

# ANATOMÍA ENDOCRANEAL DEL FURNÁRIDO FÓSIL *Pseudoseisura cursor* (AVES, PASSERIFORMES): PERSPECTIVAS PALEOECOLÓGICAS E IMPLICANCIAS EVOLUTIVAS

María M. Demmel Ferreira 

Centro de Investigaciones en Ciencias de la Tierra (CICTERRA), Facultad de Ciencias Exactas, Físicas y Naturales (FCEPyN), Universidad Nacional de Córdoba (UNC), Consejo Nacional de Investigaciones Científicas y Técnicas (CONICET) - Ingenieur Ismael Bordabehere y Av. Haya de la Torre, Ciudad Universitaria, Córdoba, Argentina

\*[manudemmel@gmail.com](mailto:manudemmel@gmail.com)

**RESUMEN:** Furnariidae corresponde a una familia endémica del Neotrópico y es una de las familias de Passeriformes más diversas, y si bien esta es una de las familias neotropicales con mejor registro fósil, en Passeriformes en general el registro es escaso, por lo que la interpretación de la evolución del grupo puede resultar un desafío. *Pseudoseisura cursor* procedente del Ensenadense (Pleistoceno temprano – medio) de la provincia de Buenos Aires, Argentina, es considerado como el taxón hermano de las especies actuales del género. Este trabajo describe la anatomía endocraneal de esta especie y la compara con aquellas de otros Furnariidae actuales para inferir aspectos ecológicos. Se realizó un modelo 3D del endocráneo (i.e., proxy del cerebro) a partir de micro-CT obtenidas del holotipo, el cual fue descripto y medido (medidas lineales y de superficie). Se calcularon su masa corporal y el volumen endocraneal, como así también sus capacidades auditivas. Comparado con el Cacholote Castaño (*Pseudoseisura lophotes*), el endocráneo de *P. cursor* muestra similitudes generales, pero presenta diferencias específicas, como un mayor desarrollo dorsoventral de los Wulsts y un bulbo olfatorio y flóculos más largos, posiblemente relacionados con su condición ancestral o adaptaciones funcionales. Aunque *P. cursor* tenía una mayor masa corporal en comparación con el Cacholote Castaño su cerebro era proporcionalmente más pequeño, con un volumen 9.73 veces su masa corporal (23.59 veces en Cacholote Castaño), lo cual podría vincularse con la tendencia de reducción corporal en especies actuales y modularidad funcional del cerebro. Además, *P. cursor* mostró capacidades auditivas similares a las del Hornero (*Furnarius rufus*) y el Chinchero Chico (*Lepidocolaptes angustirostris*), posiblemente debido a que el hábitat habría sido similar.

**PALABRAS CLAVE:** evolución, Furnariidae, micro-CT, neuroanatomía, paleobiología, paleoecología

Furnariidae corresponde a una de las familias de Passeriformes más diversas dentro del orden en el Neotrópico (Winkler et al. 2020), incluyendo, hasta la fecha, 318 especies descriptas, entre las cuales se destacan los horneros y chincheros. Habita todo tipo de ambientes, desde desiertos hasta bosques tropicales en todo el continente (Fjeldså et al. 2005). Sus nidos suelen ser complejos y elaborados, un rasgo distintivo del grupo (Olson 2001, Irestedt et al. 2006, Winkler et al. 2020). La mayoría de los miembros de la familia se alimenta de insectos y otros pequeños artrópodos que

capturan principalmente de las hojas o de la superficie de los troncos o rascando la hojarasca (Ohlson et al. 2008, Winkler et al. 2020). Algunas especies pueden alimentarse de pequeños vertebrados, como ranas y lagartos (Winkler et al. 2020), o incluir en su dieta semillas y frutos (Lopes et al. 2003, Winkler et al. 2020).

Dentro de esta familia, el género *Pseudoseisura* agrupa especies adaptadas a ambientes abiertos o semiabiertos con vegetación xerófila arbórea o arbustiva. Estos furnáridos son fundamentalmente terrestres ya que la

prolongada actividad diaria de búsqueda de alimentos la realizan en el suelo. El Cacholote Pardo (*Pseudoseisura gutturalis*) es la especie que más tiempo pasa en el suelo y corre más fácilmente que sus congéneres (Ridgely & Tudor 1994), mientras que las especies más septentrionales, el Cacholote Castaño (*Pseudoseisura lophotes*) y el Cacholote de la Caatinga (*Pseudoseisura cristata*) son algo más arborícolas, balanceándose bruscamente al caminar. Por sus hábitos de nidificación, las tres especies están estrechamente ligadas a los ambientes con árboles o arbustos espinosos, siendo reconocidas en la literatura ornitológica como ‘*exaggerated thornbirds*’ (Ridgely & Tudor 1994), debido a estos hábitos y a su gran tamaño (Tonni & Noriega 2001).

Paradójicamente a su alta diversidad y abundancia, el registro fósil de Furnariidae es escaso en comparación con otros grupos de aves. No obstante, dentro de los Passeriformes, esta familia presenta un registro considerable (Tonni 1977, Noriega 1991, Claramunt & Rinderknecht 2005, Tambussi 2011, Stefanini et al. 2016, Nascimento & Silveira 2024), aunque aún insuficiente para reconstruir con precisión su historia evolutiva (Noriega 1998). *Pseudoseisura cursor* (Fig. 1) (Furnariidae) es una especie fósil que procede del Ensenadense (Pleistoceno temprano – medio) de la provincia de Buenos Aires, Argentina. Tonni & Noriega (2001) consideran que este taxon fósil constituye el grupo hermano de las especies actuales del género (Fig. 2), sin embargo, es importante remarcar que la posición filogenética de *P. cursor* está lejos de poder ser considerada establecida, ya que su posición no ha sido puesta a prueba rigurosamente. Los eventos que dieron lugar al género *Pseudoseisura* se habrían iniciado en el máximo glacial posterior al Ensenadense tardío (posterior a 1.0–0.9 Ma), y en coincidencia con condiciones climáticas áridas (Tonni & Noriega 2001). El material descrito por Tonni & Noriega (2001) consiste en cráneo y mandíbula incompletos; húmero izquierdo incompleto, extremidad distal de húmero derecho; carpometacarpo derecho e izquierdo; ulna izquierda, ulna derecha incompleta; radio derecho; falange 1 del dígito alar II; coracoides izquierdo y derecho incompletos; esternón incompleto; fémur izquierdo incompleto; tibiotarso izquierdo; tarsometatarso izquierdo; pelvis incompleta; pigóstilo. Todos pertenecientes a un mismo individuo.

En los últimos años, ha habido un renovado interés por comprender la evolución temprana de las aves. Sin embargo, la historia evolutiva de su cerebro y órganos sensoriales aún presenta numerosos interrogantes (Kurochkin et al. 2007). Los moldes internos del neurocráneo se constituyen como herramientas

fundamentales para desentrañar esta historia, ya que permiten, mediante diversos análisis tanto cuantitativos como cualitativos, comparar el tamaño y forma del cerebro de especies extintas con las actuales, evaluando el grado de encefalización y su correlato con sus hábitos ecológicos (Jerison 2007). La aplicación de modelos endocraneanos como *proxies* de las estructuras cerebrales permite, incluso ante la ausencia de tejido cerebral preservado, establecer comparaciones funcionales entre especies fósiles y actuales. Esta metodología ha demostrado ser efectiva en estudios previos sobre evolución sensorial y ecológica en aves (Witmer et al. 2008, Early et al. 2020).

Existe un amplio consenso respecto a la correlación significativa entre el tamaño cerebral y el desarrollo de habilidades cognitivas en los vertebrados (Møller 2010). Esta relación sugiere que el tamaño cerebral influye directamente en el comportamiento, lo cual tiene implicaciones importantes en los procesos ecológicos y evolutivos (Dukas 2004). Se ha demostrado que áreas cerebrales más desarrolladas se asocian con un aumento en las capacidades de procesamiento de información de dichas áreas (Brenowitz & Arnold 1986, Iwaniuk & Wylie 2006). En el caso de las aves, el estudio de la anatomía cerebral a través de to-



Figura 1. Ilustración del aspecto externo de *Pseudoseisura cursor*, basada en la morfología del cráneo. Reconstrucción digital realizada por el doctorando Jesús María Dorado.

