

Comment caractériser et inférer les interactions dans les communautés écologiques ?

UE Analyse Bibliographique

Clément Violet

Semestre 9

Table des matières

Introduction	2
Les interactions en écologie	3
Différentes interactions	3
Les interactions directes	3
Les interactions indirectes	4
Caractéristiques des interactions	7
Réseau d'interaction et théorie des graphes	7
Prédire les interactions	10
<i>Latent Variable Models</i>	10
<i>Hierarchical Modelling of Species Communities</i>	12
<i>Gaussian Copula Graphical Models</i>	13
<i>Machine Learning</i>	14
Bibliographie	16

Introduction

Les interactions sont un des éléments clés de voute de la structure des communautés biologiques. Ainsi, dès le début de l'écologie moderne, les interactions sont apparues comme l'un des deux éléments importants dans la lutte pour le plus apte (Darwin 2004). Ainsi, à des échelles temporelles et spatiales réduites, les interactions sont le principal facteur de la biodiversité (Benton 2009), c'est l'hypothèse de la *Reine Rouge* (Van Valen 1973).

Cependant, les connaissances sur les interactions intraspécifiques et interspécifiques sont encore aujourd'hui très lacunaires (Morales-Castilla et al. 2015; Rosado et al. 2016). Ce manque de connaissance peut s'expliquer par le fait qu'il est actuellement impossible d'observer les interactions entre les espèces. Par exemple, un écosystème avec seulement sept espèces différentes peut donner lieu à l'observation de 42 directes interactions et plus de 13 000 interactions indirectes (Morales-Castilla et al. 2015).

La caractérisation et l'inférence des interactions entre les espèces peuvent sembler alors une tâche qui n'a que peut d'intérêt au vu de sa complexité. Toutefois, il existe des preuves dans la littérature que les interactions peuvent affecter l'aire de répartition et la co-distribution des espèces à des échelles spatiales locales, voire continentales. De plus, les interactions pourraient également moduler les réponses biologiques des espèces face aux changements environnementaux (Morales-Castilla et al. 2015). De plus en plus de recherches se penchent ainsi sur la prédiction du fonctionnement des écosystèmes face aux changements globaux. C'est pourquoi la prédiction des interactions entre les espèces d'un même écosystème devient un enjeu majeur en écologie des communautés (Montoya & Raffaelli 2010).

Les interactions en écologie

Différentes interactions

Une interaction pourrait être définie comme l'action d'une première espèce sur une seconde. De fait, il existe plusieurs façons de décrire les interactions en écologie : les interactions peuvent varier selon leur type (antagoniste ou facilitatrice), leur forcent (faible ou forte) ainsi que leur symétrie (symétriques ou asymétriques) et leur mode d'action (direct ou indirect) (Wootton 1994; Morales-Castilla et al. 2015). Cette définition n'englobe pas une échelle écologique précise : les interactions peuvent être observées au niveau des individus, de populations ou bien encore d'espèces.

Dans un premier temps, nous nous intéresserons aux interactions directes, puis aux interactions indirectes.

Les interactions directes

Historiquement, le premier type d'interaction étudié a été les interactions directes grâce à l'observation de réseaux trophique, il y a plus d'un siècle (Dunne 2006). Une interaction directe est définie comme une interaction physique entre deux individus : un donneur et un receveur. (Wootton 1994). Dans les années 70, c'est l'étude des interactions hôtes-parasites qui a connu un rapide gain d'intérêt. Enfin, au début des années 2000, ce sont les réseaux mutualistes qui ont été mis sur le devant de la scène par les chercheurs (Poisot et al. 2019). C'est pourquoi traditionnellement les réseaux écologiques sont subdivisés dans ces trois catégories citées au-dessus (Ings et al. 2009). Toutefois, il est possible de définir plus d'interactions directes comme le montre le tableau 1.

Tab. 1 : Exemple des différents types d'interaction qu'il est possible de rencontrer en écologie. L'espèce qui effectue l'interaction est dans la partie gauche de la parenthèse et celle qui subit l'interaction est sur la partie droite de la parenthèse. L'effet de l'interaction est représenté par un symbole. Adapté de Morales-Castilla et al. (2015).

