DynaMETE: A Hybrid MaxEnt-plus-Mechanism Theory of Dynamic Macroecology

John Harte[1,2], Kaito Umemura[3], and Micah Brush[4,5]

[1]Ecology Letters Open Research
[2]University of California
[3]University of California Berkeley
[4]University of California, Berkeley
[5]UC Berkeley

October 13, 2020

Abstract

The Maximum Entropy Theory of Ecology (METE) predicts the shapes of macroecological metrics in relatively static ecosystems using constraints imposed by static state variables. In disturbed ecosystems, however, with time-varying state variables, its predictions often fail. We extend macroecological theory from static to dynamic by combining the MaxEnt inference procedure with explicit mechanisms governing disturbance. In the static limit, the resulting theory, DynaMETE, reduces to METE but also predicts new scaling relationships among static state variables. Under disturbances, expressed as shifts in demographic, ontogenic growth, or migration rates, DynaMETE predicts the time trajectories of the state variables as well as the time-varying shapes of macroecological metrics such as the species abundance distribution and the distribution of metabolic rates over individuals. An iterative procedure for completely solving the dynamic theory is presented. In a lowest-order iteration, characteristic signatures of the deviation from static predictions of macroecolgoical patterns are shown to result from different kinds of disturbance. Because DynaMETE combines MaxEnt inference with explicit dynamical mechanisms, but does not assume any specific trait distributions over species or individuals, it is widely applicable across diverse ecosystems. This makes it a promising theory of macroecology for ecosystems responding to anthropogenic or natural disturbances.

INTRODUCTION

One focus of ecology is obtaining insight into the shape and origin of patterns in abundance, energetics, and spatial distributions of taxa, across spatial scales, and within different habitats. Macroecology, the study of such patterns, builds capacity for estimating species diversity from sparse data, predicting extinction rates under habitat loss, and deciphering the processes that determine ecosystem structure and function. (Brown 1995, Rosenzweig 1995, Gaston and Blackburn 2000, Kitzes and Shirley 2016).

Although the study of dynamic ecosystems is a rising area in ecology (Hill & Hamer1998; Dornelas 2010; Turner 2010; Newman 2019), macroecological theory has largely focused on understanding patterns in quasi-steady-state ecosystems, ignoring trending patterns in systems undergoing rapid succession, diversification or collapse (Fisher et al. 2010). Empirical evidence, however, is accumulating that dynamic and static macroecological patterns differ (e.g., Kempton and Taylor 1974; Carey et al. 2006; Harte 2011; Supp et al. 2012; Harte and Newman 2014; Rominger et al. 2015; Newman et al. 2020). Our objective here is the formulation and initial exploration of a theory, DynaMETE, to predict macroecological patterns in dynamic systems.

Our starting point is a static theory based on the maximum entropy (MaxEnt) framework (Harte 2011; Harte and Newman 2014). MaxEnt selects the flattest, and therefore least informative, probability distributions

compatible with constraints imposed by prior knowledge. Bias, in the form of assumptions about the distribution that are not compelled by prior knowledge, is thereby eliminated (Jaynes 1957; 1982). The maximum entropy form of a probability distribution, $p\ (n\ )$, is obtained by maximizing its Shannon information entropy (Shannon 1948),$-\sum_n p\,(n)\log\left(p\,(n)\right)$,subject to imposed constraints.

Ever since Jaynes, the MaxEnt inference procedure has been applied in many fields, including image reconstruction in medicine and forensics (Frieden, 1972; Skilling, 1984; Gull and Newton, 1986; Roussev, 2010), neural net firing patterns (Meshulam, 2017), protein folding (Steinbach et. al, 2002; Mora et al, 2010), and reconstruction of incomplete input-output data and other applications in economics (Golan, Judge and Miller, 1996; Golan, 2018).

The MaxEnt Theory of Ecology (METE) assumes prior knowledge in the form of static state variables describing a taxonomic group of interest (e.g., plants or arthropods) in a prescribed location. In the original version of the theory there are four state variables: area, A , of the ecosystem, total number of s pecies, S , within the broad taxonomic group in that ecosystem, summed number of individuals,N , in those species, and summed metabolic rate, E , of those individuals. From the constraints imposed by the ratios of the state variables, the forms of many of the metrics of macroecology can be inferred, with no adjustable parameters, using MaxEnt.

METE predicts many pervasive patterns in static macroecology, including the species abundance distribution (SAD) (Harte et al. 2008; Harte and Kitzes, 2014; White et al. 2012; but see Ulrich et al. 2010), the species-area relationship (SAR) (Harte et al. 2009), the metabolic rate distribution over individuals (MRDI) (Harte et al. 2008; 2017; Xiao et al. 2015), a relationship between the average metabolic rate of the individuals in a species and the abundance of that species (Harte et al. 2008), and, in an extension of the original theory, the distribution of species over higher taxonomic categories and the dependence of the abundance-metabolism relationship on the structure of the taxonomic tree (Harte et al. 2015).

Just as macroecological patterns shift under disturbance, METE's predictions also generally fail in ecosystems undergoing relatively rapid change. In particular, when state variables are changing as a consequence of succession or anthropogenic disturbance, the values of the state variables at any moment in time do not accurately predict the shapes of the macroecological metrics at that same moment in time.

Examples of altered macroecological patterns in disturbed ecosystems abound. Moth censuses at Rothamsted reveal a log-series SAD (as METE predicts) at less disturbed locations and a lognormal SAD at more disturbed locations (Kempton and Taylor 1974). Supp et al. (2012) report that when the state variables (species richness and total abundance) are experimentally altered in small-mammal communities, the functional form of the SAD is altered. Kunin et al. (2018) show that in the highly fragmented and manipulated UK, METE under-predicts species richness derived from upscaling data from small plots. Franzman et al. (2020) show that in an alpine plant community, both the SAR and the SAD increasingly deviate over time from METE predictions during a period of drought stress.

In systems recovering from disturbance, macroecological patterns also change. Carey et al. (2006) show that the shape of the SAR in recovering subalpine vegetation plots in the aftermath of both an eruption at Mount St. Helens and a hillslope-erosion event at Gothic CO deviated systematically from that observed in nearby undisturbed comparison plots. In the aftermath of a recent fire, Newman et al. (2020) observe the failure of METE in a fire-adapted Bishop Pine forest site in coastal California. There, the SAR in a successional post-fire ecosystem deviates markedly from the METE prediction, in contrast to a control site that has not burned in many decades. On much longer time scales, such shifts are also occurring; for example, at younger sites in the Hawaiian Islands where diversification is occurring more rapidly, both the SAD and the MRDI show deviations from static theory predictions, in contrast to sites on the older islands (Rominger et al. 2015).

Across the Smithsonian tropical forest plots, systematic deviations from MaxEnt predictions appear prominently at the Barro Colorado Island site in Panama, where the state variables, S and N , have declined over the past 30 years, speculatively as a consequence of a combination of local disturbance and the formation

of Gatun Lake resulting in the semi-isolation of the created island from its metacommunity (E. Leigh, pers. comm.). The shape of the SAD at BCI is currently intermediate between a log-series and a lognormal, while other Smithsonian tropical forest plots that are less disturbed, such as Cocoli and Bukit Timah, show closer agreement with the log-series SAD predicted by the static theory (Harte 2011).

The pattern of deviation of macroecological metrics from METE predictions differs across these investigations of disturbed ecosystems. Whereas in some of the disturbance sites, the SAD appears to trend toward a lognormal distribution (Rothamsted moths, BCI trees), in others the trend is toward a weak inverse power-function, $n^{-a}$with $a < 1$ (alpine plant community). In some disturbance sites, the SAR deviates from the METE prediction toward a power-law (post-burn Bishop pine forest), while in others it deviates further from power-law behavior (alpine plant community). This complexity of responses of macroecological patterns to disturbance provides us with an opportunity to identify drivers of change. Indeed, DynaMETE predicts departures of macroecological distributions from steady state that depend in characteristic ways on the specific mechanisms of disturbance.

METE is static insofar as the state variables are assumed to vary so slowly that their instantaneous values suffice to derive macroecological distributions. Plausibly, in a dynamic ecosystem with rapidly changing state variables, static METE might be inadequate. Analogously in thermodynamics, pressure, volume, and temperature are the macroscopic state variables, from which micro-level distributions such as the Boltzmann distribution of molecular energies can be derived using MaxEnt (Jaynes 1957; 1982). In an out-of-steady-state "disturbed" gas, such as one with inhomogeneously changing temperature, averaged pressure, volume, and temperature no longer suffice.

In DynaMETE, we combine the MaxEnt procedure for determining least-biased probability distributions with explicit mechanisms that drive the system from steady state. Because the dynamics depends on the state variables, we require an iterative procedure for up-dating both constraints and macroecological distributions.

In Methods we review METE and present the theoretical framework for DynaMETE, including how explicit mechanisms are incorporated and upscaled from individuals to the community level, and an iteration procedure for deriving predictions. Under Results we examine predicted scaling relationships among the state variables in the static limit of DynaMETE. Then we examine dynamic predictions of the theory near steady state. Coupled time-differential equations for the state variables are derived and solved to reveal predicted trajectories of these variables under various perturbations. We also show predicted deviations of abundance and metabolic rate distributions in a lowest-order iteration of the full theory, again for a variety of perturbations. In Discussion, we assess the current status of DynaMETE and suggest future directions and applications.

METHODS

Review of METE.

At the core of METE is the time-independent structure function$R\left(n\ ,\ \epsilon\ |S\ ,\ N\ ,\ E\ \right)$.$R$ is a joint conditional distribution over abundance, n , of a species, and metabolic rate, ϵ of an individual;$R\cdot \mathrm{d}\epsilon$ is the probability that a species picked at random from the species pool has abundance n , and an individual picked at random from the species with abundance n has a metabolic rate in the interval $(\epsilon\ ,\ \epsilon+\mathrm{d}\epsilon\ )$.

