



UNIVERSIDAD METROPOLITANA DE CIENCIAS DE LA EDUCACIÓN
FACULTAD DE CIENCIAS BÁSICAS
INSTITUTO DE ENTOMOLOGÍA



Tesis: “Aportes al conocimiento de la diversidad de las hormigas del género *Camponotus* en Chile (Hymenoptera: Formicidae): Relaciones biogeográficas, filogenéticas y nuevas especies”

TESIS PARA OPTAR AL GRADO DE MAGÍSTER EN CIENCIAS CON MENCIÓN EN
ENTOMOLOGÍA

Por:

Benjamín Ignacio Arenas Gutiérrez

Director/a de Tesis

Carlos Patricio Muñoz Ramírez

SANTIAGO – CHILE

Enero 2025

INSTITUTO DE ENTOMOLOGÍA UMCE
INFORME DE APROBACIÓN
TESIS DE MAGÍSTER

Se informa al Instituto de Entomología que la Tesis de Magíster presentada por el candidato,

Benjamín Ignacio Arenas Gutiérrez

Ha sido aprobada por la comisión de evaluación de la tesis como requisito para optar al Grado de Magíster en Ciencias con Mención en Entomología en el examen de Defensa de Tesis rendido el día __, de mes _____ del año 2025.

Director de Tesis:

Carlos P. Muños Ramírez

Calificación:

Firma:

Comisión evaluadora de Tesis:

Luis A. Flores Prado

Calificación:

Firma:

Álvaro Zúñiga Reinoso

Calificación:

Firma:



IDENTIFICACIÓN DE TESIS/INVESTIGACIÓN

Título de la tesis: “Diversidad del género *Camponotus* en Chile: Origen, relaciones filogenéticas y nuevas especies”

Fecha: 06 de enero, 2025

Facultad: Ciencias Básicas

Departamento: Instituto de Entomología.

Programa: Magíster en Ciencias con Mención en Entomología.

Grado: Magíster en Ciencias con Mención en Entomología.

Profesor Director de Tesis: Carlos Patricio Muñoz Ramírez

AUTORIZACIÓN

Se autoriza la reproducción total o parcial de este trabajo de investigación para fines académicos por cualquier medio o procedimiento, siempre que se haga la referencia bibliográfica que acredite el presente trabajo y sus autores/as, y a su vez el alojamiento de éstos en el repositorio institucional SIBUMCE del sistema de bibliotecas UMCE.

Benjamín Ignacio Arenas Gutiérrez

Santiago de Chile, 06 de Enero, 2025.

Dedico esta tesis a mis queridos abuelos
Pedro Gutiérrez, Margarita Monclus,
Jaime Arenas y Bernardita Claro
siempre los llevo y llevaré
en mi corazón...

AGRADECIMIENTOS

En primer lugar, agradezco a mi Madre y mi Padre, Ximena Gutiérrez Monclus y Jaime Arenas Claro, por criarme con amor y dedicación, enseñarme a creer en mí y a desarrollar mi mundo interior, motivarme a seguir mis pasiones y cumplir mis sueños, entre ellos, uno de los más grandes, el de ser Entomólogo. Su esfuerzo y cariño lo llevo en mi corazón cada día, gracias por hacerme la persona que soy hoy.

En segundo lugar, a mi tutor de tesis, el Doctor Carlos Muñoz Ramírez, por aceptarme en su laboratorio y creer en mis capacidades, por alentarme en el cuestionamiento y la valentía de aceptar nuevos desafíos. Gracias por su enseñanza, paciencia y guía en mi desarrollo como un mejor científico.

A mi amada pareja, Isabel Sánchez Orellana, por amarme tal y como soy, por interesarse en mis locuras y acompañarme en la gran mayoría de ellas, y por el inmenso apoyo que me ha brindado en este último periodo de magister. Gracias por acompañarme en este lindo baile que es la vida. A todos mis seres queridos: Abuelos, hermanos, primos, tíos, amigos, mascotas y a todos los que me han apoyado y entregado su cariño durante mi vida y estudio. Ese cariño ha sido la energía que me ha permitido avanzar en cumplir mis proyectos y sueños.

A los distintos colaboradores de este trabajo, científicos y no científicos, que me aportaron con sus conocimientos, tiempo y/o donación de especímenes: Elías Alfaro, Maribel Beltrán, Mario Elgueta, Alejandro Vera, Jairo Sánchez, Byron Rubio, Martín Farías, Rubén Aravena, Juan Vielma, Vicente Villablanca y Luis Bustamante. Mención especial para mi colega Elías Alfaro, por todo el apoyo brindado en la toma de fotografías.

Al Instituto de Entomología (UMCE) y a todo su equipo académico, por ser una de las pocas instituciones en Chile donde los científicos podemos desarrollarnos y especializarnos en este hermoso grupo de seres vivos que tanto nos apasionan, los insectos.

Finalmente agradecer a la Beca Magister Nacional ANID por el financiamiento del programa de magíster, sin su apoyo monetario todo hubiese sido más difícil.

Gracias por ayudarme a cumplir este gran sueño que tengo desde niño, el de ser un Entomólogo.

1. Resumen:

Camponotus es uno de los géneros de hormigas más diversos, con más de 1.000 especies distribuidas en el mundo. Su enorme riqueza de especies, alto nivel de polimorfismo interespecífico y geográfico hacen de su taxonomía un gran desafío. En Chile, la revisión del género ha estado en pausa por casi 50 años, reconociéndose hasta la fecha 6 especies para el país. Las afinidades biogeográficas de las especies chilenas con las del resto del mundo no están claras, solo existiendo sugerencias de una posible relación Austral / Oceánica. Por otro lado, las relaciones filogenéticas entre las especies presentes en el país tampoco han sido estudiadas, pero la historia de los cambios taxonómicos entre ellas sugiere la existencia de grupos de especies de mayor parentesco. En la presente tesis se evalúa por primera vez tanto las afinidades biogeográficas de las especies de *Camponotus* presentes en Chile como sus relaciones filogenéticas entre sí. Por otra parte, se incluyeron ejemplares que no pudieron ser identificados con las claves taxonómicas disponibles con el fin de evaluar su posición filogenética y la posibilidad de que correspondieran a nuevas especies. Los resultados indican una mayor afinidad biogeográfica de las especies chilenas con la fauna Neotropical y Etiópica, no Austral / Oceánica como fue hipotetizado previamente. Por otra parte, las relaciones entre las especies chilenas no siguen el patrón esperado de acuerdo a la historia de los cambios taxonómicos de las especies ni de acuerdo a su morfología, mostrando en algunos casos profundas divergencias genéticas entre individuos que se presumían eran de la misma especie, constatando una alta diversidad críptica en el grupo. Finalmente, sobre la base de la evidencia morfológica y molecular, se postulan y reconocen nuevas especies que elevan sustancialmente la diversidad del género en Chile.

2. Introducción General:

Las hormigas de Chile (Hymenoptera; Formicidae) son un grupo de insectos que ha sido relativamente poco estudiado, con cinco artículos en el siglo XIX, principalmente relacionados a descripciones de especies (Berg, 1890; Emery, 1894; 1895; Spinola, 1851; Roger, 1863), 58 artículos en el siglo XX (Torres, 2001) y 32 artículos en lo que va de siglo XXI (Bibliografía Anexa). Entre las temáticas abordadas destacan la taxonomía, ecología, comportamiento, daño a cultivos y su papel como vectores de enfermedades.

En el caso de la taxonomía, para la mayoría de sus taxa su estudio ha estado en pausa desde hace varias décadas. El último catálogo de la familia fue “The Ants of Chile” realizado por Snelling y Hunt en el año 1975, del cual actualmente distan casi 50 años. En este artículo se reconocen 62 especies para el país, correspondientes a 6 subfamilias: Ponerinae (4 especies), Pseudomyrmecinae (2 especies), Cerapachyinae (1 especies), Myrmicinae (21 especies), Dolichoderinae (14 especies) y Formicinae (20 especies). Posteriormente, en el año 2021 se describieron 11 especies del género *Pogonomyrmex* (Johnson, 2021), aumentando el número de especies para la subfamilia Myrmicinae a 32, siendo actualmente 73 las especies de hormigas conocidas para Chile.

Uno de los grupos de hormigas probablemente más conocido en Chile es el género *Camponotus*, llamadas comúnmente hormigones. A nivel mundial este género contiene más de 1.000 especies descritas (Antweb, 2024), constituyendo el género más diverso de la subfamilia Formicinae, y uno de los más diversos de toda la familia Formicidae. Sus especies se encuentran distribuidas en la mayoría de las regiones biogeográficas del mundo, con mayor presencia en la región Neotropical y Norte América (Bolton, 1995). Morfológicamente son hormigas grandes (entre 5 a 25 mm), caracterizadas entre otras características por poseer sólo un nodo peciolar (peciolo) con forma de escama, una estructura llamada acidoporo en el séptimo externo abdominal en vez de aguijón con la cual expelen ácido fórmico al sentirse amenazadas, y por presentar castas con grandes soldados que superan varias veces el tamaño de las obreras menores. (Fisher & Cover, 2007). La taxonomía del género es conocida por su complejidad, debido a su gran diversidad y su alta variación morfológica interespecífica y geográfica, lo que ha dificultado la delimitación de especies y el

entendimiento de las relaciones de parentesco dentro del género (Mackay & Delsinne, 2009).

En las últimas décadas algunas investigaciones han indagado en rasgos de la ecología (Hidalgo et al., 2024, Cepeda-Pizarro et al, 2018) y el comportamiento (Ipinza et al., 2019) de algunas especies del grupo *Camponotus* presentes en Chile. A pesar de esto, el estudio de este género sigue siendo muy escaso. En el caso de su taxonomía el conocimiento es aún menor, siendo el artículo de Snelling & Hunt (1975) el último que presentó una revisión sobre el género. En este se reconocen 6 especies para Chile y se realizaron descripciones generales, mapas de distribución basada en los lugares de avistamiento y se presentó una clave dicotómica para facilitar la identificación de las especies. Sin embargo, falta aún mucho por avanzar y preguntas por responder. Por ejemplo, ¿Cuál es la afinidad biogeográfica de las especies de *Camponotus* presentes en Chile? ¿Su diversidad corresponde a un único evento de colonización y posterior radiación o múltiples eventos? ¿Cómo se relacionan las especies chilenas entre sí? ¿Existen más especies aún no descritas?

El objetivo de esta tesis es avanzar en el conocimiento sobre la diversidad y biogeografía de las *Camponotus* de Chile, intentando contestar las preguntas planteadas en el párrafo anterior. Para ello se estimó por primera vez una filogenia para las especies chilenas utilizando marcadores moleculares, y se incorporaron cientos de secuencias disponibles en bases de datos online para estimar una filogenia mundial (Capítulo I). Finalmente, sobre la base de los resultados del Capítulo 1, se realizaron descripciones de lo que, tanto morfológica como molecularmente se evidencio como especies nuevas (Capítulo 2).

Referencias:

- AntWeb. Version 8.112. California Academy of Science, online at <https://www.antweb.org/description.do?subfamily=formicinae&genus=camponotus&rank=genus>. Accessed 6 November 2024.
- Berg, C. (1890). Enumeración sistemática y sinonímica de los Formícidos argentinos, chilenos y uruguayos. *Anales de la Sociedad Científica Argentina*, 29, 5-43.
- Bolton, B. (1995). *A New General Catalogue of the Ants of the World*. Harvard University Press, Cambridge, M.A.
- Cepeda-Pizarro, J., Pizarro-Araya, J., & Bravo-Naranjo, V. (2018). The assemblage of epigeal ants (Formicidae) inhabiting altered patches found in a latitudinal transect of coastal matorral of semiarid Chile. *Idesia (Chile)*, 36(2), 193-201. <https://doi.org/10.4067/S0718-34292018005000401>
- Emery, C. (1894). Notes sur les fourmis du Chili. Avec descriptions de deux espèces nouvelles. *Actas de la Société Scientifique du Chili*, 4, 213-216.
- Emery, C. (1895). Deuxième note sur les fourmis de Chili. *Actas de la Société Scientifique du Chili*, 5, 10-18.
- Fisher, B. L., & Cower, S. P. C. P. (2007). *Ants of North America: A Guide to the Genera*. University of California Press.
- Hidalgo, P., Peña-Villalobos, I., Torres-Contreras, H., & Sabat, P. (2024). Seasonal niche differentiation of *Camponotus morosus* and *Dorymyrmex goetschi* (Hymenoptera: Formicidae) in sandy beach habitats: Insights from stable isotope analysis. *European Journal of Entomology*, 121, 347-354. <https://doi.org/10.14411/eje.2024.036>
- Ipinza-Regla, J., Covacevich, A., & Araya, J. E. (2019). Hermetism variation in *Camponotus morosus* (Hymenoptera: Formicidae) with the age of homospecific intruding ants. *Chilean journal of agricultural & animal sciences*, 35(1), 90-97. <https://doi.org/10.4067/S0719-38902019005000204>
- Johnson, R. A. (2021). A taxonomic revision of South American species of the seed-harvester ant genus *Pogonomyrmex* (Hymenoptera: Formicidae). Part II. *Zootaxa*, 5033(1), 1-230. <https://doi.org/10.11646/zootaxa.5033.1.1>

- Mackay, W., & Delsinne, T. (2009). A New Species of Carpenter Ant (Hymenoptera: Formicidae: *Camponotus*) from Paraguay with a Key to the New World Members of the maculatus Species Complex. *Sociobiology*, 53(2), 487-498.
- Sneling, R., & Hunt, J. (1975). The Ants of Chile. *Revista Chilena de Entomología*, 9, 69-129.
- Spinola, M. (1851). Formicidae. En: Gay C (ed) *Historia física y política de Chile, Zoología*. Imprenta de Maulde et Renou, Paris, Francia., 6, 232-246.
- Torres-Contreras, H. (2001). Antecedentes biológicos de hormigas presentes en Chile publicados en revistas científicas nacionales y extranjeras durante el siglo XX. *Revista chilena de historia natural*, 74(3). <https://doi.org/10.4067/S0716-078X2001000300011>

Capítulo 1

Afinidad biogeográfica, diversidad y relaciones filogenéticas de *Camponotus* presentes en Chile

1. Resumen

La afinidad biogeográfica de la entomofauna presente en Chile ha sido estudiado en distintos grupos (e.g. Diptera, Coleoptera, Plecoptera), encontrando en muchos casos un posible origen Gondwánico, con una mayor afinidad con la entomofauna Austral / Oceánica. En el caso de las hormigas, específicamente de *Camponotus* (Hymenoptera, Formicidae) presentes en Chile, su afinidad biogeográfica con las especies del resto del mundo no ha sido estudiada, sólo existiendo sugerencias de una posible afinidad con la entomofauna Austral / Oceánica. Por otra parte, el arreglo filogenético entre las especies del país no es claro, pero la historia de los cambios taxonómicos nos sugiere un mayor parentesco entre dos grupos de especies según su similitud en características morfológicas: 1) *C. chilensis*, *C. ovaticeps* y *C. spinolae*; 2) *C. morosus*, *C. distinguendus* y *C. hellmichi*. Hasta la fecha, no se han realizado estudios que verifiquen de manera directa esta propuesta, ni profundizado en analizar las relaciones de parentesco entre las especies chilenas. En el presente estudio se evaluó por primera vez las afinidades biogeográficas y relaciones filogenéticas de las especies de *Camponotus* presentes en Chile a través de la estimación de una filogenia mundial y local con datos moleculares, los que fueron generados por primera vez para las especies chilenas y complementados con secuencias obtenidas desde BOLD para las especies del resto del mundo. Adicionalmente, se incluyeron en el estudio ejemplares que no pudieron ser identificados con las claves taxonómicas disponibles y cuyos caracteres morfológicos no se ajustaban a las diagnósticos de las especies existentes, con el fin de evaluar su posición filogenética y la posibilidad de que correspondieran a nuevas especies. Los resultados indican una mayor afinidad de las especies chilenas con la fauna Neotropical y Etiópica, en desacuerdo con la hipótesis de una posible relación con la fauna Austral / Oceánica. En segundo lugar, las relaciones entre las especies chilenas no siguen el patrón esperado de acuerdo a la historia de los cambios taxonómicos de las especies, sino que aparentemente ciertos caracteres morfológicos aparecieron más de una vez de forma independiente en distintos clados de la filogenia. En último lugar, se encontraron profundas divergencias genéticas, tanto entre las

especies conocidas, como con los ejemplares que no pudieron ser identificados *a priori*, lo que se extendió en algunos casos también a linajes presumiblemente de la misma especie, sugiriendo una gran diversidad críptica y la posibilidad de varias especies no descritas.

Palabras clave: Biogeografía, Camponotini, COI, Especies Crípticas, Evolución, Filogenética, Formicidae, Hormigas.

Abstract

The biogeographic relationship of the entomofauna present in Chile has been studied in different groups (e.g. Diptera, Coleoptera, Plecoptera), finding in many cases a possible Gondwanic origin, with a greater relatedness with the Austral/Oceanic entomofauna. In the case of ants, specifically *Camponotus* (Hymenoptera, Formicidae) present in Chile, their biogeographic affinity with species from the rest of the world has not been studied, with only suggestions of a possible affinity with the Austral/Oceanic entomofauna. On the other hand, the phylogenetic arrangement among the species of the country is not clear, but the history of taxonomic changes suggests a greater kinship between two groups of species according to their similarity in morphological characteristics: 1) *C. chilensis*, *C. ovaticeps* and *C. spinolae*; 2) *C. morosus*, *C. distinguendus* and *C. hellmichi*. To date, no studies have been conducted to directly verify this proposal or to analyze the phylogenetic relationships among Chilean species. In the present study, we evaluated for the first time the biogeographic affinities and phylogenetic relationships of *Camponotus* species present in Chile through the estimation of a global and local phylogeny using molecular data, which were generated for the first time for Chilean species and complemented with sequences obtained from BOLD for species from the rest of the world. Additionally, specimens that could not be identified with the available taxonomic keys and whose morphological characters did not fit the existing species diagnoses were included in the study to evaluate their phylogenetic position and the possibility that they correspond to new species. The results indicate a greater affinity of the Chilean species with the Neotropical and Ethiopic fauna, in disagreement with the hypothesis of a possible relationship with the Austral/Oceanic fauna. Second, the relationships among Chilean species did not follow the expected pattern suggested by the taxonomic history of the species. It seems that certain morphological characteristics evolved

independently more than once in different clades of the phylogeny. Finally, profound genetic divergences were found, both among known species and with specimens that could not be identified a priori, which in some cases also extended to lineages, presumably of the same species, suggesting substantial cryptic diversity and the possibility of several undescribed species.

Keywords: Ants, Biogeography, Camponotini, COI, Cryptic Species, Evolution, Formicidae, Phylogeny.

2. Introducción:

El territorio de Chile posee características geográficas que lo mantienen, en gran medida, aislado del resto de Sudamérica (e.g. Cordillera de los Andes, Océano Pacífico y Desierto de Atacama), por lo que muchas veces se le menciona como parte de una región biogeográfica independiente (Región Andina) de la Neotropical (Morrone, 2015a). Esto se debe a que la biota presente en el país posee un alto nivel de endemismo y relaciones biogeográficas dispares con los grupos taxonómicos de otras regiones del continente sudamericano (Villagran, 2018; Segovia & Armesto, 2015).

Los registros fósiles y estudios biogeográficos muestran que la biodiversidad sudamericana presenta distintos orígenes: por una parte, se encuentran componentes sudamericanos antiguos de origen Gondwánico (136 millones de años) divididos en dos grupos, sudamericanos tropicales mayormente emparentados con taxa actualmente presentes en África, y sudamericanos templados, mayormente emparentados con taxa actualmente presentes en Oceanía (Segovia & Armesto, 2015). Por otra parte, se encuentran componentes más recientes, originarios del territorio norteamericano (Neártico) que migraron luego del cierre del Istmo de Panamá hace aproximadamente tres millones de años, durante el Gran Intercambio Americano (Chávez, 2020; Solervicens, 1982). En el caso de la entomofauna chilena, en muchos grupos se han encontrado afinidades taxonómicas más cercanas con componentes Oceánicos que con otros grupos neotropicales y/o neárticos (Arias et al., 2009; Crisci et al., 1991; Palma & Figueroa, 2008), lo que da cuenta de las estrechas relaciones de la biota de Chile con aquellas del Gondwana, específicamente con la fauna Austral / Oceánica. Aunque hay avances en el conocimiento biogeográfico de varios taxa, para la mayoría se desconoce sus

relaciones biogeográficas, lo que impide entender la contribución relativa de las distintas regiones biogeográficas a la composición de la biodiversidad de Chile.

Las hormigas del género *Camponotus* (Hymenoptera, Formicidae), comúnmente llamadas hormigones por su gran tamaño (5 a 20 mm de largo), son un buen modelo para avanzar en la comprensión de la composición biogeográfica de la entomofauna presente en Chile. Este género de hormigas es uno de los más diversos del mundo (>1.000 especies) (Bolton, 1995) y se encuentra distribuido en la mayoría de las regiones biogeográficas del planeta con excepción de los cascos polares (Fisher & Cover, 2007). Su alta riqueza de especies, presencia de castas (polimorfismo intraespecífico) y alta variabilidad morfológica han complejizado la estimación de las relaciones de parentesco entre las especies (Mackay & Delsinne, 2009). En relación con la afinidad biogeográfica de las especies chilenas la literatura es escasa, solo encontrándose una mención al respecto en el trabajo de Kusnezov (1963) en el capítulo dedicado a las hormigas presentes en Chile, donde se menciona posibles afinidades entre las especies del género *Camponotus* presentes en el país con las especies de Oceanía (Nueva Zelandia). Sin embargo, este comentario parece estar basado únicamente en la presencia del género en ambas regiones, lo que resulta curioso dado a que el género, como fue mencionado, es cosmopolita, por ende, no pudiéndose descartar que las especies chilenas tengan relación con otra región biogeográfica (e.g. Región Neotropical).