Type d'interaction et nature de l'effet	Exemple Biologique
Mutualisme (+, +)	Fleurs et insectes pollinisateurs
Prédation / Parasitisme (+, -)	Lions et gnous
Commensalisme (+, 0)	Crevettes nettoyeuses et les muraenidae
Amensalisme (0, -)	Piétinement des pelouses par l'Homme

Les interactions indirectes

Les interactions indirectes forment la seconde grande classe d'interaction qui structurent les communautés écologiques. Les interactions indirectes peuvent être définies comme l'effet d'un individu ou d'une espèce émetteur d'une interaction sur une autre (receveur) par la médiation d'un troisième transmetteur. Wootton (1994) démontre que les interactions indirectes peuvent se propager de deux manières différentes : par une chaîne d'interaction ou par une modification des interactions.

Une chaîne d'interaction est décrite comme l'interaction d'une espèce A sur une autre espèce B via une espèce transmettrice. Par exemple, une espèce peut réduire l'abondance de sa proie, réduisant ainsi la base alimentaire des autres consommateurs de la proie (Wootton 1994).

La modification des interactions se produit lorsque le changement d'abondance d'une espèce A peut indirectement affecter l'abondance d'une espèce B en modifiant l'interaction entre l'espèce B et une espèce C. Wootton (1994) donnent l'exemple suivant : l'augmentation de la densité de la végétation peut augmenter indirectement l'abondance d'une espèce prédatée en lui permettant de se cacher de ses prédateurs, réduisant ainsi l'intensité de l'interaction proie-prédateur.

Menge (1995) a proposé sept grands types d'interactions indirectes figure 1 :

- Prédation clé de voute : interaction observée lorsque l'abondance d'un prédateur augmente indirectement l'abondance des concurrents de sa proie par la consommation

de ladite proie ;

- Cascade trophique : augmentation de l'abondance d'une espèce causée par le contrôle de son prédateur immédiat par un autre prédateur ;
- Exploitation concurrentielle : réduction de l'abondance d'un consommateur résultant de la réduction de l'abondance sa proie par une autre espèce de consommateur ;
- Compétition : réduction de l'abondance d'une espèce résultant de l'augmentation de l'abondance d'une deuxième espèce qui augmente la prédation par un prédateur commun ;
- Mutualisme indirect : Changements positivement corrélés de l'abondance de deux espèces résultant de la prédation de chacune sur la proie principale de l'autre ;
- Commensalisme indirect : résulte du fait qu'une des deux espèces de prédateurs dans un schéma de mutualisme indirect à un régime alimentaire plus large et se nourrit également de la proie principale de l'autre espèce de prédateur dans le schéma de mutualiste indirect ;
- Facilitation d'habitat : un organisme améliore indirectement l'habitat d'un deuxième en modifiant l'abondance d'une troisième espèce.