We use a discrete notation, with summation, not integral, signs for all variables n , ϵ , S , N , E , and adopt the units convention that the smallest value for the metabolic rate is$\varepsilon = 1$, the metabolic rate of the smallest observed organism in the community (e.g., a germinant tree in a forest, or a tree with 10 mm dbh if that is the smallest tree censused). The constraints on the static structure function are:

$\frac{N}{S}\ =\ \sum_{n,\varepsilon} nR\left(n,\varepsilon|S,N,E\right)(1)$

and

$\frac{E}{S}=\ \sum_{n,\varepsilon} n\varepsilon R\left(n,\varepsilon|S,N,E\right).(2)$

The MaxEnt solution (Harte et al., 2008) for $R\ (n\ ,\epsilon\ |S\ ,N\ ,E\ )$ subject these constraints is:

$R\,(n,\varepsilon|S,N,E) = \frac{e^{-\lambda_1 n} e^{-\lambda_2 n}}{Z}$(3)

where Z -1 is a normalization constant (see below). The λ 's are Lagrange multipliers that are determined from the values of S , N , E . The quantity $\beta = \lambda_1 + \lambda_2$ is determined from

$\frac{S}{N}\sum_{n=1}^{N} x^n = \sum_{n=1}^{N} \frac{x^n}{n}$ (4)

where $x = e^{-\beta}$. The Lagrange multiplier,λ_2, is given by

$\lambda_2 = \frac{S}{E-N}$. (5)

In many ecosystems, the state variables obey the inequalities S << N<< E , in which case$\beta \ll 1$ and the solution to Eq. 4 is, to a good approximation,

$$\frac{S}{N} \approx \beta \ln\left(\frac{1}{1-e^{-\beta}}\right) \approx \beta \ln\left(\frac{1}{\beta}\right) \quad (6)$$

Moreover, in that approximation,

$$Z \approx \frac{ln(\frac{1}{\beta})}{\lambda_2}, \quad (7)$$

In all that follows, we assume the validity of these approximations, and use =, not ≈, signs in the equations.

We note for later comparison with DynaMETE that the species abundance distribution (SAD), $\phi\,(n)$, obtained by summing$R$ over metabolic rate, ε, is the log-series distribution:

$\phi\,(n) = \frac{e^{-\beta n}}{n \bullet ln(\frac{1}{\beta})}$(8)

and the distribution of metabolic rates over all individuals (the MRDI), obtained by summing nR S/N over abundance, n , is:

$\Psi\,(\varepsilon) = \frac{\beta \lambda_2 e^{-\gamma(\varepsilon)}}{(1-e^{-\gamma(\varepsilon)})^2}$(9)

where

$\gamma\,(\varepsilon) = \lambda_1 + \lambda_2 \varepsilon$. (10)

METE also contains a spatially-explicit component but to focus on the essential concepts underlying DynaMETE, we ignore the spatial dimension here.

For further description of MaxEnt and METE, and software for deriving predictions, see Harte 2011; Bremmer and Newman 2019; Kitzes and Wilbur 2016; Rominger and Merow 2016.

DynaMETE.

DynaMETE is a hybrid theory based upon both the logic of the MaxEnt procedure and explicit mechanistic assumptions about the drivers of change. The mechanistic parent of DynaMETE is contained within a set of transition functions that describe demographic and ontogenic-growth rates. They derive from analyses of individuals and populations, not directly from the dynamics of the state variables. To up-scale these processes from the micro-level variables, n and ε,to the macro-level state variables, S , N , and E , we average the transition functions over the perturbed structure function. That function, in turn, is determined in an iterative procedure, from the constraints imposed by the perturbed state variables and their time derivatives using MaxEnt. Fig. 1 illustrates the recursive architecture of DynaMETE.

Importantly, our distinction between "steady-state" and "dynamic" applies to the state variables only; even in steady state, individuals can be growing or dying and abundances of species can be increasing or decreasing at any moment in time, provided the state variables are constant.

At any moment in time, the constraints on the dynamic structure function, R , include the state variables and their first time derivatives. Two Lagrange multipliers, λ_1 andλ_2, correspond to the constraints

provided by ratios of state variables, $N\ /S$ and $E\ /S$, just as in METE. Three additional Lagrange multipliers,λ_3, λ_4 and λ_5, correspond to the constraints of $(1/S\ )\mathrm{d}N\ /\mathrm{d}t$, $(1/S\ )\mathrm{d}E\ /\mathrm{d}t$, and $\mathrm{d}S\ /\mathrm{d}t$.

Consider an ecosystem that has been in steady state up until time$t = 0$; the state variables have been constant as a consequence of a balance among the processes that increase and decrease their values, and the structure function is given by Eq. 3. For S , those processes might include extinction, speciation, and immigration; for$N$, they might include birth, death, and immigration; and for$E$, they might include ontogenic growth, death of individuals, and immigration. At $t = 0$, a disturbance is imposed. It could be a reduction in the immigration rate because of habitat fragmentation, or a change in the ontogenic growth rate or the per capita death rate because of climate change.

DynaMETE describes the time evolution of the system in the aftermath of that disturbance as an iteration of a sequence of steps (A-G) that are made more explicit in Table 1.

To express Table 1 in equation form, we introduce transition functions. We denote the rate of change of the population of an arbitrary species by:

$\mathrm{d}n/\mathrm{d}t = f(n,\varepsilon,\{X\},\{c\})$ (11)

Here $\{X\ \}$ refers to the set of state variables and $\{c\ \}$ refers to the set of parameters such as migration rate or per-capita birth and death rates that govern changes in the abundances of the species and thus in N . We assume that f and the other transition functions do not depend on the $\{\mathrm{d}X\ /\mathrm{d}t\ \}$.

Similarly, the rate of change of the metabolic rate of an individual is:

$\mathrm{d}\varepsilon/\mathrm{d}t = g\ (n\ ,\mathfrak{e}\ ,\ \{X\},\{c\ \})$. (12)

From Eqs. 11 and 12:

$\frac{d(\nu\varepsilon)}{}$

englishdt=ng(n,$\varepsilon, \{X\}\ ,\ \{c\}) + \varepsilon f(n,\varepsilon,\{X\},\{c\}) \equiv h(n,\varepsilon,\{X\},\{c\})$(13)

The function h describes processes that contribute to changes in the total metabolic rate of the species and thus in E .

In addition to f and h, the transition function$q\,(n,\varepsilon,\{X\},\{c\})$ describes processes governing changes in species richness, including for example extinction, immigration, and speciation. Multiplying these transition functions by the time-evolving structure function and summing over$n$ and ε, yields the time-evolving time derivatives of N and E and S .

To describe the iterative process we introduce a discrete time-step index, i , and designate the time-dependent state variables, their time derivatives, the Lagrange multipliers, the transition rate parameters, and the structure function as $\{X_i\ \}$, $\{\mathrm{d}X_i\ /\mathrm{d}t\ \}$, $\lambda_{j,i}$,$\{c_i\ \}$ and $R_i$respectively. The index, j, designating the Lagrange multipliers, runs from 1 to 5.

Again consider a system that in the past ($i < 0$) was in steady state, with static state variables, static structure function given by Eq. 3, and Lagrange multipliers given by Eqs. 5 and 6. For $i < 0$,$\lambda_{3,i}$, $\lambda_{4,i}$, $\lambda_{5,i}$ and the time derivatives of the state variables vanish. At $i = 0$ a disturbance is imposed that is expressible as a change in one or more of the parameters, c , in the transition functions. It can be a time-varying or a fixed, one-time parameter change.

The iterative process cycles through three groups of equations using the perturbed transition functions. First, at any moment in time i , there are the constraint equations that determine the structure function from the instantaneous values of the state variables and their time derivatives:

$$\mathrm{N}_i = S_i \sum_{n,\varepsilon} nR_i(n,\varepsilon,\{X_i\}\ ,\ \{c_i\})(14)$$

$$E_i = S_i \sum_{n,\varepsilon} \nu\varepsilon R_i(n, \varepsilon, \{X_i\}, \{c_i\}) \quad (15)$$

$$\frac{dN_i}{\mathrm{dt}} = S_i \sum_{n,\varepsilon} f\left(n, \varepsilon, \{X_i\}, \{c_i\}\right) R_i(n, \varepsilon, \{X_i\}, \{c_i\}) \quad (16)$$

$$\frac{dE_i}{\mathrm{dt}} = S_i \sum_{n,\varepsilon} h\left(n, \varepsilon, \{X_i\}, \{c_i\}\right) R_i(n, \varepsilon, \{X_i\}, \{c_i\}) \quad (17)$$

$$\frac{dS_i}{\mathrm{dt}} = \sum_{n,\varepsilon} q\left(n, \varepsilon, \{X_i\}, \{c_i\}\right) R_i(n, \varepsilon, \{X_i\}, \{c_i\}) \quad (18)$$

Eqs. 14 and 15 impose the same constraints as do Eqs. 1 and 2, whereas Eqs. 16-18 impose new constraints. For notational simplicity, conditionality of the structure function on the time derivatives of the state variables is implicit in Eqs 14-18, whereas we have made explicit the dependence of the structure function on the state variables as a consequence of their appearance in the constraints. Eqs. 14-18 implement step E in Fig. 1. From these equations, application of the MaxEnt inference procedure results in the following ecological structure function:

$$R_i(n, \varepsilon, \{X_i\}, \{c_i\}) = Z_i^{-1} e^{-\lambda_{1,i} n} e^{-\lambda_{2,i} \nu\varepsilon} e^{-\lambda_{3,i} f(n,\varepsilon,\{X_i\})} e^{-\lambda_{4,i} h(n,\varepsilon,\{X_i\})} e^{-\lambda_{5,i} q(n,\varepsilon,\{X_i\})} \quad (19)$$

where Z_i is a normalization factor that depends on the $\lambda_{j,i}$.

To iterate the structure function we need to update the state variables:

$$\{X_{i+1}\} = \{X_i\} + \{\tfrac{dX_i}{dt}\}\Delta t (\Delta t = 1 \text{ with integer index } i) \quad (20)$$

This is step B in Fig. 1.

Eq. 20 allows us to directly update the transition rate functions by substitution (step 4 in Table 1).