La descripción y diagnosis de las distintas especies de *Camponotus* presentes en el país se ha basado en distintos rasgos morfológicos, entre los que han tenido especial importancia la coloración antenal, coloración/densidad de la pilosidad abdominal y coloración/ubicación de la pilosidad cefálica (Menozzi, 1935; Roger, 1863; Smith, 1858; Snelling & Hunt, 1975; Spinola, 1851). Sobre la base de estos caracteres se han descrito seis especies para Chile, algunas de ellas originalmente como subespecies y posteriormente elevadas a la categoría de especies, dando cuenta de la escasa variación entre ellas (Snelling & Hunt, 1975). Gran parte de estas especies son endémicas del territorio chileno, salvo *C. chilensis* y *C. distinguendus* también distribuidas en Argentina y Perú (Kusnezov, 1951, Bezděčková et al., 2015).

Aunque las relaciones filogenéticas entre las especies presentes en el país no han sido estudiadas, la

distribución de ciertos caracteres morfológicos y la historia de los cambios taxonómicos permiten hipotetizar ciertas relaciones entre las distintas especies. Por una parte, tanto *C. ovaticeps* como *C. spinolae* fueron consideradas en algún momento como variedades/subespecies de *C. chilensis*: *C. ovaticeps* fue inicialmente descrita como *C. chilensis var ovaticeps* (Emery, 1894; Roger, 1863) y *C. spinolae* fue considerada como *C. chilensis var rufficornis* por Emery (1894) y Forel (1907). Por otra parte, *C. morosus* fue considerada como *C. distinguendus var. morosus* por Emery (1894), mientras que *C. hellmichi* fue descrita inicialmente como *C. morosus var hellmichi* por Menozzi (1935). De esta manera es posible hipotetizar la existencia de dos grupos de especies estrechamente emparentadas entre sí: un grupo conformado por *C. chilensis*, *C. ovaticeps* y *C. spinolae* (desde ahora llamado “Grupo chilensis” en este trabajo), el cual se caracteriza por la presencia de pilosidad dorada y abundante en la porción ventral del abdomen que impide la visibilidad de su tegumento; y un grupo conformado por *C. distinguendus*, *C. morosus* y *C. hellmichi* (desde ahora llamado “Grupo distinguendus” en este trabajo) el cual se caracteriza por presentar pilosidad blanquecina y poco abundante en la porción ventral del abdomen, permitiendo la visibilidad de su tegumento. Sin embargo, estos agrupamientos se basan solamente en la observación de ciertas similitudes morfológicas entre las especies y su historia taxonómica, por lo que se requiere un análisis que evalúe de manera directa el parentesco entre especies y la existencia o no de estos dos grupos recíprocamente monofiléticos hipotetizados.

En el presente estudio se abordan dos objetivos principales. En primer lugar, se busca entender la afinidad biogeográfica de las especies de hormigones presentes en Chile, evaluando en particular la existencia de una relación con la fauna Austral – Oceánica planteada por Kusnezov (1963). Además, evaluar si la diversidad existente en el país tiene un único origen (i.e. Si representa un grupo monofilético), o representa varios orígenes independientes (i.e. grupo parafilético o polifilético). En segundo lugar, se busca evaluar las relaciones de parentesco entre las especies presentes en Chile a través de un análisis filogenético, comprobando o no la existencia de los dos grupos de especies hipotetizados (grupo Chilensis y grupo Distinguendus). De manera complementaria, se incluyen en los análisis algunos ejemplares que no pudieron ser determinados por medio de la clave taxonómica disponible. De esta forma, se busca entender la relación de estos ejemplares con las especies conocidas y tener una mejor comprensión de la diversidad de *Camponotus* presente en Chile.

3. Materiales y Métodos

3.1. Colecta y almacenamiento.

Entre febrero y octubre del año 2024 se obtuvieron individuos de *Camponotus* a partir de colectas realizadas a lo largo del país, entre las regiones de Arica y Los Lagos (Tabla 1). Se colectaron entre 1 y 20 individuos por colonia dependiendo de la disponibilidad, guardando todos los individuos de una misma colonia en un mismo contenedor con alcohol 95 % y posteriormente mantenidos a -20 °C en el laboratorio de Ecología Molecular de Insectos del Instituto de Entomología (LEMIIn) de la Universidad Metropolitana de Ciencias de la Educación. Se incluyeron ejemplares de todas las especies conocidas procurando incluir, cuando fue posible, más de un individuo/colonia por especie y de localidades apartadas, para comprender mejor los niveles de variabilidad intraespecífica. La identificación del material a nivel de especie se basó en las descripciones y clave dicotómica presentes en Snelling & Hunt (1975). Además, se incluyeron en el estudio ejemplares que pertenecen al género *Camponotus*, pero que no pudieron identificarse dentro de ninguna de las especies conocidas para Chile con el fin de evaluar si estos ejemplares corresponden a variedades fenotípicas de especies conocidas o a especies aún no descritas.

Tabla 1: Datos asociados a los especímenes de *Camponotus* presentes en Chile usados en los análisis filogenéticos de este estudio. Se incluye localidad, fecha de colecta y especie a la cual fueron asignados los especímenes.

Código	Localidad	Especie
Co_Far_C1_1	Farellones (RM)	<i>C. ovaticeps</i>
Cs_Vil_C1_1	Vilches (Maule)	<i>C. spinolae</i>
Cs_Vil_C1_2	Vilches (Maule)	<i>C. spinolae</i>
TT_C1_1	Termas Tolhuaca (Araucanía)	<i>C. chilensis</i>
Cch_Pla_C1_2	Placilla (Valparaíso)	<i>C. chilensis</i>
Cch_Vil_C1_1	Vilches (Maule)	<i>C. chilensis</i>
Co_PT_C1_1	Punta Teatinos (Coquimbo)	<i>C. chilensis</i>

RC_C1_1	Río Clarillo (RM)	<i>C. chilensis</i>
PAC_C2_1	Parque Alerce Costero (Los Ríos)	<i>C. chilensis</i>
QM_C1_1	Quebrada de Macul (RM)	<i>C. chilensis</i>
LV_C1_1	Laguna Verde (Valparaíso)	<i>C. chilensis</i>
Cd_Vil_C1_1	Vilches (Maule)	<i>C. distinguendus</i>
Fu_C1_1	Futrón (Los Ríos)	<i>C. distinguendus</i>
Hui_C1_1	Huichahue (Los Lagos)	<i>C. distinguendus</i>
Man_C1_1	Salto los Maños (Los Lagos)	<i>C. distinguendus</i>
Man_C2_1	Salto los Maños (Los Lagos)	<i>C. distinguendus</i>
PAC_C1_1	Parque Alerce Costero (Los Ríos)	<i>C. distinguendus</i>
Cur_C1_1	Curacautín (Araucanía)	<i>C. hellmichi</i>
Mel_C1_1	Melipilla (RM)	<i>C. morosus</i>
Mir_C1_1	Mirasol (Valparaíso)	<i>C. morosus</i>
Pla_C1_1	Placilla (Valparaíso)	<i>C. morosus</i>
QM_C3_1	Quebrada de Macul (RM)	<i>C. morosus</i>
Cm_EP_C1_1	Embalse Puclaro (Coquimbo)	<i>C. morosus</i>
Cm_QV_C1_1	Quebrada Verde (Valparaíso)	<i>C. morosus</i>
RC_C2_1	Río Clarillo (RM)	<i>C. morosus</i>
CI_C2_1	Cascada Invertida (Maule)	Indeterminado (<i>C. sp 1</i>)
CI_C3_1	Cascada Invertida (Maule)	Indeterminado (<i>C. sp 1</i>)
CI_C1_1	Cascada Invertida (Maule)	Indeterminado (<i>C. sp 2</i>)
Cb_Mur_C1_2	Murmunta (Arica)	Indeterminado (<i>C. sp 3</i>)
TT_C2_1	Termas Tolhuaca (Araucanía)	Indeterminado (<i>C. sp 4</i>)
ASAZT021-11	Ecuador	<i>C. balzani</i> (outgroup)

3.2. Extracción y amplificación de ADN.

Para la extracción del ADN se utilizó el kit “DNeasy Blood and Tissue” (Qiagen, Alemania), siguiendo el protocolo del fabricante. Para esto fue seleccionado el individuo de mayor tamaño y mejor preservación por colonia, del cual se extrajeron las tres patas del lado derecho. Para mejorar la eficiencia de la extracción, las patas fueron cortadas en pequeños trozos con el fin de maximizar la exposición del tejido muscular y optimizar la lisis.

Una vez extraído el ADN, se amplificó el gen mitocondrial Citocromo Oxidasa I (subunidad 1) (COI) mediante PCR, usando los partidores LCO y HCO de Folmer (1994). Los reactivos mezclados (30 uL de volumen total) fueron: Go-Taq (0,4 uL), buffer con tinción para electroforesis (6 uL), BSA (0.3 uL), dNTP's (0.6 uL), MgCl₂ (2.4 uL), primers HCO y LCO (1.5 uL de cada uno), agua ultrapura (16.3 uL) y la muestra de ADN (1 uL). Los ciclos de temperatura usados en el termociclador fueron los siguientes: 95° C por un minuto para el “hotstart”, luego 5 ciclos de disociación (94° C, 30 seg), hibridación (48°C, 40 seg) y extensión (72° C, 1 min), seguido de 30 ciclos de disociación (94° C, 30 seg), hibridación (52°C, 40 seg) y extensión (72° C, 1 min), finalizando con una mantención a temperatura a 4°C. Luego de verificar el éxito de las PCR mediante electroforesis con gel de agarosa al 1% y tinción mediante Sybr Safe (Thermo Fisher Scientific Inc., USA), las muestras que produjeron amplificación positiva fueron almacenadas a -20°C hasta su envío para secuenciación en MACROGEN (Sede Santiago, Chile).

3.3. Edición de secuencias y análisis filogenéticos.

Luego de recibidas las secuencias estas fueron visualizadas y editadas utilizando los programas Bioedit v7.7.1 (Hall, 1999) y Codoncode Aligner (CodonCode Aligner v11.0.2, CodonCode Corporation, Tokyo, Japan).

Se realizaron reconstrucciones filogenéticas a dos escalas espaciales. Una consistió en la reconstrucción filogenética del género *Camponotus* a escala global para evaluar la monofilia de las especies presentes en Chile y sus posibles relaciones biogeográficas, y la otra, a escala local para evaluar las relaciones filogenéticas entre especies presentes en Chile.

Para la estimación de la “filogenia mundial” (árbol global), además de las secuencias generadas para las especies de Chile se incorporaron secuencias de todas las especies del género *Camponotus* disponibles en la base de datos “Barcode of Life Datasystem” (BOLD) (Ratnasingham & Hebert, 2007). Para esto fueron descargadas, en formato .TSV todas las secuencias del gen COI pertenecientes a *Camponotus* (con toda la metadata disponible) y luego se filtraron para incluir sólo secuencias identificadas con nombre de género y especie, y una sola secuencia por especie (la de mejor calidad posible). Esto redujo el número de secuencias a incluir de 23,504 a 322. La estimación del árbol filogenético se realizó mediante Maximum Likelihood utilizando el programa RAxMLGUI v2.0.10 (Edler et al., 2021), obteniendo previamente y en el mismo programa el mejor modelo de evolución molecular (GTRGAMMA) y realizando la búsqueda del mejor árbol luego de 1,000 bootstrap rápidos. El árbol resultante fue visualizado y enraizado utilizando el programa Figtree (v1.4.4) (Rambaut A., 2018) considerando como grupo externo el clado constituido por especies que actualmente son consideradas dentro de los géneros *Colobopsis* y *Dinomyrmex* (Ward et al., 2016) y que previamente eran consideradas dentro de *Camponotus*. Finalmente, para representar la distribución biogeográfica de cada especie en la filogenia, éstas fueron clasificadas según su distribución geográfica en alguna de las áreas biogeográficas propuestas por Morrone (2015b) y el árbol final fue visualizado con la ayuda del programa Iroki Phylogenetic Tree Viewer (Moore et al, 2020).

Para la estimación del árbol de las especies de Chile (árbol local) se usó igualmente el método de Maximum Likelihood implementado en el programa RAxMLGUI v2.0.10 (Edler et al., 2021). El mejor modelo de evolución molecular para correr el análisis filogenético fue el modelo GTRGAMMAX. Para el análisis final y la estimación de la robustez de las ramas se corrió un análisis con la opción de 1,000 bootstraps rápidos previo a la búsqueda del mejor árbol. El árbol resultante fue visualizado y enraizado utilizando el programa Figtree (v1.4.4) (Rambaut, 2018), seleccionando a la especie *Camponotus balzani* como el grupo externo de acuerdo a los resultados obtenidos a partir del árbol global. Por otra parte, para entender el grado de divergencia genética, se calculó las distancias genéticas entre pares usando el método Kimura 2 parámetros (K2P) (Kimura, 1980) en el programa MEGA v11.0.13 (Tamura et al., 2021). Para esto último, se incluyeron un máximo de dos especímenes por cada subclado y/o especie (cuando fue posible).

4. Resultados

4.1. Filogenia Mundial.

La filogenia mundial (figura 1) muestra que las especies de *Camponotus* presentes en Chile forman un grupo monofilético con un moderado sustento de bootstrap (soporte entre 50 a 75), con la especie de origen Neotropical *Camponotus balzani* como especie hermana. El clado (a), que contiene 41 especies (incluyendo las especies chilenas) se encuentra mayoritariamente compuesto por especies Neotropicales (70.7%) y en menor medida por especies Neárticas (12,2%), Paleárticas (7,3%), de la zona Oriental (4,9%) y la zona australiana (4,9%). A su vez, el clado (a) forma parte de un clado mayor (b), que concentra en su mayoría especies de origen etiópico. La mayoría de las especies de origen australiano se encuentran en clados que divergen tempranamente (ii) y el resto se encuentran dispersas en todo el árbol. Se observa en general un bajo sustento de bootstrap para la mayor parte de los clados mayores, mientras que los clados más recientes en su mayoría se encuentran bien sustentados.

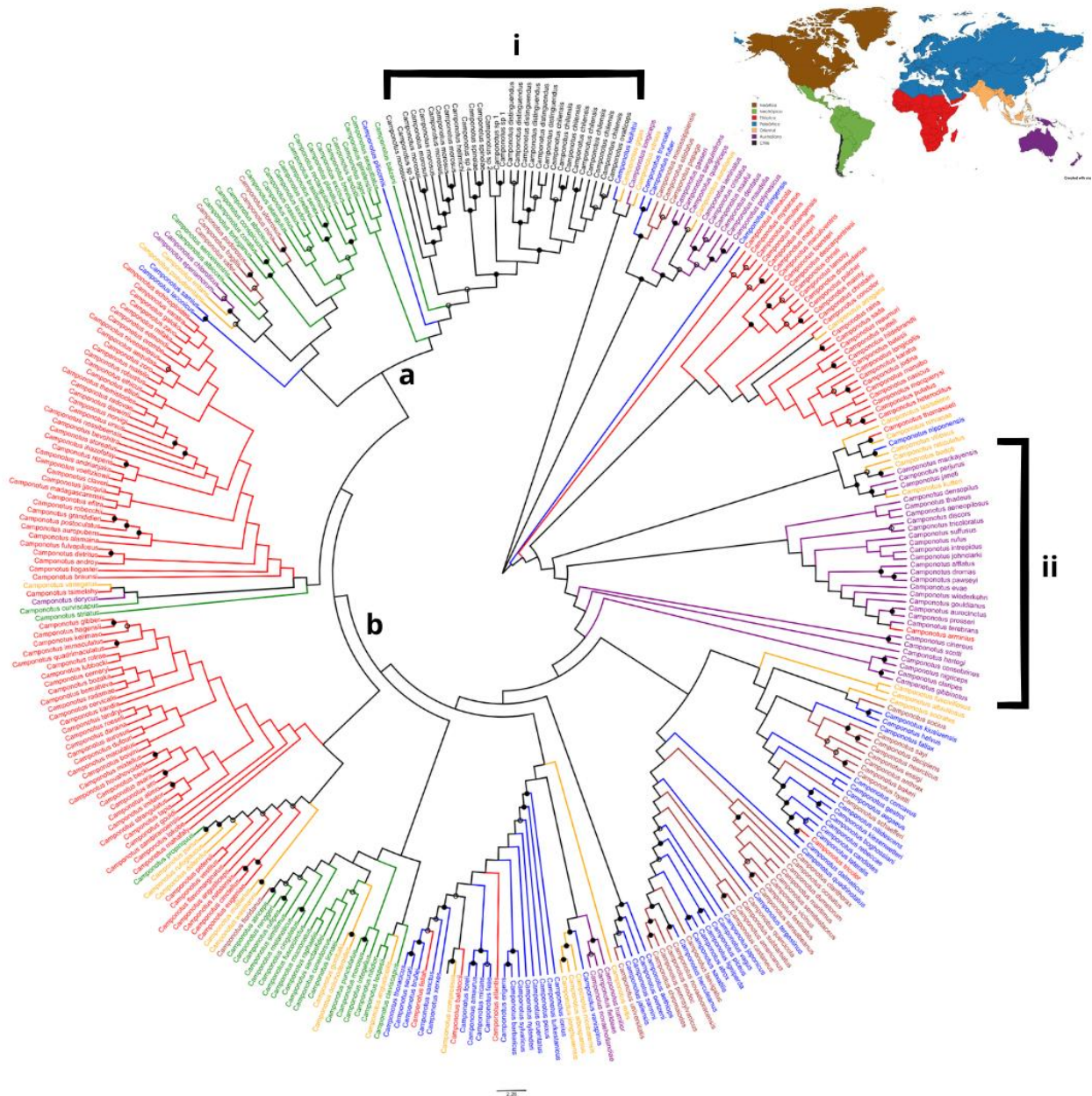


Figura 1: Filogenia Mundial de las especies de *Camponotus* estimado a partir de secuencias del gen COI representando 328 especies de *Camponotus*. Cada especie y rama fue coloreada según su origen biogeográfico: Neotropical (verde), Neártico (café), Paleártico (azul), Etiópico (rojo), Oriental (naranja), Asutraliano (morado) y Chile (negro). El clado de las especies chilenas se señaló con (i). Los clados (a) y (b), y el sector (ii) son analizados en los resultados y la discusión. La filogenia se enraizó usando especies que actualmente son consideradas parte de los géneros hermanos a *Camponotus*: *Colobopsis* y *Dinomyrmex* (Ward et al., 2016). Los valores de bootstrap están representados mediante círculos en cada nodo: círculo relleno = valor de bootstrap entre 75 a 100; círculo vacío = valor de bootstrap entre 50 y 75; círculo ausente = valor de bootstrap entre 0 y 50. Para mayor detalle en valores de bootstrap revisar figura S5 en material anexo.

4.2. Filogenia Local (Chile):

Al observar el árbol estimado para las especies chilenas (figura 2) es posible observar varios clados: En el clado “a” se agrupan las especies *Camponotus chilensis* (Spinola 1851), *Camponotus ovaticeps* (Spinola, 1851) y *Camponotus distinguendus* (Spinola, 1851) con distancias genéticas que van desde 0,2 a 4,8% (Tabla 2), las dos primeras pertenecientes al grupo chilensis y la última al grupo distinguendus con un alto soporte (50 a 75 de bootstrap). En el clado (b) se agrupan dos especies con distancias genéticas entre 0,12 a 5% (Tabla 2) y soporte intermedio (50 a 75 de bootstrap), las cuales pertenecen a grupos hipotetizados distintos, *C. spinolae* perteneciente al grupo chilensis y *C. hellmichi* perteneciente al grupo distinguendus. En último lugar, en el clado (c), con soporte intermedio (50 a 75 de bootstrap), se incluye a *C. morosus* perteneciente al grupo distinguendus (1,4% a 7,8% de diferencia nucleotídica dentro del clado, Tabla 2). Las distancias genéticas entre los grupos son considerablemente mayores: Entre las especies del clado (a) y (b) distancias entre 8,1 y 10,8%; Entre las especies del clado (a) y (c) distancias entre 12,9 y 17,4%; y entre las especies del clado (b) y (c) distancias entre 11,7 y 13,1% (Tabla 2).

En relación con los especímenes que se clasificaron inicialmente como indeterminados por presentar diferencias morfológicas con las especies descritas para Chile, éstos no se anidaron junto a ninguna de las especies conocidas y presentaron una alta diferenciación genética con las especies filogenéticamente más cercanas. Las distancias genéticas mínimas entre cada uno de los especímenes con su especie más cercana fueron: para *C. sp 1* con Co_PT_C1_1 fue de 8%, espécimen de *C. chilensis* perteneciente al clado hermano (a); para *C. sp 2* con Cur_C1_1 de 7,7 %, espécimen de *C. hellmichi* perteneciente al clado (b); para *C. sp 3* de 10,7% con Cm_EP_C1_1, espécimen de *C. morosus* perteneciente al clado (c); y para *C. sp 4* de 2,8% con Cs_Vil_C2_1, espécimen de *C. spinolae* perteneciente al clado (b) (Tabla 2 y figura 2).

Dentro del clado (a) se puede observar varios subclados de especímenes asignados a *Camponotus chilensis* que presentan distancias genéticas altas (tabla 2). Por ejemplo, los individuos de localidades más australes (a2) y los individuos de la zona centro-norte (a1) presentan una distancia genética

mínima de 3,3 %, muy por sobre las distancias entre especímenes de un mismo subclado (0.2-0.8 %). Por otra parte, existen distintos especímenes que por sí solos presentan diferencias mayores al 2,9 % al ser comparados con el resto de los especímenes de *C. chilensis*: Cch_Vil_C1_1, Cch_Pla_C1_1, Co_PT_C1_1 y LV_C1_1 (Tabla 2).

