



UNIVERSIDAD DE CHILE
FACULTAD DE CIENCIAS
ESCUELA DE PREGRADO

Caracterización del nicho ecológico de dos especies de hormigas del litoral central de Chile.

Seminario de Título entregado a la Universidad de Chile en cumplimiento parcial de los requisitos para optar al Título de Biólogo con Mención en Medio Ambiente.

Paulina Andrea Hidalgo Guajardo

Director del Seminario de Título: Pablo Sabat Kirkwood

Codirector: Hugo Torres Contreras

Septiembre, 2022

Santiago – Chile



UNIVERSIDAD DE CHILE - FACULTAD DE CIENCIAS - ESCUELA DE PREGRADO

INFORME DE APROBACIÓN SEMINARIO DE TÍTULO

Se informa a la Escuela de Pregrado de la Facultad de Ciencias, de la Universidad de Chile que el Seminario de Título, presentado por la Srta.

Paulina Andrea Hidalgo Guajardo

Ha sido aprobado por la Comisión evaluadora y revisora, como requisito parcial, para optar al título profesional de Biología con Mención en Medio Ambiente.

Dr. Pablo Sabat Kirkwood
Director Seminario de Título

Dr. Hugo Torres Contreras
Codirector Seminario de Título

Comisión Revisora y Evaluadora

Dr. Rodrigo Vásquez Salfate
Presidente

Dra. Karin Maldonado Pacheco
Evaluadora

Santiago de Chile, septiembre de 2022

Dedicado a León, Selena & Irene con amor.

AGRADECIMIENTOS

Primero que todo agradecer a mi gran compañero de vida, mi querido León, que siempre me ha apoyado muchísimo en todos mis proyectos y a mis hermosas pequeñas por darme el espacio y entender que a veces mamá no tenía tiempo para jugar. Agradezco especialmente a mi mamá por estar presente con tu cariño en todo momento.

Infinitas gracias a mi tutor Pablo Sabat, por su gran paciencia, dedicación y por la entrega de conocimientos, tu apoyo fue fundamental para llegar a esta última instancia de mi carrera universitaria y a mi co-tutor Hugo Torres por tus palabras y correcciones que fueron precisas para dar término a este trabajo.

Agradezco a las personas que me apoyaron compartiendo sus experiencias y conocimientos en el laboratorio de Ecofisiología, especialmente a Karin, Mónica, Andrés y Lucas.

Por último agradecer al Center of Applied Ecology and Sustainability (CAPES) la oportunidad de realizar esta investigación y a CONICYT PIA/BASAL FB0002 y FONDECYT 1200386 por el financiamiento.

INDICE DE CONTENIDOS

Índice de Tablas	6
Índice de Figuras	7
Resumen	8
Abstract	10
1. Introducción	12
1.1. Nicho isotópico y su relación con el nicho ecológico	12
1.2. Bases del análisis de isótopos estables	13
1.3. Nicho isotópico y variabilidad ambiental en hormigas de un hábitat Mediterráneo	15
2. Hipótesis	18
3. Objetivos	19
3.1. Objetivo general	19
3.2. Objetivos específicos	19
4. Materiales y métodos	20
4.1. Sitio de estudio y especies	20
4.2. Captura de individuos	22
4.3. Análisis de Isótopos estables	23
4.4. Análisis estadístico	24
5. Resultados	25
5.1 Comparación interespecífica y estacional de la señal isotópica	25
5.2 Nicho Isotópico	27
5.2.1 Elipses	27
5.2.2 Áreas / grado de generalismo	29
5.2.3 Sobreposición del área de las elipses	30
6. Discusión	31
6.1. Marca isotópica de las hormigas	31
6.2. Nicho isotópico e interacción entre especies	33
7. Conclusiones	35
8. Bibliografía	36
9. Anexos	41

ÍNDICE DE TABLAS

Tabla 1: Resumen de los análisis de varianza univariados (ANOVA) de la marca isotópica de carbono ($\delta^{13}\text{C}$) y nitrógeno ($\delta^{15}\text{N}$) en dos especies de hormigas en el litoral de Chile central en dos estaciones del año (Primavera y verano).

Tabla 2: Sobreposición (%) del nicho isotópico (SEAb) para cada una de las especies, *Camponotus morosus* (Cm) y *Dorymyrmex goetschi* (Dg) y para cada estación (Verano y primavera).

Tabla 3: Valores obtenidos del análisis isotópicos de $\delta^{13}\text{C}$ y $\delta^{15}\text{N}$ para *Dorymyrmex goetschi*.

Tabla 4: Valores obtenidos del análisis isotópicos de $\delta^{13}\text{C}$ y $\delta^{15}\text{N}$ para *Camponotus morosus*.

ÍNDICE DE FIGURAS

Figura 1: Imagen satelital de obtenida de Google Earth de playa El Tabito, Región de Valparaíso, Chile.

Figura 2: Composición isotópica de carbono ($\delta^{13}\text{C}$, Promedio \pm DE) del tejido de dos especies de hormigas, *Camponotus morosus* y *Dorymyrmex goetschi*, durante las estaciones de primavera y verano.

Figura 3: Composición isotópica de nitrógeno ($\delta^{15}\text{N}$, Promedio \pm DE) del tejido de dos especies de hormigas, *Camponotus morosus* y *Dorymyrmex goetschi*, durante las estaciones de primavera y verano.

Figura 3: Elipses estándares estimadas por SIBER en R. Se ilustran los nichos isotópicos de dos especies de hormigas (*Camponotus morosus* y *Dorymyrmex goetschi*) en dos estaciones del año (Primavera y verano).

Figura 4: Área de las elipses estándares (SEAc) estimadas por SIBER en R, a partir de los valores de $\delta^{13}\text{C}$ y $\delta^{15}\text{N}$ para dos especies de hormigas (*Camponotus morosus* y *Dorymyrmex goetschi*) en dos estaciones del año (Primavera y verano).

RESUMEN

En el área de la entomología, el estudio de los isótopos estables en hormigas ha sido de gran ayuda para caracterizar su nicho ecológico. Los estudios de abundancia natural de isótopos estables son particularmente adecuados para el análisis de la ecología trófica de estos organismos cuyos hábitos de alimentación omnívora y su complejo comportamiento hacen difícil su caracterización. Se ha observado que las necesidades metabólicas de las hormigas suele completarse a través del consumo de carbohidratos de origen vegetal y de proteínas que consiguen depredando otros animales (principalmente artrópodos). Su ingesta puede ser muy heterogénea y variar en relación a condiciones ambientales y disponibilidad de recursos. En este trabajo se estudiaron dos poblaciones de diferentes especies de hormigas mediterráneas (*Camponotus morosus* y *Dorymyrmex goetschi*), cuyos nidos estaban ubicados en 33°27'00"S 71°40'00"O (Región de Valparaíso, Chile) analizándose la proporción de isótopos estables ($\delta^{13}\text{C}$ y $\delta^{15}\text{N}$) en individuos de ambas especies en dos estaciones contrastantes del año. El contenido de isótopos fue utilizado para conseguir información acerca del rol ecológico de estas dos especies de hormigas dentro de la comunidad y establecer si existía competencia entre ellas, además de predecir el origen de su fuente de alimentación e interpretar posibles variaciones en un contexto de competencia ecológica y estacionalidad de los recursos. Los resultados mostraron diferencias significativas para el $\delta^{13}\text{C}$ y $\delta^{15}\text{N}$ entre las dos especies. Además, se encontraron diferencias significativas entre estaciones, y solo para el $\delta^{13}\text{C}$ se encontró un efecto de interacción entre estación y especie. Además, se observó que *C. morosus* presenta los valores más enriquecidos en ^{13}C durante el verano, lo que difiere del resto de los grupos. Estas diferencias en *C. morosus* durante el verano podrían indicar que se está alimentando de una mezcla de recursos marinos

y terrestres. El análisis de $\delta^{15}\text{N}$, sugiere un cambio de nivel trófico entre especies y entre estaciones. *D. goetschi* está en un nivel trófico más alto, basándose en los mayores valores de $\delta^{15}\text{N}$ en comparación a los valores de *C. morosus*. Al comparar las áreas de las elipses obtenidas del análisis bayesiano, estas revelaron que *C. morosus* presenta sobreposición de sus áreas entre estaciones, por lo que se podría tratar de una especie generalista y su alimentación no presentaría mayores variaciones entre estaciones. En cambio, *D. goetschi*, prácticamente no presenta sobreposición entre las estaciones, lo que implicaría un grado de especialización y una diferencia importante en su dieta entre las estaciones. Tomando en conjunto nuestros resultados, es posible afirmar que ambas especies coexisten en este espacio sin presentar mayor competencia entre ellas, especialmente durante la temporada en que *D. goetschi* cambia sus hábitos alimenticios.

