

Université de Montréal

Améliorer les modèles génératifs des structures de réseaux trophiques avec la pondération de la
stabilité

Par

Valentine Volz

Sciences Biologiques, Faculté des Arts et des Sciences

Mémoire présenté en vue de l'obtention du grade de maîtrise
en sciences biologiques, option recherche

Août 2022

© Valentine Volz, 2022

Université de Montréal

Unité académique : Sciences biologiques, Faculté Arts et Sciences

Ce mémoire intitulé

**Améliorer les modèles génératifs des structures de réseaux trophiques avec la pondération de
la stabilité**

Présenté par

Valentine Volz

A été évalué par un jury composé des personnes suivantes

Marie-Hélène Brice

Présidente-rapporteuse

Timothée Poisot

Directeur de recherche

Éric Harvey

Membre du jury

Résumé

Nous pouvons trouver des propriétés structurelles similaires dans presque tous les réseaux trophiques (ensemble d'interactions de prédation). L'existence de ces invariants suggère qu'il serait possible, pour chaque réseau trophique, de déterminer des paramètres généraux qui décrivent sa structure. Il serait également possible de faire le cheminement inverse, soit à partir de paramètres généraux, d'obtenir une structure de réseau qui respecte ces invariants. C'est ainsi que fonctionnent les modèles génératifs, qui prédisent une structure à partir de paramètres généraux. Cependant, les modèles génératifs peuvent générer des structures de réseau qui diffèrent des données empiriques, parce qu'ils intègrent différentes hypothèses sur les mécanismes qui façonnent les réseaux trophiques, et donc sur les paramètres généraux qui doivent être utilisés. Dans ce mémoire, j'étudie l'effet de la pondération de la stabilité à l'aide du paramètre σ (écart-type maximum des forces d'interactions qu'il ne faut pas dépasser si l'on veut que le réseau d'espèces reste stable) sur la distribution des propriétés de réseau obtenues par différents modèles génératifs. En effet, en donnant une plus grande importance aux réseaux dont la structure est *a priori* stable (potentiellement plus proche de celles retrouvées dans la nature) on pourrait corriger les prédictions des modèles en rapprochant leurs résultats des données empiriques. Le principe de correction fait ici référence à l'utilisation des probabilités par les modèles génératifs : la correction est la modification de ces probabilités en faveur des réseaux stables afin qu'ils soient sur-représentés dans les données générées. Notre hypothèse est donc que la pondération de la stabilité pourrait améliorer les prédictions des modèles génératifs. Les modèles génératifs étudiés ici sont les modèles de cascade, de niche et de hiérarchie emboîtée. Notre principale conclusion est que, de manière contre-intuitive, la pondération de la stabilité n'améliore pas la

différence entre les structures de réseaux empiriques et celles des réseaux générés par les modèles. Nos résultats montrent que pour les réseaux étudiés, la plus grande différence entre les réseaux trophiques modélisés par les modèles génératifs et les réseaux empiriques est la nature du modèle et non la correction par la pondération de la stabilité. Cela suggère que ces modèles prédisent la structure à partir d'un nombre de paramètres insuffisants, où de paramètres ne représentant qu'une fraction de la structure du réseau. Le modèle de niche présente la prédiction la plus proche des données empiriques, mais seulement pour les réseaux comptant jusqu'à 20 espèces. Cette étude souligne donc le long chemin qu'il nous reste à parcourir avant de pouvoir représenter les réseaux trophiques de façon réaliste à partir de modèles génératifs simples.

Mots-clés : Réseaux écologiques, réseaux trophiques, stabilité, paramètres structuraux, modèles génératifs

Abstract

We can find similar structural properties in almost every food web. The existence of these invariants suggests that it could be possible for each food web to determine general parameters. The reverse case also works, i.e. from general parameters, to obtain a network structure. This is how generative models work, they predict a structure from general parameters. However, the network structures obtained from generative models differ from empirical data, because they incorporate different assumptions about the mechanisms that shape food webs and thus the general parameters used. In this study, I'll investigate the effect of weighting stability using the sigma parameter (maximum standard deviation of interaction forces that should not be exceeded if the species network is to remain stable). I'm studying its effect on the distribution of network properties obtained by different generative models. Indeed, by giving greater importance to networks whose structure is stable, one could correct the predictions of the models by bringing their results closer to the empirical data. The correction is the modification of these probabilities in favor of stable networks so that they are more easily chosen by the model. Our hypothesis is therefore that weighting stability could improve the predictions of the cascade, niche and nested hierarchy models. Our main conclusion is that stability weighting does not improve the difference between empirical and model-generated network structures. Our results show that for the networks studied, the biggest difference between food webs modeled by generative models and empirical networks is the nature of the model and not the correction by stability weighting. This suggests that these models predict structure from an insufficient number of parameters or from parameters that represent only a fraction of the network structure. The niche model shows the closest prediction to the empirical data, but only for networks with up to 20 species. This study highlights the long way to go before we can realistically represent food webs using generative models.

Keywords : Ecological networks, food web, stability, structural parameters, generative model

Table des matières

Résumé.....	3
Abstract.....	5
Table des matières.....	6
Liste des tableaux	8
Liste des figures	9
Remerciements	10
Chapitre 1 : Introduction générale.....	11
Mise en contexte.....	11
Modèles génératifs.....	12
Stabilité	15
Problématiques.....	16
Objectifs et Méthodes	18
Chapitre 2: Article	20
Improving generative models of food-web structure using stability weighting.....	20
Introduction	22
Methods	25
Modeling the structure of the network.....	25
Modeling interactions	26
Stability	27
Simulations	29
Results and Discussion.....	30
The effect of the type of model is stronger than the stability weighting on cannibalism and omnivory index.	30

The effect of the type of model is stronger than the stability weighting on Top, intermediate and basal species index	32
The effect of the type of model is stronger than the stability weighting on vulnerability and generality index	35
Conclusion	37
References	39
<i>Chapitre 3 : Conclusion générale</i>	<i>44</i>
<i>Références générales</i>	<i>48</i>

Liste des tableaux

Tableau 1. – Parameters of Williams & Martinez (2000) which estimate the main characteristics of the structure of a network.

Tableau 2. – Details of the number of species, the number of networks and the number of replicates used in the simulations.

Liste des figures

Figure 1- A) Illustration of the cascade model B) Illustration of the niche model 3. C) Illustration of the nested hierarchy

Figure 2- A) Illustration of the cascade model B) Illustration of the niche model 3. C) Illustration of the nested hierarchy

Figure 3- Cannibalism and omnivory index in the cascade, the niche and the nested hierarchy model for networks from 5 to around 100 species

Figure 4- Cannibalism and omnivory index in the cascade, the niche and the nested hierarchy model for networks from 5 to around 100 species

Remerciements

Ma maîtrise a été une expérience complexe dû à la pandémie. J'y ai tout de même grandement appris sur la recherche, le fonctionnement d'un laboratoire et l'écologie.

Pour cela, j'aimerais tout d'abord remercier Timothée Poisot de m'avoir accueillie dans son équipe de recherche, pour sa flexibilité concernant mon projet et sa supervision tout au long de ma maîtrise. Merci de m'avoir offert l'opportunité de réaliser une maîtrise et de m'avoir fait vivre cette expérience de recherche.

Je remercie également toute l'équipe du laboratoire Norma, Gabriel, Salomé, Francis, Samuel, Mathilde, Alice, Maria, Tanya, Camille et Kari, pour vos conseils, cours et au soutien que vous m'avez apporté. J'aimerais en particulier remercier Gabriel et Norma. Norma pour ton support moral tout au long de ma maîtrise et Gabriel pour ton aide sans laquelle il m'aurait été difficile de finir.

Chapitre 1 : Introduction générale

Mise en contexte

Patten (1978) et Ulanowicz (1980) sont parmi les premiers à avoir parlé du lien entre l'étude des réseaux et l'écologie. En effet selon eux, l'étude des communautés sous forme de réseaux permettrait d'étudier les contraintes écologiques sur l'assemblage des communautés. Cependant, en étudiant les espèces et leurs interactions, les écologistes ont dû faire face à différentes problématiques. Tout d'abord les problématiques qui relèvent de l'identification des mécanismes permettant la mise en place et la conservation d'un système d'interactions, soit un réseau d'interaction (Gonzalez, 2020; McCann, 2000). Ensuite, les problématiques qui relèvent de l'observation de traits structuraux généraux à travers les réseaux d'interaction (Williams & Martinez, 2000). Les interactions des réseaux peuvent être de différents types, antagoniste ou mutualistes par exemple. Les interactions trophiques (soit de consommation) en sont des antagonistes (Pimm, 1979), celles de pollinisations des mutualistes (Bascompte, 2009). Les interactions trophiques forment ensemble un réseau trophique. Les premières mentions de réseaux trophiques remontent au XIXe siècle avec Camerano (1880). Pour étudier un réseau, la théorie des graphes est généralement utilisée. Cette théorie décrite par plusieurs auteurs, tel que Bang-Jensen et Gutin, (2002), Proulx (2005) et Lesne (2006), consiste à représenter un réseau sous forme de graphe où les espèces sont des nœuds reliés entre eux par des liens (interactions). Cette représentation permet d'étudier les réseaux d'une autre manière que la collecte de données empiriques et de calculer des propriétés propres à leur graphes (Estrada & Bodin, 2008). Bien que les

outils pour décrire les réseaux soient présents, le recensement des espèces et de leurs interactions rencontre des obstacles. En effet, les différences dans l'effort de recensement influencent grandement les résultats des études (Martinez *et al.*, 1999). La loi d'échelle entre les espèces et les liens (« *Link-species scaling law* ») peut illustrer ce phénomène. Cette loi indique que le nombre d'interaction dans un réseau trophique augmente lentement en comparaison à l'augmentation du nombre d'espèces. Il a été ensuite démontré par Paine (1988) que cette augmentation disproportionnée des interactions par rapport aux espèces n'était dû qu'au manque d'effort de recensement dans les réseaux trophiques de grande taille, invalidant ainsi cette loi. Les programmes de suivi ou de recensement peuvent également être limité au niveau du financement (Caughlan & Oakley, 2001). C'est face à ces problématiques que les modèles génératifs pourraient prendre la relève. En effet, modéliser les réseaux au lieu de les recenser pourrait économiser du temps, de l'argent et de cette manière accélérer les études sur réseaux trophiques. Cela représenterait un avantage en particulier dans le contexte du réchauffement climatique où le temps représente une grande problématique. Une des premières étapes de la modélisation d'un réseau et de déterminer sa structure et pour cela il existe différents modèles génératifs de structure (Williams & Martinez, 2000).

Modèles génératifs

Plusieurs modèles permettent de déterminer une structure pour un réseau trophique à partir de paramètres généraux. Dans cette étude, nous allons utiliser trois modèles génératifs: le modèle en cascade (Cohen, 1990), le modèle de niche (Williams & Martinez, 2000) et le modèle de hiérarchie emboîtée (Cattin *et al.*, 2004). Chacun utilise différents paramètres clés du réseau tirés d'une hypothèse sur les mécanismes impliqués dans la structure des réseaux trophiques.

