



**Évolution de la structure des communautés via l'étude de leurs réseaux trophiques ; Le cas de l'archipel des Îles Galápagos**

par

**Madelaine Proulx**

Mémoire présenté au Département de biologie en vue  
de l'obtention du grade de maître ès sciences (M.Sc.)

FACULTÉ DES SCIENCES  
UNIVERSITÉ DE SHERBROOKE

Sherbrooke, Québec, janvier 2022

Le 26 janvier 2022

*Le jury a accepté le mémoire de Madelaine Proulx dans sa version finale.*

Membres du jury

Professeur Dominique Gravel  
Directeur de recherche  
Département de biologie  
Université de Sherbrooke

Professeure Christine E. Parent  
Codirectrice de recherche  
Life Sciences Department  
University of Idaho

Professeur John William Shipley  
Évaluateur interne  
Département de biologie  
Université de Sherbrooke

Professeur François Massol  
Évaluateur externe  
Département de biologie  
Université de Lille

Professeur Dany Garant  
Président-rapporteur  
Département de biologie  
Université de Sherbrooke

## REMERCIEMENTS

Réaliser un projet de maîtrise apporte autant de fierté personnelle que d'humilité, et de profonde gratitude pour toutes les personnes qui ont participé à l'aboutissement de ce projet. Mes remerciements vont tout d'abord à Dominique Gravel, mon directeur, qui, en plus d'avoir bien voulu m'accepter à la maîtrise, m'a offert son aide et son écoute, en plus d'opportunités personnelles et professionnelles hors du commun, ainsi qu'à Christine Parent, ma co-directrice, qui a su m'apporter soutien et renforts lorsque j'en avais besoin. Tout en me donnant la liberté de gérer mon projet, vous avez su me guider lorsque j'avais des questionnements et me redonner confiance lorsque celle-ci défaillait. Je remercie également les membres de mon comité de conseillers, François Massol et Dany Garant, d'avoir accepté de donner de leur temps afin partager leurs idées et conseils lors de nos rencontres. Un grand merci aussi à la direction de l'Université de Sherbrooke, qui a cru en l'importance de garder son campus ouvert en ces temps de pandémie et d'isolement sociale. L'accès à un bureau fonctionnel et à des collègues pour partager mes heures de lunch a grandement contribué à la motivation du dernier bout.

Mon parcours fut long parsemé de rencontres qui furent toutes enrichissantes, tant du point de vue académique que personnel. Je tiens donc à remercier chaleureusement Guillaume Blanchet, pour son aide inestimable tout au long du projet, Steve Vissault et Amael Lesquin pour leur patience devant mon apprentissage des outils numériques, ainsi que Kim Gauthier et Victor Cameron pour leur soutien moral et leur disponibilité dans les moments plus difficiles. Un grand merci aussi à tous les membres du labo Gravel pour leurs discussions et leurs encouragements. L'esprit d'entraide et de camaraderie qui régnait au labo fait toute la différence pour une expérience plaisante aux études graduées. De plus, un merci spécial à John Phillips pour son aide et son accueil chaleureux lors de mon séjour à Moscow.

Je ne saurais assez remercier ma famille et mes ami.e.s proches pour leur soutien inconditionnel, leur écoute attentive et leurs précieux conseils. Un grand merci à tous ceux et celles qui m'ont supporté et épaulé durant ce long périple que fut la maîtrise. Cette thèse n'aurait sans doute pas vu le jour si ce n'était de votre aide, votre écoute et vos mots d'encouragements. J'en ressors grandie et prête pour de nouvelles aventures.

## SOMMAIRE

La théorie de la biogéographie des îles, initialement élaborée par MacArthur et Wilson (1963), a inspiré plusieurs recherches sur la dynamique des populations et l'assemblage des communautés insulaires. Ce qui a commencé comme une théorie plutôt simple mettant en relation les taux d'immigration, d'extinction et la distance entre les îles et le continent, pour expliquer la richesse spécifique d'une île a rapidement été reprise et extrapolée par certains pour tenter d'obtenir un modèle de macroévolution sur les îles. Toutefois, que ce soit par immigration, par spéciation ou par extinction, le changement de composition des espèces modifie toujours, avec plus ou moins d'impact, l'assemblage des communautés et la distribution des espèces sur le territoire. Lorsqu'on approche l'étude des communautés sous l'angle de leurs réseaux d'interactions, il est intéressant d'observer l'impact que le changement de composition d'espèces peut avoir sur leur structure. Dans ce contexte, mon projet de recherche vise à explorer empiriquement les variations temporelles à grande échelle dans la structure des réseaux d'interactions trophiques.

Par son caractère historique riche pour l'étude de l'évolution, l'archipel des Îles Galápagos a été utilisé comme cas de figure puisqu'une documentation importante existe sur les occurrences et la diète des différentes espèces sur chacune des îles. Grâce à ces données, il nous a été possible de reconstruire les réseaux trophiques sur les îles Galápagos pour ensuite les utiliser pour tester empiriquement certaines prédictions quant au signal phylogénétique dans la diète des espèces ainsi qu'au changement de la structure des réseaux d'interactions dans le temps. Nos résultats montrent que des espèces phylogénétiquement proches possèdent aussi des interactions trophiques similaires. Toutefois, nous n'avons pas trouvé de relation entre l'âge des îles et la structure des réseaux trophiques. La variation observée dans la structure de nos réseaux ne semble pas provenir d'une sélection agissant sur la diète des espèces lors de l'assemblage des communautés.

Grâce à une approche empirique rarement utilisée pour explorer des questions et hypothèses sur l'évolution des réseaux d'interactions, nous avons montré qu'il existe un signal évolutif dans la diète des vertébrés terrestres des Galápagos, et que les communautés présentes sur les différentes îles de l'archipel semblent être fonctionnellement similaires. Ce projet met donc en évidence l'intérêt d'adopter une approche par réseaux pour comprendre l'évolution des communautés.

**Mots clés :** Réseaux écologiques, Réseaux trophiques, Biogéographie, Macroévolution, Ecophylogénétique, Assemblage des communautés

## TABLE DES MATIÈRES

<b>CHAPITRE 1 – INTRODUCTION</b>	<b>1</b>
1.1 Mise en contexte	1
1.2 Traits fonctionnels, évolution et interactions interspécifiques	2
1.3 Assemblage des communautés	4
1.3.1 Les communautés comme des réseaux	5
1.3.2 Accumulation d'espèces grâce à l'évolution	7
1.4 Évolution des réseaux	8
1.5 Objectifs et hypothèses	9
1.5.1 Construction des réseaux trophiques	9
1.5.2 Objectifs empiriques	10
1.6 Système d'étude	10
<b>CHAPITRE 2 – EVOLUTION OF COMMUNITY STRUCTURE ON GALÁPAGOS ISLANDS</b>	<b>13</b>
2.1 Mise en contexte et contribution des auteurs	13
2.2 Abstract	14
2.3 Introduction	15
2.4 Methods	19
2.4.1 Species lists	20
2.4.2 Interactions	20
2.4.3 Taxonomical trees	21
2.4.4 Data cleaning	21
2.4.5 Data Analyses	22
2.5 Results and Discussion	23
2.5.1 The Data	23
2.5.2 Diet similarity	26
2.5.3 Selection on diet	29
2.6 Conclusion	32
2.7 References	32

<b>CHAPITRE 3 – DISCUSSION ET CONCLUSION</b> . . . . .	<b>39</b>
3.1 Retour critique sur la construction du jeu de données . . . . .	39
3.2 Retour critique sur les résultats . . . . .	40
3.2.1 Position des espèces dans l’espace phylogénétique et diététique . . . . .	40
3.2.2 Sélection sur la diète lors de l’assemblage des communautés . . . . .	42
3.3 Conclusion et perspectives futures . . . . .	43
<b>BIBLIOGRAPHIE</b> . . . . .	<b>44</b>



## LISTE DES TABLEAUX

Table 2.1	Principal Galápagos islands' physical characteristics and associated food web's statistics. . . . .	25
Table 2.2	Procrustes correlation coefficients between network and phylogenetic structure for uncalibrated and time calibrated phylogenetic trees. . . . .	27

## LISTE DES FIGURES

Figure 1.1	Théorie de la biogéographie des îles . . . . .	2
Figure 1.2	Différence entre des réseaux (non) pondérés et (non) dirigés . . . . .	5
Figure 1.3	Distribution fictive de la composition d'une communauté insulaire à travers le temps. . . . .	7
Figure 2.1	Conceptual representation of hypotheses . . . . .	18
Figure 2.2	Species positioning in phylogenetic and diet space . . . . .	28
Figure 2.3	Partial correlation analysis between food web's statistics and island's phy- sical attributes . . . . .	31

# CHAPITRE 1

## INTRODUCTION

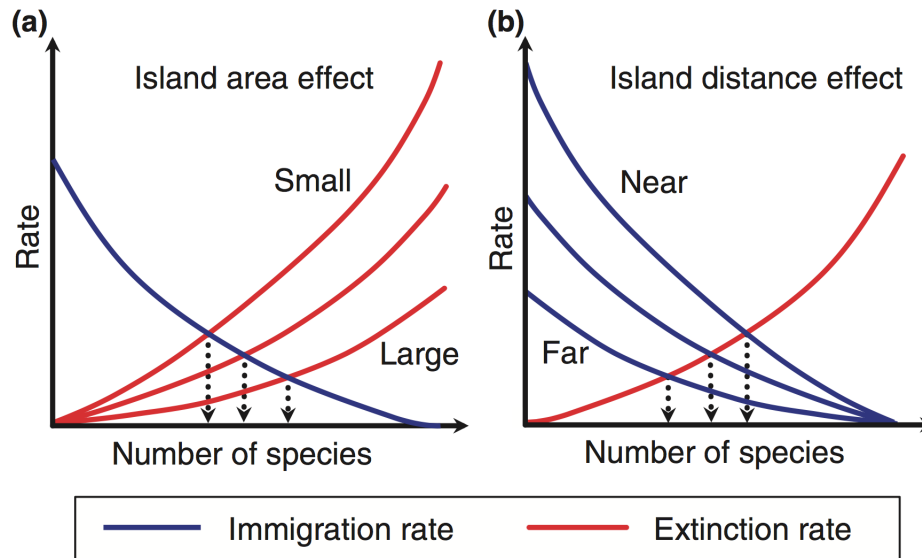
### 1.1 Mise en contexte

La formalisation de la théorie de la sélection naturelle par Charles Darwin en 1859 a inspiré toute une gamme d'écologistes à se pencher sur les écosystèmes insulaires pour mener à bien leurs études (Weigelt *et al.*, 2013; Carlquist, 1974; Simberloff et Wilson, 1969; Vitousek, 2002). En effet, l'isolement insulaire offre un laboratoire naturel unique, permettant de tester une large gamme d'hypothèses écologiques (Warren *et al.*, 2015; Losos et Ricklefs, 2009).

Alors que l'écologie était à ses débuts une discipline plutôt descriptive, la collaboration entre Robert A. MacArthur et Edward O. Wilson au début des années 1960 a marqué la transition vers une science avec des approches plus analytiques. En effet, l'élaboration d'un premier article en 1963 sur la théorie insulaire de la zoogéographie (MacArthur et Wilson, 1963), mieux connue aujourd'hui sous le nom de la théorie de la biogéographie des îles est parmi les premières tentatives de modélisation de phénomènes observés. Cette théorie prédit que les grandes îles près du continent ont une richesse spécifique plus importante que les petites îles éloignées en se basant sur les mécanismes d'immigration d'espèces du continent vers les îles et d'extinction des espèces sur les îles (Fig. 1.1). Très influente dans le domaine, on la considère maintenant comme la base de plusieurs principes fondamentaux en écologie, en évolution et en conservation (Losos et Ricklefs, 2009).

Intéressant pour sa simplicité, le modèle proposé par MacArthur et Wilson manque toutefois de réalisme. C'est pourquoi au fil des ans, plusieurs équipes de chercheurs ont tenté d'améliorer le modèle afin qu'il englobe d'autres facteurs importants pour comprendre les mécanismes responsables de l'assemblage d'une communauté insulaire (Whittaker *et al.*, 2008; Gravel *et al.*, 2011; Cazelles *et al.*, 2016; Jacquet *et al.*, 2017). Toutefois, peu d'études empiriques ont été effectuées pour valider de tels modèles. Dans ce mémoire, je traiterai du cas précis de la théorie trophique de la biogéographie des îles appliquée à l'archipel des Îles Galápagos en testant empiriquement les conclusions de cette dernière sur des réseaux trophiques reconstruits à partir de la littérature. En plus de m'intéresser aux métriques globales des réseaux, je m'intéresserai aussi à la position de

chacune des espèces consommatrices dans ces réseaux pour tenter de lier celle-ci à leur position dans la phylogénie.



**Figure 1.1 Théorie de la biogéographie des îles.**

Le modèle de la théorie de la biogéographie des îles, illustrant les hypothèses de MacArthur & Wilson (1963, 1967) par rapport à : (a) l'effet de l'aire d'une île sur les taux d'extinction, et (b) l'effet de la distance au continent sur les taux d'immigration. La richesse spécifique prédite par la théorie apparaît sur l'axe des X, où l'équilibre en les taux d'immigration et d'extinction sont marquées par les flèches pointillées. Figure tirée de Warren *et al.* (2015).

## 1.2 Traits fonctionnels, évolution et interactions interspécifiques

Défini comme toute caractéristique morphologique, physiologique ou phénologique d'un individu, un trait sera en plus qualifié de fonctionnel s'il cause des différences en aptitude phénotypique entre les individus via leur effet sur la croissance, la reproduction et la survie des individus (Violle *et al.*, 2007). On peut aussi agréger ces traits au niveau d'une espèce ou même d'une communauté pour permettre une comparaison entre différentes populations, espèces ou écosystèmes (McGill *et al.*, 2006). Bien établie en écologie végétale, l'approche par traits fonctionnels fait aussi son chemin dans l'étude des communautés animales. Ainsi, tout comme un trait foliaire d'un végétal permet d'établir son type de relation avec son environnement, un trait fonctionnel d'une espèce animale

peut déterminer comment celle-ci interagira avec les autres espèces (Brousseau *et al.*, 2018). Qu'on parle de la forme de la mâchoire et du type de dents permettant de déterminer si une espèce est herbivore, carnivore ou granivore, ou de la forme et la taille du bec d'un oiseau pour déterminer le type et la taille de nourriture ingérée, plusieurs exemples existent pour lesquels une mesure de trait est associée à une certaine diète (Olsen, 2017; Benkman, 1988; Grossnickle, 2020).

Toutefois, mesurer les traits du consommateur pour en déterminer sa diète ne correspond qu'à la moitié de l'équation. On peut aussi mesurer les traits fonctionnels de l'espèce «ressource» pour déterminer la complémentarité des traits entre le consommateur et la ressource. Cette complémentarité nous permet donc d'énoncer certaines grandes règles qui régissent la probabilité d'une interaction entre deux espèces. Par exemple, des contraintes métaboliques ou de temps de manipulation font en sorte qu'un consommateur ne pourra consommer des ressources que si elles font partie d'un intervalle de taille particulier, lui-même déterminé en fonction de la taille du consommateur (Petchey *et al.*, 2008; Bender *et al.*, 2018). Des traits comportementaux ou phénologiques peuvent aussi être utilisés pour déterminer les chances que le consommateur et la ressource coexistent dans le temps et l'espace, permettant aussi de délimiter certaines balises à la probabilité de réalisation d'une interaction (Eklöf *et al.*, 2013). La morphologie du bec des pinsons de Darwin qui permet de déterminer la diète principale de l'espèce est d'ailleurs un exemple classique de cette complémentarité entre les traits du consommateur et de la ressource (Lack, 1947). Ainsi, si l'on accepte que les traits des espèces influencent la réalisation d'interactions interspécifiques, deux espèces de consommateurs ayant des traits similaires devraient par le fait même réaliser des interactions similaires.