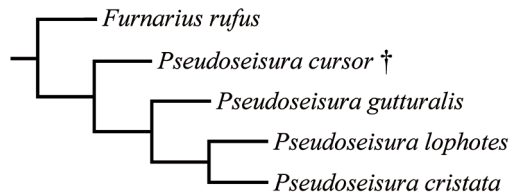


Figura 2. Árbol filogenético de las especies de *Pseudoseisura*. El Hornero (*Furnarius rufus*) representa al outgroup. Figura tomada y modificada de Tonni & Noriega (2001). Cabe aclarar que esta es solo una propuesta, y que al no haber otros estudios en donde se evalúe la posición filogenética del taxon fósil, no es posible descartar otras posibles hipótesis.

mografías computarizadas ha revelado una relación directa entre el tamaño y la forma de las regiones cerebrales y las estructuras del endocráneo (Early et al. 2020), entendido este como la superficie interna del cráneo que contiene y protege al cerebro. Esto permite inferir las capacidades sensoriales y motoras de diferentes grupos de aves a partir del análisis de modelos endocraneales, independientemente de la presencia del cerebro (Witmer & Ridgely 2008, Tambussi et al. 2014, 2015). Durante el desarrollo embrionario, la interacción entre el cerebro y el material óseo produce una superficie de interfase que copia de manera exacta la superficie del cerebro y que en muchos ejemplares fósiles se preserva y puede estudiarse mediante moldes o modelos digitales (Balanoff & Bever 2017). Por lo que el molde endocraneano es un excelente proxy para estudiar la superficie del cerebro de las aves (Early et al. 2020).

En este marco, el objetivo principal de este estudio fue estimar posibles hábitos de vida de *P. cursor* a partir de la descripción de su molde endocraneano y su comparación con el molde endocraneano de otros furnáridos. Bajo la premisa propuesta por Tonni & Noriega (2001) sobre la cercanía de este taxón fósil con las especies actuales del género, y considerando que las especies actuales de *Pseudoseisura* presentan similitudes ecológicas y conductuales significativas—como la preferencia por ambientes semiáridos, comportamiento terrestre y patrones vocales similares—se podría suponer que estos rasgos también se reflejan en homología morfológicas endocraneales. Por lo tanto, se hipotetiza que la morfología y el tamaño relativo del endocráneo de *P. cursor* es similar a la de otras especies del género *Pseudoseisura*, como puede ser el Cacholote Castaño, como así también las superficies relativas de las estructuras endocraneales, y sus capacidades auditivas.

## MÉTODOS

### Especímenes

El holotipo de *Pseudoseisura cursor* MLP-XI-14-1 se aloja en la colección de la División Paleontología de Vertebrados del Museo de Ciencias Naturales de La Plata. Para las comparaciones se usaron los datos de los especímenes de la familia Furnariidae publicados en Demmel Ferreira et al. (2024). No se utilizaron animales vivos en este estudio.

### Procesamiento

Se realizaron microtomografías de rayos X del cráneo de *P. cursor* en un equipo comercial marca

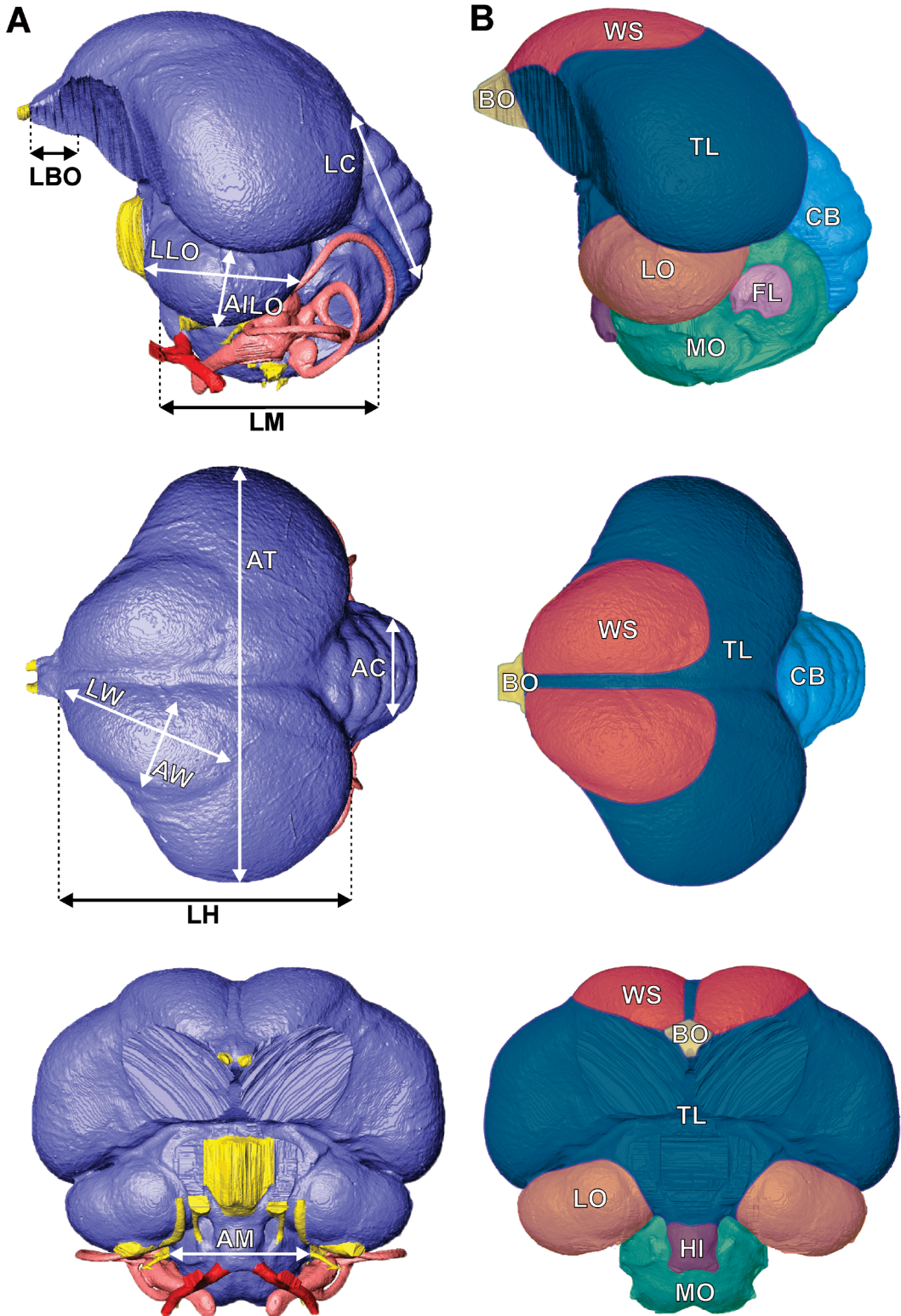
Bruker Skyscan 1272 perteneciente a la Facultad de Odontología de la Universidad de Buenos Aires (FOU-BA). La resolución usada fue de 25 µm, con una energía de 100 µA y 100 kV. Los archivos DICOM obtenidos fueron trabajados en el software Avizo (Versión 7.1), donde se segmentaron manualmente las estructuras anatómicas y se generó un modelo tridimensional del endocráneo.

### Descripción y mediciones

A partir del modelo tridimensional generado, se realizó una descripción detallada del endocráneo incluyendo el oído interno, nervios y vasos sanguíneos. La descripción sigue la terminología anatómica para el sistema nervioso central propuesta principalmente por Breazile y Kuenzel (1993). El número de pliegues cerebelares se refiere únicamente a aquellos expuestos. Se tomaron medidas tanto lineales (Fig. 3A) como de superficie (Fig. 3B) de las distintas estructuras anatómicas siguiendo a Demmel Ferreira et al. (2024). Las medidas lineales se midieron en milímetros utilizando herramientas del software Avizo. Con el objetivo de lograr una mejor representación de las formas, se calcularon índices con las medidas lineales. Las medidas de superficie se tomaron utilizando el software Geomagic Studio (versión 2012). Estas medidas se expresan en porcentajes relativos al total de la superficie endocraneal, con el fin de proporcionar información cuantitativa principalmente sobre el tamaño de las diferentes estructuras cerebrales. La masa corporal (BM) de *Pseudoseisura cursor* se calculó siguiendo el método propuesto por Field et al. (2013). Según los autores, el indicador más preciso para estimar la masa corporal en aves voladoras es el diámetro máximo de la faceta articular humeral del coracoides (la cavidad glenoidea). Field et al. (2013) sugieren que, en la mayoría de los casos, este indicador puede proporcionar las estimaciones más precisas de la masa corporal de las aves fósiles voladoras. En base a esto se tomó la medida del diámetro máximo de la faceta articular del húmero derecho e izquierdo de *P. cursor* y se promediaron ambas medidas. Luego se aplicó la fórmula indicada en el trabajo:  $\ln(BM) = 2.44 * (\ln(HAF) + 2.00)$ , donde BM es masa corporal y HAF es la medida de la faceta articular del húmero. El volumen cerebral (BV) se calculó con el software Avizo. El rango de audición (Hz) y la audición media (Hz) se calcularon siguiendo a Walsh et al. (2009).