Palabras claves: Composición isotópica, isótopos estables, nicho isotópico, hormigas, *Dorymyrmex goetschi*, *Camponotus morosus*.

ABSTRACT

In the field of entomology, the study of stable isotopes in ants has been useful in characterizing their ecological niche. Studies of the natural abundance of stable isotopes are particularly suitable for the analysis of the nutritional ecology of these organisms whose omnivorous feeding habits and complex behavior make it difficult to characterize. It has been observed that the metabolic needs of ants are usually met through the consumption of carbohydrates of vegetable origin and proteins that they obtain by preying on other animals (mainly arthropods). Indeed, their resource use can be very variable following the changes in environmental conditions and availability of resources. In this study, two populations of different species of Mediterranean ants (*Camponotus morosus* and *Dorymyrmex goetschi*) were studied, whose nests were located at 33°27'00"S 71°40'00"W (Valparaíso Region, Chile), analyzing the content of stable isotopes ($\delta^{13}\text{C}$ and $\delta^{15}\text{N}$) in individuals of both species in two contrasting seasons of the year. The isotope proportion was used to obtain information about the ecological role of these two ant species within the community and to establish whether there was competition between them, in addition to predicting the origin of their food source and interpreting possible variations in a context of competition and resource seasonality. The results revealed a significant difference in $\delta^{13}\text{C}$ and $\delta^{15}\text{N}$ between the two species. In addition, significant differences were found between seasons for both isotopes and a significant effect of the interaction between season and species for $\delta^{13}\text{C}$. In addition, *C. morosus* exhibited more enriched values in ^{13}C during the summer, which differs from the rest of the groups. These differences in *C. morosus* during the summer could indicate that its feeding comprises a mixture of marine and terrestrial resources. The analysis of $\delta^{15}\text{N}$ suggests a change in trophic level between species and between seasons. *D. goetschi* is at a higher trophic level, based on higher $\delta^{15}\text{N}$

values compared to *C. morosus* values. When comparing the areas of the ellipses obtained from the Bayesian analysis, the results revealed that *C. morosus* overlaps its areas between seasons, so it could be considered as a generalist species and its feeding remains similar between seasons. On the other hand, *D. goetschi* practically did not exhibit ellipse overlapping between seasons, which would imply a degree of specialization and an important difference in its diet between seasons. Taking these results together, it is likely that both species coexist in this space without presenting considerable competition between them, especially during the season in which *D. goetschi* changes its feeding habits.

Keywords: Isotopic composition, stable isotopes, isotopic niche, ants, *Dorymyrmex goetschi*, *Camponotus morosus*.

1. INTRODUCCIÓN

1.1. Nicho isotópico y su relación con el nicho ecológico

El nicho ecológico las especies puede interpretarse como la suma de todas las interacciones que las unen en un ecosistema (Elton, 1927), en especial las interacciones tróficas de éstas (Leibold, 1995). Dado que las tasas de isótopos estables en los tejidos de los seres vivos derivan de todas las vías tróficas que culminan en ellos, estas relaciones pueden ser usadas para representar un nicho trófico en el que se encuentran estos individuos (Layman, 2007).

A su vez, determinar el rol funcional de una especie depende de poder cuantificar la dimensión de su nicho, el cual representa la riqueza y estabilidad de los recursos consumidos (Bearhop y col., 2004). Cuando los recursos son limitados, las especies coexistentes pueden sobreponer sus nichos en varios de sus ejes, pero deben diferir al menos en uno para evitar la exclusión competitiva (Hutchinson, 1957). Cuantificar nichos y la sobreposición de ellos entre especies es de especial interés para la ecología. Los avances y estudios en la ecología de isótopos estables han prestado poderosas herramientas para estudiar estas sobreposiciones (Newsome y col., 2007), mientras que los avances en las técnicas matemáticas han facilitado el incremento de la cuantificación de espacios de nichos dentro y entre comunidades (Jackson y col., 2011). En particular, las señales isotópicas de carbono ($\delta^{13}\text{C}$) proveen información acerca de la fuente de alimentación de los consumidores, identificando la base de las cadenas tróficas, en la que los productores primarios suelen aportar con estas biomoléculas, lo que genera una señal distintiva (Farquhar y col., 1989; Robinson, 2001). Por ejemplo, su caracterización indica las diferentes vías fotosintéticas usadas por las plantas en la base de la red (C3, C4 o CAM) al

fraccionarse el carbono durante la fotosíntesis, o por otros factores fisiológicos que permiten la diferenciación en el uso de plantas por parte de los herbívoros (DeNiro & Epstein, 1981). Las señales isotópicas de nitrógeno ($\delta^{15}\text{N}$) se asocian con el nivel trófico al que pertenecen los consumidores (Peterson & Fry, 1987). La variación isotópica en una población puede ser utilizada para caracterizar un nicho a través del espacio y el tiempo (Post, 2002), dando información valiosa sobre la composición y asimilación de la dieta en los tejidos (SyvÁranta & Jones, 2008). La combinación de ambas proporciones isotópicas ($\delta^{13}\text{C}$ y $\delta^{15}\text{N}$) puede ayudar a identificar la contribución de redes marinas o terrestres incorporadas en la dieta de los individuos y ayudar a estimar su posición trófica con mayor exactitud (Post, 2002).

1.2. Bases del análisis de isótopos estables.

En la naturaleza, los isótopos difieren de su forma más común incluyendo neutrones adicionales en su núcleo. Los isótopos más pesados son extremadamente menos abundantes que la forma normal (Sharp, 2007), y la tasa de isótopos estables puede expresarse usando la siguiente ecuación:

$$\delta X = [(R_{\text{Muestra}}/R_{\text{Standard}}) - 1] \times 1000(\text{‰})$$

Donde R_{Muestra} y R_{Standard} son los correspondientes cambios de isótopos pesados a ligeros.

La forma en que estos isótopos se incorporan al organismo depende de las vías metabólicas durante la asimilación, que suelen priorizar por las formas estables, resultando en una disminución de las formas pesadas entre el sustrato y el producto final. Estas tasas suelen ser más altas en tejidos metabólicamente activos (Tieszen y col., 1983; Freude & Blaser, 2016).

El análisis de isótopos estables es una herramienta bien desarrollada que puede ser usada para comprobar la estructura trófica de las especies e inferir su dieta a través de tasas isotópicas de carbono y nitrógeno (Tillber y col., 2007; Menke y col., 2010; Roeder & Kaspari, 2017).

La mayoría de los estudios que incluyen análisis de isótopos estables (SIA), se basan en las variaciones naturales de estas señales en los ecosistemas, pudiendo crear estimaciones de uso de hábitat (Post, 2002), evaluar relaciones tróficas (Santi-Júnior y col., 2018), estimar especialización de dietas (Martínez del Río & Sabat, 2009), evaluar el valor trófico de una especie (Spence & Rosenheim, 2005; Feldhaar y col., 2010), y otros tipos de relaciones entre la dieta y la tasa de depósito de isótopos en los tejidos animales, como el aumento en forma escalonada con cada nivel trófico (Minagawa & Wada, 1984; Fry, 1988) o en el caso de $\delta^{13}\text{C}$, el origen de la fuente primaria de carbono, que puede diferir visiblemente cuando esta es acuática o terrestre (Craig, 1953; Chisholm y col., 1982). En particular el SIA puede explorar relaciones de alimentación en sistemas donde la observación directa o los métodos tradicionales son complejos o difíciles de implementar (Hyodo, 2015; Quinby y col., 2007) y/o donde la respuesta de los individuos a las condiciones ambientales no es conocida (Norris y col., 2007).

1.3. Nicho isotópico y variabilidad ambiental en hormigas de un hábitat Mediterráneo.

Entender el grado de especialización o generalización en individuos y especies es importante, pues puede informar, por ejemplo, de problemas tan diversos como la evolución del uso de recursos en ambientes cambiantes (Bolnick y col., 2003; Emslie & Patterson, 2007). Según el principio de exclusión competitiva, si dos especies simpátricas utilizan recursos similares podría llegar a producir la extinción local de una de ellas (Hardin, 1960) o bien a una diferenciación total o parcial del nicho (Schoener, 1974). Además, el nicho trófico puede interpretarse como la tolerancia de una población a los niveles cambiantes de recursos, su habilidad para resistir la competencia y su respuesta a otros factores que puedan frenar su crecimiento (Freeman, 1983). Una población que pueda reproducirse en diversas circunstancias se dice que ocupa un nicho amplio y son comúnmente llamados generalistas. Las poblaciones con rangos más limitados de tolerancia pueden lograr altos rendimientos en situaciones particulares y se les denomina especialistas (Levins, 1968).

