

# CAPÍTULO 7

## Articulaciones

*Carlos Santamaría-Martín y Mónica Diessler*

### Introducción

¿Qué es una articulación? Puede definirse como la unión, o el punto de contacto, entre dos o más huesos. Si bien es una definición generalmente aceptada, resulta insuficiente y remite a una representación macroscópica (o anatómica). Otra definición, que contempla aspectos histológicos, es aquella que postula a la articulación como un **conjunto de diversas variedades de tejido conectivo** que ponen en común dos o más **huesos u otras estructuras mineralizadas** (o, al menos, **rígidas**).

No todas las estructuras que participan en una articulación poseen tejido óseo. Por ejemplo, los dientes son estructuras mineralizadas que articulan con el hueso alveolar, y tienen un origen embrionario y composición diferentes. En función de los componentes histológicos que la forman, las articulaciones permiten movimientos más o menos amplios; independientemente de su tipo, todas ellas aseguran la estabilidad del esqueleto.

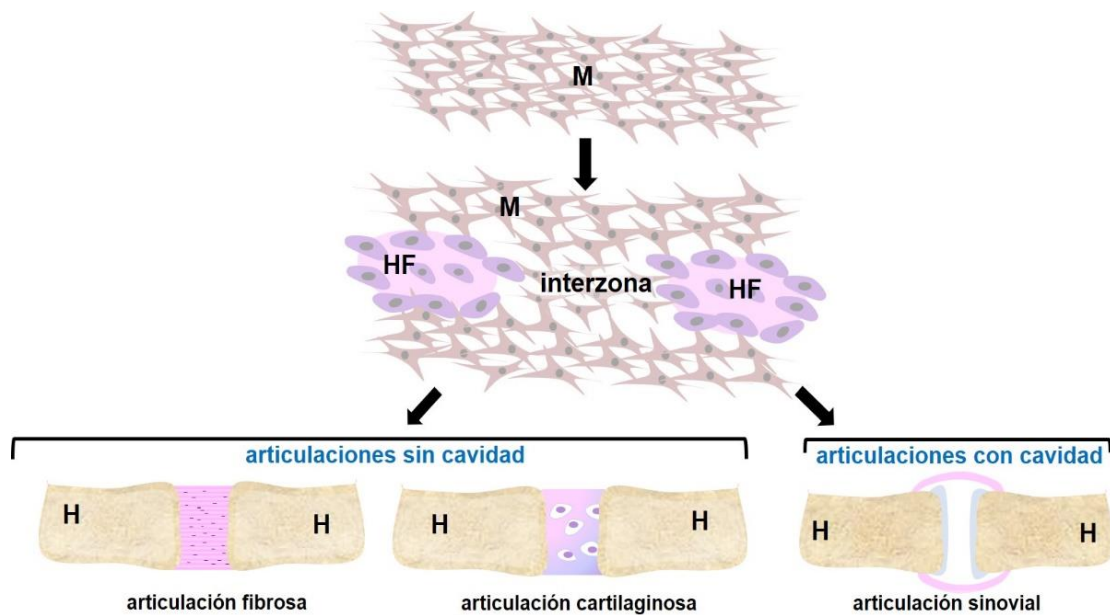
Durante la formación del esqueleto, por ejemplo, en los esbozos de los miembros, se desarrollan condensaciones mesenquimáticas inicialmente continuas; las células mesenquimáticas determinadas en la formación de hueso se diferencian luego a condrocitos que formarán el molde para la osificación endocondral. Otras, cuyo destino especificado es la formación de articulaciones, adoptan un fenotipo no condrogénico y forman la llamada **interzona**, una clara separación en el que previamente era un molde continuo (**Fig. 1**). Que las células mesenquimáticas se diferencien en uno u otro sentido depende del balance de varios factores paracrinos, principalmente de la superfamilia de los TGF- $\beta$  (como las BMP<sup>44</sup>) y sus inhibidores cordina y nogina, de proteínas Wnt y de miembros de las familias FGF. La falta de expresión de nogina, por ejemplo, impide la formación de la interzona y se desarrolla un esqueleto fusionado, continuo, no articulado<sup>45</sup>. Las células de la interzona pueden diferenciarse hacia la formación de **tejido conectivo denso** o

---

<sup>44</sup> Otros miembros de la superfamilia, los factores de crecimiento y diferenciación (GDF) son indispensables en el desarrollo articular.

<sup>45</sup> Algunas malformaciones del sistema locomotor, como la sindactilia en los artiodáctilos (pie de mula), puede incluir anomalías del desarrollo articular.

**tejido cartilaginoso** que conecten los cabos óseos sin discontinuidad, o puede originarse una **cavidad** rodeada por esos mismos tejidos. Como consecuencia, se forman los tres tipos de articulaciones: **fibrosas, cartilagosas y sinoviales**, respectivamente.



**Figura 1.** Esquema. Desarrollo articular. M: mesénquima; HF: hueso en formación. Autora: Dra. Mónica E. Diessler (MED).

Todos los animales **vertebrados** poseen un esqueleto interno. Los primeros vertebrados (periodo Cámbrico, 540-485 Ma atrás) solo poseían articulaciones sin cavidad; durante la historia evolutiva temprana de este grupo surgieron las articulaciones con cavidad o sinoviales (a mediados del periodo Ordovícico, 485 a 444 Ma). Estas articulaciones posibilitaron mayor amplitud y variedad de movimientos y, por lo tanto, facilitaron el paso al medio terrestre de los animales vertebrados, que originalmente habitaban el medio acuático. Una de las primeras articulaciones con cavidad que se desarrolló en los vertebrados es la que relaciona la mandíbula con el cráneo. La evolución de vertebrados con mandíbula<sup>46</sup> a partir de vertebrados agnatos (sin mandíbula, como las lampreas o los mixines actuales) fue impulsada por la adquisición de una mandíbula articulada que poseía una articulación sinovial, móvil (diartrodial) como condición primitiva: la articulación temporomandibular. Así, mientras en los agnatos el modo de alimentación se limitaba a la succión, la aparición de la mandíbula articulada permitió acceder a un rango más amplio de tamaños de presas y, este cambio en la dieta, a un estilo de vida más activo. La primitiva articulación sinovial, con el tiempo se generalizó y desarrolló en otras

<sup>46</sup> La mandíbula se desarrolla a partir de células de la cresta neural craneal que, luego de su delaminación desde el tubo neural, migran hacia el primer arco faríngeo, donde interactúan con células ectodérmicas y mesodérmicas. Allí se inicia la diferenciación a condroblastos que forman el cartílago de Meckel, molde parcial para la formación de la mandíbula y huesecillos del oído.

regiones corporales, y se convirtió en el tipo de articulación más común entre los vertebrados tetrápodos, como los mamíferos domésticos.

Las articulaciones de las especies actuales son, entonces, diversas. Una primera aproximación para clasificarlas es **morfológica**, consiste en agruparlas en articulaciones sin cavidad articular o sólidas y articulaciones con cavidad articular o sinoviales. Las **articulaciones sin cavidad** se subdividen, a la vez, según el tipo de tejido conectivo que interviene en la articulación. Si las estructuras que participan en la articulación (por ejemplo, dos huesos) están unidas por tejido conectivo denso, se la denomina **articulación fibrosa**. Si, en cambio, las estructuras que articulan están vinculadas mediante tejido cartilaginoso (generalmente hialino o fibrocartílago) se la denomina **articulación cartilaginosa**. En las **articulaciones sinoviales** las superficies de las epífisis óseas que participan en la articulación están recubiertas por cartílago articular, un tipo de cartílago hialino que se encuentra calcificado en su unión con el hueso. Estas articulaciones también están formadas por tejido conectivo denso y por una especialización de tejido conectivo que se denomina membrana sinovial. El tipo de articulación que predomina en el cuerpo de los animales vertebrados es la articulación sinovial. En el siguiente apartado se describe la estructura histológica de las articulaciones, desde las más antiguas hasta las sinoviales actuales de los mamíferos, haciendo énfasis en estas últimas.

Otra forma de clasificar las articulaciones es **funcional** y tiene en cuenta la posibilidad y amplitud de movimiento de la articulación. Según este criterio, se denomina sinartrosis a las articulaciones que permiten movimientos mínimos, o ningún movimiento, mientras que las que posibilitan movimientos amplios son denominadas diartrosis.

## Articulaciones sin cavidad (sólidas)

Se denomina así a las articulaciones **fibrosas** y **cartilaginosas**, que no poseen un espacio o cavidad entre las estructuras que articulan (**Tabla**). Entre las articulaciones fibrosas se encuentran las **suturas**, las **sinfibrosis**<sup>47</sup> y las **gonfosis**. Las articulaciones cartilaginosas pueden ser **sincondrosis** o **sínfisis**. Independientemente del tejido que forme a estos tipos de articulaciones, conectivo o cartilaginoso, este puede osificarse; cuando esto ocurre se las denomina **sinostosis**.