### Estimación de los posibles hábitos

La inferencia de los potenciales comportamientos y hábitos ecológicos de *P. cursor* se realizaron de forma



**Figura 3.** Medidas lineales y de superficie tomadas en el modelo endocraneal 3D de *Pseudoseisura cursor*. Figura tomada y modificada de Demmel Ferreira et al. (2024). El modelo endocraneal de la imagen pertenece a Benteveo Común (*Pitangus sulphuratus*). Vistas: A, medidas lineales; B, medidas de superficie. Abreviaturas: AC, ancho Cerebelo; AILO, alto Lóbulos Ópticos; AM, ancho Médula; AT, ancho hemisferio Telencefálico; AW, ancho Wulst; BO, Bulbo Olfatorio; CB, Cerebelo; FL, Flóculos; HI, Hipófisis; LBO, largo Bulbo Olfatorio; LC, largo Cerebelo; LH, largo hemisferio Telencefálico; LLO, largo Lóbulos Ópticos; LM, largo Médula; LO, Lóbulos Ópticos; LW, largo Wulst; MO, Médula Oblonga; TL, Telencefalo restante; WS, Wulsts.



cualitativa, asistida por la comparación con las especies actuales del mismo género y de otros géneros dentro de la misma familia.

A menos que se especifique lo contrario, los términos ‘endocráneo’, ‘molde endocraneal’, ‘modelo endocraneal’ y términos derivados se emplearán indistintamente para referirse al proxy del cerebro.

RESULTADOS

Descripción anatómica

El endocráneo corresponde a un tipo de cerebro airencefálico (Hofer 1952), lo que implica que el cerebro se ubica dorsalmente al *rostrum* y presenta una notable superposición dorsoventral de los hemisferios telencefálicos sobre los lóbulos ópticos y la *medulla oblongata* (Fig. 4). En vista dorsal y de manera general,

el endocráneo tiene forma subredondeada (Fig. 4).

*Telencéfalo* (Fig. 4): El telencéfalo es apenas más largo que ancho (Tablas 1 & 2). Los hemisferios son abovedados y piriformes en vista dorsal y están expandidos mediolateralmente. La fisura interhemisférica es ancha y profunda, uniforme en todo su recorrido. Las *eminentiae sagittales* (Wulsts) corresponden al tipo A (Stingelin 1957) es decir, que se posicionan rostralmente en relación con el largo de los hemisferios telencefálicos. Los Wulsts son alargados, tienen forma subredondeada, y el contacto con la *fissura interhemisferica* es recta, con límites bien definidos. No fue posible identificar la *vallecula*. El bulbo olfatorio es ancho en su origen, y se estrecha rostralmente, siendo de forma cónica.

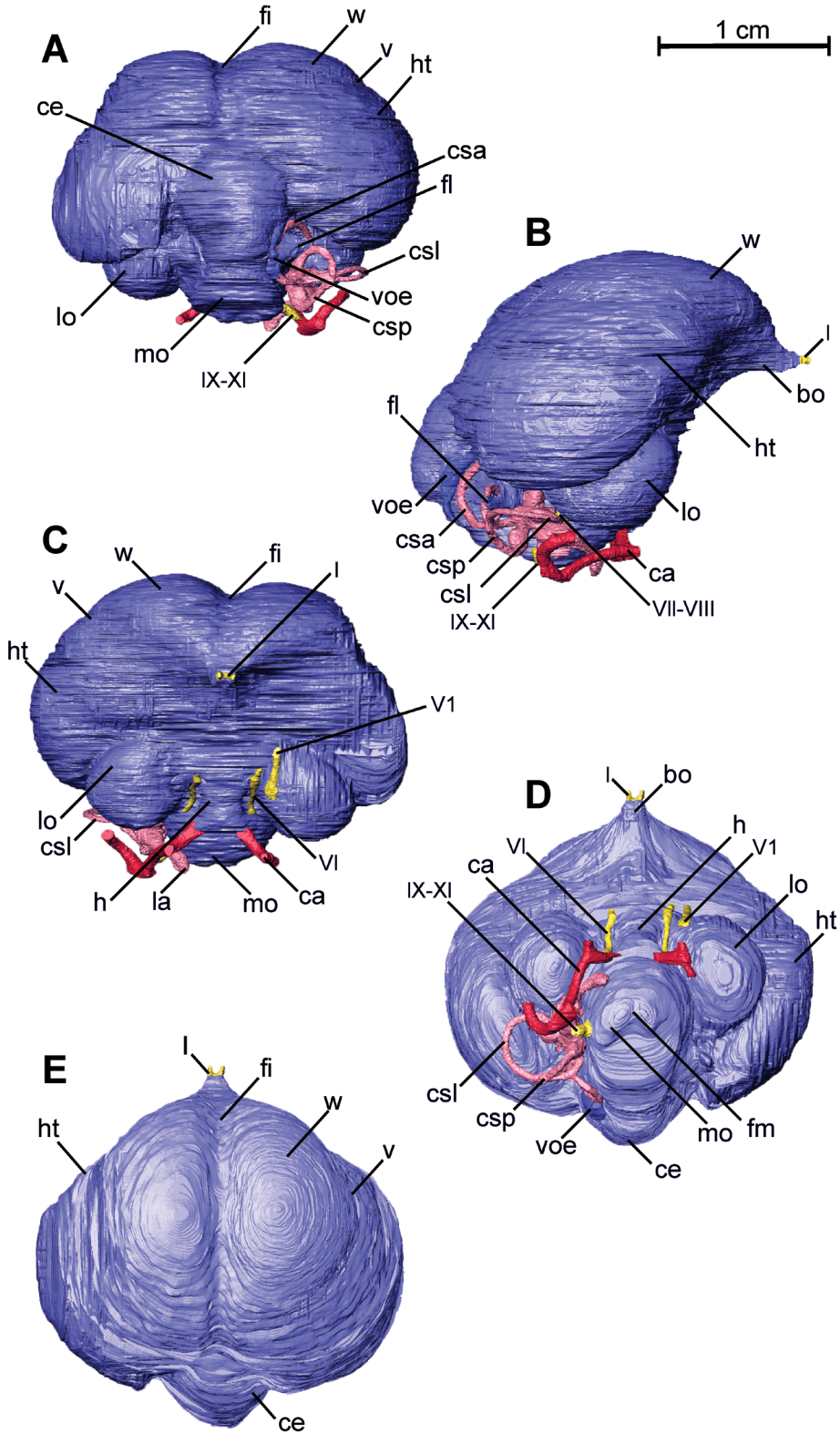
*Diencefalo* (Figs. 4 C & D): la hipófisis es ancha, robusta y tiene forma de reloj de arena en vista rostral.

**Tabla 1.** Medidas lineales en milímetros (mm) de las diferentes estructuras anatómicas del endocráneo.  
\*Datos tomados de Demmel Ferreira et al. (2024).  
Abreviaturas: AC, ancho cerebelo; AILO, alto lóbulo óptico; AM, ancho médula; AT, ancho hemisferio telencefálico; AW, ancho Wulst; LBO, largo bulbo olfatorio; LC, largo cerebelo; LF, largo flóculos; LH, largo hemisferio telencefálico; LLO, largo lóbulo óptico; LM, largo médula; LW, largo Wulst.

| Especie                                | LH    | AT    | LW    | AW   | LBO  | LLO  | AILO | LC   | AC   | LF   | LM   | AM   |
|----------------------------------------|-------|-------|-------|------|------|------|------|------|------|------|------|------|
| <i>Pseudoseisura cursor</i>            | 16.79 | 21.63 | 13.61 | 8.39 | 2.66 | 6.46 | 4.61 | 7.31 | 5.31 | 3.59 | 8.43 | 6.29 |
| <i>Cinclodes fuscus</i> *              | 12.28 | 13.99 | 9.97  | 4.37 | 1.22 | 5.85 | 3.24 | 5.84 | 4.68 | 1.26 | 7.33 | 4.61 |
| <i>Coryphistera alaudina</i> *         | 14.51 | 11.44 | 8.53  | 4.46 | 1.12 | 5.42 | 3.28 | 5.97 | 4.32 | 0.91 | 5.28 | 4.09 |
| <i>Drymornis bridgesii</i> *           | 17.15 | 20.57 | 13.67 | 7.84 | 1.33 | 6.38 | 3.27 | 8.30 | 4.83 | 1.28 | 7.03 | 5.36 |
| <i>Furnarius rufus</i> *               | 13.55 | 16.57 | 11.23 | 4.68 | 0.64 | 7.42 | 3.96 | 7.10 | 4.77 | 1.92 | 6.08 | 4.62 |
| <i>Lepidocolaptes angustirostris</i> * | 12.06 | 15.72 | 11.06 | 5.81 | 0.74 | 5.91 | 2.77 | 6.72 | 4.81 | 1.54 | 6.09 | 4.58 |
| <i>Pseudoseisura lophotes</i> *        | 15.38 | 19.30 | 11.2  | 6.12 | 1.15 | 6.16 | 3.71 | 7.41 | 4.99 | 1.50 | 6.67 | 5.66 |
| <i>Syndactyla rufosuperciliata</i> *   | 14.09 | 16.00 | 9.91  | 5.53 | 1.20 | 5.92 | 3.21 | 7.28 | 4.86 | 1.31 | 6.40 | 4.77 |