En Chile, la amplia zona costera que se extiende a lo largo de todo el territorio representa una gran importancia económica, por la extracción de recursos marinos, así como lugares estratégicos para puertos marítimos, uso residencial y recreacional. Todas estas actividades asociadas a la costa tienen un efecto importante en las comunidades de especies animales que allí habitan. A pesar de la gran extensión de la zona costera, el conocimiento de las especies terrestres que habitan en la zona de litoral es bastante reducido y la mayoría de los estudios ecológicos están centrados en especies de interés económico para el país. Aun cuando excepcionalmente se han realizados estudios de ecología isotópica en vertebrados terrestres (e.g., lagartos y

aves) (Fariña y col., 2008; Martínez del Río & Sabat, 2009), estudios de este tipo son menos frecuentes en invertebrados, en particular en hormigas.

En la playa El Tabito, (Región de Valparaíso, Chile), se ha observado la presencia de dos especies de hormigas, *Camponotus morosus* y *Dorymyrmex goetschi* que habitan en el suelo arenoso y parte de los roqueríos de la playa. Este sector costero está sometido a una serie de factores ambientales particulares, ya que la disponibilidad de agua continental es escasa, el suelo es esencialmente arenoso y presenta un componente rocoso importante en algunos lugares, se encuentra expuesto a la influencia del viento y a las mareas, todo lo cual transforma a este hábitat en una zona muy dinámica respecto a la fluctuación de factores abióticos.

Aparentemente, las hormigas se estarían alimentando de la escasa cobertura vegetal de la zona y de los restos de animales marinos que quedan en la playa después del periodo de bajamar. Cabe destacar que estas dos especies de hormigas presentan cercanía entre sus nidos y sobreposición de su ambiente de forrajeo, observándose una interacción constante entre individuos de ambas especies, lo cual posiblemente determina que estén compartiendo o compitiendo por los recursos del sector. En el caso de *C. morosus* y *D. goetschi*, la constancia en la oferta de recursos marinos y la variación estacional en la oferta de alimento de origen terrestre, probablemente influyan sobre la interacción entre ambas especies y, en particular, sobre la proporción de recursos tróficos marinos y terrestres que estas especies explotan. Si *C. morosus* y *D. goetschi*, son capaces de convivir en un ambiente común es posible que estén ocurriendo mecanismos ecológicos de partición de recursos, fenómeno que podría acentuarse en épocas de escasez de recursos terrestres, como es la época estival.

Como se mencionó, caracterizar la dieta de un organismo puede ser complejo, más aún para animales de pequeño tamaño corporal como las hormigas, que exhiben amplios y complejos comportamientos de forrajeo (Tillberg y col., 2006). De esta manera, el SIA puede representar una aproximación útil para comprender de mejor manera a estas especies y el lugar que ocupan en este ecosistema mediterráneo costero.

En este seminario, se caracterizó la composición isotópica de carbono y nitrógeno en la dieta de dos especies de hormigas que coexisten en la playa El Tabito. El estudio se realizó en dos estaciones contrastantes, final del verano y principio de primavera, de manera de poder caracterizar la variación estacional en la sobreposición del nicho isotópico.

2. HIPÓTESIS

Dado que las especies de hormigas *C. morosus* y *D. goetschi*, coexisten en un hábitat costero con disponibilidad de recursos de origen marino y terrestre, ambas especies efectúan una partición de recursos de su nicho ecológico. Esta partición de recursos depende de la disponibilidad de alimento y será mayor en la época seca en un ambiente costero con una marcada estacionalidad.

Se predice que ambas especies consumirán una proporción diferencial de presas marinas/ terrestres y/o que ambas especies consumirán en distintos niveles tróficos en ambas estaciones del año. En particular, la interacción entre ambas especies, caracterizada a través de la sobreposición del nicho isotópico entre estaciones, debiese disminuir en la temporada estival.

3. OBJETIVOS

3.1. *Objetivo general*

Contrastar la composición isotópica durante dos estaciones del año, entre dos especies de hormigas que coexisten en un ambiente de litoral mediterráneo, como un proxy de la dieta natural.

3.2. *Objetivos específicos*

Establecer las diferencias potenciales de la dieta entre ambas especies de hormigas e interpretar posibles variaciones en un contexto de competencia ecológica y estacionalidad de los recursos.

Evaluar la sobreposición del nicho isotópico para obtener información acerca del rol ecológico de dos especies de hormigas dentro de la comunidad y establecer si existe algún grado de competencia entre ellas.

Identificar el origen de los recursos base, para determinar si su dieta es efectivamente de origen marino o bien si existen otras fuentes de alimentación.

4. MATERIALES Y MÉTODOS

4.1. Sitio de estudio y especies

El sitio de estudio corresponde a la playa El Tabito, ubicada en la provincia de San Antonio en la Región de Valparaíso, Chile (33°27'00"S 71°40'00"O) (Figura 1). Según la clasificación climática de Köppen (citado en Donoso, 1981), el clima de este sector corresponde a templado cálido con lluvias invernales y gran nubosidad, y está determinado por corrientes marinas frías que barren las costas y los vientos del mar que moderan las temperaturas. Como consecuencia, este sitio posee pequeñas diferencias de temperatura durante el año y, en general, corresponde a una zona de lluvias moderadas de invierno y sequía en el verano. La temperatura de la corriente de Humboldt determina el clima, registrándose una temperatura media de 20°C en verano y 15°C en invierno. La diferencia media entre las temperaturas del día y la noche en invierno y verano es de 5°C. La humedad media relativa del aire en verano es de un 65%.



Figura 1. Imagen satelital de obtenida de Google Earth de playa El Tabito, Región de Valparaíso, Chile. Coordenadas geográficas (33°27'00"S 71°40'00"O).

Una de las especies estudiadas fue *Camponotus morosus* Smith 1858, perteneciente a la subfamilia Formicinae. Es una hormiga conspicua por su gran tamaño corporal (mayor a 1cm de longitud), coloración completamente negra y abundancia en el matorral esclerófilo de Chile Central (Torres-Contreras, 2001). En general, las especies de *Camponotus* son omnívoras, alimentándose de diversas materias vegetales, insectos y sustancias azucaradas secretadas por homópteros y plantas (Leviaux & Louis, 1975). No obstante, la proporción en que estos materiales son consumidos varía según la especie. En un estudio realizado por Grez y colaboradores (1986), en Chile Central en época estival mostraron que la dieta principal de *Camponotus morosus* corresponde principalmente a insectos. Un alto

porcentaje (90,8%) del total de invertebrados acarreados al nido, son restos de insectos o insectos enteros muertos. Sólo un 9,2% de los invertebrados correspondería a insectos vivos.

La segunda especie estudiada corresponde a *Dorymyrmex goetschi* Menozzi 1935, perteneciente a la subfamilia Dolichoderinae (Snelling & Hunt, 1975). Las obreras de esta especie tienen coloración roja en cabeza y tórax, abdomen negro y una masa corporal de 1.63 ± 0.01 mg (Torres-Contreras & Vásquez, 2004). Los nidos contienen un promedio de 300 obreras aproximadamente (Torres-Contreras & Canals, 2010). Estas hormigas construyen sus nidos en espacios abiertos sin vegetación arbórea o arbustiva, y la entrada del nido presenta unos característicos montículos de tierra producidos por los escombros retirados del interior por las hormigas (Torres-Contreras & Vásquez, 2004). Las hormigas de esta especie exhiben un forrajeo esencialmente solitario, pero algunas veces pueden exhibir un reclutamiento en grupo difuso (Torres-Contreras & Vásquez, 2007). El análisis de presas naturales transportadas al nido muestra que esta especie incorpora insectos a su dieta en un porcentaje de 27-47% (Torres-Contreras & Vásquez, 2004).

Dorymyrmex goetschi y *C. morosus* constituyen las especies de hormigas más comunes presentes en el sitio de estudio.