La sélection naturelle, qui peut ultimement mener à l'évolution de nouvelles espèces, repose sur la notion même des traits fonctionnels. En effet, les individus possédant des traits qui leur permettent de mieux survivre ou se reproduire sont ceux qui contribueront à la nouvelle espèce. Puisque l'évolution agit sur les traits des individus au sein des espèces, deux espèces ayant un ancêtre commun récent devraient avoir des traits qui se ressemblent davantage que deux espèces ayant un ancêtre commun lointain. Ainsi, des espèces phylogénétiquement proches, ayant des traits similaires devraient aussi présenter des interactions similaires (Mouquet *et al.*, 2012).

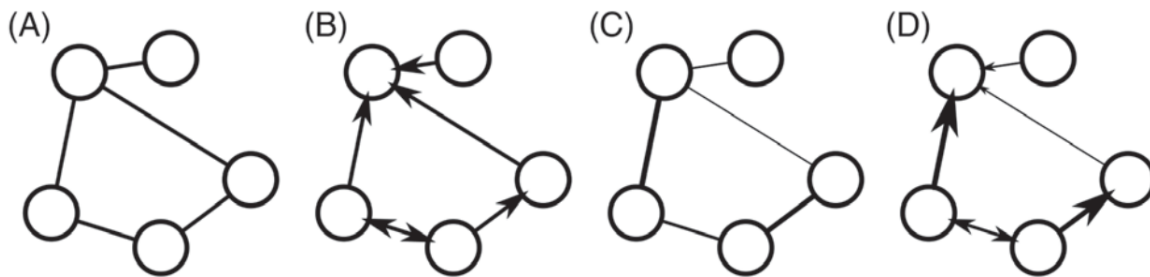
### 1.3 Assemblage des communautés

L'étude des communautés a longtemps été étudiée comme étant un enjeu local, sans vraiment prendre en compte les processus régionaux qui peuvent façonner leur assemblage (Ricklefs, 1987). Ce n'est qu'en réintégrant ces processus, telles l'immigration, la dispersion ou l'évolution (MacArthur et Wilson, 1967), que les écologistes ont réussi à mieux modéliser et comprendre les processus responsables de l'assemblage des communautés. Plusieurs mécanismes ont été avancés pour expliquer de tels processus. Il est toutefois reconnu que la distribution et la dispersion des espèces sont entre autres régulées par des facteurs environnementaux (locaux et régionaux), les traits fonctionnels des espèces migrantes et les interactions interspécifiques (Gotelli *et al.*, 1997; Ricklefs, 2015).

Une théorie d'assemblage des communautés très influente dans le domaine est sans nul doute la théorie de la biogéographie des îles. Malgré le fait qu'elle puisse être considérée comme neutre dans sa formulation mathématique la plus simple (Hubbell, 2009), les auteurs laissent déjà entendre que des forces plus spécifiques pourraient jouer un rôle important quant à la régulation de la colonisation et de l'extinction des espèces d'une communauté. Plusieurs groupes de chercheurs se sont donc penchés sur le modèle pour y intégrer des caractéristiques propres aux espèces et ainsi tenter d'apporter une réponse plus précise à l'explication des mécanismes derrière l'assemblage des communautés actuelles (Losos et Ricklefs, 2009; Brown et Lomolino, 2000). On retrouve par exemple l'intégration de la spéciation comme processus d'accumulation d'espèces dans une communauté (Lim et Marshall, 2017; Losos et Parent, 2009; Losos et Schluter, 2000), de l'histoire géologique de l'île pour déterminer la capacité maximale d'espèces sur celle-ci (Whittaker *et al.*, 2008), des interactions biotiques dans la détermination du coefficient de colonisation et d'extinction (Holt, 1996; Holt *et al.*, 1999; Gravel *et al.*, 2011; Cazelles *et al.*, 2016), des traits fonctionnels des espèces dans la détermination de ces mêmes coefficients (Jacquet *et al.*, 2017), etc. Chacune de ces modifications propose donc des approches sensiblement différentes pour analyser et comprendre la dynamique des assemblages de communautés.

### 1.3.1 Les communautés comme des réseaux

Une communauté étant composée de différentes espèces interagissant entre elles, on peut ainsi la considérer comme un réseau d'interactions, où chaque noeud est une espèce et chaque lien est une interaction. Sous cet angle, on peut représenter les communautés de plusieurs manières, soit des réseaux dirigés ou non, pondéré par une force d'interaction ou non, et pouvant représenter plusieurs types d'interactions (*e.g.*, prédateurs-proies, hôte-parasites, plantes-pollinisateurs, etc.) (Figure 1.2). Cette perspective permet ainsi d'extraire des indices quantitatifs de leur complexité, permettant ainsi la compréhension de certaines généralités à travers des communautés distinctes ou à travers le temps pour une même communauté (McKane et Drossel, 2006).



**Figure 1.2** Différence entre des réseaux (non) pondérés et (non) dirigés.

(A) et (C) sont des réseaux non dirigés alors que (A) et (B) sont non pondérés. La largeur des liens de (C) et (D) représente la pondération du lien. Figure tirée de Delmas *et al.* (2019).

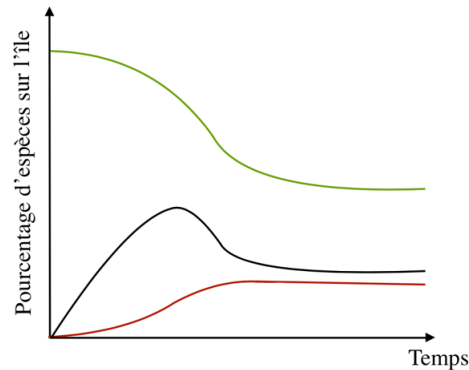
Puisque l'on s'intéresse aux communautés comme des réseaux d'interactions, le travail de Robert Holt sur l'intégration des interactions trophiques comme mécanisme important pour la structure des communautés joue un rôle prépondérant dans la poursuite de ce projet (Holt, 1996). Ainsi, il propose d'intégrer une valeur spatiale aux réseaux trophiques en utilisant le contexte de la biogéographie des îles. Toutefois, le modèle qu'il propose ne tire des conclusions que sur des chaînes trophiques courtes, constituées d'espèces spécialistes. Comme la majorité des communautés naturelles sont dominées par les consommateurs généralistes (Polis, 1991), il était primordial d'inclure ce genre d'espèces dans les modèles. Gravel *et al.* (2011) se sont penchés sur la question pour présenter un modèle liant le cadre conceptuel de Holt à celui de la biogéographie des îles, en permettant l'existence d'espèces généralistes. Le postulat de base est le même que celui présenté par Holt

(1996) et se base sur l'assemblage ascendant des communautés : un prédateur doit toujours avoir au moins une proie pour subsister en un lieu. Ainsi, pour qu'un prédateur puisse coloniser avec succès une île, celui-ci doit avoir au moins une proie déjà établie. À l'inverse, si la dernière proie d'un prédateur s'éteint sur une île, le prédateur s'éteindra aussi. En ajoutant ces nouvelles conditions au modèle classique de MacArthur et Wilson, certaines prédictions sur la composition trophique des communautés insulaires peuvent être effectuées. Deux prédictions principales nous intéressent particulièrement et portent sur la longueur des chaînes trophiques ou le rang trophique des espèces, et sur le niveau de spécialisation des prédateurs.

Prenons l'exemple d'une communauté à trois niveaux trophiques. Si on assume un assemblage ascendant (*bottom-up assembly*) de la communauté sur une île *de novo*, celle-ci devrait tout d'abord être colonisée seulement par des espèces végétales utilisant des ressources primaires pour s'alimenter. Suite à une immigration assez substantielle de ces espèces basales, certains herbivores peuvent coloniser l'île, ayant maintenant assez de ressources pour survivre et une chance relativement élevée de trouver au moins une plante leur étant comestible. Suite à cela, une immigration de carnivores peut être possible puisque les herbivores deviennent assez nombreux pour soutenir une population de prédateurs (Figure 1.3). Découlant de ce principe, on observe des longueurs de chaînes trophiques plus courtes sur des îles plus jeunes et plus longues sur des îles plus vieilles, avec un rang trophique moyen qui augmente avec le temps. Des études portant sur la topologie des réseaux trophiques dans un contexte spatial ont déjà permises de démontrer que de contraindre la présence d'un prédateur dans une communauté par la présence de ses proies diminue les longueurs de chaînes trophiques attendues sous un modèle nul (Calcagno *et al.*, 2011; Pillai *et al.*, 2011; Massol *et al.*, 2017). Nous tenterons donc de valider ces prédictions dans un contexte temporel.

Un autre aspect sur lequel il est possible de faire des prédictions grâce à ce modèle est le niveau de généralisme des prédateurs de la communauté. En effet, sur une île plus jeune, sur laquelle il y a une moins grande diversité d'espèces, la probabilité qu'un prédateur plus généraliste réussisse à coloniser l'île est plus grande que celle d'un prédateur spécialiste, puisque leur probabilité d'y trouver une proie est plus élevée (Holt *et al.*, 1999; Piechnik *et al.*, 2008). Toutefois, plus le temps passe, plus les espèces s'accumulent dans la communauté. La probabilité qu'un prédateur spécialiste réussisse aussi à y trouver au moins une proie s'améliore donc avec le temps, et on devrait ainsi





**Figure 1.3 Distribution fictive de la composition d'une communauté insulaire à travers le temps.**

En vert, la courbe des producteurs primaires, en noir celle des herbivores et en rouge celle des carnivores. Les plateaux correspondent au point d'équilibre de la théorie de la biogéographie des îles.

retrouver une plus grande proportion de prédateurs spécialistes sur une île plus vieille que sur une île plus jeune.

### 1.3.2 Accumulation d'espèces grâce à l'évolution

Sur des îles très éloignées, où la colonisation est difficile dû à l'isolement, on assiste plus fréquemment à des épisodes de spéciations, voir de radiation adaptative (Carlquist, 1974). La forme la plus fréquente de spéciation est la spéciation allopatrique, qui s'effectue lorsqu'un groupe d'individus de l'espèce A migre vers un nouveau territoire isolé du premier et y reste assez longtemps pour que l'action des forces évolutives mènent à l'apparition de l'espèce B, isolée reproductivement de l'espèce A. L'absence de flux de gènes entre les deux sous-populations leur permet de diverger grâce à des processus tels que la dérive génétique et la sélection naturelle, et ce, peu importe la force du signal (Turelli *et al.*, 2001; Coyne, 2007). Par exemple, l'exposition à différents évènements climatiques et environnementaux peut favoriser différents phénotypes dans différents environnements, ce qui creuse le fossé entre les deux sous-populations qui deviendront éventuellement distinctes. Dans ces communautés insulaires, ce processus évolutif est une forme importante d'accumulation d'espèces qui peut mener à des communautés taxonomiquement et structurellement distinctes de celles qu'on retrouve sur les continents (Whittaker *et al.*, 2017).

L'aspect spatial dans l'étude de la diversification est particulièrement important à considérer si l'on s'intéresse aux ressemblances ou différences entre les espèces. En effet, des études ont montré que certaines espèces d'oiseaux présentent de plus grandes différences en termes de traits ou d'utilisation d'habitat lorsque ces espèces ont divergé en sympatrie comparativement à celles ayant divergé en allopatrie (Pigot *et al.*, 2016; Freeman, 2015; Weber *et al.*, 2017). Ceci s'explique par le fait que la nature et la force de sélection sont très importantes pour qu'il puisse y avoir un événement de diversification en sympatrie. Ainsi, 2 espèces soeurs en allopatrie peuvent avoir une niche similaire alors que celles ayant évoluées en sympatrie ou qui sont revenues ensemble par la suite vont exhiber des traits beaucoup plus différents.

#### **1.4 Évolution des réseaux**

Bien que la spéciation joue un rôle important dans le façonnement d'une communauté (Warren *et al.*, 2015), et que les interactions trophiques sont importantes pour comprendre la macroévolution, peu de chercheurs ont tenté de modéliser l'évolution des réseaux et ceci, en raison de la complexité d'une telle tâche. En effet, pour réussir à modéliser toutes les facettes de ce que l'on croit connaître de l'évolution d'une communauté, un modèle idéal devrait être un élégant mélange d'évolution à petite et grande échelle, de biogéographie et d'interactions biologiques entre les différentes espèces de la communauté (Cazelles *et al.*, 2016; McKane et Drossel, 2006; Losos et Parent, 2009).

Jusqu'à présent, le principe général des modèles d'évolution de réseaux existants consiste à faire muter des espèces à un taux prédéterminé et attribuer à l'espèce résultant de cette mutation une ou des valeurs de traits variant légèrement de son ancêtre. Grâce à ces valeurs de traits, des interactions trophiques peuvent être inférées entre les différentes espèces du réseau. Le modèle débute avec une seule espèce basale qui évolue grâce à des mutations qui permettent l'apparition de nouvelles espèces dans le système. Ces nouvelles espèces peuvent ensuite survivre ou s'éteindre, et la répétition de ce mécanisme continue jusqu'à donner un réseau avec plusieurs niveaux trophiques (McKane et Drossel, 2006; Loeuille et Loreau, 2005; Ritterskamp *et al.*, 2016; Ingram *et al.*, 2009).

Malgré la pertinence de ces modèles pour tenter de comprendre les mécanismes potentiellement responsables de l'avènement des communautés actuelles, certains problèmes de réalisme demeurent. En effet, l'initialisation d'un modèle d'évolution avec une seule espèce basale qui évo-

lue relativement rapidement en plusieurs espèces de niveaux trophiques différents est difficilement interprétable. De plus, une communauté réelle ne repose pas seulement sur la spéciation, mais aussi sur l'immigration. Une unification des modèles d'assemblage des communautés et d'évolution des réseaux devrait donc être envisagée pour tenter de comprendre plus réalistement les mécanismes derrière la formation des communautés actuelles. Finalement, les prédictions qui découlent des modèles sont majoritairement qualitatives, rendant difficile la validation empirique de ceux-ci avec des jeux de données réels et peu de recherches empiriques ont ainsi pu valider ces développements théoriques.

Malgré tout, un élément commun de tous ces modèles réside en leur simplicité, permettant ainsi l'identification des facteurs et mécanismes déterminant l'état final de la communauté (Ritterskamp *et al.*, 2016).

## **1.5 Objectifs et hypothèses**

L'objectif général du projet est de tester les prédictions découlant du modèle de la théorie trophique de la biogéographie des îles dans un contexte d'évolution des réseaux trophiques. Cet objectif peut se décomposer en un objectif méthodologique, soit de reconstruire les réseaux trophiques sur chacune des îles de l'archipel des Îles Galápagos, et deux objectifs empiriques.