Cohen (1990) détermine le premier modèle génératif, le modèle de cascade. Il modélise le réseau comme une cascade ou une hiérarchie, où les espèces prédatent celles inférieures hiérarchiquement, et sont prédatées par des espèces supérieures hiérarchiquement. Selon Pimm (1991), il prédit correctement la moyenne et la variance de la fraction d'espèces apicales, intermédiaires et basales. Ensuite arrive le modèle de niche qui détermine les interactions prédatrices de chaque espèce en fonction de sa position dans la niche (Gravel *et al.* 2013). Cette théorie est basée sur la relation entre le choix de la proie avec la taille du prédateur (Williams & Martinez, 2000). Enfin, Cattin *et al.* (2004) présente le modèle de hiérarchie emboîtée qui intègre le principe de discontinuité du régime alimentaire contrairement au modèle de niche qui considère tous les régimes continus. En effet, dans la nature, les régimes alimentaires des espèces sont souvent discontinus, soit non descriptible avec uniquement une dimension de niche. La dimension de niche fait référence au trait de la proie qui permet au prédateur de la sélectionner. Pour réaliser cela, le modèle considère les contraintes phylogénétiques et d'adaptation qui augmentent ainsi le nombre de dimension des niches des espèces étudiées. C'est pourquoi, dans le modèle, chaque groupe de consommateurs a son groupe de proies défini. Cette restriction illustre les contraintes phylogénétiques, adaptatives ou encore géographiques auxquelles font face les espèces dans des conditions naturelles. Pour chacun de ces modèles de structure de réseau, une estimation du nombre d'interaction, L , en fonction du nombre d'espèces, S est nécessaire (MacDonald *et al.* 2020). Ces données peuvent être tirées de réseaux empiriques. Cela nous permet de comparer les réseaux générés par les modèles à ceux empiriques avec les mêmes L et S et ainsi de tester l'efficacité des modèles à produire des réseaux réalistes. Sinon, si le but est de générer un réseau à partir de S uniquement, soit de rendre les modèles génératifs autonome des données empiriques (à

l'exception de S), il est possible d'utiliser des modèles qui prédisent le nombre de liens à partir du nombre d'espèces. Le modèle des liens flexibles de MacDonald et *al.* (2020) par exemple. Cette optique est en fait l'objectif final de cette étude, soit que les modèles génératifs prennent la relève des données empiriques afin de faciliter l'étude de réseaux trophiques ainsi que leur conservation. Pour cela, il faudrait que les modèles génératifs prédisent des réseaux trophiques le plus réaliste possible. Cependant, les modèles génératifs ont leurs limites. En effet, selon Allesina et *al.* (2008) parmi le modèle de cascade, de niche ou de hiérarchie emboîtée, aucun n'arrive à prédire correctement les interactions dans les réseaux qu'ils étudient. Certaines interactions ne seraient pas prédites par les modèles, tel que les interactions de cannibalisme, ou les interactions où une espèce d'un niveau trophique inférieur prédate une espèce d'un niveau trophique supérieur. Une solution pourrait être de les améliorer ou les corriger. C'est ce qu'Allesina (2008) a entrepris, avec une version améliorée du modèle de niche. Son modèle de potentiel minimum intègre le concept d'intervalité en instaurant des «gaps» dans le pool de proies des prédateurs; pour cela il introduit le concept de liens interdits. Ces liens font en fait référence aux restrictions phylogénétiques et adaptatives qui empêchent un prédateur d'interagir avec une proie. Ainsi chaque prédateur a un groupe de proies et le nombre est ensuite limité par une probabilité prenant en compte les liens interdits. Une version généralisée du modèle de niche a également été proposée par Stouffer et *al.* (2006) basée sur des « proies satellites » qui sortaient du groupe de proies assignées pour chaque prédateur. Cependant cette proposition n'a pas eu de résultats concluants. Dans cette étude nous allons proposer une nouvelle façon de corriger les modèles génératifs.

Stabilité

La stabilité est un trait structurel important des réseaux trophiques. En effet, comprendre ce qui permet à un réseau d'être viable, et de ce fait stable, signifie comprendre également la structure et les mécanismes qui permettent d'atteindre cet équilibre (Rooney et *al.*, 2008). C'est pourquoi nous avons trouvé intéressant d'étudier ce paramètre dans l'optique de corriger les modèles génératifs. Cependant, ce trait cause de nombreux débats. Pendant longtemps, l'hypothèse principale était que la complexité de la structure stabilisait le réseau (MacArthur, 1955; Hutchinson, 1959; Pimentel, 1961). La complexité est représentée par la connectance, soit la probabilité qu'une paire d'espèces interagissent dans un réseau May (1973). Pour MacArthur (1955) et Hutchinson (1959), un réseau complexe, soit plus diversifié, donnerait plus facilement la possibilité aux mécanismes écologiques et évolutifs de faire effet et donc de stabiliser le réseau. Pour Pimentel (1961) un réseau complexe donnerait en premier plus de ressources pour les parasites et les prédateurs permettant ainsi de stabiliser le système. Pour MacArthur (1955) et Hutchinson (1959), un réseau complexe, soit plus diversifié, donnerait plus facilement la possibilité aux mécanismes écologiques et évolutifs de faire effet et donc de stabiliser le réseau. Pour MacArthur (1955), cela se traduit par un régime plus restreint et plus efficace pour les transferts d'énergie dans le réseau. Pour Hutchinson (1959) cela se traduit par une plus grande hétérogénéité dans les phénotypes des espèces et donc plus d'opportunités pour la sélection naturelle de faire son effet. Loreau et De Mazancourt (2013) ont identifié trois mécanismes par lesquels la biodiversité d'un réseau pourrait conduire à sa stabilité : premièrement, la différence dans la réponse des espèces aux changements environnementaux; ensuite, la différence dans la vitesse à laquelle les espèces répondent aux perturbations; et enfin, la réduction des forces d'interactions. Cependant,

cette étude se base uniquement sur les interactions compétitives. D'autres types d'interactions seraient importantes à considérer, notamment la prédation. L'article de Chesson & Kuang (2008) mentionne l'importance de ces deux types d'interactions : la prédation et la compétition affectent le maintien de la diversité de la même manière et peuvent également interagir entre elles.

C'est en 1973 que May détermine que la complexité déstabilise les réseaux trophiques. Selon lui, la complexité augmenterait avec le nombre d'espèces, le nombre d'interaction ou avec la force ou la dispersion de la force d'interaction; et l'augmentation d'un de ces trois paramètres déstabiliserait le réseau trophique concerné. En effet, un réseau atteindrait sa stabilité si $i(SC)^{\frac{1}{2}} < 1$ où i est l'écart-type de la force d'interaction, S le nombre d'espèces et C la connectance.

Le concept de stabilité le plus répandu est celui de May (1973). C'est pourquoi on utilisera sa définition dans le cadre de cette étude.

Problématiques

L'amélioration des modèles génératifs permettrait l'amélioration de de notre compréhension sur la structure des réseaux trophiques. L'étude des différentes propriétés structurelles des réseaux trophiques nous permet d'en apprendre plus sur leur fonctionnement (Delmas *et al.*, 2018). De plus, les prédictions des modèles génératifs pourraient aider à étudier les réseaux trophiques dont les données sont limitées. En effet, c'est souvent le manque d'information sur le recensement d'interactions ou d'espèces qui influence les résultats des études sur la structure du réseau. Ce phénomène a toujours ralenti l'étude des réseaux trophique (Briand, 1983). L'optimisation des modèles génératifs pourrait permettre à terme de remplacer les données empiriques.

Cela permettrait d'éviter que les différences dans l'effort de recensement influencent grandement les résultats des études (Martinez *et al.*, 1999). De plus, les programmes de suivi ou de recensement peuvent également être limités au niveau du financement (Caughlan & Oakley, 2001). Modéliser les réseaux au lieu de les recenser pourrait ainsi économiser du temps, de l'argent et de cette manière accélérer les études sur réseaux trophiques. Cela représenterait un avantage en particulier dans le contexte du réchauffement climatique où le temps représente une grande problématique.

Le gain de données sur la structure des réseaux trophiques obtenu par les modèles génératifs optimisés pourrait avoir un impact positif sur la manière dont on étudie l'écologie. Les informations tirées de la structure et de la dynamique des réseaux trophiques sont effectivement utilisées dans différents domaines de l'écologie, aussi bien pour du comportement animal de collecte de nourriture que des cycles biogéochimique (Rooney *et al.*, 2008). Les principes des réseaux écologiques sont également utilisés dans différents domaines tel que l'évolution et l'écologie. En effet, dans le cas d'une étude de propagation de virus, visualiser ces problèmes selon un système d'interaction facilite l'étude et la compréhension (Proulx *et al.*, 2005). À terme, les modèles génératifs pourraient donc changer la manière dont on étudie l'écologie. C'est pourquoi trouver des solutions à leurs limites et arriver à corriger leur prédiction représente une priorité. La stabilité est un paramètre structural important pour les réseaux trophiques c'est pourquoi il serait intéressant de l'étudier. Un réseau stable est un réseau qui conserve son point d'équilibre (Landi *et al.*, 2018). Les mécanismes permettant cela sont donc à l'origine de la viabilité du réseau. La stabilité serait ainsi un bon moyen de corriger les réseaux modélisés, en les rendant plus viables et donc de les rapprocher de ceux retrouvés en nature. Les problématiques seraient alors de trouver

un moyen concret de mesurer la stabilité dans un réseau, puis, un moyen d'intégrer la correction par la stabilité dans les modèles génératifs et enfin de mesurer son effet.

Objectifs et Méthodes

Dans l'étude suivante, nous examinons l'effet de la correction par la stabilité sur la modélisation de réseaux trophiques à partir de modèles génératifs. Notre hypothèse est que la stabilité pourrait corriger les prédictions des modèles génératifs étudiés ici, soit le modèle de cascade, de niche et de hiérarchie emboîtée. Notre objectif est donc de corriger les prédictions des modèles génératifs par la stabilité. Pour effectuer cela, les problématiques principales sont de trouver un moyen mesurer la stabilité dans un réseau, ensuite, un moyen d'intégrer la correction de la stabilité dans les modèles génératifs, et enfin, un moyen de mesurer l'efficacité de la correction. Dans un premier lieu, pour mesurer la stabilité dans les réseaux, nous suivons la théorie de May (1973) selon laquelle la complexité déstabilise un réseau. Selon lui, la complexité se traduit par la connectance C , soit la probabilité qu'une paire d'espèce interagisse dans le réseau. Pour qu'un réseau reste stable il faudrait que le produit de σ , soit l'écart-type de la force d'interaction et de la racine de SXC soit inférieur à 1. C'est ici la connectance et S le nombre d'espèce (Banašek-Richter et al., 2009). Jacquet (2016) tire de cette théorie de May qu'un réseau est caractérisé par un écart-type maximal des forces d'interaction de $\sigma_{max} = \frac{1}{\sqrt{L/S}}$, au-delà duquel il ne devrait pas être stable. À partir des données publiées sur la distribution de σ (Jacquet et al, 2016), ainsi que sur la relation statistique entre L et S (MacDonald et al, 2020), nous pouvons mesurer une probabilité qu'un réseau soit stable. Ensuite, pour intégrer une correction par la stabilité dans les modèles génératifs, il faut prendre en compte que les structures générées par ces modèles sont des prédictions. Ces modèles utilisent donc des probabilités, à partir desquels il est possible de

favoriser la structure de réseaux stables. De cette manière, on augmente la probabilité que le modèle génératif prédise des réseaux stables. Nous utilisons donc la pondération de la stabilité pour corriger les prédictions des modèles génératifs. Enfin, pour mesurer l'effet de la correction par la pondération de la stabilité, nous allons prendre des réseaux empiriques et comparer leur structure à ceux modélisés. Afin de comparer les prédictions des différents modèles génératifs entre eux, et avec des données de réseaux empiriques, il faut avoir un moyen d'étudier la structure des réseaux. C'est pourquoi nous allons utiliser les paramètres de Williams & Martinez (2000). Ces paramètres sont la proportion des espèces dans les trois niveaux trophiques principaux, apical, intermédiaire et basal; l'écart-type de la généralité et celui de la vulnérabilité; la similarité maximum entre deux espèces; la moyenne et l'écart-type des longueurs de chaînes trophiques; le log du nombre de chaînes trophiques; le nombre de boucle d'espèces; le nombre de cannibalisme; le nombre d'omnivore (voir les différentes définitions dans le *Tableau 2*). Ces paramètres caractériseraient de manière efficace la structure des réseaux trophiques. Cela nous permettra de comparer les différents réseaux entre eux.

Chapitre 2: Article

Improving generative models of food-web structure using stability weighting

Valentine Volz (1), Francis Banville (1,2,3), Gabriel Dansereau (1,2), Timothée Poisot (1,2,*)

(1) UdeM

(2) QCBS

(3) UdeS

(*) Author for correspondance : timothee.poisot@umontreal.ca

Abstract : *(300 mots maximum)*

A common observation is that we can find similar structural properties in almost all food webs. The existence of these invariants suggest that we should be able to represent food webs from a limited number of parameters, and more specifically, that generative models should generate realistic networks. However, generative models can generate network structure that differ when examined because they embed different hypotheses about the mechanisms shaping food webs. In the following study, we investigate the effect of stability weighting using the parameter σ on generative models. These generative models are respectively the cascade, niche and nested hierarchy model. We specifically investigate the possibility that it could improve the generative models' predictions. Our main finding is that stability does not seem to improve the efficiency of generative models. Our results show that the biggest difference between the modeled and empirical food webs is the nature of the model and not the weighting of stability. No model is able to capture all the structural parameters of the empirical networks studied here. This suggests that these models illustrate food web structure in an overly simple manner. The niche model had the closest prediction to the empirical data, but only for networks of up to 20 species. This study thus highlights the long way we have still to go to understand networks.