4.2. Captura de individuos

Por observaciones previas, se reconoce la existencia de las especies *C. morosus* y *D. goetschi* en el sitio de estudio. Para la recolección de muestras, se realizó un transecto longitudinal cercano al borde costero y cada 10 metros se recolectaron hormigas forrajeadoras provenientes de distintos nidos. La primera colecta de individuos se realizó el mes de septiembre de 2014 y la segunda captura se realizó

en el mes de marzo de 2015. Se capturó un total de 24 individuos de la especie *C. morosus* y 72 individuos de la especie *D. goetschi*. Las muestras fueron colectadas utilizando pinzas entomológicas y depositadas en tubos Eppendorf sin preservantes y colocadas en cubetas de hielo para su traslado al laboratorio de Ecofisiología Animal, de la Facultad de Ciencias, de la Universidad de Chile, ubicado en la comuna de Ñuñoa, Santiago. En el laboratorio, las hormigas fueron determinadas utilizando las claves de identificación de especies de Snelling y Hunt (1975). La especie de mayor tamaño corporal corresponde a *C. morosus*, y la especie más pequeña a *D. goetschi*. Las muestras fueron lavadas con un detergente suave y una mezcla de cloroformo/metanol y enjuagadas con agua destilada. Luego fueron secadas en una estufa durante 7 días a 60°C. Después de este proceso las muestras fueron enviadas a la Universidad de Nuevo México para su posterior análisis isotópico.

4.3. Análisis de Isótopos estables.

Los valores de isótopos de Carbono ($\delta^{13}\text{C}$) y nitrógeno ($\delta^{15}\text{N}$) fueron medidos con un analizador elemental Costech 4010 (Valencia, CA) en el Centro para Isótopos Estables de la Universidad de Nuevo México (Albuquerque, NM). Los valores de $\delta^{13}\text{C}$ y $\delta^{15}\text{N}$ son documentados usando notación delta estándar (δ) en partes por mil (‰) como:

$$\delta X = (R_{\text{muestra}}/R_{\text{estándar}} - 1)$$

donde R_{muestra} y $R_{\text{estándar}}$ son las proporciones del isótopo pesado a ligero de la muestra y la referencia (V-Pee Dee Belemnites (VPDB) para el carbono, y N atmosférico (AIR) para nitrógeno), respectivamente. La precisión analítica (SD) de mediciones en tejidos proteicos animales para $\delta^{13}\text{C}$ y $\delta^{15}\text{N}$ es de $\pm 0,2\text{‰}$.

4.4. Análisis Estadístico

Con los resultados de la composición isotópica individual, se realizaron análisis estadísticos que permitieron estimar diferencias interespecíficas en el uso de recursos tróficos. Con los valores individuales de $\delta^{13}\text{C}$ y $\delta^{15}\text{N}$ se realizó un análisis de varianza (ANOVA) de dos vías y una prueba de Tukey *a posteriori* para detectar diferencias específicas entre ambas especies, entre estaciones y el efecto de la interacción. Las firmas isotópicas individuales de carbono y nitrógeno se representaron en un espacio bivariado ($\delta^{13}\text{C}$ vs. $\delta^{15}\text{N}$), conocido como espacio isotópico o δ -espacio (Newsome y col., 2007). Se construyeron los nichos isotópicos utilizando los indicadores propuestos por Jackson y colaboradores (2011). Estos métodos permiten evaluar la amplitud del nicho de especies y poblaciones y realizar comparaciones con una base de inferencia estadística. En particular, como una alternativa a los polígonos convexos propuestos por Layman y colaboradores (2007), utilizamos las elipses estándar (SEA, por su sigla en inglés) para el análisis bivariado y así poder realizar inferencias sobre el nicho isotópico. Esta métrica (SIBER) posee varias ventajas sobre la de los polígonos convexos, especialmente cuando se utilizan muestras pequeñas o desiguales en tamaño corporal entre los grupos que se analizan. Para evaluar la variación temporal del nicho isotópico se estimó la distancia euclidiana entre los valores del centroide del δ -espacio de cada especie y para cada estación. Además, se caracterizaron los nichos isotópicos de las dos especies construyendo las áreas de elipses estándar (SEA) y la sobreposición de éstas mediante métodos Bayesianos, para esto se siguieron las recomendaciones propuestas por Jackson y colaboradores (2011), con respecto al mínimo de muestras por miembro de cada grupo (10) y las funciones Bayesianas provistas por ellos para el paquete estadístico R.

5. RESULTADOS

5.1 Comparación interespecífica y estacional de la señal isotópica

La marca isotópica de carbono ($\delta^{13}\text{C}$) fue significativamente afectada por el factor especie, estación y por la interacción entre especie y estación (Tabla 1). Al analizar los valores de $\delta^{15}\text{N}$, observamos que *C. morosus* presenta diferencias significativas entre ambas especies y entre estaciones, pero no un efecto de la interacción especie x estación. En este caso, *C. morosus* presentó en primavera los menores valores de $\delta^{15}\text{N}$ entre los cuatro grupos. En resumen, *C. morosus* se diferencia para el $\delta^{13}\text{C}$ y $\delta^{15}\text{N}$ en las dos estaciones del año respecto a los otros sets de datos (Figuras 2 y 3).

Tabla 1. Resumen de los análisis de varianza univariados (ANOVA) de la marca isotópica de carbono ($\delta^{13}\text{C}$) y nitrógeno ($\delta^{15}\text{N}$) en dos especies de hormigas en el litoral de Chile central en dos estaciones del año (primavera y verano).

Variable dependiente	Fuente de variación	Suma de Cuadrados	F	gl	p
$\delta^{13}\text{C}$	Especie	15,08	22,18	1	<,001
	Estación	11,51	16,93	1	<,001
	Especie x estación	3,36	4,94	1	0,031
	Error	29,90	-	44	-
$\delta^{15}\text{N}$	Especie	31,53	15,739	1	<,001
	Estación	35,54	17,741	1	<,001
	Especie x estación	1,17	0,585	1	0,448
	Error	88,13	-	44	-

El análisis *a posteriori* (prueba de Tukey) para el $\delta^{13}\text{C}$ reveló que *C. morosus* presenta mayores valores de $\delta^{13}\text{C}$ en verano, los que además difieren del resto de los grupos. Para el caso de *D. goetschi* los valores de $\delta^{13}\text{C}$ no presentaron diferencias significativas entre estaciones (test de Tukey, $P > 0,05$, Figura 2). Además, los grupos que corresponden a *C. morosus* en primavera y *D. goetschi* para ambas estaciones, tienen valores similares, cercanos todos a -24‰ . (Figura 2).

Para el caso de los valores de $\delta^{15}\text{N}$, se observó un efecto significativo de la especie y de la estación sobre el nitrógeno, pero no así la interacción (estación x especie) lo que revela que ambas especies responden de la misma manera a la estacionalidad (Figura 3).

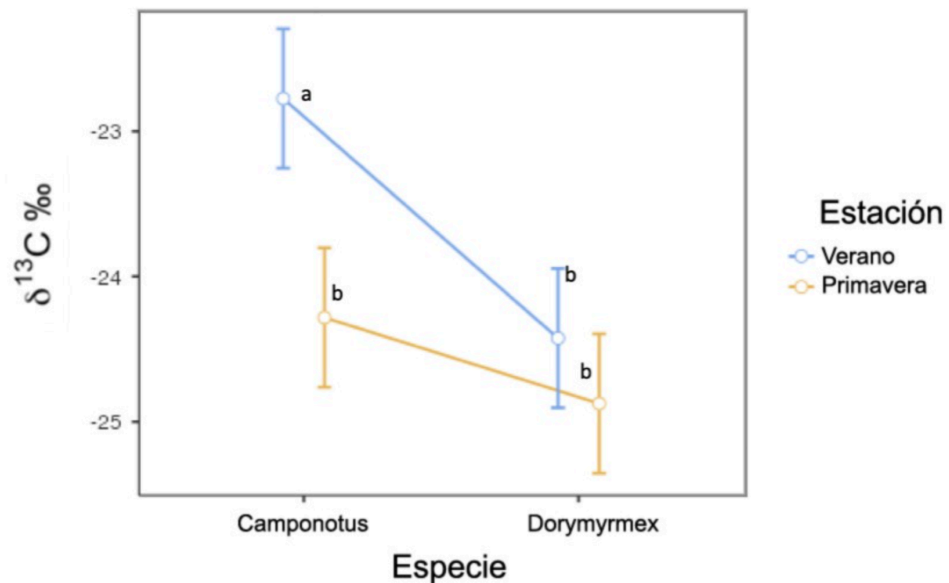


Figura 2. Composición isotópica de carbono ($\delta^{13}\text{C}$, Promedio \pm DE) del tejido de dos especies de hormigas, *Camponotus morosus* y *Dorymyrmex goetschi*, durante las estaciones de primavera y verano. Diferentes letras representan diferencias significativas entre los grupos luego de una prueba *a posteriori* de Tukey.