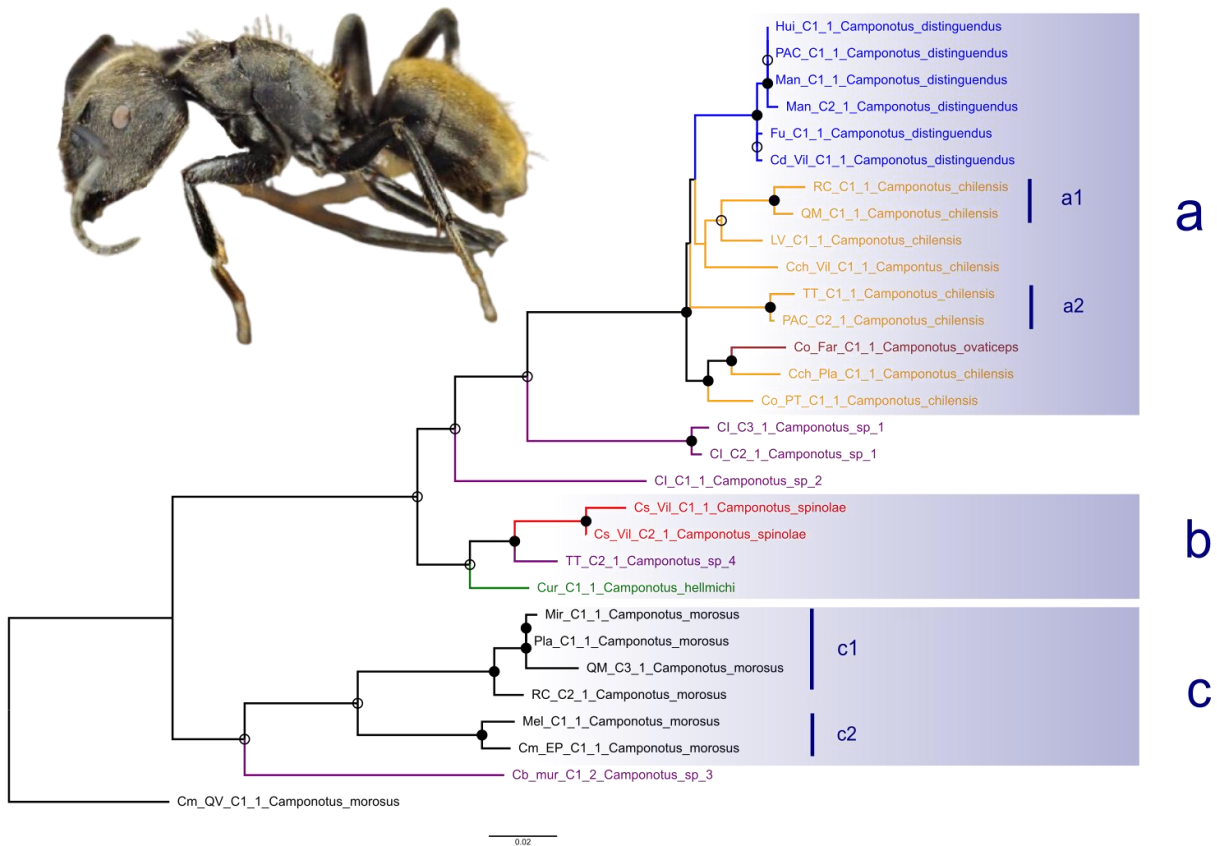


Figura 2: Filogenia de las especies de *Camponotus* presentes en Chile basada en el gen COI (subunidad 1). *Camponotus balzani* (no presente en la filogenia) fue utilizado como grupo externo. Los colores por especie fueron los siguientes: *C. chilensis* color naranja, *C. ovaticeps* color café, *C. spinolae* color rojo, *C. distinguendus* color azul, *C. morosus* color negro, *C. hellmichi* color verde, *C. sp.* (especies que no calzaban con las descripciones actuales) color morado. De las especies ya descritas, el clado **a** incluye a *Camponotus chilensis*, *Camponotus ovaticeps* y *Camponotus distinguendus*; clado **b** incluye a *Camponotus hellmichi* y *Camponotus spinolae*; clado **c** incluye a *Camponotus morosus*. También se señalaron subclados con alta cercanía genética dentro del clado **a** (a1 y a2) y **c** (c1 y c2). Los valores de bootstrap están representados por círculos presentes en cada nodo: círculo relleno: valor de bootstrap entre 75 a 100; círculo vacío: valor de bootstrap entre 50 y 75; círculo ausente: valor de bootstrap entre 0 y 50.

Dentro del clado (c), que agrupa a la mayoría de los individuos asignados a la especie *C. morosus*, se puede observar dos subclados fuertemente divergentes con una distancia genética mínima entre sí

del 7,1 % (Tabla 2; figura 2, c1 y c2). Las distancias genéticas entre individuos dentro de los subclados no superan el 1,8 %.

En último lugar, ubicándose como el linaje hermano de todos los *Camponotus* de Chile, se encuentra el espécimen Cm_QV_C1_1 asignado preliminarmente a la especie *C. morosus*. Este espécimen presentó una distancia genética mínima del 12,3 % con el resto de los especímenes asignados a *C. morosus* (figura S3, Anexo), y no presentó diferencias morfológicas de consideración para ser clasificado como distinto a *C. morosus* según la clave utilizada (Snelling & Hunt, 1975).

Código / Especie	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17	18	19	20	21	22	23
1 Co_Far_C1_1_Camponotus_ovaticeps																							
2 Co_PT_C1_1_Camponotus_chilensis	0,034																						
3 Cch_Pla_C1_1_Camponotus_chilensis	0,027	0,030																					
4 Cch_Vil_C1_1_Camponotus_chilensis	0,046	0,035	0,038																				
5 LV_C1_1_Camponotus_chilensis	0,035	0,029	0,036	0,034																			
6 RC_C1_1_Camponotus_chilensis	0,044	0,038	0,042	0,033	0,019																		
7 QM_C1_1_Camponotus_chilensis	0,048	0,042	0,046	0,038	0,023	0,008																	
8 TT_C1_1_Camponotus_chilensis	0,042	0,044	0,042	0,040	0,032	0,035	0,040																
9 PAC_C2_1_Camponotus_chilensis	0,039	0,042	0,040	0,038	0,029	0,033	0,038	0,002															
10 Cd_Vil_C1_1_Camponotus_distinguendus	0,046	0,036	0,046	0,044	0,034	0,034	0,038	0,044	0,042														
11 Man_C1_1_Camponotus_distinguendus	0,044	0,034	0,044	0,042	0,032	0,031	0,036	0,042	0,040	0,002													
12 Cs_Vil_C2_1_Camponotus_spinolae	0,094	0,090	0,092	0,104	0,097	0,092	0,097	0,104	0,101	0,099	0,097												
13 Cs_Vil_C1_1_Camponotus_spinolae	0,097	0,092	0,090	0,104	0,095	0,095	0,099	0,108	0,106	0,102	0,099	0,012											
14 Cur_C1_1_Camponotus_helminthi	0,081	0,090	0,083	0,094	0,088	0,092	0,097	0,094	0,092	0,086	0,083	0,042	0,050										
15 Pla_C1_1_Camponotus_morosus	0,148	0,143	0,148	0,151	0,141	0,146	0,151	0,129	0,132	0,146	0,144	0,118	0,129	0,117									
16 RC_C2_1_Camponotus_morosus	0,150	0,146	0,151	0,153	0,144	0,148	0,153	0,142	0,139	0,144	0,141	0,120	0,127	0,117	0,018								
17 Mel_C1_1_Camponotus_morosus	0,166	0,166	0,169	0,164	0,162	0,169	0,174	0,154	0,151	0,159	0,156	0,123	0,130	0,132	0,071	0,078							
18 Cm_EP_C1_1_Camponotus_morosus	0,158	0,159	0,161	0,156	0,154	0,161	0,166	0,151	0,149	0,151	0,149	0,121	0,127	0,132	0,074	0,076	0,014						
19 Cm_QV_C1_2_Camponotus_morosus	0,148	0,129	0,131	0,136	0,139	0,144	0,148	0,144	0,141	0,129	0,132	0,146	0,153	0,138	0,130	0,123	0,131	0,129					
20 Cl_C2_1_Camponotus_sp_1	0,088	0,080	0,088	0,084	0,075	0,088	0,093	0,091	0,089	0,086	0,084	0,093	0,097	0,082	0,133	0,130	0,138	0,136	0,145				
21 Cl_C1_1_Camponotus_sp_2	0,099	0,106	0,099	0,115	0,104	0,106	0,111	0,111	0,109	0,102	0,099	0,080	0,091	0,077	0,142	0,140	0,152	0,150	0,160	0,089			
22 Cb_mut_C1_2_Camponotus_sp_3	0,150	0,146	0,146	0,158	0,151	0,158	0,161	0,156	0,154	0,154	0,156	0,129	0,132	0,134	0,114	0,116	0,109	0,107	0,132	0,135	0,141		
23 TT_C2_1_Camponotus_sp_4	0,083	0,097	0,090	0,101	0,095	0,090	0,094	0,101	0,099	0,092	0,090	0,028	0,036	0,037	0,132	0,129	0,142	0,140	0,145	0,093	0,078	0,146	
24 ASAZT021-11_Camponotus_batzani (outgroup)	0,222	0,206	0,223	0,223	0,210	0,212	0,212	0,215	0,218	0,193	0,196	0,198	0,198	0,201	0,178	0,183	0,206	0,214	0,183	0,234	0,200	0,206	0,190

Tabla 2: Tabla de distancias genéticas (K2P; Kimura, 1980) entre linajes de *Camponotus* presentes en Chile usando el gen COI (subunidad 1) y calculadas en el programa MEGA 11 (Tamura et al., 2021). Se incluyen 2 especímenes por especie (cuando fue posible). Si dentro de las especies se encontraban subclados, se incluyeron 2 especímenes por cada uno.

5. Discusión

5.1. Afinidad biogeográfica de las especies chilenas

Para las especies chilenas había sido hipotetizada una afinidad biogeográfica con la fauna Austral - Oceánica, específicamente con una mayor relación con la fauna neozelandesa (Kusnezov, 1963). Sin embargo, los resultados de la filogenia “mundial” de *Camponotus* estimada en este trabajo permiten descartar esta hipótesis, apoyando una mayor relación con especies Neotropicales y Etiópicas. Por otra parte, los resultados indican que el grupo de especies presentes en Chile es monofilético, lo que indica un único origen biogeográfico. El clado chileno presenta como especie hermana a *Camponotus balzani*, una especie distribuida por toda la zona septentrional de Sudamérica (Antweb, 2024).

Al observar la filogenia mundial estimada (figura 2) lo primero que es posible apreciar es que el clado chileno se encuentra distante del clado que agrupa la mayor cantidad de especies australianas ((ii), figura 2), lo que sugiere un parentesco lejano entre estos dos grupos. Esta información va en contra de la hipótesis planteada por Kusnezov (1963) de una afinidad biogeográfica de la fauna entomológica chilena con la fauna Austral – Oceánica, y plantea la existencia de una mayor afinidad con otras áreas biogeográficas antes que esta.

Entendiendo la historia biogeográfica sudamericana reciente, otra de las posibles afinidades biogeográficas del clado chileno podría ser con el grupo Neártico. En este caso el ancestro del grupo chileno como de su especie hermana *C. balzani* pudo haber cruzado a través del Istmo de Panamá durante el gran intercambio biótico americano hace unos 3 millones de años (Chávez, 2020). Sin embargo, este planteamiento presenta diversas dificultades. En primer lugar, las barreras geográficas que actualmente impiden el flujo de fauna entre Chile y el resto de sudamérica ya se encontraban totalmente presentes y completas para ese entonces (Boschman, 2021; Hartley & Chong, 2002), por lo que en ese momento la migración también debió haberse visto dificultada fuertemente, especialmente en el sector centro y norte del país, como lo sigue para muchas especies actualmente (Kellner et al., 2013; Nunes, 2017). En segundo lugar, no hay presencia de un número importante de especies neárticas cercanas al clado chileno, como sería esperable bajo este

planteamiento, y por el contrario existe un mayor número de especies etiópicas. De esta manera, la posibilidad de una afinidad y posible origen neártico de las especies chilenas se encuentra poco sustentado.

La presencia de especies etiópicas con parentesco cercano al clado chileno contrasta con su lejanía geográfica. Sin embargo, cobra sentido al tomar en cuenta que hace 150 millones de años Sudamérica, África y el sector oriental estuvieron unidos en el periodo Gondwánico (Chávez, 2020; Morrone, 2006), lo que podría estar sugiriendo que las especies de *Camponotus* presentes en Chile y en gran parte del Neotrópico podrían tener un origen bastante antiguo. De ser así, el origen de las especies chilenas podría considerarse gondwánico, pero no asociado a taxa sudamericanos templados/australes mayormente relacionados con Oceanía, sino más bien asociado a los componentes sudamericanos pantropicales con una mayor relación a taxa etiópicos. Esta afinidad biogeográfica con elementos africanos ha sido reportada en otros casos, incluyendo tanto fauna como flora (Bond et al., 2015; Cidade et al., 2019; Moreira-Munoz, 2011). En Chile, los ejemplos que reportan esta relación biogeográfica son más acotados y particularmente escasos para la entomofauna (Martins-Neto et al., 2003; Ragionieri et al., 2023), donde en general se ha visto una mayor relación gondwánico/austral para distintos clados de insectos (Arias et al, 2009; Crisci et al., 1991; Hodgson & Miller, 2002; Morrone, 2006; Palma & Figueroa, 2008; Szwedó, 2004).

Sudamérica presenta el más bajo porcentaje de estudios biogeográficos entre los continentes poblados (Beheregaray, 2008) a pesar de que paradójicamente es considerado como el territorio que alberga la mayor biodiversidad a nivel mundial. Esto evidencia la necesidad de investigación en este territorio con el fin de comprender de mejor manera las relaciones biogeográficas de la biota presente en el continente. Los resultados de este estudio son un aporte al avance del entendimiento de la composición de la entomofauna sudamericana, y en particular de la fauna myrmecológica de Chile y la región Andina, sugiriendo para las especies de *Camponotus* presentes en Chile una mayor relación con la fauna etiópica y oriental, a diferencia de otros insectos cuya afinidad estaría más cercano a al de la fauna oceánica.

5.2 Relaciones entre las especies chilenas y valor filogenético de los principales caracteres morfológicos diagnósticos

A través de la historia de los cambios taxonómicos del género *Camponotus* en Chile, basada en la morfología se hipotetizó en este trabajo la existencia de dos grupos de mayor cercanía filogenética (“grupo chilensis” y “grupo distinguentus”). Al observar los resultados de la filogenia local estimada (figura 2) es posible observar que la cercanía filogenética asumida por la historia taxonómica no es consistente con el patrón ancestro-descendiente observado en el árbol (figura 2). Por el contrario, esta filogenia da cuenta de relaciones muy distintas a la de los dos grupos hipotetizados. Entre los caracteres más utilizados en las descripciones de las especies de *Camponotus* chilenas están la presencia o ausencia de pilosidad abdominal, de pilosidad cefálica lateral y la diferencia en coloración antenal. Aunque estos caracteres conservan cierta utilidad taxonómica, los resultados filogenéticos de este estudio sugieren un limitado valor filogenético para las especies chilenas.

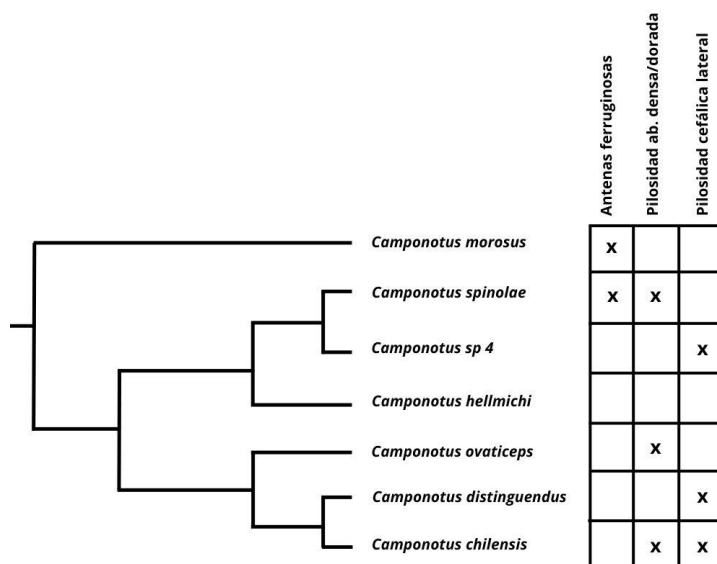


Figura 3: Distribución filogenética de algunos de los caracteres morfológicos principales de las especies de *Camponotus* presentes en Chile. Se consideraron los tres caracteres con mayor relevancia para diferenciar especies según la clave de Snelling y Hunt (1973): Antenas Rojas, Pilosidad abdominal densa/dorada y Pilosidad cefálica lateral. Se incluye el espécimen *Camponotus sp 4* para indicar que el carácter “Pilosidad cefálica lateral” no es exclusivo del clado *chilensis-distinguentus*.

Respecto a la pilosidad abdominal: En el árbol de las especies chilenas *C. chilensis* y *C. ovaticeps* pertenecen al mismo subclado filogenético (figura 2, a), coincidiendo con el grupo filogenético hipotetizado inicialmente (grupo chilensis) caracterizado por poseer pilosidad dorada/densa en el tergo abdominal. En este caso sí existe una consistencia entre el parentesco filogenético de las especies y la presencia de pilosidad abdominal, pudiéndose considerar este carácter como informativo filogenéticamente. Sin embargo, la otra especie considerada inicialmente dentro del “grupo chilensis” y que posee este rasgo (figura 3), *Camponotus spinolae* Roger 1863, se encuentra en un clado distinto (b) a las otras dos especies del grupo, además de encontrarse asociada a especies que no presentan este carácter (*C. hellmichi* y *C. sp 4*). Por otra parte, *C. distinguendus*, que no presenta pilosidad abdominal densa/dorada y originalmente se incluyó en el “grupo distinguendus”, se anida en el mismo clado de *C. chilensis* y *C. ovaticeps*, y no con las otras especies del “grupo distinguendus”. De esta manera, por las razones antes mencionadas, la utilidad de este rasgo en el establecimiento de parentesco entre especies no se sustenta.

Respecto a la pilosidad cefálica lateral: En el árbol filogenético de las especies chilenas *C. hellmichi* y *C. spinolae* pertenecen al mismo clado filogenético (figura 2, b). A pesar de estas no poseer la misma pilosidad abdominal, ambas carecen de pilosidad cefálica lateral (figura 3), lo que podría sugerir cierta utilidad para establecer parentesco entre estas especies. De igual manera que en análisis del clado (a), el problema surge al tomar en cuenta el tercer taxón dentro del clado, *Camponotus sp 4*, ya que éste sí posee pilosidad en los laterales de la gena (figura 3). Por otra parte, en el clado (b) encontramos un caso similar, donde *C. chilensis* y *C. distinguendus* poseen pilosidad cefálica lateral, pero *C. ovaticeps* no la posee. De esta manera este rasgo tampoco es consistente con las relaciones de parentesco entre las especies.

Respecto a la coloración antenal: Las únicas dos especies que presentan coloración ferruginosa en sus flagelos antenales son *Camponotus morosus* (Smith 1858) y *Camponotus spinolae* (figura 3). Sin embargo, estas especies no son hermanas entre sí, muy por el contrario, presentan mayor parentesco con especies que tienen antenas de color negro o marrón. Por otra parte, uno de los taxa que no se ajusta a las descripciones de las especies conocidas, *C. sp 2*, también posee esta

característica (antenas ferruginosas), aunque tampoco presenta relaciones filogenéticas cercanas a estas especies.

En conclusión, ninguno de los tres rasgos diagnósticos analizados presenta consistencia con el parentesco entre las especies.

La falta de congruencia entre similitud morfológica y grado de parentesco no es poco común en el género *Camponotus*. Por ejemplo, existen varios casos en los que las especies estudiadas poseen rasgos similares pese a estar poco emparentadas, o incluso aparecen como las especies más lejanas genéticamente (Ki-Gyong & Byung-Jin, 2006; Mcarthur & Leys, 2006). Esta similitud morfológica va incluso más allá de las especies dentro del género, ocurriendo también dentro y fuera de la tribu Camponotini. Por ejemplo, en el género hermano de la tribu, *Colobopsis*, existe tal similitud morfológica entre especies que el parentesco entre algunos grupos de especies solo ha podido ser resuelto a través de herramientas moleculares (Ward et al., 2016).

Estos tres caracteres fueron seleccionados para ser analizados ya que son los más utilizados dentro de la clave de identificación (Snelling & Hunt, 1975). Además, a nuestro criterio estos presentan el menor grado de subjetividad al momento de ser evaluados (presencia/ausencia) en los distintos especímenes a identificar. Otros, por ejemplo, la pilosidad occipital y malar se mencionan dentro de la clave con cierta ambigüedad al momento de diferenciar especies, dando un rango desde la no existencia hasta la presencia escasa, lo que dificulta la certeza al momento de utilizar estos caracteres para diferenciar entre los diferentes taxa.

5.3. ¿Existe sustento molecular para las especies descritas?