We can find similar structural properties in almost every food web. The existence of these invariants suggests that it could be possible for each food web to determine general parameters. The reverse case also works, i.e. from general parameters, to obtain a network structure. This is how generative models work, they predict a structure from general parameters. However, the network structures obtained from generative models differ from empirical data, because they incorporate different assumptions about the mechanisms that shape food webs and thus the general parameters used. In this study, we will investigate the effect of weighting stability using the sigma parameter (maximum standard deviation of interaction forces that should not be exceeded if the species network is to remain stable). We are studying its effect on the distribution of network properties obtained by different generative models. Indeed, by giving greater importance to networks whose structure is stable, one could correct the predictions of the models by bringing their results closer to the empirical data. The correction is the modification of these probabilities in favor of stable networks so that they are more easily chosen by the model. Our hypothesis is therefore that weighting stability could improve the predictions of the cascade, niche and nested hierarchy models. Our main conclusion is that stability weighting does not improve the difference between empirical and model-generated network structures. Our results show that for the networks studied, the biggest difference between food webs modeled by generative models and empirical networks is the nature of the model and not the correction by stability weighting. This suggests that these models predict structure from an insufficient number of parameters or from parameters that represent only a fraction of the network structure. The niche model shows the closest prediction to the empirical data, but only for networks with up to 20 species. This study highlights the long way to go before we can realistically represent food webs using generative models.

Keywords : generative models, stability weighting, food webs, structural properties,

Introduction

Patten (1978) and Ulanowicz (1980) were among the first to speak of the link between the study of networks and ecology. Indeed, according to them, the study of communities in the form of networks would make it possible to study the ecological constraints on the assembly of communities. Network interactions can be of different types, antagonistic or mutualistic for example. Trophic (i.e., consumption) interactions are antagonistic (Pimm, 1979) and together they form a food web. The first mentions of food webs date back to the 19th century with Camerano (1880). To study a network, graph theory is generally used. This theory described by several authors, such as Bang-Jensen and Gutin, (2002), Proulx (2005) and Lesne (2006), consists in representing a network in the form of a graph where the species are nodes connected by links (interactions). This representation allows us to study networks in another ways than empirical sampling and to calculate properties specific to their graphs (Estrada & Bodin, 2008). Although the tools to describe networks are present, the census of species and their interactions faces obstacles. Indeed, differences in census effort greatly influence the results of studies (Martinez et al, 1999). In addition, monitoring or census programs may also be limited in funding (Caughlan & Oakley, 2001). It is in the face of these problems that generative models could take over. Indeed, modeling networks instead of surveying them could save time and money and thus accelerate food web studies. This would be an advantage especially in the context of global warming where time is a major issue. One of the first steps in modeling a food web is to determine its structure and for this there are different generative models of structure (Williams & Martinez, 2000).

In this study, we will use three generative models: the cascade model (Cohen, 1990), the niche model (Williams & Martinez, 2000) and the nested hierarchical model (Cattin et al., 2004). Each uses different key network parameters derived from assumptions about the mechanisms involved in food web structure (Williams & Martinez, 2000). The cascade model models the network as a cascade or hierarchy, where species predate those below them in the hierarchy, and are predated by species above them in the hierarchy (Cohen, 1990). The niche determines the predatory interactions of each species based on its position in the niche (Gravel et al. 2013). This theory is based on the relationship between prey choice with predator size (Williams & Martinez, 2000). The nested hierarchy model which incorporates the principle of diet discontinuity in

contrast to the niche model which considers all continuous diets. Indeed, in nature, species' diets are often discontinuous, i.e. non-describable with only a niche dimension. The niche dimension refers to the trait of the prey that allows the predator to select it. For this, the model considers phylogenetic and adaptation constraints that increase the number of niche dimensions of the species studied. For this, in the model, each group of consumers has a defined group of prey. This restriction illustrates the phylogenetic, adaptive, or geographic constraints faced by species under natural conditions.

But generative models have their limitations. Indeed, according to Allesina et al. (2008), none of the cascade, niche or nested hierarchy models correctly predict the interactions in the networks they study. Some interactions can't be predicted by the models, such as cannibalistic interactions, or interactions where a species from a lower trophic level predate a species from a higher trophic level. Improving generative models would improve our understanding of food web structure. Indeed, studying the different structural properties of food webs allows us to learn more about their functioning (Delmas et al., 2018). Moreover, predictions from generative models could help to study food webs with limited data. Indeed, it is often the lack of interaction or species census information that influences the results of network structure studies. This phenomenon has always slowed down the study of food webs (Briand, 1983). Optimization of generative models could eventually replace empirical data. In the long run, generative models could therefore change the way ecology is studied. Therefore, finding solutions to their limitations and correcting their predictions is a priority. Stability is an important structural parameter for food webs. Indeed, understanding what allows a network to be viable; and therefore stable; also means understanding the structure and mechanisms that allow this equilibrium to be achieved (Rooney et al., 2008). This is why we found it interesting to study this parameter in order to correct generative models. The most widely used concept of stability is the one of May (1973). This is why his definition will be used in this study. According to him, complexity would increase with the number of species, the number of interactions or with the strength or dispersion of the interaction force.

In the following study, we examine the effect of correction by stability on generative models of food web structure. Our hypothesis is that stability could correct the predictions of the generative models studied here, namely the cascade, niche and nested hierarchy model. Our goal

is therefore to correct the predictions of the generative models by stability. To do this, the main problems are to find a way to measure stability in a network, then a way to integrate the stability correction in the generative models, and finally a way to measure the effectiveness of the correction. First, to measure stability in networks, we follow May's (1973) theory that complexity destabilizes a network. According to him, complexity is expressed by the connectance C , which is the probability that a pair of species interact in the network. For a network to remain stable it would be necessary for the product of σ , the standard deviation of the interaction strength, and the root of SXC to be less than 1. Here C is the connectance and S is the number of species (Banašek-Richter et al., 2009). Jacquet (2016) derives from this theory of May that a network is characterized by a maximum standard deviation of interaction strengths of $\sigma_{\max}=1/\sqrt{L/S}$, beyond which it should not be stable. From published data on the distribution of σ (Jacquet et al, 2016), as well as the statistical relationship between L and S (MacDonald et al, 2020), we can measure a probability that a network is stable. Then, to incorporate a correction by stability in generative models, we must consider that the structures generated by these models are predictions. These models therefore use probabilities, from which it is possible to promote the structure of stable networks. In this way, we increase the probability that the generative model predicts stable networks. We therefore use stability weighting to correct the predictions of generative models. Finally, to measure the effect of the stability weighting correction, we will take empirical networks and compare their structure to those modeled. In order to compare the predictions of the different generative models with each other, and with empirical network data, we need a way to study the structure of the networks. Therefore, we will use the parameters of Williams & Martinez (2000). These parameters are the proportion of species in the three main trophic levels, apical, intermediate, and basal; the standard deviation of generality and that of vulnerability; the maximum similarity between two species; the mean and standard deviation of trophic chain lengths; the log of the number of trophic chains; the number of species loops; the number of cannibalisms; and the number of omnivores (see *Table 1* for the different definitions). These parameters would effectively characterize the structure of food webs. This will allow us to compare the different networks with each other.

Methods

Modeling the structure of the network

The objective of food web structure models' is to obtain a structure the most similar to empirical data (Dunne *et al.*, 2002). Several models attempt to recreate food web structure. In this study, we used three generative models that represent different assumptions about which mechanisms are involved in food web structure: the cascade model (Solow & Beet, 1998), the niche model (Williams & Martinez, 2000) and the nested hierarchical model (Cattin *et al.*, 2004), for which we give a visual overview in Fig.1. The cascade model assigns each species a value in the interval [0,1]. Each species have a probability of $P = 2CS/(S - 1)$ (where C is the connectance and S the number of species) of interacting with species of lower values than theirs (Williams & Martinez, 2000). The niche model determines the predatory interactions of each species based on its position in the niche, the centroid of its prey interval, and the predatory interval in which the prey is found (Gravel *et al.* 2013). This theory is based on the relationship between prey determination with predator size. Indeed, species values are randomly drawn from the interval [0,1], with S_i (i_{predator} sup to i_{prey}), where r_i is the prey interval of the predator determined by the value of the center c_i taken randomly using a beta distribution (Williams & Martinez, 2000). Finally, the nested hierarchy model incorporates the principle of diet discontinuity into the niche model. Indeed, the model considers phylogenetic and adaptation constraints. To achieve this, species values are randomly drawn from the interval [0,1] and consumers of the same prey are grouped into the same cluster. Each consumer group has a prey group r_j . The species are represented by S_i or the value of $S_{i\text{predator}}$ superior to $S_{i\text{prey}}$ except in the case of adaptation (when the number of preys is too low or when $S_{i\text{predator}}$ is superior or equal to $S_{i\text{prey}}$) For each of these network structure models, an estimate of L according to S is required (Williams & Martinez, 2000).

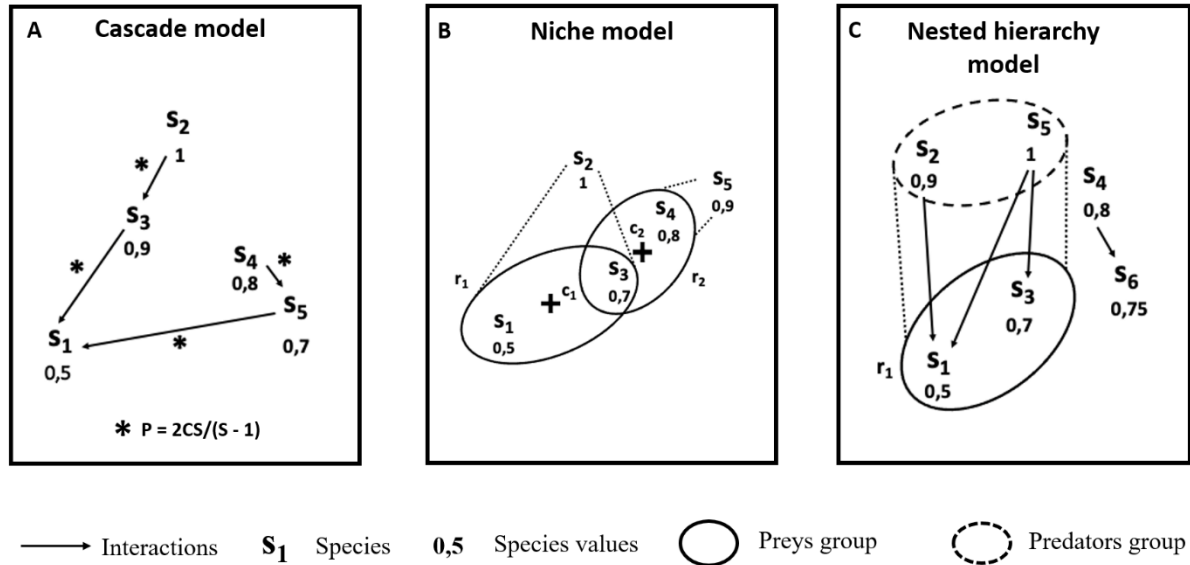


Figure 1. – A) Illustration of the cascade model where species values are comprised in the interval $[0,1]$ and each species have a probability of $P = 2CS/(S - 1)$ of interacting with another species B) Illustration of the niche model where species values are randomly drawn from the interval $[0,1]$ and predatory interactions of each species are based on its position in the niche, the centroid of its prey interval, and the predatory interval in which the prey is found. C) Illustration of the nested hierarchy where species values are randomly drawn from the interval $[0,1]$ and consumers of the same prey are grouped into the same cluster. Each consumer group has a prey group r_j . (Williams & Martinez, 2000)