### **1.5.1 Construction des réseaux trophiques**

L'étude s'est concentrée uniquement sur les prédateurs vertébrés terrestres et leurs proies terrestres afin de pouvoir déterminer sur quelles îles les interactions avaient lieu. Les listes d'espèces présentes sur les Îles Galápagos disponibles sur la plateforme web de la Fondation Charles Darwin pour les îles Galapagos (<https://www.darwinfoundation.org/en/datazone>, accédé en octobre 2017) ont été utilisées comme point de référence pour la construction des réseaux. Pour documenter les interactions possibles entre ces espèces et ainsi créer les liens dans le réseau, une revue exhaustive de la littérature (scientifique ou grise) a été effectuée. Des arbres phylogénétiques, calibrés sur le temps et non calibrés, ont aussi été construits grâce à TimeTree.org pour les espèces de prédateurs présents dans notre base de données d'interactions.

### 1.5.2 Objectifs empiriques

Le premier objectif empirique fut de comprendre comment les stratégies alimentaires de différentes espèces évoluent dans le temps. En posant comme hypothèse que les traits des espèces déterminent les interactions trophiques réalisées et que des espèces phylogénétiquement proches possèdent des traits fonctionnels similaires, nous faisons la prédiction que des consommateurs phylogénétiquement proches devraient présenter des interactions trophiques similaires.

Le second fut de vérifier si la structure des réseaux trophiques témoigne d'une sélection sur la diète lors de l'assemblage des communautés. Pour ce faire, nous voulions tester les prédictions découlant de la théorie trophique de la biogéographie des îles sur la structure des réseaux. L'hypothèse principale est que l'assemblage des réseaux trophiques sur les Îles Galápagos a été effectué selon le principe de la théorie trophique de la biogéographie des îles, soit de manière *bottom-up*. Ainsi, les indices de complexité du réseau devraient refléter les mécanismes intrinsèques à ce type d'assemblage. Par exemple, comme il devrait y avoir une immigration successive des ressources, puis des consommateurs, on s'attend à ce que le rang trophique des espèces soit en moyenne plus élevé sur les îles âgées que sur les îles jeunes. De plus, les probabilités différentielles d'immigration d'un consommateur généraliste vs spécialiste font en sorte que les îles plus jeunes contiennent proportionnellement plus d'espèces de consommateurs généralistes que les îles plus âgées. Cette composition différente des communautés se reflète sur la structure des réseaux par exemple via l'étude de la connectance de chacun des réseaux, soit l'ensemble des liens réalisés sur le nombre de liens possibles. On s'attend donc à obtenir une connectance plus élevée pour une île jeune, alors qu'on s'attend à une connectance plus faible sur une île plus âgée puisque la proportion d'espèces réalisant peu de liens y est plus importante.

## 1.6 Système d'étude

Considéré par le patrimoine mondial de l'UNESCO comme une vitrine de l'évolution, l'archipel des Îles Galápagos est un cas d'école en biologie de l'évolution. La diversité des formes de vies sur ces îles a d'ailleurs permis l'illustration de la théorie de la sélection naturelle par Charles Darwin. Son nombre important d'espèces endémiques (Parent *et al.*, 2008) en fait un milieu attrayant tant pour l'étude de l'évolution que pour le tourisme. Chaque année, plus de 200 000 visiteurs se rendent

aux Îles Galápagos, soit quatre fois la population locale. Dans un but de conservation, l'archipel a été déclaré parc national sur 97% de son territoire. Ce statut de protection le rend donc idéal pour y mener des études sur l'évolution avec un minimum d'impact humain.

Situé à 930 km de la côte équatorienne, l'archipel n'a jamais été colonisé de manière intensive due à son éloignement. Il est constitué de 127 îles, îlots et rochers d'origine volcanique, formant au total une superficie de 7882 km<sup>2</sup>. Plus de la moitié de la surface totale de l'archipel est formée par l'île Isabela, alors que le reste est divisé majoritairement en 16 autres îles avec une superficie supérieure à 1 km<sup>2</sup>. Cette étude se focalisera sur 13 de ces 17 plus grandes îles, pour lesquelles nous avons reconstruit des réseaux trophiques.

Formées séquentiellement à l'intersection de trois plaques tectoniques, les îles Galápagos sont tout d'abord des volcans, dont certains sont toujours actifs sur les îles les plus jeunes. Le mouvement de la plaque de Nazca, où les îles se trouvent, se fait d'ouest en est. Ce faisant, on trouve les îles les plus âgées (environ 4 à 5 millions d'années (Ma)) à l'est de l'archipel, soit le plus près du continent américain, alors que les îles les plus jeunes (environ 0.5 Ma) se trouvent à l'ouest de l'archipel (Weigelt *et al.*, 2013). Les nouvelles espèces qui tentent d'immigrer sur l'archipel rencontrent donc les plus vieilles îles en premier, pour ensuite potentiellement les utiliser comme étape intermédiaire pour la colonisation future des îles plus lointaines.

Sur les îles Galápagos, la majorité des espèces animales et environ 30% des espèces végétales sont endémiques à l'archipel. Parmi celles-ci, plusieurs d'entre elles sont rapportées comme le produit d'une spéciation *in situ* (Parent *et al.*, 2008). C'est par exemple le cas de plusieurs groupes d'espèces emblématiques de l'archipel dont les pinsons de Darwin, qui suite à la colonisation de l'archipel par un ancêtre commun ont connu plusieurs évènements de spéciation, menant à 14 espèces distinctes que l'on retrouve actuellement sur les îles (Grant et Grant, 2008). Plusieurs autres groupes d'espèces se sont diversifiés dans l'archipel des Îles Galápagos, tels le groupe emblématique des tortues géantes (*Chelonoidis spp.*), qui se sont diversifiées en 14 espèces dont seulement 11 sont encore présentes (Caccone *et al.*, 1999; Poulakakis *et al.*, 2015), les escargots terrestres du genre *Naesiotus* (Parent et Crespi, 2006) qui se sont diversifiés en plus de 80 espèces et sous-espèces qui varient en forme, taille et couleur, ou les lézards de lave (*Microlophus spp.*), seul groupe d'espèces pour laquelle au moins deux colonisations ont été reconnues (Benavides *et al.*,

2009). L'abondance des espèces endémiques des îles ayant apparue suite à la spéciation montre ainsi l'importance de ce processus pour l'assemblage des communautés insulaires actuelles.

## CHAPITRE 2

### EVOLUTION OF COMMUNITY STRUCTURE ON GALÁPAGOS ISLANDS

Auteurs : Madelaine Proulx, Christine E. Parent, François Massol, Dominique Gravel

#### 2.1 Mise en contexte et contribution des auteurs

L'étude de l'évolution des réseaux d'interactions biotiques a longtemps été approchée par la formulation de modèles théoriques. Quoique très utiles pour comprendre certains développements des réseaux sur de grandes échelles temporelles, ces modèles n'ont généralement pas été construits dans le but de générer des prédictions permettant d'accepter ou de rejeter empiriquement la théorie. Dans cette étude, nous avons construit un réseau trophique des vertébrés terrestres des Îles Galápagos en compilant des données d'interactions prédateurs-proies disponibles dans la littérature scientifique et grise afin de tester certaines prédictions découlant de la théorie trophique de la biogéographie des îles développée par Gravel *et al.* (2011). Les objectifs principaux de cet article étaient de comprendre comment les stratégies alimentaires de différentes espèces évoluent dans le temps et de vérifier si la structure des réseaux trophiques témoigne d'une sélection sur la diète lors de l'assemblage des communautés.

Le projet présenté dans cet article a été conçu et réfléchi de manière conjointe avec tous les co-auteurs et co-autrices. Pour cet article, mes principales contributions furent la collecte de données, les analyses statistiques ainsi que la rédaction d'une première version du manuscrit. Dominique Gravel a supervisé l'ensemble du projet et a contribué à la version finale. Christine Parent et François Massol ont révisé le manuscrit et ont apporté des commentaires et suggestions fort utiles à l'amélioration de la qualité linguistique et scientifique de l'article. Ce manuscrit sera soumis au journal *American Naturalist* à des fins de publication.

## 2.2 Abstract

Ecological interactions are one of the primary forces driving selection, lineage diversification and extinction, which are the base mechanisms of community assembly processes. Interaction networks provide a convenient way to represent the structure of ecological communities, not only describing its elements, but also their relationships. To study the evolution of networks, a simple and testable theory can be derived by mixing elements of niche theory, trait-matching, trait evolution and biogeography. Our objective in this study was to test and compare these simple models of food web evolution with empirical observations. We constructed the Galapagos Archipelago's food web using data from the literature in order to test two hypotheses related to community structure : (i) that position in the phylogenetic space correlates to the position in the network, and (ii) that selection occurs on diet during community assembly. Our results provide compelling evidence that network structure changes with the evolution of the community's structure, indicating that networks should diversify following trait diversification. Whether or not selection on diet during community assembly plays a role in this process remains an open question, as we found no support for the effect of island age on the structure of ecological networks.

**Keyword :** Ecological network, Food web, Island biogeography, Macroevolution, Ecophylogenetics, Community assembly



### 2.3 Introduction

Ecological interactions are one of the primary forces driving selection, lineage diversification and extinction and ultimately shaping biodiversity (Weber *et al.*, 2017; Hembry and Weber, 2020). Intraspecific interactions are fundamental to understand trait evolution, character displacement and eventually diversification at a microevolutionary scale. At a larger scale, the inclusion of interspecific interactions is necessary to understand macroevolutionary trends (McGill *et al.*, 2019). Multiple examples from island systems (spiders (Gillespie, 2004), anoles (Losos, 1998), snails (Kraemer *et al.*, 2019)) show repeated evolution of distinct ecomorphs on different isolated islands of the same archipelago, suggesting that the presence or absence of other species in a community can shape phenotypic diversification (Weber *et al.*, 2017). Theory and different empirical studies also suggest that interspecific interactions can strongly influence diversification in prey species (Stroud and Losos, 2016; MacArthur and Wilson, 1967; Zeng and Wiens, 2021). Although a lot of progress has been made in the context of host parasite co-evolution (Kamiya *et al.*, 2014), little is known about the impact of diversifying prey lineages on predators. Nevertheless, growing evidence suggests that they may lead to diversification of predators in an upward adaptive radiation cascade (Brodersen *et al.*, 2018). Joined with immigration and extinction processes, these co-evolved species (or clades) go on to form a community of interacting members, which can itself become subject to change over time. Several theoretical models of food web evolution have been investigated to generate qualitative predictions, often to explore intuitions about the development of ecological networks (Petchey *et al.*, 2008; Loeuille and Loreau, 2005; ?). While insightful for understanding, very few have landed themselves in testable predictions that can be used to compare and eliminate concurrent theories (Gravel *et al.*, 2011; Massol *et al.*, 2017; de Andreazzi *et al.*, 2020).

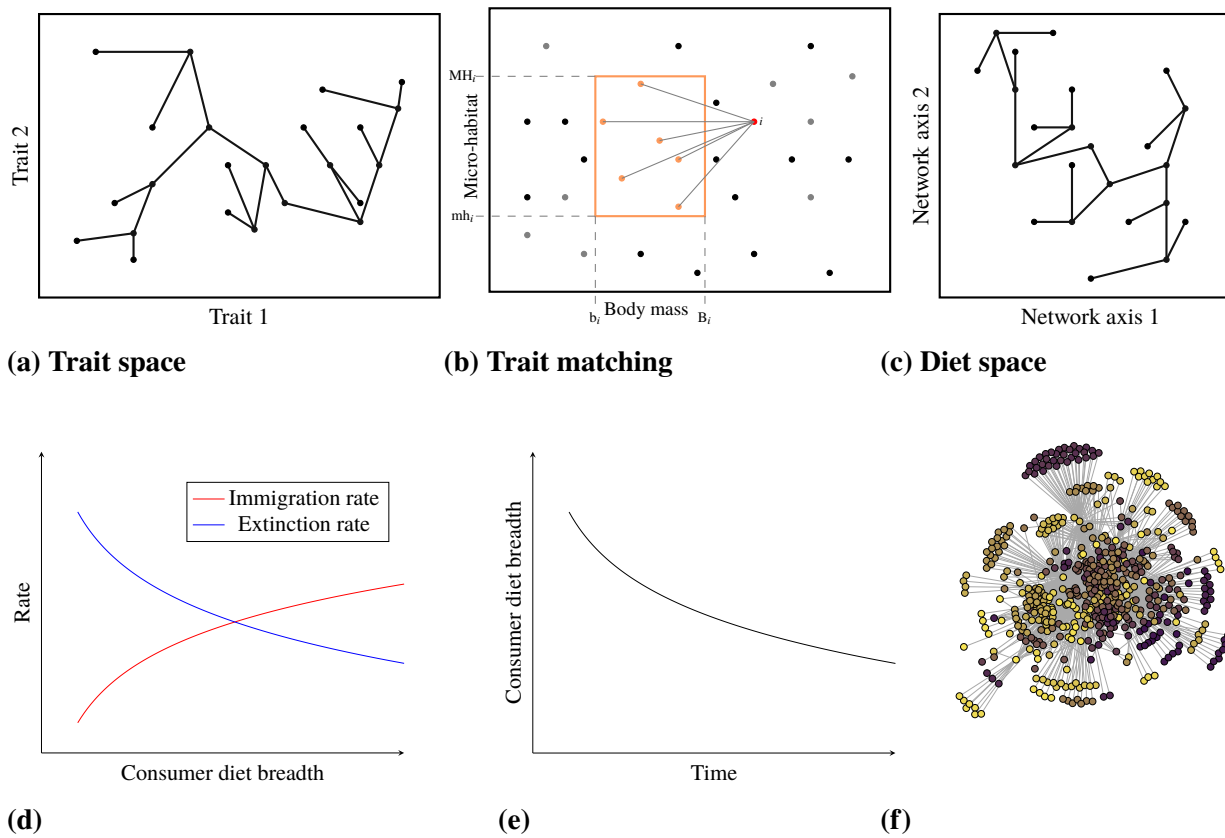
Interaction networks provide a convenient way to represent the structure of ecological communities, not only describing its elements (species, as nodes) but also their relationships (interactions, as links). Network analysis allows the extraction of some useful descriptors of their complexity (Delmas *et al.*, 2019), allowing the study of their change over time (McKane and Drossel, 2006). The evolution of ecological networks has been mainly explored using predator-prey toy models (but see Brannstrom *et al.* (2012) for large community-evolution models involving non-trophic interactions). A first objective of network models was to provide basic principles underlying the complexity of their structure (Dunne, 2005). The cascade model (Cohen *et al.*, 1990), followed

by the niche model (Williams and Martinez, 2000), introduced the idea that complex ecological networks can be simplified with the ordering of species along one or a few niche axes and basic rules governing the positioning of niche optimum and range (see Kamenova *et al.* (2017) for a short survey of different existing models). This theory was fundamental to the development of the trait-matching concept, the proposition that pairwise interactions and ecological networks can be reconstructed from knowledge of the traits responsible for the vulnerability of prey and the foraging attributes of predators (Rohr *et al.*, 2016; Gravel *et al.*, 2016). Evolutionary constraints were added to the niche model (Cattin *et al.*, 2004) and the theory was successfully compared to empirical data (Allesina *et al.*, 2008; Petchey *et al.*, 2008). This first generation theory of food web structure, however, remained static and phenomenological, and therefore a second generation of community assembly models was developed to investigate drivers of network structure. Community evolution was integrated in the models, either by allowing immigration from a defined species pool (*e.g.*, Gravel *et al.* (2011)), or by allowing already present species to speciate (*i.e.*, one species splitting into two *e.g.*, Loeuille and Loreau (2005); McKane and Drossel (2006)). Whichever the approach, the goal has always been the same : find a way to recreate the structure found in empirical networks. A lot of attention has been given to trophic networks (food webs) and by sequentially going from phenomenological to more mechanistic models, increasingly realistic outcomes were obtained. But even though theoretical studies were able to shed light on some of the expected developments of food webs over long evolutionary time, these models generally do not generate testable predictions formulated with the ultimate goal of either rejecting or accepting the theory.

