta los interrogantes más llamativos en relación con algunas de las estructuras de la articulación en especial referidas a la aparición y formación de la cavidad articular, superficies