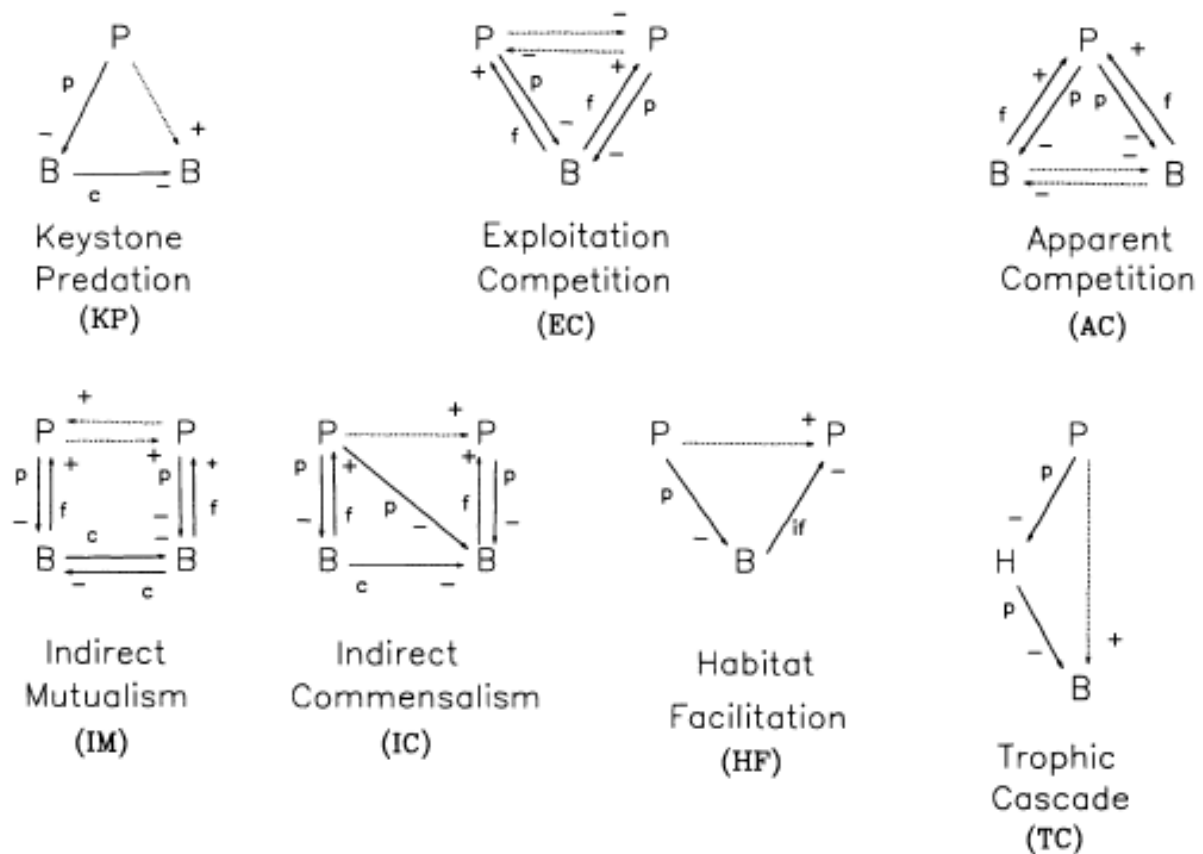


Fig. 1 : Schéma des différents types d'effets indirects. P, prédateur; H, herbivore; B, espèce basale. Les flèches pleines représentent les effets directs, les flèches en pointillés représentent les effets indirects. +, effet positif; -, effet négatif. p, prédation; c, compétition d'interférence; f, apport de nourriture; if, inhibition de la prise alimentaire. Adapté de Menge (1995).

Caractéristiques des interactions

Réseau d'interaction et théorie des graphes

Les réseaux écologiques d'interactions peuvent être représentés à l'aide de graphes. Les graphes sont des constructions mathématiques constituées de deux ensembles : les noeuds et les arêtes qui représentent les connexions entre des paires de noeuds (Dale & Fortin 2010). Ces outils mathématiques facilitent la représentation des interactions, chaque noeud étant une espèce et chaque arête représentant une interaction. Les arêtes peuvent être orienté ou non. Si le graphe est orientés, alors la direction de l'interaction entre l'espèce émettrice et receveuse de l'interaction est indiquée par l'arête sous la forme d'une flèche (Dunne 2006; Dale & Fortin 2010; Delmas et al. 2018).

L'utilisation de graphes en écologie permet d'utiliser un ensemble d'outils développés par les mathématiciens pour mieux comprendre les réseaux complexes. Il existe ainsi des outils permettant de décrire comment les espèces interagissent au sein d'une communauté, quel est le rôle de chaque espèce dans la communauté (Delmas et al. 2018) etc. Aussi pour ce travail, il ne sera question dans les prochains paragraphes que de quelques-uns des outils permettant de décrire comment les espèces interagissent entre elles.

Une des propriétés basiques d'un graphe découle de sa définition : le nombre de noeuds. Dans le cas d'un réseau écologique, chaque noeud est associé à une espèce (Dunne 2006; Delmas et al. 2018). S représente ainsi la riche spécifique d'une communauté. De même, il est possible de définir le degré deg comme le nombre d'arête pour un noeud et L comme le nombre d'arêtes tout un réseau écologique. C'est ainsi qu'il est possible de déduire la densité d'un réseau écologique en appliquant le rapport $\frac{L}{S}$ qui indique le nombre de liens qui est attendu pour une espèce prise au hasard. Toutefois, la mesure de la densité n'est pas un indicateur satisfaisant, en effet il ne représente pas l'ensemble des liens possible dans un réseau d'interaction. C'est alors que Martinez (1992) proposa une autre mesure la

connectance. La formule de la connectance $C = \frac{L}{m}$ varie selon le type de réseau considéré : si les espèces peuvent interagir avec elles-mêmes, alors $m = S^2$ dans le cas contraire $m = (S - 1)^2$. La propriété de la connectance est importante pour les réseaux écologiques, car elle permet de donner des indications quant à la fragilité du réseau.