A simple and testable theory for the evolution of food web structure can nonetheless be derived by mixing elements of niche theory, trait-matching and trait evolution (see the conceptual Fig. 2.1). In the absence of selection, species traits should evolve in no particular direction, following Brownian motion, and therefore closely related species should be closer to one another in a trait space than distantly related ones (Fig. 2.1a). In such a situation, newly arriving species into the community only slightly deviate from their ancestors. Combining Brownian trait evolution with trait-matching rules may provide basic expectations for the relationship between evolutionary history and a species position in the network. Inspired by the niche model, the basic idea is that vulnerability (*i.e.*, traits that characterize defense and escape from predation (Laigle *et al.*, 2018)) and foraging traits determine a species' predators, its diet and its overall position in the food web (Rohr *et al.*, 2016). For predator species, it often involves characteristics such as body size, micro-habitat features such

as position in the water column, movement type and hunting mode (Eklöf *et al.*, 2013; Bartomeus *et al.*, 2016; Ritterskamp *et al.*, 2016) (Fig. 2.1b). Interestingly, position in the phylogenetic space is also a good proxy for some of these traits when they are difficult to measure or highly dimensional (Laigle *et al.*, 2018; Brousseau *et al.*, 2018). With knowledge of trait-matching rules and the multivariate trait distribution, it is therefore possible to reconstruct the entire network and assess how it evolves over time. Based on the combined facts that closely related species should have traits resembling each other, and that traits should determine species interactions, we predict a positive correlation between the evolutionary history of a species (*i.e.*, its position in the phylogenetic space) and its position in the food web (Fig. 2.1c). This prediction should hold from the highest level of organization (correlation between clades) to the finest level (closely related species should have interactions more similar than distantly related species).

Selection however has no impact on diversification under this hypothesis and another theory is therefore required to investigate how ecological interactions may drive the evolution of ecological network structure. The iconic theory of island biogeography (TIB) by MacArthur and Wilson laid the base for a simple mathematical framework of community assembly that can be tested with multiple predictions. The processes of immigration and extinction occur over an ecological time scale but could be extended to speciation and extinction over an evolutionary time scale. One significant development of the theory was the integration of trophic constraints on immigration/speciation and extinction dynamics. Following the idea of Holt (1996, 2002), calling for spatialised view of foodwebs, Gravel *et al.* (2011) developed a framework to approach TIB with a network perspective. Bottom-up community assembly with sequential dependency was assumed to explore constraints on immigration and extinction. These constraints stipulate that a (i) predator needs at least one prey to successfully immigrate in a community, and (ii) would become extinct if its last prey disappeared (Gravel *et al.*, 2011). These constraints together select species that are connected to the base of the food web. With this junction between classic community assembly model and trophic ecology, the authors showed that adding trophic constraints to immigration and extinction dynamics recreates foodweb properties of empirical datasets, “[helping] improve predictions of community structure across trophic levels and scales”. These results provide testable hypotheses on selection acting on diet during community assembly processes that can be further explored (*e.g.*, Massol *et al.* (2017); Jacquet *et al.* (2017)). In particular, we expect that the assembly of food webs will be initiated by a selection generalist and low trophic level species and progressively diversify to include specialists



**Figure 2.1 Conceptual representation of hypotheses**

a) & c) Position of species in trait and diet space. Lines between nodes (species) represent a diversification events. b) Possible diet range of species<sub>*i*</sub>'s diet illustrated by the orange rectangle. Species showing trait values in that range are potential preys of species<sub>*i*</sub> and lines represent feeding links. d) & e) Under trophic TIB, the trophic constraint added on immigration and extinction predicts a decrease of the average diet generality over time. f) Graphical representation of the Galápagos metaweb where the dots are species and lines are feeding links. The color gradient represent the trophic rank (TR) of each species, ranging from low TR (yellow) to high TR (purple).

and higher trophic level with weaker selection. As a result, we predict that food web complexity, as summarized by its connectance and food chain length, will evolve with the age of the community (Fig. 2.1d) and 2.1e)).

Our objective in this study is to test and compare these simple models of food web evolution with empirical observations. We recreated the Galápagos Archipelago's food web using data from the literature in order to test two hypotheses related to community structure : (i) that position in the phylogenetic space correlates to the position in the network, and (ii) that selection occurs on diet during community assembly. The Galápagos Archipelago was chosen as a case study for two main reasons : (i) these islands have been thoroughly studied and a lot of information on the species' natural history is available in the published scientific and grey literature and (ii) the Galápagos Archipelago is formed of volcanic oceanic islands that are considered ideal natural laboratories to test hypotheses of community assembly (Warren *et al.*, 2015). Communities found on these islands are biologically simpler than the ones found on the mainland and their discrete nature make them easier to study. The fact that each island is part of the same archipelago also makes them natural replicates of community assembly. Moreover, because they were formed sequentially, they are positioned on an age gradient (the younger one being 0.4 Myr and the older one being 3 to 4 Myr (Geist *et al.*, 2014)) where each island represents a snapshot in time of the community assembly processes.

## 2.4 Methods

Data collection was done in four steps detailed below. Species lists for the different islands of the Galápagos were first collected. Then, interaction data were collected from the literature in order to prepare a metaweb of as many reported interactions as possible. Taxonomical inconsistencies were corrected and the dataset was subsetted to include only interactions involving vertebrate predators and terrestrial interactions. Finally, food webs per island were constructed by combining species lists with the metaweb. In parallel, a taxonomical tree for vertebrate predators was constructed. All data manipulation and analysis were done using R Software (Version 3.6.1) (R Core Team, 2021).

### 2.4.1 Species lists

We used species lists compiled by the Charles Darwin Foundation to find information on which species are present in the Galápagos islands. These were compiled from observations and updated with the collaboration of local experts. We complemented them with observations extracted from GBIF via the R package `rgbif` on October 26, 2017 (Chamberlain and Boettiger, 2017). These lists, containing information about species full taxonomy, presence per island or island group, and status (native vs. invasive, extant vs. extinct, migrant vs. resident, etc.), were used as base information for different steps involved in building our dataset.

### 2.4.2 Interactions

A list of trophic interactions was built from a systematic review of the literature. In April and May 2019, we searched the University of Idaho's library catalog using keywords "Galapagos" and "diet" and the Charles Darwin Foundation Library using keyword "Galapagos". We searched for documents making reference to the natural history of species present in the Galápagos or the analysis of interaction network or foodweb. A second filtering was done using the article's abstract or document's description, selecting only the ones involving trophic, mutualistic or antagonist interactions for deeper examination. The same process was applied to references cited in pertinent articles or documents. A few taxa were searched individually. Only references in English, French and Spanish were consulted.

Information was collected on the species involved in the interaction, the type and direction of the interaction and the source it came from. If possible, other information, such as year and location of the observation was also collected. Every pieces of information that could be found in the literature was noted and filtered in subsequent analyses to only include interactions pertinent for our study (see data cleaning section below). The information collected came from a variety of sources, such as reports, books, scientific articles, theses, documentaries or collaborator's personal observations. Whole plant-pollinator networks from previous studies were also integrated in our database (Traveset *et al.*, 2013, 2015). Finally, the majority of the interactions collected were presence only, but in the rare occasions where absence of interactions were documented, they have been integrated as well in our database, specifying it in the interaction type.

### 2.4.3 Taxonomical trees

A phylogeny of vertebrates occurring in the Galápagos Islands was constructed using topologies from TimeTree.org for 63 of 71 taxa represented in our database. Additional taxa that were not available via the TimeTree interface were included using taxon-specific phylogenies from published work to get a complete coverage for the uncalibrated trees only. Analysis done with the time-calibrated tree were performed with only the 63 species found in TimeTree.org.

### 2.4.4 Data cleaning

Data were cleaned in four steps. First, the original data contained taxonomical errors due to the large time interval of publication date from which our data comes from. An automated process was therefore needed to correct and standardize species' names. To do so, observations were first screened with the R package *taxize* (Chamberlain *et al.*, 2020), using the `get_colid` function to detect entries with spelling errors or old taxa's names. Species were then passed through the Amniote Synonyms database to correct any remaining discrepancies and a visual screening was done to catch any remaining inconsistencies. The species lists from the Charles Darwin Foundation were also screened with the same process to avoid any contradictions between the species lists and the interaction dataset.

Second, species interactions were extrapolated for some trophic groups. The level of precision when reporting a predator-prey interaction in the literature varies greatly, and while some authors specify the scientific name of the species involved in the interaction, others use the vernacular species names (*e.g.*, giant turtles, lava lizards, grasshoppers) or are unable to identify to the species levels of either the predator or the prey (*e.g.*, *Microlophus* sp., *Geospiza* sp., Coleoptera). Based on the assumption that more closely related species are ecologically more similar (Burns and Strauss, 2011; Gray *et al.*, 2015; Desjardins-Proulx *et al.*, 2017), we extrapolated higher levels of taxonomic precision into all of their constituents. Therefore, interactions implying a predator or a prey at the Genus level were attributed to all extant species of that Genus present in our species lists. When ecologically relevant, some common name group of prey's were also extrapolated to all of its constituents (*e.g.*, predators feeding on shorebird's eggs). However, because of limited resolution of invertebrate taxa, we restricted the analysis to the terrestrial vertebrate predators. Invertebrate prey

species were nonetheless conserved and regrouped to genus level. Observations involving taxonomic levels too large to be extrapolated were removed from the database (*e.g.*, predators feeding on spiders, plants, insects, etc.). We also restricted the analysis to terrestrial organisms and interactions and therefore excluded marine predators and preys. Note that all data analyses have been repeated on the non-extrapolated diets to evaluate if extrapolation of the interactions can generate bias in the evaluation of our predictions.

Third, interactions that could not happen due to the lack of co-occurrence were removed from the metaweb. Lastly, food webs per island were constructed by subsetting the metaweb using the distribution data available from the species lists.

#### **2.4.5 Data Analyses**

Basic descriptors of network structure were evaluated for each island food web. The list includes network order (total number of species) and number of species in each trophic guild (producer, herbivore, intermediate and top predator), network size (total number of links, or interactions), connectance (a measure of linkage density), mean trophic rank, mean chain length and modularity (see Delmas *et al.* (2019) for summary description of the metrics) (Kones *et al.*, 2009; Csardi and Nepusz, 2006). Physical attributes of islands were taken from Weigelt *et al.* (2013) and island age were taken from Geist *et al.* (2014).

We first investigated if phylogenetically close consumer species tend to have similar diets. To do so, a matrix of co-phenetic distances was first computed for the vertebrate predators on the Galápagos Islands using the `cophenetic()` function in baseR. Simultaneously, a matrix of Jacquard's dissimilarity indices was computed between the diet of each pair of predators with the `vegdist()` function of the `vegan` package (version 2.5-5)(Oksanen *et al.*, 2019). Cophenetic distance was plotted against Jacquard's dissimilarity, Pearson correlation was computed and a quantile regression was also performed to evaluate if the relationship was triangular.

Phylogenetic and trophic distances only describe the immediate (first neighbour) aspects of the community structure. We therefore further investigated the match between the position of each species in the phylogeny and the interaction network. Procrustes analyses were done to test the



correlation between the ordinations of the phylogenetic and the trophic distances (Dutilleul *et al.*, 2000). Principal coordinate analysis was done in parallel on the cophenetic distance matrix and the jacquard dissimilarity matrix using the `wcmdscale()` function in `vegan` and all the axes explaining 80% of the variability were selected. Procrustes analysis was then performed with the `protest()` function in `vegan`. This function allows us to test for significance with a randomization approach in order to determine if the fit is better than expected by chance. To do so, one dataset is randomly reordered and compared with the non-randomized one. The results obtained from the randomization tests are compared with the result from the original data and significance can be inferred (Jackson, 1995). Significance analysis of the `protest` was done using 999 permutations.

We investigated the effect of evolutionary history and island characteristics on food web properties using partial correlation analysis. We controlled for the effect of island area ( $\text{km}^2$ )(log) and elevation (m) in order to include known effects of these variable on species richness and network properties (MacArthur and Wilson, 1967; Kadmon and Allouche, 2007; Traveset *et al.*, 2016). Linear models were used to represent the links between response and explanatory variables, and the `psem()` function in the `piecewiseSEM` package was used to perform the partial correlation analysis. We also tested various data transformations (log, square root, square, quadratic) to explore potential non-linearities.

## **2.5 Results and Discussion**

### **2.5.1 The Data**

The fourteen islands of the archipelago on which analysis were performed range from 1.44 to 4726.57  $\text{km}^2$  and from 0.04 to 3 Ma. For these islands, food webs were assembled from the metaweb that was created from the literature containing 1272 nodes (species) and 5864 links (directed interactions) with a resulting connectance of 0.004. The local food webs hold between 5 and 674 nodes and exhibit from 5 to 3459 links with a resulting connectance ranging from 0.008 to 0.2. Mean trophic level ranges from 1.53 to 3.55. One interesting feature to notice is that local connectance is always higher than the one found in the metaweb, a property that fits the theory and findings proposed by Gravel *et al.* (2011) and that suggests a selection process in favor of

predators with large diet breadths during community assembly. A detailed summary of the islands and associated food web statistics is presented in Table 2.1.

**Table 2.1 Principal Galápagos islands' physical characteristics and associated food web's statistics.**

	Island characteristics			Food web statistics									
	Area	Elevation	Age	NS	Birds	Reptiles	Mammals	Plants	Invertebrates	MeanTR	NL	C	Modularity
Darwin	1.44	0	0.4	5	3	1	0	1	0	1.90	5	0.200	0.26
Espanola	64.11	172	3	86	53	9	1	23	0	3.18	387	0.052	0.316
Fernandina	649.11	1462	0.04	190	54	10	5	121	0	3.51	855	0.024	0.227
Floreana	178.03	393	1.5	196	57	8	10	121	0	3.14	880	0.023	0.223
Genovesa	15.38	67	0.3	314	58	8	12	236	0	3.31	1375	0.014	0.244
Isabela	4726.57	1685	0.5	194	63	9	2	120	0	3.25	852	0.023	0.253
Marchena	131.93	269	0.6	362	53	12	14	282	1	3.27	1549	0.012	0.221
Pinta	60.33	548	0.7	81	21	4	3	53	0	3.31	339	0.052	0.081
Pinzon	18.07	379	1.3	183	32	8	3	140	0	3.39	645	0.019	0.113
San Cristobal	559.98	625	2.4	194	56	12	2	124	0	3.42	889	0.024	0.281
Santa Cruz	987.09	807	1.1	406	67	17	17	304	1	3.32	1687	0.010	0.256
Santa Fe	25.15	212	2.9	488	90	24	19	354	1	3.50	2180	0.009	0.295
Santiago	577.1	902	0.8	157	49	10	6	92	0	3.39	743	0.030	0.168
Wolf	2.2	24	1	12	9	1	0	2	0	1.53	14	0.097	0.515
Metaweb	NA	NA	NA	559	96	40	20	402	1	3.55	2582	0.008	0.304

Area, elevation and age are expressed respectively in km<sup>2</sup>, m and Myr. NS stands for Number of species in the network, MeanTR for Mean Trophic Rank, NL for Number of Links and C for Connectance.