En las **articulaciones fibrosas** los huesos u otros elementos (cartílagos, dientes) se unen por tejido conectivo denso que constituye ligamentos o membranas interóseas (**Fig. 2**). Ambas son estructuras formadas por tejido conectivo denso, regular en los **ligamentos**, que soportan fuerzas de tracción en una sola dirección, e irregular en las **membranas interóseas**. De las

---

<sup>47</sup> Antes denominadas sindesmosis. La sindesmología es el estudio de las articulaciones en general (del griego, syn: "en conjunto", desmos: enlace, proviene del verbo atar; logos: palabra, tratado) Otras palabras relacionadas con similar origen son sin-osto-sis: formación de unión por hueso.

características de esas estructuras, como el largo, el ancho, la inserción en la pieza rígida, depende que sean posibles o no algunos movimientos mínimos. Por ejemplo, la diáfisis del radio y el cúbito están unidas por una membrana interósea que se osifica tempranamente en animales ungulados, en tanto que en los carnívoros domésticos dicha membrana no se osifica y permite cierto grado de rotación.

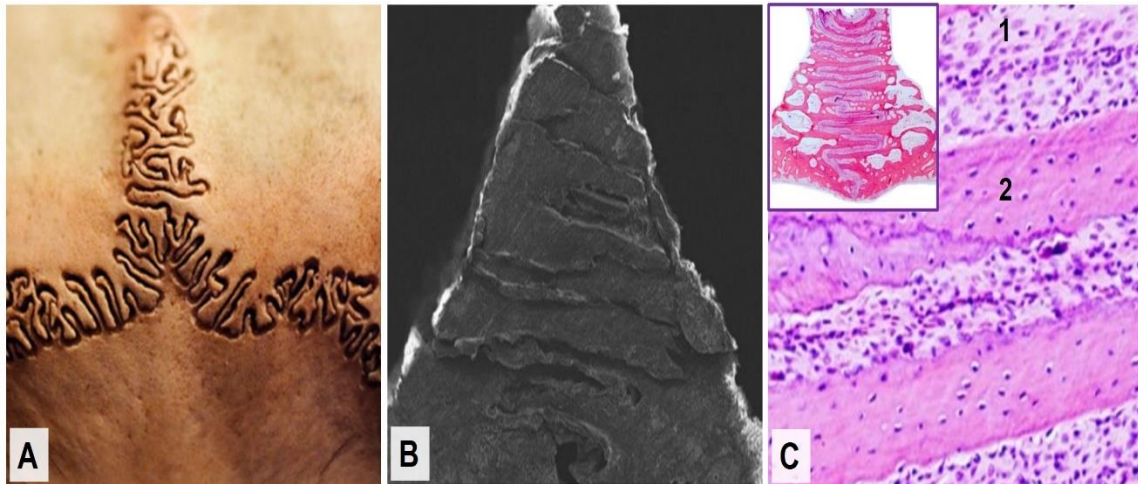
**Tabla. Tipos de articulaciones sin cavidad**

	Tejido conectivo de unión	subtipo	constitución	ejemplos, características
Articulaciones fibrosas	Tejido conectivo colagenoso denso	Suturas	<ul style="list-style-type: none"> <li>Bandas angostas de tejido conectivo unen huesos adyacentes, que poseen indentaciones interdigitadas o superficies solapadas.</li> </ul>	<ul style="list-style-type: none"> <li>Huesos del cráneo y cara (distintos tipos de suturas).</li> <li>Suelen ser temporales (transformación en sinostosis).</li> <li>Permiten el crecimiento del cráneo.</li> <li>Posibilitan leve deformación del cráneo durante el parto.</li> </ul>
		Sinfibrosis	<ul style="list-style-type: none"> <li>Huesos unidos por ligamentos, membranas fibrosas o fibroelásticas.</li> </ul>	<ul style="list-style-type: none"> <li>Diáfisis radio-cúbito</li> <li>Tibia-peroné (distal)</li> <li>Cartílagos de costillas asternales</li> </ul>
		Gonfosis	<ul style="list-style-type: none"> <li>Fibras colágenas y elásticas forman el ligamento periodontal</li> </ul>	<ul style="list-style-type: none"> <li>Fijación de la raíz dentaria en el hueso alveolar</li> </ul>
Articulaciones cartilagosas	Tejido cartilaginoso	Sincondrosis	Tejido cartilaginoso hialino	<ul style="list-style-type: none"> <li>Placas de crecimiento (temporaria)</li> <li>Porción petrosa del hueso temporal/ hueso estilohioideo</li> <li>Esternebras (temporaria)</li> <li>Pueden ser temporarias (transformación en sinostosis)</li> </ul>
		Sínfisis	Fibrocartílago (además de tejido conectivo denso y tejido cartilaginoso hialino)	<ul style="list-style-type: none"> <li>Sínfisis mandibular</li> <li>Sínfisis intervertebral</li> <li>Sínfisis pélvica</li> </ul>

La formación de **sinostosis** ocurre en momentos específicos a lo largo de la vida y en un orden determinado; ambos parámetros determinan un patrón particular según la especie. Además, dentro del mismo grupo de animales, existen especies en las que se osifican, por ejemplo, casi todas las suturas craneales, en tanto que en otras normalmente solo se osifica aproximadamente la mitad<sup>48</sup>. Si se pierde el balance entre los factores inductores de las vías de señalización involucradas en el desarrollo articular, debido a alteraciones en alguna de las etapas de la expresión génica (por causas hereditarias o agentes patógenos, por ejemplo, virus), esos patrones

<sup>48</sup> Entre los carnívoros, en hurones y visones se forman sinostosis en casi todas las suturas, en tanto que en el elefante marino solo en la mitad; los perros se encuentran entre ambos extremos.

se ven modificados. Por ejemplo, puede ocurrir fusión prematura de una o varias suturas craneales; es el caso de la craneosinostosis prenatal. Esta anomalía impide el normal desarrollo del encéfalo. En gatos persas, seleccionados a partir de la segunda mitad del siglo XX para que posean nariz cada vez más corta alineada entre los ojos (cara de pequinés), es mucho más alta que en otros gatos la incidencia de osificación prematura de las suturas, reducción de la capacidad craneal y anomalías de desarrollo que pueden ser leves o fatales.



**Figura 2.** Suturas. A: sutura fronto-parietal, cráneo de ciervo. B y C: sutura maxilo-maxilar, cerdo. Corte coronal. 1: tejido conectivo; 2: tejido óseo. B: microscopía electrónica de barrido; C: HE. A: Autor: Thegreenj (ver ref.); B y C: Savoldi, F. et al. (ver ref.).

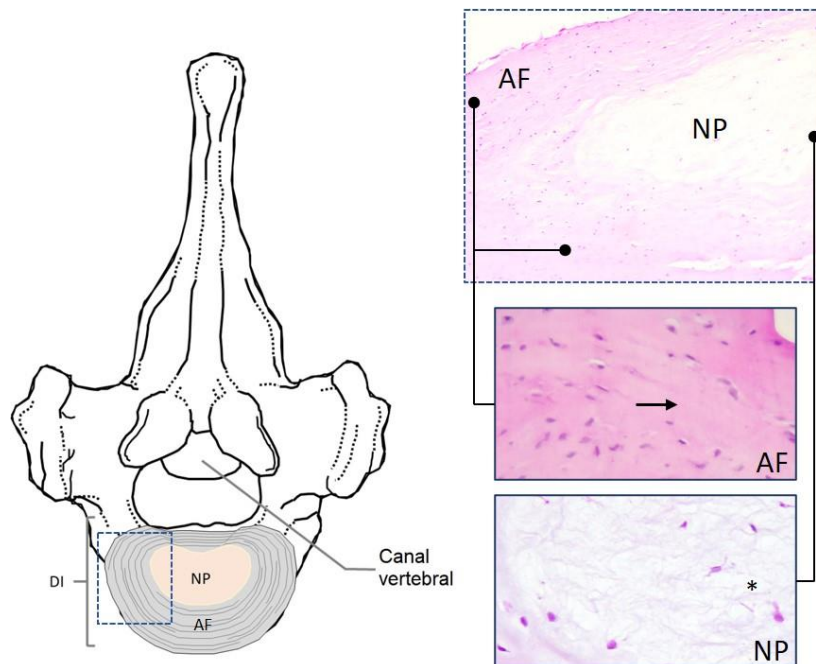
En las **articulaciones cartilaginosas** distintas variedades de este tejido constituyen el medio de unión, temporario o permanente, entre dos huesos. Las placas de crecimiento se consideran un ejemplo (temporario) de **sincondrosis**, articulaciones mediadas por tejido cartilaginoso hialino. La articulación de la porción petrosa del hueso temporal con el hueso estilohiideo es uno de los pocos ejemplos de sincondrosis que no se osifican. Las **sínfisis** se encuentran en el plano medio del organismo (**sínfisis mandibular, intervertebral y pélvica**). Tienen una constitución más compleja que las sincondrosis, ya que los huesos que articulan se encuentran separados por fibrocartílago y ligamentos de tejido conectivo denso.