La distribution des degrés est la mesure qui donne la probabilité qu'une espèce ait k interaction. Cette mesure se calcule de la manière suivante : $P(k) = N_k/S$ avec N_k le nombre de noeuds ayant k arrêtes. La distribution de degrés d'un graphe est une mesure permettant l'identification des espèces clés de voute potentielles (Dunne 2006). De plus, les degrés d'un graphe peuvent, dans le cas d'un graphe orienté être décomposés en arrête entrantes et sortantes d'un noeud. Ainsi, il est possible de déterminer d'autres mesures comme le nombre de prédateurs et le nombre d'espèces prédites (Delmas et al. 2018).

Les réseaux d'interactions peuvent être également décomposés en sous-graphes plus petits : les motifs. Les motifs sont des assemblages de trois noeuds, il en existe 13 différents pour les graphes orientés. La fréquence de ces différents motifs donne aux biologistes des informations sur la structure des réseaux d'interactions, puisque certains motifs sont présents à une fréquence différente de celle du hasard. Les motifs sont considérés comme la brique de construction élémentaire d'un réseau d'interaction. L'étude des motifs se trouve particulièrement efficace pour étudier les processus déterminant l'assemblage et le désassemblage des communautés ou bien encore pour étudier le rôle trophique d'une espèce et lier ce lien avec la stabilité du réseau d'interaction (Dunne 2006 ; Delmas et al. 2018).

Un dernier outil de mesure de la structure des réseaux d'interaction issue de la théorie des graphes est l'intervalité. Pour calculer l'intervalité d'un réseau d'interaction biologique, il faut trouver un trait commun à tous les noeuds pour lequel il est possible d'ordonner tous les noeuds. Cela peut être fait pour les réseaux trophiques à l'aide de la taille ou de la masse moyenne d'un individu. Les réseaux d'interactions qui peuvent être entièrement décrit par une seule dimension (un trait) sans qu'il y ait d'ex aequo sont dits "intervalles" (Delmas et al. 2018). Les réseaux trophiques étudiés par Eklöf et al. (2013) d'une taille inférieure à 250 espèces se sont montrés être "intervalles", ainsi les réseaux trophiques sont considérés comme quasi-intervalles, puisqu'un nombre réduit de dimensions permet d'expliquer leur structure. L'intervalité offre une perspective intéressante à l'utilisation de certains outils de réduction de la dimensionnalité pour expliquer la structure des réseaux d'interaction en écologie à l'instar de l'ACP utilisée par Vermaat et al. (2009).

Toutefois, ces mesures d'analyse de la structure des réseaux d'interaction ont une limite

importante. L'hypothèse sous-jacente est la suivante : si deux espèces dans un graphe sont reliées entre elles par une arrête, alors ces deux espèces interagissent forcément ensemble. Hors les interactions entre espèces sont des entités dynamiques, elles varient en fonction de l'espace et du temps et d'effets comportementaux ainsi que stochastiques (Poisot et al. 2014). C'est ainsi que Poisot et al. (2016) propose d'un changement de paradigme en ne se posant plus la question si deux espèces interagissent, mais plutôt de savoir quelle est la probabilité qu'elles interagit. Dans ce même article, les auteurs proposent de redéfinir l'ensemble de ces métriques pour prendre en compte la nature stochastique des interactions en écologie.

Prédire les interactions

En écologie trophique il existe une boîte à outils de méthodes pour observer des interactions entre des proies et des prédateurs grâce à un certain nombre d'outils. Ces outils passent par de l'observation directe, de l'analyse de contenus stomacaux, les mesures d'isotopes stables, des contaminants ou bien encore des méthodes statistiques (Majdi et al. 2018). Mais ces méthodes ne permettent pas de faire d'inférence par rapport aux autres types d'interactions.

Ces dernières années, un ensemble de nouvelles méthodes statiques ont été développées pour estimer la distribution spatiale et/ou temporelle à l'aide de données de co-occurrence ou d'abondance, ce sont les *Spatial Distribution Models (SDM)*. Ces méthodes peuvent être utilisées pour analyser simultanément la distribution corrélée de plusieurs espèces (Thorson et al. 2016). Ces nouvelles méthodes ont également l'avantage de pouvoir prendre en compte les interactions entre les espèces et éventuellement de les estimer.

Dans les prochains paragraphes, il sera question de quelques une de ces méthodes : *Latent Variable Model*, *Hierarchical Modelling of Species Communities*, *Gaussian copula graphical models* et quelques méthodes de Machine Learning. Enfin, dans une dernière partie, il s'agira d'avoir un regard critique sur les données de co-occurrence et leurs apports pour prédire les interactions entre espèces.