**Tabla 2.** Índices calculados a partir de las medidas lineales. Las abreviaturas siguen a la Tabla 1.  
\*Datos tomados de Demmel Ferreira et al. (2024).

| Especie                                | LH/AT | LW/AW | LBO/LH | LLO/AILO | LC/AC | LF/AC | LM/AM |
|----------------------------------------|-------|-------|--------|----------|-------|-------|-------|
| <i>Pseudoseisura cursor</i>            | 0.776 | 1.622 | 0.158  | 1.401    | 1.377 | 0.676 | 1.340 |
| <i>Cinclodes fuscus</i> *              | 0.878 | 2.281 | 0.099  | 1.806    | 1.248 | 0.269 | 1.590 |
| <i>Coryphistera alaudina</i> *         | 1.268 | 1.913 | 0.077  | 1.652    | 1.382 | 0.211 | 1.291 |
| <i>Drymornis bridgesii</i> *           | 0.834 | 1.744 | 0.078  | 1.951    | 1.718 | 0.265 | 1.312 |
| <i>Furnarius rufus</i> *               | 0.818 | 2.400 | 0.047  | 1.874    | 1.488 | 0.403 | 1.316 |
| <i>Lepidocolaptes angustirostris</i> * | 0.767 | 1.904 | 0.061  | 2.134    | 1.397 | 0.320 | 1.330 |
| <i>Pseudoseisura lophotes</i> *        | 0.797 | 1.830 | 0.075  | 1.660    | 1.485 | 0.301 | 1.178 |
| <i>Syndactyla rufosuperciliata</i> *   | 0.861 | 1.792 | 0.085  | 1.844    | 1.498 | 0.270 | 1.342 |



**Figura 4.** Reconstrucción virtual 3D del molde endocraneal de *Pseudoseisura cursor* elaborado a partir de microtomografías computadas, con estructuras anatómicas señaladas. Abreviaturas: bo, bulbo olfatorio; ca, carótida; ce, cerebelo; csa, canal semicircular anterior; csl, canal semicircular lateral; csp, canal semicircular posterior; fi, fisura interhemiférica; fl, flóculo; fm, fisura mediana; h, hipófisis; ht, hemisferio telencefálico; I, nervio uno; IX-XI, salida de los nervios nueve a once; la, lagena; lo, lóbulo óptico; mo, médula oblonga; v, valécula; V1, rama uno del nervio cinco; VI, nervio seis; VII-VIII, salidas de los nervios siete y ocho; voe, vena occipital externa; w, Wulst.

No fue posible identificar la glándula pineal, debido a que no deja impresión en el endocráneo, como en la mayoría de las aves.

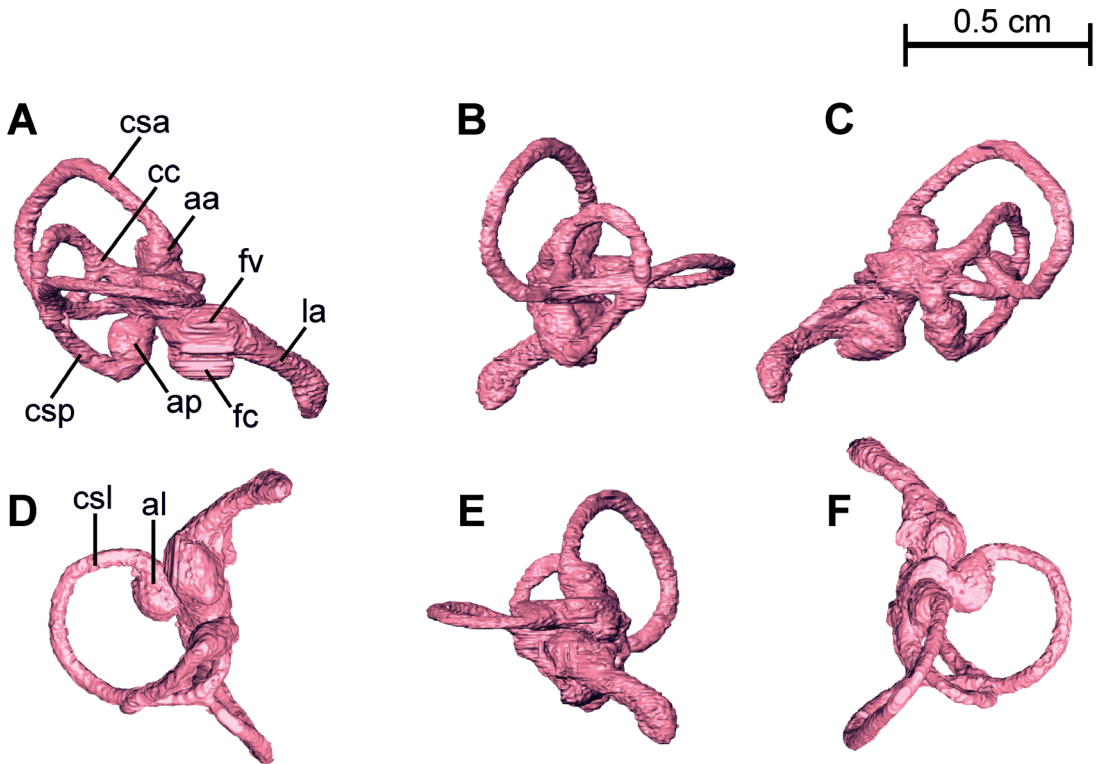
**Mesencéfalo** (Figs. 4 A, B, C & D): los lóbulos ópticos son subesféricos y globosos en vista lateral y están posicionados rostralmente en relación con el límite caudal de los Wulsts. El contacto de los lóbulos ópticos con el telencéfalo dibuja una línea que se curva ventrolateralmente de manera pronunciada, por lo que en vista rostral tienen una orientación dorsoventral. Los hemisferios telencefálicos ‘envuelven’ la superficie dorsal de los lóbulos ópticos, como en la mayoría de las Neornithes (Chiappe et al. 2024).

**Metencéfalo** (Figs. 4 A, B, D & E): el cerebelo es corto y ancho, y el contacto con el telencéfalo tiene forma de ‘U’, abierta invertida. No fue posible reconstruir los pliegues cerebelares, debido al estado de conservación del cráneo. Los flóculos son anchos en su origen y se extienden en dirección laterocaudal, sin curvaturas ni pliegues.

**Mielencéfalo** (Figs. 4 A, C & D): la médula oblonga es alargada en sentido rostrocaudal. La fisura mediana es somera y poco notoria. La médula tiene aspecto

globoso en vista rostral.

**Nervios craneales** (Figs. 4 A, B, C & D): debido al estado de preservación del cráneo, no fue posible reconstruir la totalidad de los nervios craneales. El nervio olfatorio (I) se proyecta rostralmente al bulbo olfatorio. El origen de este nervio es común para las dos ramas, siendo la porción común corta y sutil. Del nervio trigémino (V) solo pudo ser reconstruido la rama oftálmica (1) que corre sobre la porción medial de los lóbulos ópticos. Esta rama es delgada, de sección transversal redondeada. El nervio abducens (VI) tiene su origen en la porción más rostral de la médula y se extiende dorsorostralmente, paralelo a la rama 1 del nervio V. Es delgado y de sección circular. Los nervios facial y vestibulococlear (VII y VIII) tienen origen compartido en los laterales de la médula, parcialmente cubiertos por el oído interno. Los nervios glossofaríngeos, vago y accesorio (IX, X y XI) tienen un origen común, como en la mayoría de las aves (Brazile & Kuenzel 1993), ubicado en la zona ventroateral de la médula. El origen común de estos nervios es redondeado y su sección es ovalada. Los nervios ópticos (II), oculomotor (III) y troclear (IV) no pudieron ser reconstruidos.