### 2.5.2 Diet similarity

We first investigated if closely related species are more likely to share interactions than distantly related species. We looked at how phylogenetic proximity relates to niche similarity via the comparison of cophenetic distances and Jacquard's dissimilarity indices for each pair of predators. Illustrated by a quantile regression in Fig. 2.2a, we found a triangular relationship between phylogeny and diet with both time calibrated and uncalibrated phylogenetic trees, with a large range of diet dissimilarity for closely related species and a systematically large dissimilarity for distant species. The time-calibrated phylogeny exhibit a high level of diet clustering. We find a group of points at the top-right corner of the distance-distance plot, where the pairs of species compared come from different classes (reptiles, birds and mammals), while the top-left cluster are pairs of species coming from the same class. Furthermore, the analyses performed with both time-calibrated and uncalibrated phylogenetic trees reveals two important findings. First, only closely related species share a significant fraction of interactions. There are no similar consumers that are distantly related, which suggests the absence of convergent evolution on diet across distantly related groups in the Galápagos community. Second, closely related species vary quite a lot in their diet. As we predicted, they are not always similar to each other.

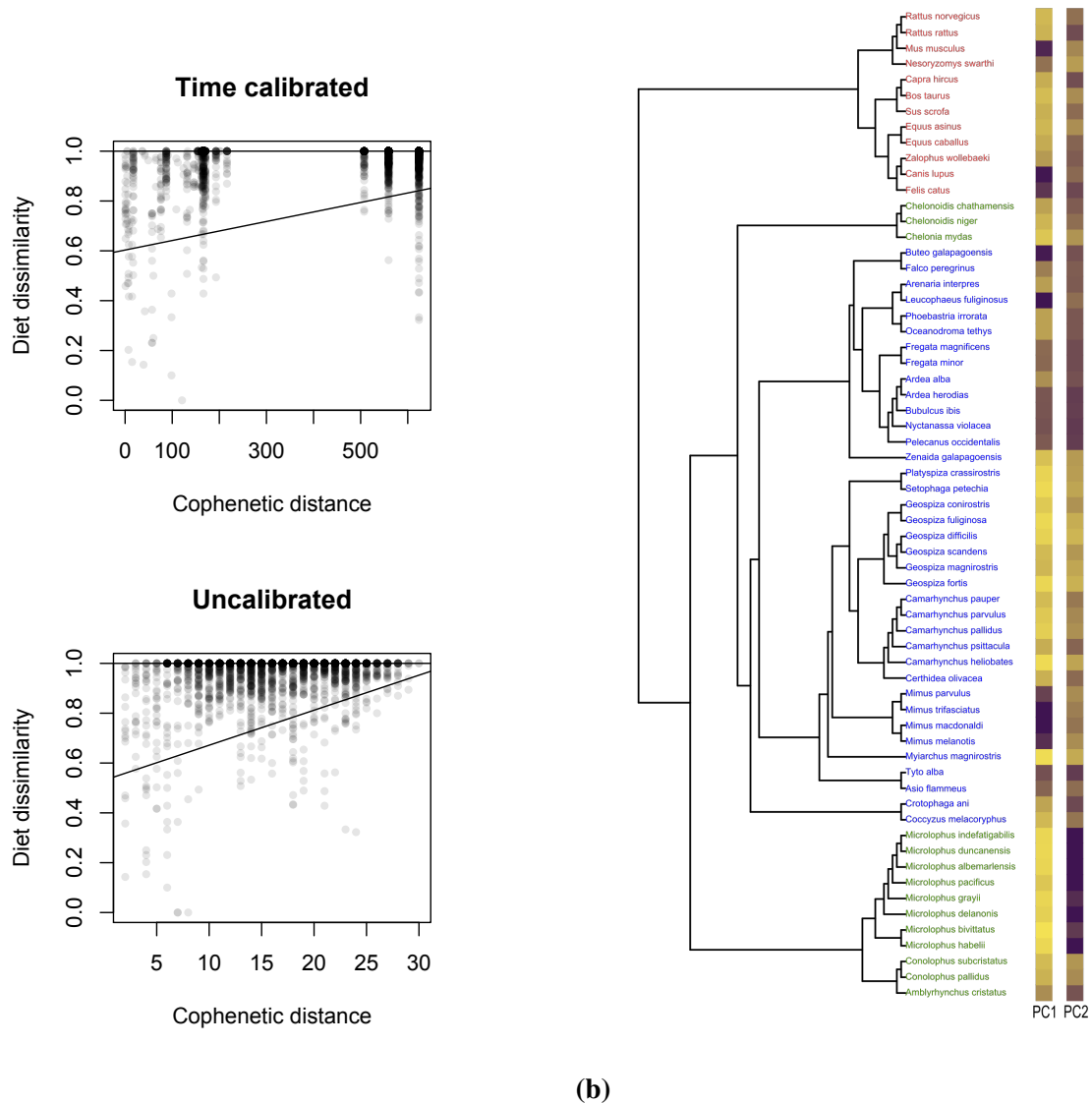
Distance-distance analysis focuses on pairwise interactions, leaving aside the more macroscopic structure of the network. A Procrustes analysis was therefore conducted to assess if the overall network structure corresponds to the overall phylogenetic structure, at all scales. We found a significant correlation between the phylogenetic and the network structure, with Pearson correlation of  $r = 0.569$  ( $p < 0.001$ ) for the uncalibrated tree and  $r = 0.291$  ( $p < 0.001$ ) for the calibrated tree. Though the analysis on the time-calibrated tree is still significant, this result would be expected regardless of the diet data because of the high clustering level of the phylogenetic distances. For this reason, we separated the Procrustes analysis by clades in order to differentiate between a real phylogenetic signal and an artifact from the tree properties. We found a strong and significant correlation between phylogenetic distance and diet similarity for the majority of sub-analyses, with Pearson correlation ranging from  $r = 0.44$  for the reptiles with a time calibrated tree to  $r = 0.69$  for the birds with a time calibrated tree and significance levels ranging from  $p < 0.001$  to  $p = 0.12$  (Table 2.2).

**Table 2.2 Procrustes correlation coefficients between network and phylogenetic structure for uncalibrated and time calibrated phylogenetic trees.**

	<b>Uncalibrated</b>	<b>Time calibrated</b>
Metaweb	0.57 ***	0.29 ***
Birds	0.61 ***	0.69 ***
Reptiles	0.60 ***	0.44 **
Mammals	0.53 *	0.54

Level of significance : \*\*\* < 0.001, \*\* < 0.01, \* < 0.05

The idea of using phylogenetic structure to inform us on network organisation is not new. Previous studies that investigated phylogenetic and diet similarity found a stronger support for a phylogenetic signal when looking at the vulnerability of a species *i.e.*, its role as a prey (see review in Mouquet *et al.* (2012)) than when looking at its foraging attributes *i.e.*, its role as a predator. We were not able to conduct a vulnerability analysis on our dataset because of the nature of our data, but we nevertheless found a phylogenetic signal in the foraging attributes of our species. This result therefore implies that related predator species interact with similar prey species (Fig. 2.2b). We also conducted analyses on subsets of the metaweb in order to validate the signal observed by the Procrustes analysis. The results were also coherent at this scale, indicating that the correlation is not limited to the major splits between the different groups of species (see Table 2.2). The clear organisation of species along the principal component axes of the diet similarity matching the principal division of the phylogenetic tree reflects a certain niche conservatism in the Galápagos vertebrate community, indicating some sort of functional redundancy across the community, and presumably a more robust network (Dunne *et al.*, 2002). In this study, the large range of diet dissimilarity for closely related species found in the distance-distance analysis results in a relatively low correlation between diet and phylogenetic proximity, contrary to the relatively high correlation found in the Procrustes analysis. Therefore, because there is a difference of apparent signal between Fig. 2.2a and the Procrustes analysis, we believe that the results of the latter capture a signal at a broader organisational level. The correlation between a species position in the phylogenetic space and in the diet space therefore allows us to believe that closely related species at least stay in the same trophic guild, even if the identity of the species that are eaten is not the same.



**Figure 2.2 Species positioning in phylogenetic and diet space**

a) Comparison of the cophenetic distance measure and the Jacquard's dissimilarity index for each pair of species. b) Predators position in a time calibrated phylogenetic tree and on first and second axis of PCoA of the diet space. In the phylogenetic tree, mammals are colored in red, birds in blue and reptiles in green. Color gradient of the PC is indicating low (yellow) and high (purple) score on the axis.

### 2.5.3 Selection on diet

Our null hypothesis combining Brownian motion with trait matching does not involve any selection. Under this scenario, all species are equally likely to form the community, irrespective of their diet and position in the food web. This hypothesis is coherent with the classic theory of island biogeography where communities assemble according to neutral processes (immigration and extinction), irrespective of their interactions. In contrast, the trophic TIB proposes that biotic interactions, and more specifically species position in the food web, are essential to consider and that there is a selection process acting on diet during community assembly. This selection should favor low trophic level consumers with large diet breadth in the early life stages of an island, and this effect should diminish with time, thus predicting an association between foodweb properties and island age. We tested this prediction by performing a partial correlation analysis between island age and three food web properties, *i.e.*, species richness, connectance and mean trophic rank, whilst controlling for island area and maximum elevation. We found that food web properties do not vary with island age. Instead, the only significant explanatory variable is island area, having a direct positive impact on the number of species, which itself is strongly negatively associated with the foodweb's connectance and positively with mean trophic rank (Fig. 2.3). Although these results don't necessarily invalidate the theory, the observed variation of network structure among islands doesn't show evidence that selection on diet breadth played a role in their evolution. Other predictions would need to be tested in order to push this question further as many confounding factors can blur the signal, including the equilibrium state of each island.

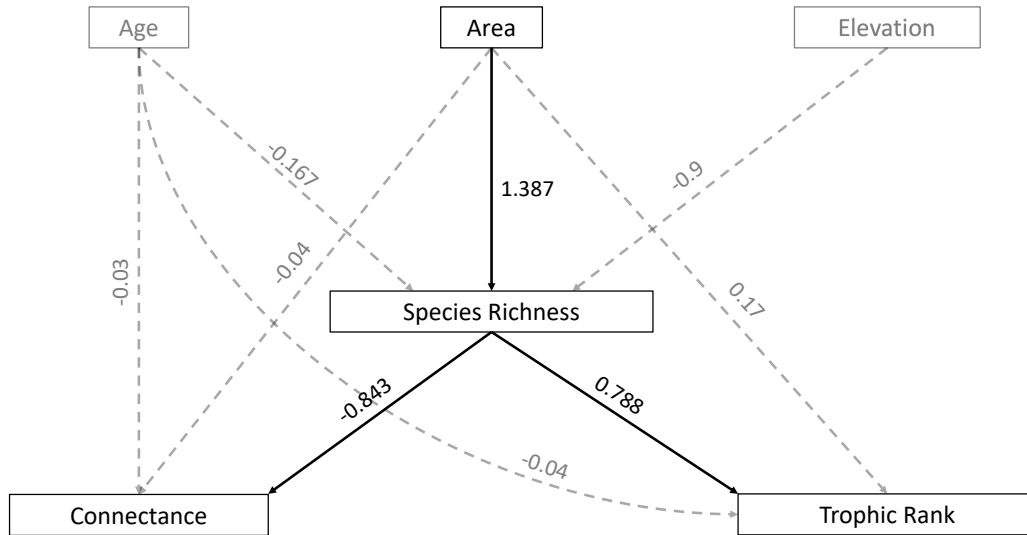
Other studies have found a relationship between the age of the island and species richness on the Galápagos (*e.g.*, Roell *et al.* (2021); Parent and Crespi (2006); Whittaker *et al.* (2008)), a relationship that we have not observed. A number of methodological decisions can explain the lack of significant age effect on species richness in our dataset. First our study differs from other species richness studies in its goals. In classic biogeographical studies of species richness, different geological and ontological indices are used to evaluate the effect of time on the accumulation of species richness in different taxonomic groups or as a whole. In contrast, here we are interested in investigating how network complexity might change over time across islands of different age. As a consequence, we consider only species that are included in our networks, which is limited to species for which diet information is available in the literature. There is perhaps a bias here, as the

abundant and common species are often the ones with documented diets (Martinez, 1991), whereas the rarest species contribute the most to variation in species richness. Due to limited information about the species-level identity of prey available from the literature, most of the species richness of invertebrates represented in our networks are pooled and evaluated at the genus-level. Therefore, species richness changes occurring below the genus level in invertebrates over time across islands cannot be captured by our analyses. Nevertheless, factors other than methodological artefacts could also possibly explain our observations. It is plausible that the absence of a relationship between island age and species richness found on each island can be explained by the stepping stone effect and the spatial structure of the archipelago Gascuel *et al.* (2016). Indeed, even though evidence shows that Galápagos communities have not reached equilibrium and that species are still accumulating in the archipelago as a whole (Valente *et al.*, 2015), the migration observed between islands, either ongoing by species' dispersal capacity or through land bridges present before the rise of sea level (Ali and Aitchison, 2014), would suggest that time since island emergence is not a constraint on the species richness observed. For example, the Giant Galápagos tortoises originated from a common ancestor before the emergence of the current islands on a now submerged island and latter colonized the archipelago by multiple intra-archipelago colonization events, and vicariant events contributed to lineage diversification (Caccone *et al.*, 1999, 2002; Poulakakis *et al.*, 2012). One of the lineages of lava lizards and Galápagos mockingbirds also diversified following the formation of island clusters (Kizirian *et al.*, 2004; Arbogast *et al.*, 2006), while Darwin's finches are believed to have diversified following an increase in habitat diversity brought by climate change (Grant and Grant, 2008).

Most vertebrate species found in the Galápagos come from endemic lineages that diversified on the islands (Parent *et al.*, 2008), resulting in multiple endemic species closely related to one another. With evidence of allopatric speciation for a majority of taxa, it is possible that adaptation to a novel environment and genetic drift rather than competition is the driver of diversification. The case of Darwin's finches that evolved different beak morphology to specialize on different food resources notwithstanding (Grant and Grant, 2008; Lack, 1947), our results showing that closely related species share similar diet could explain the lack of relationship between island age and connectance. In fact, if species found on each island are functionally similar (*e.g.*, giant tortoises considered as keystone herbivores (Gibbs *et al.*, 2008)), the structure of the interactions between species should be equivalent from one island to the other. We therefore believe that the diversification history of



the Galápagos Archipelago can explain the homogeneity of network structure found across islands.



**Figure 2.3 Partial correlation analysis between food web's statistics and island's physical attributes**

Significant links with standardized correlation coefficient expressed by full black lines. Dotted grey lines were included in the model but were non-significant.

