

Una nueva especie de hormiguero (Passeriformes: Thamnophilidae) de la Cordillera Azul, San Martín, Perú

Andre E. Moncrieff,^{1#*} Oscar Johnson,^{1#} Daniel F. Lane,¹ Josh R. Beck,² Fernando Angulo,³ y Jesse Fagan⁴

¹ Museo de Ciencias Naturales, Universidad Estatal de Luisiana, Baton Rouge, Luisiana, EE.UU.

² El Cajón, California, EE.UU.

³ Centro de Ornitología y Biodiversidad (CORBIDI), Lima, Perú

⁴ Lima, Perú

Estos autores han contribuido a partes iguales al artículo

* Autor correspondiente: amoncr2@lsu.edu

RESUMEN

Describimos una nueva y distintiva especie de hormiguero (Passeriformes: Thamnophilidae) de los bosques montanos húmedos (1.340–1.670 metros sobre el nivel del mar) de la Cordillera Azul, región de San Martín, Perú. El plumaje, la voz, y la evidencia molecular distinguen a esta especie de su taxón hermano *Myrmoderus ferrugineus* (Hormiguero Lomirrufo), el cual se encuentra en los bosques tropicales amazónicos de llanura del Escudo Guayanés y el interfluvio Madeira-Tapajós. A esta nueva especie se le conoce en la actualidad únicamente de una cresta de la Cordillera Azul, y por lo tanto, recomendamos mayor investigación de campo para poder estimar mejor su distribución y el tamaño de su población.

Palabras clave: *Myrmeciza*, *Myrmoderus*, nueva especie, cadenas montañosas aisladas, taxonomía.

INTRODUCCIÓN

Los pájaros hormigueros del género *Myrmoderus* Ridgway, 1909 (sensu Remsen et al. 2017) se encuentran en las selvas atlánticas del este de Brasil (Hormiguero Enmascarado [*M. loricatus* Lichtenstein, 1823], Hormiguero Escamoso [*M. squamosus* Pelzeln, 1868], y Hormiguero Festoneado [*M. ruficauda* Wied, 1831]) y las selvas amazónicas del Escudo Guayanés y el interfluvio Madeira-Tapajós (Hormiguero Lomirrufo [*M. ferrugineus* Müller, 1776]). Como no se conoce ningún representante en el oeste de la Amazonía sudamericana, nos sorprendió el descubrimiento de una nueva especie de este género en las estribaciones de los Andes peruanos. El nuevo pájaro hormiguero habita en los bosques que rodean el pequeño pueblo cafetero de Flor de Café (7.398°S, 76.299°O), antes llamado "Plataforma", a 1.600 m sobre el nivel del mar en la Cordillera Azul occidental. Esta localidad se ha convertido en un destino para ornitólogos y observadores de aves desde que Todd Mark y Walter Vargas descubrieron allí una población fácilmente accesible del Cabezón de Loreto (*Capito wallacei*; O'Neill et al., 2000) en mayo de 2011 (comunicación personal de T. Mark). Esta especie de barbudo fue descubierta

por primera vez en 1996 durante una expedición ornitológica a una parte remota y deshabitada de la Cordillera Azul oriental (O'Neill et al. 2000).

En julio de 2016, J.R.B. visitó Flor de Café, y el 9 de julio, mientras observaba aves en un bosque montañoso húmedo no perturbado cerca de la ciudad a una altura de ~1.570 m s.n.m., escuchó una llamada de alarma de un pájaro hormiguero. La reproducción de llamadas similares del pájaro hormiguero no provocó ninguna respuesta directa, pero puede haber alarmado al pájaro, que cantó desde las proximidades de la llamada de la alarma inicial. Tras obtener una grabación de audio del canto en su teléfono móvil HTC One M8, J.R.B. utilizó la reproducción para obtener vistas de un pájaro hormiguero que caminaba por el suelo y que no coincidía con ninguna especie conocida. Al día siguiente, cuando J.R.B. se disponía a salir de Flor de Café para solicitar ayuda para documentar su hallazgo, llegaron por casualidad A.E.M., D.F.L., F.A. y J.F. Uniendo esfuerzos hasta el 13 de julio, documentamos esta nueva especie con más grabaciones de voz, fotos, vídeo y la colecta de especímenes de muestra. A.E.M. permaneció hasta el 20 de julio, documentando aún más la especie en los alrededores de Flor de Café a elevaciones de 1.390-1.670 m s.n.m. En septiembre y octubre de 2016, O.J., D.F.L., Emil Bautista y Walter Vargas visitaron un área cercana, a la que se accede desde la localidad de Selva Andina (7.398°S, 76.230°O), y documentaron la nueva especie a 1.340 m s.n.m.

El plumaje, la morfometría, la voz, el comportamiento y las pruebas genéticas apuntan a una estrecha relación entre *Myrmoderus ferrugineus* y la nueva especie. Hay numerosos caracteres exclusivos de estos dos taxones, pero también están estrechamente relacionados con los otros tres miembros del género (*M. loricatus*, *M. squamosus* y *M. ruficauda*). Por esta razón, reconocemos que *Myrmoderus* es el género apropiado para la nueva especie, que nombramos

***Myrmoderus eowilsoni*, species novum**

Hormiguero de la Cordillera Azul
Cordillera Azul Antbird (inglés)

Holotipo

Piel de estudio, Centro de Ornitología y Biodiversidad (CORBIDI) AV-12381; tejido, Museo de Ciencias Naturales de la Universidad Estatal de Luisiana (LSUMZ) B-93477; macho adulto; 2.5 km al oeste-noroeste de Flor de Café, Cordillera Azul, Región de San Martín, Perú (7.3908S, 76.3208W; Figura 1); elevación 1.570 m s.n.m.; colectado el 12 de julio de 2016; preparado por A.E.M., número de catálogo original 193; audio grabado por A.E.M., D.F.L., F.A., y J.F. (Biblioteca Macaulay de sonidos naturales [ML], Laboratorio de Ornitología de Cornell, Ithaca, Nueva York, EEUU; audio: ML 46435931, ML 224879, ML 224880); secuencias de GenBank KY849953 (ND2) y KY849952 (ND3).

Diagnosis

Asignamos *Myrmoderus eowilsoni* al género *Myrmoderus* sobre la base de su combinación de coberteras auriculares negras, plumaje marrón ampliamente rufado y coberteras alares negruzcas con amplias puntas blancas o anteados (véase Isler et al. 2013). Otros caracteres que comparte con *M. ferrugineus* son la piel orbital azulada y desnuda, las patas y los tarsos grises, la ausencia de una mancha interescapular blanca y el comportamiento de marcha terrestre. A

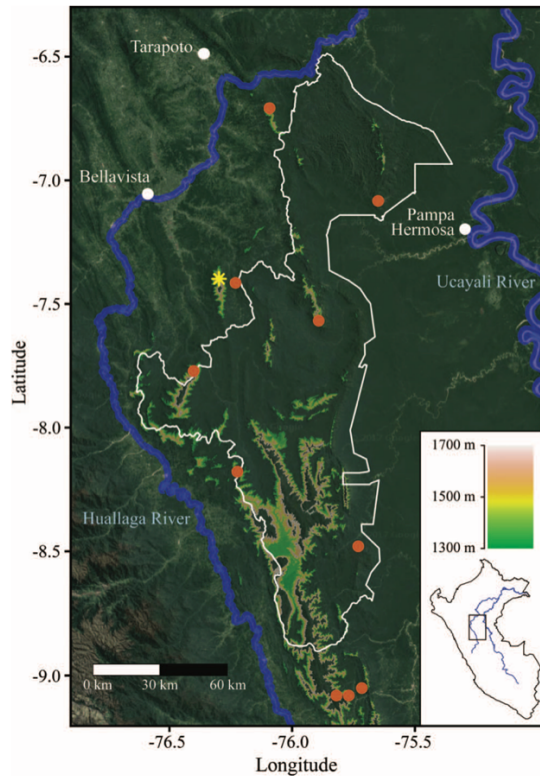


FIGURA 1. Mapa de la Cordillera Azul mostrando la localidad tipo, que es también la única localidad conocida, de *Myrmoderus eowilsoni* (estrella amarilla) en relación con otros sitios estudiados en las crestas de la Cordillera Azul (círculos anaranjados; O'Neill et al. 2000, Alverson et al. 2001, Merkord et al. 2009, comunicación personal de J. Bates, comunicación personal de T. Mark, expediciones de campo de LSUMZ). La línea blanca representa el límite del Parque Nacional Cordillera Azul. Las áreas al este del río Huallaga entre 1.300 y 1.700 m s.n.m. están sombreadas para enfatizar las áreas potenciales de ocurrencia de *M. eowilsoni*. En el mapa se muestra la ubicación de la Cordillera Azul en Perú.

pesar de estas similitudes, se distingue fácilmente de *M. ferrugineus* por (1) el color de la corona y la nuca, (2) el color del supercilio, (3) la extensión de la piel orbital desnuda, (4) el color del vientre, (5) el color del pecho (hembras) y (6) el canto (Figuras 2 y 3). En comparación con *M. ferrugineus*, la nueva especie tiene la coronilla y la nuca de color marrón más frío, un supercilio gris en lugar de blanco y una piel orbital desnuda menos extensa y azulada. El vientre de *M. eowilsoni* es negro (los machos) o marrón oscuro (las hembras), mientras que ambos sexos de *M. ferrugineus* muestran un blanco considerable en esta zona. Además, las hembras de *M. eowilsoni* tienen el pecho rufo, mientras que las hembras de *M. ferrugineus* tienen el pecho negro (Figura 2A). El canto difiere sustancialmente de *M. ferrugineus* por tener menos notas y un ritmo más lento.



FIGURA 2. Vistas ventrales (A) y laterales (B) de dos especies de *Myrmoderus*. De izquierda a derecha: macho de *M. eowilsoni* (CORBIDI 12381; holotipo), hembra de *M. eowilsoni* (CORBIDI 12380; compañera del holotipo), macho de *M. ferrugineus* (LSUMZ 178458) y hembra de *M. ferrugineus* (LSUMZ 178456). Barras de escala = 5 cm.