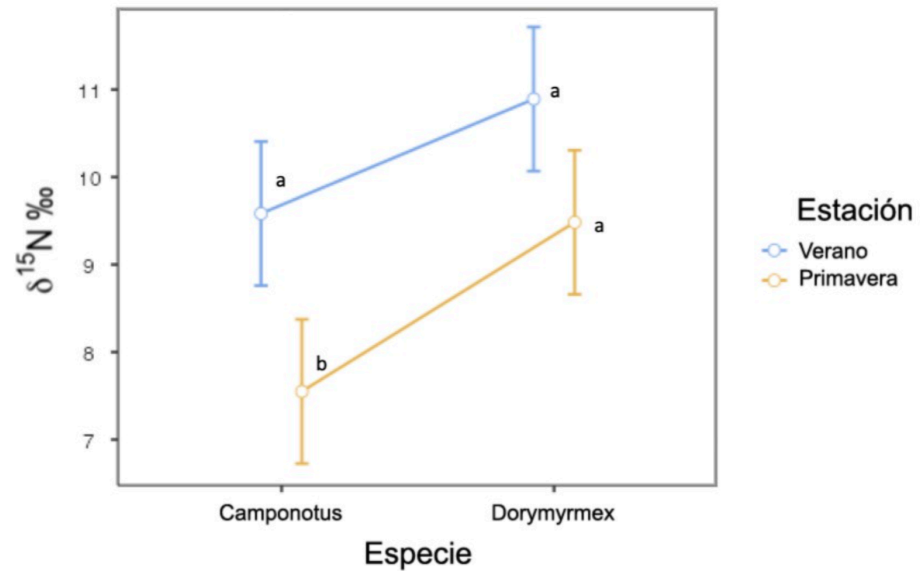


Figura 3. Composición isotópica de nitrógeno ($\delta^{15}\text{N}$, Promedio \pm DE) del tejido de dos especies de hormigas, *Camponotus morosus* y *Dorymyrmex goetschi*, durante las estaciones de primavera y verano. Diferentes letras representan diferencias significativas entre los grupos luego de una prueba *a posteriori* de Tukey.

5.2 Nicho Isotópico

5.2.1 Elipses estándar

El análisis bayesiano de las muestras reveló que *C. morosus* y *D. goetschi* presentan diferentes proporciones de $\delta^{13}\text{C}$ y $\delta^{15}\text{N}$ en las distintas estaciones del año. La elipse de la especie *C. morosus* en verano, se encuentra situada más hacia la derecha en el eje del carbono, en comparación a las otras elipses (Figura 4), ubicándose hacia los valores menos negativos de $\delta^{13}\text{C}$.

Al analizar las elipses respecto a las proporciones de $\delta^{15}\text{N}$, se observa que *D. goetschi* en verano, presenta valores más altos de nitrógeno en comparación a la estación de primavera.

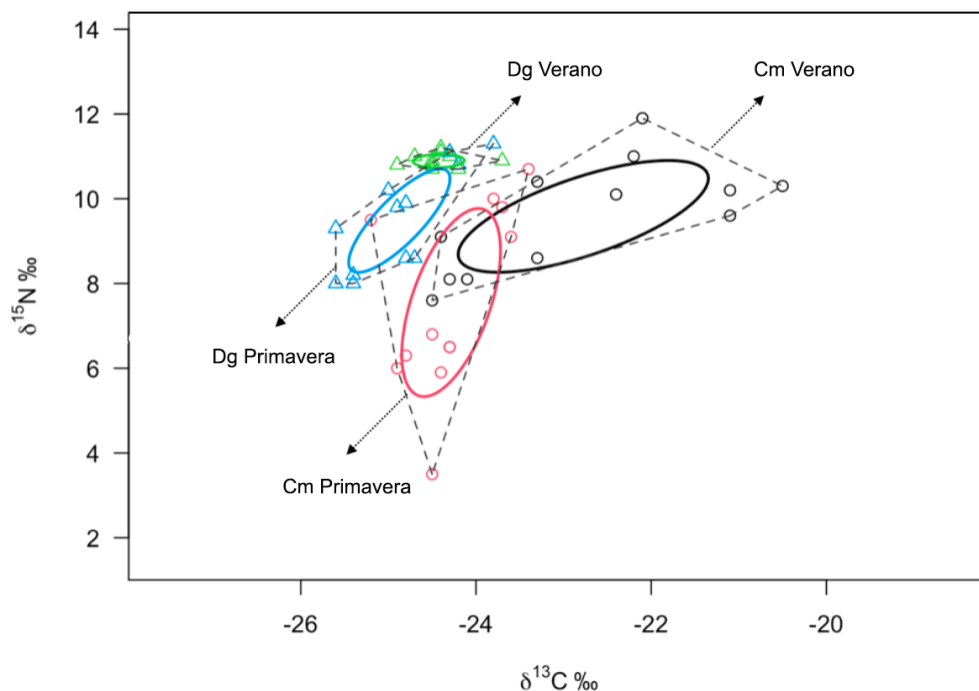


Figura 4. Elipses estándares estimadas por SIBER en R. Se ilustran los nichos isotópicos de dos especies de hormigas (*Camponotus morosus* y *Dorymyrmex goetschi*) en dos estaciones del año (primavera y verano). Las elipses representan anchos de nichos isotópicos del 40% (predeterminado SIBER) corregido por el tamaño de muestra pequeño (SEAc; Jackson y col. 2011). La elipse de color negro corresponde a *Camponotus morosus* en la estación verano (Cm verano), y la de color rojo a *Camponotus morosus* en la estación primavera (Cm primavera). *Dorymyrmex goetschi* en la estación verano (Dg verano) está representada por la elipse verde, y *Dorymyrmex goetschi* en la estación primavera (Dg primavera) por la elipse azul

5.2.2. Área de la Elipse y grado de generalismo

El análisis de la elipse estándar (SEAb) reveló que las mayores áreas de elipse corresponden a *C. morosus* en verano y en primavera; por lo tanto, *C. morosus* es más generalista en ambas estaciones en comparación a *D. goetschi*. El área más pequeña de elipse estándar corresponde a *D. goetschi* en la estación verano, presentando una dieta más especialista que *C. morosus*.

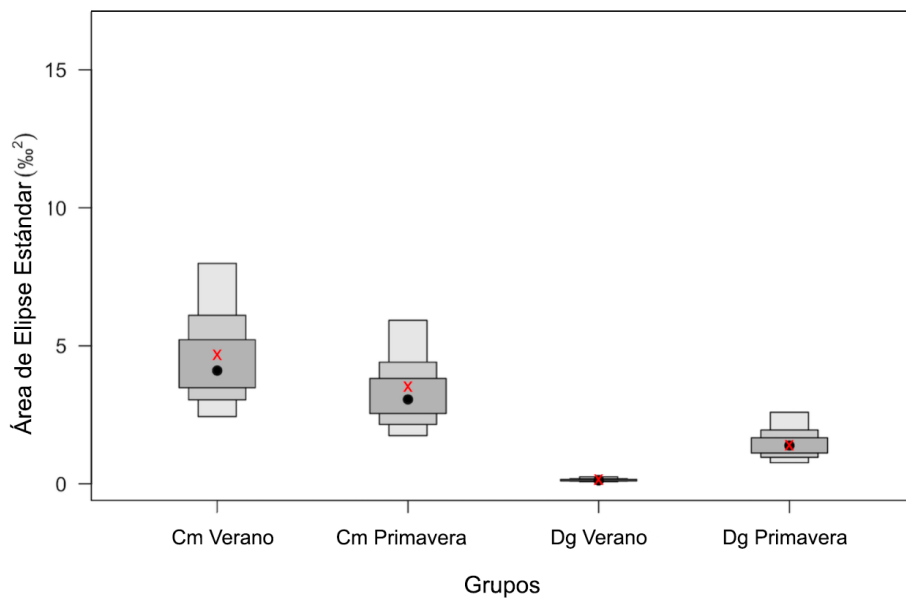


Figura 4. Área de las elipses estándares (SEAc) estimadas por SIBER en R, a partir de los valores de $\delta^{13}\text{C}$ y $\delta^{15}\text{N}$ para dos especies de hormigas (*Camponotus morosus* y *Dorymyrmex goetschi*) en dos estaciones del año (primavera y verano). Los intervalos de confianza están representados por cajas en un gradiente de color de gris oscuro a gris claro representando intervalos de confianza de 50%, 57% y 95% respectivamente. El área más pequeña de elipse corresponde a *Dorymyrmex goetschi* en verano (Dg verano).