Our results provide compelling evidence that network structure change with the evolution of the community. A direct interpretation of our Procrustes analysis is that networks should diversify following trait diversification. Whether or not selection plays a role in this process remains an open question, as we found no support for the effect of island age on the structure of ecological networks. While communities are distinct among islands based on their taxonomy, they appear functionally similar. The question is still open whether a comparison between island systems is possible since their individual history can greatly vary and a general trend could be hard to identify in all the noise (Hébert *et al.*, 2021). A possible avenue to empirically study the evolution of food web would be to infer past food webs from fossil data in order to reconstruct the evolution of the community (Dunne *et al.*, 2014; Pires *et al.*, 2015; Llewelyn *et al.*, 2021) and use such time series to document events of co-speciation and co-extinction. It is therefore of great importance to have reliable methods to infer interactions since virtually no information is available on realised trophic

interactions of extinct species. With our approach, we were able to highlight a relationship between diet and phylogenetic proximity. We did not measure explicitly species traits and their evolution, nor directly trait matching, but rather the combination of both concepts by looking at the position of species in a diet space and in a phylogenetic space. Further empirical work would be needed to better document the local realization of ecological interactions on the one hand, and the functional traits involved in the occurrence of these interactions. The fact that the phylogenetic positioning of a species is correlated with its diet space positioning indicates that the trait matching or phylogenetic proximity methods already used to model network evolution seem legitimate and could be applied to the reconstruction of food web from extinct species (Rohr *et al.*, 2010; Mouquet *et al.*, 2012). Our study also formulates simple hypotheses that can be used as a framework to develop empirically testable models that could lead to a better understanding of evolving community structure under a network perspective.

## **2.6 Conclusion**

The Galápagos Islands have long fascinated biologists and amateurs alike for their importance in our understanding of evolution. Considered a unique “living museum and showcase of evolution” by the Unesco World Heritage, a lot of focus has been put on understanding selection pressure on different endemic species groups, but surprisingly few studies looked at the evolution of the system as a whole. By studying food web evolution on the Galápagos Islands, our work highlight the value of taking a network approach to understand the evolution of communities. Our results are especially interesting since an empirical approach has rarely been used in order to study food web evolution. We showed with a Procrustes analysis that there is an evolutionary signal in the diet of vertebrate species inhabiting the Galápagos Archipelago and that communities present on the different islands of the archipelago seems to be fonctionnaly similar. Further studies of empirical networks would allow to test hypotheses on community assembly and the resulting evolution of the interaction network.

## **2.7 References**

Ali, J. R., Aitchison, J. C. (2014). Exploring the combined role of eustasy and oceanic island thermal subsidence in shaping biodiversity on the Galápagos. *Journal of Biogeography* 41, 1227–1241.

- Allesina, S., Alonso, D., Pascual, M. (2008). A general model for food web structure. *Science* 320, 658–661.
- Arbogast, B. S., Drovetski, S. V., Curry, R. L., Boag, P. T., Seutin, G., Grant, P. R., Grant, B. R., Anderson, D. J. (2006). The origin and diversification of Galápagos mockingbirds. *Evolution* 60, 370–382.
- Bartomeus, I., Gravel, D., Tylianakis, J. M., Aizen, M. A., Dickie, I. A., Bernard-Verdier, M. (2016). A common framework for identifying linkage rules across different types of interactions. *Functional Ecology* 30, 1894–1903.
- Brannstrom, A., Kristensen, N., Hillerislambers, T., Dieckmann, R. (2012). Modeling the ecology and evolution of communities : A review of past achievements, current efforts, and future promises. *Evolutionary Ecology Research* 14, 601–625.
- Brodersen, J., Post, D. M., Seehausen, O. (2018). Upward adaptive radiation cascades : Predator diversification induced by prey diversification. *Trends in Ecology & Evolution* 33, 59–70.
- Brousseau, P., Gravel, D., Handa, I. T. (2018). Trait matching and phylogeny as predictors of predator–prey interactions involving ground beetles. *Functional Ecology* 32, 192–202.
- Burns, J. H., Strauss, S. Y. (2011). More closely related species are more ecologically similar in an experimental test. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America* 108, 5302–5307.
- Caccone, A., Gentile, G., Gibbs, J. P., Fritts, T. H., Snell, H. L., Betts, J., Powell, J. R. (2002). Phylogeography and history of giant Galápagos tortoises. *Evolution* 56, 2052–2066.
- Caccone, A., Gibbs, J. P., Ketmaier, V., Suatoni, E., Powell, J. R. (1999). Origin and evolutionary relationships of giant Galápagos tortoises. *Proceedings of the National Academy of Sciences* 96, 13223–13228.
- 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, 835–839.
- Chamberlain, S., Boettiger, C. (2017). R python, and ruby clients for gbif species occurrence data. *PeerJ PrePrints* .
- Chamberlain, S., Szoecs, E., Foster, Z., Arendsee, Z., Boettiger, C., Ram, K., Bartomeus, I., Baumgartner, J., O’Donnell, J., Oksanen, J., Tzovaras, B. G., Marchand, P., Tran, V., Salmon, M., Li, G., Grenié, M. (2020). taxize : Taxonomic information from around the web. R package version 0.9.98.  
URL <https://github.com/ropensci/taxize>
- Cohen, J. E., Briand, F., Newman, C. M. (1990). *Community food webs : Data and theory*. Vol. 20 of *Biomathematics*. Springer-Verlag, New York.

- Csardi, G., Nepusz, T. (2006). The igraph software package for complex network research. *InterJournal Complex Systems*, 1695.
- de Andreazzi, C. S., Astegiano, J., Guimarães, P. R. (2020). Coevolution by different functional mechanisms modulates the structure and dynamics of antagonistic and mutualistic networks. *Oikos* 129, 224–237.
- Delmas, E., Besson, M., Brice, M.-H., Burkle, L. A., Dalla Riva, G. V., Fortin, M.-J., Gravel, D., Guimarães, 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, 16–36.
- Desjardins-Proulx, P., Laigle, I., Poisot, T., Gravel, D. (2017). Ecological interactions and the Netflix problem. *PeerJ* 5, e3644.
- Dunne, J. A. (2005). The Network Structure of Food Webs. In : Pascual, M., Dunne, J. A. (Eds.), *Ecological Networks : Linking Structure to Dynamics in Food Webs*, Santa Fe Institute Studies on the Sciences of Complexity Edition. Oxford University Press, Ch. 2, pp. 27–86.
- Dunne, J. A., Labandeira, C. C., Williams, R. J. (2014). Highly resolved early Eocene food webs show development of modern trophic structure after the end-Cretaceous extinction. *Proceedings of the Royal Society B : Biological Sciences* 281, 20133280.
- 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* 99, 12917–12922.
- Dutilleul, P., Stockwell, J. D., Frigon, D., Legendre, P. (2000). The Mantel test versus Pearson's correlation analysis : assessment of the differences for biological and environmental studies. *Journal of Agricultural, Biological, and Environmental Statistics* 5, 131–150.
- Eklöf, A., Jacob, U., Kopp, J., Bosch, J., Castro-Urgal, R., Chacoff, N. P., Dalsgaard, B., de Sassi, C., Galetti, M., Guimarães, P. R., Lomáscolo, S. B., Martín González, A. M., Pizo, M. A., Rader, R., Rodrigo, A., Tylianakis, J. M., Vázquez, D. P., Allesina, S. (2013). The dimensionality of ecological networks. *Ecology Letters* 16, 577–583.
- Gascuel, F., Laroche, F., Bonnet-Lebrun, A.-S., L, A. S. (2016). The effects of archipelago spatial structure on island diversity and endemism : predictions from a spatially-structured neutral model 70, 2657–2666.
- Geist, D. J., Snell, H., Snell, H., Goddard, C., Kurz, M. D. (2014). A paleogeographic model of the Galápagos Islands and biogeographical and evolutionary implications. In : *The Galápagos : a natural laboratory for the earth sciences*. Wiley Blackwell, New York, pp. 145–166.
- Gibbs, J. P., Marquez, C., Sterling, E. J. (2008). The role of endangered species reintroduction in ecosystem restoration : tortoise–cactus interactions on Española Island, Galápagos. *Restoration Ecology* 16, 88–93.

- Gillespie, R. (2004). Community assembly through adaptive radiation in hawaiian spiders. *Science* 303, 356–359.
- Grant, P. R., Grant, B. R. (2008). How and why species multiply : the radiation of darwin's finches. Vol. 83. Princeton University Press, Princeton.
- Gravel, D., Albouy, C., Thuiller, W. (2016). The meaning of functional trait composition of food webs for ecosystem functioning. *Philosophical Transactions of the Royal Society B : Biological Sciences* 371, 20150268.
- Gravel, D., Massol, F., Canard, E., Mouillot, D., Mouquet, N. (2011). Trophic theory of island biogeography. *Ecology Letters* 14, 1010–1016.
- Gray, C., Figueroa, D. H., Hudson, L. N., Ma, A., Perkins, D., Woodward, G. (2015). Joining the dots : An automated method for constructing food webs from compendia of published interactions. *Food Webs* 5, 11–20.
- Hébert, K., Millien, V., Lessard, J. P. (2021). Source pool diversity and proximity shape the compositional uniqueness of insular mammal assemblages worldwide. *Journal of Biogeography* 48, 2337–2349.
- Hembry, D. H., Weber, M. G. (2020). Ecological Interactions and Macroevolution : A New Field with Old Roots. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics* 51, 215–243.
- Holt, R. D. (1996). Food webs in space : an island biogeographic perspective. In : Polis, G. A., Winemiller, K. O. (Eds.), *Food webs*. Springer US, Boston, Ch. 29, pp. 313–323.
- Holt, R. D. (2002). Food webs in space : On the interplay of dynamic instability and spatial processes. *Ecological Research* 17, 261–273.
- Jackson, D. A. (1995). PROTEST : A PROcrustean Randomization TEST of community environment concordance. *Écoscience* 2, 297–303.
- Jacquet, C., Mouillot, D., Kulbicki, M., Gravel, D. (2017). Extensions of island biogeography theory predict the scaling of functional trait composition with habitat area and isolation. *Ecology Letters* 20, 135–146.
- Kadmon, R., Allouche, O. (2007). Integrating the effects of area, isolation, and habitat heterogeneity on species diversity : a unification of island biogeography and niche theory. *The American Naturalist* 170, 443–454.
- Kamenova, S., Bartley, T., Bohan, D., Boutain, J., Colautti, R., Domaizon, I., Fontaine, C., Le-mainque, A., Le Viol, I., Mollot, G., Perga, M.-E., Ravigné, V., Massol, F. (2017). Invasions Toolkit. In : *Advances in Ecological Research*. Vol. 56. Academic Press Inc., pp. 85–182.

- Kamiya, T., O'Dwyer, K., Nakagawa, S., Poulin, R. (2014). Host diversity drives parasite diversity : meta-analytical insights into patterns and causal mechanisms. *Ecography* 37, 689–697.
- Kizirian, D., Trager, A., Donnelly, M. A., Wright, J. W. (2004). Evolution of Galapagos Island lava lizards (Iguania : Tropiduridae : Microlophus). *Molecular Phylogenetics and Evolution* 32, 761–769.
- Kones, J. K., Soetaert, K., van Oevelen, D., Owino, J. (2009). Are network indices robust indicators of food web functioning ? a monte carlo approach. *Ecological Modelling* 220, 370–382.
- Kraemer, A. C., Philip, C. W., Rankin, A. M., Parent, C. E. (2019). Trade-offs direct the evolution of coloration in Galápagos land snails. *Proceedings of the Royal Society B : Biological Sciences* 286, 20182278.
- Lack, D. (1947). *Darwin's Finches*. Cambridge University Press.
- Laigle, I., Aubin, I., Digel, C., Brose, U., Boulangeat, I., Gravel, D. (2018). Species traits as drivers of food web structure. *Oikos* 127, 316–326.
- Llewelyn, J., McDowell, M. C., Johnson, C. N., Peters, K. J., A Bradshaw, C. J. (2021). Sahul's megafauna were vulnerable to extinction due to their position in the trophic network Short running title : Trophic cascades and megafauna. *bioRxiv* , 2021.01.19.427338.
- Loeuille, N., Loreau, M. (2005). Evolutionary emergence of size-structured food webs. *Proceedings of the National Academy of Sciences* 102, 5761–5766.
- Losos, J. B. (1998). Contingency and determinism in replicated adaptive radiations of island lizards. *Science* 279, 2115–2118.
- MacArthur, R. H., Wilson, E. O. (1967). *The theory of island biogeography*. Princeton University Press, Princeton.
- Martinez, N. D. (1991). Artifacts or attributes ? Effects of resolution on the Little Rock Lake food web. *Ecological Monographs* 61, 367–392.
- Massol, F., Dubart, M., Calcagno, V., Cazelles, K., Jacquet, C., Kéfi, S., Gravel, D. (2017). Island biogeography of food webs. In : Bohan, D., Dumbrell, A., Massol, F. (Eds.), *Advances in Ecological Research - Networks of Invasion : A Synthesis of Concepts*, academic press Edition. Vol. 56. pp. 183–262.
- McGill, B. J., Chase, J. M., Hortal, J., Overcast, I., Rominger, A. J., Rosindell, J., Borges, P. A. V., Emerson, B. C., Etienne, R. S., Hickerson, M. J., Mahler, D. L., Massol, F., McGaughan, A., Neves, P., Parent, C., Patiño, J., Ruffley, M., Wagner, C. E., Gillespie, R. (2019). Unifying macroecology and macroevolution to answer fundamental questions about biodiversity. *Global Ecology and Biogeography* 28, 1925–1936.

- McKane, A. J., Drossel, B. (2006). Models of food web evolution. In : Pascual, M., Dunne, J. A. (Eds.), *Ecological networks : linking structure to dynamics in food webs*. Oxford University Press, Oxford, pp. 223–243.
- Mouquet, N., Devictor, V., Meynard, C. N., Munoz, F., Bersier, L.-F., Chave, J., Couteron, P., Dalecky, A., Fontaine, C., Gravel, D., Hardy, O. J., Jabot, F., Lavergne, S., Leibold, M., Mouillot, D., Münkemüller, T., Pavoine, S., Prinzing, A., Rodrigues, A. S., Rohr, R. P., Thébault, E., Thuiller, W. (2012). Ecophylogenetics : advances and perspectives. *Biological Reviews* 87, 769–785.
- Oksanen, J., Blanchet, F. G., Friendly, M., Kindt, R., Legendre, P., McGlenn, D., Minchin, P. R., O’Hara, R. B., Simpson, G. L., Solymos, P., Stevens, M. H. H., Szoecs, E., Wagner, H. (2019). *vegan : Community Ecology Package*. R package version 2.5-5.  
URL <https://CRAN.R-project.org/package=vegan>
- Parent, C. E., Caccone, A., Petren, K. (2008). Colonization and diversification of Galápagos terrestrial fauna : a phylogenetic and biogeographical synthesis. *Philosophical transactions of the Royal Society B* 363, 3347–61.
- Parent, C. E., Crespi, B. J. (2006). Sequential colonization and diversification of Galápagos endemic land snail genus *Bulimulus* (*Gastropoda*, *Stylommatophora*). *Evolution* 60, 2311–2328.
- Petchey, O. L., Beckerman, A. P., Riede, J. O., Warren, P. H. (2008). Size, foraging, and food web structure. *Proceedings of the National Academy of Sciences* 105, 4191–4196.
- Pires, M. M., Koch, P. L., Fariña, R. A., de Aguiar, M. A. M., dos Reis, S. F., Guimarães, P. R. (2015). Pleistocene megafaunal interaction networks became more vulnerable after human arrival. *Proceedings of the Royal Society B : Biological Sciences* 282, 20151367.
- Poulakakis, N., Russello, M., Geist, D., Caccone, A. (2012). Unravelling the peculiarities of island life : vicariance, dispersal and the diversification of the extinct and extant giant Galápagos tortoises. *Molecular Ecology* 21, 160–173.
- R Core Team (2021). *R : A Language and Environment for Statistical Computing*. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria.  
URL <https://www.R-project.org/>
- Ritterskamp, D., Bearup, D., Blasius, B. (2016). A new dimension : Evolutionary food web dynamics in two dimensional trait space. *Journal of Theoretical Biology* 405, 66–81.
- Roell, Y. E., Phillips, J. G., Parent, C. E. (2021). Effect of topographic complexity on species richness in the Galápagos Islands. *Journal of Biogeography* 48, 2645–2655.
- Rohr, R. P., Naisbit, R. E., Mazza, C., Bersier, L.-F. (2016). Matching–centrality decomposition and the forecasting of new links in networks. *Proceedings of the Royal Society B : Biological Sciences* 283, 20152702.