La **sínfisis mandibular** es la articulación entre los cuerpos de cada hemimandíbula, en la región anterior de este hueso. Si bien ese es el nombre anatómico de la articulación, no siempre se corresponde con su estructura histológica. Sus características varían no solo con la edad sino entre distintos grupos de mamíferos; puede tratarse de una sínfisis propiamente dicha (fibrocartilaginosa), una articulación parcialmente fusionada o una completamente fusionada, osificada, formando una sinostosis. En los mamíferos la condición primitiva, ancestral, es la de una articulación fibrocartilaginosa con ligamentos. Esa constitución permite leves movimientos independientes de las ramas mandibulares e interacciones más precisas entre las superficies oclusales dentales<sup>49</sup>, lo que también posibilita el corte más preciso y mejor acomodamiento de la comida

<sup>49</sup> Superficie libres de los premolares y molares.

para su trituración. Es el tipo de articulación que poseen los perros y gatos durante toda la vida, y también algunos ruminantes hasta avanzada edad. Durante la evolución de algunos primates y ungulados, los elefantes, los camélidos y los cerdos, se desarrolló la fusión posnatal, el reemplazo temprano por hueso, con pérdida de la movilidad y aumento de la fuerza masticatoria. En los cerdos, por ejemplo, la osificación comienza cuando es lactante; en los caballos la sínfisis mandibular ya no es detectable a los dos años de vida. Varios factores se relacionan con estas diferencias. La relación entre el tipo de articulación y las propiedades mecánicas de los alimentos, que requieren menor o mayor fuerza para su masticación, se ha demostrado en primates, marsupiales y félidos. Aun entre animales con movimientos masticatorios similares, como los bovinos, jirafas y camélidos, la fusión está ausente, es parcial o total, respectivamente.

Las vértebras articulan entre sí mediante articulaciones sinoviales (entre los procesos articulares) y mediante **sínfisis** entre los **cuerpos vertebrales**. Estos últimos se encuentran conectados mediante estructuras gruesas y flexibles que actúan como una almohadilla, denominadas **discos intervertebrales** (DI). La diferencia entre las especies en la amplitud de los movimientos de la columna vertebral está determinada, en parte, por el porcentaje que en ella representan los DI (mayor en primates, mediana en carnívoros, menor en ungulados). Cada disco consiste en un anillo fibroso, externo, y un núcleo pulposo (**Fig. 3**). En tanto que el anillo fibroso deriva del mesodermo somítico, el núcleo pulposo de cada disco es un remanente de la notocorda.



**Figura 3.** Sínfisis intervertebral. DI: disco intervertebral. AF: anillo fibroso; NP: núcleo pulposo. Recuadro del esquema: foto superior. Flecha: fibras colágenas del fibrocartilago. Asterisco: abundante sustancia fundamental, no teñida, en el NP. Autor: Lic. Carlos Santamaría-Martín (CSM). Microfotografías del archivo de la Cátedra de Histología y Embriología, FCV-UNLP.

El **anillo fibroso** está formado por fibrocartilago, dispuesto en láminas concéntricas; en las periféricas, las células son fibrocitos y en las profundas, condrocitos. La dirección de las fibras de colágeno se alterna en cada lámina. Es avascular y se nutre mediante difusión desde los

vasos en la cavidad medular y en el periostio de cada vértebra. La región externa posee terminaciones nerviosas. El anillo fibroso es más grueso ventralmente y sus fibras colágenas se insertan en el delgado cartílago articular de las vértebras adyacentes. En las regiones dorsal y ventral del anillo, algunas de sus fibras son continuas con las de los ligamentos longitudinales dorsal y ventral, respectivamente. Entre las vértebras segunda y décima, además, las fibras colágenas se entremezclan con las de los ligamentos intrarticulares de la cabeza (que unen la cabeza de unas costillas con la de su contralateral). Durante el envejecimiento ocurren cambios degenerativos en el fibrocartílago del disco.

El **núcleo pulposo** (NP) es levemente excéntrico, desplazado hacia la zona dorsal del DI. En los animales jóvenes posee consistencia gelatinosa y es traslúcido, avascular y no innervado. La matriz extracelular (MEC) es muy abundante. Aproximadamente el 80 % de ella es agua; también son abundantes los proteoglicanos como el agregano. Los glicosaminoglicanos (GAG) que se encuentran en mayor proporción son el condroitín sulfato, queratán sulfato y hialuronato. El colágeno predominante es de tipo II. Las células, por el contrario, son escasas. Existen condrocitos, formando pequeños grupos, fibrocitos y células fisalíferas<sup>50</sup> (o de la notocorda), más grandes, agrupadas y con numerosas inclusiones de glucógeno. Las células fisalíferas ejercen un rol relevante en el mantenimiento de la MEC del núcleo pulposo, mediante la liberación de factores de crecimiento. La principal función del NP es la absorción y distribución radial de cargas hacia el anillo fibroso. Con el incremento de la edad, la concentración de GAG, el volumen del agua y la cantidad de condrocitos decrecen, en tanto que aumenta la cantidad de fibrocitos. Como consecuencia, el núcleo se vuelve más rígido; incluso puede calcificarse. Estos cambios degenerativos ocurren en todos los animales debido al envejecimiento, pero son más rápidos en adultos de algunas razas de perros denominadas condrodistróficas<sup>51</sup> en quienes, además, disminuye rápidamente la cantidad de células fisalíferas. En esa situación, el núcleo produce la rotura del anillo fibroso y se desliza hacia el canal medular (hernia de disco). La protrusión del núcleo compromete la integridad y, por lo tanto, la función de la médula espinal en el segmento afectado. La lesión medular es menos probable entre las vértebras segunda y décima debido al refuerzo ligamentoso en esos segmentos.

En la mayoría de los mamíferos la articulación entre cada pubis e isquion con su contralateral es una sínfisis: la **sínfisis pélvica**<sup>52</sup>. Las superficies articulares están recubiertas por un delgado

---

<sup>50</sup> El nombre de fisalíferas se ha dado a las células de la notocorda por su apariencia vacuolada (del griego: *physallis*, burbuja y *phoros*, "que lleva, que carga": células con burbujas). Son estas uno de los tipos de células que observaba y estudiaba Theodor Schwann, las células de la cuerda dorsal (notocorda) de larvas de rana; en ellas descubrió el núcleo, cuando aún se desconocía su función. Sobre la base de sus observaciones, compartidas y discutidas con Schleiden, es que se extiende lo conocido en células vegetales a las animales, y ambos postulan la teoría celular.

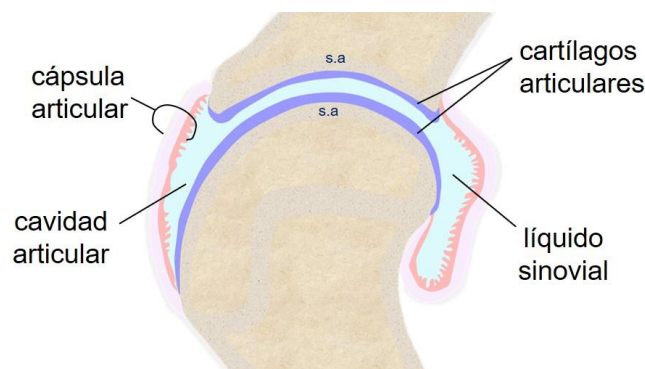
<sup>51</sup> Ejemplos de razas condrodistróficas: dachshund, bulldog francés, basset hound, pekinés, entre otras.

<sup>52</sup> En animales como los murciélagos hay gran dimorfismo sexual en esta articulación: es una sínfisis en el macho, pero una sinfibrosis en la hembra. En ellas, el canal de parto se amplía hasta alcanzar quince veces su tamaño inicial, a expensas de la relajación del tejido conectivo que forma la articulación.

cartílago hialino; entre ambas existe un fibrocartílago. Además, varios ligamentos de tejido conectivo denso regular forman parte de la articulación. En las especies domésticas ocurre cierto incremento de la flexibilidad de esta articulación conforme se acerca el parto, llamada **relajación**, inducida por la hormona relaxina, principalmente. En las hembras de algunos roedores y murciélagos y en la especie humana el cambio es más notorio: ocurre la completa remodelación del fibrocartílago de la sínfisis, que se transforma en un ligamento elástico (tejido conectivo elástico). De esta manera pueden separarse las mitades de la cintura pélvica y se amplía el canal de parto. Esta remodelación involucra la participación de variadas moléculas, células y procesos como formación de nuevos vasos, plasticidad de los fibroblastos y cambios en el metabolismo del colágeno, de la elastina, y en las proporciones de proteoglicanos. En momentos cercanos al parto se produce también la relajación del tejido conectivo de los ligamentos sacroilíacos y de los pliegues de la vagina y la dilatación del cuello uterino. Durante el posparto se produce la recuperación, es decir, la remodelación mediante la cual la sínfisis vuelve al estado preparto. Como parte del envejecimiento, esta articulación se osifica, a distinta edad y con diferente rapidez aun entre individuos de la misma especie<sup>53</sup>; en general la osificación comienza en la porción púbica.