Descripción del holotipo

Los nombres de colores en mayúsculas [en inglés] se basan en Ridgway (1912), y los códigos de colores alfanuméricos entre paréntesis se refieren a Munsell (sin fecha). Corona y nuca de color Warm Sepia (10YR3/4) con las puntas de las plumas ligeramente más oscuras, lo que le da un aspecto ligeramente escamado. La frente y los lores son negros. Dorso Brussels Brown (5YR3/6) con tendencia al Amber Brown (5YR4/8) en la parte superior de los escapularios y el manto superior. Dos plumas del manto tienen una pequeña cantidad de flecos blancos hacia las bases del veleta, lo que sugiere una mancha interescapular rudimentaria, pero por lo demás las bases de las plumas del manto son de color gris oscuro a negruzco. La grupa y las coberteras de la parte superior de la cola son Brussels Brown (5YR3/6). La parte dorsal de la cola es Bone Brown (7.5YR2/2) y tiende a Fuscous-Black (ligeramente más oscura que 10YR2/2) en la punta, con las veletas exteriores bordeadas de Brussels Brown (5YR3/6). La parte ventral de la cola es uniformemente de color Fuscous (10YR2/2). Las coberteras infracaudales son Brussels Brown (5YR3/6). Mentón, garganta, auriculares, pecho, costados, flancos superiores y vientre negros. El color del bajo vientre se mezcla con Raw Umber (10YR3/4) en el respiradero y los flancos inferiores. El supercilio es Light Gull Gray (N6.75), comenzando por encima del borde anterior del ojo y extendiéndose y ensanchándose en la nuca. Coberteras menores negras con puntas estrechas blancas, volviéndose completamente blancas en el borde anterior del ala. Las coberteras secundarias mayores y medianas son negras, con puntas Warm Buff (7.5YR8/8) a Ochraceous-Buff (7.5YR6/8), formando dos barras alares. Las coberteras primarias son negras, con una punta estrecha de Warm Buff (7.5YR8/8). Coberteras infra-alares negruzcas, coberteras mayores con punta blanca. Primarias y secundarias Fuscous-Black (ligeramente más oscuro que 10YR2/2) bordeadas de Brussels Brown (5YR3/6). Terciarias Fuscous (10YR2/2) con mancha

subterminal negra difusa en las secundarias 7 y 8 y con punta difusa de Cinnamon (5YR5/8) en el vano externo. Colores de las partes suaves registrados en el momento de colección: iris marrón oscuro, piel de la órbita azul-gris, pies y tarsos gris oscuro, mandíbula azul-gris y maxilar negrozco con tomium azul-gris. Las medidas están indicadas en la Tabla 1; sin muda ni grasa, el estómago contenía partes de insectos, el testículo izquierdo 4,5 X 2 mm.

Paratipos

Hay 7 paratipos de *M. eowilsoni*. Seis fueron recolectados cerca de Flor de Café entre el 12 y el 19 de julio de 2016 (CORBIDI 12380, 12382, 12383; LSUMZ 190882, 190883, 190884), y uno fue colectado 6 km al sureste de Flor de Café el 30 de septiembre de 2016 (LSUMZ 190885). Los datos de las etiquetas de campo y los datos morfométricos de todos los especímenes de *M. eowilsoni* se muestran en la Tabla 1. El plumaje de las hembras difiere notablemente del de los machos en los siguientes caracteres: garganta y malar blancos con finas puntas negras, más extensamente negro hacia la barbilla; pecho y costados entre el Xanthine Orange (5YR6/10) y el Amber Brown (5YR4/8); centro del vientre Dark Gull Gray (N4,25) que se mezcla con Raw Umber (10YR3/4) en los alrededores del vientre y a través de los flancos y el ventero. Todos los individuos de ambos sexos muestran un área de color Amber Brown más pálido (5YR4/8) en la parte superior del manto y en los escapularios, pero con diferentes grados de intensidad y extensión. Las puntas de las coberteras menores son de color ligeramente variable, con 2 hembras (LSUMZ 190882 y 190884) mostrando puntas de color anteado y todos los demás individuos mostrando exclusivamente puntas blancas. Las barras alares formadas por las puntas de las coberteras medianas son también ligeramente variables en color, con algunos individuos que tienden al blanco. La cantidad de Raw Umber (10YR3/4) en el vientre es variable entre las hembras, siendo sustituido en gran medida por el gris en un individuo (CORBIDI 12380). Un macho y una hembra en plumaje de formación (LSUMZ 190883 y 190884), envejecidos sobre la base de los límites de muda en las rectrices y entre las grandes coberteras secundarias y primarias y por la presencia de bursa; como los adultos en plumaje definitivo, excepto que la hembra joven tiene la garganta y la barbilla de color blanco casi puro con escamas muy reducidas.

Etimología

Nombramos a *Myrmoderus eowilsoni* en honor del Dr. Edward Osborne Wilson para reconocer su enorme devoción por la conservación y su patrocinio del Rainforest Trust, que se esfuerza por proteger las especies y los hábitats más amenazados en el Neotrópico y en todo el mundo. Seleccionamos los nombres en inglés y español para llamar la atención sobre la cadena montañosa poco conocida pero biogeográficamente importante y biodiversa que contiene la localidad tipo de la especie.

COMENTARIOS

Relaciones filogenéticas

Para evaluar las relaciones evolutivas dentro de *Myrmoderus*, estimamos una filogenia basada en los datos de las secuencias de todos los taxones del género, utilizando 2 o 3 individuos de

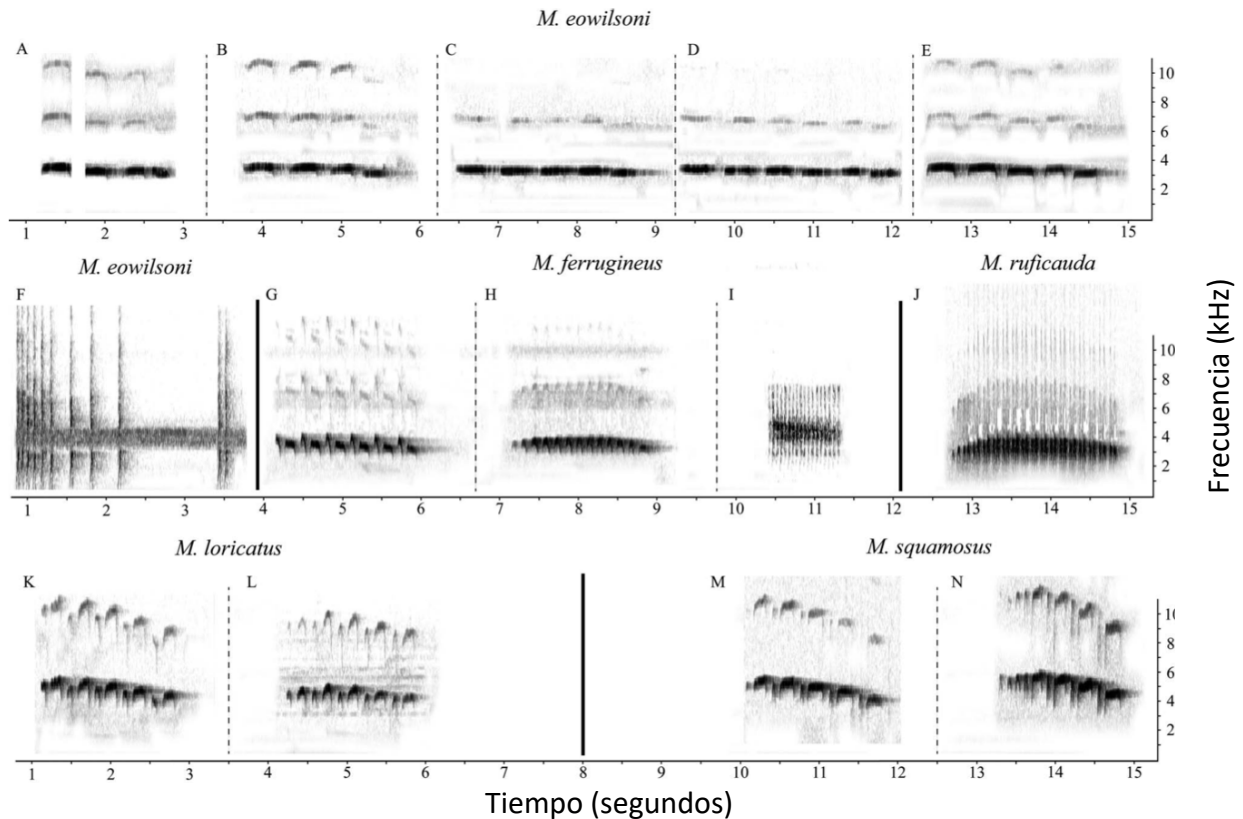


FIGURA 3. Sonogramas de vocalizaciones representativas de especies de *Myrmoderus*. Las grabaciones están disponibles en Biblioteca Macaulay (ML), Xeno-canto.org (XC), o Isler y Whitney (2002), con la excepción de las grabaciones de Macedo, que están en la colección del grabador y se utilizan aquí con permiso. El número de espécimen, el grabador, la fecha y el lugar de grabación, y el número de catálogo de archivo aparecen entre paréntesis, si están disponibles. (A) Canto del macho holotipo de *M. eowilsoni* (CORBIDI 12381; D.F.L.; 12 de julio de 2017; ML224880). (B) Canto de la hembra de *M. eowilsoni* (CORBIDI 12380; compañera del holotipo; D.F.L.; 12 de julio de 2017; ML224880). (C, D) Variación entre los cantos de la hembra de *M. eowilsoni* (D.F.L.; 13 de julio de 2017; ML224882). (E) Canto de la hembra de *M. eowilsoni* (LSUMZ 190882; D.F.L.; 12 de julio de 2017; ML224881). (F) Llamada de parloteo de *M. eowilsoni* con ruido de insectos entre 3 y 5 kHz (CORBIDI 12380 o 12381; D.F.L.; 12 de julio de 2017; ML224880). (G) Canto del macho *M. ferrugineus* (B. Whitney; Isler y Whitney 2002). (H) Canto de la hembra de *M. ferrugineus* (B. Whitney; Isler y Whitney 2002). (I) Canto de *M. ferrugineus* (D.F.L.; 13 de marzo de 2011; Surinam, Palumeu; XC74997). (J) Canto del macho de *M. ruficauda* (T. Parker III; Isler y Whitney 2002). (K) Canto de un macho de *M. loricatus* (grabación de campo de G. Macedo no. 0327; 30 de noviembre de 2014; Brasil, Río de Janeiro, Estrada do Contorno). (L) Canto de la hembra de *M. loricatus* (grabación de campo de G. Macedo no. 0328; 30 de noviembre de 2014; Brasil, Río de Janeiro, Estrada do Contorno). (M) Canto del macho *M. squamosus* (grabación de campo de G. Macedo no. 0469; 3 de septiembre de 2015; Brasil, São Paulo, Paranapiacaba). (N) Canto de la hembra de *M. squamosus* (grabación de campo de G. Macedo no. 0469; 3 de septiembre de 2015; Brasil, São Paulo, Paranapiacaba).