- Rohr, R. P., Scherer, H., Kehrli, P., Mazza, C., Bersier, L. (2010). Modeling food webs : exploring unexplained structure using latent traits. *The American Naturalist* *176*, 170–177.
- Stroud, J. T., Losos, J. B. (2016). Ecological Opportunity and Adaptive Radiation. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics* *47*, 507–532.
- Traveset, A., Heleno, R., Chamorro, S., Vargas, P., McMullen, C. K., Castro-Urgal, R., Nogales, M., Herrera, H. W., Olesen, J. M. (2013). Invaders of pollination networks in the Galápagos Islands : emergence of novel communities. *Proceedings of the Royal Society B : Biological Sciences* *280*, 20123040.
- Traveset, A., Olesen, J. M., Nogales, M., Vargas, P., Jaramillo, P., Antolín, E., Trigo, M. M., Heleno, R. (2015). Bird–flower visitation networks in the Galápagos unveil a widespread interaction release. *Nature Communications* *6*, 6376.
- Traveset, A., Tur, C., Trøjelsgaard, K., Heleno, R., Castro-Urgal, R., Olesen, J. M., Santos, A. (2016). Global patterns of mainland and insular pollination networks. *Global Ecology and Biogeography* *25*, 880–890.
- Valente, L. M., Phillimore, A. B., Etienne, R. S. (2015). Equilibrium and non-equilibrium dynamics simultaneously operate in the Galápagos islands. *Ecology Letters* *18*, 844–852.
- Warren, B. H., Simberloff, D., Ricklefs, R. E., Aguilée, R., Condamine, F. L., Gravel, D., Morlon, H., Mouquet, N., Rosindell, J., Casquet, J., Conti, E., Cornuault, J., Fernández-Palacios, J. M., Hengl, T., Norder, S. J., Rijdsdijk, K. F., Sanmartín, I., Strasberg, D., Triantis, K. A., Valente, L. M., Whittaker, R. J., Gillespie, R. G., Emerson, B. C., Thébaud, C. (2015). Islands as model systems in ecology and evolution : prospects fifty years after MacArthur-Wilson. *Ecology Letters* *18*, 200–217.
- Weber, M. G., Wagner, C. E., Best, R. J., Harmon, L. J., Matthews, B. (2017). Evolution in a community context : on integrating ecological interactions and macroevolution. *Trends in Ecology & Evolution* *32*, 291–304.
- Weigelt, P., Jetz, W., Kreft, H. (2013). Bioclimatic and physical characterization of the world's islands. *Proceedings of the National Academy of Sciences* *110*, 15307–15312.
- Whittaker, R. J., Triantis, K. A., Ladle, R. J. (2008). A general dynamic theory of oceanic island biogeography. *Journal of Biogeography* *35*, 977–994.
- Williams, R. J., Martinez, N. D. (2000). Simple rules yield complex food webs. *Nature* *404*, 180–183.
- Zeng, Y., Wiens, J. J. (2021). Species interactions have predictable impacts on diversification. *Ecology Letters* *24*, 239–248.



## CHAPITRE 3

### DISCUSSION ET CONCLUSION

Ce projet avait comme objectifs de reconstruire les réseaux trophiques sur les îles Galápagos grâce à l'information disponible dans la littérature pour ensuite les utiliser pour tester empiriquement certaines prédictions quant au changement de la structure des réseaux d'interactions dans le temps. Pour ce faire, les régimes alimentaires des vertébrés ainsi que la structure globale des réseaux sur chacune des îles de l'archipel ont été examinés.

#### **3.1 Retour critique sur la construction du jeu de données**

Documenter empiriquement un réseau trophique peut s'avérer une tâche fastidieuse et onéreuse, particulièrement si aucune donnée préalable n'existe pour guider les recherches terrain. Comme il s'agit d'une première incursion dans la documentation des réseaux trophiques aux îles Galápagos dans une perspective évolutive, il était plus logique de se concentrer sur l'information déjà disponible dans la littérature grise et scientifique pour commencer à explorer les questions qui nous intéressaient. Le portrait que nous avons ainsi été capables de dresser est certainement biaisé envers les espèces beaucoup étudiées (*e.g.*, Pinsons de Darwin, espèces exotiques envahissantes, tortues géantes, etc.), mais nous permet tout de même d'apporter des pistes de réflexion intéressantes sur l'évolution des réseaux trophiques, tout en prenant soin de garder en tête les limites du jeu de données lors de l'interprétation de ces résultats.

Plusieurs informations auraient été intéressantes à ajouter au jeu de données pour nous permettre une meilleure interprétation des résultats. Par exemple, nous avons presque uniquement des données sur la présence d'une interaction, mais non sur l'absence d'une interaction. Toutefois, grâce à de l'information assez générale sur la diète des espèces, complétée de données de traits fonctionnels il est possible de déterminer avec une certaine confiance l'impossibilité de certains types d'interactions (*e.g.*, un herbivore strict ne consommera pas de vertébrés). L'incorporation de ce type de données permettrait ainsi de considérer les absences d'interaction dans les mesures de similarité diététique des espèces. De plus, afin de construire les réseaux d'interactions sur chacune des îles, nous avons posé comme *a priori* que les interactions documentées à un endroit et à un moment donné sont extrapolables dans l'espace et dans le temps. En d'autres termes, deux espèces

interagiront ensemble dès que celles-ci co-occurrent. Ceci fait donc abstraction du fait qu'une variation naturelle des interactions entre espèces existe à travers l'espace et le temps et les résultats doivent être interprétés en fonction de cette décision méthodologique.

Finale­ment, quoique difficile à faire avec des données provenant de la littérature, la pondération du jeu de données pourrait donner une profondeur d'analyse intéressante (Paine, 1992; Laska et Wootton, 1998). Par exemple, les pinsons de Darwin ont une alimentation très similaire pendant une partie de l'année alors qu'elle est très différente à un autre moment de l'année (De León *et al.*, 2014). Un jeu de données pondéré en fonction de l'importance de chacune des proies dans la diète du prédateur nous permettrait ainsi de mieux représenter les préférences alimentaires des espèces et de détecter plus facilement les espèces plus spécialistes (Paine, 1980; Benke et Wallace, 1997). Pour être possible, ceci devrait toutefois être effectué au moment de la collecte des données sur le terrain, soit par exemple en prenant en compte la proportion de chacune des proies dans le contenu stomacal ou la proportion de temps passé à chasser et manipuler chacune des proies.

### **3.2 Retour critique sur les résultats**

De plus en plus d'études se sont penchées sur l'étude empirique des réseaux trophiques. Toutefois, l'étude de leur évolution s'est majoritairement faite grâce à des modèles et des simulations. En reconstruisant les réseaux trophiques d'un archipel d'îles présentant un gradient d'âge, nous avons créé une belle opportunité d'étudier empiriquement l'évolution de la structure des réseaux.

#### **3.2.1 Position des espèces dans l'espace phylogénétique et diététique**

En premier lieu, nous avons voulu tester l'hypothèse selon laquelle les espèces consommatrices occupent la même position dans un espace phylogénétique et dans un espace diététique, soit que des espèces étant proches dans un arbre phylogénétique partagent des interactions trophiques similaires.

Nos résultats montrent que des espèces phylogénétiquement proches possèdent aussi des interactions trophiques similaires (Figure 2.2). Étant donné les manipulations faites sur le jeu de données d'interactions, nous avons cru nécessaire de i) faire les analyses sur les données brutes, mais aussi

utiliser différentes mesures de proximité phylogénétique et diététique pour pallier le plus possible l'incertitude liée aux trous dans les données. En ce qui a trait à la distance phylogénétique, nous avons présenté les résultats pour des arbres non calibrés ou calibrés sur le temps depuis le dernier événement de spéciation. Nous représentons donc les deux extrémités d'un gradient où d'un côté, chaque événement de diversification occupe la même importance dans le calcul de la distance entre deux espèces (la distance entre 2 espèces est donc le nombre d'évènements de diversification entre les deux espèces) et de l'autre, l'importance d'un événement de diversification est proportionnelle à la longueur de la branche et c'est donc le temps nécessaire à l'apparition des deux espèces qui correspond à leur distance phylogénétique. Les deux cas apportent leur problème. En accordant la même importance à chaque événement de diversification, les groupes d'espèces s'étant beaucoup diversifiés sont biaisés comparativement aux autres. Ainsi, 2 espèces de pinsons de Darwin qui sont en réalité très proche phylogénétiquement apparaîtront plus loin avec la mesure de distance que le groupe des tortues géantes et l'Ani à tête lisse (*Crotophaga ani*), que très peu d'évènements de diversification séparent (voir Figure 2.2b). De l'autre côté, les mesures de distances proportionnelles au temps depuis la dernière diversification font en sorte que les espèces appartenant au même groupe taxonomique se retrouvent très proches alors que les espèces appartenant à des groupes taxonomiques différents se retrouvent très loin l'une de l'autre. Ce fort groupement dans l'espace phylogénétique fait donc en sorte qu'il est difficile d'interpréter les résultats (Rohr et Bascompte, 2014) et l'évaluation de la similarité entre le positionnement d'une espèce dans l'espace phylogénétique et diététique devient difficile à faire entre les groupes taxonomiques. Différentes transformations appliquées sur la longueur des branches proposées par Blomberg *et al.* (2003) seraient intéressantes à explorer afin de voir si celles-ci peuvent avoir un impact sur la caractérisation du signal phylogénétique et de son importance dans notre système d'étude.

En ce qui a trait à la distance diététique, le choix de type de distance était important considérant la nature de nos données. En effet, puisque la quasi-totalité de nos absences d'interaction correspond plutôt à une absence d'information, il était important de ne pas les inclure dans nos mesures de similarité des diètes. Pour cette raison, la dissimilarité diététique a été estimée avec l'aide de l'indice de dissimilarité de Jacquard pour les fins de l'article. Toutefois, d'autres mesures de dissimilarité ont aussi été testées lors des analyses préliminaires, soit la méthode de Sorensen et la méthode de Ochiai, tel que décrites dans le package R *ade4* (Dray *et al.*, 2007), qui permettent de donner

plus d'importance aux ressources communes à deux consommateurs. Les résultats demeuraient toutefois très similaires entre les différentes mesures testées.

### **3.2.2 Sélection sur la diète lors de l'assemblage des communautés**

En second lieu, nous avons voulu tester l'hypothèse selon laquelle une sélection agit sur la diète lors de l'assemblage des communautés. Pour ce faire, nous avons testé l'effet du temps sur la structure des réseaux en effectuant une analyse de corrélation partielle pour comprendre l'effet des variables physiques des îles (âge, aire et élévation maximale) sur certaines variables clefs de la structure des réseaux trophiques (richesse spécifique, connectance et rang trophique moyen).

Malgré que les îles pour lesquelles des réseaux ont été assemblés représentent bien le gradient d'âge trouvé sur les Îles Galápagos, nous n'avons pas trouvé de relation entre l'âge des îles et la structure des réseaux trophiques. En effet, seule l'aire des îles semble avoir un effet significatif sur la richesse spécifique, qui est elle-même associée avec la connectance et le rang trophique moyen des réseaux (Figure 2.3). En d'autres termes, la variation observée dans la structure de nos réseaux ne semble pas provenir d'une sélection agissant sur la diète des espèces lors de l'assemblage des communautés. Ces résultats peuvent sans doute être expliqués par l'histoire évolutive de l'archipel, pour lequel la spéciation a joué un rôle prépondérant dans l'identité des espèces qu'on retrouve aujourd'hui sur les îles. En effet, la majorité des espèces de vertébrés aujourd'hui présentes sont endémiques à l'archipel et proviennent d'évènements de diversification multiples (Parent *et al.*, 2008). Ainsi, l'apparition d'une nouvelle espèce est probablement attribuable à une adaptation aux conditions locales sur une nouvelle île plutôt qu'à une diversification à cause de compétition acharnée pour un environnement en particulier (Turelli *et al.*, 2001). Ainsi, les espèces taxonomiquement différentes d'une île à l'autre semblent avoir le même rôle écologique dans leur communauté locale (Wiens *et al.*, 2010).

Toutefois, d'autres mesures pourraient être intéressantes à explorer en relation avec l'âge des îles. Relativement similaire dans l'information qu'ils apportent, le niveau trophique moyen aurait pu être substitué par une mesure de largeur de la diète en regardant la distribution des degrés dans les réseaux (Delmas *et al.*, 2019). de Andreazzi *et al.* (2020) proposent aussi que les différents mécanismes fonctionnels influençant la co-évolution dans les réseaux antagonistes ou mutualistes

favoriseraient l'apparition de structures de plus en plus nichées ou modulaires avec le temps. Il pourrait ainsi être intéressant de tester une mesure de modularité et de structure nichée en fonction de l'âge des îles sur notre jeu de données. Toutefois, comme celui-ci contient des interactions qu'ils définissent comme mutualistes (frugivorie et pollinisation) et des interactions antagonistes (prédateur-proie), cette analyse pourrait s'avérer infructueuse. En effet, les travaux de de Andreatzi traite les réseaux antagonistes et mutualistes de manière séparée. Ainsi, comme on s'attend à ce que les réseaux antagonistes tendent vers des réseaux modulaires alors que les réseaux mutualistes devraient être plus nichés (de Andreatzi *et al.*, 2020), la combinaison des deux types d'interactions au sein d'un même réseau trophique pourrait obscurcir la relation possible.

### **3.3 Conclusion et perspectives futures**

L'archipel des îles Galápagos a longtemps fasciné biologistes et amateurs pour leur importance dans notre compréhension de l'évolution. Considéré comme une «vitrine unique sur l'évolution» par le patrimoine mondial de l'UNESCO, plusieurs études se sont penchées sur les mécanismes derrière l'apparition de différents groupes d'espèces endémiques, mais étonnamment peu d'études se sont penchées sur l'évolution des communautés dans leur ensemble. En étudiant l'évolution des réseaux trophiques sur les îles Galápagos, ce projet met en évidence l'intérêt d'adopter une approche par réseaux pour comprendre l'évolution des communautés.

Malgré toutes les problématiques exprimées par rapport au jeu de données, nous avons tout de même réussi à explorer des questions touchant l'évolution de la structure des réseaux trophiques aux Îles Galápagos. Nos résultats sont d'ailleurs particulièrement intéressants puisqu'une approche empirique a rarement été utilisée pour étudier ce genre de questions. Grâce à ce projet, nous avons montré qu'il existe un signal évolutif dans la diète des vertébrés terrestres des Galápagos, et que les communautés présentes sur les différentes îles de l'archipel semblent être fonctionnellement similaires.