Analizando el clado (a) del árbol filogenético (figura 2), las tres especies pertenecientes a este, *Camponotus chilensis*, *Camponotus ovaticeps* y *Camponotus distinguendus*, pese a mantener un parentesco estrecho, presentan distancias genéticas importantes que van desde el 3% al 4% aproximadamente (Tabla 2). Este porcentaje de divergencia está por sobre distancias interespecíficas en otros grupos de hormigas (2-3 %; Smith et al. (2005)), lo que sugiere la validez de

estos taxones como especies diferentes. Solo en el caso de *Camponotus ovaticeps* (Co_Far_C1_1) y *Camponotus chilensis* (Cch_Pla_C1_1) existe una diferencia algo menor al 3% (2,7 %), pero su clara diferencia morfológica, sobre todo en torno a la pilosidad cefálica, torácica y abdominal (Tabla 1) sustentan la validez de estos taxones. En ocasiones, diferencias genéticas y morfológicas importantes pueden acumularse entre poblaciones geográficamente distantes de la misma especie debido a un aislamiento por distancia (Relethford, 2004). Sin embargo, los especímenes aquí comparados se encuentran geográficamente cercanos (~110 km), lo que descarta que las diferencias morfológicas y genéticas observadas puedan deberse a un aislamiento por distancia.

Analizando el clado (b) (figura 2), las dos especies pertenecientes a este clado, *Camponotus spinolae* y *Camponotus hellmichi* Menozzi 1935, poseen una distancia genética mínima de 4,2 % (Tabla 2), sustentando también la validez de estos taxones como especies distintas.

Finalmente, en el clado (c) encontramos la especie *Camponotus morosus*, la cual presenta una distancia genética mínima de 11,7% con el resto de las especies.

5.4. Evidencia de nuevos taxa y sus implicancias para la diversidad del género *Camponotus* en Chile

En el análisis filogenético se incluyeron cuatro especímenes que no pudieron ser asignados a ninguna de las especies conocidas: *C. sp 1*, *C. sp. 2*, *C. sp 3* y *Csp 4*. Los primeros tres presentan claras diferencias morfológicas que no calzan con las descripciones formales de las especies reconocidas hasta la fecha, lo que se condice con los resultados filogenéticos y de distancia genética, sustentando fuertemente la hipótesis de que estos especímenes representan nuevas especies. En el caso del espécimen *C. sp 4*, este presenta una alta similitud con la especie *C. distinguendus*, con leves diferencias en la coloración de su pilosidad abdominal (figura S2, Anexo), por lo que fue determinado como un espécimen inusual. Sin embargo, en la filogenia se ubicó en el clado (b), muy lejano a *C. distinguendus*, por lo que el parecido morfológico superficial no sería el resultado de un ancestro común o cercanía filogenética, sino más bien a una similitud derivada con posterioridad y de forma independiente (e.g. convergencia). Además, *C. sp 4* presenta un 2,8 % de divergencia con la especie más cercana filogenéticamente (*C. spinolae*) (Tabla 2), y sus diferencias morfológicas son tan

notables (figura S2, Anexo) que es justificado proponer el estatus de especie distinta. A pesar de ello, se requiere un estudio más detallado de este último linaje para encontrar caracteres que faciliten su diagnóstico y descripción.

De esta manera, todos los especímenes indeterminados incluidos en este estudio presentan diferencias tanto morfológicas como genéticas con sus especies descritas más cercanas, lo que sustenta el ser considerados como pertenecientes a especies nuevas.

Dentro de las especies ya descritas, tanto en el clado (a) como en el (c) (figura 2) es posible observar subclados con alta diferenciación genética. En el caso del clado (a), dentro de los individuos que fueron identificados inicialmente como *C. chilensis* utilizando la clave de Snelling & Hunt (1975), se observa un subclado formado por individuos de localidades de la zona sur del país (subclado a2, figura 2) y otro subclado agrupando individuos de localidades de la zona centro norte (subclado a1, figura 2). También existen algunos especímenes que fueron originalmente determinados como *C. chilensis* y que se agruparon cerca de *C. ovaticeps*, que presentaron una alta diferenciación con el resto de los individuos de *C. chilensis* (>3%). Esta alta diferenciación genética, sumado a una alta variación morfológica dentro del clado (figura S1, Anexo), sugiere la existencia de un posible complejo de especies.

De forma similar, en el clado que incluye a los especímenes de *C. morosus* (clado c, figura 2) también se presentan subclados con distancias genéticas entre sí por sobre el 7%. Llama la atención el individuo Cm_QV_C1_1, determinado como *C. morosus*, que se ubica como el grupo hermano de todas las especies chilenas en la filogenia de la figura 2, con una distancia genética mínima de 12,3 % con el clado (c). Cabe mencionar que este mismo ejemplar se ubicó dentro del clado *C. morosus* en la reconstrucción filogenética global (figura 1), aunque con bajo sustento de bootstrap, por lo que su posición filogenética podría presentar una mayor afinidad con el grupo *C. morosus*, en consistencia con su morfología. Se requiere incorporar en estudios futuros, un mayor número de poblaciones y regiones genéticas para precisar mejor la posición filogenética de esta potencial nueva especie.

A diferencia del clado que contiene a los especímenes de *C. chilensis*, los especímenes determinados como *C. morosus* no presentan notorias diferencias morfológicas a pesar de su enorme distancia genética (figura S3, Anexo), lo que sugiere la existencia de especies crípticas y una baja tasa de evolución morfológica dentro de este grupo.

Sobre la base de lo discutido previamente, es razonable proponer que dentro del material de *Camponotus* de Chile estudiado en el presente trabajo, existen varias especies nuevas que requieren ser descritas. Algunas de estas especies se presentan como posibles especies crípticas, consideradas actualmente como parte de especies ya descritas debido a su similitud morfológica. Otras poseen diferencias morfológicas y genéticas evidentes. Con todo, la diversidad del género *Camponotus* en Chile parece estar considerablemente subestimada, existiendo un número potencial de especies mucho mayor al que se conoce actualmente.

5.5 Limitaciones de la investigación y desafíos futuros

La utilización de la secuencia “COI subunidad 1” para la estimación de las relaciones filogenéticas es una metodología ampliamente utilizada en la estimación de parentesco entre seres vivos (Andrade-Souza et al., 2017; Trontelj et al., 2005; Vandewoestijne et al., 2004). Para la estimación del origen biogeográfico de las especies *Camponotus* presentes en Chile, este estudio se benefició ampliamente de la existencia de un gran número de secuencias del gen COI en las bases de datos públicas que permitió tener una primera mirada a las relaciones filogenéticas entre cientos de especies representantes de todas las regiones del mundo y sustentar el origen común de las especies presentes en Chile. A pesar de ello, existen partes de esta filogenia global con bajo sustento, en particular en los clados mayores o nodos más antiguos. Debido a ello, esta estimación debe ser abordada como una primera aproximación de las posibles relaciones entre las especies de *Camponotus* a nivel mundial. En el futuro, será de gran utilidad incorporar un mayor número de regiones genéticas y especies al análisis, para así estimar un árbol más robusto que nos ayude a entender mejor las relaciones dentro de este género tan diverso. Esto representa una tarea titánica que requerirá la colaboración entre investigadores de todo el mundo, y que incluya la mayor cantidad de diversidad posible dentro del género.

Por otro lado, la cantidad de secuencias disponibles de origen Neotropical (49) son muy reducidas tomando en cuenta la enorme cantidad de especies descritas para el grupo en la zona (Antweb, 2024), lo que podría tener un gran efecto sobre la evaluación de la monofilia en el grupo chileno. Sería de gran importancia incorporar un mayor número de especies dentro de futuras estimaciones, especialmente de países aledaños a Chile (Argentina, Chile, Bolivia y Perú), con el fin de evaluar y corroborar con mayor rigurosidad la monofilia del grupo chileno.

Con respecto a las especies de *Camponotus* presentes en Chile, en primer lugar, es importante mencionar que la baja correlación que existe entre la similitud en morfología y su cercanía en parentesco plantea un desafío en cuanto a la comprensión de las razones detrás de estos patrones. Hacen falta estudios que analicen cuáles serían los procesos evolutivos y ecológicos que han llevado a estos caracteres a evolucionar hasta los fenotipos que observamos en la actualidad en los distintos linajes, muchas veces muy diferentes entre linajes cercanamente emparentados y otras veces muy similares entre linajes con divergencias profundas. En segundo lugar, es necesario describir los nuevos taxa que mostraron una alta diferenciación genética (>2-3%) acompañados o no de diferencias morfológicas, para resolver así la diversidad real de especies del género presentes en el país. Para ambos objetivos sería de gran utilidad la construcción de una matriz de caracteres por especie que facilite el análisis de cuáles rasgos son los más relevantes y diferenciadores en cada caso. En tercer y último lugar, de igual manera como fue mencionado respecto a la filogenia mundial, en la filogenia del país (figura 2) sería importante la incorporación de más marcadores genéticos, especialmente nucleares, con el fin de estimar un árbol que represente de manera más precisa la relación entre especies. Sumado a ello y con el mismo fin, la incorporación de una mayor cantidad de muestras en los taxa que presentaron una baja representación de su diversidad, como el caso de *C. ovaticeps*, *C. hellmichi*, *C. spinolae*, *C. sp 1*, *C. sp 2*, *C. sp 3*, *C. sp 4* y especímenes de *C. morosus* de quebrada verde (grupo con alta diferenciación genética), servirá para mejorar el conocimiento de la distribución geográfica y los potenciales procesos que han promovido el origen de la diversidad de especies de *Camponotus* en Chile.

Referencias

- Andrade-Souza, V., Silva, J. G., & Hamada, N. (2017). Phylogeography and population diversity of *Simulium hirtipupa* Lutz (Diptera: Simuliidae) based on mitochondrial COI sequences. PLOS ONE, 12(12), e0190091. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0190091>
- AntWeb. Version 8.112. California Academy of Science, online at <https://www.antweb.org>. Accessed 19 December 2024.
- Arias, Elizabeth, Slipinski, A., Lawrence, hn F., & Elgueta, M. (2009). A review of the Chilean Egoliini (Coleoptera: Trogossitidae) with description of a new species of *Necrobiopsis* Crowson. Zootaxa, 2170, 37-45.
- Beheregaray, L. B. (2008). Twenty years of phylogeography: The state of the field and the challenges for the Southern Hemisphere. Molecular Ecology, 17, 3754-3774. <https://doi.org/10.1111/j.1365-294X.2008.03857.x>
- Bolton, B. (1995). A New General Catalogue of the Ants of the World. Harvard University Press, Cambridge, M.A.
- Bond, M., Tejedor, M. F., Campbell, K. E., Chornogubsky, L., Novo, N., & Goin, F. (2015). Eocene primates of South America and the African origins of New World monkeys. Nature, 520(7548), 538-541. <https://doi.org/10.1038/nature14120>
- Boschman, L. M. (2021). Andean mountain building since the Late Cretaceous: A paleoelevation reconstruction. Earth-Science Reviews, 220, 103640. <https://doi.org/10.1016/j.earscirev.2021.103640>
- Chávez, M. F. (2020). From Gondwana to the Great American Biotic Interchange: The Birth of South American Fauna. Pilauco: A Late Pleistocene Archaeo-paleontological Site: Osorno, northwestern Patagonia and Chile, 13-32.
- Cidade, G. M., Fortier, D., & Hsiou, A. S. (2019). The crocodylomorph fauna of the Cenozoic of South America and its evolutionary history: A review. Journal of South American Earth Sciences, 90, 392-411. <https://doi.org/10.1016/j.jsames.2018.12.026>
- Crisci, J. V., Cigliano, M. M., Morrone, J. J., & Roig, J. (1991). Historical biogeography of southern South America. Systematic Zoology, 40, 152-171. <https://doi.org/10.1093/sysbio/40.2.152>.
- Edler, D., Klein, J., Antonelli, A., & Silvestro, D. (2021). raxmlGUI 2.0: A graphical interface and toolkit

- for phylogenetic analyses using RAxML. *Methods in Ecology and Evolution*, 12(2), 373-377.
<https://doi.org/10.1111/2041-210X.13512>
- Emery, C. (1894). Notes sur les fourmis du Chili. Avec descriptions de deux espèces nouvelles. *Actas de la Societé Scientifique du Chili*, 4, 213-216.
- Fisher, B. L., & Cower, S. P. C. P. (2007). *Ants of North America: A Guide to the Genera*.
- Folmer O, Black M, Hoeh W, Lutz R, & Vrijenhoek R (1994). DNA primers for amplification of mitochondrial cytochrome c oxidase subunit I from diverse metazoan invertebrates. *Molecular Marine Biology and Biotechnology* 3(5):294-299.
- Forel, Auguste. (1901). Formiciden des Naturhistorischen Museums zu Hamburg. *Mitteilungen aus dem Naturhistorischen Museum in Hamburg*, 18, 43-82.
- Hall, T. A. (1999). BioEdit: A User-Friendly Biological Sequence Alignment Editor and Analysis Program for Windows 95/98/NT. *Nucleic Acids Symposium Series*, 41, 95-98.
- Hartley, A. J., & Chong, G. (2002). Late Pliocene age for the Atacama Desert: Implications for the desertification of western South America. *Geology*, 30(1), 43-46.
[https://doi.org/10.1130/0091-7613\(2002\)030<0043:LPAFTA>2.0.CO;2](https://doi.org/10.1130/0091-7613(2002)030<0043:LPAFTA>2.0.CO;2)
- Hodgson, C. J., & Miller, D. R. (2002). A new genus and two new species of felt scales (Hemiptera: Coccoidea: Eriococcidae) from Chile, with comments on zoogeographical affinities between the eriococcid faunas of southern South America and New Zealand. *Systematic Entomology*, 27(2), 191-209. <https://doi.org/10.1046/j.1365-3113.2002.00174.x>
- Kellner, K., Fernández-Marín, H., Ishak, H. D., Sen, R., Linksvayer, T. A., & Mueller, U. G. (2013). Co-evolutionary patterns and diversification of ant–fungus associations in the asexual fungus-farming ant *Mycocepurus smithii* in Panama. *Journal of Evolutionary Biology*, 26(6), 1353-1362. <https://doi.org/10.1111/jeb.12140>
- Ki-Gyong, K., & Byung-Jin, K. (2006). Molecular phylogeny of *Camponotus* ants in Korea. *Entomological Research*, 36(1), 48-55. <https://doi.org/10.1111/j.1748-5967.2006.00009.x>
- Kimura, M. (1980). A simple method for estimating evolutionary rates of base substitutions through comparative studies of nucleotide sequences. *Journal of Molecular Evolution*, 16(2), 111-120.
<https://doi.org/10.1007/BF01731581>
- Kusnezov, N. (1963). Zoogeografía de las hormigas en Sudamerica. W.L. Brown, Jr. Collection, 186.
- Kusnezov, N. (1952). El género *Camponotus* en la Argentina (Hymenoptera, Formicidae). *Acta*

- Zoológica Lilloana, 12, 183-252.
- Martins-Neto, R. G., Gallego, O. F., & Melchor, R. N. (2003). The Triassic insect fauna from South America (Argentina, Brazil and Chile): A checklist (except Blattoptera and Coleoptera) and descriptions of new taxa. *Acta Zoologica Cracoviensia*, 46, 229-256.
- Mcarthur, A. J., & Leys, R. (2006). A morphological and molecular study of some species in the *Camponotus maculatus* group (Hymenoptera: Formicidae) in Australia and Africa, with a description of a new Australian species. *Myrmecologische Nachrichten*, 8, 99-110.
- Menozi, C. (1935). Le Formiche del Cile. *Zoologische Jahrbücher Abteilung Für Systematik*, 67(4), 319-336.
- Moore, R. M., Harrison, A. O., McAllister, S. M., Polson, S. W., & Wommack, K. E. (2020). Iroki: Automatic customization and visualization of phylogenetic trees. *PeerJ*, 8, e8584. <https://doi.org/10.7717/peerj.8584>
- Moreira-Munoz, A. (2011). *Plant Geography of Chile* (Vol. 5). Springer Netherlands. <https://doi.org/10.1007/978-90-481-8748-5>
- Morrone, J. J. (2006). Biogeographic areas and transition zones of Latin America and the Caribbean islands based on panbiogeographic and cladistic analyses of the entomofauna. *Annual Review of Entomology*, 51(1), 467-494. <https://doi.org/10.1146/annurev.ento.50.071803.130447>
- Morrone, J. J. (2015a). Biogeographical regionalisation of the Andean region. *Zootaxa*, 3936(2), 207-236. <https://doi.org/10.11646/zootaxa.3936.2.3>
- Morrone, J. J. (2015b). Biogeographical regionalisation of the world: A reappraisal. *Australian Systematic Botany*, 28(3), 81-90. <https://doi.org/10.1071/SB14042>
- Nunes T., M. (2017). *Evolutionary History of Procyonidae (Mammalia, Carnivora): Integrating Genomics, Morphology and Biogeographic Modeling*. George Mason University. (Doctoral dissertation).
- Palma, A., & Figueroa, R. (2008). Latitudinal diversity of Plecoptera (Insecta) on local and global scales. *Illiesia*, 4(8), 81-90.
- Ragionieri, L., Zúñiga-Reinoso, Á., Bläser, M., & Predel, R. (2023). Phylogenomics of darkling beetles (Coleoptera: Tenebrionidae) from the Atacama Desert. *PeerJ*, 11, e14848. <https://doi.org/10.7717/peerj.14848>
- Rambaut, A. (2018). FigTree–Tree Figure Drawing Tool Version v. 1.4. 4. Institute of Evolutionary

Biology, University of Edinburgh: Edinburgh.

- Ratnasingham, S., & Hebert, P. D. N. (2007). bold: The Barcode of Life Data System (<http://www.barcodinglife.org>). *Molecular Ecology Notes*, 7(3), 355-364. <https://doi.org/10.1111/j.1471-8286.2007.01678.x>
- Relethford, J. (2004). Global patterns of isolation by distance based on genetic and morphological data. *Human biology*, 76(4), 499-513.
- Roger, J. (1863). Die neu aufgeföüll'ten Gattungen und Arten meines Formiciden- Verzeichnisses. Ergänzung einiger früher gegebenen Beschreibungen, 7, 131-214.
- Segovia, R. A., & Armesto, J. J. (2015). The Gondwanan legacy in South American biogeography. *Journal of Biogeography*, 42(2), 209-217. <https://doi.org/10.1111/jbi.12459>
- Smith, F. (1858). Catalogue of the Hymenopterous Insects in the collection of the British Museum. Iv. Formicidae. 216.
- Smith, M. A., Fisher, B. L., & Hebert, P. D. N. (2005). DNA Barcoding for Effective Biodiversity Assessment of a Hyperdiverse Arthropod Group: The Ants of Madagascar. *Philosophical Transactions: Biological Sciences*, 360(1462), 1825-1834.
- Snelling, R. R., & Hunt, J. H. (1975). The Ants of Chile. *Revista Chilena de Entomología*, 9, 69-129.
- Solervicens J. (1982). IX La conservación de la fauna. En J.A. Martínez (Ed.), *Educación Ambiental. Hacia el desarrollo de una conducta ecológica en Chile* (1.a ed.) (pp. 259 – 294). Universidad Metropolitana de Ciencias de la Educación.
- Spinola, M. (1851). Formicidae. En: Gay C (ed) *Historia física y política de Chile, Zoología*. Imprenta de Maulde et Renou, Paris, Francia., 6, 232-246.
- Szwedo, J. (2004). A new genus and six new species of ground-dwelling leafhoppers from Chile and New Zealand (Hemiptera: Cicadomorpha: Myerslopiidae). *Zootaxa*, 424(1), Article 1. <https://doi.org/10.11646/zootaxa.424.1.1>
- Tamura, K., Stecher, G., & Kumar, S. (2021). MEGA11: Molecular Evolutionary Genetics Analysis Version 11. *Molecular Biology and Evolution*, 38(7), 3022-3027. <https://doi.org/10.1093/molbev/msab120>
- Trontelj, P., Machino, Y., & Sket, B. (2005). Phylogenetic and phylogeographic relationships in the crayfish genus *Austropotamobius* inferred from mitochondrial COI gene sequences. *Molecular Phylogenetics and Evolution*, 34(1), 212-226.

<https://doi.org/10.1016/j.ympbev.2004.09.010>

Vandewoestijne, S., Baguette, M., Brakefield, P. M., & Saccheri, I. J. (2004). Phylogeography of *Aglais urticae* (Lepidoptera) based on DNA sequences of the mitochondrial COI gene and control region. *Molecular Phylogenetics and Evolution*, 31(2), 630-646.

<https://doi.org/10.1016/j.ympbev.2003.09.007>

Villagran, C. (2018). Biogeography of subtropical-temperate forests of southern south america. Historical hyphotesis. *Magallania*, 46(1), 27-48.

Ward, P. S., Blaimer, B. B., & Fisher, B. L. (2016). A revised phylogenetic classification of the ant subfamily Formicinae (Hymenoptera: Formicidae), with resurrection of the genera *Colobopsis* and *Dinomymex*. *Zootaxa*, 4072(3). <https://doi.org/10.11646/zootaxa.4072.3.4>

Capítulo 2

Nuevas *Camponotus* para Chile: Diagnóstico de dos nuevas especies y un nuevo registro para el territorio nacional.

1. Resumen

Camponotus (Hymenoptera: Formicidae) es uno de los géneros de hormigas más diverso del mundo (>1000 especies), sin embargo, en Chile solo se cuenta con seis especies descritas. Además, la falta de un buen registro fotográfico de las especies presentes en el país, ha limitado el estudio y la comparación de ejemplares ya que solo se cuenta con figuras y esquemas que enfatizan las diferencias morfológicas entre las especies, haciendo muchas veces compleja su correcta identificación. Recientemente se han recolectado distintos especímenes que no coinciden con las descripciones de las especies ya conocidas, lo que sugiere la existencia de nuevas especies que requieren ser descritas. En el presente capítulo se realiza un estudio de tres taxa que, sobre la base de evidencia morfológica y molecular, se postulan como nuevos taxa para Chile, correspondiendo dos de ellos a nuevas especies y el tercero una especie ya descrita pero no registrada previamente en el país. Se incluyen descripciones y diagnóstico para los nuevos taxa, fotografías de todas las especies de Chile y una nueva clave taxonómica actualizada para facilitar la identificación de las especies reconocidas hasta hoy. De esta manera, diversidad de especies del género *Camponotus* presente en el país aumenta en un 50% respecto a lo que se tenía considerado hasta la fecha.