## Articulaciones sinoviales

En las articulaciones sinoviales los huesos involucrados se encuentran separados por un espacio denominado **cavidad sinovial o articular**, llena de **líquido sinovial** (también denominado fluido articular o sinovia), limitada por los **cartílagos articulares** y por una **cápsula** (**Fig. 4**). Algunas articulaciones sinoviales poseen estructuras fibrocartilaginosas denominados en general discos (cuando poseen forma de medialuna se denominan meniscos). La articulación coxofemoral posee, además, un reborde cartilaginoso que se denomina labio acetabular. La existencia de la cavidad articular posibilita movimientos relativamente amplios, por lo que todas las articulaciones sinoviales son también diartrosis.



**Figura 4.** Componentes constantes de las articulaciones sinoviales. s.a: superficie articular. Autora: MED.

<sup>53</sup> Por ejemplo, en los perros la osificación de la sínfisis pélvica ocurre entre los dos años y medio y los seis años.



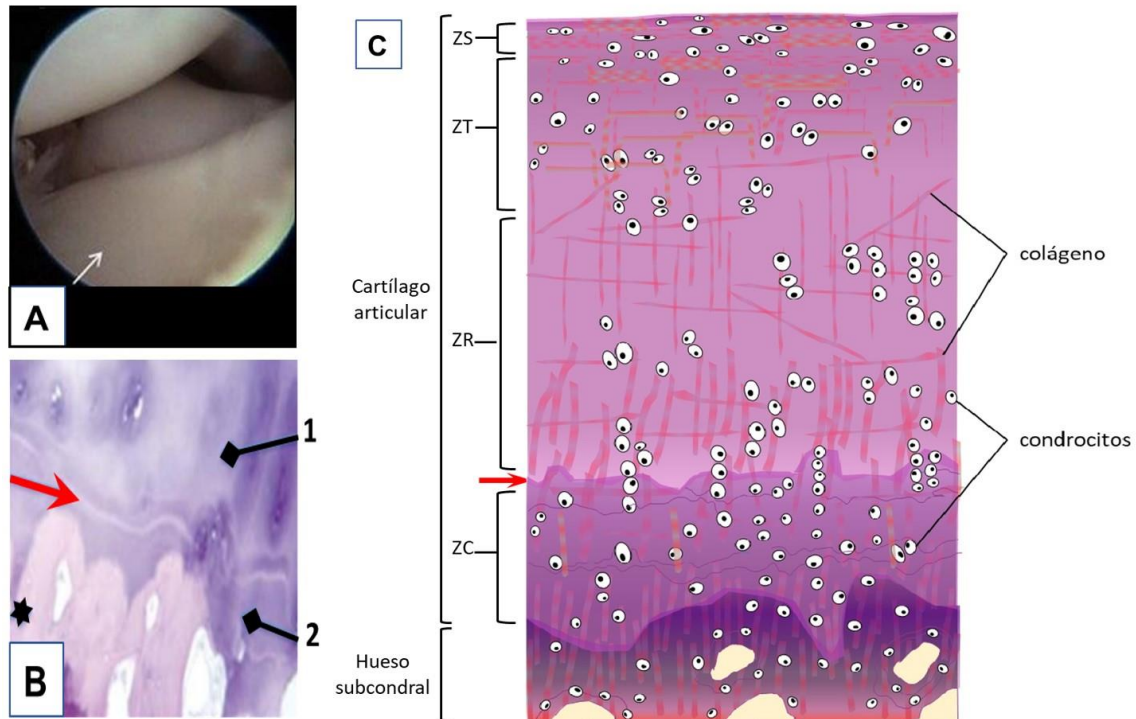
## Cartílago articular

En la mayor parte de las articulaciones de los mamíferos está formado por **tejido cartilagi-  
noso hialino**<sup>54</sup>. Reviste las superficies articulares de las epífisis óseas. En los animales domés-  
ticos mide entre uno y dos milímetros de espesor, es más grueso en grandes especies y en  
articulaciones como la de la rodilla, la articulación más grande, más compleja en sus movimien-  
tos y la que soporta más peso. Es flexible, translúcido, blanco azulado o rosado en los jóvenes y  
amarillento en individuos de mayor edad. Carece de pericondrio, no se encuentra innervado y es  
avascular (carece de vasos sanguíneos y linfáticos). Sus células se nutren y eliminan desechos  
por difusión a partir del líquido sinovial y de los vasos del tejido conectivo circundante. La MEC  
cartilaginosa contiene **abundantes GAG**, ligados a moléculas de agua, que otorgan resistencia  
al cartílago articular frente a fuerzas de compresión. Cuando durante el movimiento articular el  
cartílago es alternativamente comprimido y descomprimido, su matriz libera agua hacia la cavi-  
dad y la embebe, respectivamente. A diferencia de la mayoría de los condrocitos, que suelen  
proliferar durante toda la vida, la cantidad de células que se dividen en los cartílagos articulares  
de los mamíferos suele ser inferior al 1 % de la población total de condrocitos en el cartílago  
articular adulto.

El cartílago articular posee distintas zonas, que desde la cavidad sinovial hacia el hueso sub-  
condral son: superficial, transicional, radial y calcificada (**Fig. 5**). Las grietas del cartílago articu-  
lar, que ocurren en el marco de algunas enfermedades degenerativas, siguen la dirección de las  
fibras de colágeno en cada capa; como consecuencia de esa rotura hay desprendimiento carti-  
laginoso. La insensibilidad del cartílago explica que el dolor articular no se presenta temprana-  
mente en las lesiones articulares que lo involucran. En algunos animales como los caballos y  
bovinos se hallan normalmente pequeñas áreas prácticamente carentes de cartílago, denomina-  
das fosas sinoviales, desde muy temprana edad.

---

<sup>54</sup> En la articulación temporomandibular es fibrocartilaginosa.

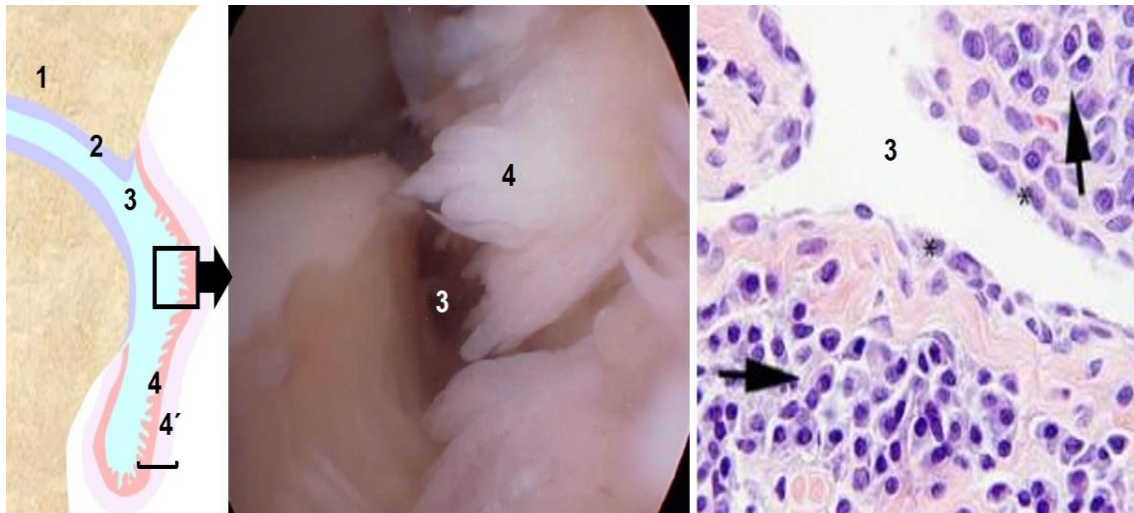


**Figura 5. Cartílago articular (CA).** A. Imagen macroscópica mediante artroscopía, codo de perro. B. 1: cartílago no calcificado; 2: cartílago calcificado; flecha: línea de calcificación; estrella: hueso subcondral. C. Esquema de las zonas del CA. ZS: superficial; ZT: transicional; ZR: radial; ZC: calcificada. A. Autores: Villamonte-Chevalier, A. et al. B. Autores: Hollander, A. et al. (ver ref). C. Autor: CSM.

