

CAPÍTULO 2

La Hipótesis de la Matriz Funcional de Melvin Moss y su Relación con los Nuevos Nodos Disciplinarios

Vicente Dressino^{1*}, Susana Gisela Lamas²

Until the early 20th century, there was no functional theory of the skull that allowed craniological studies to be oriented from a functional perspective. van der Klaauw's work enabled a dynamic interpretation of the skull that would move beyond classic anatomical studies and allow the development of innovative interdisciplinary approaches such as, for example, ecomorphology. On the other hand, Melvin Moss put forward a more complex theory of the craniofacial dynamic, known as the theory of Functional Cranial Components, in which the hypothesis of the functional matrix played a fundamental role. This hypothesis contemplates various biological notions by following Hegel's dialectical model, the key aspect of which is the spiral made up of the thesis, antithesis, and synthesis. Melvin Moss applied this philosophical scheme to the structure of his theory, which was supported by large quantities of experimental data. This paper will essentially focus on Melvin Moss's works, with two main objectives: first, to analyze how he established the functional matrix theory in relation to novel theoretical perspectives such as mechanotransduction, epigenetics, etc.; and second, to examine the significant contribution to this theoretical system that the work of Héctor Pucciarelli represents.

Las influencias en la obra de Moss pueden ser reconocidas principalmente a partir de los trabajos de D'Arcy Thompson (1942) "*On growth and form*", de De Beer (1937) "*The development of vertebral skull*" y sobre todo de van der Klaauw (1945, 1948, 1952). Sus primeros trabajos se centraron en el rol de las suturas de la calvaria durante el crecimiento, llegando

¹Cátedra de Antropología Biológica IV. Facultad de Ciencias Naturales y Museo. Universidad Nacional de La Plata. La Plata. Argentina

²Cátedra de Lógica y Metodología de las Ciencias. Facultad de Ciencias Naturales y Museo. Universidad Nacional de La Plata. La Plata. Argentina

*Correspondencia: Cátedra de Antropología Biológica IV. Facultad de Ciencias Naturales y Museo. Calle 64 N° 3, e/119 y 120. 1900 La Plata. Argentina. vdressino@gmail.com

Financiamiento: Proyecto de Incentivos 11N/775. Facultad de Ciencias Naturales y Museo. Universidad Nacional de La Plata

a la conclusión que los tejidos suturales no constituyen centros de crecimiento primario que empujaban al resto de los huesos separándolos entre sí como era la creencia de la época (Moss, 1954). Sino que el crecimiento neurocraneano era una respuesta al crecimiento primario de la masa neural y que las suturas eran sitios de respuestas compensatorias y de crecimiento secundario al de la masa neural. Esta nueva visión funcional del crecimiento craneano y de las relaciones entre centros de crecimientos primarios y secundarios ejerció una fuerte influencia en las distintas disciplinas abocadas al estudio funcional del complejo craneofacial.

Las diferencias entre la propuesta teórica de Moss y la de van der Klaauw pueden sintetizarse admitiendo que ambas presentan elementos comunes en lo general, salvo en lo referido al nuevo término teórico introducido por Moss, es decir, la matriz funcional (Dressino y Lamas, 2003). En efecto, la hipótesis de la matriz funcional (HMF) constituye el elemento característico de la teoría y por mucho tiempo fue el más controversial debido a la falta de un criterio que permita demarcar entre matriz funcional, componente funcional y unidad esquelética.

Para Moss el cráneo de todo ser vivo está compuesto por diversas regiones funcionales, a saber, olfacción, visión, alimentación, etc. Y estas funciones, son llevadas a cabo por los componentes craneanos funcionales que están formados por estructuras óseas y tejidos blandos asociados (vasos sanguíneos, músculos, nervios, etc.). En este contexto la matriz funcional está compuesta por los tejidos y espacios necesarios para llevar a cabo una función y las unidades esqueléticas (hueso, cartílago, tejido conectivo denso) proveen protección biomecánica y sostén a sus matrices funcionales específicas. Las unidades esqueléticas (o esqueléticas) no se corresponden necesariamente con la unidad anatómica llamada hueso, ya que un hueso puede contener varias unidades esqueléticas. Según Moss (1984), la mandíbula contiene varias unidades esqueléticas: el angular, el coronoide, el cóndilo y los procesos alveolares, etc. En este punto Moss asevera que su propuesta se diferencia de la escuela alemana en general y de van der Klaauw en particular tanto semánticamente como conceptualmente (Moss, 1968). Porque si bien el término *componente craneano* en la nomenclatura de van der Klaauw es afín con el término *unidad esquelética* de Moss, el término *matriz funcional* no tiene correlato en la obra de van der Klaauw ni en la escuela alemana.