Palabras clave: Camponotini, COI, Clave dicotómica, Hymenoptera, Taxonomía, Fotografías.

Abstract

Camponotus (Hymenoptera: Formicidae) represents one of the most diverse ant genera globally, comprising over 1,000 species. However, only six species have been documented in Chile. Furthermore, the absence of comprehensive photographic documentation of the species present in the country has impeded the study and comparison of specimens, as only figures and diagrams highlighting morphological differences between species are available, which often complicates accurate identification. Recently, several specimens that do not align with the descriptions of known species were collected, indicating the potential existence of new species that require formal description. This chapter examines three taxa that, based on morphological and molecular evidence, are proposed as new taxa for Chile. Two of these correspond to new species, whereas the third pertains to a species previously described but not recorded in the country. Descriptions and diagnoses of the new taxa are provided, along with photographs of all species in Chile and an updated taxonomic key to facilitate the identification of the species recognized to date. Consequently, this study increased the diversity of Camponotus species in the country by 50% compared to previous records.

Keywords: Camponotini, COI, Dichotomous key, Hymenoptera, Taxonomy, Photographies.

2. Introducción

Camponotus (Hymenoptera, Formicidae) es un género perteneciente a la tribu Camponotini de la subfamilia Formicinae, uno de los géneros de hormigas más diversos del mundo, con más de 1.000 especies descritas hasta la fecha (Antweb, 2024) y presentes en todas las regiones biogeográficas del mundo, especialmente en las regiones del Neotrópico y Norte América (Bolton, 1995). Morfológicamente, son hormigas grandes (entre 5 a 25 mm) caracterizadas por presentar, al igual que toda la subfamilia, sólo un nodo peciolar (peciolo) con forma de escama y una estructura llamada acidoporo en el séptimo esterno abdominal con la cual expelen ácido fórmico al sentirse amenazadas. Particularmente para el género, presentan un acidoporo sin aro de pilosidad, no poseen glándula metapleurale, y presentan polimorfismo intraespecífico, con obreras mayores de amplias cabezas que pueden superar en 2 a 4 veces el tamaño de las obreras menores (Fisher & Cover, 2007). La taxonomía de este grupo es reconocida por su complejidad, debido a la gran cantidad de especies, y por su alta variación morfológica intra e interespecífica, lo que ha dificultado la delimitación de especies y la comprensión de sus relaciones de parentesco (Mackay & Delsinne, 2009).

En Chile el género *Camponotus* cuenta con seis especies descritas, un bajo número en comparación con el número de especies de países aledaños (Bezděčková et al., 2015; Kusnezov, 1952). Al igual que la cantidad de taxa descrita, la historia del estudio taxonómico del grupo es reducida, y se encuentra concentrada principalmente en la segunda mitad del siglo XIX y la primera del siglo XX. Inicialmente Spinola, en el texto clásico de Gay “Física y política de Chile” en su volumen 6 (1851), describe las primeras 3 especies de este grupo: *C. chilensis*, *C. distinguendus* y *C. ovaticeps*, en ese entonces bajo el género *Formica*. Siete años más tarde, Smith (1858) describe a *C. morosus* como *Formica morosa*. Luego, Roger (1863) describe una quinta especie propia de la cordillera de Chillán, la cual es nombrada en honor a Spinola como *C. spinolae*. Finalmente, Menozzi (1935) describe la última especie conocida hasta la fecha, *C. hellmichi*, descrita originalmente como una variedad de *C. morosus*.

Para el reconocimiento y la diferenciación entre especies se cuenta con una clave taxonómica (Snelling & Hunt, 1975) asociada a figuras en blanco y negro que esquematizan las diferencias morfológicas presentes entre las especies. A pesar de la utilidad de estas figuras, éstas no incorporan suficientes detalles de la morfología ni coloración de las especies, lo que dificulta su identificación. A pesar de no existir descripciones de nuevas especies o subespecies de *Camponotus* para Chile en las últimas décadas, existen registros de especímenes cuya morfología no se ajusta con la de las especies descritas en las colecciones de distintos museos y centros de investigación (e.g. colección Museo Nacional de Historia Natural (MNHN), Santiago; colección Instituto de Entomología, Universidad Metropolitana de Ciencias de la Educación (UMCE), Santiago), sugiriendo la existencia de linajes que aún son desconocidos para la ciencia en el territorio nacional.

En el Capítulo 1 de esta tesis se estimó un árbol filogenético para el gen COI con muestras de todas las especies de *Camponotus* presentes en Chile, donde además se incluyeron especímenes que no calzaban con las descripciones de las seis especies ya descritas (Figura 1). Estos especímenes presentaron evidencia morfológica y genética para ser considerados nuevas especies de *Camponotus* en Chile. En este trabajo se hace una diagnosis para dos de estas especies, cuyas diferencias morfológicas y genéticas presentan el mayor sustento para ser considerados como nuevos taxones del género *Camponotus* en Chile. Se registra además un tercer taxón que pertenece a una especie ya descrita, pero que no había sido formalmente registrado como parte de la diversidad de especies presente en el territorio nacional. Se incluyen fotografías para todas las especies reconocidas actualmente para Chile y una clave dicotómica actualizada. La inclusión de fotografías de las especies no solo ayudará en la identificación, sino que también prestará utilidad en estudios taxonómicos, sistemáticos y eco-evolutivos, por ejemplo, cuando se requieran datos sobre las medidas de rasgos funcionales (Arnan et al., 2014; Drager et al., 2023).

3. Materiales y Métodos

Especímenes de las seis especies descritas para Chile, dos nuevas especies y una especie no reportada para el país fueron montados y fotografiados utilizando un Microscopio digital marca Celestron modelo "Micro Direct". Se tomaron fotografías de todas castas (según disponibilidad) por especie, en vista lateral, cefálico y dorsal. En este trabajo se incluyó una selección de las fotografías, incluyendo prioritariamente fotografías en vista lateral, cefálica y dorsal de una de las castas de obreras debido a que la mayoría de las descripciones de especies en la familia Formicidae se realiza en estas castas. Adicionalmente se complementó con fotografías de otras castas de obreras y/o sexuados según disponibilidad. En cada fotografía se incluyó una escala de 1 mm como referencia. En el caso específico de *C. sp 3*, los especímenes fotografiados no corresponden a los especímenes incluidos en la filogenia, sino a individuos de la colección de insectos del Instituto de Entomología UMCE), los cuales también fueron colectados en la zona altoandina del norte de Chile y que poseen características morfológicas similares a los individuos utilizados para realizar los análisis filogenéticos. Esto se debió a la baja cantidad de material disponible, por lo que todos los individuos tuvieron que ser utilizados en las extracciones de ADN, no quedando en las mejores condiciones para ser fotografiados. De todas maneras, en el anexo (figura S4) se adjuntan fotografías de una obrera mayor del material utilizado en las extracciones para tener como referencia. Las localidades y fechas de colecta de cada individuo fotografiado se informan en la tabla S1 del Anexo.

4. Resultados y Discusión

1) Camponotus sp 1

(Fig. 2, A-E)

Para este taxón no se encontraron registros de especímenes ni descripciones previas en la búsqueda bibliográfica, revisión de colecciones entomológicas (Instituto de Entomología (UMCE); MNHN) ni búsqueda en el repositorio digital Antweb. De esta manera, este es considerado el primer registro para esta especie.

Localidad de colecta:

Los individuos de este taxón fueron colectados en el sector de “Cascada Invertida”, Cordillera de los Andes de la Región del Maule (1850 msnm), Chile (Figura 3). Para la diagnosis de este taxón fue analizado el siguiente número de individuos: 1 obrera mayor, 3 obreras intermedias y 5 obreras menores.

En la filogenia de especies de *Camponotus* presentes en Chile, los individuos de este linaje se posicionaron en un clado hermano al que incluye a *C. chilensis*, *C. ovaticeps*, y *C. distinguendus*, con un alto sustento de Bootstrap (>75, figura 1) y alta divergencia genética (>8 %, Tabla 1). Además, como ya fue mencionado, sus individuos no calzaron con las descripciones de las especies actuales (Snelling & Hunt, 1975), teniendo una clara diferencia morfológica con los individuos de los taxa ya descritos (figura 2). De esta manera, la validez de los especímenes de este grupo como pertenecientes a una especie distinta a las descritas hasta el momento para Chile tiene sustento tanto molecular como morfológico.

Diagnosis basada en obreras: *C. sp 1* es una especie cuyas obreras se caracterizan por poseer el siguiente grupo de caracteres: Cabeza y mesosoma con coloración rojiza, característica presente en todas sus castas. Escapo, pedicelo y flagelo antenal de coloración rojiza. Presenta pilosidad en los bordes de la gena (setas). Patas de coloración rojiza con sectores ennegrecidos, principalmente en coxa, trocánter, y tercio proximal del fémur. Gaster presenta pilosidad (setas) rala, la cual permite la

visibilidad del tegumento de color negro. Estas características en su conjunto separan a las obreras de este linaje de las obreras de las demás especies de *Camponotus* descritas para el territorio chileno.

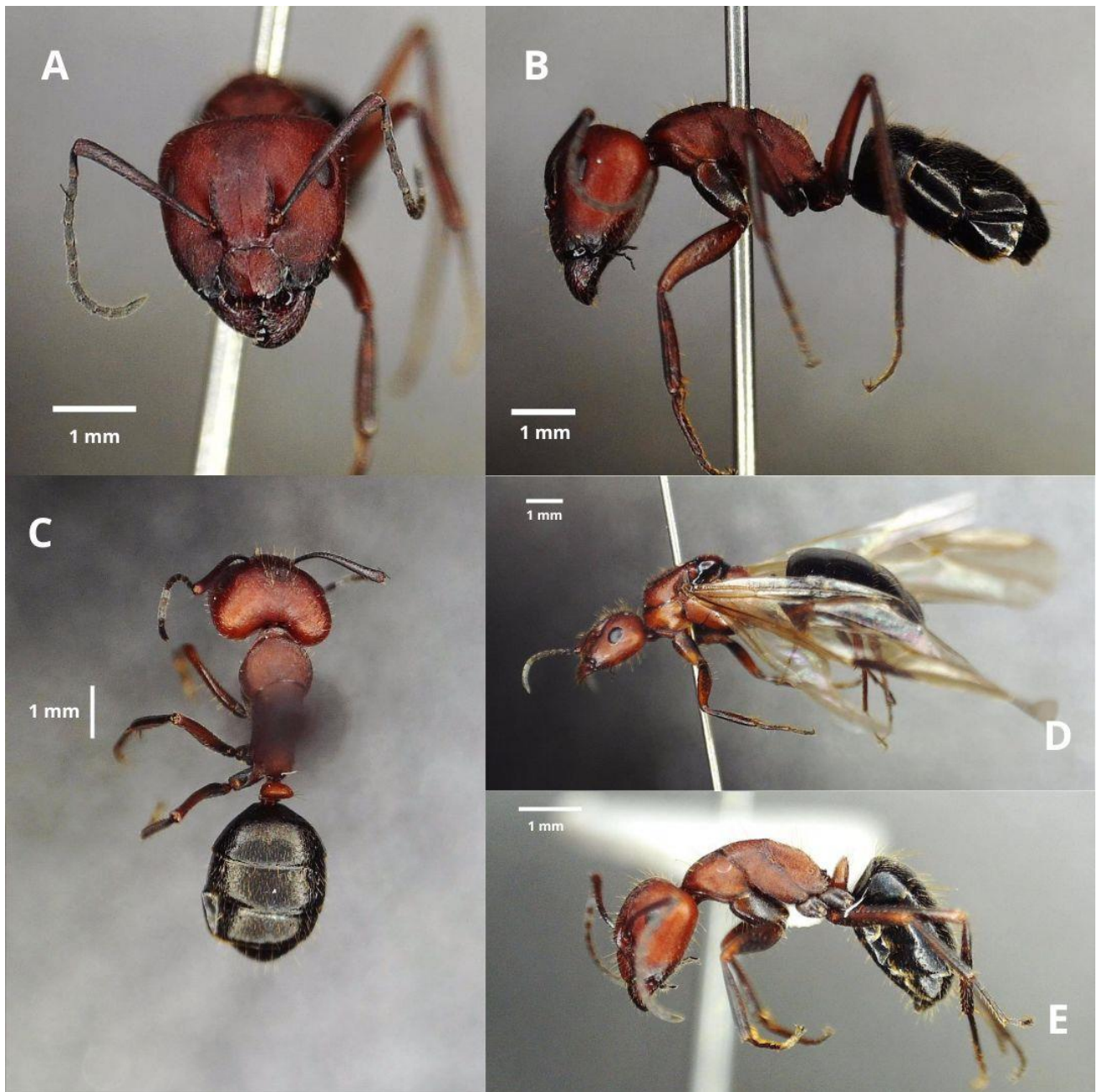


Figura 2: *Camponotus* sp 1 A) Vista cefálica obrera mayor B) Vista lateral obrera mayor C) Vista dorsal obrera mayor D) Vista lateral reina alada E) Vista lateral obrera intermedia.

2) *Camponotus sp 2 (brunnipes)*

(Fig. 4, A-E)

Para este taxón no se encontraron registros de especímenes ni descripciones previas en la búsqueda bibliográfica, revisión de colecciones entomológicas (Instituto de Entomología (UMCE); MNHN) y búsqueda en el repositorio digital Antweb. De esta manera, este es considerado el primer registro para esta especie.

Localidad de colecta: Maule Alto

Los individuos de este taxón fueron colectados en el sector de “Cascada Invertida”, cordillera de los Andes de la región del Maule (1850 msnm), Chile (Figura 3). Para la diagnosis de este taxón fue analizado el siguiente número de individuos: 5 obreras mayores y 5 obreras menores.



Figura 3: Localidad de colecta de *Camponotus sp 1* y *Camponotus sp 2*: Maule alto (Cascada Invertida, 1850 msnm). A) Ecosistema andino donde fueron colectadas las muestras; B) Sector específico donde fue encontrado uno de los nidos de *C. sp 1*, bajo piedra. En la fotografía es posible observar sobre la roca individuos de *C. sp 1* merodeando.

En la filogenia de especies de *Camponotus* presentes en Chile, los individuos de este se posicionaron en un clado distinto al de las demás especies con alto sustento (>75 de Bootstrap, figura 1) y alta divergencia genética (>7 %, Tabla 1). Además, como ya fue mencionado, sus individuos no calzaron con las descripciones de las especies actuales (Snelling & Hunt, 1975), teniendo una clara diferencia morfológica con los individuos de los taxa ya descritos (figura 4). De esta manera, la validez de los

especímenes de este grupo como pertenecientes a una especie distinta a las descritas hasta el momento para Chile tiene sustento tanto molecular como morfológico.

Diagnosis basada en obreras: *C. sp 2* es una especie cuyas obreras se caracterizan por poseer el siguiente grupo de caracteres: Antenas por completo (obrero menor) o con al menos el flagelo (obrero mayor) de coloración ferruginosa, más claras que resto de la cabeza. Bordes de la gena sin pilosidad (setas). Patas con coloración marrón, más claras que la cabeza, tórax y abdomen, casi en toda su extensión en obreras menores, y acentuada en las coxas de las obreras mayores. Gáster presenta pilosidad (setas) rala, la cual permite la visibilidad del tegumento de color negro/marrón oscuro. Estas características en su conjunto separan a las obreras de este linaje de las obreras de las demás especies de *Camponotus* descritas para el territorio chileno.

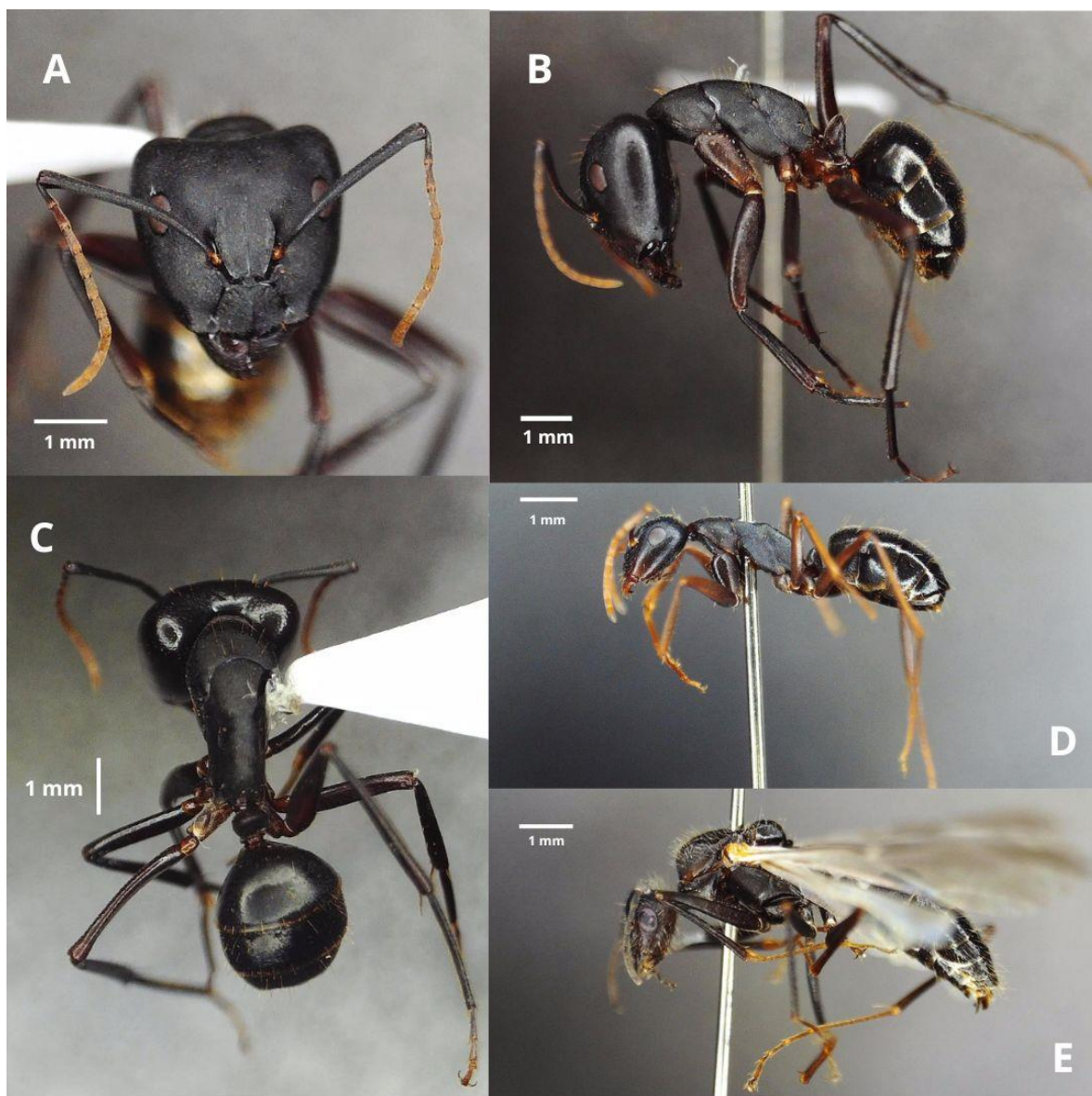


Figura 4: *Camponotus sp 2* A) Vista cefálica obrera mayor B) Vista lateral obrera mayor C) Vista dorsal obrera mayor D) Vista lateral obrera menor E) Vista lateral macho.

Código / Especie	Co	Cch	Cd	Cs	Ch	Cm	Csp1	Csp2
CI_C2_1_Camponotus_sp_1	0,088	0,084	0,084	0,093	0,082	0,136		
CI_C1_1_Camponotus_sp_2	0,099	0,115	0,099	0,080	0,077	0,150	0,089	
Cb_mur_C1_2_Camponotus_sp_3	0,150	0,158	0,156	0,129	0,134	0,107	0,135	0,141

Tabla 1: Tabla de distancias genéticas (K2P; Kimura, 1980) entre especímenes de las nuevas especies y los demás linajes de *Camponotus* presentes en Chile usando el gen COI (subunidad 1) y calculadas en el programa MEGA 11 (Tamura et al., 2021). Tabla reducida desde capítulo 1 (Tabla 2), escogiendo un representante de cada linaje con distancias genéticas intermedias entre todas las secuencias utilizadas. Los códigos corresponden a: Co = Co_Far_C1_1_Camponotus_ovaticeps; Cch = Cch_Vil_C1_1_Camponotus_chilensis; Cd = Man_C1_1_Camponotus_distinguendus; Cs = Cs_Vil_C2_1_Camponotus_spinolae; Ch = Cur_C1_1_Camponotus_hellmichi; cm = Pla_C1_1_Camponotus_morosus.

3) *Camponotus sp 3 (Camponotus bruchi lysistrata, Santschi, 1919)*

(Fig. 5, A-E)

Los individuos de este taxón fueron donados por Juan Vielma, colectados en el sector de Murmunta (3300 msnm), región de Arica y Parinacota, Chile. Para este taxón se encontraron diversos registros tanto bibliográficos como de especímenes presentes en la colección del Instituto de entomología (UMCE) y fotografías en repositorios científicos.