Finally, we update the time derivatives of the state variables from time step i to $i+1$ by averaging the transition functions evaluated with X_{i+1} over the structure function with Lagrange multipliers determined from Eqs. 14-18 fixed at time step i, but the transition functions f, h, q appearing in the exponents of Eq. 19 evaluated at the X_{i+1}:

$$S_{i+1} \sum_{n,\varepsilon} f\left(n, \varepsilon, \{X_{i+1}\}, \{c_{i+1}\}\right) R_i(n, \varepsilon, \{X_{i+1}\}, \{c_{i+1}\}) = \frac{dN_{i+1}}{\mathrm{dt}} \quad (21)$$

$$S_{i+1} \sum_{n,\varepsilon} h\left(n, \varepsilon, \{X_{i+1}\}, \{c_{i+1}\}\right) R_i(n, \varepsilon, \{X_{i+1}\}, \{c_{i+1}\}) = \frac{\mathrm{d}E_{i+1}}{\mathrm{dt}} \quad (22)$$

$$\sum_{n,e} q\left(n, \varepsilon, \{X_{i+1}\}, \{c_{i+1}\}\right) R_i(n, \varepsilon, \{X_{i+1}\}, \{c_{i+1}\}) = \frac{dS_{i+1}}{\mathrm{dt}} \quad (23)$$

The subscript i on R_i in Eqs. 21-23 signifies that the Lagrange multipliers are those at step i, and thus depend on $\{X_i\}$ and $\{\mathrm{d}X_i/\mathrm{dt}\}$. Eqs. 21-23 implement step D in Fig. 1.

Equations 14-23 comprise DynaMETE. They set forth an iterative procedure for calculating the time evolution of both the state variables and the structure function. From the latter, the time-dependent SAD and MRDI can be calculated.

Supporting Information-A (SI-A) explains the rationale for the term, S, multiplying the summations in Eqs. 16, 17, 21, and 22; SI-B elaborates on the full set of equations 14-23, demonstrating their internal consistency.

We turn next to the model-dependent, mechanistic parent of the hybrid theory: expressions for the transition functions f, h, and q.

The transition functions

Up until this point, we have described a very general theoretical framework that in principle could be applied to a wide variety of dynamical systems. To proceed we make specific model assumptions about the mechanistic transition functions. There is no agreed-upon set of processes governing the rates of change of n and ε, nor agreed-upon mathematical representations of selected processes. As with all mechanistic modeling

in ecology, plausible mathematical representations of very complex and imperfectly understood processes will necessarily, be simplifications.

Our choices are guided by conformity with results from metabolic theory (Brown et al. 2004) and by scale-consistency requirements as described below. The reasoning behind our choices of functional forms for the transition functions are presented here, with some additional mathematical details about diversification via immigration in SI-D. Alternative forms for the transition functions can readily be substituted. For notational simplicity, we suppress in this subsection the time index for the state variables and rate constants that the transition functions depend upon.

Contribution of birth and death to $f(n, \varepsilon)$. Species-level demographics is constrained by metabolic scaling theory, so that per-capita birth and death rate scale inversely with the 1/3 power of the average metabolic rate of the individuals in the species (Niklas 2007; Marba et al. 2007):

$$f_{\text{birth}} = b_0 \frac{n}{\varepsilon^{1/3}} \quad (24)$$

Here, and in the other transitions that follow, a correlation between n and ε in the form of an energy equivalence relationship (Brown et al., 2004) arises when expressions such as $\frac{n}{\varepsilon^{1/3}}$ are averaged over the structure function $R(n, \varepsilon)$ (Harte et al., 2008).

The contribution of death to $\mathrm{d}n/\mathrm{d}t$ also depends on $\frac{n}{\varepsilon^{1/3}}$ but with a weak zero-sum constraint which operates at the community level and arises from the value of E, not N or n. Thus, we multiply $\frac{n}{\varepsilon^{1/3}}$ by E/E_{c}, where E_{c} is a soft metabolic limit:

$$f_{\text{death}} = -\frac{d_0 \mathrm{n}}{\varepsilon^{\frac{1}{3}}} \frac{E}{E_c} \quad (25)$$

When we examine the spatial scaling properties of DynaMETE, the parameter E_{c} will also serve as a fundamental scale parameter, with E_{c} proportional to plot area within a given habitat.

Contribution of death to $h(n, \varepsilon)$. Multiplying the death rate in Eq. 25 by ϵ, we get the following contribution to $h(n, \varepsilon)$:

$$h_{\text{death}} = -d_0 n \varepsilon^{\frac{2}{3}} \frac{E}{E_c} \quad (26)$$

We ignore the contribution of birth to dE/dt because birth primarily partitions, rather than adds to, metabolism.

Contribution of immigration to $f(n, \varepsilon)$ and $h(n, \varepsilon)$. For a vegetation community, we denote by m_0 the immigration rate of seeds that result in germinants with $\varepsilon = 1$. The probability that the immigrant is in an existing species with abundance n is assumed to be n/N, so:

$$f_{\text{immigration}} = m_0 \frac{n}{N} \quad (27)$$

Because the metabolic rate of these immigrants is 1:

$$h_{\text{immigration}} = m_0 \frac{n}{N} \ . \quad (28)$$

For an animal community, Eq. 28 would be multiplied by the metabolic rate of individuals dispersing into the plot.

Contribution of ontogenic growth to $h(n, \varepsilon)$. An expression for the ontogenic growth rate of an individual is also constrained by metabolic scaling theory (West et al. 2001):

$$g_{\text{ontogenic growth}} = w_0 \varepsilon^{2/3} - w_1 \varepsilon \quad (29)$$

This expression for $g(n, \varepsilon)$ (see Eq. 12) is multiplied by n to give the contribution of ontogenic growth to $h(n, \varepsilon)$:

$$h_{\text{ontogenic growth}} = w_0 n \varepsilon^{2/3} - w_1 \nu\varepsilon \quad (30)$$

For reasons of scale consistency, the parameter$w_{\ 1}$ equals a scale-independent parameter,$w_{\ 10}$, divided by $\ln^{2/3}(1/\beta)$. If, instead, we assumed that$w_{\ 1}$ and not $w_{\ 10}$ is scale independent, then in the resulting equation for dE /dt, one of the terms, -$w_{\ 1}E$, scales isometrically with area while the other scales as area/ $\left(\frac{1}{\beta}\right)$ or roughly area/$\ln^{2/3}$(area).

Contribution of local extinction to$q(n, \varepsilon)$. We assume that the local extinction of a species in an ecosystem occurs when, within the local community, the last individual in that species dies. The extinction contribution to q is then:

$$q_{\text{extinction}} = S\frac{\text{dn}}{\text{dt}}|_{death,n=1} = -\frac{Sd_0\frac{E}{E_c}\delta_{n,1}}{\varepsilon^{\frac{1}{3}}} (31)$$

where $\delta_{n,1}$= 1 if n = 1 and 0 otherwise.

Contribution of immigration to$q(n, \varepsilon)$. Most immigrants will be from species in the meta-community already present in the local community. We assume new species arriving in the local community originate from the relatively rare species in the meta-community and that the metacommunity is static.

The metacommunity species richness,$S_{\ \text{meta}}$, and total abundance,$N_{\ \text{meta}}$, together determine β_{meta}(Eq. 6). From this, the fraction of immigrants that are new species entering the $\varepsilon = 1$ cohort can be estimated. Using a log-series meta-community SAD, and summing over the high rank (i.e. low abundance) species from the highest ranked to a rank equal to$S_{\ \text{meta}} - S$, which by our assumption are the species not already present in the local community, we derive (see SI-D for derivation):

$$q_{\text{immigration}} = m_0 e^{-\mu S-\gamma} \ (32)$$

where$\mu = ln(\frac{1}{\beta_{\mu\varepsilon\tau\alpha}\frac{)}{S_{\mu\varepsilon\tau\alpha,}}}$ β_{meta}ις ςαλςυλατεδ φρομ Εχ. 6 υσινγ τηε αλυες οφ$\Sigma_{\ \mu\varepsilon\tau\alpha}$ ανδ $N_{\ \mu\varepsilon\tau\alpha}$ ωηιςη ιν τυρν αρε εστιματεδ ΣΙ-Ε, ανδ γ ις Ευλερ΄ς ςονσταντ, ˜0.577.

Ὃντριβυτιον οφ σπεςιατιον το$\chi(\nu, \varepsilon)$. Αβσεντ α μορε ςομπλετε υνδερστανδινγ οφ ηοω τηε σπεςιατιον ρατε δεπενδς ον ςομμυνιτψ αριαβλες, ωε εξαμινε τωο εξπρεσσιονς φορ τηις ρατε, βοτη οφ ωηιςη αρε ςερταινλψ σιμπλιφιςατιονς (σεε, φορ εξαμπλε, Σμιτη ετ αλ. 2014). Ιν ονε, τηε σπεςιατιον ρατε ις προπορτιοναλ το τηε τοταλ νυμβερ οφ σπεςιες (Ραβοσκψ, 2013). Μοτιατιον φορ τηις ςομες φρομ τηε φοσσιλ ρεςορδ. Φολλοωινγ μαθορ εξτινςτιον εεντς, ρεςοερψ οφ α διερσε βιοτα γενεραλλψ βεγινς σλοωλψ ανδ τηεν αςςελερατες (Κιρςηνερ & Ωειλ 1995). Τηε αςςελερατιον οφ διερσιφιςατιον ατ σμαλλ Σ ις εξπεςτεδ ιφ τηε σπεςιατιον ρατε ις αππροξιματελψ προπορτιοναλ το σπεςιες ριςηνεσς. Ηενςε ιν σπεςιατιον μοδελ 1 ωε ηαε·

$$q_{speciation\_1} = \sigma_1\frac{\text{K}\Sigma}{K+S} \ (33)$$

ωηερε K ις α σατυρατιον τερμ.