Modeling interactions

The evolution of the number of links (L) according to S (number of species) is a network structure pattern considered as elementary (May, 1973). For this estimate, we will use the flexible links model proposed by MacDonald *et al.* (2020). This approach uses a simple beta-binomial model where biological constrains are applied. Biological constrains translate as the maximum and minimum bounds found in the number of links of empirical models. To achieve this, only predictions that have a number of links higher than $(S-1)$ (minimum bound) and lower than S^2 (maximum bound) are considered. The next step is to determine the probability of a link existing in those

biological constrains. The hypothesis is then that each link has the same probability of occurring (p). With this premise its possible to describe this whole process by a beta-binomial model function which gives us the flexible links model (Lfl). This model is expected to have better predictions than the other ones presented previously. It would also be easier to find an ecological interpretation for the results, for which the predictions would also respect the empirical bounds.

$$L_{FL} = p \times [S^2 - (S - 1)] + (S - 1)$$

Stability

First, to measure stability in networks, we followed May's (1973) theory that complexity destabilizes a network. According to him, a network is stable when the product of σ , the standard deviation of the interaction strength, and the root of SXC to be less than 1. Here C is the connectance and S is the number of species (Banašek-Richter et al., 2009). Jacquet (2016) derives from this theory of May that a network is characterized by a maximum standard deviation of interaction strengths of $\sigma_{\max}=1/\sqrt{L/S}$, beyond which it should not be stable. From published data on the distribution of σ (Jacquet et al, 2016), as well as the statistical relationship between L and S (MacDonald et al, 2020), we measured a probability that a network is stable. Then, to incorporate a correction by stability in generative models, we considered that the structures generated by these models are predictions. These models therefore use probabilities, from which it is possible to promote the structure of stable networks. In this way, we increased the probability that the generative model predicts stable networks. We therefore used stability weighting to correct the predictions of generative models. Finally, to measure the effect of the stability weighting correction, we took empirical networks and compared their structure to those modeled. In order to compare the predictions of the different generative models with each other, and with empirical network data we used the parameters of Williams & Martinez (2000). These parameters are the proportion of species in the three main trophic levels, apical, intermediate, and basal; the standard deviation of generality and that of vulnerability; the maximum similarity between two species; the mean and standard deviation of trophic chain lengths; the log of the number of trophic chains; the number of species loops; the number of cannibalisms; and the number of omnivores (see *Table 1* for the different definitions). These parameters would effectively characterize the

structure of food webs. This will allow us to compare the different networks with each other and see how stability correction affect the structure of predicted network.

Table 1. Parameters of Williams & Martinez (2000) which estimate the main characteristics of the structure of a network.

Property	Definition
T	The proportion of the top species in the foodweb. Top species are species that only have in-degrees.
I	The proportion of the intermediate species in the foodweb. Intermediate species are species that have both in and out degrees.
B	The proportion of the basal species in the foodweb. Basal species are species that only have out degrees.
GenSD	Standard deviation of food web generality. Generality is the mean number of prey per predator in the food web.
VulSD	Standard deviation of food web vulnerability is the mean number of predators per prey in the food web
MxSim	Maximum similarity between two species. Similarity being the number of commons predator and prey shared by a pair of species divided by the total number of preys and predators of these species
ChnLg	The mean of food chains lengths in the food web
ChnSD	The standard deviation of food chains lengths in the food web
ChnNo	Log of the number of food chains in the food web
Loop	Number of loops in the food web. Loop being a food chain having the same species twice
Cannib	Number of cannibals in the foodweb. Cannibalism being a loop of one species
Omniv	Number of omnivory in the foodweb. Omnivory being species eating more than two species and that have different food chain length

Simulations

We produced 50 replicates for networks with 5 to 100 species for each model without and with the stability weighting, yielding around 28500 networks. For each of the networks, we used the parameters of Williams & Martinez (2000) which estimate the main characteristics of the structure of a network (see *Table 1*). The limit of the computing power restricts the number of simulations to 27 700. So, we got 50 replicates for the cascade and the nested hierarchy model from 8 to 100 species with and without stability ponderation and 50 replicates for the niche model from 5 to 95 species with and without stability ponderation (see *Table 2*).

The empirical data used in our study were taken from the *Mangal* database (<https://mangal.io/#/>), we took empirical trophic networks with the same number of species as our prediction so that we could compare them easily with our networks. The networks ranged from 9 to 78 species (see *Table 2*). Finally, we calculated for each network the different measures studied in this study (see *Table 1*).

Table 2. Details of the number of species, the number of networks and the number of replicates used in the simulations.

	Niche Model			Cascade Model			Nested hierarchy model		
	Empirical	Weighted	Unweighted	Empirical	Weighted	Unweighted	Empirical	Weighted	Unweighted
Species	9:78	5:95	5:95	9:78	8:100	8:100	9:78	8:100	8:100
Networks	70	90	90	69	92	92	70	92	92
Replicates	NA	50	50	NA	50	50	NA	50	50

Results and Discussion

The effect of the type of model is stronger than the stability weighting on cannibalism and omnivory index

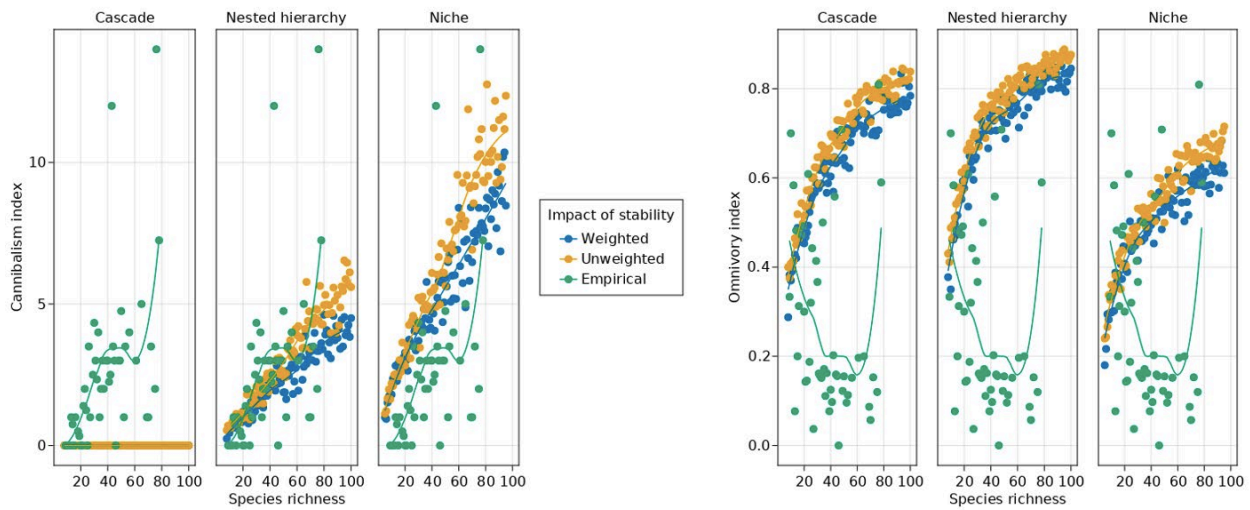


Figure 2. – Cannibalism and omnivory index in the cascade, the niche and the nested hierarchy model for networks from 5 to around 100 species with and without stability weighting compared to empirical data.

The correction by stability weighting seems to lightly alter the curve giving lower prediction from all the models and for both parameters. It makes the predictions slightly closer to the empirical data for all the model and parameters, except for the nested hierarchy (which never predicts cannibalism). However, we can't consider this alteration to be significant. Indeed, we can see that the effect of stability weighting is much lower than the effect of the model type. The nested hierarchy and the niche model are the closer to the empirical data for the cannibalism index, but none of the models can adequately reproduce the omnivory index. Concerning omnivory, none of the predictions are close to the empirical data. However, for food webs from 5 to 30 species the niche

model matches the empirical networks trend. The main results are, for both parameters, that the generative models seem to overestimate the values of the empirical networks.

First, we can say that our first goal, evaluating whether the correction by stability weighting had a positive impact on generated network, failed for the cannibalism and omnivory index. Indeed, the nature of the models lead to more differences than the presence of the correction by stability weighting. Therefore, as the results for the correction by stability weighting are no conclusive, in this part we focus on the effect of the model type on the closeness between generative networks and empirical networks.

Cannibalism is supposedly ubiquitous in food webs (Polis *et al.* 1989). It is also supposed to be present in food webs with fewer species, because the probability of encountering conspecific species would be higher (Pereira, 2017). Apart from the cascade model, our results show an increase in cannibalism in food webs with higher species richness, comparable to the change in empirical data.

The more efficient model for the cannibalism parameter is the nested hierarchy model, because it captures the best the trend of empirical data. The inefficiency of the cascade model could be explained in its equiprobability of predatory interactions. Indeed, the cascade model assigns each species a value in the interval $[0,1]$ and each species have the same probability of $P = 2CS/(S - 1)$ of interacting with species of lower values than theirs (Williams & Martinez, 2000). This condition leads to unrealistic networks' predictions. Moreover, the model's principle by which preys are always of the lower hierarchy than their predators were justified by the principle of selectivity related to body size, but several empirical interaction cases prove that this observation is not general (Neubert *et al.*, 2000).

For the cannibalism index, the nested hierarchy model, on the other hand, had the closest prediction for the empirical data. The nested hierarchy model is supposed to add phylogenetic and evolutionary adaptation constraints to the niche model. Those constraints would implement ecological principles to the niche model, which is more mathematical in nature (Stouffer *et al.*, 2005). This could explain it has the best prediction in this case.

Omnivory should be destabilizing (Gellner & McCann, 2012) or is the consequences of unstable population dynamic (Monteiro & Del Bianco Faria, 2017). This could explain why the stability weighting data are lower than the non-weighting data for the omnivory index. However, empirical data show strongly lower values for the omnivory index. All the models predict close value for networks below 40 species. The niche model is the closest to these empirical that. But, for the networks that have more of 40 species, none of the models is efficient for predicting the omnivory interaction.

The effect of the type of model is stronger than the stability weighting on Top, intermediate and basal species index

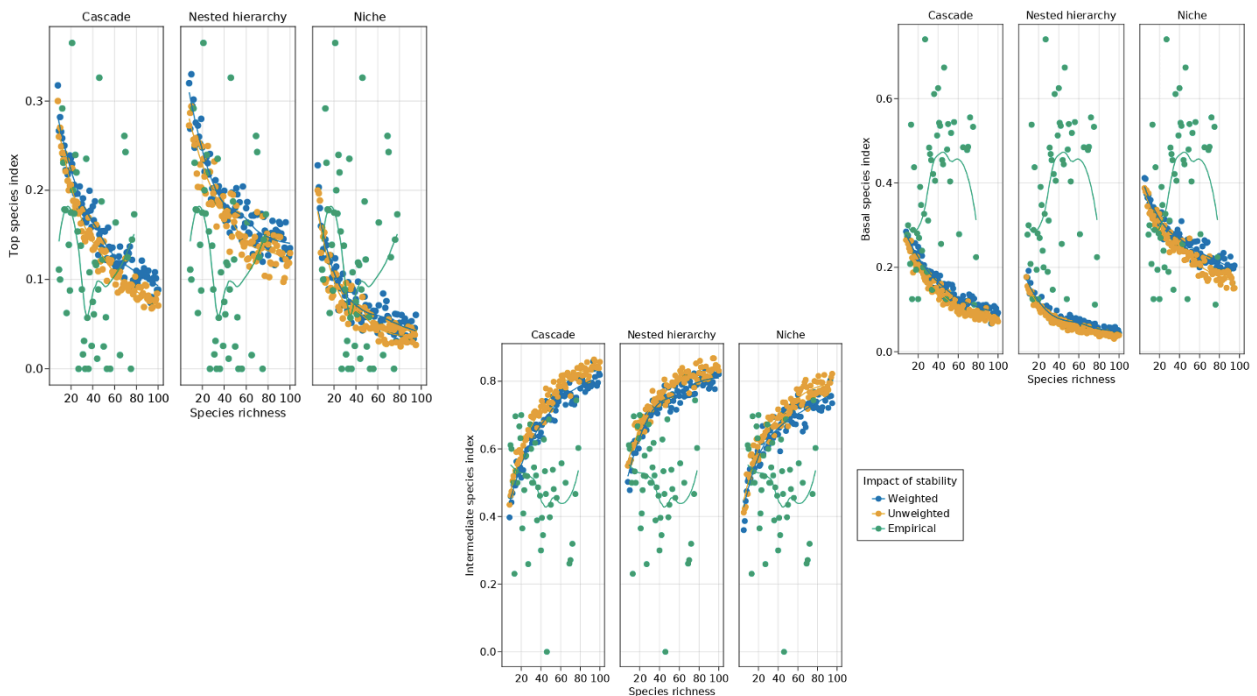


Figure 3. – Top, intermediate and basal species index in the niche, cascade, and nested hierarchy model for networks from 5 to around 100 species with and without stability weighting compared to empirical data.