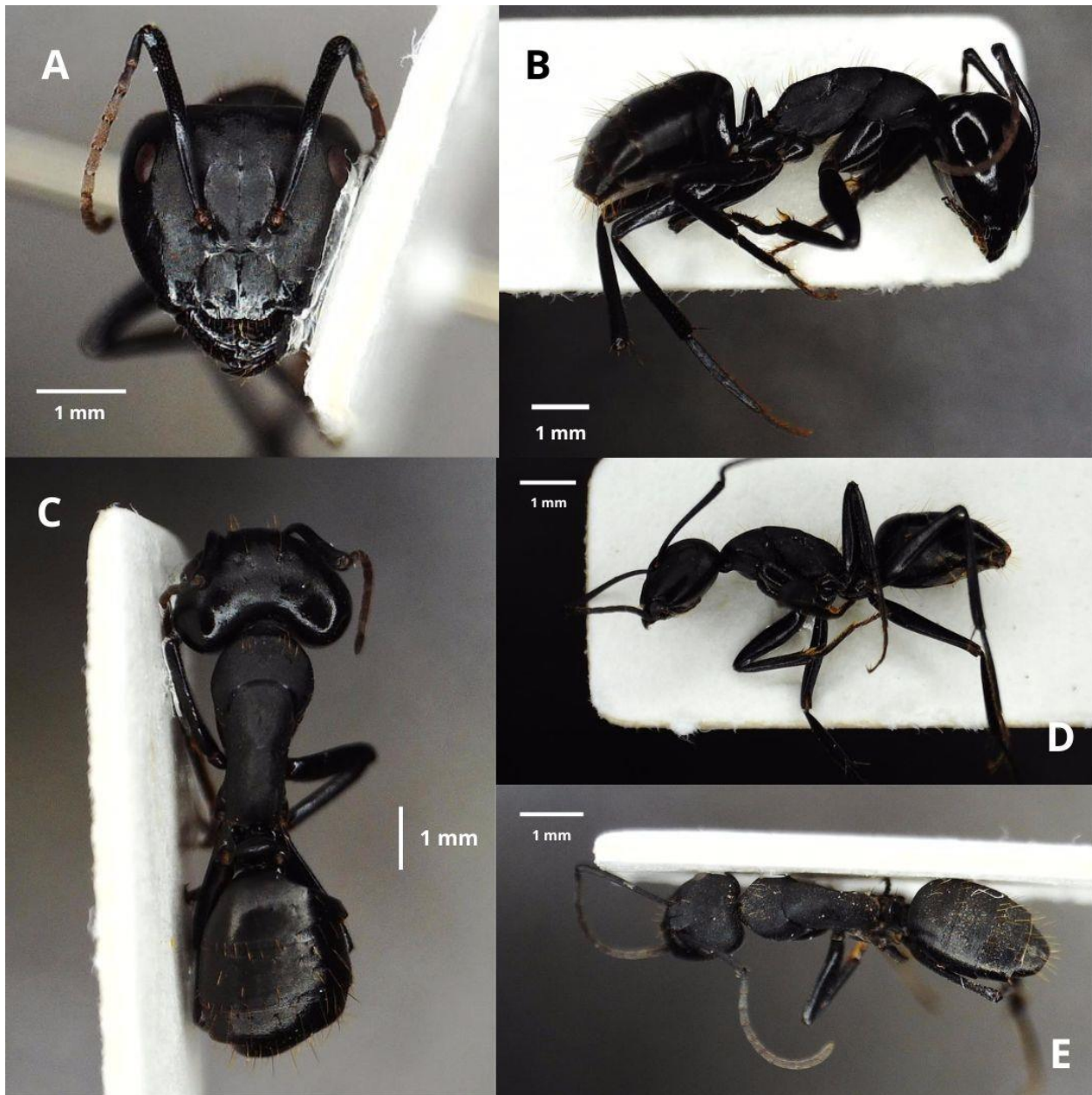


Figura 5: *Camponotus sp 3 (Camponotus bruchi lysistrata, Santschi, 1919)* A) Vista cefálica obrera mayor B) Vista lateral obrera mayor C) Vista dorsal obrera mayor D) Vista lateral obrera menor E) Vista dorsal obrera menor.

En primer lugar, en el texto “The ants of Chile” de Snelling & Hunt (1975) se hace referencia a diversos registros en el sector altoandino de la región norte del país, los cuales fueron incluidos como parte de la distribución de *Camponotus hellmichi*. Es probable que esto se trate de una confusión, debido a que los individuos de ambos linajes presentan ausencia de pilosidad en los laterales de la cabeza, además de poseer color y densidad de pilosidad abdominal similar (observar lámina A figura 5 y lámina A figura 8). A pesar de ello, al comparar la morfología de los individuos de *C. sp 3* con individuos de *C. hellmichi* colectados en el sector sur (Curacautín), cercanos a la localidad tipo de la especie (Menozzi, 1935), estos muestran diferencias morfológicas claras y consistentes, principalmente en la cantidad de pilosidad abdominal y de la superficie del tegumento de la cabeza (figura 5 y figura 8). Más aún, una amplia diferencia genética y una posición filogenética en clados distintos son evidencia clara de su validez como especies distintas (figura 1).

Por otra parte, en la colección entomológica del Instituto de entomología (UMCE) se encontraron varios individuos con características similares a los taxa catalogados como *C. sp 3*, todos provenientes de la zona altoandina (sobre los 3000 msnm) del norte del país (regiones Arica y Parinacota y Región de Tarapacá), también etiquetados como *C. hellmichi*.

Finalmente, en el repositorio Antweb de la Universidad de Chicago también se encontraron fotografías de especímenes colectados en la zona altoandina del sector norte del país (región de Arica y Parinacota) que poseían características morfológicas similares a *C. sp 3*, uno de ellos, el individuo de código CASENT0217615, fue determinado inicialmente como *C. hellmichi* por el propio Snelling en 1974, pero que posteriormente fue corregido por W. Mackay en 1997 como *Camponotus bruchi lysistrata*, especie presente justamente en la zona altoandina del norte de Argentina y sur de Bolivia (Kusnezov, 1951). Estos ejemplares se encuentran depositados en la colección Entomológica del “Natural History Museum, Basel” (NMHB), y cabe destacar que el material tipo (Lectotipo y paralectotipo, códigos CASENT0911921 y CASENT0911922 respectivamente) tienen como localidad de colecta “El Loa, Territorio de los Andes, Cerro Azufre”, la cual se encuentra dentro del territorio chileno. Además, se revisó la descripción de la especie (Forel, 1912) y subespecie (Santschi, 1919), las cuales coinciden con las características observadas en *C. sp 3*.

De esta manera, se plantea que *Camponotus* sp 3 corresponde a *Camponotus bruchi lysistrata* y no a la especie *C. hellmichi* mencionada en Snelling & Hunt (1975), incorporando este taxón a la fauna mirmecológica presente en Chile.

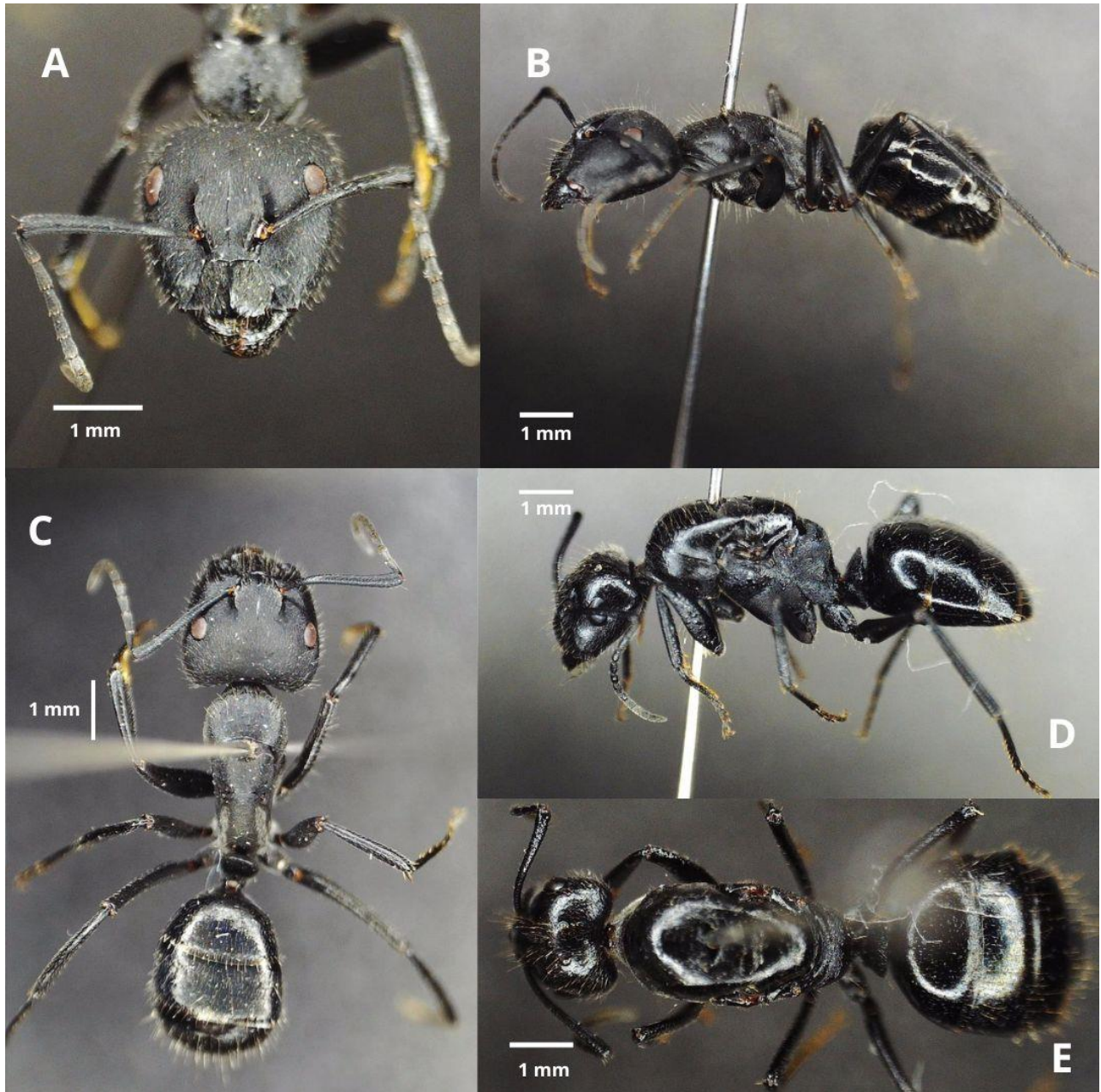


Figura 6: *Camponotus distinguendus* (Spinola 1851) A) Vista cefálica obrera mayor B) Vista lateral obrera mayor C) Vista dorsal obrera mayor D) Vista lateral reina E) Vista dorsal reina

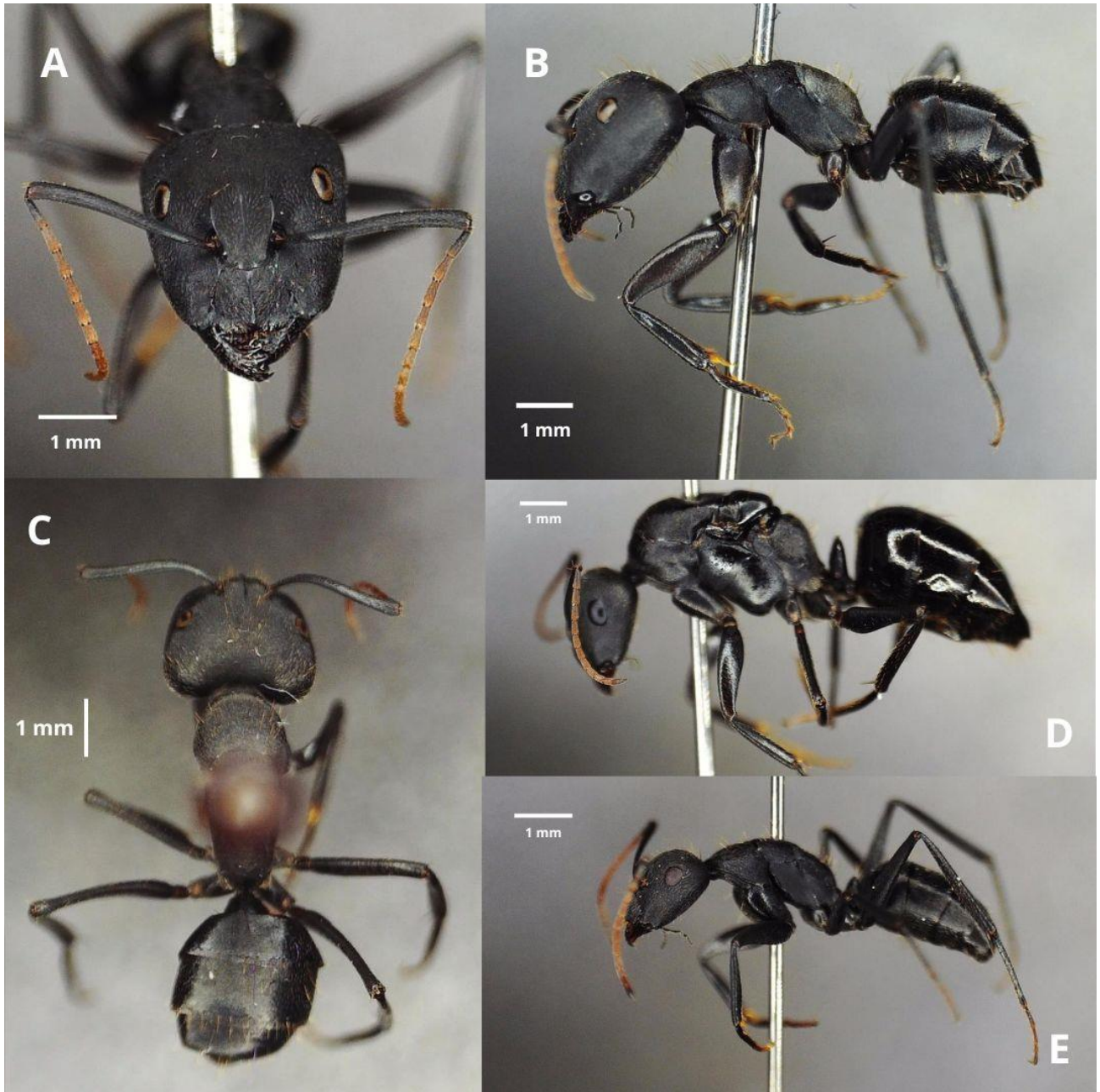


Figura 7: *Camponotus morosus* (Smith 1858) A) Vista cefálica obrera mayor B) Vista lateral obrera mayor C) Vista dorsal obrera mayor D) Vista lateral reina E) Vista lateral obrera menor.

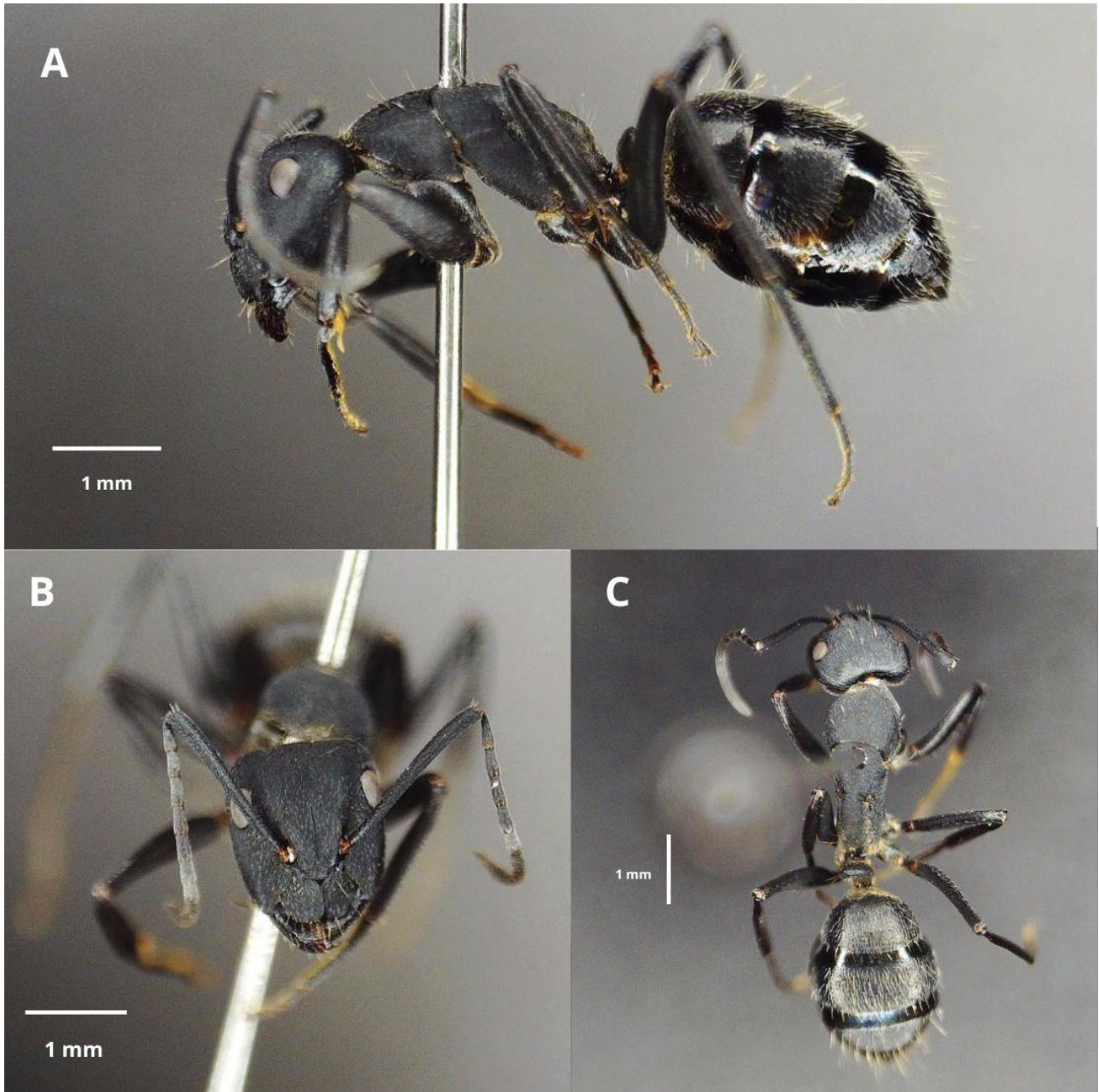


Figura 8: *Camponotus hellmichi* Menozzi 1935 A) Vista lateral obrera menor B) Vista cefálica obrera menor C) Vista dorsal obrera menor.

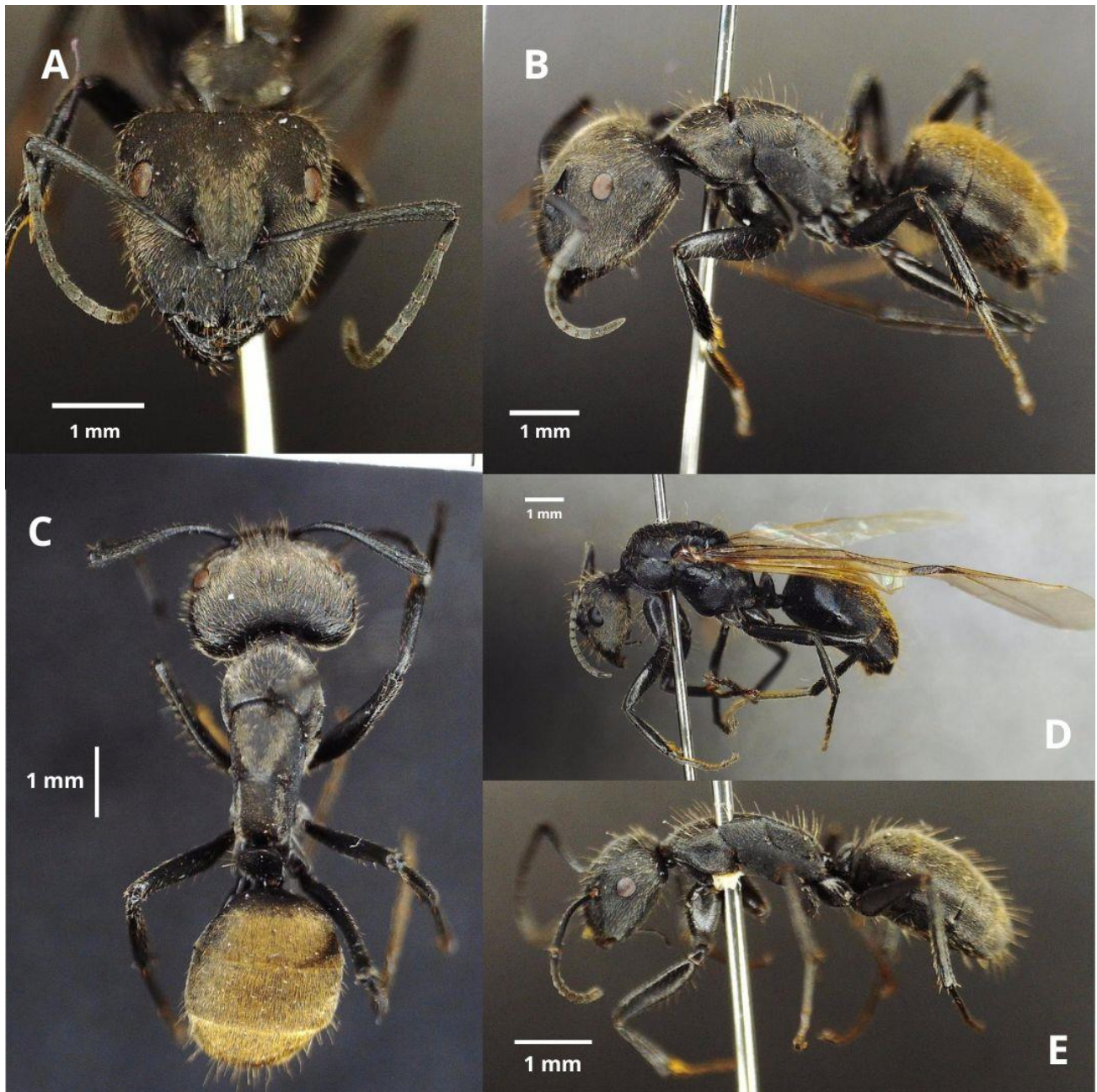


Figura 9: *Camponotus chilensis* (Spinola 1851) A) Vista cefálica obrera mayor B) Vista lateral obrera mayor C) Vista dorsal obrera mayor D) Vista lateral reina alada E) Vista lateral obrera menor.