Ιν αν αλτερνατιε σπεςιατιον μοδελ, εαςη σπεςιες ωουλδ ηαε α σπεςιατιον ρατε τηατ ις προπορτιοναλ το ιτς ποπυλατιον σιζε διδεδ βψ τηε τυρνοερ τιμε οφ ινδιϖιδυαλς ιν τηε σπεςιες (σεε, φορ εξαμπλε, Ωεισερ ετ αλ. 2018). Ιν οτηερ ωορδς, εαςη βιρτη ηας αν εχυαλ ςηανςε οφ ρεσυλτινγ ιν α νεω σπεςιες, ανδ σο σπεςιες ωιτη λαργε ν ανδ σμαλλε, ανδ τηυς ηιγηερ βιρτη ρατε, ηαε τηε ηιγηεστ σπεςιατιον ρατες:

$$q_{speciation\_2} = \ \frac{\sigma_2 b_0\nu\Sigma}{\varepsilon^{\frac{1}{3}}} (34)$$

Συμμαρψ οφ τρανσιτιον φυνςτιονς. Φρομ Εχς. 24-34, ωε ηαε

$$f\,(n,\varepsilon) = (b_0 - d_0\frac{E}{E_c})\frac{n}{\varepsilon^{\frac{1}{3}}} + m_0\frac{n}{N}, \ (35)$$

$$h\,(n,\varepsilon) = w_0\nu\varepsilon^{\frac{2}{3}} - \frac{w_{10}}{\ln^{\frac{2}{3}}(\frac{1}{\beta})}\nu\varepsilon \ \ d_0 n\varepsilon^{\frac{2}{3}}\frac{E}{E_c} + \frac{m_0 n}{N}, (36)$$

$$q\,(n,\varepsilon) = m_0 e^{-\mu S-\gamma} + \frac{\sigma_1\text{K}\Sigma}{K+S} + \frac{\sigma_2 b_0\nu\Sigma}{\varepsilon^{\frac{1}{3}}} - S\delta_{n,1}\frac{d_0\frac{E}{E_c}}{\varepsilon^{\frac{1}{3}}}. (37)$$

Ιν Εχ. 37, βοτη σπεσιατιον μοδελς ανδ ιμμιγρατιον αρε ινςλυδεδ φορ γενεραλιτψ. Ωιτη τηε τρανσιτιον φυνςτιονς σπεςιφιεδ, τηε ιτερατιον προςεδυρε δεσςριβεδ βψ Εχς. 14-23 ςαν βε ςαρριεδ ουτ ανδ τηε τιμε τραθεστοριες οφ τηε στατε αριαβλες, τηε στρυςτυρε φυνςτιον, ανδ τηε μετριςς οφ μαςροεςολογψ τηατ δεριε φρομ τηε στρυςτυρε φυνςτιον ςαν βε ςαλςυλατεδ.

ΡΕΣΥΛΤΣ

Ωε φιρστ δεριε πρεδιςτεδ στατε αριαβλε τραθεστοριες ιν τιμε, ατ ανδ νεαρ στεαδψ στατε, φρομ α σετ οφ ςουπλεδ τιμε-διφφερεντιαλ εχυατιονς φορ τηε στατε αριαβλες τηατ ρεσυλτ φρομ α τρυνςατιον, ατ στεπ 2 ιν Ταβλε 1, οφ τηε φυλλ ιτερατιον προςεδυρε. Ιν τηις αππροξιματιον, τηε φορμ οφ τηε στρυςτυρε φυνςτιον ιν Εχ. 3 ις ρεταινεδ $(\lambda_3,\ \lambda_4,\ \lambda_5 = 0)$ ανδ ωε δεριε α σετ οφ νον-λινεαρ τιμε-διφφερεντιαλ εχυατιονς οφ μοτιον (Εχς. 38-40) φορ τηε στατε αριαβλες τηατ ωιλλ δεπενδ υπον βοτη τηε στατε αριαβλες τηεμσελες ανδ τηε αλυες οφ τηε παραμετερς ιν τηε τρανσιτιον φυνςτιονς. Ωε εξπλορε ηερε βοτη τηε στεαδψ στατε προπερτιες οφ τηεσε εχυατιονς ανδ τηε δψναμιςς τηεψ πρεδιςτ νεαρ στεαδψ στατε. Τηεσε ρεσυλτς σηουλδ ονλψ βε γοοδ αππροξιματιονς το τηε αςτυαλ ΔψναΜΕΤΕ πρεδιςτιονς φορ σμαλλ δειατιονς φρομ στεαδψ στατε βεςαυσε τηεψ δεριε φρομ τηε στατις στρυςτυρε φυνςτιον.

Τηεν, ιν α φιρστ ιτερατιον οφ τηε φυλλ τηεορψ, ωε υσε Εχς. 14-23 το ςαλςυλατε λοωεστ-ορδερ εφφεςτς οφ αριους περτυρβατιονς ιν τηε τρανσιτιον φυνςτιον ρατε ςονσταντς ον τηε στρυςτυρε φυνςτιον. Φρομ τηε περτυρβεδ στρυςτυρε φυνςτιον ωε τηεν δεριε αλτερεδ σηαπες οφ τηε αβυνδανςε ανδ μεταβολις ρατε διστριβυτιονς. Ωε εμπηασιζε τηατ τηεσε ρεσυλτς μαψ διφφερ ςονσιδεραβλψ φρομ α φυλλψ-ιτερατεδ σολυτιον το ΔψναΜΕΤΕ.

Στατε ἄριαβλες ατ ανδ Νεαρ Στεαδψ Στατε.

Υσινγ Εχς. 21-23, ωιτη τηε τρανσιτιον φυνςτιονς σπεςιφιεδ ιν Εχς. 35-37 ανδ P γιεν βψ Εχ. 3, ωε οβταιν (σεε ΣΙ-ῆ φορ δεριατιονς):

$$\frac{\delta \mathrm{N}}{\delta \tau} = \left[b_0 - d_0 \frac{(E}{E_c)}\right] [\frac{1.21 N^{\frac{4}{3}} \left(\frac{1}{\beta}\right)\left(1+\frac{4N \ln(\frac{1}{\beta})}{3E}\right)}{E^{\frac{1}{3}}} - \frac{3N^2 ln(\frac{1}{\beta})}{2E}] + m_0 (38)$$

ανδ

$$\frac{\delta \mathrm{E}}{\delta \tau} = [w_0 - d_0 \frac{(E}{E_c)}][\frac{2.42 E^{\frac{2}{3}} N^{\frac{1}{3}}}{\ln^{\frac{2}{3}}\left(\frac{1}{\beta}\right)} - \frac{2.26 E^{\frac{2}{3}} S^{\frac{1}{3}}}{\ln\left(\frac{1}{\beta}\right)}] \ - \frac{w_{10} E}{\left(\frac{1}{\beta}\right)} + \ m_0 . (39)$$

Φορ τηε γενεραλ ςασε, ωιτη ιμμιγρατιον ανδ βοτη σπεςιατιον μεςηανισμς οπερατινγ, αλονγ ωιτη εξτινςτιον, ωε ηαε

$$\frac{\delta \Sigma}{\delta \tau} = m_0 e^{-\mu S - \gamma} + \sigma_1 \frac{\mathrm{K}\Sigma}{K+S} + \sigma_2 b_0 \left(\frac{1.21 N^{\frac{4}{3}} \left(\frac{1}{\beta}\right)}{E^{\frac{1}{3}}} \left(1 + \frac{4N \ln\left(\frac{1}{\beta}\right)}{3E}\right) - \frac{1.5 N^2 \ln\left(\frac{1}{\beta}\right)}{E}\right) - \frac{1.35\ d_0}{E_c} \frac{S^{4/3} E^{2/3}}{ln(1/\beta)} . (40)$$

Στεαδψ Στατες. Σεττινγ τηε τιμε δεριατιες ιν Εχς. 38-40 το ζερο, ωε οβταιν τηε φολλοωινγ ρελατιονσηιπς αμονγ τηε στατις αλυες οφ τηε στατε αριαβλες ανδ τηε παραμετερς τηατ δεσςριβε τηε δψναμιςς. Φρομ Εχ. 38:

$$E = E_c \frac{b_0}{d_0} (1 + \delta_E) (41)$$

ανδ φρομ Εχ. 39:

$$N = [\frac{0.41 w_{10}}{w_0 - d_0 \frac{(E}{E_c)}}]^3 E \left(1 - \delta_N\right). \quad (42)$$

Τηε ςορρεςτιον τερμς, δ_E ανδ δ_N, αρε οφ ορδερ $\frac{(m_0}{b_0)\left(\frac{E^{\frac{1}{3}}}{N^{\frac{4}{3}}}\right)}$ ανδ $(S/E)^{\frac{1}{3}}$, ρεσπεςτιελψ, ωηιςη ωιλλ γενεραλλψ βε $<< 1$.