## Cápsula articular

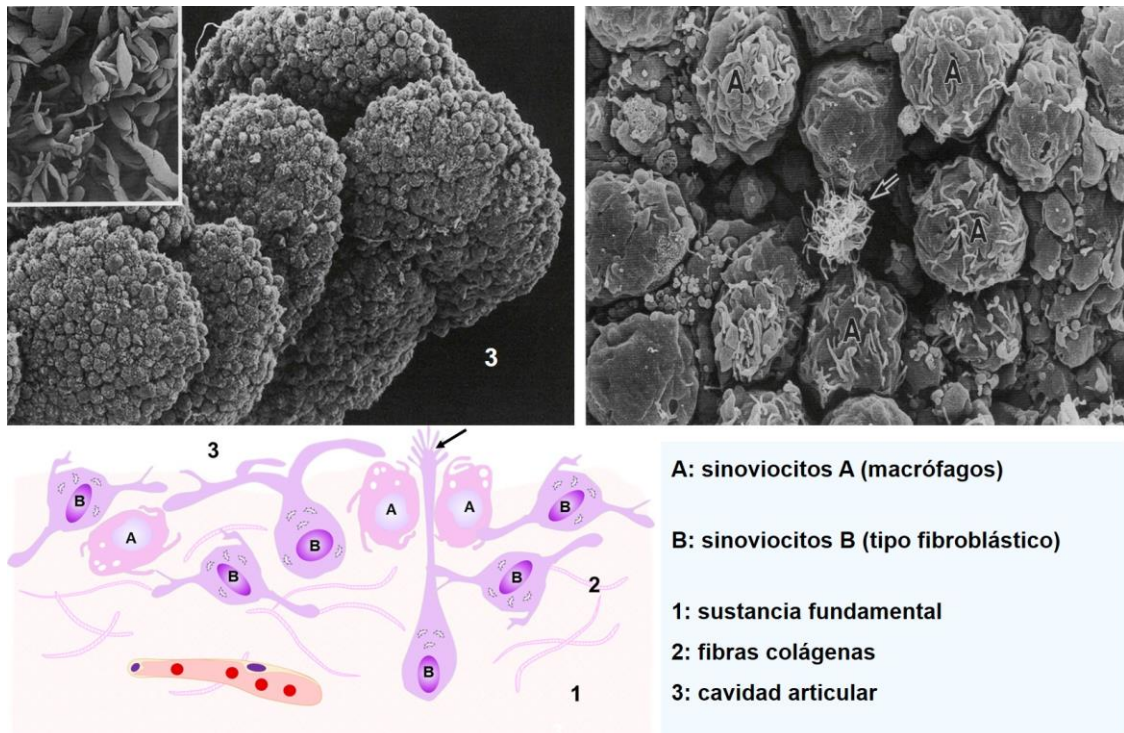
La cápsula articular está formada por tejido conectivo; se inserta en cercanía o a distancia variable de las superficies articulares y es la estructura que conecta a los huesos que articulan. Está compuesta por una **membrana sinovial**, interna, y una **membrana fibrosa**, externa (**Fig. 6**). En las articulaciones simples la cápsula incluye a dos superficies articulares, por ejemplo, el acetábulo y la cabeza del fémur; en la complejas existe una sola cápsula común a varias superficies articulares. Por ejemplo, en la articulación femorotibiorrotuliana o babilla, equivalente a la rodilla de la especie humana, la cápsula incluye a las articulaciones femorotibial, femorrotuliana y tibioperonea proximal.

La **membrana sinovial** (Ms) está orientada hacia la cavidad sinovial y forma su límite a manera de una pared, sin recubrir a los cartílagos articulares. En algunos sitios de la articulación la Ms se encuentra plegada hacia la cavidad; esos pliegues o proyecciones se denominan **vellosidades**. En otros sectores puede ser muy delgada, del espesor de una o dos células. La Ms está formada por dos zonas denominadas **íntima sinovial** y **subsinovia** o subíntima. La **íntima sinovial** es un revestimiento de tejido conectivo con características y disposición celular únicas, expuesta hacia la cavidad articular. Entre esta íntima y la membrana fibrosa se encuentra la **subsinovia**, dispuesta externamente a la íntima y constituida por tejido conectivo laxo con vasos sanguíneos y linfáticos y abundantes células migrantes (**Fig. 6**).



**Figura 6.** Articulación sinovial. Izquierda: esquema. 1: superficie articular; 2: cartílago articular; 3: cavidad sinovial; Corchete (horizontal): cápsula articular. 4: membrana sinovial; 4': membrana fibrosa. Centro: vellosidades de la membrana sinovial (foto a partir de artroscopia de la articulación mediocarpal, caballo). Derecha: membrana sinovial, babilla, perro. Asterisco: íntima sinovial; flechas: subsinovia. HE. A: MED; B: Serena, A (ver ref.). C: imagen cortesía del Dr. Raymond Wang (ver ref.).

Tanto la naturaleza de las células de la **membrana sinovial** como el **origen del líquido sinovial** fueron motivo de discusión durante casi dos siglos. Desde mediados del siglo XVIII hasta las primeras décadas del siglo XX, se consideró a sus células como “epiteliales”, “mesoteliales”, “endoteliales”, “glandulares”, sobre la base de su aspecto y del hecho de orientarse hacia una cavidad con líquido. Solo dos trabajos aislados, considerados erróneos en su época, postulaban que se trataba de células del tejido conectivo; este último hecho se corroboró en la década de 1930 mediante estudios en cultivos celulares y métodos histoquímicos. Tiempo más tarde, mediante microscopía electrónica, se describieron las poblaciones celulares que forman la Ms. La íntima sinovial está formada por dos tipos celulares, los **sinoviocitos tipo A y tipo B**, que se disponen formando capas discontinuas; debido a esta discontinuidad, el líquido sinovial está expuesto a la matriz extracelular de la Ms, de la que se considera una extensión (**Fig. 7**).



**Figura 7.** Membrana sinovial. Foto superiores: vellosidades de la Ms, microscopía electrónica de barrido con crecientes aumentos. Esquema: revestimiento discontinuo de la membrana sinovial. Flechas (en foto y esquema): “penacho” de microvellosidades de algunos sinoviocitos B. Fotos cortesía del Dr. Toshihiko Iwanaga. Esquema: MED (ver ref.).

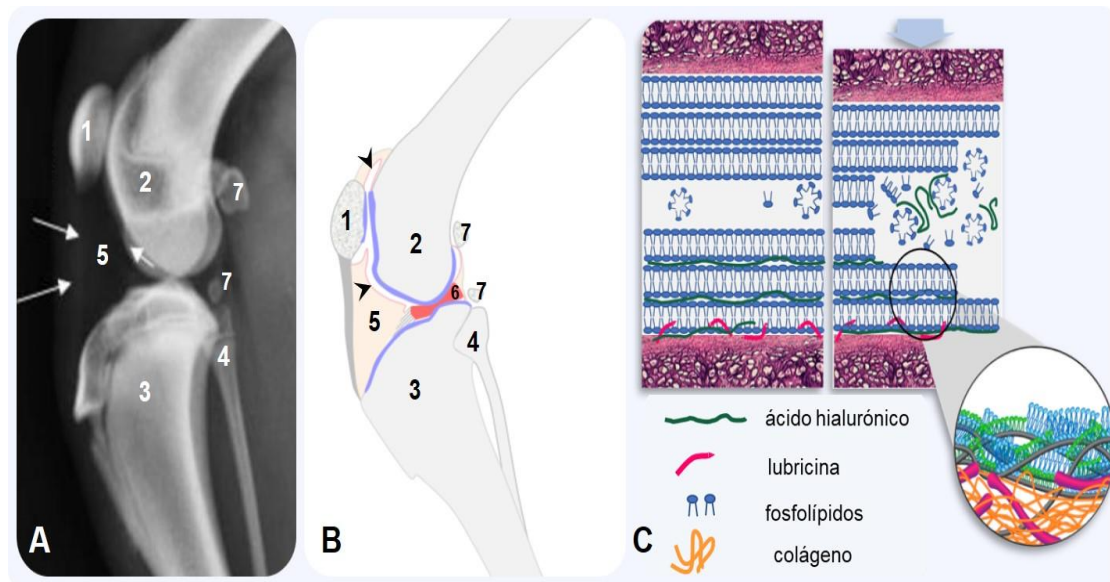
Los **sinoviocitos tipo A** son **macrófagos** sinoviales (con actividad fagocítica y de presentación de antígenos). Estas células degradan componentes extracelulares y fagocitan restos celulares y desechos de la cavidad sinovial; pueden desprenderse de la membrana y encontrarse como hallazgo normal en el líquido sinovial o ingresar a los vasos linfáticos de la zona subíntima. Los **sinoviocitos tipo B**, o de **tipo fibroblástico**, poseen las características comunes a las células secretoras de proteínas. Secretan componentes del líquido sinovial y de la MEC de la membrana sinovial como hialuronato, otros GAG, colágeno, fibronectina, fosfolípidos. Forman una lámina basal fragmentada a su alrededor y se unen a células vecinas mediante desmosomas y nexos. Poseen capacidad proliferativa.

En el espesor de la membrana sinovial puede existir tejido adiposo, que forma las denominadas almohadillas adiposas articulares en las grandes articulaciones (**Fig. 8**). Se trata de tejido adiposo blanco cuya regulación metabólica varía parcialmente con respecto al de otras localizaciones, ya que mantiene su volumen relativamente constante en situaciones extremas como el ayuno prolongado. Además de su conocida función de protección de las superficies mediante la amortiguación de los choques, este tejido posee células madre mesenquimáticas con capacidad condrogénica. Más recientemente se ha comprobado en animales domésticos que la almohadilla adiposa infrapatelar libera, como en la especie humana, numerosas sustancias proinflamatorias

involucradas, por ejemplo, en la patogenia<sup>55</sup> de la osteoartrosis que sigue a la enfermedad de los ligamentos cruzados en el perro.