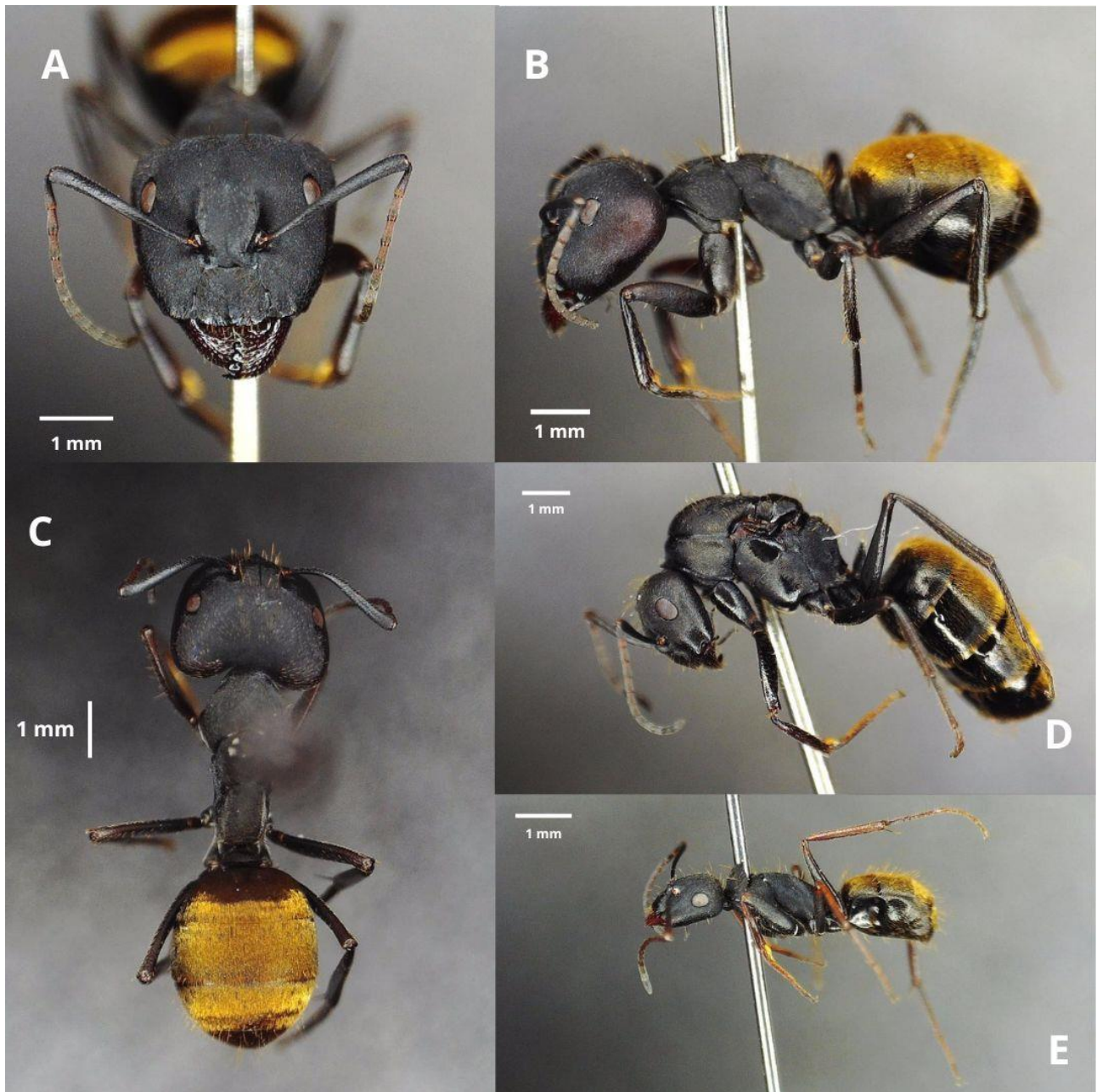


Figura 10: *Camponotus ovaticeps* (Spinola 1851) A) Vista cefálica obrera mayor B) Vista lateral obrera mayor C) Vista dorsal obrera mayor D) Vista lateral reina E) Vista lateral obrera menor.

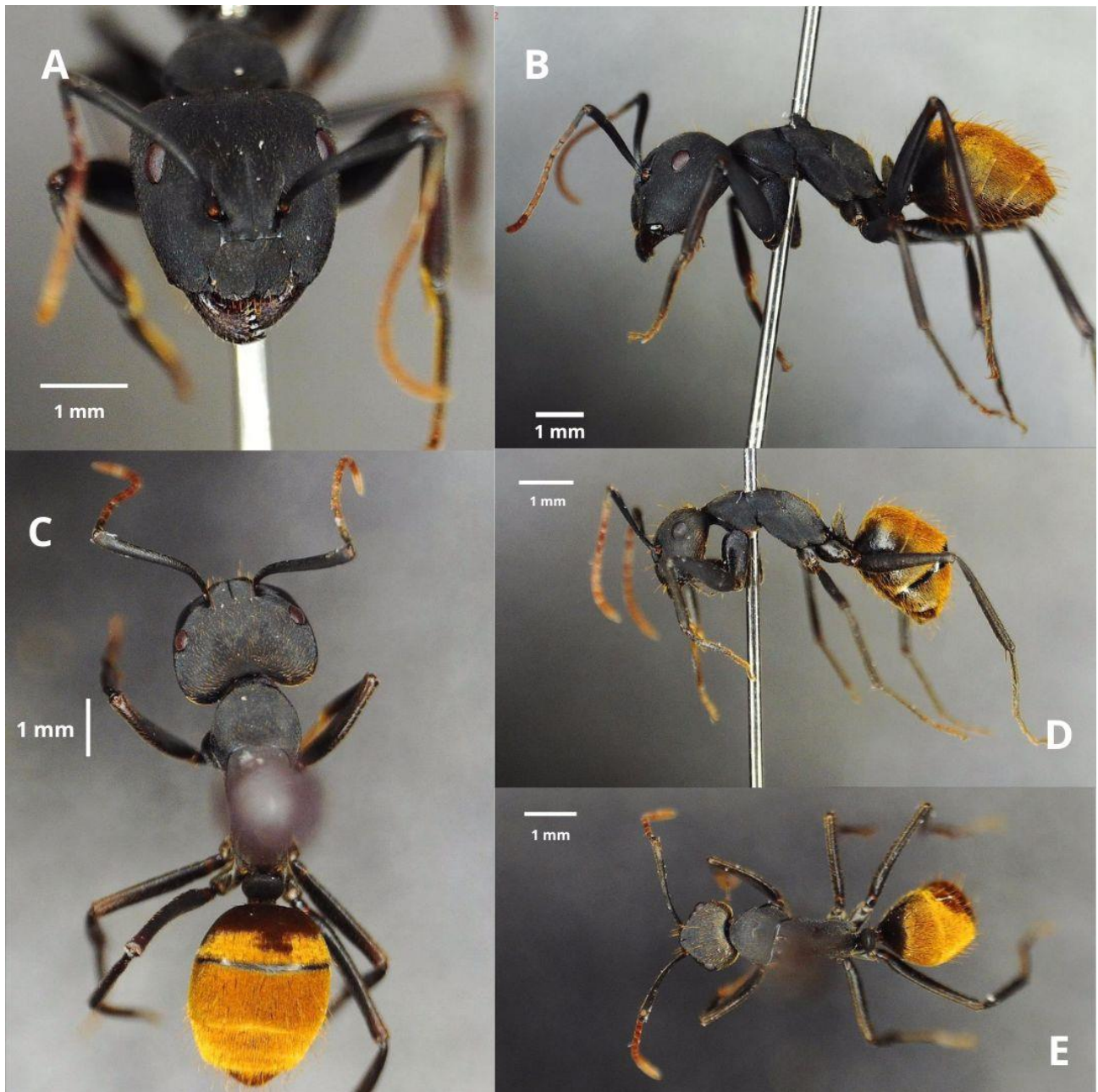


Figura 11: *Camponotus spinolae* Roger 1863 A) Vista cefálica obrera mayor B) Vista lateral obrera mayor C) Vista dorsal obrera mayor D) Vista lateral obrera menor E) Vista dorsal obrera menor.

Clave taxonómica para obreras de las especies de *Camponotus* presentes en Chile:

- 1 -Cabeza y tórax presenta coloración roja*Camponotus* sp 1 (figura 2)
 -Cabeza y tórax presentan coloración negra.....2

- 2 -Pilosidad del gaster dorada y abundante, impidiendo la visibilidad del tegumento del esterno abdominal.....3
 -Pilosidad del gaster blanquecina y poco abundante, permitiendo la visibilidad del tegumento del esterno abdominal.....5

- 3 -Flagelo antenal con coloración rojiza; ausencia de pilosidad larga en bordes laterales de gena.....*Camponotus spinolae* (figura 11)
 -Flagelo antenal con coloración negro/marrón.....4

- 4 -Bordes laterales de gena con presencia de pilosidad larga
*Camponotus chilensis* (figura 9)
 -Bordes laterales de gena con ausencia total de pilosidad larga
*Camponotus ovaticeps* (figura 10)

- 5 -Flagelo antenal con coloración rojiza.....6
 -Flagelo antenal con coloración negro/marrón.....7

- 6 -Patas en toda su extensión (obrero menor) o coxa (obrero mayor) con coloración marrón, más claras que resto del cuerpo.....*Camponotus* sp 2 (figura 4)
 -Patas en toda su extensión con coloración negra, igual que el color de resto del cuerpo
*Camponotus morosus* (figura 7)

- 7 -Bordes laterales de cabeza con abundante pilosidad larga.....*Camponotus distinguendus* (figura 6)

-Bordes laterales de cabeza con ausencia muy poco abundante pilosidad larga.....8

8 -Pilosidad del esterno abdominal solo con pilosidad larga; tegumento de la cabeza brillante, con casi total ausencia de pilosidad corta.....*Camponotus bruchi lysistrata* (figura 5)

-Pilosidad del esterno abdominal tanto larga como corta, esta última siendo muy abundante; tegumento de la cabeza mate, con presencia de pilosidad corta por toda su superficie.....*Camponotus hellmichi* (figura 8)

Referencias

AntWeb. Version 8.112. California Academy of Science, online at <https://www.antweb.org>.

Accessed 13 December 2024.

Arnan, X., Cerdá, X., & Retana, J. (2014). Ant functional responses along environmental gradients.

Journal of Animal Ecology, 83(6), 1398-1408. <https://doi.org/10.1111/1365-2656.12227>

Bezděčková, K., Bezděčka, P., & Machar, I. (2015). A checklist of the ants (Hymenoptera:

Formicidae) of Peru. *Zootaxa*, 4020(1), 101-133. <https://doi.org/10.11646/zootaxa.4020.1.4>

Bolton, B. (1995). *A New General Catalogue of the Ants of the World*. Harvard University Press, Cambridge, M.A.

Drager, K. I., Rivera, M. D., Gibson, J. C., Ruzi, S. A., Hanisch, P. E., Achury, R., & Suarez, A. V. (2023).

Testing the predictive value of functional traits in diverse ant communities. *Ecology and Evolution*, 13(4), e10000. <https://doi.org/10.1002/ece3.10000>

Forel, A. (1912). Formicides néotropiques. Part VI. 5me sous-famille Camponotinae. *Memories de la Soc. Entom. de Belgique*, 20(20), 59-92.

Kusnezov, N. (1951). El género *Camponotus* en la Argentina (Hymenoptera. Formicidae). *Acta Zoológica Lilloana*, 12, 183-252.

Menozi, C. (1935). Le Formiche del Cile. *Zoologische Jahrbücher Abteilung Für Systematik*, 67(4), 319-336.

Roger, J. (1863). Die neu aufgeföülliten Gattungen und Arten meines Formiciden- Verzeichnisses.

Ergänzung einiger früher gegebenen Beschreibungen, 7, 131-214.

Santschi, F. (1919). Nouveaux formicides de la République Argentine. *Anales de la Sociedad Científica Argentina*, 87, 37-57.

Smith, F. (1858). Catalogue of the Hymenopterous Insects in the collection of the British Museum. Iv. Formicidae. 216.

Snelling, R. R., & Hunt, J. H. (1975). The Ants of Chile. *Revista Chilena de Entomología*, 9, 69-129.

Spinola, M. (1851). Formicidae. En: Gay C (ed) *Historia física y política de Chile, Zoología*. Imprenta de Maulde et Renou, Paris, Francia., 6, 232-246.

Conclusión

En esta tesis se ha aportado con un gran avance en el conocimiento de las especies de *Camponotus* y la fauna mirmecológica presente en el país.

En primer lugar, el aporte al conocimiento de las afinidades biogeográficas de las especies de *Camponotus* presentes en Chile con el resto del mundo. Este ha sido la primera afinidad en ser estimado para las hormigas del país, el cual llamativamente es distinto al que había sido hipotetizado en el pasado, y distinto al origen de la mayoría de la fauna entomológica chilena. Este conocimiento ayuda a comprender de mejor manera la composición de los elementos faunísticos de los insectos presentes en el país, permitiendo vislumbrar los procesos de migración que hace millones de años dieron origen a su ensamble entomológico actual.

Por otra parte, la estimación de las relaciones filogenéticas entre las especies de *Camponotus* presentes en Chile pone en evidencia la complejidad filogenética/taxonómica del grupo, permitiendo observar que en el caso de este género las características morfológicas más utilizadas no son de utilidad para el establecimiento de parentesco entre las especies. Esto pone en evidencia la alta disparidad morfológica entre grupos cercanamente emparentados, incentivando el cuestionamiento de cuáles serían los procesos evolutivos que están modelando la formación y diferenciación de estos linajes, y si existe una razón ecológica que fomente la formación de ciertos fenotipos (e.g. abdomen dorado) que son comunes en distintos linajes no cercanamente emparentados.

Finalmente, destacar lo altamente subestimada que se encuentra la diversidad de especies del género *Camponotus* en el país. En este trabajo fueron descritas dos nuevas especies y un nuevo registro de una especie ya descrita nueva para el territorio nacional. Estos hechos aumentan en un considerable 50% el número de especies presentes en el país. Pero no solo eso, también fue posible vislumbrar la existencia de alrededor de 5 especies crípticas, “ocultas” dentro de las poblaciones que son reconocidas como parte de otros linajes. Más aún, dentro de las colecciones que fueron visitadas para este trabajo existían distintos especímenes que presentaban características morfológicas igual de considerables que la de las nuevas especies descritas, pero que no fueron incluidas debido a no

contar con material fresco del cual obtener secuencias de ADN para incluirlas dentro del estudio filogenético. Es así que parecen existir no solo 3 especies nuevas, sino muchas más a ser descritas en un futuro, pudiendo llegar a elevar la diversidad del país incluso en más del doble del número de especies actual.

La fauna mirmecológica chilena se encuentra profundamente poco estudiada y alberga misterios a descubrir en todos los ámbitos de estudio, solo falta dedicar el tiempo, esfuerzo y la pasión por descubrir lo que se encuentra oculto bajo tierra, en el fascinante mundo de las hormigas chilenas.

Anexo

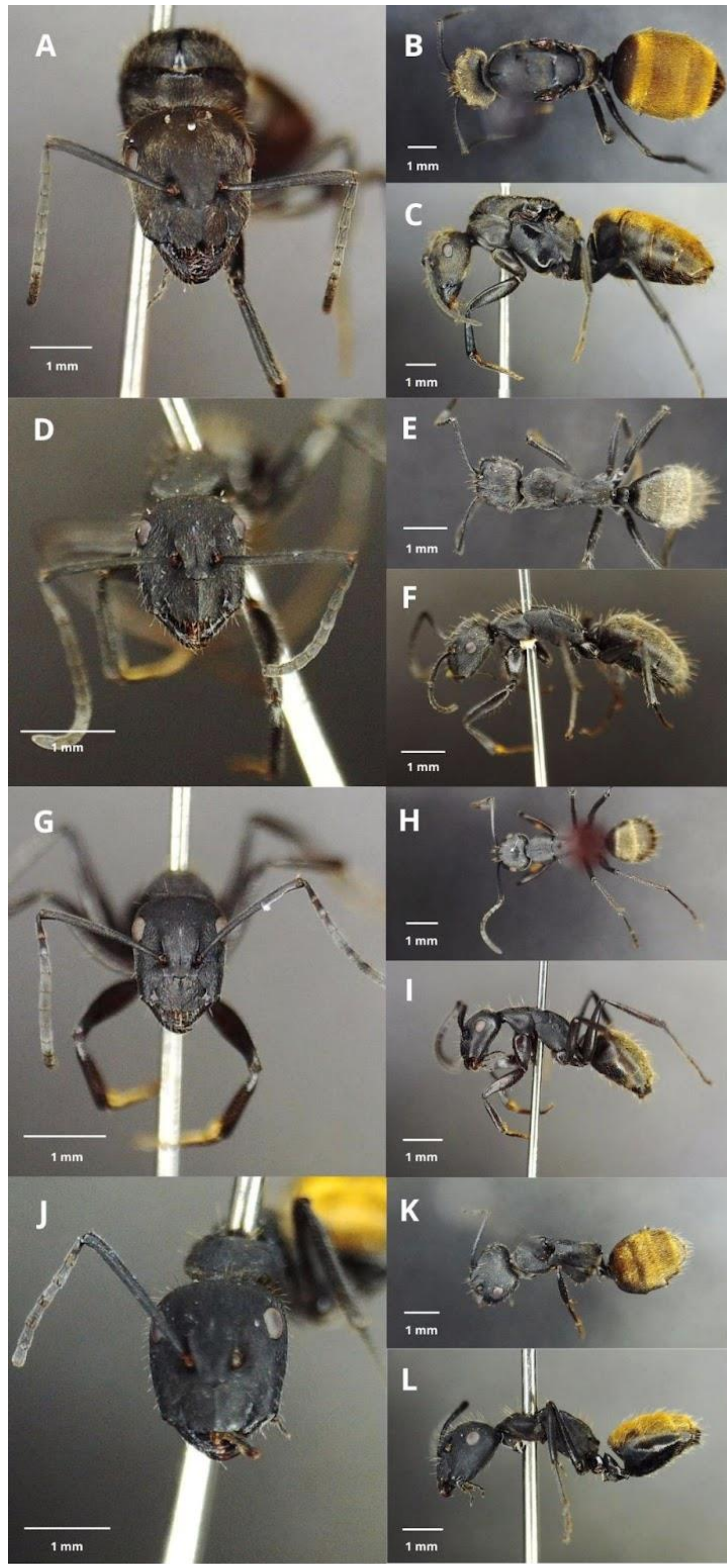


Figura S1: Fotografías de *C. chilensis* pertenecientes a distintas localidades y que presentan diferencias genéticas mayores al 3%

basado en los resultados del Capítulo 1. Localidades y códigos: (A,B y C) Individuo proveniente de Placilla, localidad de Cch_Pla_C1_1; (D, E, y F) Individuo proveniente de Punta Teatinos, localidad de Co_PT_C1_1; (G, H e I) Individuo proveniente de Quebrada de Macul, localidad de QM_C1_1; (J, K y L) Individuo perteneciente a Parque Alerce costero, localidad de PAC_C2_1. Según clave de Snelling y Hunt todas son categorizadas como *Camponotus chilensis*. Notar diferencia en densidad y coloración de la pilosidad abdominal, torácica y cefálica.