Φρομ Εχ. 40, φορ τηε ιμμιγρατιον-ονλψ ςασε ($\sigma_1 = \ \sigma_2 = 0$), ωε ηαε

$$\Sigma e^{3\mu \frac{S}{4}} = [\frac{0.41 m_0 ln(\frac{1}{\beta})}{d_0(\frac{E}{E_c})}]^{\frac{3}{4}} E^{\frac{1}{4}} \quad (43)$$

Φορ τηε ςασε $m_0 = \ \sigma_2 = 0$, ανδ $\Sigma >> K$,

$$S = [\frac{1.35\sigma_1 \ln(\frac{1}{\beta})}{d_0(\frac{E}{E_c})}]^{3/4} E^{\frac{1}{4}} (44)$$

Ιφ $\Sigma << K$, τηεν

$$S = [\frac{1.35\sigma_1 \ln(\frac{1}{\beta})}{d_0(\frac{E}{E_c})}]^{3} E (45)$$

Φιναλλψ, φορ τηε ϲασε $m_0 = \sigma_1 = 0$:

$$S = [\frac{0.9\sigma_2 b_0}{d_0(\frac{E}{E_c})}]^{3/4} \ln(\frac{1}{\beta}) E (46)$$

Τηε Στεαδψ-Στατε Σπεϲιεσ-Αρεα Ρελατιονσηιπ (ΣΑΡ). Ωε ϲαν δεριε νεστεδ ΣΑΡϲ φρομ Εϰϲ 43-46 βεϲαυσε ιν α νεστεδ δεσιγν,E_S , E , ανδ N σϲαλε λινεαρλψ ωιτη αρεα. Ιν τηε ιμμιγρατιον-ονλψ μοδελ, ταϰινγ τηε λογαριτημ οφ Εϰ. 43 γιεϲ:

$$S = \frac{\ln(E)}{3\mu} + \frac{\ln(m_0)}{\mu} - \frac{4\ln(S)}{3\mu} + \frac{\ln\left(\ln\left(\frac{1}{\beta}\right)\right)}{\mu} + \frac{\ln\left(\frac{0.41E_c}{d_0 E}\right)}{\mu}. (47)$$

Ιν α νεστεδ ΣΑΡ δεσιγν, E_S , E , ανδN σϲαλε λινεαρλψ ωιτη αρεα, ανδ ιν γενεραλ, $E >> \mu_0$. Ηενϲε Σσϲαλεϲ λογαριτημιϲαλλψ ωιτη αρεα. Τηερε αρε λν(λν(αρεα» ϲορρεϲτιονϲ αριϲε φρομ τηε τηιρδ ανδ φουρτη τερμϲ (ϲεε Εϰ. 6) ον τηε ριγητ-ηανδ σιδε οφ Εϰ. 47 ανδ τηε φιφτη τερμ ϲοντριβυτεϲ α ϲονϲταντ. Ιφμ_0 σϲαλεϲ ασ α ποωερ οφ αρεα, τηεν τηε σεϲονδ τερμ αλϲο γιεϲ α λν(αρεα), ωηιϲη ιϲ γενεραλλψ ϲμαλλερ τηαν τηε φιρϲτ τερμ.

Φορ συφφιϲιεντλψ ϲμαλλ Σ ιν Εϰ. 43, τηε εξπονεντιαλ τερμ ϲαν βε ιγνορεδ, ανδ τηεν τηε φιρϲτ τερμ ον τηε ριγητ ηανδ σιδε οφ Εϰ. 47 ϲαν βε ϲετ εϰυαλ το τηε τηιρδ τερμ. Τηιϲ ρεϲυλτϲ ιν $\Sigma \tilde{} m_0^{\frac{3}{4}} E_0^{\frac{1}{4}} \sim$ αρεα ιφμ_0 ϲαλεϲ λινεαρλψ ωιτη αρεα, ανδ $\Sigma \tilde{}$ αρεα$^{1/4}$ ιφ μ_0ιϲ ϲαλε-ινδεπενδεντ. Τηιϲ λιμιτ αππλιεϲ ωηεν $\Sigma < 1/\mu$, ωηιϲη φορ α τψπιϲαλ 50 ηα τροπιϲαλ φορεϲτ πλοτ ιϲ αππροξιματελψ $\Sigma <$ 50 (ϲεε ΣΙ-Ε).

Τηε ΜΕΤΕ ΣΑΡ ωαϲ δεριεδ (Ηαρτε ετ αλ. 2009) φρομ τηε ΜαξΕντ-πρεδιϲτεδ σπεϲιεσ- αβυνδανϲε ανδ τηε σπεϲιεσ-λεελ σπατιαλ-οϲϲυπανϲψ διϲτριβυτιονϲ. Ιν ϲοντραϲτ, τηε ΔψναΜΕΤΕ πρεδιϲτιον δοεϲ νοτ δεπενδ ον α σπατιαλ διϲτριβυτιον φυνϲτιον, βυτ ιτ δοεϲ δεπενδ ον τηε ϲηοιϲεϲ μαδε φορ τηε μεϲηανιϲμϲ τηατ γοερν τηε τρανϲιτιον φυνϲτιονϲ, φ ,η , ανδ χ ανδ τηατ λεδ το Εϰ. 41. Νεερτηελεϲϲ, ΜΕΤΕ ανδ τηε ϲτατιϲ λιμιτ οφ ΔψναΜΕΤΕ ιν τηε μιγρατιον-ονλψ μοδελ πρεδιϲτ τηε ϲαμε αππροξιματε φυνϲτιοναλ φορμ φορ τηε ΣΑΡ: $\Sigma \tilde{}$ λν(αρεα) ωιτη λν(λν(αρεα» ϲορρεϲτιονϲ. Νυμεριϲαλ ϲιμυλατιονϲ φορ α αριετψ οφ ϲηοιϲεϲ οφ ϲτατε αριαβλεϲ ϲηοω τηατ, βεψονδ τηιϲ φυνϲτιοναλ ϲιμιλαριτψ, τηεψ πρεδιϲτ νεαρλψ οερλαππινγ ΣΑΡϲ (ϲεε φορ εξαμπλε Φιγ. 2).

Ιν τηε φιρϲτ ϲπεϲιατιον μοδελ, φρομ Εϰ. 44 ωιτη $\Sigma >> K$ ωε γετ χυαρτερ-ποωερ ϲαλινγ οφ ϲπεϲιεϲ ριϲηνεϲϲ ωιτη E (υπ το α $\ln(1/\beta)$ϲορρεϲτιον) ανδ τηερεφορε ωιτη αρεα. Ιν τηατ μοδελ, ωιτη $\Sigma <<$ Κ, ανδ φορ ανψ Σ ιν τηε ϲεϲονδ ϲπεϲιατιον μοδελ, Σ ϲαλεϲ λινεαρλψ ωιτη αρεα, υπ το α$\ln(1/\beta) \tilde{}$ λν$(N$)-λν$(\Sigma$) ϲορρεϲτιον. Τηε φιρϲτ μοδελ, ωιτη α ϲατυρατιον τερμ K τηατ ιϲ ϲμαλλ ϲομπαρεδ το τηε ϲτεαδψ ϲτατε ϲπεϲιεϲ ριϲηνεϲϲ, τηυϲ ψιελδϲ α μορε ρεαλιϲτιϲ ϲπεϲιεϲ-αρεα ρελατιονσηιπ.

Α Προδυϲτιιτψ-βιομαϲϲ-διερϲιτψ-αβυνδανϲε ρελατιονσηιπ ατ ϲτεαδψ ϲτατε. Μεταβολιϲ ϲαλινγ ινφορμϲ υϲ τηατ ινδιιδυαλ μαϲϲ (μ) ιϲ ρελατεδ το τηε ινδιιδυαλ μεταβολιϲμ $\beta\psi m(\varepsilon) = m(1)\varepsilon^{4/3}$. Συμμινγ οερ τηε ϲτεαδψ-ϲτατε ϲτρυϲτυρε φυνϲτιον, τοταλ βιομαϲϲ, B , ιϲ τηεν (φολλοωινγ τηε μετηοδϲ ιν ΣΙ-ᵃ):

$$B = m(1) S \sum_{n,\varepsilon} \varepsilon^{\frac{4}{3}} nR(n, \varepsilon | S, N, E) = m(1) \frac{3.57 E^{\frac{4}{3}}}{S^{\frac{1}{3}} ln(\frac{1}{\beta})}. (48)$$

Τηιϲ ϲομμυνιτψ μαϲϲ-μεταβολιϲμ ρελατιονσηιπ τηυϲ ινολεϲ ϲπεϲιεϲ ριϲηνεϲϲ, ανδ αλϲο τοταλ αβυνδανϲε ια τηε λν$(1/\beta)$ τερμ. Ιντερπρετινγ τηε ϲτατε αριαβλε E ασ τοταλ νετ προδυϲτιιτψΠ οφ τηε ϲομμυνιτψ, Εϰ. 48 προιδεϲ α ρελατιονσηιπ αμονγ προδυϲτιιτψ, βιομαϲϲ, ϲπεϲιεϲ ριϲηνεϲϲ ανδ αβυνδανϲε:

$$P = 0.385\ B^{\frac{3}{4}} S^{\frac{1}{4}} \ln^{\frac{3}{4}}(\frac{1}{\beta}) (49)$$

ωηερε B ανδ Π αρε μεαϲυρεδ ιν υνιτϲ ϲυϲη τηατ $\mu(\varepsilon = 1)$=1. Εϰ. 49 δοεϲ νοτ δεπενδ ον ωηετηερ μιγρατιον, ϲπεϲιατιον ορ α ϲομβινατιον οφ βοτη ϲοντριβυτεϲ το διερϲιφιϲατιον βεϲαυϲε Εϰ. 40 ωαϲ νοτ υϲεδ ιν ιτϲ δεριατιον.

Νορ δοες ιτ δεπενδ ον τηε φορμς οφ τηε τρανσιτιον φυνςτιονς ανδ τηε ρατε ςονσταντς, ωηιςη ωιλλ διφφερ φρομ ηαβιτατ το ηαβιτατ.

Νοτινγ τηε διφφερεντ σςαλινγ εξπονεντς ιν τηε ςοντριβυτιον οφ βιομασς ανδ σπεςιες ριςηνεσς το Π , ανδ τηατ $\lambda\nu(1/\beta)$ αριες αππροξιματελψ ας $\lambda\nu(N)$ – $\lambda\nu(\Sigma)$, τηε ινφλυενςε οφ βιομασς ον προδυςτιιτψ ις ςονσιδεραβλψ στρονγερ τηαν τηατ οφ σπεςιες ριςηνεσς, ωηιςη ιν τυρν ις στρονγερ τηαν τηατ οφ αβυνδανςε, ωηιςη ονλψ εντερς ια τηε $\lambda\nu(1/\beta)$ τερμ. Εμπιριςαλ συρεψς οφ τηε προδυςτιιτψ-βιομασς ρελατιονσηιπ (Γηεδινι ετ αλ. 2018· Θενκινς 2015· Νικλας 2007) αρε χυαλιτατιελψ ςονσιστεντ ωιτη τηεσε ρεσυλτς βυτ εξτενσιε αναλψσις ωιλλ βε ρεχυιρεδ το τεστ Εχ. 49.