Latent Variable Models

Le but des *Latent Variable Models (LVM)* est de décrire les corrélations entre l'abondance des taxons en fonction de variables explicatives, ce genre de modèle fait parti d'une plus grande famille de modèles en écologie des communautés, nommés les *Joint species distribution models*. Les *LVM* sont des extensions des *Generalized Linear Model (GLM)* et ils incluent une forme d'effet aléatoire pour permettre de prendre en compte les corrélations d'abondance entre les espèces (équation 1). Dans le cas des *LVM*, l'effet aléatoire est inclus grâce à des variables

latentes : c'est-à-dire des variables non mesurées par l'expérimentateur (Warton et al. 2015).

$$g(m_{ij}) = \alpha_i + \beta_{0j} + x'_i \beta_j + z'_i \lambda_j \quad (1)$$

$g()$ est la fonction de lien comme dans un GLM, qui relie la moyenne estimée au prédicteur linéaire. m_{ij} est l'abondance moyenne de l'espèce j au site i . α_i est un terme facultatif qui s'ajuste en fonction de l'abondance relative ou de la richesse totale du site pour modéliser de l'abondance relative plutôt que sur l'abondance absolue. x' est la transposée des données d'abondance pour chaque espèce j , β_{0j} est l'ordonnée à l'origine et β_j est un vecteur de coefficient de régression estimé à partir des variables explicatives. Enfin λ_j est un facteur de charge lié aux variables latentes z_i . Cette variable latente est traitée comme un facteur aléatoire, comme l'abondance en assumant que $y_{ij}|z_i \sim F(m_{ij}, \phi_j)$ et $z_i \sim N(0, 1)$. Ainsi, la distribution de l'abondance connaissant la valeur de la variable latente suit une loi de probabilité caractérisée par une moyenne (m_{ij}) et un paramètre de dispersion (ϕ_j). La difficulté d'estimer un tel modèle réside dans l'estimation des variables latentes et des facteurs de charges, car non observée. Il faut alors avoir recours à des priors ou de l'inférence bayésienne. Mais son intérêt réside également dans le fait que cette méthode permet de réduire le nombre de coefficients de corrélation à estimer lorsqu'elle est comparée à un *Generalized Linear Mixed Model* multivarié. Le temps de calcul d'un LVM est d'un dixième de celui d'un *Generalized Linear Mixed Model* pour un jeu de donnée de co-occurrence à 65 colonnes et 75 lignes (Warton et al. 2015).

Les LVM permettent d'estimer les corrélations entre les espèces après avoir contrôlé l'effet de variables environnementales, mais également d'utiliser les variables latentes comme des axes d'ordination et bien entendu faire de l'inférence multivariée pour de la projection. Les LVM sont également intéressantes pour inférer les interactions entre les espèces, puisque les variables latentes peuvent être interprétées comme des variables comprenant les interactions entre les espèces au sein d'une même communauté.

Rapidement un package R est sorti pour permettre aux écologistes de mettre facilement en oeuvre les LVM comme *boreal* d'après les travaux de Hui (2016).

Hierarchical Modelling of Species Communities

Quelques années après le papier de Warton et al. (2015), Ovaskainen et al. (2017) proposèrent une extension des *JSDM* nommés *Hierarchical Modelling of Species Communities* (*HMSC*). Ce nouveau cadre statistique propose d'intégrer des données d'occurrence ou d'abondance, de données environnementales, le contexte spatio-temporel du plan d'échantillonnage, des données de trait et de phylogénie figure 2.