Por otra parte también existen diferencias metodológicas importantes entre las propuestas de Moss y de la morfología alemana. Mientras que en esta última el abordaje del estudio del cráneo es holista, en

Moss es reduccionista (“atomista” según el término utilizado por el autor, ver Moss, 1968, p 196). Esta diferencia podría radicar en el carácter comparativo, de la escuela alemana en contraposición al carácter experimental de la propuesta de Moss. A modo de ejemplo, el autor sostiene que el pensamiento de la escuela alemana representa primero el funcionamiento armónico del todo (por ejemplo, del esplanocráneo) y luego demuestra la interacción funcional y morfológica de los diversos subconjuntos componentes de ese todo funcional (mandíbulas, órbitas, etc.) (Moss, 1968). Por otra parte, Moss afirma que metodológicamente su trabajo se basa exclusivamente en la cirugía animal aplicada para la demostración experimental de los componentes craneanos funcionales. El objetivo de esta metodología consistía en producir algún tipo de cambio en la matriz funcional y observar el resultado de la unidad esquelética correspondiente. Cabe destacar que el empleo de esta técnica mostró la presencia de un gran número de componentes craneanos funcionales pero no logró precisar los límites morfológicos (Moss, 1968). En este sentido, una serie de trabajos de Pucciarelli y colaboradores permitieron contrastar experimentalmente la HMF desde la perspectiva del crecimiento y desarrollo, pero mediante la utilización de una estrategia experimental basada en la modificación de una variable ambiental de efecto global sobre el organismo como la aplicación de la malnutrición proteica y proteico-calórica en monos y ratas (Dressino, 1991; Oyhenart y Pucciarelli, 1991, 1992; Pucciarelli y Dressino, 1996; Dressino y Pucciarelli, 1997, 1999; Pucciarelli et al., 2000, entre otros). Los diseños experimentales utilizados por Pucciarelli y su equipo no producían trauma quirúrgico ni sus consecuentes secuelas. Por otra parte, los trabajos de Moss a diferencia de la escuela alemana, se enfocaron a la ontogenia de los componentes craneanos funcionales. Esto supuso un abordaje dinámico que permitió reconocer diferencias e interrelaciones entre diversas matrices funcionales.

En síntesis puede expresarse de manera simbólica la teoría de Moss asumiendo que los componentes craneanos funcionales están constituidos por las matrices funcionales correspondientes y las unidades esqueléticas (o unidades esqueléticas):

$$CCF = MF + SKU$$

donde:

CCF: Componente Craneano Funcional

MF: Matriz Funcional

SKU: Unidad Esqueletógena (Figura 1)

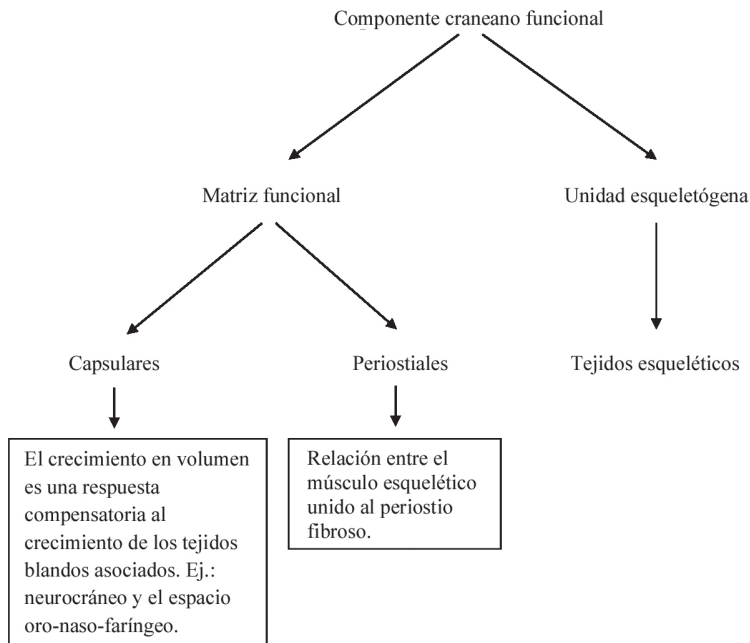


Figura 1. Esquema de los elementos que componen la Teoría Craneana Funcional de Moss.