Εχ. 49 ις αν 'ιδεαλ βιοδιερσιτψ λαω', αν αναλογ οφ τηε ιδεαλ γας λαω τηατ ρελατες τηερμοδψναμις στατε αριαβλες. Βεςαυσε τηις εχυατιον ωας δεριεδ υσινγ τηε στεαδψ-στατε στρυςτυρε φυνςτιον ιν Εχ. 3, ιτ ωιλλ λικελψ νο λονγερ ηολδ υνδερ νον-στεαδψ-στατε ςονδιτιονς. Φολλοωινγ διστυρβανςε, τηε φυλλ στρυςτυρε φυνςτιον (Εχ. 19) ις νεεδεδ το δεριε τηε προδυςτιιτψ-βιομασσ-αβυνδανςε-σπεςιες ριςηνεσς ρελατιονσηιπ, ανδ ιτ ωιλλ τηεν δεπενδ ον τηε δεταιλς οφ τηε διστυρβανςε μεςηανισμ.

Στατε αριαβλε δψναμιςς νεαρ στεαδψ στατε. Τιμε τραθεςτοριες οφ τηε στατε αριαβλες νεαρ στεαδψ στατε φολλοω φρομ Εχς. 38-40, ωηιςη ωερε δεριεδ φρομ τηε στατις στρυςτυρε φυνςτιον. Ωε εξαμινε βοτη τηε φιρστ ορδερ ρεσπονσες οφ τηε στατε αριαβλες το σεεραλ κινδς οφ διστυρβανςε, εξπρεσσεδ βψ αλτερεδ τρανσιτιον ρατε παραμετερς, ανδ τηε ρεςοερψ το στεαδψ στατε φρομ α δεπλετεδ στατε.

Φορ τηεσε δψναμιςαλ σιμυλατιονς ωε νεεδ το σπεςιφψ τηε τρανσιτιον ρατε παραμετερς. Ωε ςηοοσε α φορεστ τηατ ρεσεμβλες τηε 50 ηα ΒΝΙ τροπιςαλ φορεστ πλοτ (ὃνδιτ ετ αλ., 2000· ὃνδιτ, 1998· ὃνδιτ ετ αλ., 2019· Ηυββελλ ετ αλ., 1999). Αππροξιματε τρανσιτιον ρατε ςονσταντς φορ τηις σιτε αρε γιεν ιν Ταβλε 2 ανδ τηε ρατιοναλε φορ τηεσε αλυες ις γιεν ιν ΣΙ-Ε.

Φιγυρες 3α–3δ ιλλυστρατε ρεσπονσες οφ τηε στατε αριαβλες, οερ 100 ψεαρς, το διφφερεντ διστυρβανςες ρεπρεσεντεδ βψ ςηανγινγ τηε αλυες οφ τηε ρατε παραμετερς ιν τηε τρανσιτιον φυνςτιονς. Ινδεπενδεντ οφ τηε μαγνιτυδε οφ τηε ςηανγες ιν τηεσε παραμετερς, ςερταιν γενεραλ παττερνς εμεργε. Α δεςρεασε ιν τηε ιμμιγρατιον ρατε ςονσταντ, φορ εξαμπλε υνδερ ηαβιτατ φραγμεντατιον τηατ ισολατες αν εςοσψστεμ φρομ ιτς μετα-ςομμυνιτψ, ρεσυλτς ιν α λινεαρ δεςρεασε ιν Σ ατ σμαλλτ , ας ωελλ ας α ωεακ, δαμπεδ οσςιλλατορψ ρεσπονσε οφ N , ανδ νεαρλψ υνδετεςταβλε ςηανγε ιν E (Φιγ. 3α). Αν ινςρεασε ιν τηε δεατη ρατε (Φιγ. 3β) γενερατες α σλιγητ δεςρεασε ιν Σ , αν ινιτιαλ λαργε δεςλινε ιν N ανδ α ωεακερ δεςλινε ιν E , φολλοωεδ βψ δαμπεδ οσςιλλατορψ βεηαιορ. Α δεςρεασε ιν τηε οντογενις γροωτη ρατε (Φιγ. 3ς) γενερατες α νεαρλψ ινδισςερνιβλε ινςρεασε ιν Σ , α λαργε δαμπεδ οσςιλλατορψ ινιτιαλ ρισε ιν N ανδ ωεακ δαμπεδ οσςιλλατορψ ινιτιαλ δεςρεασε ιν E.

Φιγς. 3δ σηοως τηε εφφεςτ ον στατε αριαβλε τραθεςτοριες οφ ςομβινινγ περτυρβατιονς ιν μιγρατιον, δεατη ανδ γροωτη ρατες. Ωε δο νοτ αττεμπτ ηερε α δεταιλεδ ςομπαρισον το ρεαλ δατα βεςαυσε οφ τηε φιρστ ορδερ αππροξιματιον υσεδ το οβταιν τηεσε τηεορετιςαλ ςυρες, βυτ ιτ ις ενςουραγινγ τηατ τηε τιμε τραθεςτοριες οφ τηε ΒΝΙ στατε αριαβλες οερ τηε περιοδ 1985-2015 (ινσετ ιν Φιγ. 3δ) αλσο εξηιβιτ α στεαδψ δεςλινε ινΣ , δεςλινε ανδ τηεν παρτιαλ ρεςοερψ ιν N , ανδ ωεακ αριαβιλιτψ ιν E .

Ιφ ωε φιξ τηε τρανσιτιον ρατε παραμετερς ατ τηειρ υνδιστυρβεδ αλυες (Ταβλε 2) ιν τηε ιμμιγρατιον-ονλψ μοδελ, ανδ ινιτιαλλψ ρεδυςε τηε στατε αριαβλες 20% φρομ τηειρ στεαδψ στατε αλυες, τηειρ ρετυρν το στεαδψ στατε ις σηοων ιν Φιγ. 4. Νοτεωορτηψ ις τηε μονοτονις ρεςοερψ οφΣ , τηε λαργε οερσηοοτ ανδ τηεν δεςλινε το στεαδψ στατε οφN , ανδ α μυςη ωεακερ οερσηοοτ ανδ δεςλινε οφ E .

Ιφ σπεςιατιον ις τηε δριερ οφ διερσιφιςατιον, τηε παττερν οφ ρεςοερψ οφ σπεςιες ριςηνεσς ις μαρκεδλψ διφφερεντ. Ιν τηε φιρστ σπεςιατιον μοδελ, ωιτη $K >> \Sigma$, ρεςοερψ οφΣ ις σιγμοιδαλ ανδ εξτρεμελψ σλοω, ωιτη 90% ρεςοερψ τακινγ αππροξιματελψ 10^4 ψεαρς. Ιν τηε σεςονδ σπεςιατιον μοδελ, ανδ ιν τηε φιρστ ωιτη $K << \Sigma$,Σ ρεςοερς το 90% οφ στεαδψ στατε ιν αππροξιματελψ 4000 ψεαρς, ανδ ατ αν εερ-σλοωινγ, ρατηερ τηαν σιγμοιδαλ, ρατε. Τηε ρεςοερψ τραθεςτοριες οφ N ανδ E αρε νεαρλψ τηε σαμε ιν βοτη σπεςιατιον μοδελς ανδ ερψ σιμιλαρ το τηατ ιν τηε ιμμιγρατιον-ονλψ ςασε (Φιγ. 4).

Περτυρβεδ Αβυνδανςε ανδ Μεταβολις Ρατε Διστριβυτιονς ιν ΔψναΜΕΤΕ.

Ηερε ωε εξαμινε, ιν α φιρστ ορδερ αππροξιματιον το α φυλλψ ιτερατεδ σολυτιον, ηοω διφφερεντ τψπες οφ διστυρβανςε γιε ριςε το ςηαραςτεριστις δεπαρτυρες οφ τηε ΣΑΔ, $\phi\,(n)$, ανδ τηε ΜΡΔΙ,$\psi\,(\varepsilon)$, φρομ τηειρ στεαδψ στατε φορμ. Ιν παρτιςυλαρ, ωε τρυνςατε τηε ιτερατιον προςεδυρε, στοππινγ ωιτη στεπ 6 ιν Ταβλε 1. Α σινγλε ιτερατιον ατ α ονε-ψεαρ τιμε στεπ, ηοωεερ, ρεσυλτς ιν ςηανγες ιν τηε στρυςτυρε φυνςτιον τηατ αρε τοο σμαλλ το σηοω ιντερεστινγ δειατιονς φρομ στεαδψ στατε, σο το γενερατε α δισςερνιβλε εφφεςτ φορ α σινγλε ιτερατιον ωε υσε α τιμε στεπ οφ 25 ψεαρς. Σπεςιφιςαλλψ, ωε ασσυμε τηε στατις στρυςτυρε φυνςτιον, ωιτη Λαγρανγε μυλτιπλιερς 'φροζεν' ατ τηειρ στατις νυμεριςαλ αλυες ας πρεσςριβεδ ιν Εχς. 21-23, περτυρβ τηε τρανσιτιον φυνςτιονς βψ ςηανγινγ ονε ορ μορε ρατες ςονσταντς, ανδ τηεν δεριε φρομ Εχς. 21-23 α σετ οφ τιμε-διφφερεντιαλ εχυατιονς φορ τηε στατε αριαβλες. Τηεσε εχυατιονς διφφερ φρομ Εχς. 38-40 βεςαυσε τηε λαττερ ωερε δεριεδ βψ υπδατινγ τηε Λαγρανγε μυλτιπλιερς ατ εαςη τιμε στεπ. Ωε τηεν ραν τηεσε εχυατιονς ουτ το $\tau = 25$ ανδ τακε τηε αλυες οφ τηε $\{\Xi\,(25)\}$ ανδ τηε $\{\delta\Xi\,(25)/\delta\tau\}$ ας ςονστραιντς ιν Εχς. 14-18 το ςαλςυλατε υσινγ Μαξ Εντ α περτυρβεδ στρυςτυρε φυνςτιον. Τηατ φυνςτιον ωιλλ βε οφ τηε φορμ οφ Εχ. 19 ανδ φρομ ιτ ωε δεριε περτυρβεδ φορμς φορ τηε σπεςιες αβυνδανςε διστριβυτιον (ΣΑΔ) ανδ τηε μεταβολις ρατε διστριβυτιον οερ ινδιιδυαλς (ΜΡΔΙ) υσινγ τηε σαμε συμματιονς ας περφορμεδ το δεριε Εχς. 8 ανδ 9.