La **membrana fibrosa** está compuesta por tejido conectivo denso irregular y es continua con el tejido conectivo denso que forma el periostio de los huesos adyacentes. Su grosor está relacionado con la carga que soporta la articulación. La membrana fibrosa está poco vascularizada pero muy inervada. Ciertas porciones son más gruesas y forman ligamentos intracapsulares, no separables del resto de la membrana fibrosa. Externamente, la articulación se encuentra reforzada por ligamentos adicionales, bandas fibrosas que, además de contribuir a la unión de los huesos, restringen los movimientos a las direcciones y extensiones requeridas. En algunas articulaciones la membrana fibrosa está prácticamente sustituida por los tendones que discurren sobre la articulación.

Como elementos inconstantes extrarticulares, que contribuyen a la estabilidad articular se encuentran pequeños huesos denominados sesamoideos<sup>56</sup> (**Fig. 8**). Se considera que el mayor de ellos es la rótula, que se desarrolla a partir del fémur.



**Figura 8.** Articulación femorotibiorrotuliana. 1: rótula; 2: fémur; 3: tibia; 4: peroné; 5: almohadilla adiposa infrapatelar; 6: menisco; 7: huesos sesamoideos; flechas: íntima sinovial. A. Radiografía, flechas: posición de la almohadilla adiposa infrapatelar. B. Esquema simplificado. C. Esquemas de la disposición de las moléculas lubricantes articulares cuando la articulación no soporta peso (izq.) y sometidas a peso (der.). Círculo: disposición de moléculas lubricantes en la interfase líquido sinovial/cartilago articular. A: Mistieri, M. et al. B y C. MED. Círculo: Lin, W. et al. (ver ref).

<sup>55</sup> Mecanismos mediante los que se desarrolla una enfermedad.

<sup>56</sup> Curiosamente Galeno (médico y filósofo griego que vivió en el siglo II) denominó así a estos pequeños huesos por su similitud con las semillas de sésamo.

## Líquido sinovial

Este **líquido** tiene un aspecto similar al de la clara del huevo<sup>57</sup>, es transparente, de alta viscosidad, brillante. Puede ser incoloro o amarillo claro. En función de la especie y la articulación de la que se trate, su volumen varía entre unos pocos mililitros hasta 30-40 mL. Tiene funciones de lubricación y nutrición de las superficies cartilaginosa y de la Ms. Se considera un **ultrafiltrado plasmático** (a través de los capilares fenestrados de la zona subíntima) **con macromoléculas agregadas** mediante secreción por los sinoviocitos tipo B. Está formado por agua, glucosa, electrolitos, proteoglicanos, glicoproteínas como la **lubricina**, **hialuronato** y **fosfolípidos activos de superficie** (secretados). Los fosfolípidos se disponen principalmente en bicapas, en la interfase líquido sinovial/cartílago articular (**Fig. 8**). La concentración proteica del líquido sinovial es de aproximadamente 25 % de la proteinemia<sup>58</sup> del animal. Posee muy escasos o ningún eritrocito y bajo número de células nucleadas, la mayor parte de las cuales son sinoviocitos tipo A (macrófagos).

La lubricación eficiente y la baja fricción son esenciales para el funcionamiento adecuado de la articulación. Si bien se pensaba que el hialuronato era la principal molécula lubricante articular, más recientemente se considera que las láminas de fosfolípidos y la lubricina ejercen roles igualmente importantes. Esta última, se encuentra altamente glicosilada y se dispone como un tapiz compuesto por monómeros y dímeros sobre el cartílago articular.

## Estructuras fibrocartilaginosas inconstantes

Se las llama así porque se encuentran solamente en algunas articulaciones sinoviales. Se trata de placas de tejido fibrocartilaginoso que hacen congruentes a superficies articulares. Ellas son: el disco de la articulación temporomandibular (ATM), los meniscos y el *labrum*. El **disco de la ATM** es una estructura fibrocartilaginosa que, mediante ligamentos rostrales y caudales es continua con la cápsula articular, a la que se encuentra fusionada también en su periferia. Como consecuencia, la cavidad articular está dividida completamente en un compartimiento superior y uno inferior, con membranas sinoviales independientes y participación en diferentes momentos de los movimientos articulares. En cada articulación femorotibial se encuentran dos discos fibrocartilaginosos semilunares, con la concavidad orientada hacia el plano medio, denominados **meniscos**<sup>59</sup> (**Fig. 8**). Son asimétricos, más anchos en su curvatura convexa o lateral, y se encuentran solo parcialmente unidos en algunos sectores con la cápsula, por eso la división que generan

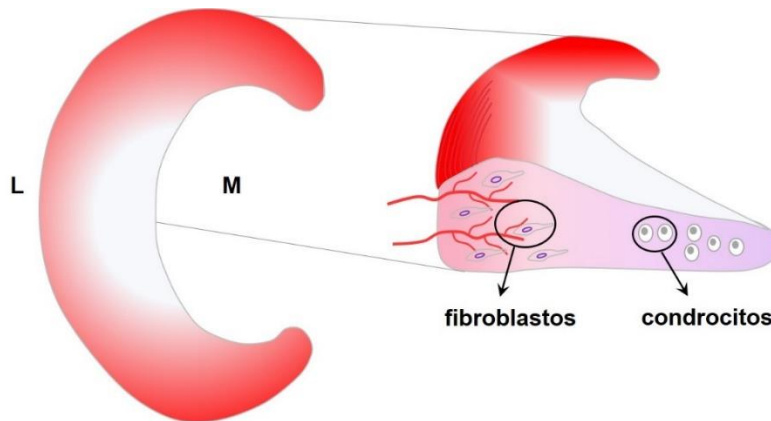
---

<sup>57</sup> De ese parecido proviene su nombre (*syn*: junto; *ovum*: huevo).

<sup>58</sup> La proteinemia es la concentración de proteínas en el plasma sanguíneo.

<sup>59</sup> De origen griego, mene: luna, -isco: diminutivo: pequeña luna

en la cavidad no es total. Sus extremos craneal y caudal se denominan cuernos. En sus dos tercios externos el fibrocartílago posee características más propias de tejido conectivo ordinario, las células son fibroblastos y predominio de colágeno tipo I. En el tercio interno las células son condrocitos y predomina el colágeno tipo II. La vascularización es abundante en la curvatura lateral, convexa, y disminuye hacia la zona medial (**Fig. 9**).



**Figura 9.** Forma aproximada de un menisco y características de sus sectores. MED.

Aproximadamente el 70 % de su MEC está constituido por agua, relativamente más abundante en el cuerno caudal. El volumen restante está formado mayormente por fibras colágenas; a diferencia del cartílago articular, la proporción de proteoglicanos es muy baja. Los meniscos están inervados, principalmente en los cuernos, mediante terminaciones libres (receptores de dolor) y mecanorreceptores (capítulo 22).

Además de adaptar las superficies articulares, los meniscos incrementan el rango de movimientos de las articulaciones en variedad y extensión, reducen el desgaste de los cartílagos articulares, proveen mayor estabilidad a la articulación y tienen funciones de propiocepción. De su forma semilunar y la constitución fibrocartilaginosa dependen sus propiedades biomecánicas: los meniscos soportan el peso y distribuyen esa fuerza compresiva vertical deformándose de manera radial hacia su zona periférica, fibrosa. Además, afrontan fuerzas de tensión y fuerzas perpendiculares de corte que pueden llevar a su desgarramiento.

Las lesiones de los discos fibrocartilagosos no son frecuentes, pero en el marco de la degeneración articular, por ejemplo, en los bovinos de razas lecheras, ocurre la erosión y luego destrucción total de los meniscos.

El reborde fibrocartilaginoso característico de la articulación coxofemoral se denomina **labio acetabular** o **labrum**; se inserta en el reborde óseo del acetábulo y lo circunscribe. El labio amplía la profundidad del acetábulo, de manera que incrementa la congruencia entre las superficies articulares.

## Capacidad regenerativa del cartílago articular

La inflamación leve de la membrana sinovial, por diversas causas (traumas, virus, bacterias, autoanticuerpos<sup>60</sup> circulantes), generalmente es resuelta por variadas acciones de los sinoviocitos. En respuesta a diversos estímulos los sinoviocitos B responden con proliferación celular (hiperplasia). Este proceso es fundamental para la homeostasis articular, pero, si es desregulado (por ejemplo, en procesos inflamatorios crónicos) se producen cambios en las sustancias secretadas por estos sinoviocitos, lo que puede conducir a la degeneración del cartílago articular. Los sinoviocitos transformados suelen compararse con células cancerígenas, ya que evitan la apoptosis, proliferan rápidamente, migran, inducen formación de nuevos vasos y secretan enzimas que degradan la matriz extracelular. Si la lesión cartilaginosa es pequeña (de menos de 5 mm en los equinos) se produce reparación denominada intrínseca, a expensas de la proliferación y síntesis de matriz de condrocitos vecinos. Si la lesión es amplia y se extiende más allá de la línea de calcificación la reparación ocurre a partir de células mesenquimáticas del hueso subcondral y se denomina extrínseca.