5.2.3 Sobreposición del área de las elipses.

Los valores obtenidos de sobreposición fueron calculados en R (SIBER). Al comparar las elipses entre grupos se observa que la mayor sobreposición se encuentra entre *C. morosus* en verano y *C. morosus* en primavera (12,32%). Para *D. goetschi*, en ambas estaciones se obtiene un valor de 1,08% mostrando una leve sobreposición de las elipses. Y al comparar las distintas especies en la misma estación, la sobreposición es prácticamente cero.

Tabla 2. Sobreposición (%) del nicho isotópico (SEAb) para cada una de las especies, *Camponotus morosus* (Cm) y *Dorymyrmex goetschi* (Dg) y para cada estación (verano y primavera).

Comparación elipses	Sobreposición (%)
Cm verano / Cm primavera	12,32
Dg verano / Dg primavera	1,08
Cm verano / Dg verano	<0,1
Dg primavera / Cm primavera	<0,1

6. DISCUSIÓN

6.1. Marca isotópica de las hormigas

Las especies de hormigas estudiadas muestran un rango de $\delta^{15}\text{N}$ cercano al 10‰ para ambas especies en la estación de verano. *Camponotus morosus* presenta valores menores durante la primavera, cercanos a 7‰. (Tabla 3, Anexo). Si se asume una constante de enriquecimiento por cada nivel trófico del 3,4‰ (Minagawa & Wada, 1984; Post, 2002), esto podría indicar que durante esa temporada *C. morosus* este consumiendo en un nivel trófico inferior, lo que es congruente con la información disponible para este género de hormigas, reconocidas como herbívoras y con preferencias por líquidos azucarados como el néctar y secreciones azucaradas de áfidos que son empobrecidos en $\delta^{13}\text{C}$ y con valores de $\delta^{15}\text{N}$ cercanos a la base de la cadena trófica (Fry, 2006). Algunos estudios previos de isótopos estables en hormigas del género *Camponotus* muestran bajos niveles tróficos (Blüthgen y col. 2003; Fiedler y col., 2007; Ottonetti y col., 2008), pero estables entre estaciones (Platner y col., 2012). En el caso de la especie *C. morosus*, el valor superior de $\delta^{15}\text{N}$ durante el verano podría ser explicado por un cambio en su conducta de alimentación, por niveles de nitrógeno alterados debido a la presencia o falta de actividad endosimbiótica bacteriana (Davidson y col., 2003; Fiedler y col., 2007), o bien por un cambio en su dieta que incluya restos de otros animales e incluso excrementos de vertebrados (Grez y col., 1986). Este enriquecimiento en ^{15}N , podría también provenir de uratos de lagartijas, aves y otros animales, sugiriendo que *C. morosus* estaría aprovechando estos recursos para la alimentación de sus larvas (Curtis, 1985).

Se ha descrito que la sequedad ambiental presente en climas mediterráneos en la época estival induce en las plantas un cierre de sus estomas para evitar la evaporación y, en consecuencia, se enriquecen de $\delta^{13}\text{C}$ durante este período (Platner y

col., 2012). Esto podría contribuir al aumento en el valor de $\delta^{13}\text{C}$ durante el verano en ambas especies de hormigas. Sin embargo, las diferencias menores entre estaciones encontradas en *D. goetschi* sugiere que los cambios en $\delta^{13}\text{C}$ entre estaciones en *C. morosus* se deben a un cambio de dieta en esta última especie que contenga una fuente diferente de carbono, probablemente incluyendo carbono originado de plantas C4 (Fry, 2006).

No obstante, es razonable inferir que ambas especies de hormigas están consumiendo en una trama trófica cuya base son plantas C3, presentando niveles similares entre ellas y cercanos a -24‰ en primavera (Tablas 3 y Tabla 4, Anexo). *Camponotus morosus* presenta niveles levemente más enriquecidos en ^{13}C ($-22,8\text{‰}$), durante el verano lo que sugiere una fuente de alimentación adicional, quizás con presencia de plantas C4, las que presentan valores de $\delta^{13}\text{C}$ cercanas a -13‰ o incluso algas marinas que pueden alcanzar valores de $\delta^{13}\text{C}$ cercanos a los -19‰ (Fry, 2006).

Camponotus morosus en verano presenta una marca isotópica que indica un origen distinto de alimentación (Tabla 3 y Tabla 4, Anexo), con una mezcla desconocida de recursos y que requiere futuras investigaciones para poder describirla con más claridad. Sin embargo, el patrón isotópico de sus tejidos es consistente con la información de su conducta de alimentación, que sugiere que *C. morosus* sería generalista en su dieta (Grez y col., 1986), pero que tiene preferencias por secreciones azucaradas de áfidos, las cuales son ingeridas por las hormigas obreras en el campo y llevadas al nido en forma líquida dentro de su aparato digestivo (Curtis, 1985). Obviamente, esta observación no pudo respaldarse en forma cuantitativa debido a las características del método de estudio utilizadas. Es probable entonces que la proporción de los diferentes ítems en la dieta de esta especie de hormiga varíe en otras épocas del año, según cambie la oferta ambiental (Grez y col., 1986). En este sentido, el análisis de isótopos estables es limitado en su capacidad para describir con

precisión la dieta a una escala más fina (Cucherousset y col., 2012). De este modo, estudios adicionales y complementarios podrían ofrecer información más detallada de la dieta de estas especies de hormigas, por ejemplo, identificando el ADN de las presas en el contenido fecal o intestinal (Nielsen y col., 2018).

6.2. Nicho isotópico e interacción entre especies.

La sobreposición trófica indica dietas compartidas. Cuando esta sobreposición es sustancial, sugiere que los individuos están consumiendo la misma fuente de recursos (Wang y col., 2019). Sin embargo, en este estudio al comparar las elipses de las dos especies de hormigas en una misma estación, se observa que la sobreposición es prácticamente cero (Tabla 2), lo que sugiere que no habría una competencia significativa de recursos tróficos entre las dos especies en la misma estación. Por lo tanto, es posible que ambas especies coexistan en este espacio sin presentar mayor competencia por recursos tróficos entre ellas. Esto es apoyado por la ubicación de los nidos. *Camponotus morosus* presentaba nidos un poco más hacia el interior, en el sector de las dunas, en comparación a los nidos de *D. goetschi* que están construidos más cerca de la orilla de la playa.

Al analizar las áreas de las elipses se observa que *C. morosus* tiene mayores áreas en las dos estaciones en comparación a *D. goetschi* (Figura 4). *Camponotus morosus* al presentar un área mayor podría implicar un nicho trófico más amplio (Layman y col., 2007), y según la teoría de nichos se trataría de una especie más bien generalista (Freeman, 1983), y menos selectiva al momento de consumir recursos. Por el contrario, *D. goetschi*, al presentar un área menor podría implicar que presenta un nicho trófico más reducido y se trataría de una especie más selectiva o especialista.

Se ha documentado que, al escasear las fuentes de alimento, algunas especies pueden ampliar su dieta, reflejándose en un nicho trófico más amplio (mayor SEA), lo cual podría ser explicado por la teoría de forrajeo óptimo en la que este ensanchamiento del nicho trófico es una consecuencia de una reducida disponibilidad de alimentos, forzando a los consumidores a añadir recursos menos eficientes en su dieta (Calizza y col., 2017). Para *C. morosus*, también podría ser explicado por la escasez de néctar y secreciones azucaradas de áfidos durante la temporada seca o bien, por un cambio en las necesidades metabólicas debido a las demandas crecientes de nitrógeno debido al desarrollo de las larvas al comienzo del verano, lo que ha sido descrito para otras especies de hormigas (O'Grady y col., 2010). Otra posibilidad, que ayudaría a explicar esto, podría ser que muchas especies de hormigas se alimentan de forma oportunista (Holway y col., 2002).