Stability seems to lightly alter the curve for all the model, giving lower prediction for the intermediate species estimate and giving higher prediction for the top and basal species estimate. It makes the predictions lightly closer to the empirical data for all the model and parameters, except for the nested hierarchy model for the top species index. However, we can't consider this alteration to be significant. Indeed, we can see that the effect of stability weighting is greatly lower than the effect of the model type.

First, we can say that our first goal, evaluating whether the correction by stability weighting had a positive impact on generated than the presence of the correction by stability weighting. Therefore, as the results for the correction by stability weighting are no conclusive, we will now focus on the effect of the model type on the closeness between generative networks and empirical networks.

For the top species index the niche and cascade model gives the best prediction, when comparing to empirical data. For the intermediate species, all the model differs from the empirical data for networks with more than 30 species. For the basal species, the niche is the closest but still quite differs from the empirical data for networks with more than 30 species. However, the niche model provides the closest predictions to the empirical networks for networks under 40 species. The fact that the niche model gives networks described by a unique niche dimension could explain this phenomenon. Indeed, this imply that the niche model's networks are always interval (Pascual & Dunne, 2005). Intervalsity is the ability to describe a food web just by one dimension niche. However, as the number of species increases, the networks should become less interval (Stouffer *et al.*, 2006), i.e. can't be described only by a single niche dimension. So, the niche model should predict less and less reliable results with the increase of species in the networks. This effect highlights the importance of intervalsity for the quality of a prediction of generative models (Stouffer *et al.*, 2006) and could explains the lack of reliability of the niche model for bigger networks.

We can see in *Figure 3* that according to the empirical data, the intermediate species are the most abundant species level, then comes the basal and finally the top species. Top species can be referred as top predator or dominant because our definition of top species in the study is a species with only out degree, meaning a species who only have consumption interactions (see *Table 1*).

For the intermediate species, they can be referred as any species that consume another but who also have predator. Indeed, in our study the intermediate species are defined as species that have both in and out degree (see *Table 1*). Finally for the basal species we can consider them as primary producer because, in our study the intermediate species are defined as species that only have in degree, which means that the only interaction they have is species eating them (see *Table 1*).

From what we see in *Figure 3*, the empirical data show similar abundances ranging around 0.4 for intermediate and basal species and a smaller abundance for the predator ranging around 1.5. The models seem to predict a better predator biomass than intermediate and basal biomass. They predict too much intermediate species and not enough basal species. This could have an impact on the representation of bottom-up effect dynamin in modelized systems. There is a debate regarding the importance of top-down and bottom-up (Steiner, 2001). For Sinclair *et al.* (2000), the strong interaction between consumers-ressources with alternance of top-down and bottom-up mechanism is regulating food webs dynamics. In this case, the predator and primary producer have the stronger impact on the system. In the study of Sinclair *et al.* (2000) the predator (top-down effect) and the primary producers (bottom-up effect) switch importance with the season (winter vs summer) and according to the trophic level. An opposite view is that the donor controls the dynamic of the consumer. Indeed, according to Strong (1992) and Polis & Strong (1996), a "multichannel" omnivory, meaning a consummation of diverse resources, helps relieve the predation pressure on one resource and hence benefit for the whole system with more stable interactions. In this system the resource biomass determines the dynamic and there is very few cascade (runaway consumption; Strong,1992). According to Steiner (2001) both predator and prey plays a role. Indeed, prey heterogeneity had an impact on the predator effect on the system and have a strong importance for the food webs predator-prey dynamic. In this case, the top-down effect had the strongest impact. Our results for empirical food webs insinuate that in our case the top-down doesn't have a strong effect, but it's not the case for the bottom-up. Indeed, the biomass of basal species is quite higher (+ 0.2). However, our models fail to represent that. Knowing the importance of the bottom-up effect, this could affect greatly studies on food web dynamics. Moreover, knowing that there often is a rotation between the top-down and bottom-up effects, it could mean that these same food webs across time could show a very different dynamic, where

the basal and top predator have switch abundances. This reinforces the importance of respecting food web dynamics that we can observe in nature, which the model studied here failed to represent.

The effect of the type of model is stronger than the stability weighting on vulnerability and generality index

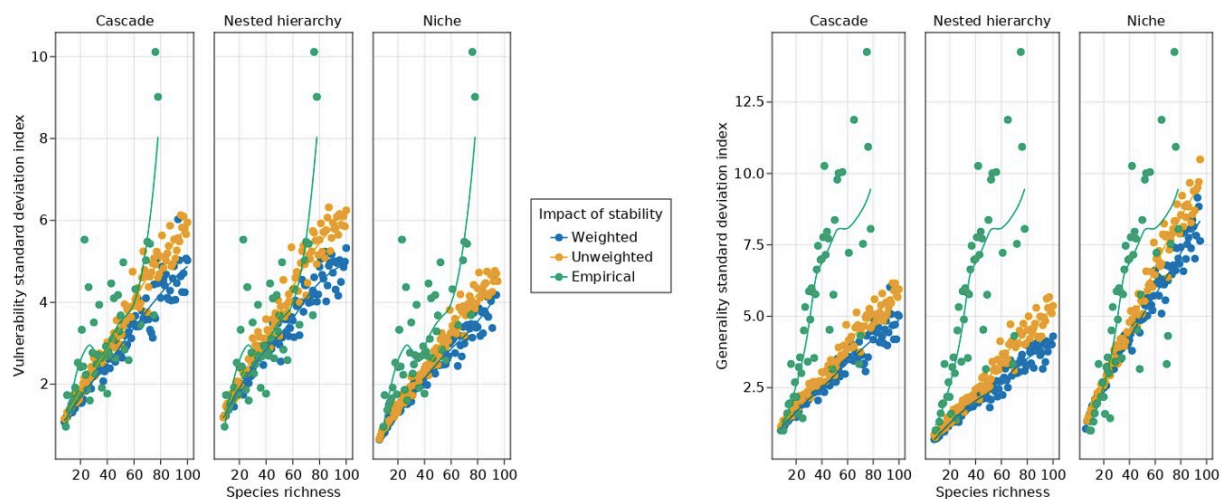


Figure 4. – Vulnerability and Generality index in the niche, cascade, and nested hierarchy model for networks from 5 to around 100 species with and without stability weighting compared to empirical data

Stability seems to lightly derive the curve for all the model, giving lower prediction for both parameters. It makes the predictions lightly diverged to the empirical data for all the model and parameters. However, we can't consider this alteration to be significant. Indeed, we can see that the effect of stability weighting is greatly lower than the effect of the model type.

First, we can say that our first goal, seeing if the correction stability weighting had a positive impact on generated network, failed for the vulnerability and generality index. Indeed, the nature of the models lead to more differences than the presence of the correction by stability weighting.

Therefore, as the results for the correction by stability weighting are not conclusive, in this part we focus on the effect of the model type on the closeness between generative networks and empirical networks.

Vulnerability is the mean number of predators per prey in the food web. All models appear to predict the vulnerability index values close to the empirical data. It's not the case for the generality index. It can be explained by the fact that all models predict lower abundance for basal species, so accordingly, the number of preys for consumers is reduced. Generality being the mean number of preys per predator in the food web, generality will be low with a low number of basal species. The empirical data have a higher number of basal species which coincide with the higher index of generality.

Numerous studies focus on the importance of predator (Soulé, 1988; Crooks & Soulé, 1999). According to Soulé (1988) and Crooks & Soulé (1999), the presence of predator is important to regulate the food web. Indeed, without dominant predator to regulate the mesopredator population, the prey is going to have too much predatory pressure for the mesopredator. This principle is called the mesopredator release and has been observed in fragmented habitat (Soulé, 1988). In the study of Crooks & Soulé (1999) they illustrate this principle with an example of interaction network between the coyotes, domestic cats and the endemic birds where urbanization resulted in habitat fragmentation and the downfall of the population of coyote in southern California. The reduction of populations of the coyotes, here the top predator, led to the augmentation of domestic cats in the city, one of the main preys of the coyotes. Domestic cats, here the mesopredator, have a strong impact on the native bird population and with no predator this mesopredator is "released" and the predation pressure on the bird population can increase greatly. We can also translate this situation in terms of vulnerability and generality. Indeed, we can say that the generality of the wolves has decreased, because their number of preys has decreased. The vulnerability of the cat has decreased, and its generality increased because their number of predators has decreased, and their number of preys has increased. Finally, for the birds, their vulnerability has increased because their number of predators has increased. Hence, the top predator has here an indirect positive effect on the basal prey which helps with the stability of this system. The parameters of generality and vulnerability is one way to study these modifications of dynamism. Having

generative model with right generality and vulnerability index is thus important. However, in our results generative models have difficulties to predict the right generality. Using those three generative models for studies like Crooks & Soulé (1999) is thus not recommendable.

Conclusion

Stability weighting does not seem to improve the efficiency of generative models. Indeed, our results show that the biggest difference between the modeled and empirical food webs is the nature of the model and not the weighting of stability. Therefore, our method of stability weighting correction is not conclusive. Since the three models we studied all gave different results, we wanted to use our results to deepen our understanding of those differences. To this end, we review the different advantages and inconvenience of each model and how our study could help illustrate those phenomena. We also review other important food web structure mechanism like the top-down effect and bottom-up effect, and the stabilizing effect of mesopredator.

First, as mentioned in our results regarding the cannibalism and omnivory index, a disadvantage of the cascade model is its equiprobability of predatory interactions (Williams & Martinez, 2000). This condition leads to unrealistic networks' predictions. Moreover, the model's principle by which preys are always of the lower hierarchy than their predators were justified by the principle of selectivity related to body size, but several empirical interaction cases prove that this observation is not general (Neubert *et al.*, 2000).

Secondly, as mentioned in our results regarding the trophic levels index, the niche model gives networks described by a unique niche dimension which can be a problem. Indeed, this implies that the niche model's networks are always interval (Pascual & Dunne, 2005). Intervality is the ability to describe a food web just by one dimension niche. However, as the number of species increases, the networks should become less interval (Stouffer *et al.*, 2006), i.e., it can't be described by only a unique niche dimension.

Finally, the nested hierarchy model is supposed to add phylogenetic and evolutionary adaptation constraints to the niche model. Those constraints would implement ecological principles to the niche model, which is more mathematical in nature (Stouffer *et al.*, 2005). This represents an

advantage and theoretically this model should be the best to predict realistic food web. However, as reviewed here, it's not the case. Indeed, our study shows that the three generative models studied here can't be used to study food webs' dynamic like the bottom-up effect or the impact of predator identity. The three models don't seem to predict the right biomass for the different trophic levels.

This study shows the importance of deepening our knowledge of the mechanisms driving the structure of food webs. The fact that our stability weighting correction is not conclusive and the inefficiency of the three generative models to predict a food web close to the empiric one, shows that our comprehension of food webs lacks other determinants. One determinant could be the concept of time. Indeed, considering how networks don't have a fixed structure is an important concept lacking in the generative models studied here. Food webs' structure is going to change as species richness evolved through seasons and years. Studies achieved the implementation of time in their prediction of network structures with positive results (Subramaniam *et al.*, 2020). Another determinant could be considering more than one type of interaction. Our study only considers predatory interactions. Melián *et al.* (2009) and Lafferty *et al.* (2008) both studied how taking more than one type of interaction into account leads to the discovery of important information regarding the structure of networks. They prove that by studying networks by focusing on only on the type of interaction we miss important results. Melián *et al.* (2009) specifically studied mutualistic and antagonistic interactions and how they both give insight on community diversity. Lafferty *et al.* (2008) focused more on parasitic interactions and how they could bring missing information on food webs if we implement parasitic interactions.