**Figura 5.** Reconstrucción virtual 3D del molde endocraneal del oído interno derecho de *Pseudoseisura cursor* con estructuras anatómicas señaladas. Abreviaturas: aa, ámpula anterior; al, ámpula lateral; ap, ámpula posterior; cc, cruz común; csa, canal semicircular anterior; csl, canal semicircular lateral; csp, canal semicircular posterior; fc, fóvea coclear; fv, fóvea vestibular; la, lagena.

**Vasculatura** (Figs. 4 A, B, C & D): los canales carotídeos son de sección transversal subredondeada. Ambas carótidas llegan a la hipófisis de forma independiente, por lo que no existe anastomosis intercarotídea. La vena occipital externa sigue los márgenes laterales del cerebelo. Es de apariencia robusta y notoria. Debido al estado de preservación, no fue posible identificar el seno occipital.

**Oído interno** (Fig. 5): todos los canales semicirculares tienen una sección transversal subredondeada. El canal semicircular posterior (CSP) es el menos desarrollado (i.e., el de menor diámetro), mientras que el anterior (CSA) y el lateral (CSL) tienen un desarrollo similar. Las tres ámpulas son globosas, y se orientan hacia caudal. La cruz común es corta y robusta, y se orienta de forma oblicua en relación con el CSL. La lagena se curva ligeramente hacia medial, y el extremo craneal se orienta hacia ventral. La fenestra vestibular es ovalada y conspicua, está claramente marcada. La fenestra coclear es de menor tamaño que la vestibular. También es ovalada y un poco más elongada.

DISCUSIÓN

La propuesta de Tonni & Noriega (2001) ubica a esta especie como la primera especie extinta del género *Pseudoseisura*, y postulan su condición de taxón hermano de las otras especies del género. Cuando se compara la forma del endocráneo de *Pseudoseisura cursor* (Fig. 4) con la de Cacholote Castaño (Demmel Ferreira et al. 2024), es posible afirmar que, en términos generales, los endocráneos son similares.

Sin embargo, debido a la carencia de estudios filogenéticos específicos y estrictos, existe cierta incertidumbre filogenética, por lo que los resultados deben ser interpretados con la cautela que dicha incerteza exige. En relación con las medidas lineales (Tabla 1) y los índices de dichas medidas (Tabla 2), no existen grandes diferencias que indiquen que la forma de las distintas estructuras anatómicas varía de manera notoria. Analizando la Tabla 2 es posible observar que el bulbo olfatorio de *P. cursor* es considerablemente más largo en relación con el largo del telencéfalo que en el Cacholote Castaño, lo que podría deberse a una mayor preponderancia del olfato en *P. cursor* que en los furnáridos actuales. Los flóculos también son más largos en relación con el ancho del cerebelo en *P. cursor* que en el Cacholote Castaño. Esto podría explicarse por un aumento en la densidad neuronal de regiones específica, lo que facilita la incorporación de vías cerebrales adicionales o la elaboración o mayor agudeza de las vías existentes (Ksepka et al. 2020). Hay autores que sugieren que existe un crecimiento diferencial de regiones individuales del cerebro, que podrían dividirse en regiones funcionales distintas, indicando cierto grado de evolución modular (Iwaniuk et al. 2004, 2005, Healy & Rowe 2007, Balanoff et al. 2016, Smaers & Vanier 2019).

Cuando se analizan los porcentajes relativos de las medidas de superficie (Tabla 3), es posible observar que los Wulsts representan más del doble de la superficie ocupada por los lóbulos ópticos. La comparación se debe a que los Wulsts (histológicamente

**Tabla 3.** Medidas de superficies representados en porcentajes (%) relativos a la superficie total del endocráneo.

\*Datos tomados de Demmel Ferreira et al. (2024).

\*\*Estructura que no pudo ser reconstruida en el modelo endocraneal.

| Especie                                | Wulsts | Bulbo Olfatorio | Hipófisis | Lóbulos Ópticos | Cerebelo | Flóculos | Médula | Chiasma Óptico | Telencéfalo restante |
|----------------------------------------|--------|-----------------|-----------|-----------------|----------|----------|--------|----------------|----------------------|
| <i>Pseudoseisura cursor</i>            | 19.88  | 1.03            | 1.16      | 9.97            | 5.59     | 2.26     | 7.38   | **             | 52.73                |
| <i>Cinclodes fuscus</i> *              | 14.71  | 1.23            | 1.01      | 16.73           | 6.07     | 2.69     | 11.81  | 0.87           | 44.89                |
| <i>Coryphistera alaudina</i> *         | 15.30  | 1.01            | 1.12      | 13.05           | 6.20     | 2.20     | 11.91  | 1.08           | 48.14                |
| <i>Drymornis bridgesii</i> *           | 20.01  | 1.11            | 0.82      | 9.15            | 5.73     | 1.12     | 10.78  | 0.80           | 50.48                |
| <i>Furnarius rufus</i> *               | 14.51  | 0.86            | 1.17      | 13.93           | 6.57     | 2.62     | 12.10  | 1.26           | 46.98                |
| <i>Lepidocolaptes angustirostris</i> * | 19.59  | 1.01            | 0.89      | 11.56           | 7.14     | 2.32     | 11.42  | 0.69           | 45.37                |
| <i>Pseudoseisura lophotes</i> *        | 17.65  | 0.59            | 0.85      | 11.83           | 6.06     | 2.08     | 12.04  | 0.91           | 47.99                |
| <i>Syndactyla rufosuperciliata</i> *   | 19.02  | 1.05            | 0.94      | 9.60            | 7.38     | 2.03     | 10.22  | 0.85           | 48.89                |



corresponden al hiperpallium) procesan información visual (región caudal) y somatosensorial (región rostral; Atoji et al. 2016). Esto podría indicar que, tanto la visión como la información somatosensorial eran de gran importancia. La cantidad y el tipo de información que reciben los Wulsts está muy ligada tanto al hábito locomotor como trófico (Wylie et al. 2015, Stacho et al. 2020). Esto, sumado a la idea de un hábito de locomoción muy cursorial (Tonni & Noriega 2001), podría indicar que la búsqueda de su alimento se daba desde el suelo, buscando su alimento entre la hierba o la hojarasca. Cuando se comparan los valores de los Wulsts y de los lóbulos ópticos con las demás especies de furnáridos, el Chinchero Grande (*Drymornis bridgesii*) presenta los valores más similares y si bien esta especie también se alimenta en troncos y ramas de árboles, se alimenta principalmente en el suelo (Belton 1984, Kratter et al. 1993, Juárez 2021). El Ticotico Común (*Syndactyla rufosuperciliata*) presenta también

valores similares, pero esta especie tiene comportamientos alimentarios diferentes, ya que busca comida principalmente en el sotobosque, ocasionalmente extendiéndose hasta el dosel y casualmente en el suelo. Recolecta objetos de las ramas, hojas muertas y otros restos; ocasionalmente martillea ramas (Remsen 2020). Para este caso, es probable que la similitud de valores de superficie de los Wulsts se deba más al procesamiento de la información sensorial. El valor de la superficie del cerebelo de *P. cursor* es llamativo cuando se lo compara con las demás especies: es el valor más pequeño y el valor más cercano es el que corresponde al Chinchero Grande. El tamaño del cerebelo está fuertemente vinculado al tamaño de los diferentes pliegues o *folia*, los que a su vez se relacionan con diferentes funciones y diferentes hábitos (Sultan & Glickstein 2007). Walsh et al. (2013) reconocen que un cerebelo grande puede haber contribuido a la capacidad del vuelo, así como a todos los modos de

**Tabla 4.** Masa corporal en gramos (g) y volumen del endocráneo en milímetros cúbicos (mm³).  
\*Datos tomados de Demmel Ferreira et al. (2024).  
\*\*según la fórmula usada (Field et al. 2013), el error de predicción porcentual medio es de 12.95 y el intervalo del coeficiente del 95% del error de predicción porcentual es de 1.07  
Abreviaturas: MC, masa corporal; VE, volumen endocraneal.

| Especie                                | Masa corporal | Volumen endocraneal | VE/MC |
|----------------------------------------|---------------|---------------------|-------|
| <i>Pseudoseisura cursor</i>            | 262.52**      | 2554.99             | 9.73  |
| <i>Cinclodes fuscus</i> *              | 30.00         | 804.49              | 26.82 |
| <i>Coryphistera alaudina</i> *         | 30.00         | 809.48              | 26.98 |
| <i>Drymornis bridgesii</i> *           | 94.00         | 2181.33             | 23.21 |
| <i>Furnarius rufus</i> *               | 43.70         | 1130.25             | 25.86 |
| <i>Lepidocolaptes angustirostris</i> * | 31.50         | 931.45              | 29.57 |
| <i>Pseudoseisura lophotes</i> *        | 72.40         | 1707.83             | 23.59 |
| <i>Syndactyla rufosuperciliata</i> *   | 25.60         | 1157.94             | 45.23 |