Τηε ρεσυλτς οφ τηατ ςαλςυλατιον αρε σηοων ιν Φιγ. 5. Τηε φιε δεριεδ Λαγρανγε μυλτιπλιερς αρε γιεν ιν Ταβλε 3. Σεττινγ τηε ιμμιγρατιον ρατε ςονσταντ, $\mu_{\,0}$, το ζερο ονλψ σλιγητλψ αλτερς τηε ΣΑΔ ανδ τηε ΜΡΔΙ ιν τηις φιρστ ιτερατιον οφ τηε φυλλ στρυςτυρε φυνςτιον (Φιγ. 5α,β), εεν Σ δεςρεασες σιγνιφιςαντλψ. Α 25% ινςρεασε ιν τηε δεατη ρατε ςονσταντ, $\delta_{\,0}$, σηιφτς τηε ΣΑΔ τοωαρδ α λογνορμαλ σηαπε ας ινδιςατεδ βψ τηε ςυρεδ ρανκ-λογ(αβυνδανςε) γραπη ατ ιντερμεδιατε αβυνδανςες (Φιγ. 5ς). Τηε ρανκ-λογ(μεταβολισμ) γραπη σηιφτς ιν α μορε ςομπλεξ μαννερ, ωεαινγ αρουνδ τηε ΜΕΤΕ πρεδιςτιον, ανδ πρεδιςτινγ μορε οφ τηε ερψ σμαλλεστ τρεες ($\varepsilon = 1$), φεωερ ινδιιδυαλς ωιτη λοω ($\varepsilon = 2 - 100$) μεταβολισμ, ανδ μορε τρεες ωιτη ρελατιελψ ηιγη ($\varepsilon = 100 - 100000$) μεταβολισμ, ανδ α ρεδυςτιον ιν τηε σιζες οφ τηε ερψ λαργεστ ινδιιδυαλς (Φιγ. 5δ). Α 5% δεςρεασε ιν τηε γροωτη ρατε οφ ινδιιδυαλς, $\omega_{\,0}$, γενερατες α ρουγηλψ μιρρορ-ιμαγε σηιφτ ιν τηε ΣΑΔ ρελατιε το τηατ φρομ αν ινςρεασε ιν τηε δεατη ρατε· τηε ρεσυλτινγ ΣΑΔ ις αππροξιματελψ δεσςριβεδ βψ ειτηερ αν εξπονεντιαλ διστριβυτιον ορ αν ινερσε ποωερ φυνςτιον ωιτη εξπονεντ > 1 (Φιγ. 5ε). Σιμιλαρλψ, τηε σηιφτ ιν τηε ΜΡΔΙ γενερατεδ βψ α δεςρεασε ιν γροωτη ρατε ις ρουγηλψ τηε μιρρορ ιμαγε οφ τηε σηιφτ ινδυςεδ βψ αν ινςρεασε ιν τηε δεατη ρατε (Φιγ. 5φ).

Φιγς. 5γ,η σηοω τηε εφφεςτ οφ τηε σαμε ςομβινατιον οφ ςηανγες ιν τηε ρατε ςονσταντς υσεδ το γενερατε Φιγ. 3δ. Ωε δο νοτ αττεμπτ ηερε α δεταιλεδ ςομπαρισον το ρεαλ δατα βεςαυσε οφ τηε φιρστ ορδερ αππροξιματιον υσεδ το οβταιν τηεσε τηεορετιςαλ ςυρες, βυτ ωε δο νοτε τηειρ ρουγη σιμιλαριτψ το τηε εμπιριςαλ ΣΑΔ ανδ ΜΡΔΙ ατ Β̈Ι (σεε ινσετς ιν Φιγς. 5γ,η).

Ωε εμπηασιζε τηατ α φυλλ ιτερατιε σολυτιον οφ Εχς. 14-23 ιν, σαψ, 25 ονε-ψεαρ τιμε στεπς, οερ α περιοδ οφ 25 ψεαρς ςουλδ ρεσυλτ ιν ουτπυτ τηατ διφφερς ςονσιδεραβλψ φρομ τηε τρυνςατεδ σολυτιονς ιν Φιγ. 5. Συβσεχυεντ ωορκ ωιλλ εξπλορε τηις.

ΔΙΣ̈ΥΣΣΙΟΝ

ΔψναΜΕΤΕ ςομβινες βοτη μεςηανισμ ανδ ΜαξΕντ, λινκς τηε μιςρο-λεελ οφ αναλψσις το τηε μαςρο-λεελ ωιτη α νοελ ιτερατιε προςεδυρε (Φιγ. 1, Ταβλε 1), ανδ πρεδιςτς βοτη στατις ανδ δψναμις βεηαιορ. ΔψναΜΕΤΕ ις τηυς α ηψβριδ ΜαξΕντ-πλυσ-μεςηανισμ εξτενσιον το δψναμις εςοσψστεμς οφ α στατις τηεορψ, ΜΕΤΕ, ωηιςη ωας βασεδ σολελψ ον τηε ΜαξΕντ ινφερενςε προςεδυρε.

Στατις λιμιτ. Ιν ιτς στατις λιμιτ, ΔψναΜΕΤΕ ρεςοερς τηε στατις ΜΕΤΕ πρεδιςτιονς φορ τηε διστριβυτιονς οφ αβυνδανςες οερ σπεςιες ανδ μεταβολις ρατες οερ ινδιιδυαλς, βυτ αλσο μακες νεω πρεδιςτιονς. Φιρστ, ιτ πρεδιςτς α σςαλινγ ρελατιονσηιπ αμονγ προδυςτιιτψ, βιομασς, σπεςιες ριςηνεσς ανδ αβυνδανςε ιν στεαδψ στατε (Εχ. 49)· τηις ρελατιονσηιπ ρεμαινς το βε τεστεδ. Σεςονδ, ιν τηε ερσιον οφ ΔψναΜΕΤΕ ιν ωηιςη ονλψ ιμμιγρατιον, νοτ σπεςιατιον, ςοντριβυτες το διερσιφιςατιον, ΔψναΜΕΤΕ πρεδιςτς α στατις-λιμιτ ΣΑΡ ινςρεασινγ αππροξιματελψ ας $\lambda\nu(A\,)$, ωιτη α $\lambda\nu(\lambda\nu(A$ » ςορρεςτιον, ιν ερψ ςλοσε αγρεεμεντ ωιτη τηε στατις ΣΑΡ πρεδιςτεδ βψ ΜΕΤΕ (Φιγ. 2).

Ιφ σπεςιατιον βυτ νοτ ιμμιγρατιον ις ασσυμεδ το δριε διερσιφιςατιον (Εχς. 33, 34), τηεν τηερε αρε προβλεμς ωιτη τηε ςυρρεντ φορμυλατιονς οφ τηε σπεςιατιον τερμ ιν τηε τρανσιτιον φυνςτιονς. Ιν παρτιςυλαρ, ιφ τηε σπεςιατιον

ρατε ις προπορτιοναλ το τηε βιρτη ρατε (Εχ. 34) ορ προπορτιοναλ το σπεσιες ριςηνεσς (Εχ. 33 ωιτη $K >> \Sigma$), τηεν τηε ΣΑΡ ις αππροξιματελψ λινεαρ ατ αλλ σςαλες, ςοντραρψ το οβσερατιον. Ον τηε οτηερ ηανδ, ιφ$\Sigma >> K$ τηεν ΔψναΜΕΤΕ πρεδιςτς α ρεαλιστις ΣΑΡ, βυτ τηις ςοντραδιςτς τηε οριγιναλ μοτιατιον φορΣ -δεπενδεντ σπεςιατιον φρομ τηε φοσσιλ ρεςορδ, ωηιςη ις αν ινςρεασινγ ρατε οφ διερσιφιςατιον οερ τιμε ιν τηε αφτερματη οφ εξτινςτιον εεντς. ΔψναΜΕΤΕ συγγεστς α ποσσιβλε σολυτιον: α λογαριτημις δεπενδενςε οφ σπεςιατιον ον σπεσιες ριςηνεσς. Υσινγ τηε μετηοδς ιν ΣΙ-ς, τηις ρεσυλτς ιν:

$$\frac{S}{\ln^{\frac{3}{4}}(S)} \sim \ (A)^{\frac{1}{4}} \ln^{\frac{3}{4}}(\tfrac{1}{\beta})(50)$$

ανδ αν ινςρεασινγ ρατε οφ διερσιφιςατιον ιν τηε αφτερματη οφ εξτινςτιον.

Δψναμιςς. Ασσυμινγ α στατις στρυςτυρε φυνςτιον (Εχ. 3) ιν α λοωεστ-ορδερ σολυτιον το τηε τηεορψ, Εχς. 38-40 πρεδιςτ σιγνατυρε τιμε τραθεςτοριες οφ τηε στατε αριαβλες φορ αριους τψπες οφ περτυρβατιονς ιν τηε τρανσιτιον φυνςτιον ρατε ςονσταντ (Φιγς. 3). Α ςομβινατιον οφ ρεδυςεδ ιμμιγρατιον ανδ γροωτη ρατες ανδ ινςρεασεδ δεατη ρατε γενερατες τραθεςτοριες τηατ εξηιβιτ σομε οφ τηε φεατυρες οφ τηοσε οβσερεδ ιν τηε ΒςΙ τροπιςαλ φορεστ πλοτ (σεε ινσετ ιν Φιγ. 3δ). Βεςαυσε τηεσε μοδελ σιμυλατιονς αρε βασεδ ον εξτραπολατινγ ουτ ιν τιμε ονλψ τηε φιρστ-ορδερ ιτερατιον οφ τηε φυλλ τηεορψ, τηεψ αρε ονλψ συγγεστιε· εμπιριςαλ τεστινγ αωαιτς φυρτηερ ιτερατιον οφ Εχς. 14-23.