Another point could be the sampling bias. First, at our study level, we selected a specific number of food webs, with specific species richness and connectance. Indeed, our simulations were limited to networks with 100 species and less. This method is highly susceptible to lead to sampling bias. We could directly observe this bias with the niche model problem with intervality, making the model less accurate with species increase. At a more global level, the empirical data collection that we use in this study has its limit at a particular number of species. Indeed, when counting interactions, the greater the number of species, the more difficult it is to observe all the interactions made. In addition, the sampling effort could also bias the data used here. The sampling of

the data could therefore bias the measurements taken on them (Goldwasser & Roughgarden, 1997).

References

Baiser, B., Elhessa, R., & Kahveci, T. (2016). Motifs in the assembly of food web networks. *Oikos*, 125(4), 480-491. <https://doi.org/10.1111/oik.02532>

Briand, F., & Cohen, J. E. (1984). Community food webs have scale-invariant structure. *Nature*, 307(5948), 264-267. <https://doi.org/10.1038/307264a0>

Cattin, M.-F., Bersier, L.-F., Banašek-Richter, C., Baltensperger, R., & Gabriel, J.-P. (2004). Phylogenetic constraints and adaptation explain food-web structure. *Nature*, 427(6977), 835-839. <https://doi.org/10.1038/nature02327>

Cohen JE, Briand F, Newman CM (1990) *Community Food Webs: Data and Theory* (Springer, Berlin).

Cohen, J. E. (1990). A stochastic theory of community food webs. VI. Heterogeneous alternatives to the cascade model. *Theoretical Population Biology*, 37(1), 55-90. [https://doi.org/10.1016/0040-5809\(90\)90027-S](https://doi.org/10.1016/0040-5809(90)90027-S)

Chesson, P., & Kuang, J. J. (2008). The interaction between predation and competition. *Nature*, 456(7219), 235-238. <https://doi.org/10.1038/nature07248>

Crooks, K. R., & Soulé, M. E. (1999). Mesopredator release and avifaunal extinctions in a fragmented system. *Nature*, 400(6744), 563-566. <https://doi.org/10.1038/23028>

Delmas, E., Besson, M., Brice, M.-H., Burkle, L. A., Dalla Riva, G. V., Fortin, M.-J., Gravel, D., Guimarães Jr., P. R., Hembry, D. H., Newman, E. A., Olesen, J. M., Pires, M. M., Yeakel, J. D., & Poisot, T. (2019). Analysing ecological networks of species interactions. *Biological Reviews*, 94(1), 16-36. <https://doi.org/10.1111/brv.12433>

Doak, D. F., Bigger, D., Harding, E. K., Marvier, M. A., O'Malley, R. E., & Thomson, D. (1998). The Statistical Inevitability of Stability-Diversity Relationships in Community Ecology. *The American Naturalist*, 151(3), 264-276. <https://doi.org/10.1086/286117>

Dunne, J. A., Williams, R. J., & Martinez, N. D. (2002). Food-web structure and network theory : The role of connectance and size. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 99(20), 12917-12922. <https://doi.org/10.1073/pnas.192407699>

Gellner, G., & McCann, K. (2012). Reconciling the Omnivory-Stability Debate. *The American Naturalist*, 179(1), 22-37. <https://doi.org/10.1086/663191>

Goldwasser, L., & Roughgarden, J. (1997). Sampling Effects and the Estimation of Food-Web Properties. *Ecology*, 78(1), 41-54. <https://doi.org/10.2307/2265977>

Gravel, D., Poisot, T., Albouy, C., Velez, L., & Mouillot, D. (2013). Inferring food web structure from predator-prey body size relationships. *Methods in Ecology and Evolution*, 4(11), 1083-1090. <https://doi.org/10.1111/2041-210X.12103>

Jiang, L., & Pu, Z. (2009). Different Effects of Species Diversity on Temporal Stability in Single-Trophic and Multitrophic Communities. *The American Naturalist*, 174(5), 651-659. <https://doi.org/10.1086/605961>

Jordano, P. (2016). Chasing Ecological Interactions. *PLOS Biology*, 14(9), e1002559. <https://doi.org/10.1371/journal.pbio.1002559>

Lafferty, K. D., Allesina, S., Arim, M., Briggs, C. J., De Leo, G., Dobson, A. P., Dunne, J. A., Johnson, P. T. J., Kuris, A. M., Marcogliese, D. J., Martinez, N. D., Memmott, J., Marquet, P. A., McLaughlin, J. P., Mordecai, E. A., Pascual, M., Poulin, R., & Thielges, D. W. (2008). Parasites in food webs : The ultimate missing links. *Ecology Letters*, 11(6), 533-546. <https://doi.org/10.1111/j.1461-0248.2008.01174.x>

- Lawton, J. H., & Warren, P. H. (1988). Static and dynamic explanations for patterns in food webs. *Trends in Ecology & Evolution*, 3(9), 242-245. [https://doi.org/10.1016/0169-5347\(88\)90167-X](https://doi.org/10.1016/0169-5347(88)90167-X)
- Loreau, M., & Mazancourt, C. de. (2013). Biodiversity and ecosystem stability : A synthesis of underlying mechanisms. *Ecology Letters*, 16(s1), 106-115. <https://doi.org/10.1111/ele.12073>
- MacDonald, A. A. M., Banville, F., & Poisot, T. (2020). Revisiting the Links-Species Scaling Relationship in Food Webs. *Patterns*, 1(7), 100079. <https://doi.org/10.1016/j.patter.2020.100079>
- Martinez, N. D. (1992). Constant Connectance in Community Food Webs. *The American Naturalist*, 139(6), 1208-1218. <https://doi.org/10.1086/285382>
- May, R. M. 1973. Stability and complexity in model eco- systems. Monograph of population biology #6. Princeton University Press, Princeton, New Jersey, USA. 265 p
- Melián, C. J., Bascompte, J., Jordano, P., & Krivan, V. (2009). Diversity in a complex ecological network with two interaction types. *Oikos*, 118(1), 122-130. <https://doi.org/10.1111/j.1600-0706.2008.16751.x>
- McCann, K. S. (2000). The diversity–stability debate. *Nature*, 405(6783), 228-233. <https://doi.org/10.1038/35012234>
- Monteiro, A. B., & Del Bianco Faria, L. (2017). Causal relationships between population stability and food-web topology. *Functional Ecology*, 31(6), 1294-1300. <https://doi.org/10.1111/1365-2435.12833>
- Neubert, M. G., Blumenshine, S. C., Duplisea, D. E., Jonsson, T., & Rashleigh, B. (2000). Body size and food web structure : Testing the equiprobability assumption of the cascade model. *Oecologia*, 123(2), 241-251. <https://doi.org/10.1007/s004420051011>
- Otto, S. P., & Day, T. (2011). A Biologist's Guide to Mathematical Modeling in Ecology and Evolution. In *A Biologist's Guide to Mathematical Modeling in Ecology and Evolution*. Princeton University Press. <https://doi.org/10.1515/9781400840915>
- Pascual, M., & Dunne, J. A. (2005). *Ecological Networks : Linking Structure to Dynamics in Food Webs*. Oxford University Press.

- Pereira, L. S., Keppeler, F. W., Agostinho, A. A., & Winemiller, K. O. (2017). Is There a Relationship between Fish Cannibalism and Latitude or Species Richness? *PLOS ONE*, 12(1), e0169813. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0169813>
- Poisot, T., Mouquet, N., & Gravel, D. (2013). Trophic complementarity drives the biodiversity–ecosystem functioning relationship in food webs. *Ecology Letters*, 16(7), 853-861. <https://doi.org/10.1111/ele.12118>
- Polis, G. A., Myers, C. A., & Holt, R. D. (1989). The Ecology and Evolution of Intraguild Predation : Potential Competitors That Eat Each Other. *Annual Review of Ecology and Systematics*, 20, 297-330.
- Polis, G. A., & Strong, D. R. (1996). Food Web Complexity and Community Dynamics. *The American Naturalist*, 147(5), 813-846. <https://doi.org/10.1086/285880>
- Pimm, S. L. (1984). The complexity and stability of ecosystems. *Nature*, 307(5949), 321-326. <https://doi.org/10.1038/307321a0>
- Stouffer, D. B., Camacho, J., & Amaral, L. A. N. (2006). A robust measure of food web intervality. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 103(50), 19015-19020. <https://doi.org/10.1073/pnas.0603844103>
- Stouffer, D. B., Camacho, J., Guimerà, R., Ng, C. A., & Nunes Amaral, L. A. (2005). Quantitative Patterns in the Structure of Model and Empirical Food Webs. *Ecology*, 86(5), 1301-1311. <https://doi.org/10.1890/04-0957>
- Soulé, M. E., Bolger, D. T., Alberts, A. C., Wrights, J., Sorice, M., & Hill, S. (1988). Reconstructed Dynamics of Rapid Extinctions of Chaparral-Requiring Birds in Urban Habitat Islands. *Conservation Biology*, 2(1), 75-92. <https://doi.org/10.1111/j.1523-1739.1988.tb00337.x>
- Solow, A. R., & Beet, A. R. (1998). On Lumping Species in Food Webs. *Ecology*, 79(6), 2013-2018. <https://doi.org/10.2307/176705>
- Strong, D. R. (1992). Are Trophic Cascades All Wet? Differentiation and Donor-Control in Speciose Ecosystems. *Ecology*, 73(3), 747-754. <https://doi.org/10.2307/1940154>

Sinclair, A. R. E., Krebs, C. J., Fryxell, J. M., Turkington, R., Boutin, S., Boonstra, R., Secombe-Hett, P., Lundberg, P., & Oksanen, L. (2000). Testing hypotheses of trophic level interactions : A boreal forest ecosystem. *Oikos*, 89(2), 313-328. <https://doi.org/10.1034/j.1600-0706.2000.890213.x>

Subramaniam, R. C., Melbourne-Thomas, J., Corney, S. P., Alexander, K., Péron, C., Ziegler, P., & Swadling, K. M. (2020). Time-Dynamic Food Web Modeling to Explore Environmental Drivers of Ecosystem Change on the Kerguelen Plateau. *Frontiers in Marine Science*, 7. <https://www.frontiersin.org/articles/10.3389/fmars.2020.00641>

Tilman, D., Reich, P. B., & Knops, J. M. H. (2006). Biodiversity and ecosystem stability in a decade-long grassland experiment. *Nature*, 441(7093), 629-632. <https://doi.org/10.1038/nature04742>

Thompson, R. M., Brose, U., Dunne, J. A., Hall, R. O., Hladyz, S., Kitching, R. L., Martinez, N. D., Rantala, H., Romanuk, T. N., Stouffer, D. B., & Tylianakis, J. M. (2012). Food webs : Reconciling the structure and function of biodiversity. *Trends in Ecology & Evolution*, 27(12), 689-697. <https://doi.org/10.1016/j.tree.2012.08.005>

Thébault, E., & Loreau, M. (2005). Trophic Interactions and the Relationship between Species Diversity and Ecosystem Stability. *The American Naturalist*, 166(4), E95-E114. <https://doi.org/10.1086/444403>

Thompson, R. M., Brose, U., Dunne, J. A., Hall, R. O., Hladyz, S., Kitching, R. L., Martinez, N. D., Rantala, H., Romanuk, T. N., Stouffer, D. B., & Tylianakis, J. M. (2012). Food webs : Reconciling the structure and function of biodiversity. *Trends in Ecology & Evolution*, 27(12), 689-697. <https://doi.org/10.1016/j.tree.2012.08.005>

Thompson, R. M., Hemberg, M., Starzomski, B. M., & Shurin, J. B. (2007). Trophic Levels and Trophic Tangles : The Prevalence of Omnivory in Real Food Webs. *Ecology*, 88(3), 612-617. <https://doi.org/10.1890/05-1454>

Williams, R. J., & Martinez, N. D. (2000). Simple rules yield complex food webs. *Nature*, 404(6774), 180-183. <https://doi.org/10.1038/35004572>

Chapitre 3 : Conclusion générale

À partir de cette étude, il est clair que notre méthode de correction des prédictions de modèle génératif par la pondération de la stabilité n'a pas d'effet concret. En effet, la plus grande différence dans les résultats est la nature des modèles plus que la correction par la pondération de la stabilité. Cependant, la stabilité reste un trait structurel élémentaire pour les réseaux trophiques. C'est pourquoi Rooney et *al.*, 2008 indiquent que comprendre la stabilité d'un réseau signifie comprendre également la structure et les mécanismes du réseau qui permet d'atteindre cet équilibre. Bien que la méthode présentée sur ce projet n'ait pas fonctionné, cela n'exclut pas le fait que cette approche a du potentiel et qu'avec certaines corrections ce potentiel pourrait être atteint. Comme les trois modèles étudiés ici modélisent des réseaux d'interaction assez différents, nous avons voulu utiliser nos résultats pour comprendre la présence de ces différences. C'est pourquoi dans ce mémoire les différents avantages et inconvénients de chaque modèle sont étudiés. Notre étude sert ainsi à illustrer ces phénomènes. Nous passons également en revue d'autres mécanismes importants de la structure du réseau alimentaire, tel que l'effet top-down et l'effet bot-tom-up, ainsi que l'effet stabilisateur du mésoprédateur.