**Tabla 5.** Frecuencias y rangos auditivos expresados en Herz (Hz).  
\*Datos tomados de Demmel Ferreira et al. (2024).

| Especie                                | Frecuencia óptima | Frecuencia media | Frecuencia mínima | Frecuencia máxima |
|----------------------------------------|-------------------|------------------|-------------------|-------------------|
| <i>Pseudoseisura cursor</i>            | 5385.80           | 3138.62          | 445.72            | 5831.52           |
| <i>Cinclodes fuscus</i> *              | 5617.83           | 3264.49          | 455.57            | 6073.41           |
| <i>Coryphistera alaudina</i> *         | 6176.63           | 3567.61          | 479.30            | 6655.93           |
| <i>Drymornis bridgesii</i> *           | 4476.19           | 2645.20          | 407.11            | 4883.30           |
| <i>Furnarius rufus</i> *               | 5448.09           | 3172.41          | 448.37            | 5896.46           |
| <i>Lepidocolaptes angustirostris</i> * | 5190.04           | 3032.43          | 437.41            | 5627.45           |
| <i>Pseudoseisura lophotes</i> *        | 4944.42           | 2899.20          | 426.99            | 5371.41           |
| <i>Syndactyla rufosuperciliata</i> *   | 4954.19           | 2904.50          | 427.40            | 5381.59           |

locomoción de las aves. Hall et al. (2013) encontraron una correlación positiva entre el grado de plegamiento de la corteza cerebelar y la complejidad del nido. Esto sugiere que un cerebelo con mayor grado de plegamiento permite mayor densidad de neuronas (especialmente células de Purkinje), mejor procesamiento motor fino y posiblemente también mayor capacidad de aprendizaje y secuenciación motora. Dado que el cerebelo está entonces involucrado también en el control de la motricidad fina (Hall et al. 2013), lo que puede influir tanto en el rendimiento del vuelo (por ejemplo, en maniobras precisas o vuelo en ambientes complejos como bosques densos) como del nado (Balanoff et al. 2016), o incluso en la construcción de nidos complejos. Para el caso de *P. cursor*, la superficie relativa de su cerebelo, pequeña en relación con otros furnáridos, podría estar relacionada con un estilo de vida menos demandante en términos de motricidad fina y complejidad conductual. Podría haber habitado zonas más abiertas o menos estructuralmente complejas, tal vez tenía un estilo de vida más terrestre o con menor dependencia del vuelo o no construía nidos de alta complejidad. Es importante mencionar también que los bajos valores de superficie relativa para el cerebelo podría deberse a una cuestión de espacio limitado dentro del cráneo, en el cual algunas estructuras aumentan su superficie en detrimento de la superficie de otras o a una restricción filogenética.

Un aspecto llamativo de los valores de superficies relativas es que los valores de *P. cursor* son considerablemente distintos de la especie del mismo género el Cacholote Castaño. Si bien los valores de las especies aquí consideradas no presentan grandes variaciones, es posible decir, como se mostró anteriormente, que hay especies con valores más similares que el Cacholote Castaño. Nuevamente, esto podría deberse a condiciones de ancestralidad de la especie fósil. Sería interesante la comparación con los otros miembros del clado *Pseudoseisura*, para tener un panorama más completo.

En cuanto a la relación del volumen relativo del endocráneo y la masa corporal (en la que *P. cursor* mostró un valor más pequeño que otros Furnariidae; Tabla 4), Ksepka et al. (2020) proponen que la tendencia a tamaños cerebrales relativamente más grandes a lo largo de la filogenia fue impulsada por la selección de tamaños corporales más pequeños. Las tasas de evolución parecen haberse estabilizado con el tiempo, mientras que la selección direccional actuó en clados individuales. Si bien el tamaño corporal es una posible explicación a la variación en el tamaño relativo del cerebro, hay autores que sugieren que los altos niveles de encefalización podrían deberse al crecimiento

diferencial de regiones individuales del cerebro el cual que podría dividirse en regiones funcionales distintas, indicando cierto grado de evolución modular (Iwaniuk et al. 2004, 2005, Healy & Rowe 2007, Balanoff et al. 2016, Smaers & Vanier 2019). Esto quizás está ligado a una cuestión de ancestralidad y podría estar indicando, como proponen Ksepka et al. (2020), que los furnáridos actuales sufrieron una disminución de su masa corporal más marcada que la del volumen endocraneal, en comparación con las especies fósiles. Vale la pena mencionar que la estimación de masa corporal de *P. cursor* es un dato inédito hasta la publicación de este trabajo y representa un resultado novedoso en sí mismo. Si bien el resultado del cálculo es llamativo en relación con la masa corporal de los otros furnáridos, hasta el momento es el cálculo que estima este parámetro con mayor precisión (Field et al. 2013). Tonni & Noriega (2001) describen a *P. cursor* como una especie de gran tamaño, al menos ‘mayor al de las tres especies conocidas de *Pseudoseisura*’, por lo que el valor de la masa corporal podría estar en concordancia con esa idea.

En lo que respecta a la audición, la Hipótesis de la Adaptación Acústica (HAA) propone que la estructura del hábitat ha dado forma a la evolución de las propiedades acústicas de los cantos (y por lo tanto de la audición) de las aves (Morton 1975, Hansen 1979, Boncoraglio & Saino 2007). El aire cálido y seco mejora la transmisión del sonido (Harris 1966, Michelsen & Larsen 1983), mientras que el follaje denso aumenta la atenuación (Aylor 1972, Martens 1980). Tonni & Noriega (2001) infieren que *P. cursor* habitó en ambientes abiertos o semiabiertos de tipo chaqueño, por lo que el sonido habría sido transmitido sin grandes dificultades. Las capacidades auditivas de *P. cursor* (Tabla 5) mostraron valores intermedios dentro del marco comparativo y su frecuencia óptima de audición es cercana a la del Hornero (*Furnarius rufus*) y a la del Chinchero Chico (*Lepidocolaptes angustirostris*). Esto puede encontrar explicación en que el Hornero habita una variedad de hábitats abiertos: zonas alteradas con suelo desnudo; matorrales secundarios, pastos y tierras agrícolas, parques y jardines urbanos (Remsen & Bonan 2020), guardando cierta similitud al hábitat propuesto para *P. cursor*. El segundo ocurre en hábitats un poco más vegetados, del tipo bosque abierto, matorrales y sabanas (Marantz et al. 2020). Estas cercanías en los tipos de hábitats podría ser la explicación de la similitud en las frecuencias de audición entre *P. cursor*, el Hornero y el Chinchero Chico. El motivo por el cual el Cacholote Castaño tiene las frecuencias de audición menores que las de *P. cursor* podría deberse a que esta especie habita otro tipo de hábitats

(principalmente bosques tropicales caducifolios, bordes de bosques, matorrales secundarios, entre otros tipos de espacios boscosos; Remsen 2024), diferentes a los propuestos para la especie fósil. De acuerdo con la HAA, diferentes hábitats implican diferentes propiedades acústicas. El metaanálisis realizado por Boncoraglio & Saino (2007) si bien respalda la HAA, advierte que la estructura del hábitat predice sólo débilmente las propiedades acústicas de los cantos de las aves. Por lo tanto, otros factores potencialmente relevantes deberían incluirse en modelos realistas de la evolución de la acústica del canto de las aves.

En conclusión, existen grandes similitudes en la morfología general del endocráneo de *P. cursor* respecto a otros furnáridos. Sin embargo, es importante destacar que hasta el momento no hay estudios filogenéticos específicos y rigurosos acerca de su asignación al género *Pseudoseisura*, por lo tanto, no es posible descartar hipótesis alternativas de su pertenencia y los resultados aquí presentados deben ser tomados con la cautela que lo ameritan. El análisis de su anatomía endocraneana permite inferir una gran preponderancia del sentido del olfato en *P. cursor* en comparación con los furnáridos actuales, acompañada por una notable relevancia de la visión y la información somatosensorial. Estos rasgos guardan relación tanto con su locomoción cursorial (Tonni & Noriega 2001) como con su hábito trófico, que indica que la búsqueda de alimento se realizaba desde el suelo, entre la hierba o la hojarasca. A partir de la superficie relativa del cerebelo es posible deducir que tal vez tenía un estilo de vida menos demandante en términos de motricidad fina y complejidad conductual, más terrestre o con menor dependencia del vuelo y que quizás no construía nidos de alta complejidad. El análisis del rango auditivo sugiere que esta especie habitaba principalmente ambientes abiertos o semiabiertos del tipo chaqueño, zonas más abiertas o menos estructuralmente complejas, en concordancia con lo propuesto por Tonni & Noriega (2001). La notable conservación del cerebro y del cráneo de *P. cursor*, junto con su antigüedad de aproximadamente 2.5 millones de años y su posición taxonómica, lo convierten en una pieza fundamental dentro del registro fósil de las aves del Neotrópico, especialmente de los Passeriformes, el grupo con mayor biodiversidad de aves.