cada taxón, excepto *M. r. ruficauda*, lo cual sólo teníamos datos genéticos de un individuo (Apéndice Tabla 3). Obtuvimos secuencias de 2 genes mitocondriales, la subunidad 2 de la

NADH deshidrogenasa (ND2; 1.041 pares de bases) y la subunidad 3 de la NADH deshidrogenasa (ND3; 351 pares de bases) de 11 individuos secuenciados previamente por Bravo (2012). Para aumentar este conjunto de datos, generamos nuevas secuencias de 2 individuos de *M. eowilsoni* y 2 individuos de *M. ferrugineus elutus* Todd, 1927. Para estos 4 individuos, extrajimos el ADN total de 25 mg de músculo pectoral utilizando un kit Qiagen DNEasy siguiendo el protocolo del fabricante y realizamos reacciones en cadena de polimerasa (PCR) para ND2 y ND3 siguiendo el protocolo de Bravo (2012). El producto de la PCR se purificó y se secuenció en Eton Biosciences (Durham, Carolina del Norte, EE.UU.) o en la LSU Genomics Facility (Baton Rouge, Luisiana, EE.UU.). Se utilizaron cuatro taxones de fuera del conjunto de datos de Bravo (2012) para enraizar el árbol: Batará Barrado (*Thamnophilus doliatus* Linnaeus, 1764), Hormiguero Moteado (*Hylophylax naevioides* Lafresnaye, 1847), Hormiguero Ventriblanco (*Myrmeciza longipes* Swainson, 1825) y Hormiguero Cuerniblanco (*Pithys albifrons* Linnaeus, 1766). Todos los datos de las secuencias están depositados en el GenBank (Tabla 3 del Apéndice).

Cada nueva secuencia fue limpiada manualmente y ensamblada en contigs en Geneious 10.1.3 (Kearse et al. 2012). Los 2 loci se alinearon por separado en MUSCLE (Edgar 2004) desde Geneious utilizando los valores por defecto y luego se concatenaron. Usando PartitionFinder 2 (Lanfear et al. 2017) para comparar los modelos de sustitución del ADN disponibles en RAXML 8 (Stamatakis 2014) en un marco de Criterio de Información de Akaike corregido (AICc) dio un esquema de 3 particiones que correspondía a las posiciones del primer, segundo y tercer codón y un modelo general GTR+I+G de sustitución del ADN. Utilizamos estos ajustes para realizar un análisis de máxima verosimilitud en RAXML 8.2.10 (Stamatakis 2014) y seleccionamos el árbol con la mejor puntuación de verosimilitud de 100 búsquedas de árboles independientes. A continuación, se calculó el apoyo estadístico para la topología de este árbol con el criterio automático de convergencia de la regla-mayoría en RAXML 8.2.10 (Stamatakis 2014), lo que dio como resultado 800 réplicas de bootstrap (Felsenstein 1985) y un árbol final de consenso de la regla-mayoría (Figura 4). Al seleccionar entre los modelos de sustitución disponibles en MrBayes 3.2.6 (Ronquist et al. 2012), PartitionFinder 2 (Lanfear et al. 2017) dio el mismo esquema de partición que para el análisis de máxima verosimilitud, pero con modelos de sustitución de GTR+G, HKY+I y GTR+I para la primera, segunda y tercera posición de codones, respectivamente. Utilizamos estas particiones y modelos de sustitución para realizar el análisis Bayesiano, que comprende 4 ejecuciones independientes de 4 cadenas MCMC, una temperatura de cadena de 1,75, un muestreo de 20 millones de generaciones, una frecuencia de muestreo de 1.000 y un burn-in del 20%. Establecimos una prioridad de tasa de sustitución variable, un alfa exponencial de 0,05 y una prioridad Dirichlet plana sobre los parámetros de intercambiabilidad y las frecuencias de base. Los resultados de nuestros análisis Bayesianos se visualizaron en Tracer 1.6.0 (Rambaut et al. 2014) para evaluar la convergencia y la estacionalidad. Todas las ejecuciones alcanzaron la convergencia, y la desviación estándar media de las frecuencias de división de MrBayes 3.2.6 (Ronquist et al. 2012) fue de 0,002. Las topologías de los árboles de máxima verosimilitud y Bayesianos son idénticas, por lo que presentamos el árbol de máxima verosimilitud con los valores de soporte nodal de ambos métodos (Figura 4).

TABLA 1. Medidas de ejemplares de *Myrmoderus eowilsoni* ($n = 8$).

Sexo	Numero de Catalogo ^a	Numero de teji	Numero de preparador	Fecha colectado	Numero Macaulay	Elevación colectado m s.n.m.	Envergadura de alas (mm)	peso (g)	Longitud de la cola (mm)	Longitud de la ala (mm)	Longitud total del pico (mm)	Longitud del pico (narice) (mm)	Ancho del pico (mm)	Fondo del pico (mm)	Longitud del tarso (mm)	Bursa del craneo (mm)	osificación del craneo (%)
Female	CORBIDI 12380	B-93476	AEM 192	July 12, 2016	46435931, 224879, 224880	1,570	217	29.0	57	68.7	17.3	10.8	6.2	5.4	28.8	None	100
Male ^b	CORBIDI 12381	B-93477	AEM 193	July 12, 2016	46435931, 224879, 224880	1,570	NA	27.2	62	72.8	18.7	11.2	7.8	5.8	27.3	None	100
Female	LSUMZ 190882	B-93478	DFL 2683	July 12, 2016	224881	1,490	NA	27.5	66	68.4	18.5	11.0	6.7	5.9	27.8	None	100
Male ^c	LSUMZ 190883	B-93479	DFL 2684	July 12, 2016	224881	1,490	228	27.3	62	66.0	17.6	11.2	6.6	5.4	27.4	3 × 2	100
Female ^c	LSUMZ 190884	B-93482	AEM 195	July 18, 2016	46041311	1,510	225	27.6	67	68.0	16.7	11.0	6.6	5.7	28.0	3.5 × 2.5	100
Female	CORBIDI 12382	B-93483	AEM 196	July 19, 2016	46046081	1,390	215	28.7	60	65.4	17.1	10.7	7.2	5.4	27.7	None	100
Male	CORBIDI 12383	B-93484	AEM 197	July 19, 2016	46045061	1,390	220	24.7	61	69.1	16.8	10.9	6.4	5.9	26.6	None	100
Male	LSUMZ 190885	B-72699	OJ 569	September 30, 2016	51252971, 51253111	1,340	217	27.2	62	70.1	18.1	11.1	6.9	5.5	25.8	None	100

^aAbreviaturas: CORBIDI = Centro de Ornitología y Biodiversidad; LSUMZ = Museo de Ciencias Naturales de la Universidad Estatal de Luisiana

^bHolotipo.

^cPlumaje formativo.

TABLA 2. Datos morfométricos de todos los taxones de *Myrmoderus* ($n = 105$). Los valores medios se indican, seguidos de 2 desviaciones estándar, con el numero de las muestras entre paréntesis.

Trait	<i>M. eowilsoni</i>	<i>M. f. ferrugineus</i>	<i>M. f. elutus</i>	<i>M. r. ruficauda</i>	<i>M. r. soror</i>	<i>M. loricator</i>	<i>M. squamosus</i>
Weight (g)	27.4 ± 2.6 ($n = 8$)	25.5 ± 3.8 ($n = 36$)	NA	NA	NA	NA	NA
Wing chord (mm)	68.6 ± 4.6 ($n = 8$)	63.6 ± 3.3 ($n = 36$)	64.6 ± 3.3 ($n = 5$)	63.9 ± 1.6 ($n = 9$)	66.6 ± 7.9 ($n = 5$)	59.8 ± 4.6 ($n = 13$)	59.1 ± 2.6 ($n = 28$)
Tail length (mm)	62.1 ± 6.4 ($n = 8$)	54.9 ± 4.9 ($n = 36$)	54.6 ± 3.6 ($n = 5$)	51.7 ± 4.1 ($n = 9$)	52.4 ± 1.8 ($n = 5$)	65.2 ± 8.0 ($n = 13$)	64.5 ± 6.3 ($n = 28$)
Wing:tail ratio	1.1 ± 0.1 ($n = 8$)	1.2 ± 0.1 ($n = 36$)	1.2 ± 0.1 ($n = 5$)	1.2 ± 0.1 ($n = 9$)	1.3 ± 0.1 ($n = 5$)	0.9 ± 0.1 ($n = 13$)	0.9 ± 0.1 ($n = 28$)
Tarsus (mm)	27.4 ± 1.8 ($n = 8$)	26.2 ± 2.1 ($n = 36$)	26.2 ± 1.2 ($n = 5$)	23.8 ± 1.0 ($n = 9$)	23.6 ± 2.0 ($n = 5$)	25.6 ± 1.8 ($n = 12$)	26.7 ± 2.2 ($n = 28$)
Exposed culmen (mm)	17.6 ± 1.5 ($n = 8$)	19.1 ± 2.3 ($n = 35$)	18.4 ± 1.4 ($n = 5$)	16.2 ± 1.6 ($n = 9$)	16.3 ± 1.0 ($n = 5$)	14.9 ± 2.0 ($n = 13$)	13.6 ± 1.2 ($n = 27$)
Nares to bill tip (mm)	11.0 ± 0.4 ($n = 8$)	12.1 ± 1.6 ($n = 35$)	11.6 ± 0.6 ($n = 5$)	10.6 ± 0.9 ($n = 9$)	10.3 ± 1.1 ($n = 5$)	9.2 ± 0.9 ($n = 13$)	8.5 ± 0.8 ($n = 27$)
Bill width (mm)	6.8 ± 1.0 ($n = 8$)	6.6 ± 1.0 ($n = 36$)	6.5 ± 1.5 ($n = 5$)	5.9 ± 0.4 ($n = 9$)	5.6 ± 0.8 ($n = 5$)	5.3 ± 0.8 ($n = 12$)	5.0 ± 1.1 ($n = 27$)
Bill depth (mm)	5.6 ± 0.5 ($n = 8$)	5.3 ± 1.1 ($n = 36$)	5.0 ± 0.4 ($n = 5$)	5.2 ± 1.0 ($n = 9$)	5.3 ± 1.4 ($n = 5$)	4.4 ± 0.7 ($n = 13$)	4.2 ± 0.7 ($n = 27$)