Las consecuencias discapacitantes de estas condiciones degenerativas, especialmente de la osteoartritis (y, con menor frecuencia en animales, la artritis reumatoidea) ha llevado a investigar la capacidad regenerativa del cartílago articular en diversos modelos de experimentación, así como en la especie humana. Aunque el cartílago articular, avascular, posea pobre capacidad regenerativa si se lo compara con otras estructuras y tejidos, su caracterización como una estructura no regenerativa ha sido revertida en las últimas décadas. Se han realizado numerosos estudios en conejos, cabras, cerdos, perros y caballos. Además de las más obvias diferencias generales, como su peso, tamaño y grosor de los cartílagos, se descubrió una amplia diferencia en su capacidad regenerativa intrínseca. Esta es mucho mayor en los conejos que en el resto de los animales estudiados; en ellos ocurre la regeneración del cartílago articular en condiciones naturales a partir de las células mesenquimáticas de la médula ósea. Esto no acontece, o lo hace escasamente, en el resto de los modelos, así como en la especie humana. Más allá de la necesidad médica de resolver la afección de los pacientes, debido a las pérdidas económicas a causa de lesiones articulares de los caballos de deporte, en estos animales las investigaciones y tratamientos han tenido mayor atención y desarrollo.

La existencia y localización de células progenitoras de cartílago en el individuo adulto es un campo dinámico de investigación. Se han descrito potenciales nichos de células madre (que podrían participar en la reparación del cartílago articular) en el mismo cartílago, en la membrana sinovial, en una zona que circunda a la placa de crecimiento y en la almohadilla adiposa infrapatelar. En los perros, las células mesenquimáticas multipotentes sinoviales son las que exhibieron mayor potencial condrogénico. Este tipo de investigación contribuye al creciente desarrollo de opciones terapéuticas en medicina regenerativa.

---

<sup>60</sup> Anticuerpos generados contra elementos propios del individuo.



## Referencias

- Aghashani, A., Verstraete, F. y Arzi, B. (2020) Temporomandibular joint gap arthroplasty in cats, *Frontiers in Veterinary Science*, 7:482. DOI:10.3389/fvets.2020.00482.
- Hall, B. (2007). *Fins into Limbs: Evolution, Development and Transformation*. Chicago: The University of Chicago Press.
- Aspinall, V. y Capello, M. (2009). *Introduction to Veterinary Anatomy and Physiology Textbook*. 2<sup>da</sup> ed. Butterworth-Heinemann.
- Aughey E. y Frye F.L. (2001). *Comparative Veterinary Histology with Clinical Correlates*. Londres: Manson Publishing Ltd.
- Barland, P., Novikoff, A. y Hamerman, D. (1962) Electron microscopy of the human synovial membrane, *The Journal of Cell Biology*, 14, pp. 207-220. DOI: 10.1083/jcb.14.2.207
- Bhattaram, P. y Chandrasekharan, U. (2017) The joint synovium: a critical determinant of articular cartilage fate in inflammatory joint diseases, *Seminars in Cell and Developmental Biology*, 62, pp. 86-93. DOI: 10.1016/j.semcdb.2016.05.009
- Brüel, A., Christesen, E., Tranum-Jensen, J., Qvortrup, K. y Geneser, F. (2015). *Geneser Histología*. 4<sup>ta</sup> ed. México, D.F.: Editorial Médica Panamericana.
- Chen S, Peiliang Fu, P. Wu, H. y Pei, M. (2017) Meniscus, articular cartilage, and nucleus pulposus: a comparative review of cartilage-like tissues in anatomy, development, and function, *Cell and Tissue Research*, 370(1), pp. 53–70. DOI:10.1007/s00441-017-2613-0.
- Chu, C.R., Szczodry, M. y Bruno, S. (2010) Animal models for cartilage regeneration and repair, *Tissue Engineering: Part B*, 16(1), pp. 105-115. DOI: 10.1089=ten.teb.2009.0452.
- Cokelaere, S., Malda, J, y van Weeren, R. (2016) Cartilage defect repair in horses: current strategies and recent developments in regenerative medicine of the equine joint with emphasis on the surgical approach, *The Veterinary Journal*, 214, pp. 61-71. DOI: 10.1016/j.tvjl.2016.02.005.
- Crelin, E. y Newton, E. (1969) The pelvis of the free-tailed bat: sexual dimorphism and pregnancy changes, *Anatomical Records*, 164: 349-358. DOI:10.1002/ar.1091640310.
- de Sousa, E., Ladeira Casado, P., Moura Neto, V., Leite Duarte, M. y Pinheiro Aguiar, D. (2014) Synovial fluid and synovial membrane mesenchymal stem cells: latest discoveries and therapeutic perspectives, *Stem Cell Research and Therapy*, 5(5):112. DOI: 10.1186/scrt501.
- Dédinaité, A., Florian Wieland, D., Beldowski, P. y Claesson, P. (2019) Biolubrication synergy: hyaluronan–phospholipid interactions at interfaces, *Advances in Colloid and Interface Science*, 274, 102050. DOI: 10.1016/j.cis.2019.102050.
- Dyce, K., Sack, W. y Wensing, C. (2010). *Anatomía Veterinaria*. 4<sup>ta</sup> ed. Bogotá: Manual Moderno.
- Erwin, M., Ashman, K., O'Donnel, P. e Inman, R. (2006) Nucleus pulposus notochord cells secrete connective tissue growth factor and up-regulate proteoglycan expression by intervertebral disc chondrocytes, *Arthritis and Rheumatism*, 54(12), pp. 3859–3867. DOI: 10.1002/art.22258.

- Eyal, S., Blitz, E., Shwartz, Y., Akiyama, H., Ronen, S. y Zelzer, E. (2015) On the development of the patella, *Development*, 142, pp. 1-9. DOI:10.1242/dev.121970.
- Eurell, J.A. y Frappier, B. L. (2006). *Dellmann's Textbook of Veterinary Histology*. 6<sup>ta</sup> ed. Iowa: Blackwell Publishing.
- Goswami, A., Foley, L. y Weisbecker, V. (2013) Patterns and implications of extensive heterochrony in carnivoran cranial suture closure, *Journal of Evolutionary Biology*, 26, pp. 1294-1306. DOI: 10.1111/jeb.12127.
- Grant Maxie, M. (2016). *Jubb, Kennedy, and Palmer's Pathology of Domestic Animals*. 6<sup>ta</sup> ed. St. Louis: Elsevier.
- Grova, M., Lo, D., Montoro, D., Hyun, J., Chung, M., Wan, D. y Longaker, M. (2012) animal models of cranial suture biology, *The Journal of Craniofacial Surgery*, 23(7), pp. 1954-1958. DOI:10.1097/SCS.0b013e318258ba53.
- Hiscock, T., Tschopp, P. y Tabin, C. (2017) On the formation of digits and joints during limb development. *Developmental Cell*, 41, pp. 459-465. DOI: 10.1016/j.devcel.2017.04.021.
- Iwanaga, T., Shikichi, M., Kitamura, H., Yanase, H. y Nozawa-Inoue, K. (2000) Morphology and functional roles of synoviocytes in the joint, *Archives of Histology and Cytology*, 63(1), pp. 17-31. DOI: 10.1679/aohc.63.17.
- Jay, G.D. y Waller, K.A. (2014) The biology of lubricin: near frictionless joint motion, *Matrix Biology*, 39, pp. 17–24. DOI: 10.1016/j.matbio.2014.08.008.
- Karlsson, C., Thornemo, M., Barreto Henriksson, H. y Lindahl, A. (2009) Identification of a stem cell niche in the zone of Ranvier within the knee joint, *The Journal of Anatomy*, 215, pp. 355-363. DOI: 10.1111/j.1469-7580.2009.01115.x.
- Kierszenbaum, A. L. y Tres, L. L. (2016). *Histology and Cell Biology, An Introduction to Pathology*. 4<sup>ta</sup> ed. Filadelfia: Elsevier Health Sciences.
- König, H. y Liebich, H. (2020). *Veterinary Anatomy of Domestic Animals*. 3<sup>ra</sup> ed. Munich: Schattauer.
- Labusca, L. y Zugun-Eloae, F. (2018) The Unexplored role of intra- articular adipose tissue in the Homeostasis and pathology of articular Joints, *Frontiers in Veterinary Science*, 5:35. DOI: 10.3389/fvets.2018.00035.
- Lee H, Grant Kirkland, W., Whitmore, R., Theis, K., Young, H., Richardson, A., Jackson, R. y Reid Hanson, R. (2014) Comparison of equine articular cartilage thickness in various joints, *Connective Tissue Research*, 55(5-6), pp. 339-347. DOI: 10.3109/03008207.2014.949698.
- Lee, E., Popowics, T. y Herring, S. (2019) Histological development of the fused mandibular symphysis in the pig, *The Anatomical Record*, 302, pp. 1372–1388. DOI: 10.1002/ar.23993.
- Lieberman, D. y Crompton, A. (2000) Why fuse the mandibular symphysis? a comparative analysis, *American Journal of Physical Anthropology*, 112, pp. 517–540. DOI:10.1002/1096-8644(200008)112:4<517::AID-AJPA7>3.0.CO;2-4.
- Longobardi, L., Li, T., Tagliaferro, L., Temple, J., Willcockson, H., Ye, P., Esposito, A., Xu, F. y Spagnoli, A. (2015) Synovial joints: from development to homeostasis, *Current Osteoporosis Reports*, 13(1), pp. 41–51. DOI:10.1007/s11914-014-0247-7.