## AGRADECIMIENTOS

Este trabajo fue posible gracias al aporte de la Beca Aves Argentinas (edición 2020), cuyos fondos fueron utilizados para las tomografías del ejemplar fósil; la beca de la Asociación Paleontológica Argentina

en conjunto con la Fundación Bunge & Born (edición 2021); la beca del programa Sepkoski otorgada por la Paleontological Society (edición 2022), y los proyectos PICT 2017-1319, 2021-00294, PUE – CICTERRA – CONICET. También quiero agradecer al Dr. Federico Javier Degrange por sus correcciones y valiosos aportes al trabajo, al doctorando Jesús María Dorado por la reconstrucción de *Pseudoseisura cursor* y a los revisores que corrigieron este trabajo.

## REFERENCIAS

- Atoji Y, Sarkar S, Wild JM (2016) Proposed homology of the dorsomedial subdivision and V-shaped layer of the avian hippocampus to Ammon's horn and dentate gyrus, respectively. *Hippocampus* 26(12):1608-1617. <https://doi.org/10.1002/hipo.22660>
- Aylor D (1972) Sound transmission through vegetation in relation to leaf area density, leaf width and breadth of canopy. *Journal of the Acoustical Society of America* 51:411-414. <https://doi.org/10.1121/1.1912852>
- Balanoff AM, Smaers JB, Turner AH (2016) Brain modularity across the theropod–bird transition: testing the influence of flight on neuroanatomical variation. *Journal of Anatomy* 229(2):204-214. <https://doi.org/10.1111/joa.12403>
- Balanoff AM, Bever GS (2017) The Role of Endocasts in the Study of Brain Evolution. En: Kaas J (ed) *Evolution of Nervous Systems* 2ed vol. 1. Elsevier, Oxford, Pp. 223-241
- Belton W (1984) Birds of Rio Grande do Sul, Brazil. Part 1: Rheidae through Furnariidae. *Bulletin of the American Museum of Natural History* 178:369-636
- Boncoraglio G, Saino N (2007) Habitat structure and the evolution of bird song: a meta-analysis of the evidence for the acoustic adaptation hypothesis. *Functional Ecology* 21(1):134-142. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2435.2006.01207.x>
- Breazile JE, Kuenzel WJ (1993) *Systema nervosum centrale*. En: Baumel J, King A, Breazile J, Evans H, Berge J (eds) *Nomina Anatomica Avium*, 2ed (Pp. 493-554). Nuttall Ornithological Club, Ithaca, NY, 6:168-176
- Brenowitz EA, Arnold AP (1986) Interspecific comparisons of the size of neural song control regions and song complexity in duetting birds: evolutionary implications. *Journal of Neurosciences* 6(10):2875-2879. <https://doi.org/10.1523/JNEUROSCI.06-10-02875.1986>
- Chiappe LM, Navalón G, Martinelli AG, Carvalho IDS, Miloni Santucci R, Wu YH, Field DJ (2024) Cretaceous bird from Brazil informs the evolution of the avian skull and brain. *Nature* 635(8038):376-381. <https://doi.org/10.1038/s41586-024-08114-4>
- Claramunt S, Rinderknecht A (2005) A new fossil furnariid from the Pleistocene of Uruguay, with remarks on nasal type, cranial kinetics, and relationships of the extinct genus *Pseudoseisuropsis*. *The Con-*

- dor: Ornithological Applications 107(1):114-127. <https://doi.org/10.1093/condor/107.1.114>
- Demmel Ferreira MM, Degrange FJ, Tirao GA (2024) Brain surface morphology and ecological and macroevolutionary inferences of avian New World suboscines (Aves, Passeriformes, Tyrannides). Journal of Comparative Neurology 532(4):e25617. doi: 10.1002/cne.25617
- Dukas R (2004) Evolutionary biology of animal cognition. Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics 35:347-374. <https://doi.org/10.1146/annurev.ecolsys.35.112202.130152>
- Early CM, Iwaniuk AN, Ridgely RC, Witmer LM (2020) Endocast structures are reliable proxies for the sizes of corresponding regions of the brain in extant birds. Journal of Anatomy 237(6):1162-1176. <https://doi.org/10.1111/joa.13285>
- Field DJ, Lynner C, Brown C, Darroch SA (2013) Skeletal correlates for body mass estimation in modern and fossil flying birds. PLOS One 8(11):e82000. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0082000>
- Fjelds  J, Irestedt M, Ericson PGP (2005) Molecular data reveal some major adaptational shifts in the early evolution of the most diverse avian family, the Furnariidae. Journal of Ornithology 146:1-13. <https://doi.org/10.1007/s10336-004-0054-5>
- Hall ZJ, Street SE, Healy SD (2013) The evolution of cerebellum structure correlates with nest complexity. Biology Letters 9(6): 20130687. <https://doi.org/10.1098/rsbl.2013.0687>
- Hansen P (1979) Vocal learning: its role in adapting sound structures to long-distance propagation and a hypothesis on its evolution. Animal Behaviour 27:1270-1271. [https://doi.org/10.1016/0003-3472\(79\)90073-3](https://doi.org/10.1016/0003-3472(79)90073-3)
- Harris CM (1966) Absorption of sound in air versus humidity and temperature. Journal of the Acoustical Society of America 40:148-159. <https://doi.org/10.1121/1.1910031>
- Healy SD, Rowe C (2007) A critique of comparative studies of brain size. Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences 274(1609):453-464. <https://doi.org/10.1098/rspb.2006.3748>
- Hofer H (1952) Der Gestaltwandel des Sch dels der S ugetiere und V gel. mit besonderer Ber cksichtigung der Knickungstypen und der Sch delbasis. Verhandlungen der Anatomischen Gesellschaft 99:102-126
- Irestedt M, Fjelds  J, Ericson PGP (2006) Evolution of the ovenbird-woodcreeper assemblage (Aves: Furnariidae)—Major shifts in nest architecture and adaptive radiation. Journal of Avian Biology 37:260-272. <https://doi.org/10.1111/j.2006.0908-8857.03612.x>
- Iwaniuk AN, Wylie DR (2006) The evolution of stereopsis and the Wulst in caprimulgiform birds: a comparative analysis. Journal of Comparative Physiology A 192:313-1326. <https://doi.org/10.1007/s00359-006-0161-2>
- Iwaniuk AN, Dean KM, Nelson JE (2004) A mosaic pattern characterizes the evolution of the avian brain. Proceedings: Biological Sciences 271(suppl\_4):S148-S151. <https://doi.org/10.1098/rsbl.2003.0127>
- Iwaniuk AN, Dean KM, Nelson JE (2005) Interspecific allometry of the brain and brain regions in parrots (Psittaciformes): comparisons with other birds and primates. Brain Behavior and Evolution 65: 40-59. <https://doi.org/10.1159/000081110>
- Jerison HJ (2006) Fossils, brains, and behavior. Integration of Comparative Neuroanatomy and Cognition: 13-31. [URL: <http://hjerison.bol.ucla.edu/pdf/fossilbrains.pdf>]
- Ju rez R (2021) Scimitar-billed Woodcreeper (*Drymornis bridgesii*), version 2.0. En: Billerman SM (ed) Birds of the World. Cornell Lab of Ornithology, Ithaca, NY, EUA. <https://doi.org/10.2173/bow.scbwoo4.02>
- Kratter AW, Sillett TS, Chesser RT, O'Neill JP, Parker III TA, Castillo A (1993) Avifauna of a Chaco locality in Bolivia. Wilson Bulletin 105:114-141. [URL: <https://www.jstor.org/stable/4163253>]
- Ksepka DT., Balanoff AM, Smith NA, ..., Zanno LE, Jarvis ED, Smaers JB (2020) Tempo and pattern of avian brain size evolution. Current Biology 30(11):2026-2036. <https://doi.org/10.1016/j.cub.2020.03.060>
- Kurochkin EN, Dyke GJ, Saveliev SV, Pervushov EM, Popov EV (2007) A fossil brain from the Cretaceous of European Russia and avian sensory evolution. Biology Letters 3(3):309-313. <https://doi.org/10.1098/rsbl.2006.0617>
- Lopes LE, Fernandes AM, Marini MA (2003) Consumption of vegetable matter by Furnarioidea. Ararajuba 11:235-239
- Marantz CA, Aleixo A, Bevier LR, Patten MA (2020) Narrow-billed Woodcreeper (*Lepidocolaptes angustirostris*), version 1.0. En: del Hoyo J, Elliott A, Sargatal J, Christie DA, de Juana E (eds) Birds of the World. Cornell Lab of Ornithology, Ithaca, NY, EUA. <https://doi.org/10.2173/bow.nabwoo1.01>
- Martens J (1980) Laut u erungen, verwandtschaftliche Beziehungen und Verbreitungsgeschichte asiatischer Laubs nger (Phylloscopus). Fortschr. Verhaltensforsch 22:1-71
- Michelsen A, Larsen ON (1983) Strategies for acoustic communication in complex environments. En: Huber F, Markl H (eds) Neuroethology and Behavioral Physiology. Springer, Berlin, Heidelberg. [https://doi.org/10.1007/978-3-642-69271-0\\_23](https://doi.org/10.1007/978-3-642-69271-0_23)
- M ller AP (2010) Brain size, head size and behaviour of a passerine bird. Journal of Evolutionary Biology 23(3):625-635. <https://doi.org/10.1111/j.1420-9101.2009.01928.x>
- Morton ES (1975) Ecological sources of selection on avian sounds. American Naturalist 109:17-34. <https://doi.org/10.1086/282971>
- Nascimento RS, Silveira LF (2024) Fossil and subfossil birds of Brazil. Zoologia (Curitiba) 41:e23079.