La Matriz Funcional (MF)

La hipótesis de matriz funcional sufrió cambios acordes con el desarrollo de la biología y de la incorporación de nuevas técnicas de estudio (bioquímica, microscopía, sistemas de medición más precisos, etc.). En este sentido se puede aseverar que el desarrollo en la biología puede caracterizarse por cambios metodológicos-tecnológicos y jerárquicos. Dentro de los primeros (los metodológico-tecnológicos) podemos mencionar la mejora en las técnicas roentgenográficas que permitieron observar con mayor definición los detalles. Asimismo, la aplicación del método de los elementos finitos que permitió analizar el desarrollo cefálico con una mayor precisión. En cuanto a los desarrollos jerárquicos, éstos se basan en la causación descendente (*downwards*) es decir, el análisis a nivel celular, subcelular o molecular. Y la causación ascendente (*upwards*) que analiza el proceso multicelular o global del crecimiento craneano. Estos aspectos serán tratados en forma general más adelante en este texto.

En los primeros trabajos sobre matriz funcional Moss (1954, 1955, 1957a, b, 1958a, b, c, 1962, 1968); Moss y Young (1960); Moss y Rankow (1968) se propone este concepto aunque con una definición muy difusa y parte básicamente de dos premisas: a- las unidades esqueléticas se originan y mantienen integradas dentro de sus respectivas matrices funcionales (Moss, 1968, p 197) y b- el origen, crecimiento y mantenimiento de las unidades esqueléticas es una respuesta secundaria y obligatoria a las demandas primarias morfogenéticas de sus respectivas matrices funcionales (Moss, 1968, p 197). De ahí que argumente que “las matrices funcionales evolucionan, las unidades esqueléticas responden” (Moss, 1968, p 198). Estas matrices funcionales pueden ser de dos tipos: las periostiales y las capsulares. Las matrices periostiales pueden ser comprendidas analizando la relación entre el músculo esquelético unido al periostio fibroso, en donde la relación se produce por procesos de deposición o reabsorción ósea o alterando los procesos de crecimiento acrecional peri o endocondral. En esta relación, las respuestas de las unidades esqueléticas frente a las demandas de la matriz respectiva generan cambios de tamaño y forma en la unidad microesquelética específica, llamándose a estos procesos *transformaciones* (Moss, 1973, 1979).

Los ejemplos más importantes de matrices funcionales capsulares son el neurocráneo y el espacio oro-naso-faríngeo. El comportamiento de estas matrices es diferente al expuesto para las matrices periostiales ya que en aquellas el crecimiento en volumen es una respuesta compensatoria al crecimiento de los tejidos blandos asociados. Así por ejemplo, la cápsula neurocraneana responde al crecimiento de la masa encefálica. En este punto, podemos percibir que las definiciones de matriz funcional, así como las definiciones de los tipos capsulares y periostiales pueden comprenderse de forma general pero no son definiciones precisas. Además, desde la perspectiva metodológica es importante recordar, como se mencionó anteriormente, que los desarrollos teóricos de Moss fueron efectuados mediante observaciones realizadas en parte mediante prácticas quirúrgicas que producían fuertes efectos traumáticos en los animales. Con esto queremos expresar que la intervención propia de la metodología experimental generaba una serie de efectos secundarios o sinergias que podrían enmascarar el comportamiento de las estructuras estudiadas. Además, la correspondencia genética y epigenética de las diversas matrices tampoco era comprendida en una primera etapa. Es por ello que, como veremos posteriormente, Moss trabaja en la redefinición de las matrices funcionales.