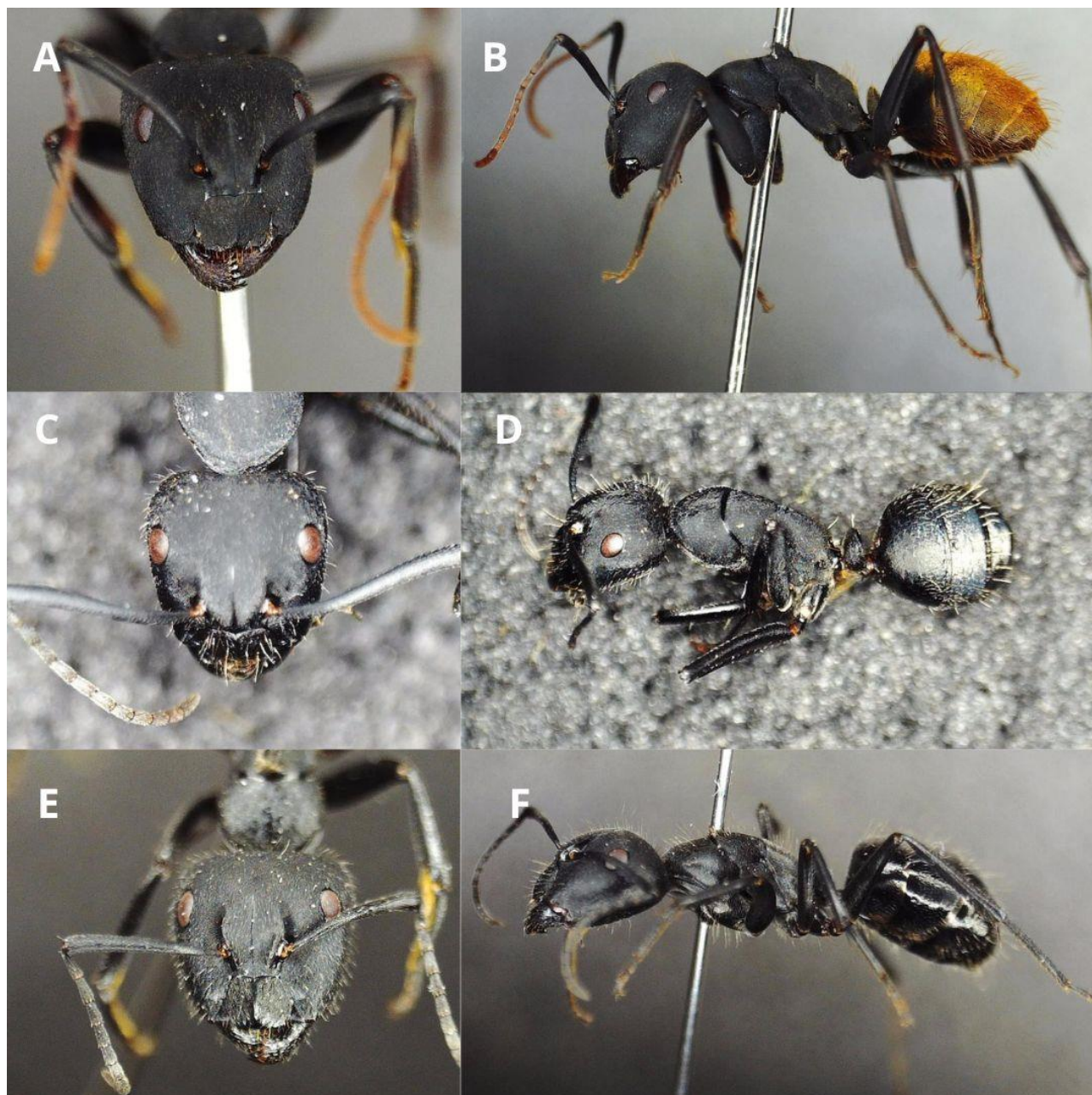


Figura S2: Fotografía de *Camponotus spinolae* (a y b), *Camponotus sp 3* (c y d) y *Camponotus distinguendus*. En vista cefálica (a, c y e) y vista lateral (b, d y f).

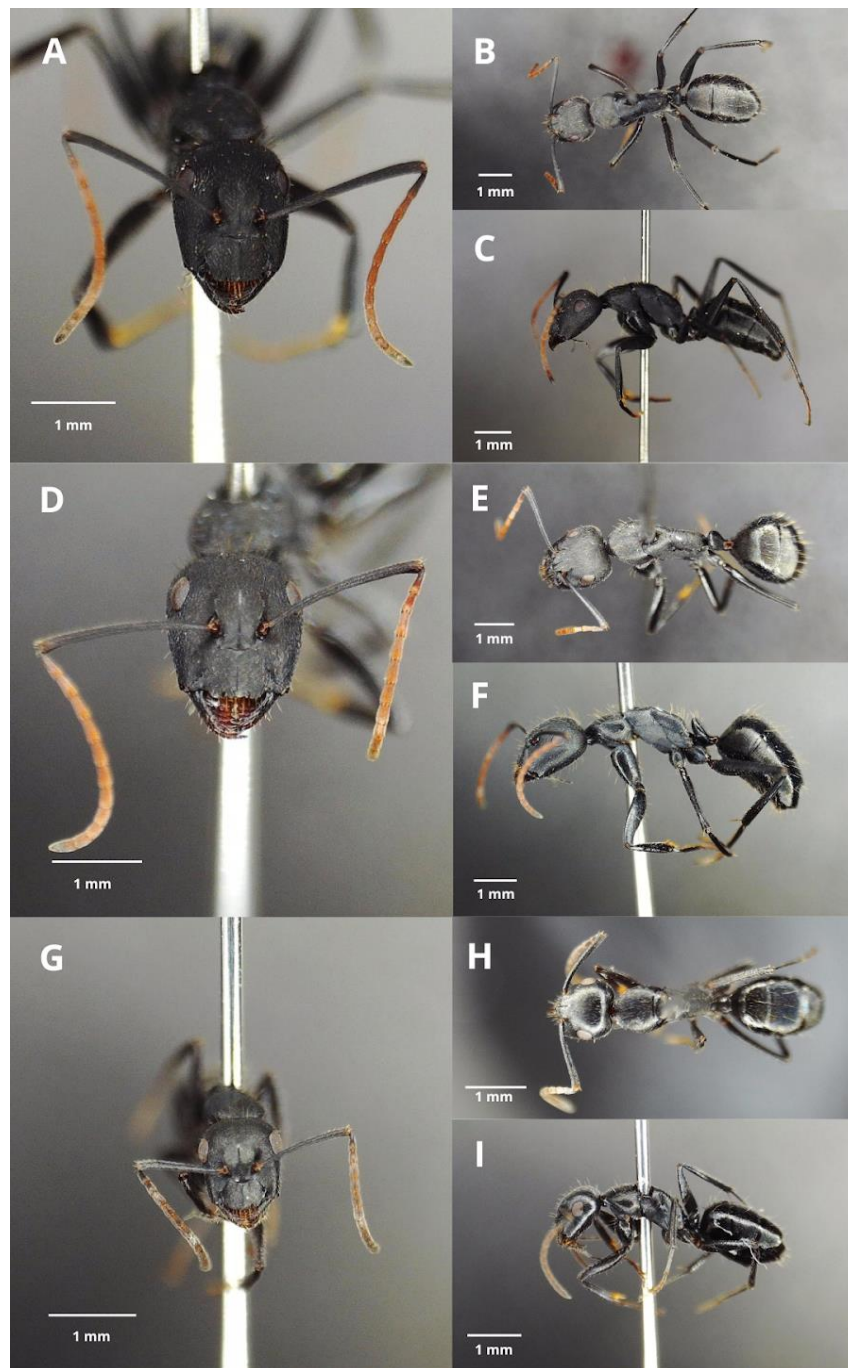


Figura S3: Fotografías de *C. morosus* pertenecientes a distintas localidades que presentan diferencias genéticas mayores al 7%. (A, B y C) Individuo proveniente de cordillera de los andes de Santiago, localidad de QM_C3_1; (D,E y F) Individuo proveniente de Melipilla, localidad de Mel_C1_1; (G,H e I) Individuo proveniente de Laguna Verde, localidad de Cm_QV_C1_1. Según clave de Snelling y Hunt todas son categorizadas como *Camponotus morosus*.

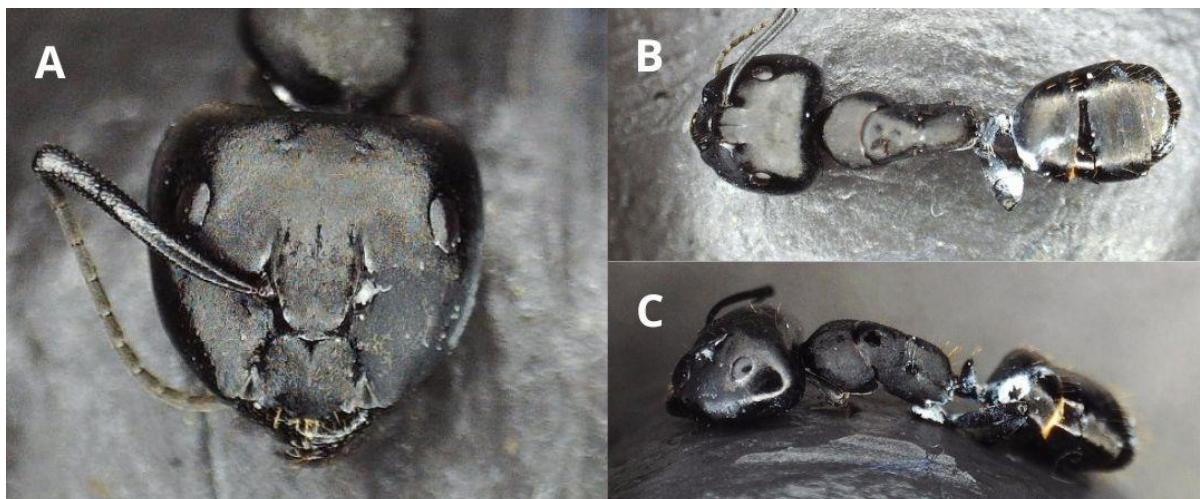


Figura S4: Fotografías de individuos de *C. bruchi lysistrata* Sanstchi, 1919, utilizados en la filogenia de *Camponotus* presentes en Chile bajo el nombre de “*C. sp 3*”. A) Vista cefálica obrera mayor, B) Vista dorsal obrera mayor, C) Vista lateral obrera mayor.

Tabla S1: Localidades y fechas de colecta de especímenes de *Camponotus* fotografiados Capítulo

2.

Espécimen fotografiado	Lugar de colecta	Fecha de colecta
<i>C. sp 1</i> Obrera mayor	Cascada Invertida (Región del Maule)	01/2024
<i>C. sp 1</i> Reina	Cascada Invertida (Región del Maule)	01/2024
<i>C. sp 1</i> Macho	Cascada Invertida (Región del Maule)	01/2024
<i>C. sp 2</i> Obrera mayor	Cascada Invertida (Región del Maule)	01/2024
<i>C. sp 2</i> Obrera menor	Cascada Invertida (Región del Maule)	01/2024
<i>C. sp 2</i> Macho	Cascada Invertida (Región del Maule)	01/2024
<i>C. sp 3</i> Obrera mayor	El Loa (Región de Tarapacá, 3500 msnm)	1995
<i>C. sp 3</i> Obrera mayor	El Loa (Región de Tarapacá, 3500 msnm)	1995
<i>C. distinguendus</i> Obrera mayor	Huichahue (Región de Los Lagos)	01/2024
<i>C. distinguendus</i> Reina	Puerto Montt (Región de Los Lagos)	10/24
<i>C. distinguendus</i> Obrera menor	Huichahue (Región de Los Lagos)	01/2024
<i>C. morosus</i> Obrera mayor	El Manzano (Región Metropolitana)	07/2024
<i>C. morosus</i> Obrera menor	Farellones (Región Metropolitana)	10/2024
<i>C. morosus</i> Reina	El Manzano (Región Metropolitana)	07/2024
<i>C. hellmichi</i> Obrera menor	Curacautín (Región de la Araucanía)	02/2024
<i>C. chilensis</i> Obrera mayor	Quebrada de Macul (Región Metropolitana)	01/2024
<i>C. chilensis</i> Obrera menor	Quebrada de Macul (Región Metropolitana)	01/2024

<i>C. chilensis</i> Reina	Cajón del Maipo (Región Metropolitana)	07/2024
<i>C. ovaticeps</i> Obrera Mayor	Farellones (Región Metropolitana)	10/2024
<i>C. ovaticeps</i> Obrera menor	Farellones (Región Metropolitana)	10/2024
<i>C. ovaticeps</i> Reina	Farellones (Región Metropolitana)	10/2024
<i>C. spinolae</i> Obrera mayor	Alto Vilches (Región del Maule)	11/2024
<i>C. spinolae</i> Obrera menor	Alto Vilches (Región del Maule)	11/2024



Figura S5: Filogenia Mundial de las especies de *Camponotus* estimado a partir de secuencias del gen COI representando 328 especies de *Camponotus*. Valores de bootstrap se señalan numéricamente en cada nodo.

Bibliografía Anexa: Lista de artículos del siglo XXI (2001 hasta la actualidad) sobre especies de hormigas presentes en Chile o que tratan temas con implicancias en éstas. Se excluyeron artículos en los que se mencionan hormigas chilenas pero que no aportan información relevante para éstas. Las referencias se encuentran citadas en formato APA.

- Bowers, D. (2018). An Investigation of the Distribution and Behavior of the Dark Rover Ant, *Brachymyrmex patagonicus* Mayr, in South Carolina. Clemson University.
- Calcaterra, L. A., Vander Meer, R. K., Pitts, J. P., Livore, J. P., & Tsutsui, N. D. (2007). Survey of *Solenopsis* Fire Ants and Their Parasitoid Flies (Diptera: Phoridae: Pseudacteon) in Central Chile and Central Western Argentina. *Annals of the Entomological Society of America*, 100(4), 512-521. [https://doi.org/10.1603/0013-8746\(2007\)100\[512:SOSFAA\]2.0.CO;2](https://doi.org/10.1603/0013-8746(2007)100[512:SOSFAA]2.0.CO;2)
- Cepeda-Pizarro, J., Pizarro-Araya, J., & Bravo-Naranjo, V. (s. f.). The assemblage of epigeal ants (Formicidae) inhabiting altered patches found in a latitudinal transect of coastal matorral of semiarid Chile. *IDESIA (Chile)*, 36(2).
- Errard, C., Ipinza Regla, J., & Hefetz, A. (2003). Interspecific recognition in Chilean parabiotic ant species. *Insectes Sociaux*, 50(3), 268-273. <https://doi.org/10.1007/s00040-003-0677-1>
- Fergnani, P. N., Sackmann, P., & Ruggiero, A. (2013). The spatial variation in ant species composition and functional groups across the Subantarctic-Patagonian transition zone. *Journal of Insect Conservation*, 17(2), 295-305. <https://doi.org/10.1007/s10841-012-9510-3>
- Fergnani, P., Sackmann, P., & Cuezco, F. (2008). Environmental determinants of the distribution and abundance of the ants, *Lasiophanes picinus* and *L. valdiviensis*, in Argentina. *Journal of Insect Science*, 8(1), 36. <https://doi.org/10.1673/031.008.3601>
- Fernandez, F. (2007). Two new South American species of *Monomorium* Mayr with taxonomic notes on the genus. *Memoirs of the American Entomological Institute*, 80(1), 128-145.
- Guerrero, R. J. (2021). Transfer of two South American ant species from *Tapinoma* Foerster 1850 to *Forelius* Emery 1888 (Hymenoptera: Formicidae: Dolichoderinae). *Zootaxa*, 4920(3). <https://doi.org/10.11646/zootaxa.4920.3.8>
- Ingram, K. K., Bernardello, G., Cover, S., & Wilson, E. O. (2006). The Ants of the Juan Fernández Islands: Genesis of an Invasive Fauna. *Biological Invasions*, 8(2), 383-387. <https://doi.org/10.1007/s10530-004-3973-4>
- Ipinza-Regla, J., Aldea, P., Pérez, M. E., & Morales, M. A. (2008). Closure of *Camponotus chilensis* (Spinola, 1851)(Hymenoptera:Formicidae) against *Reticulitermes flavipes* (Rollar, 1837)

- (Isoptera: Rhinotermitidae), under laboratory conditions. *Acta chilena de entomología*, 32(1-2), 43-48.
- Ipinza-Regla, J., Castro, L., Eissemann, R., & Morales, M. A. (2010). Factors influencing the distribution of nests of the Argentine ant *Linepithema humile* Mayr (Hymenoptera: Formicidae), in a foothills ecosystem of the central zone of Chile]. *Neotropical Entomology*, 39(5), 686-690. <https://doi.org/10.1590/s1519-566x2010000500002>
- Ipinza-Regla, J., Covacevich, A., Araya, J. E., Ipinza-Regla, J., Covacevich, A., & Araya, J. E. (2019). Hermetism variation in *Camponotus morosus* (Hymenoptera: Formicidae) with the age of homospecific intruding ants. *Chilean journal of agricultural & animal sciences*, 35(1), 90-97. <https://doi.org/10.4067/S0719-38902019005000204>
- Ipinza-Regla, J., Fernández, A. M., Morales, M. A., & Araya, J. E. (2017). Hermetism between *Camponotus morosus* Smith and *Linepithema humile* Mayr (Hymenoptera: Formicidae). *Gayana (Concepción)*, 81(1), 22-27. <https://doi.org/10.4067/S0717-65382017000100022>
- Ipinza-Regla, J., González, D., & Figueroa, G. (2015). Hormiga argentina *Linepithema humile* Mayr, 1868 (Hymenoptera: Formicidae) y su rol como posible vector de contaminación microbiana en una lechería de cabras *Capra hircus* Linnaeus, 1758 (Artiodactyla: Bovidae). *Archivos de medicina veterinaria*, 47(3), 317-323. <https://doi.org/10.4067/S0301-732X2015000300008>
- Ipinza-Regla, J., Olivares, A., & Araya, J. E. (2019). Potential of Water Extracts from *Reticulitermes Flavipes* on Control of *Solenopsis Gayi*. *Animal and Veterinary Sciences*, 6(6), Article 6. <https://doi.org/10.11648/j.av.s.20180606.12>
- Johnson, R. A. (2021). A taxonomic revision of South American species of the seed-harvester ant genus *Pogonomyrmex* (Hymenoptera: Formicidae). Part II. *Zootaxa*, 5033(1), 1-230. <https://doi.org/10.11646/zootaxa.5033.1.1>
- Johnson, R. A., & Moreau, C. S. (2016). A new ant genus from southern Argentina and southern Chile, *Patagonomyrmex* (Hymenoptera: Formicidae). *Zootaxa*, 4139(1), 1-31. <https://doi.org/10.11646/zootaxa.4139.1.1>
- Kelt, D. A., Meserve, P. L., & Gutiérrez, J. R. (2004). Seed removal by small mammals, birds and ants in semi-arid Chile, and comparison with other systems. *Journal of Biogeography*, 31(6), 931-942. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2699.2004.01045.x>
- Khaustov, A. A. (2017). Two new species of myrmecophilous scutacarid mites (Acari: Scutacaridae)

- from Chile. *Systematic and Applied Acarology*, 22(1), 115-124.
<https://doi.org/10.11158/saa.22.1.12>
- Lenoir, A., D'Etterre, P., Errard, C., & Hefetz, A. (2001). Chemical Ecology and Social Parasitism in Ants. *Annual Review of Entomology*, 46(Volume 46, 2001), 573-599.
<https://doi.org/10.1146/annurev.ento.46.1.573>
- Mackay, W., & Pacheco, J. (2013). The Systematics and Biology of the New World Thief Ants of the Genus *Solenopsis* (Hymenoptera: Formicidae) (1-501). Edwin Mellen Press.
<https://doi.org/10.13140/2.1.1126.1448>
- Moss, A. D., Swallow, J. G., & Greene, M. J. (2022). Always under foot: *Tetramorium immigrans* (Hymenoptera: Formicidae), a review. *Myrmecological News*, 32.
<https://www.biotaxa.org/mn/article/view/75908>
- Muñoz, A. A., & Cavieres, L. A. (2006). A multi-species assessment of post-dispersal seed predation in the central Chilean Andes. *Annals of Botany*, 98(1), 193-201.
<https://doi.org/10.1093/aob/mcl087>
- Oberski, J. T. (2024). Ultraconserved element (UCE) phylogenomics illuminates the evolutionary history and biogeography of *Dorymyrmex* pyramid ants. *Systematic Entomology*, n/a(n/a), 1-24. <https://doi.org/10.1111/syen.12658>
- Ortiz-Sepulveda, C., Van Bocxlaer, B., Meneses, A., & Fernández, F. (2019). Molecular and morphological recognition of species boundaries in the neglected ant genus *Brachymyrmex* (Hymenoptera: Formicidae): toward a taxonomic revision. *Organisms Diversity & Evolution*, 19. <https://doi.org/10.1007/s13127-019-00406-2>
- Stacey, L. M. (2011). The Impacts and Spread of The Argentine Ant (*Linepithema humile*, Mayr) Invasion in Coastal Sclerophyllous Forests of Chile. (Thesis for PhD), University of Washington.
- Torres Contreras, H., & Vásquez Salfate, R. (2007). Spatial heterogeneity and nestmate encounters affect locomotion and foraging success in the ant *Dorymyrmex goetschi*. 113(1), 71-86.
- Torres-Contreras, H. (2001). Antecedentes biológicos de hormigas presentes en Chile publicados en revistas científicas nacionales y extranjeras durante el siglo XX. *Revista chilena de historia natural*, 74(3), 653-668. <https://doi.org/10.4067/S0716-078X2001000300011>
- Torres-Contreras, H., & Canals, M. (2010). Effect of Colony, Patch Distance, And Trajectory Sense on Movement Complexity in Foraging Ants. *Journal of Insect Behavior*, 23(4), 319-328.

<https://doi.org/10.1007/s10905-010-9216-x>

- Torres-Contreras, H., & Vásquez, R. A. (2004). A field experiment on the influence of load transportation and patch distance on the locomotion velocity of *Dorymyrmex goetschi* (Hymenoptera, Formicidae). *Insectes Sociaux*, 51(3), 265-270. <https://doi.org/10.1007/s00040-004-0737-1>
- Valdivia, C. E., Orellana, J. I., & Morales-Paredes, C. (2018). Ant-Mediated Nectar Robbing from the Chilean Firetree *Embothrium coccineum* (Proteaceae): No Effect on Seed Production. *Annales Botanici Fennici*, 55(4-6), 217-226. <https://doi.org/10.5735/085.055.0403>
- Velásquez, N., Gómez, M., González, J., & Vásquez, R. A. (2006). Nest-Mate Recognition and the Effect of Distance from the Nest on the Aggressive Behaviour of *Camponotus chilensis* (Hymenoptera: Formicidae). *Behaviour*, 143(7), 811-824.