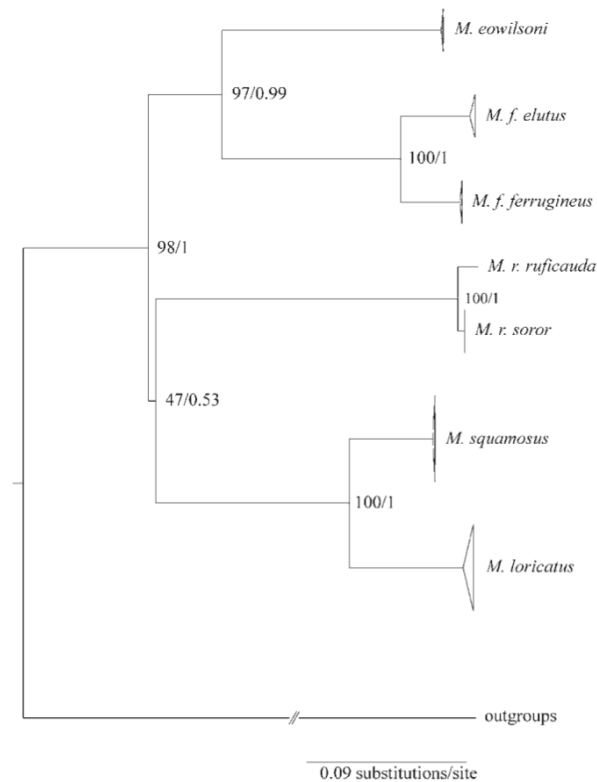


FIGURA 4. Filogenia del género *Myrmoderus* estimada a partir de un conjunto de datos concatenados ND2-ND3 (1.392 pb) utilizando un análisis de máxima verosimilitud. El análisis Bayesiano produjo un árbol topológicamente idéntico. Los valores de soporte nodal son los valores bootstrap de verosimilitud y las probabilidades posteriores Bayesianas, respectivamente.

Recuperamos *M. eowilsoni* como hermana de *M. ferrugineus* con un alto apoyo en todos los análisis (Figura 4). *Myrmoderus eowilsoni* tiene una distancia genética por pares no corregida de 8,4% en ND2 y 8,7% en ND3 con *M. f. ferrugineus* (que se encuentra al norte del río Amazonas), y de 9,2% en ND2 y 7,6% en ND3 con *M. f. elutus* (que se encuentra al sur del río Amazonas). Estas distancias son elevadas si se comparan con las existentes entre otras especies hermanas de pájaros hormigueros, incluso dentro del mismo género (*M. loricatus* y *M. squamosus*: distancia ND2 no corregida por pares del 4,5%). *Myrmoderus f. elutus* tiene una distancia por pares no corregida del 3,6% en ND2 y del 4,3% en ND3 con respecto a *M. f. ferrugineus*, aunque sólo difiere ligeramente en el plumaje (Todd 1927) y la voz (media de 5,7 notas por segundo⁻¹ en *M. f. elutus*, $n = 5$ individuos frente a la media de 7,0 notas por segundo⁻¹ en *M. f. ferrugineus*, $n = 20$ individuos).

Isler et al. (2013) presentaron una revisión taxonómica de los altamente polifiléticos hormigueros *Myrmeciza* en la que resucitaron el género *Myrmoderus* (Ridgway 1909) para *M. loricatus*, *M. squamosus*, *M. ruficauda* y *M. ferrugineus*. Aunque *Myrmoderus* (sensu Isler et al. 2013) formaba un clado apoyado por datos moleculares, morfológicos y algunos de

comportamiento, las relaciones taxonómicas dentro de este clado no estaban claras, excepto por la relación de hermandad entre *M. loricatus* y *M. squamosus*. Con el descubrimiento de *M. eowilsoni*, queda clara la relación hermana entre esta nueva especie y *M. ferrugineus*. La colocación de *M. ruficauda* sigue siendo incierta en nuestros análisis, debido a los bajos valores de apoyo en el nodo subyacente. Sin embargo, en todos los análisis se colocó como hermana de *M. loricatus*—*M. squamosus* (Figura 4). La adición de loci nucleares al conjunto de datos de ADN mitocondrial probablemente aumentaría la confianza en nuestra colocación de *M. ruficauda* (Maddison 1997), pero observamos que el plumaje, el comportamiento y las vocalizaciones son coherentes con las relaciones inferidas genéticamente en este estudio.

Taxonomía

Myrmoderus eowilsoni y *M. ferrugineus* comparten varios rasgos morfológicos distintivos, como la piel orbital azulada y desnuda, las patas y los tarsos grises, y los bordes delanteros blancos en el pliegue interior del ala (proximal a la muñeca), y carecen de la mancha blanca interescapular que muestran otras especies de *Myrmoderus*. Por el contrario, los demás miembros de *Myrmoderus*, incluido el tipo del género (*M. loricatus*), tienen las patas y los pies de color rosa y evidentes parches interescapulares blancos, estos últimos utilizados regularmente en la señalización visual en el sotobosque (observación personal de D. F. Lane). *Myrmoderus eowilsoni* y *M. ferrugineus* se diferencian en comportamiento de los demás *Myrmoderus* por caminar en lugar de saltar como medio de locomoción sobre el suelo (Zimmer e Isler 2003; B. Whitney comunicación personal). Además, *M. eowilsoni* y *M. ferrugineus* muestran un fuerte dimorfismo sexual en el canto, mientras que los otros 3 *Myrmoderus* no lo hacen (B. Whitney comunicación personal; Figura 3). Todd (1927) señaló la morfometría, la piel orbital ampliamente desnuda, la coloración del plumaje y las patas oscuras para justificar la creación de un género monotípico, *Myrmedestes*, para *Myrmoderus ferrugineus*. Sin embargo, el nombre *Myrmedestes* Todd, 1927 cayó en desuso cuando este género fue subsumido en un amplio concepto de *Myrmeciza* Gray, 1841 por múltiples autoridades (Zimmer 1932, Peters 1951, Meyer de Schauensee 1970), antes de la separación de *Myrmoderus* por Isler et al. (2013). Consideramos apropiado, dada la relación de hermandad entre *Myrmoderus ferrugineus* y *M. eowilsoni* y la presencia de numerosas sinapomorfías morfológicas y de comportamiento, reconocer a *Myrmedestes* como un subgénero en *Myrmoderus* para incluir estas 2 especies.

Diagnóstico morfológico

Tomamos medidas morfológicas estándar de 105 especímenes que representan a todos los taxones reconocidos del género *Myrmoderus* (Tabla 4 del Apéndice). En aras de la coherencia, O.J. tomó todas las medidas. Los protocolos de medición siguieron a Baldwin et al. (1931; sus números de figura siguen a las mediciones) para la longitud de la cola (fig. 120), la cuerda del ala (fig. 100), el tarso (fig. 136), el culmen expuesto (fig. 3), la punta del pico a las narices (fig. 8), la anchura del pico en la base (fig. 13) y la profundidad del pico en la base (fig. 10; Tabla 2).