- Pandiar, D. y Thammaiah, S. (2018) Physaliphorous cells, *Journal of Oral Maxillofacial Pathology*, (22), pp. 296-297. DOI: 10.4103/jomfp.JOMFP\_265\_18.
- Pawlina, W. (2015). *Ross-Histología texto y atlas. Correlación con Biología Molecular y Celular*. 7<sup>ma</sup> ed. Barcelona: Wolters Kluwer.
- Petelska, A., Kazimierska-Drobny, K., Janicka, K., Majewski, T. y Urbaniak, W. (2019) Understanding the unique role of phospholipids in the lubrication of natural joints: an interfacial tension study, *Coatings*, 9(4), 264. DOI:10.3390/coatings9040264.
- Ravosa, M.J., Scott, J., McAbee, K., Veit, A. y Fling, A. (2015) Chewed out: an experimental link between food material properties and repetitive loading of the masticatory apparatus in mammals, *Peer J* 3;3:e1345. DOI: 10.7717/peerj.1345. eCollection 2015.
- Ravosa, J. y Hoghe, A. Function and fusion of the mandibular symphysis in mammals: a comparative and experimental perspective. En: Ross, C. y Kay, R. (2004). *Anthropoid Origins. New Visions*. Boston: Springer.
- Reece, W., Erickson, H., Goff, J., Uemura, E. (2015). *Dukes' Physiology of Domestic Animals*. 13<sup>ra</sup> ed. Pondicherry: SPi Publisher Services Wiley-Blackwell.
- Rodríguez, H., Ortega, H., Ramos, J., Muñoz- de-Toro, M. y Luque, E. (2003) Guinea-pig interpubic joint (symphysis pubica) relaxation at parturition: underlying cellular processes that resemble an inflammatory response, *Reproductive Biology and Endocrinology*, 1:113. DOI: 10.1186/1477-7827-1-113.
- Rux, D., Decker, R., Koyama, E. y Pacifici, M. (2019) Joints in the appendicular skeleton: developmental mechanisms and evolutionary influences, *Current Topics in Developmental Biology*, 133, pp. 119–151. DOI: 10.1016/bs.ctdb.2018.11.002.
- Sasaki, A., Mizuno, M., Ozeki, N., Katano, H., Otabe, K., Tsuji, K., Koga, H., Mochizuki, M. y Sekiya, I. (2018) Canine mesenchymal stem cells from synovium have a higher chondrogenic potential than those from infrapatellar fat pad, adipose tissue, and bone marrow, *Public Library of Science One*, 13(8):e0202922. DOI: 10.1371/journal.pone.0202922.
- Shikichi, M., Kitamura, H., Yanase, H., Konno, A., Takahashi-Iwanaga, H. e Iwanaga, T. (1999) Three-dimensional ultrastructure of synoviocytes in the horse joint as revealed by the scanning electron microscope, *Archives of Histology and Cytology*, 62(3), pp. 219-229. DOI: 0.1679/aohc.62.219.
- Schmidli, M., Fuhrer, B., Kurt, N., Senn, D., Drögemüller, M., Rytz, U., Spreng, D. y Forterre, S. (2018) Inflammatory pattern of the infrapatellar fat pad in dogs with canine cruciate ligament disease, *BMC Veterinary Research*, 14:161. DOI: 10.1186/s12917-018-1488-y.
- Schmidt, M. y Ondreka, N. Hydrocephalus in Animals. En: Cinalli, G., Özek, M. y Sainte-Rose, C. (2019). *Pediatric Hydrocephalus*. Cham: Springer.
- Scott, J., Hogue, A. y Ravosa, M. (2012) The adaptive significance of mandibular symphyseal fusion in mammals, *Journal of Evolutionary Biology*, 25, pp. 661–673. DOI: 10.1111/j.1420-9101.2012.02457.x.

- Stanković, S., Vljaković, S., Bošković, M., Radenković, G., Antić, V. y Jevremović, D. (2013) Morphological and biomechanical features of the temporomandibular joint disc: an overview of recent findings, *Archives of Oral Biology*, 58, pp. 1475–1482.  
DOI: 10.1016/j.archoralbio.2013.06.014.
- Steel, C. (2008) Equine synovial fluid analysis, *Veterinary Clinics Equine Practice*, 24, pp. 437-454. DOI: 10.1016/j.cveq.2008.05.004.
- Thompson, K., Moore, S., Tang, S., Wiet, M. y Purmessur, D. (2018) The chondrodystrophic dog: a clinically relevant intermediate- sized animal model for the study of intervertebral disc-associated spinal pain, *Journal of Orthopaedic Research- Spine*, 1:e1011. DOI:10.1002/jsp2.1011.
- Vaubel, E. (1933) The form and function of synovial cells in tissue cultures. I. Morphology of the cells under varying conditions, *The Journal of Experimental Medicine*, 58(1), pp. 63-83. DOI:10.1084/jem.58.1.63.
- Vaubel, E. (1933) The form and function of synovial cells in tissue cultures. II. The production of mucin, *The Journal of Experimental Medicine*, 58(1), pp. 85-95. DOI:10.1084/jem.58.1.85.
- Warren, S., Brunet, L. Harland, R., Economides, A. y Longaker, M. (2003) The BMP antagonist noggin regulates cranial suture fusion, *Nature*, 422, pp. 625-629. DOI:10.1038/nature01545.
- Williams, S., Vinyard, C., Wall, C. y Hylander, W. (2014) Mandibular corpus bone strain in goats and alpacas: implications for understanding the biomechanics of mandibular form in selenodont artiodactyls, *Matrix Biology*, 39, pp. 17–24.  
DOI: 10.1111/j.1469-7580.2008.01008.x.
- Wooley, P., Grimm, M., Radin, E. The structure and function of joints. En: Koopman, W. y Moreland, L. (2005). *Arthritis and Allied Conditions*. 15<sup>ta</sup> ed. Lippincott Williams & Wilkins.

## Referencias de figuras

- Figuras 1, 4, 9. Autora: Dra. Mónica E. Diessler (MED), FCV-UNLP.
- Figura 2. A: Autor: Thegreenj. URL: t.ly/JaZv. Licencia CC-BY-NC-ND 3.0. B y C: Savoldi, F., Xu, B., Tsoi, J., Paganelli, C. y Matinlinna, J. (2018) Anatomical and mechanical properties of swine midpalatal suture in the premaxillary, maxillary, and palatine region, *Scientific Reports*, 8, 7073. DOI: 10.1038/s41598-018-25402-y. Licencia CC BY-4.0.
- Figura 3. Esquema. Autor: Lic. Carlos Santamaría Martín (CSM). Microfotografías: Archivo de la Cátedra de Histología y Embriología, FCV-UNLP.
- Figura 5. A. Villamonte-Chevalier, A., van Bree, H., Broeckx, B., Dingemans, W., Soler, M., Van Ryssen, B. y Gielen, I. Assessment of medial coronoid disease in canine lame elbow joints: a sensitivity and specificity comparison of radiographic, computed tomographic and arthroscopic findings. Licencia: CC-BY-4.0. B: Hollander, A, Dickinson, S y Kafienah, W. (2010). C. Autor: CSM.
- Figura 6. A: MED. B: Serena Alberto. (2005) Synovial membrane microarthroscopy of the equine midcarpal joint: technique application and evaluation of four vital stains. Auburn University.

Trabajo de tesis (MSc.) C. Cortesía del Dr. Raymond Wang, Hospital de niños del condado de Orange, EE. UU. En: Wang, R., Aminianb, A., McEntee, M., Kan, S., Simonaro, C. Lamanna, W., Lawrencef, R., Ellinwood, M., Guerra, C., Le, S. y Dickson, P. (2014) Intra-articular enzyme replacement therapy with rhIDUA is safe, well-tolerated, and reduces articular GAG storage in the canine model of mucopolysaccharidosis type I, *Molecular Genetics and Metabolism*, 112, pp. 286–293. DOI: 10.1016/j.ymgme.2014.05.015.

Figura 7. Fotos. Cortesía del Dr. Toshihiko Iwanaga. Universidad de Hokkaido, Japón. En: Shikichi, M. y col. (ver referencia completa) Esquema: MED.

Figura 8. A: Mistieri, M., Maldonado Gomes, E., Pail dos Santos, E., Kniphoff da Cruz, I. (2020) Partial tear of the long digital extensor tendon in a dog, *Ciência Rural- Santa Maria*, 50:3, e20190659. Licencia CC-BY-4.0. B y C: MED; Círculo: Lin, W., Liu, Z., Kampf, N. y Klein, J. (2020) The role of hyaluronic acid in cartilage boundary lubrication, *Cells*, 9(7), 1606. DOI:10.3390/cells9071606. Licencia: CC-BY-4.0.