<https://doi.org/10.1590/S1984-4689.v41.e23079>

- Noriega JI (1991) Un nuevo género de Furnariidae (Aves, Passeriformes) del Pleistoceno Inferior-Medio de la Provincia de Buenos Aires, Argentina. *Ameghiniana* 28:317-323. [URL: <https://www.ameghiniana.org.ar/index.php/ameghiniana/article/view/2059>]
- Noriega JI (1998) Aspectos paleozoogeográficos del registro de los Passeriformes (Aves) del Plioceno y Pleistoceno en la provincia de Buenos Aires. *V Jornadas Geológicas y Geofísicas Bonaerenses* 1:65-71
- Ohlson J, Fjeldså J, Ericson PGP (2008) Tyrant flycatchers coming out in the open: Phylogeny and ecological radiation of Tyrannidae (Aves, Passeriformes). *Zoologica Scripta* 37:315-335. <https://doi.org/j.1463-6409.2008.00325.x>
- Olson SL (2001) Why so many kinds of passerine birds? *Bio-Science* 51:268. [https://doi.org/10.1641/0006-3568\(2001\)051%5b0268:WS-MKOP%5d2.0.CO;2](https://doi.org/10.1641/0006-3568(2001)051%5b0268:WS-MKOP%5d2.0.CO;2)
- Remsen Jr JV (2020) Buff-browed Foliage-gleaner (*Syndactyla rufosuperciliata*), version 1.0. En: del Hoyo J, Elliott A, Sargatal J, Christie DA, de Juana A (eds) *Birds of the World*. Cornell Lab of Ornithology, Ithaca, NY, EUA. <https://doi.org/10.2173/bow.bbfgle1.01>
- Remsen Jr JV (2024) Brown Cacholote (*Pseudoseisura lophotes*), version 1.1. En: del Hoyo J, Elliott A, Sargatal J, Christie DA, de Juana A, Smith MG (eds) *Birds of the World*. Cornell Lab of Ornithology, Ithaca, NY, EUA. <https://doi.org/10.2173/bow.brncac1.01.1>
- Remsen, Jr., J. V. & A. Bonan (2020). Rufous Hornero (*Furnarius rufus*), version 1.0. En: del Hoyo J, Elliott A, Sargatal J, Christie DA, de Juana A (eds) *Birds of the World*. Cornell Lab of Ornithology, Ithaca, NY, EUA. <https://doi.org/10.2173/bow.ruffhor2.01>
- Ridgely RS, Tudor G (1994) *The birds of South America. Volume II. The suboscine passerines*. University of Texas Press, Austin, Texas, EUA
- Smaers JB, Vanier DR (2019) Brain size expansion in primates and humans is explained by a selective modular expansion of the cortico-cerebellar system. *Cortex* 118:292-305. <https://doi.org/10.1016/j.cortex.2019.04.023>
- Stacho M, Herold C, Rook N, Wagner H, Axer M, Amunts K, Güntürkün O (2020) A cortex-like canonical circuit in the avian forebrain. *Science* 369(6511):eabc5534. <https://doi.org/10.1126/science.abc5534>
- Stefanini I, Gómez RO, Tambussi CP (2016) Taxonomic reassessment of the Pleistocene Furnariidae (Passeriformes) *Pseudoseisuropsis nehuen* from the South American Pampas, a new species of the genus and phylogenetic relationships. *Journal of Vertebrate Paleontology* 36:e1100630. <https://doi.org/10.1080/002724634.2016.1100630>
- Stingelin W (1957) Vergleichendmorphologische Untersuchungen am Vorderhirn der Vögel auf cytologischer und cytoarchitektonischer Grundlage. Basel, Verlag Helbing & Lichtenhahn. Lübeck, Alemania
- Sultan F, Glickstein M (2007) The cerebellum: comparative and animal studies. *The Cerebellum* 6(3):168-176. <https://doi.org/10.1080/14734220701332486>
- Tambussi CP (2011) Paleoenvironmental and faunal inferences based upon the avian fossil record of Patagonia and Pampa: what works and what does not. *Biological Journal of the Linnean Society* 103:458-474. <https://doi.org/10.1111/j.1095-8312.2011.01658.x>
- Tambussi CP, Degrange FJ, Ksepka DT (2015) Endocranial anatomy of Antarctic Eocene stem penguins: implications for sensory system evolution in Sphenisciformes (Aves). *Journal of Vertebrate Paleontology* 35:e981635. <https://doi.org/10.1080/02724634.2015.981635>
- Tambussi CP, Degrange FJ, Tirao GA (2014) Neo y paleoornitología virtual. *El Hornero* 29(2):51-60. <https://doi.org/10.56178/eh.v29i2.610>
- Tonni EP (1977) Un furnárido (Aves, Passeriformes) del Pleistoceno medio de la Provincia de Buenos Aires. *Publicaciones del Museo Municipal de Ciencias Naturales de Mar del Plata Lorenzo Scaglia* 2(6):141-147
- Tonni EP, Noriega JI (2001) Una especie extinta de *Pseudoseisura* Reichenbach 1853 (Passeriformes: Furnariidae) del Pleistoceno de la Argentina: comentarios filogenéticos. *Ornitología Neotropical* 12(1):29-44. [URL: [https://digitalcommons.usf.edu/ornitologia\\_neotropical/vol12/iss1/4](https://digitalcommons.usf.edu/ornitologia_neotropical/vol12/iss1/4)]
- Walsh SA, Barrett PM, Milner AC, Manley G, Witmer LM (2009) Inner ear anatomy is a proxy for deducing auditory capability and behaviour in reptiles and birds. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences* 276(1660):1355-1360. <https://doi.org/10.1098/rspb.2008.1390>
- Walsh SA, Iwaniuk AN, Knoll MA, Bourdon E, Barrett PM, Milner AC, Nudds RL, Abel RL, Sterpaio PD (2013) Avian cerebellar floccular fossa size is not a proxy for flying ability in birds. *PLoS One* 8(6):e67176. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0067176>
- Winkler DW, Billerman SM, Lovette IJ (2020) Ovenbirds and woodcreepers. En: Billerman SM, Keeney BK, Rodewald PG, Schulenberg TS (eds) *Birds of the World*. Cornell Lab of Ornithology, Ithaca, NY, EUA. <https://doi.org/10.2173/bow.furnar2.01>
- Witmer LW, Ridgely RC (2008) The paranasal air sinuses of predatory and armored dinosaurs (Archosauria: Theropoda and Ankylosauria) and their contribution to cephalic structure. *The Anatomical Record* 291:1362-1388. <https://doi.org/10.1002/ar.20794>
- Witmer LM, Ridgely RC, Dufeu DL, Semones MC (2008) Using CT to peer into the past: 3D visualization of the brain and ear regions of birds, crocodiles, and nonavian dinosaurs. En: Endo H, Frey R (eds) *Anatomical Imaging*. Springer, Tokyo. [https://doi.org/10.1007/978-4-431-76933-0\\_6](https://doi.org/10.1007/978-4-431-76933-0_6)
- Wylie DR, Gutiérrez-Ibáñez C, Iwaniuk A (2015) Integrating brain, behavior, and phylogeny to understand the evolution of sensory systems in birds. *Frontiers in Neuroscience* 9:281. <https://doi.org/10.3389/fnins.2015.00281>