Para evaluar los datos morfológicos, realizamos un análisis de componentes principales con la función PCA en Scikit-learn (Pedregosa et al. 2011) utilizando todos los especímenes de los que teníamos datos morfológicos completos ($n = 101$). Los dos primeros componentes principales explicaron el 91,4% de la variación en nuestro conjunto de datos y agruparon las

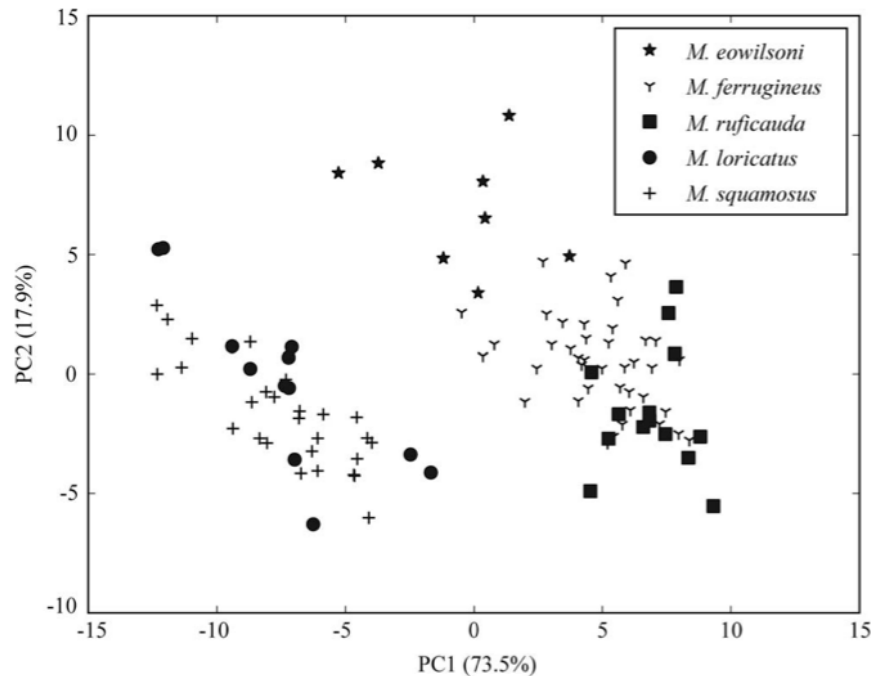


FIGURA 5. Los dos primeros componentes principales (PC1 y PC2) de 7 variables morfométricas de todas las especies de *Myrmoderus*. Las cargas de PC1 y PC2 representan el 73,5% y el 17,9% de la variación en el conjunto de datos, respectivamente.

especies en dos grupos que no se solapaban: uno que contenía *M. loricatus* y *M. squamosus* y otro que contenía *M. eowilsoni*, ambas subespecies de *M. ferrugineus* (*M. f. ferrugineus* y *M. f. elutus*), y ambas subespecies de *M. ruficauda* (*M. r. ruficauda* y *M. r. soror* Pinto, 1940) (Figura 5). A pesar de este solapamiento entre *M. ferrugineus* y *M. ruficauda* en las medidas morfológicas, los datos genéticos sugieren que *M. ruficauda* está aliada con *M. loricatus* y *M. squamosus* (Figura 4). Además, *M. ruficauda* tiene las patas y los pies rosados, una mancha interescapular blanca y un comportamiento locomotor saltarín, lo que sugiere una relación más estrecha con *M. loricatus* y *M. squamosus*.

Vocalizaciones

Los cantos de los machos y las hembras de *M. eowilsoni* se distinguen de los de otros miembros de *Thamnophilidae* por una combinación de una calidad de silbido clara, pocas notas y un patrón simple. En comparación con los cantos de *M. ferrugineus*, los de *M. eowilsoni* constan de menos notas (2-6 frente a 8-14) que se emiten más lentamente (media de 2 notas por segundo⁻¹ frente a media de 7 notas por segundo⁻¹; Figura 3). El canto de los machos parece bastante estereotipado, pero con algunas variaciones menores, especialmente en el tono. Los machos cantan 4 notas silbadas dadas como 2 coplas (los cantos de 2 o 3 notas se oyen raramente), normalmente con la primera nota más alta en tono, la segunda más baja en tono, la tercera de tono similar o ligeramente más alta, y la nota final más baja en tono (Figura 3A). Aunque es distintivo para el oído, el canto del macho de *M. eowilsoni* puede compararse con

las 2 coplas terminales ralentizadas del canto del macho de *M. ferrugineus*. El canto de la hembra de *M. eowilsoni* muestra una mayor variación dentro y entre los individuos en cuanto al tono y el número de notas (3-6) que en el macho, y el canto de la hembra se emite más lentamente y a menudo con una calidad más áspera (Figura 3B-3E). La llamada (Figura 3F) es generalmente una serie de notas similares a la de *M. ferrugineus* (Figura 3I), pero se emite a un ritmo más lento y a veces consiste en notas simples o dobles. Los cantos de *M. ferrugineus* (Figura 3G, 3H), *M. loricatus* (Figura 3K, 3L) y *M. squamosus* (Figura 3M, 3N) son similares entre sí al estar compuestos también por coplas que generalmente descienden, pero difieren del de *M. eowilsoni* al tener más notas. Por el contrario, el canto seco y sonoro de *M. ruficauda* (Figura 3J) se distingue inmediatamente del de los demás miembros del género. Los cantos de *M. eowilsoni* y *M. ferrugineus* son sexualmente dimórficos (es decir, los cantos de las hembras difieren sistemáticamente de los de los machos en cuanto a patrón, número de notas y forma de las mismas), mientras que los cantos de los otros 3 *Myrmoderus* no lo son (comunicación personal de B. Whitney; Figura 3).

Distribución

Myrmoderus eowilsoni se conoce actualmente sólo en la cresta de Flor de Café, alrededor de la localidad tipo, entre 1.340 y 1.670 m s.n.m. (Figura 1). Esta distribución abarca sólo 15 km² (polígono convexo mínimo de localidades conocidas), aunque si se extrapola el área de distribución para incluir el hábitat de 1.300 a 1.700 m s.n.m. en la misma cresta, la distribución aumenta a ~78 km². Creemos que es muy probable que esta especie se encuentre en otras crestas dentro de la Cordillera Azul, y debería buscarse más lejos, quizás hasta la Cordillera El Sira. Múltiples estudios ornitológicos previos en la Cordillera Azul desde la década de 1990 no detectaron a *M. eowilsoni*, sin embargo, hay ~2,480 km² de hábitat entre 1,300 y 1,700 m s.n.m. en la Cordillera Azul que pueden ser adecuados para esta especie, la mayoría de los cuales están dentro del Parque Nacional Cordillera Azul (Figura 1). Con el conocimiento de la distribución elevacional y los requerimientos de hábitat de la nueva especie, así como la reproducción del canto, creemos que los esfuerzos para volver a visitar las localidades previamente estudiadas dentro de la Cordillera Azul son necesarios, además de explorar nuevas localidades.

Hábitat, ecología y comportamiento

Myrmoderus eowilsoni parece estar restringida a bosques altos, montañosos y siempre verdes con un sotobosque intacto caracterizado por árboles pequeños (diámetro a la altura del pecho de unos 5-10 cm) y helechos, muchos troncos cubiertos de musgo y mucha materia foliar muerta en el suelo. No observamos ningún individuo en hábitats de segundo crecimiento, de borde o de brecha de caída de árboles, aunque en algunos casos pudimos escuchar a individuos cantando a menos de 10 m de grandes plantaciones de café cultivado al sol. La mayoría de los avistamientos se produjeron en las cimas de las crestas o cerca de ellas, aunque esto puede estar sesgado por la falta de senderos en terrenos más empinados. Encontramos algunos individuos en terreno inclinado a unos 200 m abajo de los senderos de las crestas. A pesar de haber realizado un extenso playback (a intervalos de < 100 m) a lo largo de los senderos a través de los hábitats boscosos alrededor de Flor de Café desde 900 a 1.850 m s.n.m., no detectamos a la especie por debajo de 1.340 o por encima de 1.670 m s.n.m. Ambos miembros

de la pareja defienden su territorio, y la mayoría de nuestras observaciones fueron de parejas respondiendo al playback del canto juntos, típicamente caminando u ocasionalmente volando hacia la fuente del playback, y cantando hasta una hora después de que el playback cesó. Sólo una hembra (CORBIDI 93483) tenía un ovario agrandado que sugería actividad reproductiva. Aparte de la detección inicial de J.R.B., detectamos la especie sólo después del playback, y parecía en gran medida silenciosa en condiciones naturales. Sin embargo, observamos que, por lo general, no estábamos cerca de los territorios conocidos al amanecer o al anochecer, cuando sería más probable que el canto no provocado se produjera. Alternativamente, el canto no provocado puede ser estacional; otras especies de *Myrmoderus* pueden volverse más silenciosas en la estación seca, y su periodo de máximo canto es típicamente temprano en la mañana entre las 0630 y las 0700 horas (B. Whitney comunicación personal). Observamos a *M. eowilsoni* sólo a 1 m del suelo, y los individuos se movían típicamente mediante vuelos cortos y bajos y caminando lentamente por el suelo. Caminar implicaba pasos deliberados acompañados de un movimiento brusco de la cabeza similar al de una paloma, con la cola extendida hacia atrás. Al igual que muchos pájaros hormigueros terrestres que caminan, los hormigueros y los tapaculos, *M. eowilsoni* a menudo saltaba sobre troncos caídos o ramas bajas en respuesta al playback. Observamos pocos casos de movimientos de la cola, sobre todo cuando un individuo agitado estaba posado en el suelo y respondía al playback, cuando daba ocasionales movimientos de la cola, llevándola ligeramente por encima de la horizontal desde una posición muy por debajo de la horizontal. Las breves observaciones de alimentación consistieron en que las aves hurgaban en la hojarasca en busca de presas artrópodos, y el contenido estomacal conservado de los ejemplares (CORBIDI 12380, 12381; LSUMZ 190882, 190883, 190884) contiene partes de artrópodos.

En la búsqueda de la especie con cantos, localizamos varios territorios adyacentes a lo largo de un sendero en la cima de la montaña, lo que nos ayudó a estimar la longitud de los territorios en unos 300-500 m. Volvimos a visitar los territorios en días consecutivos, y el playback no siempre provocó una respuesta; esto sugiere que la pareja puede haber estado lo suficientemente lejos como para estar fuera del alcance del oído y que los territorios son bastante grandes. Estimamos provisionalmente un tamaño máximo del territorio de 0,25 km², elevando al cuadrado nuestra estimación de la longitud del territorio más largo.