Toutefois, nos hypothèses se basent sur de l'immigration/spéciation séquentielle de consommateurs de plus en plus spécialistes, mais aucun test n'a été effectué pour confirmer cette hypothèse. Ainsi, même si nos réseaux ne semblent pas différents fonctionnellement parlant, il serait intéressant de voir si l'âge des espèces incluses dans ces réseaux satisfait l'hypothèse selon laquelle des espèces

plus anciennes possèdent une diète plus généraliste que des espèces plus récentes (Mouquet *et al.*, 2012; Nosil et Mooers, 2005; Vamosi *et al.*, 2014; Poisot *et al.*, 2011; Medina et Langmore, 2016). Ainsi, la relation entre l'âge des espèces (pouvant être évaluée grâce à l'étude des phylogénies) pourrait être mise en relation avec certaines statistiques des réseaux, tels la généralité de leur diète, leur rang trophique individuel ou leur «influence» dans le réseau via une mesure de centralité. De plus amples études de réseaux empiriques permettraient aussi d'approfondir nos connaissances sur l'assemblage des communautés et l'évolution du réseau d'interaction qui en résulte.

## BIBLIOGRAPHIE

- Benavides, E., Baum, R., Snell, H. M., Snell, H. L., Sites, J. W. (2009). Island Biogeography of Galápagos Lava Lizards (Tropiduridae : *Microlophus*) : Species Diversity and Colonization of the Archipelago. *Evolution* 63, 1606–1626.
- Bender, I. M., Kissling, W. D., Blendinger, P. G., Böhning-Gaese, K., Hensen, I., Kühn, I., Muñoz, M. C., Neuschulz, E. L., Nowak, L., Quitián, M., Saavedra, F., Santillán, V., Töpfer, T., Wiegand, T., Dehling, D. M., Schleuning, M. (2018). Morphological trait matching shapes plant–frugivore networks across the Andes. *Ecography* 41, 1910–1919.
- Benke, A. C., Wallace, J. B. (1997). Trophic basis of production among riverine caddisflies : implications for food web analysis. *Ecology* 78, 1132–1145.
- Benkman, C. W. (1988). Seed handling ability, bill structure, and the cost of specialization for crossbills. *The Auk* 105, 715–719.
- Blomberg, S. P., Garland, T. J., Ives, A. R. (2003). Testing for Phylogenetic Signal in Comparative Data : Behavioral Traits Are More Labile. *Evolution* 57, 717–745.
- Brousseau, P., Gravel, D., Handa, I. T. (2018). Trait matching and phylogeny as predictors of predator–prey interactions involving ground beetles. *Functional Ecology* 32, 192–202.
- Brown, J. H., Lomolino, M. V. (2000). Concluding remarks : historical perspective and the future of island biogeography theory. *Global Ecology and Biogeography* 9, 87–92.
- Caccone, A., Gibbs, J. P., Ketmaier, V., Suatoni, E., Powell, J. R. (1999). Origin and evolutionary relationships of giant Galápagos tortoises. *Proceedings of the National Academy of Sciences* 96, 13223–13228.
- Calcagno, V., Massol, F., Mouquet, N., Jarne, P., David, P. (2011). Constraints on food chain length arising from regional metacommunity dynamics. *Proceedings of the Royal Society B : Biological Sciences* 278, 3042–3049.
- Carlquist, S. J. (1974). *Island biology*. Columbia University Press, New York.
- Cazelles, K., Mouquet, N., Mouillot, D., Gravel, D. (2016). On the integration of biotic interaction and environmental constraints at the biogeographical scale. *Ecography* 39, 921–931.
- Coyne, J. A. (2007). Sympatric speciation. *Current Biology* 17, R787–R788.
- de Andreazzi, C. S., Astegiano, J., Guimarães, P. R. (2020). Coevolution by different functional mechanisms modulates the structure and dynamics of antagonistic and mutualistic networks. *Oikos* 129, 224–237.

- De León, L. F., Podos, J., Gardezi, T., Herrel, A., Hendry, A. P. (2014). Darwin's finches and their diet niches : the sympatric coexistence of imperfect generalists. *Journal of Evolutionary Biology* 27, 1093–1104.
- Delmas, E., Besson, M., Brice, M.-H., Burkle, L. A., Dalla Riva, G. V., Fortin, M.-J., Gravel, D., Guimarães, 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, 16–36.
- Dray, S., Dufour, A.-B., Chessel, D. (2007). The ade4 package – II : Two-table and K-table methods. *R News* 7, 47–52.
- Eklöf, A., Jacob, U., Kopp, J., Bosch, J., Castro-Urgal, R., Chacoff, N. P., Dalsgaard, B., de Sassi, C., Galetti, M., Guimarães, P. R., Lomáscolo, S. B., Martín González, A. M., Pizo, M. A., Rader, R., Rodrigo, A., Tylianakis, J. M., Vázquez, D. P., Allesina, S. (2013). The dimensionality of ecological networks. *Ecology Letters* 16, 577–583.
- Freeman, B. G. (2015). Competitive interactions upon secondary contact drive elevational divergence in tropical birds. *The American Naturalist* 186, 470–479.
- Gotelli, N. J., Buckley, N. J., Wiens, J. a. (1997). Co-occurrence of australian land birds : Diamond's assembly rules revisited. *Oikos* 80, 311–324.
- Grant, P. R., Grant, B. R. (2008). How and why species multiply : the radiation of darwin's finches. Vol. 83. Princeton University Press, Princeton.
- Gravel, D., Massol, F., Canard, E., Mouillot, D., Mouquet, N. (2011). Trophic theory of island biogeography. *Ecology Letters* 14, 1010–1016.
- Grossnickle, D. M. (2020). Feeding ecology has a stronger evolutionary influence on functional morphology than on body mass in mammals. *Evolution* 74, 610–628.
- Holt, R. D. (1996). Food webs in space : an island biogeographic perspective. In : Polis, G. A., Winemiller, K. O. (Eds.), *Food webs*. Springer US, Boston, Ch. 29, pp. 313–323.
- Holt, R. D., Lawton, J. H., Polis, G. A., Martinez, N. D. (1999). Trophic rank and the species-area relationship. *Ecology* 80, 1495–1504.
- Hubbell, S. P. (2009). Neutral theory and the theory of island biogeography. In : Losos, J. B., Ricklefs, R. E. (Eds.), *The theory of island biogeography revisited*. Princeton University Press, Princeton, pp. 264–292.
- Ingram, T., Harmon, L. J., Shurin, J. B. (2009). Niche evolution, trophic structure, and species turnover in model food webs. *The American Naturalist* 174, 56–67.
- Jacquet, C., Mouillot, D., Kulbicki, M., Gravel, D. (2017). Extensions of island biogeography theory predict the scaling of functional trait composition with habitat area and isolation. *Ecology*



Letters *20*, 135–146.

Lack, D. (1947). *Darwin's Finches*. Cambridge University Press.

Laska, M. S., Wootton, J. T. (1998). Theoretical concepts and empirical approaches to measuring interaction strength. *Ecology* *79*, 461–476.

Lim, J. Y., Marshall, C. R. (2017). The true tempo of evolutionary radiation and decline revealed on the Hawaiian archipelago. *Nature* *543*, 710–713.

Loeuille, N., Loreau, M. (2005). Evolutionary emergence of size-structured food webs. *Proceedings of the National Academy of Sciences* *102*, 5761–5766.

Losos, J. B., Parent, C. E. (2009). The speciation-area relationship. In : Losos, J. B., Ricklefs, R. E. (Eds.), *The theory of island biogeography revisited*. Princeton University Press, Princeton, New Jersey, pp. 415–438.

Losos, J. B., Ricklefs, R. E. (Eds.) (2009). *The theory of island biogeography revisited*. Princeton University Press, Princeton.

Losos, J. B., Schluter, D. (2000). Analysis of an evolutionary species–area relationship. *Nature* *408*, 847–850.

MacArthur, R. H., Wilson, E. O. (1963). An equilibrium theory of insular zoogeography. *Evolution* *17*, 373–387.

MacArthur, R. H., Wilson, E. O. (1967). *The theory of island biogeography*. Princeton University Press, Princeton.

Massol, F., Dubart, M., Calcagno, V., Cazelles, K., Jacquet, C., Kéfi, S., Gravel, D. (2017). Island biogeography of food webs. In : Bohan, D., Dumbrell, A., Massol, F. (Eds.), *Advances in Ecological Research - Networks of Invasion : A Synthesis of Concepts*, academic press Edition. Vol. 56. pp. 183–262.

McGill, B. J., Enquist, B., Weiher, E., Westoby, M. (2006). Rebuilding community ecology from functional traits. *Trends in Ecology & Evolution* *21*, 178–185.

McKane, A. J., Drossel, B. (2006). Models of food web evolution. In : Pascual, M., Dunne, J. A. (Eds.), *Ecological networks : linking structure to dynamics in food webs*. Oxford University Press, Oxford, pp. 223–243.

Medina, I., Langmore, N. E. (2016). The evolution of host specialisation in avian brood parasites. *Ecology Letters* *19*, 1110–1118.

Mouquet, N., Devictor, V., Meynard, C. N., Munoz, F., Bersier, L.-F., Chave, J., Coutron, P., Dalecky, A., Fontaine, C., Gravel, D., Hardy, O. J., Jabot, F., Lavergne, S., Leibold, M., Mouillot,

- D., Münkemüller, T., Pavoine, S., Prinzing, A., Rodrigues, A. S., Rohr, R. P., Thébault, E., Thuiller, W. (2012). Ecophylogenetics : advances and perspectives. *Biological Reviews* 87, 769–785.
- Nosil, P., Mooers, A. Ø. (2005). Testing hypotheses about ecological specialization using phylogenetic trees. *Evolution* 59, 2256–2263.
- Olsen, A. M. (2017). Feeding ecology is the primary driver of beak shape diversification in waterfowl. *Functional Ecology* 31, 1985–1995.
- Paine, R. T. (1980). Food webs : linkage, interaction strength and community infrastructure. *The Journal of Animal Ecology* 49, 666–685.
- Paine, R. T. (1992). Food-web analysis through field measurement of per capita interaction strength. *Nature* 355, 73–75.
- Parent, C. E., Caccione, A., Petren, K. (2008). Colonization and diversification of Galápagos terrestrial fauna : a phylogenetic and biogeographical synthesis. *Philosophical transactions of the Royal Society B* 363, 3347–61.
- Parent, C. E., Crespi, B. J. (2006). Sequential colonization and diversification of Galápagos endemic land snail genus *Bulimulus* (*Gastropoda*, *Stylommatophora*). *Evolution* 60, 2311–2328.
- Petchey, O. L., Beckerman, A. P., Riede, J. O., Warren, P. H. (2008). Size, foraging, and food web structure. *Proceedings of the National Academy of Sciences* 105, 4191–4196.
- Piechnik, D. A., Lawler, S. P., Martinez, N. D. (2008). Food-web assembly during a classic biogeographic study : species' "trophic breadth" corresponds to colonization order. *Oikos* 117, 665–674.
- Pigot, A. L., Tobias, J. A., Jetz, W. (2016). Energetic constraints on species coexistence in birds. *PLOS Biology* 14, e1002407.
- Pillai, P., Gonzalez, A., Loreau, M. (2011). Metacommunity theory explains the emergence of food web complexity. *Proceedings of the National Academy of Sciences* 108, 19293–19298.
- Poisot, T., Bever, J. D., Nemri, A., Thrall, P. H., Hochberg, M. E. (2011). A conceptual framework for the evolution of ecological specialisation. *Ecology Letters* 14, 841–851.
- Polis, G. A. (1991). Complex trophic interactions in deserts : an empirical critique of food-web theory. *The American Naturalist* 138, 123–155.
- Poulakakis, N., Edwards, D. L., Chiari, Y., Garrick, R. C., Russello, M. A., Benavides, E., Watkins-Colwell, G. J., Glaberman, S., Tapia, W., Gibbs, J. P., Cayot, L. J., Caccione, A. (2015). Description of a New Galapagos Giant Tortoise Species (*Chelonoidis*; Testudines : Testudinidae) from Cerro Fatal on Santa Cruz Island. *PLOS ONE* 10, e0138779.

- Ricklefs, R. E. (1987). Community diversity : relative roles of local and regional processes. *Science* 235, 167–171.
- Ricklefs, R. E. (2015). Intrinsic dynamics of the regional community. *Ecology Letters* 18, 497–503.
- Ritterskamp, D., Bearup, D., Blasius, B. (2016). A new dimension : Evolutionary food web dynamics in two dimensional trait space. *Journal of Theoretical Biology* 405, 66–81.
- Rohr, R. P., Bascompte, J. (2014). Components of phylogenetic signal in antagonistic and mutualistic networks. *The American Naturalist* 184, 556–564.
- Simberloff, D. S., Wilson, E. O. (1969). Experimental Zoogeography of Islands : The Colonization of Empty Islands. *Ecology* 50, 278–296.
- Turelli, M., Barton, N. H., Coyne, J. A. (2001). Theory and speciation. *Trends in Ecology & Evolution* 16, 330–343.
- Vamosi, J. C., Armbruster, W. S., Renner, S. S. (2014). Evolutionary ecology of specialization : insights from phylogenetic analysis. *Proceedings of the Royal Society B : Biological Sciences* 281, 20142004.
- Violle, C., Navas, M.-L., Vile, D., Kazakou, E., Fortunel, C., Hummel, I., Garnier, E. (2007). Let the concept of trait be functional ! *Oikos* 116, 882–892.
- Vitousek, P. M. (2002). Oceanic islands as model systems for ecological studies. *Journal of Biogeography* 29, 573–582.
- Warren, B. H., Simberloff, D., Ricklefs, R. E., Aguilée, R., Condamine, F. L., Gravel, D., Morlon, H., Mouquet, N., Rosindell, J., Casquet, J., Conti, E., Cornuault, J., Fernández-Palacios, J. M., Hengl, T., Norder, S. J., Rijdsdijk, K. F., Sanmartín, I., Strasberg, D., Triantis, K. A., Valente, L. M., Whittaker, R. J., Gillespie, R. G., Emerson, B. C., Thébaud, C. (2015). Islands as model systems in ecology and evolution : prospects fifty years after MacArthur-Wilson. *Ecology Letters* 18, 200–217.
- Weber, M. G., Wagner, C. E., Best, R. J., Harmon, L. J., Matthews, B. (2017). Evolution in a community context : on integrating ecological interactions and macroevolution. *Trends in Ecology & Evolution* 32, 291–304.
- Weigelt, P., Jetz, W., Kreft, H. (2013). Bioclimatic and physical characterization of the world's islands. *Proceedings of the National Academy of Sciences* 110, 15307–15312.
- Whittaker, R. J., Fernández-Palacios, J. M., Matthews, T. J., Borregaard, M. K., Triantis, K. A. (2017). Island biogeography : Taking the long view of nature's laboratories. *Science* 357, eaam8326.
- Whittaker, R. J., Triantis, K. A., Ladle, R. J. (2008). A general dynamic theory of oceanic island biogeography. *Journal of Biogeography* 35, 977–994.

Wiens, J. J., Ackerly, D. D., Allen, A. P., Anacker, B. L., Buckley, L. B., Cornell, H. V., Damschen, E. I., Jonathan Davies, T., Grytnes, J. A., Harrison, S. P., Hawkins, B. A., Holt, R. D., McCain, C. M., Stephens, P. R. (2010). Niche conservatism as an emerging principle in ecology and conservation biology. *Ecology Letters* *13*, 1310–1324.