A partir del año 1997 Moss publica una serie de trabajos en donde intenta actualizar la hipótesis (Moss, 1997a, b, c, d). Para ello se plantea

una estrategia basada en: a- el análisis del rol de la mecanotransducción y de la teoría de redes biológicas; b- el análisis de las redes celulares de uniones óseas intercomunicantes; c- la incorporación de las bases de datos genéticas relacionadas con el crecimiento y desarrollo craneofacial y d- la incorporación de la epigenética al análisis de la matriz funcional como síntesis teórica. Esta tetralogía teórica respecto a la matriz funcional se relacionó con el auge de metodologías y especialidades teóricas que se desarrollaron fuertemente en aquella época y que dejaban desactualizada a la hipótesis de la matriz funcional.

La estructura explicativa esencialmente funcionalista de la HMF dejaba de lado aspectos importantes de la biología de los sistemas biológicos. La comprensión de la importancia de los procesos de mecanotransducción y de las moléculas mensajeras en la comunicación y modificación de la expresión génica supuso un cambio importante para la HMF. En efecto, se disponía de un sistema que permitía explicar el flujo de la información desde los genes hacia la expresión de diversas características o rasgos y por otra parte, la importancia de los mecanismos transductivos en la modificación de la expresión génica en respuesta a los estímulos externos. En este sentido, la HMF cobraba un nuevo impulso ya que la funcionalidad de la matriz explicaba el cambio morfológico a nivel macro anatómico y podía ser fundamentado a nivel celular. Es decir, la inclusión de la dimensión epigenética generaba un marco teórico ampliado y con una fuerte capacidad explicativa. De esta forma, Moss asevera:

“...the FMH claims that epigenetic, extraskelatal factors and processes are the prior, proximate, extrinsic, and primary cause of all adaptive, secondary responses of skeletal tissues and organs. It follows that the responses of the skeletal unit (bone and cartilage) cells and tissues are not directly regulated by informational content of the intrinsic skeletal cell genome per se. Rather, this additional, extrinsic, epigenetic information is created by functional matrix operations.” (Moss, 1997a, p 9)

La relación entre un mecanismo transductivo que ocurre a nivel celular y el resto de las células óseas vecinas, fue explicado considerando que las células óseas constituyen elementos computacionales que funcionan multicelularmente como una red celular interconectada. Las moléculas integrinas presentes en la membrana celular en combinación con las actinas del citoesqueleto que están conectadas con el núcleo, permiten el flujo de información desde el exterior al interior de la célula. Asimismo, las uniones en hendidura o uniones comunicantes entre osteocitos -al igual que en

las sinapsis eléctricas- permiten dar cuenta de la organización del tejido óseo como una red celular interconectada. Según Moss:

“The inclusion of the concepts and databases that are related to the intracellular and intercellular bone cell mechanisms and processes of mechanotransduction and the organization of bone as a biologic connected cellular network permit revision of the functional matrix hypothesis, which offers an explanatory chain, extending from the epigenetic event of muscle contraction hierarchically downward to the regulation of the bone cell genome.” (Moss, 1997b, p 221)

La importancia de la activación mecanotransductiva de las células óseas radica en que los osteocitos pueden iniciar potenciales de acción capaces de ser transmitidos a través de las uniones en hendidura. En este sentido, Moss (1997b) sugiere que el comportamiento de los osteocitos presenta ciertas similitudes con el sistema nervioso, en especial con las neuronas que utilizan sinapsis eléctricas. Cuando los procesos transductivos a nivel iónico de membrana y mecánicos se combinan conceptual y operacionalmente con los datos de los campos eléctricos y la energética de la frecuencia de contracción muscular, proveen una base biofísica lógica de apoyo a la hipótesis de la regulación de la adaptación del tejido esquelético (Moss, 1997b, p 223).

A partir de lo expuesto se desprende que las primeras versiones de la HMF fueron de índole descriptivas en tanto que, con la incorporación de los conceptos de mecanotransducción y de la biología computacional aplicada al tejido óseo, Moss propone una hipótesis explicativa de causación jerárquica hacia abajo (*downward*) y la respuesta hacia arriba (*upward*) de los distintos niveles de organización biológica, es decir desde genes hasta cambios adaptativos.