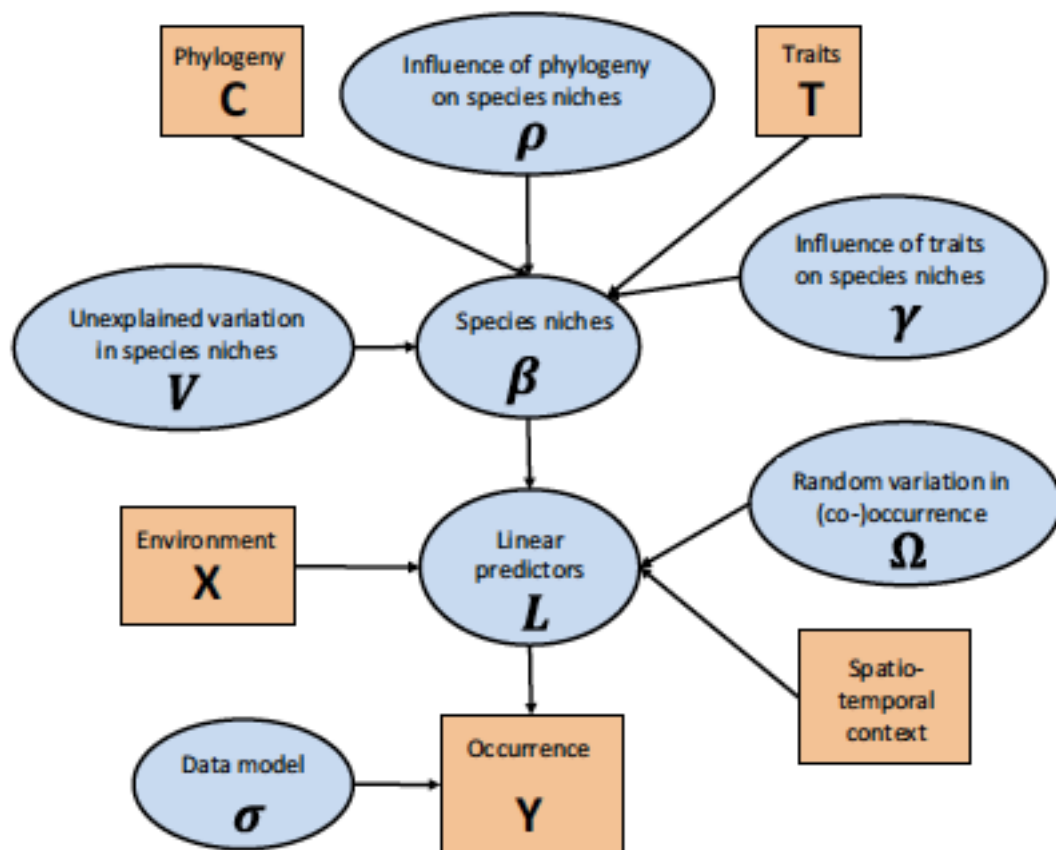


Fig. 2 : Schéma conceptuel du cadre de modélisation statique *HMSC*. Les rectangles orange font référence aux données que peut entrer dans le modèle l'utilisateur et les ellipses bleues font référence aux paramètres qu'il est possible d'observer. Adapté de Ovaskainen et al. (2017).

Pour fonctionner, les *HMSC* ont besoin au minimum de données d'abondance (ou de co-occurrence), ainsi que des données environnementales (matrices X et Y figure 2).

Ce genre de modèles peut répondre à un large éventail de questions comme quelle part de la variance de l'abondance des espèces est due aux filtres environnementaux, aux interactions biotiques et aux processus aléatoires ? Quelles sont les structures des réseaux d'interaction entre les espèces ? Ou bien encore est-ce que la présence de certaines espèces indique la présence d'autres ? (Ovaskainen et al. 2017).

L'inférence d'interaction est rendue possible grâce à l'estimation de la matrice d'association Ω (figure 2). Cette matrice estime si deux espèces ont une probabilité d'occurrence supérieure à celle du hasard. Pour m espèce, cette matrice Ω a $m(m + 1)/2$ paramètres à estimer, ce qui rend la tâche complexe lorsque m est suffisamment grand. Pour contourner ce problème, Ovaskainen et al. (2017) utilisent une méthode dérivée des LVM, ils utilisent les facteurs de charges associés aux variables latentes pour estimer la matrice Ω . Bien que les auteurs soient d'accord sur le fait que ces facteurs de charge n'expriment pas directement des interactions au sens écologique du terme, ils sont utiles pour révéler des configurations où deux espèces sont présentes en même temps plus souvent que le hasard ne peut l'expliquer.

Pour utiliser ce cadre de modélisation, un package R a été développé pour mettre en place les analyses de type HMSC (Tikhonov et al. 2019). Ainsi, ce type d'analyse a été mis en place sur les herbiers de zostère¹ (*Zostera marina*) par Stark et al. (2018). Ils ont ainsi pu mettre en évidence de signaux forts de co-occurrence d'espèces antagonistes entre différents sites, ce qui leur a permis de supposer de fortes interactions biotiques qui pourraient se traduire par exemple, par de la compétition entre les espèces herbivores pour l'accès à la production primaire. Les auteurs font également l'hypothèse que la structuration des communautés de *Zostera marina* peut également traduire un effet prioritaire² important sur les herbiers plus récents.