Conservación

Myrmoderus eowilsoni se conoce actualmente sólo en la cresta de Flor de Café, pero se ha realizado poco trabajo de campo dentro del cercano Parque Nacional Cordillera Azul, uno de los parques nacionales más grandes del país con una superficie de 13.500 km². Los estudios futuros deberían centrarse en localidades dentro de este parque nacional, que contiene ~1.940 km² de área entre 1.300 y 1.700 m s.n.m. que puede ser un hábitat apropiado para *M. eowilsoni* (Figura 1). La alteración del hábitat, principalmente la tala de árboles, alrededor de Flor de Café es extensa y continua. Las plantaciones de café sol, el principal uso agrícola de la tierra allí, no proporcionan hábitat para *M. eowilsoni* u otras especies forestales. Sin embargo, encontramos que *M. eowilsoni* es bastante común en fragmentos de bosque alrededor de la localidad tipo, y estos fragmentos parecen mantener una avifauna notablemente intacta, al menos por el momento. Los colonos humanos de otras partes de Perú están despejando rápidamente los bosques de la zona y puede que pronto eliminen gran parte del bosque restante alrededor de

Flor de Café. Por lo tanto, la confirmación de la presencia de *M. eowilsoni* en el parque nacional es una alta prioridad. Teniendo en cuenta la proximidad de un extenso hábitat protegido dentro del parque nacional, somos optimistas en cuanto a que la especie será un residente común en otras partes de la cordillera, y esperamos que este descubrimiento estimule la conservación y la investigación en esta región única.

Aquí hacemos una estimación preliminar del tamaño de la población de la especie. Basándonos en un tamaño de territorio que oscila entre 0,066 km² (tamaño de territorio reportado para *M. ferrugineus* por Johnson et al. 2011) y 0,25 km² (nuestra estimación máxima), 2 aves territorio⁻¹, territorios en sólo el 45,2% del hábitat apropiado (tomado de la estimación media de ocupación de *M. ferrugineus* por Stouffer 2007), y un área de 1.940 km² entre 1.300 y 1.700 m s.n.m., el tamaño poblacional previsto dentro del parque nacional es de 7.000-27.000 individuos. Si incluimos las crestas de la Cordillera Azul que se encuentran fuera del parque (incluyendo la cresta de Flor de Café) pero dentro del rango latitudinal del parque, el área entre 1.300 y 1.700 m s.n.m. aumenta a ~2.480 km², y el tamaño poblacional previsto es de 9.000-34.000 individuos. Estas estimaciones del tamaño de la población son crudas y muy preliminares debido a un gran número de suposiciones, pero no obstante sirven como punto de partida para evaluar el tamaño real de la población. Flor de Café se encuentra en el lado de sotavento de la Cordillera Azul, y sospechamos que el límite elevacional más bajo de *M. eowilsoni* se mantiene localmente por hábitats más secos a medida que se descende hacia la sombra de la lluvia del valle del Huallaga. En las regiones más ventosas y húmedas de la Cordillera Azul, el hábitat apropiado puede extenderse considerablemente más bajo en elevación, quizás hasta ~900 m. Se necesita urgentemente un trabajo de estudio para determinar la distribución completa de *M. eowilsoni*, para evaluar el tamaño del territorio y su ocupación, y para mejorar las estimaciones del tamaño de la población. Dado que la mayor parte de la distribución estimada de *M. eowilsoni* se encuentra dentro del Parque Nacional Cordillera Azul, no esperamos que esta especie se enfrente a una gran pérdida de hábitat. A pesar de la distribución restringida y de la pérdida de hábitat en las inmediaciones de la localidad tipo, consideramos que el estatus de la Lista Roja de la IUCN de "Datos Insuficientes" es el más apropiado hasta que se puedan evaluar mejor la distribución y las tendencias de la población.

AGRADECIMIENTOS

Agradecemos a K. Garrett, del Museo de Historia Natural del Condado de Los Ángeles; a B. Marks, del Museo Field de Historia Natural; a G. Graves, C. Milensky y J. Saucier, del Museo Nacional de Historia Natural de la Institución Smithsonian; y a M. Robbins, del Instituto de Biodiversidad de la Universidad de Kansas, el acceso a sus respectivas colecciones o el préstamo de material de las mismas. CORBIDI proporcionó un apoyo logístico esencial en varias etapas de este proyecto. Estamos en deuda con nuestros guías y asistentes de campo, E. Vallejos, E. Bautista Obispo y W. Vargas, por su incansable trabajo y agradable compañía. Agradecemos a T. Mark por la información sobre sus estudios pioneros en la Cordillera Azul. A. Spencer y G. Macedo compartieron amablemente grabaciones de audio. B. Whitney compartió grabaciones de audio e información sobre la historia natural de especies relacionadas. La Biblioteca

Macaulay del Laboratorio de Ornitología de Cornell proporcionó generosamente el uso del equipo de grabación de audio.

Declaración de financiación: El trabajo de campo se realizó gracias a una subvención del Fondo de Investigación de Aves Tropicales del Museo de la Universidad Estatal de Luisiana. A.E.M. y O.J. cuentan con el apoyo de las becas de investigación para graduados de la National Science Foundation bajo la subvención no. DGE-1247192. Las opiniones, resultados y conclusiones o recomendaciones expresadas en este material son las de los autores y no reflejan necesariamente las opiniones de la National Science Foundation. Ninguna fuente de financiación ha influido en el contenido del manuscrito presentado o publicado, ni ha exigido la aprobación del manuscrito final antes de su publicación.

Declaración ética: Los permisos de colección y exportación de especímenes fueron proporcionados por el Servicio Nacional Forestal y de Fauna Silvestre (SERFOR) bajo los siguientes permisos: Resolución no. 203-2015 SERFOR-DGGSPFFS, Resolución no. 222-2015 SERFOR-DGGSPFFS, Permiso no. 003104 SERFOR, y Permiso no. 003105 SERFOR. Toda la recolección de especímenes se realizó bajo el protocolo del Comité Institucional de Cuidado y Uso de Animales de la Universidad Estatal de Luisiana no. 15-036.

Contribuciones de los autores: J.R.B. hizo el descubrimiento inicial. A.E.M., O.J., D.F.L., J.R.B., F.A. y J.F. colectaron los datos. A.E.M., O.J. y D.F.L. colectaron y prepararon especímenes y analizaron los datos. A.E.M. y O.J. escribieron el artículo.

Depósitos de datos: Todos los datos genéticos están depositados en GenBank (véase la Tabla 3 del Apéndice para los números de acceso). Los alineamientos de secuencias y los árboles filogenéticos están disponibles en TreeBASE (<http://purl.org/phylo/treebase/phylows/study/TB2:S21548>).

Revisión de la nomenclatura: La nomenclatura de este documento ha sido revisada por el Grupo de Trabajo sobre Nomenclatura Aviar de la Unión Internacional de Ornítólogos.

LITERATURA CITADA

- Alverson, W.S., L.O. Rodríguez, and D.K. Moskovits (2001). Perú: Biabo Cordillera Azul. Rapid Biological Inventories 2. The Field Museum, Chicago, IL, USA.
- Baldwin, S. P., H. C. Oberholser, and L. G. Worley (1931). Measurements of birds [Medidas de las aves]. Scientific Publications of the Cleveland Museum of Natural History 2.
- Bravo, G. A. (2012). Phenotypic and niche evolution in the antbirds (Aves, Thamnophilidae) [Evolución fenotípica y de nicho en los hormigueros (Aves, Thamnophilidae)]. Ph.D. dissertation, Louisiana State University, Baton Rouge, LA, USA.
- Edgar, R. C. (2004). MUSCLE: Multiple sequence alignment with high accuracy and high throughput [MUSCLE: Alineación de secuencias múltiples con gran precisión y alto rendimiento]. Nucleic Acids Research 32:1792–1797.
- Felsenstein, J. (1985). Confidence limits on phylogenies: An approach using the bootstrap [Límites de confianza en las filogenias: Un enfoque utilizando el bootstrap]. Evolution 39:783–791.
- Isler, M. L., G. A. Bravo, and R. T. Brumfield (2013). Taxonomic revision of *Myrmeciza* (Aves: Passeriformes: Thamnophilidae) into 12 genera based on phylogenetic, morphological,

- behavioral, and ecological data [Revisión taxonómica de *Myrmeciza* (Aves: Passeriformes: Thamnophilidae) en 12 géneros basada en datos filogenéticos, morfológicos, conductuales y ecológicos]. *Zootaxa* 3717:469–497.
- Isler, P. R., and B. M. Whitney (2002). Songs of the Antbirds [Canciones de los pájaros hormigueros] [CD]. Macaulay Library of Natural Sounds, Ithaca, NY, USA.
- Johnson, E. I., P. C. Stouffer, and C. F. Vargas (2011). Diversity, biomass, and trophic structure of a central Amazonian rainforest bird community [Diversidad, biomasa y estructura trófica de una comunidad de aves de la selva amazónica central]. *Revista Brasileira de Ornitologia* 19:1–16.
- Kearse, M., R. Moir, A. Wilson, S. Stones-Havas, M. Cheung, S. Sturrock, S. Buxton, A. Cooper, S. Markowitz, C. Duran, T. Thierer, et al. (2012). Geneious Basic: An integrated and extendable desktop software platform for the organization and analysis of sequence data [Geneious Basic: una plataforma de software de escritorio integrada y ampliable para la organización y el análisis de datos de secuencias]. *Bioinformatics* 28:1647–1649.
- Lanfear, R., P. B. Frandsen, A. M. Wright, T. Senfeld, and B. Calcott (2017). PartitionFinder 2: New methods for selecting partitioned models of evolution for molecular and morphological phylogenetic analyses [PartitionFinder 2: Nuevos métodos de selección de modelos de evolución particionados para análisis filogenéticos moleculares y morfológicos]. *Molecular Biology and Evolution* 34: 772–773.
- Maddison, W. P. (1997). Gene trees in species trees [Árboles de genes en los árboles de especies]. *Systematic Biology* 46:523–536.
- Merkord, C. L., T. Mark, D. Susanibar, A. Johnson, and C. C. Witt (2009). Avifaunal survey of the Río Chipaota Valley in the Cordillera Azul region, San Martín, Peru [Encuesta avifaunística del Valle del Río Chipaota en la región de la Cordillera Azul, San Martín, Perú]. *Ornitología Neotropical* 20:535–552.
- Meyer de Schauensee, R. (1970). A Guide to the Birds of South America [Guía de las aves de América del Sur]. Livingston, Wynnewood, PA, USA.
- Munsell, A. (No date). Munsell Book of Color, Glossy Collection [Libro de colores Munsell, colección brillante]. Gretag Macbeth, New Windsor, NY, USA.
- O'Neill, J. P., D. F. Lane, A. W. Kratter, A. P. Capparella, and C. F. Joo (2000). A striking new species of barbet (Capitoninae: *Capito*) from the eastern Andes of Peru [Una nueva y espectacular especie de Cabezón (Capitoninae: *Capito*) de los Andes orientales de Perú]. *The Auk* 117:569– 577.
- Pedregosa, F., G. Varoquaux, A. Gramfort, V. Michel, B. Thirion, O. Grisel, M. Blondel, P. Prettenhofer, R. Weiss, V. Dubourg, J. Vanderplas, et al. (2011). Scikit-learn: Machine learning in Python [Scikit-learn: Aprendizaje automático en Python]. *Journal of Machine Learning Research* 12:2825–2830.
- Peters, J. L. (1951). Check-list of Birds of the World, vol. 7. Museum of Comparative Zoology, Cambridge, MA, USA.
- Rambaut, A., M. A. Suchard, D. Xie, and A. J. Drummond (2014). Tracer 1.6. <http://tree.bio.ed.ac.uk/software/tracer/>
- Remsen, J. V., Jr., J. I. Areta, C. D. Cadena, S. Claramunt, A. Jaramillo, J. F. Pacheco, J. Pérez-Emañ, M. B. Robbins, F. G. Stiles, D. F. Stotz, and K. J. Zimmer (2017). A classification of the bird species of South America [Clasificación de las especies de aves de América del