La Propuesta Epistémica de Moss

Moss, para defender la HMF utiliza una doble estrategia argumentativa. Por un lado parte del método dialéctico hegeliano y por otra parte pero estrechamente vinculada con la anterior, discute las estrategias metodológicas que se utilizan para dar apoyo empírico a hipótesis contrarias a la HMF. Examinaremos, en primer término, la utilización realizada por Moss del modelo propuesto por Hegel acerca de que toda tesis contiene intrínsecamente su antítesis, que es contradictoria con la primera y que esta contradicción, sólo se supera con una síntesis que presenta el contenido de las dos anteriores pero no en forma contradictoria sino superadora.

Para llevar a cabo este esquema dialéctico, plantea como tesis la hipótesis contraria a la suya que afirma que el cigoto, contiene toda la información necesaria para *regular* la morfogénesis. No obstante, a partir de datos empíricos que mostraron la existencia de procesos emergentes que no son controlados sólo por los genes y la imposibilidad de explicar los fenómenos de emergencia, causación descendente y jerarquización, se propuso la hipótesis -antitética- que existen mecanismos epigenéticos capaces de *regular* la expresión genómica. Moss reconoce que esta aparente contradicción puede superarse a partir de definir qué entiende por *regular* en ambas hipótesis y propone que *regular* es llevar a cabo las acciones de *controlar* y *causar*. Por tanto examina los mecanismos que controlan y causan la morfogénesis considerando que pueden ser intrínsecos o extrínsecos.

Para analizar estos mecanismos causales Moss parte de la propuesta aristotélica que afirma cuatro tipos de causas: la formal (indica lo que un objeto es), la material (indica de lo que está hecho algo), la eficiente (indica qué ha producido a algo) y la teleológica (indica para qué existe algo, a qué tiende o puede llegar a ser). Moss reconoce que la HMF carece de causa teleológica y que la causa formal -que estaría constituida por el material celular e intercelular- y la causa material -que sería el código genético, es decir, un sistema de reglas- representan los factores intrínsecos en esta hipótesis. La causa eficiente, por otra parte, serían los procesos epigenéticos que formarían los factores externos de la HMF. Por tanto y siguiendo con la noción de *factores de regulación* antes discutida, las *causas* de regulación son intrínsecas y extrínsecas, por tanto, serán procesos y mecanismos genéticos y epigenéticos que no son antitéticos entre sí. De esta manera, Moss afirma haber llegado a una síntesis explicativa donde tanto los factores, procesos y mecanismos genéticos como los epigenéticos son necesarios para explicar los procesos morfogenéticos pero cada uno de manera aislada no puede explicarla porque aluden a causaciones diferentes.

A partir de esta aceptación de diversos mecanismos, su estrategia argumentativa se desliza hacia otros aspectos de corte metodológico. En este sentido, sostiene que el reconocimiento de los mecanismos epigenéticos como agentes causales se vincula con entender a los tejidos y órganos como ensambles y no sólo como agrupaciones (*clusters*) de células individuales y sustancias extracelulares. Y considera que estos ensambles representan sistemas adaptativos complejos (SAC) que son necesarios analizar como procesos de información en paralelo y no de manera serial. Por tanto, al no ser seriales, las herramientas

estadísticas clásicas como la estadística lineal y los análisis de regresión no serían útiles para explicar procesos ontogenéticos que, en la gran mayoría de los casos, no son lineales porque pequeños cambios en los SAC pueden traer como consecuencia grandes modificaciones morfológicas. En este mismo sentido, Moss reconoce que las propiedades morfológicas de orden superior como la matriz funcional y las unidades esqueléticas pueden ser el resultado de procesos y mecanismos ontogenéticos espontáneos y autoorganizados.

Conclusión

A lo largo de este estudio se analizó la modificación de la HMF en la obra de Moss, pasando de una explicación funcional y reduccionista estricta a una explicación causal integrada entre diversos niveles de organización y encuadrada dentro del marco teórico de la teoría de la complejidad. Este cambio conceptual estuvo acompañado por cambios metodológicos y tecnológicos y por una profundización de los mecanismos moleculares intervinientes en los procesos de desarrollo. En este sentido cobran especial importancia los mecanismos mecanotransductivos en relación con proteínas integradoras de la célula que permitieron integrar en el contexto explicativo la causación ascendente y descendente.