En este sentido, las diferencias en la amplitud de nicho isotópico (trófico) encontrada entre ambas especies podrían además traer consecuencias sobre la respuesta de las hormigas frente a fenómenos asociados al cambio global, como es la introducción de especies invasoras. En efecto, hay estudios que sugieren que las especies de hormigas nativas suelen tener una estrategia de alimentación predatoria más especializada, por lo que serían más dependientes de fuentes de nitrógeno basada en animales (Probert & Ward, 2021), lo que podría ser una desventaja frente a otras especies invasoras más flexibles en su dieta (Snyder & Evans, 2006).

7. CONCLUSIONES

El análisis bayesiano de las muestras reveló que *C. morosus* y *D. goetschi* presentan diferentes proporciones de $\delta^{13}\text{C}$ y $\delta^{15}\text{N}$ en distintas estaciones del año. *Camponotus morosus* presenta valores menos negativos de $\delta^{13}\text{C}$ lo que podría indicar que se está alimentando de una mezcla de recursos marinos y terrestres; además, al presentar un área de elipse estándar mayor se trataría de una especie generalista y su alimentación no se diferencia tanto entre estaciones. La otra especie, *D. goetschi*, no presenta sobreposición de elipses lo que podría implicar un grado de especialización y una diferencia importante en su dieta entre estaciones. Al analizar en conjunto los resultados, es posible que ambas especies coexistan en este espacio sin presentar mayor competencia por recursos tróficos. A pesar de haber conseguido caracterizar el nicho isotópico de ambas especies y haber podido compararlo durante dos estaciones contrastantes, aún queda información por descubrir acerca de las fuentes de alimentación y el comportamiento de estas hormigas. Posibles estudios de marcas de DNA en su ingesta y de asimilación de aminoácidos, además de una posible línea base isotópica de otros miembros de la comunidad a la que pertenecen estas hormigas, podrían proporcionar antecedentes que permitan plantear preguntas interesantes acerca del papel ecológico que desempeñan estas especies en hábitats de playas de arena. Finalmente, sugerimos ampliar este tipo de estudios en el eje temporal, y así analizar el efecto del cambio climático y la intervención humana en este ecosistema costero teniendo en consideración que los estudios comparativos de partición de nichos tróficos dentro de comunidades de hormigas pueden develar diferencias en su ecología nutricional que a su vez podrían generar un impacto a mayor escala en la medida que incidan en los tamaños de sus colonias, la expansión de éstas y la relación con otras especies en sus ecosistemas.

8. BIBLIOGRAFÍA

- Bearhop, S., Adams, C. E., Waldron, S., Fuller, R. A., & MacLeod, H. (2004). Determining trophic niche width: a novel approach using stable isotope analysis. *Journal of animal ecology*, 73(5), 1007-1012.
- Bolnick, D. I., Svanbäck, R., Fordyce, J. A., Yang, L. H., Davis, J. M., Hulse, C. D., & Forister, M. L. (2003). The ecology of individuals: incidence and implications of individual specialization. *The American Naturalist*, 161(1), 1-28.
- Blüthgen, N., Gebauer, G., & Fiedler, K. (2003). Disentangling a rainforest food web using stable isotopes: Dietary diversity in species-rich ant community. *Oecologia*, 137, 426-435.
- Calizza, E., Costantini, M. L., Careddu, G., & Rossi, L. (2017). Effect of habitat degradation on competition, carrying capacity, and species assemblage stability. *Ecology and Evolution*, 7(15), 5784-5796.
- Chisholm, B. S., Nelson, D. E., & Schwarcz, H. P. (1982). Stable-carbon isotope ratios as a measure of marine versus terrestrial protein in ancient diets. *Science*, 216(4550), 1131-1132.
- Craig, H. (1953). The geochemistry of the stable carbon isotopes. *Geochimica et Cosmochimica Acta*, 3(2-3), 53-92.
- Cucherousset, J., Bouletreau, S., Martino, A., Roussel, J. M., & Santoul, F. (2012). Using stable isotope analyses to determine the ecological effects of non-native fishes. *Fisheries Management and Ecology*, 19(2), 111-119.
- Curtis, B. A. (1985). The dietary spectrum of the namib desert dune ant *Camponotus detritus*. *Insectes Sociaux*, 32(1), 78-85.
- Davidson, D. W., Cook, S. C., Snelling, R. R., & Chua, T. H. (2003). Explaining the abundance of ants in lowland tropical rainforest canopies. *Science*, 300(5621), 969-972.
- DeNiro, M. J., & Epstein, S. (1981). Influence of diet on the distribution of nitrogen isotopes in animals. *Geochimica et cosmochimica acta*, 45(3), 341-351.
- Donoso, C. (1981). Clasificación climática: Clasificación de Koppen. Chile. Santiago de Chile. Universidad Austral de Chile. P. 24-25.
- Elton, C. (1927). *Animal ecology*: London. Sidgwick and Jackson, London, UK.
- Emslie, S. D., & Patterson, W. P. (2007). Abrupt recent shift in $\delta^{13}\text{C}$ and $\delta^{15}\text{N}$ values in Adélie penguin eggshell in Antarctica. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 104(28), 11666-11669.

- Fariña, J. M., Sepulveda, M., Reyna, M. V., Wallem, K. P., & Ossa-Zazzali, P. G. (2008). Geographical variation in the use of intertidal rocky shores by the lizard *Microlophus atacamensis* in relation to changes in terrestrial productivity along the Atacama Desert coast. *Journal of Animal Ecology*, 458-468.
- Farquhar, G. D., Ehleringer, J. R., & Hubick, K. T. (1989). Carbon isotope discrimination and photosynthesis. *Annual review of plant physiology and plant molecular biology*, 40(1), 503-537.
- Feldhaar, H., Gebauer, G., & Blüthgen, N. (2010). Stable isotopes: past and future in exposing secrets of ant nutrition (Hymenoptera: Formicidae). *Myrmecological News*, 13(3), 13.
- Fiedler, K., Kuhlmann, F., Schlick-Steiner, B. C., Steiner, F. M., & Gebauer, G. (2007). Stable N-isotope signatures of central European ants—assessing positions in a trophic gradient. *Insectes Sociaux*, 54(4), 393-402.
- Freeman, J., Hannan, M. T. (1983). Niche width and the dynamics of organizational populations. *American journal of Sociology*, 88(6), 1116-1145.
- Freude, C. & Blaser, M. (2016) Carbon isotope fractionation during catabolism and anabolism in acetogenic bacteria growing on different substrates. *Applied and Environmental Microbiology*, 82, 2728– 2737.
- Fry, B. (1988). Food web structure on Georges Bank from stable C, N, and S isotopic compositions. *Limnology and oceanography*, 33(5), 1182-1190.
- Fry, B. (2006) *Stable isotope ecology*, Vol. 521. Springer, New York.
- Grez, A. A., Simonetti, J. A., & Ipinza-Regla, J. (1986). Hábitos alimenticios de *Camponotus morosus* (Smith, 1858)(Hymenoptera: formicidae) en Chile central. *Revista Chilena de Entomología*, 13, 51-54.
- Hardin, G. (1960). The Competitive Exclusion Principle: An idea that took a century to be born has implications in ecology, economics, and genetics. *Science*, 131(3409), 1292-1297.
- Holway, D. A., Lach, L., Suarez, A. V., Tsutsui, N. D., & Case, T. J. (2002). The causes and consequences of ant invasions. *Annual Review of Ecology and Systematics*, 181-233.
- Hutchinson, G. (1957). Concluding remarks. *Population Studies: animal ecology and demography*. Cold Spring Harbour Press, New York, pp 415-427.
- Hyodo, F. (2015). Use of stable carbon and nitrogen isotopes in insect trophic ecology. *Entomological Science*, 18(3), 295-312.
- Jackson, A. L., Inger, R., Parnell, A. C., & Bearhop, S. (2011). Comparing isotopic niche widths among and within communities: SIBER – Stable Isotope Bayesian Ellipses in R. *Journal of Animal Ecology*, 80, 595–602.

Layman, C. A., Arrington, D. A., Montaña, C. G., & Post, D. M. (2007). Can stable isotope ratios provide for community-wide measures of trophic structure?. *Ecology*, 88(1), 42-48.

Leibold, M. A. (1995). The niche concept revisited: mechanistic models and community context. *Ecology*, 76(5), 1371-1382.

Leviaux, J., Louis, D., (1975). La nutrition des fourmis tropicales II. Comportement alimentaire et regime de *Camponotus vividus* (Smith) (Hymenoptera: Formicidae) comparaison intragenerique. *Insectes Sociaux*, 22:391-404.