Pour l'indice du cannibalisme à l'exception du modèle en cascade, nos résultats montrent une augmentation du cannibalisme dans les réseaux trophiques avec une plus grande richesse spécifique. On observe cette même à l'évolution dans les données empiriques. Le modèle de la hiérarchie emboîtée semble avoir les prédictions les plus proches des données empiriques. Ce modèle se distingue des autres par sa considération de processus écologiques. Il considère en effet les contraintes d'adaptation phylogénétique et évolutive (Stouffer et al., 2005). Cela pourrait expliquer qu'il ait la meilleure prédiction dans ce cas. Cette partie de nos résultats permet ainsi d'illustrer les points positifs du modèle de hiérarchie emboîté.

Pour l'indice de cannibalisme, le modèle en cascade ne donne pas de prédictions justes. Cela pourrait s'expliquer par son principe d'équiprobabilité des interactions prédatrices. En effet, le

modèle en cascade attribue à chaque espèce une valeur dans l'intervalle [0,1] et chaque espèce a la même probabilité de $P = 2CS/(S - 1)$ d'interagir avec des espèces de valeurs inférieures à la sienne (Williams & Martinez, 2000). Cette condition conduit à des prédictions de réseaux irréalistes. De plus, le principe du modèle selon lequel les proies sont toujours de hiérarchie inférieure à leurs prédateurs a été justifié par le principe de sélectivité lié à la taille corporelle, mais plusieurs cas d'interactions empiriques prouvent que cette observation n'est pas générale (Neubert et al., 2000). Ainsi notre étude d'indice de cannibalisme soulève les limites du modèle de cascade.

Concernant les indices de niveaux trophiques, pour l'indice des espèces apicales, le modèle de niche et de cascade donne les prédictions les plus proches des données empiriques. Pour les espèces intermédiaires, tous les modèles diffèrent des données empiriques pour les réseaux de plus de 30 espèces. Pour les espèces basales, le modèle de niche est le plus proche, mais il diffère encore beaucoup des données empiriques pour les réseaux de plus de 30 espèces. Ainsi, le modèle de niche fournit les prédictions les plus proches des réseaux empiriques pour les réseaux de moins de 40 espèces.

Le modèle de niche ne prédit que des réseaux décrits par une dimension de niche unique. En effet, cela implique que les réseaux du modèle de niche sont toujours des intervalles (Pascual & Dunne, 2005). L'intervalle est la capacité de décrire un réseau alimentaire par une seule dimension de niche. Cependant, à mesure que le nombre d'espèces augmente, les réseaux devraient devenir moins intervalles (Stouffer et al., 2006), c'est-à-dire qu'ils ne peuvent pas être décrits par une seule dimension de niche. Ainsi, le modèle de niche devrait prédire des résultats de moins en moins fiables avec l'augmentation du nombre d'espèces dans les réseaux. Cet effet souligne l'importance de l'intervalle pour la qualité de la prédiction des modèles génératifs (Stouffer et al., 2006) et pourrait expliquer le manque de fiabilité du modèle de niche pour des réseaux plus grands. Ainsi notre étude sur l'indice de niveau trophique soulève les limites du modèle de niche.

Dans notre étude, les modèles semblent prédire une biomasse de prédateurs proche de celle retrouvée en nature. Cependant, ce n'est pas le cas pour les espèces intermédiaires et basales. En effet les modèles prédisent trop d'espèces intermédiaires et pas assez d'espèces basales. Cela pourrait avoir un impact sur la représentation des mécanismes bottom-up dans les systèmes

modélisés. Or, les réseaux trophiques empiriques montrent un effet bottom-up très présent. En effet, la biomasse des espèces basales est bien très élevée (+ 0,2). Cependant, nos modèles ne parviennent pas à le représenter. Connaissant l'importance de l'effet bottom-up, cela pourrait affecter grandement les études sur la dynamique des réseaux alimentaires. De plus, sachant qu'il y a souvent une rotation entre les effets top-down et bottom-up, cela pourrait signifier que ces mêmes réseaux alimentaires à travers le temps pourraient montrer une dynamique très différente. Cela renforce l'importance de respecter la dynamique des réseaux alimentaires que nous pouvons observer dans la nature, et que le modèle étudié ici n'a pas réussi à représenter. Ainsi notre étude sur les niveaux trophiques illustre les limites des prédictions des trois modèles étudiés ici. En effet, ces derniers n'arrivent pas à prédire les dynamiques que l'on retrouve dans les données empiriques ce qui influence notre compréhension des dynamiques des réseaux trophiques.

Dans notre étude, tous les modèles semblent prédire des valeurs d'indice de vulnérabilité proches de celles empiriques. Ce n'est pas le cas pour l'indice de généralité. Cela peut s'expliquer par le fait que tous les modèles prédisent une plus faible abondance d'espèces basales. La généralité étant le nombre moyen de proies par prédateur, une généralité faible indique un nombre d'espèces basales faible. Ainsi, l'indice de généralité est trop faible par rapport à celui des données empiriques. Cela corrobore le fait que les modèles génératifs ne répartissent pas la biomasse de manière juste dans les différents niveaux trophiques. Cela peut entraîner des conséquences dans les études de dynamiques des réseaux, comme celle de Crooks & Soulé (1999) où la balance des différents niveaux trophiques jouent un rôle important.

Cette étude montre l'importance d'approfondir nos connaissances sur les mécanismes qui régissent la structure des réseaux trophiques. Le fait que notre correction par pondération de la stabilité ne soit pas concluante additionnée à l'inefficacité des trois modèles génératifs à prédire un réseau trophique similaire aux réseaux empiriques montre que notre compréhension du réseau alimentaire nécessite d'autres déterminants. L'un de ces déterminants pourrait être le concept de temps. En effet, considérer que les réseaux n'ont pas une structure fixe est un concept important qui manque dans les modèles génératifs étudiés ici. La structure des réseaux alimentaires va changer en fonction de l'évolution de la richesse en espèces au fil des saisons et des années. Des

études ont mis en œuvre le temps dans leur prédiction des structures des réseaux avec des résultats positifs (Subramaniam et al., 2020). Un autre facteur déterminant pourrait être de considérer plus d'un type d'interaction. Notre étude ne prend en compte que les interactions prédatrices. Melián et al. (2009) et Lafferty et al. (2008) ont tous deux étudié comment la prise en compte de plus d'un type d'interaction permet de découvrir des informations importantes concernant la structure des réseaux. Ils prouvent qu'en étudiant les réseaux en se concentrant sur un seul type d'interaction, on passe à côté de résultats importants. Melián et al. (2009) ont étudié spécifiquement les interactions mutualistes et antagonistes et la manière dont elles donnent toutes deux un aperçu de la diversité des communautés. Lafferty et al. (2008) se sont davantage concentrés sur les interactions parasitaires et sur la manière dont elles peuvent apporter des informations manquantes sur les réseaux alimentaires si nous mettons en œuvre des interactions parasitaires.

Un autre point pourrait être le biais d'échantillonnage. Tout d'abord, au niveau de notre étude, nous avons sélectionné un nombre spécifique de réseaux alimentaires, avec une richesse en espèces et une connectivité spécifique. En effet, nos simulations ont été limitées à des réseaux de 100 espèces ou moins. Cette méthode est très susceptible de conduire à un biais d'échantillonnage. Nous avons pu observer directement ce biais avec le problème de l'intervalité qui affecte les prédictions du modèle de niche. A un niveau plus global, la collecte de données empiriques que nous utilisons dans cette étude trouve sa limite à un certain nombre d'espèces. En effet, lors du comptage des interactions, plus le nombre d'espèces est élevé, plus il est difficile d'observer toutes les interactions réalisées. De plus, l'effort d'échantillonnage pourrait également biaiser les données utilisées ici. L'échantillonnage des données pourrait donc biaiser les mesures effectuées sur celles-ci (Goldwasser & Rough-garden, 1997).

Références générales

- Allesina, S., Alonso, D., & Pascual, M. (2008). A General Model for Food Web Structure. *Science*, 320(5876), 658-661. <https://doi.org/10.1126/science.1156269>
- Baiser, B., Elhessa, R., & Kahveci, T. (2016). Motifs in the assembly of food web networks. *Oikos*, 125(4), 480-491. <https://doi.org/10.1111/oik.02532>
- Banašek-Richter, C., Bersier, L.-F., Cattin, M.-F., Baltensperger, R., Gabriel, J.-P., Merz, Y., Ulanowicz, R. E., Tavares, A. F., Williams, D. D., Ruitter, P. C., Winemiller, K. O., & Naisbit, R. E. (2009). Complexity in quantitative food webs. *Ecology*, 90(6), 1470-1477. <https://doi.org/10.1890/08-2207.1>
- Bascompte, J. (2009). Mutualistic networks. *Frontiers in Ecology and the Environment*, 7(8), 429-436. <https://doi.org/10.1890/080026>
- Briand, F., & Cohen, J. E. (1984). Community food webs have scale-invariant structure. *Nature*, 307(5948), 264-267. <https://doi.org/10.1038/307264a0>
- Briand, F. (1983). Environmental Control of Food Web Structure. *Ecology*, 64(2), 253-263. <https://doi.org/10.2307/1937073>
- Camerano, L. (1880). Dell'equilibrio dei viventi merce la reciproca distruzione. *Atti Della Reale Accademia delle Scienze di Torino* 15, 393–414.
- Cattin, M.-F., Bersier, L.-F., Banašek-Richter, C., Baltensperger, R., & Gabriel, J.-P. (2004). Phylogenetic constraints and adaptation explain food-web structure. *Nature*, 427(6977), 835-839. <https://doi.org/10.1038/nature02327>

- Caughlan, L., & Oakley, K. L. (2001). Cost considerations for long-term ecological monitoring. *Ecological Indicators*, 1(2), 123-134. [https://doi.org/10.1016/S1470-160X\(01\)00015-2](https://doi.org/10.1016/S1470-160X(01)00015-2)
- Cohen JE, Briand F, Newman CM (1990) Community Food Webs: Data and Theory (Springer, Berlin).
- Cohen, J. E. (1990). A stochastic theory of community food webs. VI. Heterogeneous alternatives to the cascade model. *Theoretical Population Biology*, 37(1), 55-90. [https://doi.org/10.1016/0040-5809\(90\)90027-S](https://doi.org/10.1016/0040-5809(90)90027-S)
- Chesson, P., & Kuang, J. J. (2008). The interaction between predation and competition. *Nature*, 456(7219), 235-238. <https://doi.org/10.1038/nature07248>
- Crooks, K. R., & Soulé, M. E. (1999). Mesopredator release and avifaunal extinctions in a fragmented system. *Nature*, 400(6744), 563-566. <https://doi.org/10.1038/23028>
- Delmas, E., Besson, M., Brice, M.-H., Burkle, L. A., Dalla Riva, G. V., Fortin, M.-J., Gravel, D., Guimarães Jr., P. R., Hembry, D. H., Newman, E. A., Olesen, J. M., Pires, M. M., Yeakel, J. D., & Poisot, T. (2019). Analysing ecological networks of species interactions. *Biological Reviews*, 94(1), 16-36. <https://doi.org/10.1111/brv.12433>
- Doak, D. F., Bigger, D., Harding, E. K., Marvier, M. A., O'Malley, R. E., & Thomson, D. (1998). The Statistical Inevitability of Stability-Diversity Relationships in Community Ecology. *The American Naturalist*, 151(3), 264-276. <https://doi.org/10.1086/286117>
- Estrada, E., & Bodin, Ö. (2008). Using Network Centrality Measures to Manage Landscape Connectivity. *Ecological Applications*, 18(7), 1810-1825. <https://doi.org/10.1890/07-1419.1>