Este cambio conceptual de la HMF fue acompañado por los trabajos de Pucciarelli y colaboradores que llevaron a cabo diversos aportes. Por un lado, desarrollaron diseños experimentales con una notoria disminución de los efectos secundarios respecto de los diseños de Moss. Además la utilización del factor nutricional como variable de modificación del cráneo en desarrollo permitió la observación de huesos supernumerarios que agregó un elemento más a la HMF (Dahinten y Pucciarelli, 1981, 1983).

Por otra parte, los trabajos de crecimiento longitudinal en el cráneo de primates aportaron un elemento fuerte de contrastación de la HMF. Asimismo, a través de la utilización del método de elementos finitos, Pucciarelli pudo discriminar a los tensores de crecimiento como indicadores de cambio y forma (comunicación personal). De este modo podemos afirmar que la HMF fue contrastada tanto mediante intervenciones locales (quirúrgicas) como mediante efectos sistémicos mayores (malnutrición).

En la HMF revisada, Moss utilizó tanto aspectos filosóficos que incidieron en su metodología como el marco teórico de los sistemas complejos de evidente actualidad que fue un punto de quiebre para las futuras interpretaciones morfológicas de carácter descriptivo. Y como resulta evidente, Pucciarelli y colaboradores supieron interpretar y desarrollar estas nuevas corrientes teórico-metodológicas y sus nodos disciplinares.

Literatura Citada

- Dahinten SL, Pucciarelli HM. 1981. Effect of sex, age and nutrition on discontinuous traits from rat skull. *Acta Anatomica* 110:159-163. Doi:10.1159/000145425
- Dahinten SL, Pucciarelli HM. 1983. Effects of protein-calorie malnutrition during suckling and post-weaning periods on discontinuous cranial traits in rats. *Am J Phys Anthropol* 60:425-430. Doi:10.1002/ajpa.1330600403
- De Beer G. 1937. The development of the vertebrate skull. Oxford: The Clarendon Press.
- Dressino V. 1991. Desarrollo craneofacial en *Saimiri sciureus* (Cebidae) y su alteración por factores nutricionales. Tesis Doctoral Inédita. Facultad de Ciencias Naturales y Museo. Universidad Nacional de La Plata. Argentina. Doi: <http://hdl.handle.net/10915/4876>
- Dressino V, Pucciarelli HM. 1997. Cranial growth in *Saimiri sciureus* (Cebidae) and its alteration by nutritional factors. A longitudinal study. *Am J Phys Anthropol* 102:545-554. Doi:10.1002/(SICI)1096-8644(199704)102:4<545::AID-AJPA8>3.0.CO;2-Q
- Dressino V, Pucciarelli HM. 1999. Growth of functional cranial components in *Saimiri sciureus boliviensis* (Cebidae). A longitudinal study. *Growth Dev Aging* 63(3):111-127. Doi:<http://europepmc.org/abstract/med/10921503>
- Dressino V, Lamas SG. 2003. Teoría craneana funcional de Cornelis Jakob van der Klaauw: Una teoría sobre adaptación morfológica. *Episteme*, Porto Alegre 16:99-110.
- Moss ML. 1954. Growth of the calvaria in the rat. The determination of osseous morphology. *Am J Anat* 94:333-362. Doi:10.1002/aja.1000940302
- Moss ML. 1955. Morphological changes in the growing rat skull following the administration of cortisone acetate. *Proc Exp Biol Med* 89:648-650. Doi:10.3181/00379727-89-21905
- Moss ML. 1957a. Experimental alteration of sutural area morphology. *Anat Rec* 127:569-590. Doi:10.1002/ar.1091270307
- Moss ML. 1957b. Premature synostosis of the frontal suture in the cleft palate patient. *Plast Reconstr Surg* 20:199-205.
- Moss ML. 1958a. Rotations of the cranial components in the growing rat skull and their experimental alterations. *Acta anat* 32:65-86. Doi:10.1159/000141314
- Moss ML. 1958b. Fusion of the frontal suture in the rat. *Am J Anat* 102(1):141-165. Doi:10.1002/aja.1001020107