Levins R (1968) Evolution in changing environments: Some theoretical Explorations. Monogr Popul Biol, Princeton: Princeton University Press

Martínez del Río, C., Sabat, P., Anderson-Sprecher, R., & Gonzalez, S. P. (2009). Dietary and isotopic specialization: the isotopic niche of three *Cinclodes* ovenbirds. *Oecologia*, 161(1), 149-159.

Menke, S. B., Suarez, A. V., Tillberg, C. V., Chou, C. T., & Holway, D. A. (2010). Trophic ecology of the invasive argentine ant: spatio-temporal variation in resource assimilation and isotopic enrichment. *Oecologia*, 164(3), 763-771.

Minagawa, M. & Wada, E (1984). Stepwise enrichment of $\delta^{15}\text{N}$ along food chains: Further evidence and the relation between $\delta^{15}\text{N}$ and animal ages. *Geochimica et Cosmochimica acta*, 40, 1135-1140.

Newsome, S., del Río, C., Bearhop, S., Phillips, D. (2007) A niches for isotopic ecology. *Frontiers in Ecology and The Environment* 5: 429-436.

Nielsen, J. M., Clare, E. L., Hayden, B., Brett, M. T., & Kratina, P. (2018). Diet tracing in ecology: Method comparison and selection. *Methods in Ecology and Evolution*, 9(2), 278-291.

Norris, D. R., Arcese, P., Preikshot, D., Bertram, D. F., & Kyser, T. K. (2007). Diet reconstruction and historic population dynamics in a threatened seabird. *Journal of Applied Ecology*, 44(4), 875-884

O'Grady, A., Schmidt, O., & Breen, J. (2010). Trophic relationships of grassland ants based on stable isotopes. *Pedobiologia*, 53(4), 221-225.

Ottonetti, L., Tucci, L., Chelazzi, G., & Santini, G. (2008). Stable isotopes Analysis to assess the trophic role of ants in a Mediterranean agroecosystem. *Agricultural and Forest Entomology*, 10, 29-36.

Peterson, B. J., & Fry, B. (1987). Stable isotopes in ecosystem studies. *Annual review of ecology and systematics*, 293-320.

Platner, C., Piñol, J., Sanders, D., Espadaler, X. (2012). Tropic diversity in a Mediterranean food web-Stable isotope Analysis of an ant community of an organic citrus grove. *Basic and Applied Ecology*, 13, 587-596.

- Post, D.M. (2002) Using stable isotopes to estimate trophic position: Models, methods and assumptions. *Ecology*, 83, 703-718.
- Probert, A. F., Ward, D. F., Beggs, J. R., Bury, S. J., Hermans, S. M., Lear, G., & Stanley, M. C. (2021). High dietary niche overlap between non-native and native ant species in natural ecosystems. *Environmental Entomology*, 50(1), 86-96.
- Quinby, B. M., Creighton, J. C., & Flaherty, E. A. (2020). Stable isotope ecology in insects: a review. *Ecological Entomology*, 45(6), 1231-1246.
- Robinson, D. (2001). $\delta^{15}\text{N}$ as an integrator of the nitrogen cycle. *Trends in ecology & evolution*, 16(3), 153-162.
- Roeder, K. A., & Kaspari, M. (2017). From cryptic herbivore to predator: stable isotopes reveal consistent variability in trophic levels in an ant population. *Ecology*, 98(2), 297-303.
- Santi-Júnior, A.D., Botteon, V.W., Mastrangelo, T. & Moreira, M.Z. (2018) Trophic ecology of citrus pests based on stable isotope analysis. *Scientia Agricola*, 75, 504–508.
- Schoener, T. W. (1974). Resource Partitioning in Ecological Communities: Research on how similar species divide resources helps reveal the natural regulation of species diversity. *Science*, 185(4145), 27-39.
- Sharp, Z. (2007) Nitrogen. Principles of stable isotope geochemistry, 2nd edn, p. 242. Pearson education, London, UK.
- Snelling, R. R., & Hunt, J. H. (1975). The ants of Chile (Hymenoptera: formicidae). *Revista chilena de Entomología*, 9, 63-129.
- Snyder, W. E., & Evans, E. W. (2006). Ecological effects of invasive arthropod generalist predators. *Annual review of ecology, evolution, and systematics*, 95-122.
- Spence, K. O., & Rosenheim, J. A. (2005). Isotopic enrichment in herbivorous insects: a comparative field-based study of variation. *Oecologia*, 146(1), 89-97.
- SyvaRanta, J., & Jones, R. I. (2008). Changes in feeding niche widths of perch and roach following biomanipulation, revealed by stable isotope analysis. *Freshwater Biology*, 53(3), 425-434.
- Tieszen, L.L., Boutton, T.W., Tesdahl, K.G. & Slade, N.A. (1983) Fractionation and turnover of stable carbon isotopes in animal tissues: implications for $\delta^{13}\text{C}$ analysis of diet. *Oecologia*, 57, 32– 37.
- Tillberg, C. V., McCarthy, D. P., Dolezal, A. G., & Suarez, A. V. (2006). Measuring the trophic ecology of ants using stable isotopes. *Insectes sociaux*, 53(1), 65-69.
- 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: 653-668.

Torres-Contreras, H., & Vasquez, 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.

Torres-Contreras, H, Vásquez, R (2007). Spatial heterogeneity and nestmate encounters affect locomotion and foraging success in the ant *Dorymyrmex goetschi*. *Ethology*, 113: 76-86

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: 319–328

Wang, Y., Huan, Z., YuWei, C., Guangchun, L. (2019). Tropic niches width and overlap of three benthic living Fish species in Poyang Lake: a stable isotopes approach. *Wetlands* 39 (Suppl 1): S17-S23.

9. ANEXO

Tabla 3. Valores obtenidos del análisis isotópico de $\delta^{13}\text{C}$ y $\delta^{15}\text{N}$ para *Camponotus morosus*. Se obtuvieron 24 muestras en total. Los primeros 12 valores corresponden al análisis isotópico de ^{13}C y $\delta^{15}\text{N}$ obtenidos en el mes de marzo (verano) y los siguientes 12 valores corresponden a la misma especie obtenidos en el mes de septiembre (primavera).

Muestra	$\delta^{13}\text{C}$	$\delta^{15}\text{N}$
C1M	-22,4	10,1
C2M	-24,5	7,6
C3M	-24,1	8,1
C4M	-21,1	10,2
C5M	-22,2	11,0
C6M	-23,3	10,4
C7M	-23,3	8,6
C8M	-21,1	9,6
C9M	-24,4	9,1
C10M	-24,3	8,1
C11M	-20,5	10,3
C12M	-22,1	11,9
C1S	-25,2	9,5
C2S	-24,3	6,5
C3S	-24,9	6,0
C4S	-24,5	3,5
C5S	-23,6	9,1
C6S	-24,4	5,9
C7S	-23,4	10,7
C8S	-23,8	10,0
C9S	-24,3	6,5
C10S	-23,7	9,8
C11S	-24,8	6,3
C12S	-24,5	6,8

Tabla 4. Valores obtenidos del análisis isotópico de $\delta^{13}\text{C}$ y $\delta^{15}\text{N}$ para *Dorymyrmex goetschi*. Se obtuvieron 24 muestras en total. Los primeros 12 valores corresponden al análisis isotópico de $\delta^{13}\text{C}$ y $\delta^{15}\text{N}$ obtenidos en el mes de marzo (verano) y los siguientes 12 valores corresponden a la misma especie obtenidos en el mes de septiembre (primavera).

Muestra	$\delta^{13}\text{C}$	$\delta^{15}\text{N}$
D1M	-24,5	10,9
D2M	-24,4	11,2
D3M	-24,5	10,8
D4M	-24,4	11,1
D5M	-24,3	11,0
D6M	-24,5	10,8
D7M	-24,7	11,0
D8M	-24,9	10,8
D9M	-23,7	10,9
D10M	-24,5	10,8
D11M	-24,5	10,7
D12M	-24,2	10,7
D1S	-23,8	11,3
D2S	-24,7	8,6
D3S	-24,2	10,8
D4S	-25,4	8,2
D5S	-25,6	9,3
D6S	-24,9	9,8
D7S	-25,4	8,0
D8S	-25,0	10,2
D9S	-24,3	11,1
D10S	-25,6	8,0
D11S	-24,8	8,6
D12S	-24,8	9,9