Gaussian Copula Graphical Models

Pour estimer l'interaction entre espèces Popovic et al. (2019) proposent l'utilisation d'un nouveau cadre de modélisation statique : *Gaussian Copula Graphical Models* (GCGM). Ce nouveau type de modèle couple une distribution multivariée gaussienne à un autre type de distribution marginale à choisir en fonction du type de donnée : distribution binomiale pour des données de présence/absence, distribution de Poisson pour des données d'abondance, etc. Cette combinaison permet d'accéder aux corrélations de co-occurrence d'espèce pour tout type de données et l'utilisation d'une copule gaussienne permet d'utiliser des modèles graphiques gaussiens pour estimer les liens d'interactions entre les différentes espèces. Ainsi, ce nouveau type de méthode est capable d'utiliser tout type de données d'occurrence utilisée en écologie. Sa grande flexibilité en fait une des forces de ce nouvel outil. Pour faciliter son

¹Un des milieux biogènes qui sera au coeur de mon stage.

²Effet que peut avoir une espèce particulière sur le développement d'une communauté, car elle s'est installée plus tôt sur le site.

utilisation, les auteurs de cet article ont mis à disposition un package R. Grâce au GCGM il est possible d'obtenir des graphes non orientés qui permettent de voir les relations entre chaque espèce. Il est alors possible d'observer les interactions directe et indirecte entre les différentes espèces. De plus, l'obtention de graphes non orientés permet d'utiliser certaines mesures de la théorie des graphes pour permettre des interprétations plus larges sur la structure du réseau écologique. Toutefois, quelques précautions sont à prendre avec l'analyse de cette méthode : les espèces qui semblent interagir entre elles peuvent répondre de la même façon à une variable environnementale non mesurée et l'absence d'interaction peut également être un artefact lié à un problème d'échantillonnage.

Machine Learning

Depuis quelques années, les écologues se sont emparés des méthodes de *Machine Learning* pour répondre à de vaste question. A partir de catalogue d'interactions il est possible de déterminer pour de nouvelles espèces, lesquelles sont susceptible d'interagir entre elles (Beauchesne et al. 2017; Desjardins-Proulx et al. 2017). L'algorithme retenu dans les deux cas a été celui des plus proches voisins (KNN). Bien que l'implémentation et la création du catalogue d'interaction permettant l'inférence soit de nature différente, les auteurs de ces deux articles notent de très belles performances pour prédire les interactions trophiques. Desjardins-Proulx et al. (2017) montrent que leur algorithme est capable de prédire correctement la proie d'un prédateur plus de 50% du temps parmi un ensemble de plus de 800 proies possible. L'algorithme de Beauchesne et al. (2017) fait mieux en arrivant à prédire correctement les interactions entre 80% et presque 100% du temps. La différence de précision peut être en partie expliquée par la construction des catalogues d'interactions.

Desjardins-Proulx et al. (2017) ont également utilisé dans leur article un algorithme d'apprentissage supervisé, les *Random Forest*. Utilisant uniquement trois traits : la masse et deux variables portant sur les relations phylogénétiques, ils ont montré qu'il était possible de prédire correctement plus de 95% du temps les interactions et non-interactions dans un réseau trophique.

Cette dernière approche a ouvert la piste à d'autres chercheurs qui se sont intéressés à prédire les interactions entre les plantes et les pollinisateurs (Pichler et al. 2019). Dans leur article, les auteurs montrent par exemple que les algorithmes de *Random Forest* ou de *Deep Neural Network* sont capables de prédire correctement grâce aux traits près de 90%

des interactions et surpassent d'autres méthodes statistiques plus classiques comme les GLM. De plus, ces algorithmes permettent aussi d'inférer quels sont les traits qui régulent les interactions entre les plantes et les oiseaux mouches sans avoir eu à faire d'hypothèses à priori sur le fonctionnement du système. Les auteurs mettent l'accent sur le fait que les algorithmes de *Machine Learning* offrent beaucoup d'avantages par rapport aux modèles de régression. Au vu du potentiel de ces algorithmes, les auteurs encouragent leur utilisation pour prédire les interactions dans d'autres types de réseaux d'interactions.