- Moss ML. 1958c. The pathogenesis of artificial cranial deformations. *Am J Phys Anthropol* 16:269-286. Doi:10.1002/ajpa.1330160302
- Moss ML. 1962. The functional matrix. En: Krausand BS, Reidel R, editores. *Vistas in orthodontics*. Philadelphia: Lea and Febiger. Doi: [http://dx.Doi.org/10.1016/0002-9416\(63\)90212-4](http://dx.Doi.org/10.1016/0002-9416(63)90212-4)
- Moss ML. 1968. A theoretical analysis of the functional matrix. *Acta Biotheoretica* 18:195-202.
- Moss ML. 1973. A functional cranial analysis of primate craniofacial growth. En: Zingeser MR, editor. *Craniofacial biology of primates*. Basel: Karger. p 191-208. Doi:[http://dx.Doi.org/10.1016/0002-9416\(74\)90066-9](http://dx.Doi.org/10.1016/0002-9416(74)90066-9)
- Moss ML. 1979. Functional cranial analysis and the functional matrix. *Int J Orthod* 17:21-31.
- Moss ML. 1984. The functional matrix hypothesis: It's explanatory role in problems of craniofacial form and growth. En: Rahman Khan AU, Moss ML, editores. *Emerging dentistry: A viewpoint from Pakistan*. Rawalpindi, Pakistan: Ferozsos Rawalpindi Limited. p 282.
- Moss ML. 1997a. The functional matrix hypothesis of mechanotransduction revisited. 1. The role of mechanotransduction. *Am J Orthod Dentofac Orthop* 112:8-11.
- Moss ML. 1997b. The functional matrix hypothesis revisited. 2. The role of an osseous connected cellular network. *Am J Orthod Dentofac Orthop* 112:221-226.
- Moss ML. 1997c. The functional matrix hypothesis revisited. 3. The genomic thesis. *Am J Orthod Dentofac Orthop* 112:338-342.
- Moss ML. 1997d. The functional matrix hypothesis revisited. 4. The epigenetic antithesis and the resolving synthesis. *Am J Orthod Dentofac Orthop* 112:410-417.
- Moss ML, Young RW. 1960. A functional approach to craniology. *Am J Phys Anthropol* 18:281-292. Doi:10.1002/ajpa.1330180406
- Moss ML, Rankow R. 1968. The role of the functional matrix in mandibular growth. *Angle Orthod* 38:95-103.
- Oyhenart EE, Pucciarelli HM. 1991. The influence of gonadic hormones on skull differences in rats malnourished during lactation. *Acta Physiol Pharmacol Ther Latinoam* 41(3):287-293.
- Oyhenart EE, Pucciarelli HM. 1992. Sexual cranial dimorphism in malnourished rats treated with growth hormone. *Growth Dev Aging* 56(3):179-184.
- Pucciarelli HM, Dressino V. 1996. Orthocephalization in the postweaning squirrel monkey. *Am J Phys Anthropol* 101:173-181.

- Pucciarelli HM, Muñe MC, Oyhenart EE, Orden AB, Villanueva ME, Rodríguez RR, Pons ER. 2000. Growth of skeletal components in the young squirrel monkey (*Saimiri sciureus boliviensis*): A longitudinal experiment. *Am J Phys Anthropol* 112(1):57-68. Doi:10.1002/(SICI)1096-8644(200005)112:1<57::AID-AJPA7>3.0.CO;2-Q
- Thompson DW. 1942. On growth and form. Cambridge: Cambridge University Press.
- van der Klaauw CJ. 1945. Cerebral skull and facial skull. A contribution to the knowledge of skull-structure. *Archives Néerlandaises de Zoologie* 7:16-37. Doi:10.1163/187530146X00023
- van der Klaauw CJ. 1948. Size and position of the functional components of the skull. A contribution to the knowledge of the architecture of the skull, based on data in the literature. *Archives Néerlandaises de Zoologie* 9:1-176. Doi:10.1163/187530152X00017
- van der Klaauw CJ. 1952. Size and position of the functional components of the skull. A contribution to the knowledge of the architecture of the skull, based on data in the literature. *Archives Néerlandaises de Zoologie* 8:1-556. Doi:10.1163/187530152X00017