- Gellner, G., & McCann, K. (2012). Reconciling the Omnivory-Stability Debate. *The American Naturalist*, 179(1), 22-37. <https://doi.org/10.1086/663191>
- Goodman, D. (1975). The Theory of Diversity-Stability Relationships in Ecology. *The Quarterly Review of Biology*, 50(3), 237-266. <https://doi.org/10.1086/408563>
- Gonzalez, A., Germain, R. M., Srivastava, D. S., Filotas, E., Dee, L. E., Gravel, D., Thompson, P. L., Isbell, F., Wang, S., Kéfi, S., Montoya, J., Zelnik, Y. R., & Loreau, M. (2020). Scaling-up biodiversity-ecosystem functioning research. *Ecology Letters*, 23(4), 757-776. <https://doi.org/10.1111/ele.13456>
- Gravel, D., Poisot, T., Albouy, C., Velez, L., & Mouillot, D. (2013). Inferring food web structure from predator-prey body size relationships. *Methods in Ecology and Evolution*, 4(11), 1083-1090. <https://doi.org/10.1111/2041-210X.12103>
- Hutchinson, G. E. (1959). Homage to Santa Rosalia or Why Are There So Many Kinds of Animals? *The American Naturalist*, 93(870), 145-159. <https://doi.org/10.1086/282070>
- Jiang, L., & Pu, Z. (2009). Different Effects of Species Diversity on Temporal Stability in Single-Trophic and Multitrophic Communities. *The American Naturalist*, 174(5), 651-659. <https://doi.org/10.1086/605961>
- Jordano, P. (2016). Chasing Ecological Interactions. *PLOS Biology*, 14(9), e1002559. <https://doi.org/10.1371/journal.pbio.1002559>
- Lafferty, K. D., Allesina, S., Arim, M., Briggs, C. J., De Leo, G., Dobson, A. P., Dunne, J. A., Johnson, P. T. J., Kuris, A. M., Marcogliese, D. J., Martinez, N. D., Memmott, J., Marquet, P. A., McLaughlin, J. P., Mordecai, E. A., Pascual, M., Poulin, R., & Thielges, D. W. (2008). Parasites in food webs : The

ultimate missing links. *Ecology Letters*, 11(6), 533-546. <https://doi.org/10.1111/j.1461-0248.2008.01174.x>

Lawton, J. H., & Warren, P. H. (1988). Static and dynamic explanations for patterns in food webs. *Trends in Ecology & Evolution*, 3(9), 242-245. [https://doi.org/10.1016/0169-5347\(88\)90167-X](https://doi.org/10.1016/0169-5347(88)90167-X)

Loreau, M., & Mazancourt, C. de. (2013). Biodiversity and ecosystem stability : A synthesis of underlying mechanisms. *Ecology Letters*, 16(s1), 106-115. <https://doi.org/10.1111/ele.12073>

McCann, K. S. (2000). The diversity–stability debate. *Nature*, 405(6783), 228-233. <https://doi.org/10.1038/35012234>

MacArthur, R. (1955). Fluctuations of Animal Populations and a Measure of Community Stability. *Ecology*, 36(3), 533-536. <https://doi.org/10.2307/1929601>

MacDonald, A. A. M., Banville, F., & Poisot, T. (2020). Revisiting the Links-Species Scaling Relationship in Food Webs. *Patterns*, 1(7), 100079. <https://doi.org/10.1016/j.patter.2020.100079>

Martinez, N. D. (1992). Constant Connectance in Community Food Webs. *The American Naturalist*, 139(6), 1208-1218. <https://doi.org/10.1086/285382>

Martinez, N. D., Hawkins, B. A., Dawah, H. A., & Feifarek, B. P. (1999). Effects of Sampling Effort on Characterization of Food-Web Structure. *Ecology*, 80(3), 1044-1055. [https://doi.org/10.1890/0012-9658\(1999\)080\[1044:EOSEOC\]2.0.CO;2](https://doi.org/10.1890/0012-9658(1999)080[1044:EOSEOC]2.0.CO;2)

May, R. M. 1973. Stability and complexity in model eco- systems. Monograph of population biology #6. Princeton University Press, Princeton, New Jersey, USA. 265 p

- McCann, K. S. (2000). The diversity–stability debate. *Nature*, 405(6783), 228-233.
<https://doi.org/10.1038/35012234>
- Monteiro, A. B., & Del Bianco Faria, L. (2017). Causal relationships between population stability and food-web topology. *Functional Ecology*, 31(6), 1294-1300. <https://doi.org/10.1111/1365-2435.12833>
- Morin, P. J., & Lawler, S. P. (1995). Food Web Architecture and Population Dynamics : Theory and Empirical Evidence. *Annual Review of Ecology and Systematics*, 26, 505-529.
- Melián, C. J., Bascompte, J., Jordano, P., & Krivan, V. (2009). Diversity in a complex ecological network with two interaction types. *Oikos*, 118(1), 122-130. <https://doi.org/10.1111/j.1600-0706.2008.16751.x>
- Neubert, M. G., Blumenshine, S. C., Duplisea, D. E., Jonsson, T., & Rashleigh, B. (2000). Body size and food web structure : Testing the equiprobability assumption of the cascade model. *Oecologia*, 123(2), 241-251. <https://doi.org/10.1007/s004420051011>
- Otto, S. P., & Day, T. (2011). *A Biologist's Guide to Mathematical Modeling in Ecology and Evolution*. In *A Biologist's Guide to Mathematical Modeling in Ecology and Evolution*. Princeton University Press. <https://doi.org/10.1515/9781400840915>
- Paine, R. T. (1988). Road Maps of Interactions or Grist for Theoretical Development? *Ecology*, 69(6), 1648-1654. <https://doi.org/10.2307/1941141>
- Pascual, M., & Dunne, J. A. (2005). *Ecological Networks : Linking Structure to Dynamics in Food Webs*. Oxford University Press.

- Pereira, L. S., Keppeler, F. W., Agostinho, A. A., & Winemiller, K. O. (2017). Is There a Relationship between Fish Cannibalism and Latitude or Species Richness? *PLOS ONE*, 12(1), e0169813. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0169813>
- Pimm, S. L. (1979). The structure of food webs. *Theoretical Population Biology*, 16(2), 144-158. [https://doi.org/10.1016/0040-5809\(79\)90010-8](https://doi.org/10.1016/0040-5809(79)90010-8)
- Poisot, T., Mouquet, N., & Gravel, D. (2013). Trophic complementarity drives the biodiversity–ecosystem functioning relationship in food webs. *Ecology Letters*, 16(7), 853-861. <https://doi.org/10.1111/ele.12118>
- Poisot, T., Stouffer, D. B., & Kéfi, S. (2016). Describe, understand and predict : Why do we need networks in ecology? *Functional Ecology*, 30(12), 1878-1882. <https://doi.org/10.1111/1365-2435.12799>
- Polis, G. A., Myers, C. A., & Holt, R. D. (1989). The Ecology and Evolution of Intraguild Predation : Potential Competitors That Eat Each Other. *Annual Review of Ecology and Systematics*, 20, 297-330.
- Polis, G. A., & Strong, D. R. (1996). Food Web Complexity and Community Dynamics. *The American Naturalist*, 147(5), 813-846. <https://doi.org/10.1086/285880>
- Pimm, S. L. (1984). The complexity and stability of ecosystems. *Nature*, 307(5949), 321-326. <https://doi.org/10.1038/307321a0>
- Pimm, S. L., Lawton, J. H., & Cohen, J. E. (1991). Food web patterns and their consequences. *Nature*, 350(6320), 669-674. <https://doi.org/10.1038/350669a0>

- Proulx, S. R., Promislow, D. E. L., & Phillips, P. C. (2005). Network thinking in ecology and evolution. *Trends in Ecology & Evolution*, 20(6), 345-353. <https://doi.org/10.1016/j.tree.2005.04.004>
- Rooney, N., McCann, K. S., & Moore, J. C. (2008). A landscape theory for food web architecture. *Ecology Letters*, 11(8), 867-881. <https://doi.org/10.1111/j.1461-0248.2008.01193.x>
- Stouffer, D. B., Camacho, J., & Amaral, L. A. N. (2006). A robust measure of food web intervality. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 103(50), 19015-19020. <https://doi.org/10.1073/pnas.0603844103>
- Stouffer, D. B., Camacho, J., Guimerà, R., Ng, C. A., & Nunes Amaral, L. A. (2005). Quantitative Patterns in the Structure of Model and Empirical Food Webs. *Ecology*, 86(5), 1301-1311. <https://doi.org/10.1890/04-0957>
- Soulé, M. E., Bolger, D. T., Alberts, A. C., Wrights, J., Sorice, M., & Hill, S. (1988). Reconstructed Dynamics of Rapid Extinctions of Chaparral-Requiring Birds in Urban Habitat Islands. *Conservation Biology*, 2(1), 75-92. <https://doi.org/10.1111/j.1523-1739.1988.tb00337.x>
- Solow, A. R., & Beet, A. R. (1998). On Lumping Species in Food Webs. *Ecology*, 79(6), 2013-2018. <https://doi.org/10.2307/176705>
- Strong, D. R. (1992). Are Trophic Cascades All Wet? Differentiation and Donor-Control in Speciose Ecosystems. *Ecology*, 73(3), 747-754. <https://doi.org/10.2307/1940154>
- Sinclair, A. R. E., Krebs, C. J., Fryxell, J. M., Turkington, R., Boutin, S., Boonstra, R., Secombe-Hett, P., Lundberg, P., & Oksanen, L. (2000). Testing hypotheses of trophic level interactions : A boreal forest ecosystem. *Oikos*, 89(2), 313-328. <https://doi.org/10.1034/j.1600-0706.2000.890213.x>

- Subramaniam, R. C., Melbourne-Thomas, J., Corney, S. P., Alexander, K., Péron, C., Ziegler, P., & Swadling, K. M. (2020). Time-Dynamic Food Web Modeling to Explore Environmental Drivers of Ecosystem Change on the Kerguelen Plateau. *Frontiers in Marine Science*, 7. <https://www.frontiersin.org/articles/10.3389/fmars.2020.00641>
- Tilman, D., Reich, P. B., & Knops, J. M. H. (2006). Biodiversity and ecosystem stability in a decade-long grassland experiment. *Nature*, 441(7093), 629-632. <https://doi.org/10.1038/nature04742>
- Thébault, E., & Loreau, M. (2005). Trophic Interactions and the Relationship between Species Diversity and Ecosystem Stability. *The American Naturalist*, 166(4), E95-E114. <https://doi.org/10.1086/444403>
- Thompson, R. M., Hemberg, M., Starzomski, B. M., & Shurin, J. B. (2007). Trophic Levels and Trophic Tangles : The Prevalence of Omnivory in Real Food Webs. *Ecology*, 88(3), 612-617. <https://doi.org/10.1890/05-1454>
- Thompson, R. M., Brose, U., Dunne, J. A., Hall, R. O., Hladyz, S., Kitching, R. L., Martinez, N. D., Rantala, H., Romanuk, T. N., Stouffer, D. B., & Tylianakis, J. M. (2012). Food webs : Reconciling the structure and function of biodiversity. *Trends in Ecology & Evolution*, 27(12), 689-697. <https://doi.org/10.1016/j.tree.2012.08.005>
- Williams, R. J., & Martinez, N. D. (2000). Simple rules yield complex food webs. *Nature*, 404(6774), 180-183. <https://doi.org/10.1038/35004572>