- Sur]. American Ornithologists' Union.
<http://www.museum.lsu.edu/~Remsen/SACCBaseline.htm>
- Ridgway, R. (1909). New genera, species and subspecies of Formicariidae, Furnariidae, and Dendrocolaptidae [Nuevos géneros, especies y subespecies de Formicariidae, Furnariidae y Dendrocolaptidae]. *Proceedings of the Biological Society of Washington* 22:69–74.
- Ridgway, R. (1912). *Color Standards and Color Nomenclature* [Normas de color y nomenclatura de colores]. Published by the author, Washington, DC, USA.
- Ronquist, F., M. Teslenko, P. van der Mark, D. L. Ayres, A. Darling, S. Höhn, B. Larget, L. Liu, M. A. Suchard, and J. P. Huelsenbeck (2012). MrBayes 3.2: Efficient Bayesian phylogenetic inference and model choice across a large model space [MrBayes 3.2: Inferencia filogenética Bayesiana eficiente y elección de modelos en un amplio espacio de modelos]. *Systematic Biology* 61:539–542.
- Stamatakis, A. (2014). RAxML version 8: A tool for phylogenetic analysis and post-analysis of large phylogenies [RAxML versión 8: Una herramienta para el análisis filogenético y el post-análisis de grandes filogenias]. *Bioinformatics* 30:1312–1313.
- Stouffer, P. C. (2007). Density, territory size, and long-term spatial dynamics of a guild of terrestrial insectivorous birds near Manaus, Brazil [Densidad, tamaño del territorio y dinámica espacial a largo plazo de un gremio de aves insectívoras terrestres cerca de Manaus, Brasil]. *The Auk* 124:291–306.
- Todd, W. E. C. (1927). New gnateaters and antbirds from tropical America, with a revision of the genus *Myrmeciza* and its allies [Nuevas jejenos y hormigueros de América tropical, con una revisión del género *Myrmeciza* y sus aliados]. *Proceedings of the Biological Society of Washington* 40:149–178.
- Zimmer, J. T. (1932). Studies of Peruvian birds. VI. The formicarian genera *Myrmoborus* and *Myrmeciza* in Peru [Estudios sobre las aves del Perú. VI. Los géneros de formícidos *Myrmoborus* y *Myrmeciza* en el Perú]. *American Museum Novitates* 545:1–24.
- Zimmer, K. J. and M. L. Isler. (2003). Family Thamnophilidae (typical antbirds) [Familia Thamnophilidae (pájaros hormigueros típicos)]. In *Handbook of Birds of the World*, vol. 8: Broadbills to Tapaculos (J. del Hoyo, A. Elliott, and D. A. Christie, Editors). Lynx Edicions, Barcelona, Spain.

APÉNDICE

Muestras de especímenes y tejidos utilizados para los análisis filogenéticos y morfométricos

APÉNDICE TABLA 3. Individuos muestreados para la filogenia mitocondrial, incluidos los taxones de fuera de grupo.

<i>Myrmoderus eowilsoni</i> ^c	KY849953, KY849952	LSUMZ B-93477	Peru: San Martín; 2.5 km WNW Flor de Café	7.39°S	76.32°W
	KY849951, KY849950	LSUMZ B-93476	Peru: San Martín; 2.5 km WNW Flor de Café	7.39°S	76.32°W
<i>Myrmoderus f. ferrugineus</i>	HM637280, HM637145	LSUMZ B-55285	Suriname: Sipaliwini; 78 km S Apura	4.48°N	57.04°W
	KY849954, KY849937	LSUMZ B-20403	Brazil: Amazonas; ~80 km N Manaus	2.37°S	60.04°W
<i>Myrmoderus f. elutus</i>	KY849936, KY849935	MZUSP 96106	Brazil: Amazonas; left bank of Rio Sucunduri	5.28°S	59.7°W
	KY849934, KY849933	LSUMZ B-86315	Brazil: Amazonas; Rio Sucunduri	6.77°S	59.09°W
<i>Myrmoderus r. ruficauda</i>	KY849943, NA	LGEMA 1527	Brazil: Bahia; Ribeirão do Largo, Fazenda Boa Esperança	15.42°S	40.63°W
	KY849945, KY849944	FMNH 392445	Brazil: Pernambuco; Serra do Espelho	8.7°S	35.83°W
<i>Myrmoderus r. soror</i>	KY849947, KY849946	FMNH 399262	Brazil: Alagoas; Ibatiguara	8.98°S	35.87°W
<i>Myrmoderus loricatus</i>	KY849940, KY849939	MZUSP 85430	Brazil: Minas Gerais; Mina da Alegria, Mariana	20.38°S	43.42°W
	KY849942, KY849941	MZUSP 85433	Brazil: Minas Gerais; Mina da Alegria, Mariana	20.38°S	43.42°W
	KC715502, KY849938	LGEMA 13014	Brazil: Rio de Janeiro; PN Serra dos Órgãos (Teresópolis)	22.43°S	42.99°W
<i>Myrmoderus squamosus</i>	HM637281, HM637146	LSUMZ B-16940	Brazil: São Paulo; Salesópolis	23.53°S	45.85°W
	KC715574, KY849948	LGEMA 1526	Brazil: São Paulo; Biritiba Mirim	23.56°S	46.05°W
	KC715576, KY849949	MZUSP 81159	Brazil: São Paulo; E. E. Bananal	22.81°S	44.37°W
<i>Thamnophilus doliatus</i> ^d	EF030296, EF030234	UWBM 71559	Bolivia: Santa Cruz; Provincia de Cordillero, Abapo	18.9°S	63.4°W
<i>Hylophylax naevioides</i> ^d	EF640019, EF640086	LSUMZ B-2230	Panama: Darien; ~6 km NW Cana on E slope Cerro Pirre	7.8°N	77.72°W
<i>Myrmeciza longipes</i> ^d	HM637279, HM637144	LSUMZ B-46533	Panama: Panama; ~7 km SE Pacora	9.04°N	79.25°W
<i>Pithys albifrons</i> ^d	EF640047, EF640114	FMNH 391430	Brazil: Amapá; Fazenda Itapoã	2.07°N	50.93°W

^a Para ND2 y ND3, respectivamente.

^b Abreviaturas: FMNH = Museo Field de Historia Natural; LGEMA = Laboratorio de Genética y Evolución Molecular de Aves, São Paulo; LSUMZ = Museo de Ciencias Naturales de la Universidad Estatal de Luisiana; MZUSP = Museo de Zoología de la Universidad de São Paulo; y UWBM = Museo Burke de la Universidad de Washington.

^c Holotipo.

^d Grupo externo.

APÉNDICE TABLA 3. Los especímenes utilizados para los análisis morfométricos ($n = 105$; medidas datos se muestran en la Tabla 2).