Bibliographie

- Beauchesne et al.** (2017). Thinking outside the box - Predicting biotic interactions in data-poor environments. *Vie et Milieu*. 66 :333–42.
- Benton.** (2009). The red queen and the court jester : Species diversity and the role of biotic and abiotic factors through time. *Science*. American Association for the Advancement of Science (AAAS); 323 :728–32.
- Dale & Fortin.** (2010). From graphs to spatial graphs. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics*. Annual Reviews; 41 :21–38.
- Darwin.** (2004). On the origin of species, 1859. Routledge;
- Delmas et al.** (2018). Analysing ecological networks of species interactions. *Biological Reviews*. Wiley; 94 :16–36.
- Desjardins-Proulx et al.** (2017). Ecological interactions and the Netflix problem. *PeerJ*. 5 :e3644.
- Dunne.** (2006). The network structure of food webs. In : Dunne, Mercedes, eds. *Ecological networks : Linking structure to dynamics in food webs*. Oxford University Press, pp. 27–86.
- Eklöf et al.** (2013). The dimensionality of ecological networks. Dunne, ed. *Ecology Letters*. Wiley; 16 :577–83.
- Hui.** (2016). Boral – bayesian ordination and regression analysis of multivariate abundance data in r. *Methods in Ecology and Evolution*. 7 :744–50.
- Ings et al.** (2009). Review : Ecological networks - beyond food webs. *Journal of Animal Ecology*. Wiley; 78 :253–69.
- Majdi et al.** (2018). There's no harm in having too much : A comprehensive toolbox of methods in trophic ecology. *Food Webs*. 17 :e00100.

- Martinez.** (1992). Constant connectance in community food webs. *The American Naturalist*. University of Chicago Press; 139 :1208–18.
- Menge.** (1995). Indirect effects in marine rocky intertidal interaction webs : Patterns and importance. *Ecological Monographs*. Wiley; 65 :21–74.
- Montoya & Raffaelli.** (2010). Climate change, biotic interactions and ecosystem services. *Philosophical Transactions of the Royal Society B : Biological Sciences*. The Royal Society; 365 :2013–8.
- Morales-Castilla et al.** (2015). Inferring biotic interactions from proxies. *Trends in Ecology & Evolution*. Elsevier BV; 30 :347–56.
- Ovaskainen et al.** (2017). How are species interactions structured in species-rich communities? A new method for analysing time-series data. *Proceedings of the Royal Society B : Biological Sciences*. 284 :20170768.
- Pichler et al.** (2019). Machine learning algorithms to infer trait-matching and predict species interactions in ecological networks. Carvalheiro, ed. *Methods in Ecology and Evolution*. Wiley;
- Poisot et al.** (2019). Environmental biases in the study of ecological networks at the planetary scale.
- Poisot et al.** (2016). The structure of probabilistic networks. *Methods in Ecology and Evolution*. 7 :303–12.
- Poisot et al.** (2014). Beyond species : why ecological interactions vary through space and time. *Oikos*. Cold Spring Harbor Laboratory Press; 124 :243–51.
- Popovic et al.** (2019). Untangling direct species associations from indirect mediator species effects with graphical models. Murrell, ed. *Methods in Ecology and Evolution*. Wiley; 10 :1571–83.
- Rosado et al.** (2016). Eltonian shortfall due to the grinnellian view : Functional ecology between the mismatch of niche concepts. *Ecography*. Wiley; 39 :1034–41.
- Stark et al.** (2018). Beyond a single patch : Local and regional processes explain diversity patterns in a seagrass epifaunal metacommunity. *bioRxiv*.
- Thorson et al.** (2016). Joint dynamic species distribution models : A tool for community ordination and spatio-temporal monitoring. *Global Ecology and Biogeography*. Wiley; 25 :1144–58.

- Tikhonov et al.** (2019). Joint species distribution modelling with hmsc-r. *bioRxiv*. Cold Spring Harbor Laboratory;
- Van Valen.** (1973). A new evolutionary law. *Evol Theory*. 1 :1–30.
- Vermaat et al.** (2009). Major dimensions in food-web structure properties. *Ecology*. Wiley; 90 :278–82.
- Warton et al.** (2015). So many variables : Joint modeling in community ecology. *Trends in Ecology & Evolution*. Elsevier; 30 :766–79.
- Wootton.** (1994). The nature and consequences of indirect effects in ecological communities. *Annual Review of Ecology and Systematics*. Annual Reviews; 25 :443–66.