<i>Myrmoderus eowilsoni</i>	CORBIDI 12380	Peru: San Martín; 2.5 km WNW Flor de Café	7.39°S	76.32°W
	CORBIDI 12381	Peru: San Martín; 2.5 km WNW Flor de Café	7.39°S	76.32°W
	CORBIDI 12382	Peru: San Martín; 1.6 km NE Flor de Café	7.39°S	76.29°W
	CORBIDI 12383	Peru: San Martín; 1.6 km NE Flor de Café	7.39°S	76.29°W
	LSUMZ 190882	Peru: San Martín; 2.5 km WNW Flor de Café	7.39°S	76.32°W
	LSUMZ 190883	Peru: San Martín; 2.5 km WNW Flor de Café	7.39°S	76.32°W
	LSUMZ 190884	Peru: San Martín; 2.5 km WNW Flor de Café	7.39°S	76.32°W
	LSUMZ 190885	Peru: San Martín; 6 km SE Flor de Café	7.43°S	76.25°W
<i>Myrmoderus f. ferrugineus</i>	FMNH 108377	Guyana: Essequibo River, Rockstone	5.98°N	58.55°W
	FMNH 108378	Guyana: Essequibo River, Rockstone	5.98°N	58.55°W
	FMNH 120247	Guyana: Corentyne, Itabu Creek head	1.55°N	58.17°W
	FMNH 120248	Guyana: Corentyne, Itabu Creek head	1.55°N	58.17°W
	FMNH 120249	Guyana: Corentyne, Itabu Creek head	1.55°N	58.17°W
	FMNH 264476	Suriname: Wilhelmina Mountains, West River	3.43°N	56.75°W
	FMNH 264477	Suriname: Wilhelmina Mountains, West River	3.43°N	56.75°W
	FMNH 295737	Brazil: Amapá; mun. Macapá, Rio Amaparí	1.6°N	52.49°W
	FMNH 295738	Brazil: Amapá; mun. Macapá, Rio Amaparí	1.6°N	52.49°W
	FMNH 373073	Guyana: Essequibo; between Tapakuma and Pomeroon rivers	7.24°N	58.72°W
	FMNH 56900	Guyana: Mazaruni-Potaro, Bartica Grove	6.41°N	58.63°W
	KU 88819 ^b	Guyana: Iwokrama Reserve; ~41 km SW Kurupukari	4.34°N	58.85°W
	KU 89038	Guyana: North West district, Baramita	7.35°N	60.48°W
	KU 90840	Guyana: Parabara savanna	2.16°N	59.3°W
	LSUMZ 178456	Suriname: Sipaliwini; ~70 km SE Apura	4.66°N	56.76°W
	LSUMZ 178457 ^b	Suriname: Sipaliwini; ~70 km SE Apura	4.66°N	56.76°W
	LSUMZ 178458	Suriname: Sipaliwini; ~70 km SE Apura	4.66°N	56.76°W
	LSUMZ 67334	Brazil: Amapá; alto Rio Araguari	1.52°N	52.02°W
	LSUMZ 67335	Brazil: Amapá, Estrada de Ferro Amapá	0.67°N	51.83°W
	LSUMZ 67336	Brazil: Amapá, Estrada de Ferro Amapá	0.67°N	51.83°W
	LSUMZ 67337	Brazil: Amapá, Fóz do Rio Falcino	0.93°N	51.58°W
<i>Myrmoderus f. ferrugineus</i>	USNM 147368	Guyana: Muzaruni-Potaro, Bartica Grove	6.41°N	58.63°W
	USNM 147369	Guyana: Muzaruni-Potaro, Bartica Grove	6.41°N	58.63°W
	USNM 514992	Brazil: Amapá, Serra do Navio Amapá	0.98°N	52.05°W
	USNM 514993	Brazil: Amapá, Serra do Navio Amapá	0.98°N	52.05°W
	USNM 515594	Brazil: Amapá, Serra do Navio Amapá	0.98°N	52.05°W
	USNM 586395	Guyana: North West district, Baramita	7.35°N	60.48°W
	USNM 625221	Guyana: North side Acari Mountains	1.38°N	58.93°W
	USNM 625526	Guyana: upper Essequibo River	1.58°N	58.63°W
	USNM 625527	Guyana: upper Essequibo River	1.58°N	58.63°W
	USNM 627058	Guyana: Courantyne River, 8 km S Siparuta	5.17°N	57.29°W
	USNM 637017	Guyana: Upper Takutu, upper Rewa River	3.45°N	58.58°W
	USNM 637075	Guyana: Upper Takutu, upper Rewa River	3.45°N	58.58°W
	USNM 84093	Guyana: Demerara	6.77°N	58.15°W
	USNM 90584	Guyana: Demerara	6.77°N	58.15°W
	USNM 92006	Guyana: Demerara	6.77°N	58.15°W
	USNM 92016	Guyana: Demerara	6.77°N	58.15°W
<i>Myrmoderus f. elutus</i>	FMNH 254862	Brazil: Pará; Villa Braga	4.42°S	56.29°W
	LACM 31977	Brazil: Pará; Rio Tapajós, Urucurituba	3.8°S	55.53°W
	LACM 31978	Brazil: Pará; Rio Tapajós, Urucurituba	3.8°S	55.53°W
	LACM 31979	Brazil: Pará; Rio Tapajós, Urucurituba	3.8°S	55.53°W
	LACM 31980	Brazil: Pará; Rio Tapajós, Urucurituba	3.8°S	55.53°W
<i>Myrmoderus r. ruficauda</i>	LSUMZ 113498	Brazil: Espírito Santo, Lagoa Juparanã	19.27°S	40.11°W
	LACM 28048	Brazil: Espírito Santo, Pau Gigante	19.83°S	40.37°W
	LACM 28049	Brazil: Espírito Santo, Pau Gigante	19.83°S	40.37°W
	LACM 28050	Brazil: Espírito Santo, Pau Gigante	19.83°S	40.37°W
	USNM 368286	Brazil: Espírito Santo, Mun. Santa Cruz	NA	NA
	USNM 368287	Brazil: Espírito Santo, Mun. Colatina, Linhares	19.4°S	40.07°W
	USNM 368288	Brazil: Espírito Santo, Mun. Colatina, Linhares	19.4°S	40.07°W
	USNM 368289	Brazil: Espírito Santo, Mun. Colatina, Linhares	19.4°S	40.07°W
<i>Myrmoderus r. soror</i>	USNM 44799	Brazil: Bahia	NA	NA
	FMNH 311031	Brazil: Alagoas, Usina Sinimbu	9.92°S	36.13°W
	LACM 26938	Brazil: Alagoas, Usina Sinimbu	9.92°S	36.13°W
	LACM 26939	Brazil: Alagoas, Usina Sinimbu	9.92°S	36.13°W
	LACM 26940	Brazil: Alagoas, Usina Sinimbu	9.92°S	36.13°W
	LACM 26941	Brazil: Alagoas, Usina Sinimbu	9.92°S	36.13°W

<i>Myrmoderus loricatus</i>	FMNH 311032	Brazil: Rio de Janeiro, Parque Nacional do Itatiaia	22.44°S	44.61°W
	FMNH 311033	Brazil: Rio de Janeiro, Miguel Pereira	22.45°S	43.37°W
	LACM 27950	Brazil: Rio de Janeiro, Terezopolis, Fazenda Boa Fe	22.36°S	42.93°W
	LACM 66626	Brazil: Rio de Janeiro, Parque Nacional do Itatiaia	22.44°S	44.61°W
	LACM 74070	Brazil: Rio de Janeiro, Terezopolis, Fazenda Boa Fe	22.36°S	42.93°W
	LACM 74071	Brazil: Rio de Janeiro, Miguel Pereira	22.45°S	43.37°W
	LSUMZ 113499	Brazil: Bahia, Itirussú	13.53°S	40.15°W
	USNM 14441 ^b	South America: unknown locality	NA	NA
	USNM 32856	Brazil: unknown locality	NA	NA
	USNM 42613	South America: unknown locality	NA	NA
	USNM 525966	South America: unknown locality	NA	NA
	USNM 84094	Brazil: Bahia	NA	NA
	USNM 84095	Brazil: Bahia	NA	NA
<i>Myrmoderus squamosus</i>	FMNH 258114	Brazil: São Paulo, Trapandé, Pasto Grande	25.07°S	47.93°W
	FMNH 265197	Brazil: São Paulo, Rio Ipiranga, Boa Vista	24.37°S	47.83°W
	FMNH 265198	Brazil: São Paulo, Rio Juquiá, Pousinho	24.37°S	47.55°W
	FMNH 265199	Brazil: São Paulo, Rio Ipiranga, Laranja Azeda	24.32°S	47.85°W
	FMNH 265200	Brazil: São Paulo, Rio Ipiranga, Laranja Azeda	24.32°S	47.85°W
	FMNH 265201	Brazil: São Paulo, Barra do Rio Juquiá	24.37°S	47.82°W
	FMNH 344536	Brazil: São Paulo, Barra do Icapara	24.67°S	47.42°W
	FMNH 344537	Brazil: São Paulo, Barra do Icapara	24.67°S	47.42°W
	FMNH 344538	Brazil: São Paulo, Barra do Icapara	24.67°S	47.42°W
	FMNH 344539	Brazil: São Paulo, Barra do Icapara	24.67°S	47.42°W
	FMNH 344540	Brazil: São Paulo, Barra do Icapara	24.67°S	47.42°W
	FMNH 344541	Brazil: São Paulo, Estação Engenheiro Ferraz	23.98°S	46.6°W
	FMNH 344542	Brazil: São Paulo, Barra do Icapara	24.67°S	47.42°W
<i>Myrmoderus squamosus</i>	FMNH 344543	Brazil: São Paulo, Costão dos Engenhos	24.67°S	47.5°W
	FMNH 344544	Brazil: São Paulo, Costão dos Engenhos	24.67°S	47.5°W
	FMNH 50741	Brazil: São Paulo, Fazenda Cajoa	22.95°S	49.98°W
	FMNH 56960	Brazil: São Paulo, Victoria	22.78°S	48.4°W
	FMNH 73615	Brazil: Santa Catarina, Joinville	26.3°S	48.83°W
	FMNH 73616	Brazil: Santa Catarina, Joinville	26.3°S	48.83°W
	FMNH 73617 ^b	Brazil: Santa Catarina, Joinville	26.3°S	48.83°W
	KU 67585	Brazil: São Paulo, Salesopolis, Casa Grande	23.54°S	45.85°W
	LSUMZ 52763	Brazil: São Paulo, Salesopolis, Casa Grande	23.54°S	45.85°W
	LSUMZ 65179	Brazil: São Paulo, Salesopolis, Casa Grande	23.54°S	45.85°W
	LSUMZ 68029	Brazil: São Paulo, Salesopolis, Casa Grande	23.54°S	45.85°W
	LSUMZ 68030	Brazil: São Paulo, Salesopolis, Casa Grande	23.54°S	45.85°W
	LSUMZ 68259	Brazil: São Paulo, Salesopolis, Casa Grande	23.54°S	45.85°W
	USNM 108244	Brazil: Santa Catarina	NA	NA
	USNM 177730	Brazil: Iguape	NA	NA

^a Abreviaturas: LSUMZ = Museo de Ciencias Naturales de la Universidad Estatal de Luisiana; CORBIDI = Centro de Ornitología y Biodiversidad; FMNH = Museo Field de Historia Natural; USNM = Museo Nacional de Historia Natural, Institución Smithsonian; KU = Universidad de Kansas Instituto de la Biodiversidad; y LACM = Museo de Historia Natural del Condado de Los Ángeles.

^b Excluidos del PCA por tener incompletos los datos.