ΔψναΜΕΤΕ αλσο πρεδιςτς τραθεςτοριες οφ στατε αριαβλες δυρινγ τηε ρεςοερψ οφ αν εςοσψστεμ φρομ α δεπαυπερατε στατε. Τηε πρεδιςτεδ οερσηοοτ ανδ τηεν δεςλινε το τηε στεαδψ στατε οφ N (Φιγ. 4) συγγεστς τηε 'δογ ηαιρ' σταγε οφ φορεστ συςςεσσιον ιν ωηιςη, ποστ φιρε ορ οτηερ διστυρβανςε, τηε αβυνδανςε οφ σμαλλ τρεες ινςρεασες ραπιδλψ,E /N δεςρεασες, ανδ τηεν σελφ-τηιννινγ βρινγς τηε σψστεμ το α χυασι στεαδψ στατε, υντιλ τηε νεξτ διστυρβανςε.

Ωε αλσο εξαμινεδ ιν α λοωεστ ορδερ αππροξιματιον τηε εφφεςτ ον τηε ΣΑΔ ανδ τηε ΜΡΔΙ τηατ ρεσυλτ φρομ α αριετψ οφ περτυρβατιονς ιν τηε ρατε ςονσταντς (Φιγς. 5). Ιμπορταντλψ, διφφερεντ περτυρβατιονς ρεσυλτ ιν διφφερεντ παττερνς οφ δειατιον φρομ στατις ΜΕΤΕ πρεδιςτιονς φορ βοτη τηε διστριβυτιον οφ αβυνδανςες οερ σπεσιες ανδ μεταβολις ρατες οερ ινδιιδυαλς. Τηεσε σιγνατυρε παττερνς ςαν προιδε α ωαψ το ιδεντιφψ τηε προςεσσες τηατ αρε δριινγ εςοσψστεμ ςηανγε υνδερ νατυραλ ορ αντηροπογενις διστυρβανςε. Φυρτηερ αναλψσις ωιλλ δετερμινε ωηετηερ τηε ρεσυλτς φρομ α σινγλε ιτερατιον το $\tau = 25$ διφφερ σιγνιφιςαντλψ φρομ τηε ρεσυλτς ωε ωουλδ οβταιν βψ ςαρρψινγ ουτ 25 ονε-ψεαρ ιτερατιονς.

Τηε ΣΑΔ ιν τηε 50-ηα ΒςΙ τροπιςαλ φορεστ πλοτ, ωηιςη δειατες φρομ τηε λογ-σεριες διστριβυτιον πρεδιςτεδ βψ ΜΕΤΕ, ρεσεμβλες τηε ΔψναΜΕΤΕ πρεδιςτιον ασσυμινγ α ςομβινεδ περτυρβατιον ιν δεατη, γροωτη ανδ μιγρατιον ρατες. Τηατ σαμε περτυρβατιον αλσο ρεσυλτς ιν αν ΜΡΔΙ τηατ ιμπροες ον τηε ΜΕΤΕ πρεδιςτιον φορ τηε ηιγη-μεταβολιζινγ (λαργε-σιζε) ινδιιδυαλς, βυτ οερ-πρεδιςτς τηε νυμβερ οφ τηε λοωεστ-μεταβολισμ ινδιιδυαλς. Φυρτηερ στυδψ οφ διφφερεντ ςομβινατιονς οφ παραμετερ περτυρβατιονς ςουπλεδ ωιτη αναλψσις οφ ηιγηερ ορδερ ιτερατιονς οφ τηε δψναμιςς αρε νεεδεδ.

Φυτυρε Ωορκ

Φλεξιβιλιτψ οφ τρανσιτιον φυνςτιονς. Ουρ ασσυμπτιονς αβουτ τηε φυνςτιοναλ φορμς οφ τηε τρανσιτιον φυνςτιονς αρε εασιλψ ρεπλαςεδ ωιτη αλτερνατιες. Φορ τηε εξτινςτιον προςεσς, Εχ. 31 ςαν βε εασιλψ μοδιφιεδ το δεσςριβε α μινιμυμ ιαβλε ποπυλατιον σιζε γρεατερ τηαν 2. Αλτερνατιε φορμς οφ τηε οντογενις γροωτη εχυατιον (ε.γ., Μακαρεια ετ αλ., 2004) ςαν βε συβστιτυτεδ φορ Εχ. 29. Δενσιτψ δεπενδενςε ςαν βε δεσςριβεδ βψ α $-\delta_1 \nu^{\ 2}$ τερμ. Μορεοερ, α ωιδε ρανγε οφ οπτιονς αρε ποσσιβλε φορ μοδελινγ τηε δεπενδενςε οφ σπεςιατιον ρατες ον ν , ε, ανδ τηε στατε αριαβλες. Α μοδιφιςατιον οφ τηε βιρτη ρατε φυνςτιον ςαν ιμπροε τηε ρεαλισμ οφ τηε τρανσιτιον φυνςτιονς ωηεν αππλιεδ το φορεστ ςενσυς δατα τηατ αρε λιμιτεδ το τρεες ωιτη σομε μινιμυμ τηρεσηολδ δβη, ας φορ εξαμπλε ωιτη τηε Σμιτησονιαν Τροπιςαλ Φορεστ ςενσυς δατα. Εντρψ ιντο τηε δατα σετ αρισες νοτ φρομ βιρτη βυτ φρομ οντογενις γροωτη ιντο τηε σμαλλεστ ςενσυσεδ σιζε ςοηορτ.

Ωηεν τηε ΣΑΔ ανδ ΜΡΔΙ αρε νοτ μεασυρεδ. Ιφ εμπιριςαλ αλυες οφ τηε στατε αριαβλες ανδ τηειρ τιμε δεριατιες αρε ααιλαβλε, τηεψ ςαν βε πλυγγεδ διρεςτλψ ιντο Εχς. 14-18. Ινιτιαλ ινεστιγατιον συγγεστς τηατ ιφ τηε υνπερτυρβεδ αλυες οφ τηε τρανσιτιον φυνςτιον ρατε ςονσταντς αρε ςνοων, τηεν τηε ρανγε οφ ποσσιβλε

περτυρβεδ αλυες οφ τηοσε ζονσταντς τηατ περμιτ σολυτιονς φορ τηε Λαγρανγε μυλτιπλιερς ις φαιρλψ τιγητλψ ζονστραινεδ βψ τηε ζονστραιντς ιμποσεδ βψ τηε μεασυρεδ τιμε δεριατιες οφ τηε στατε αριαβλες. Τηυς τηε ζαυσες οφ διστυρβανζε ζουλδ βε ιδεντιφιεδ ωιτηουτ ρεχυιρινγ κνοωλεδγε οφ τηε αβυνδανζε ανδ μεταβολις ρατε διστριβυτιονς.

Σπαζε. Το ινζλυδε σπαζε εξπλιζιτλψ ιν ΔψναΜΕΤΕ, ονε ζουλδ μοδιφψ τηε ασσεμβλψ (ορ ζολονιζατιον) ρυλε (Ηαρτε, 2011) τηατ γενερατες τηε σπεζιεσ-λεελ σπατιαλ διστριβυτιονς ιν ΜΕΤΕ (ὀνλισκ ετ αλ. 2007, Βρυση & Ηαρτε 2020) βψ ζομβινινγ τηε ασσεμβλψ ρυλε ωιτη εξπλιζιτ δεμογραπηις περτυρβατιονς ινζορπορατεδ ιν τηε τρανσιτιον φυνζτιονφ (ν , ε).

Τραιτς. ΔψναΜΕΤΕ ζυρρεντλψ ινζορπορατες ινδιβιδυαλ μεταβολις ρατε (ορ βοδψ σιζε) ανδ αβυνδανζε. Οτηερ τραιτς αρε ιμπλιζιτλψ ασσυμεδ το βε διστριβυτεδ αζροσς σπεζιες ανδ ινδιβιδυαλς ιν συζη α ωαψ ας το ρεσυλτ ιν εχυαλ φιτνεσς οππορτυνιτιες φορ εαζη ταξον. Υνδερ διστυρβανζε, ηοωεερ, σομε τραιτ αλυες μαψ ζονφερ μορε ορ λεσς φιτνεσς ανδ ρεσυλτ ιν πρεφερεντιαλ ζηανγες ιν γροωτη ανδ αβυνδανζε. Λεττινγ τηε τρανσιτιον ρατες, φ , η , ανδ χ , δεπενδ υπον αδδιτιοναλ τραιτ αλυες, ας ωελλ ας υπον ν ανδ ε, ζουλδ αλλοω ινεστιγατιον οφ διστυρβανζες τηατ αφφεζτ παρτιζυλαρ γρουπς οφ σπεζιες ορ ποπυλατιονς μορε τηαν οτηερς, ενηανζινγ υνδερστανδινγ οφ ηοω τραιτς μεδιατε τηε ρεσπονσες οφ μαζροεζολογιζαλ μετριζς το διστυρβανζε.

Ηιγηερ ταξονομις ζατεγοριες. Τηε σζοπε ανδ ρεαλισμ οφ στατις ΜΕΤΕ ωας ενηανζεδ βψ ινζλυδινγ αν αδδιτιοναλ στατε αριαβλε ζορρεσπονδινγ το τηε νυμβερ οφ φαμιλιες ιν τηε ζομμυνιτψ (Ηαρτε ετ αλ., 2015). ΔψναΜΕΤΕ ζαν αλσο αζζομμοδατε αδδιτιοναλ στατε αριαβλες ζορρεσπονδινγ το τηε ριζηνεσς οφ ηιγηερ ταξονομις ζατεγοριες. Αππλψινγ συζη α μοδιφιεδ τηεορψ ατ συφφιζιεντλψ λονγ τιμε σζαλες ζουλδ περηαπς προιδε ινσιγητ ιντο τηε μεζηανισμς οφ διερσιφιζατιον ατ ηιγηερ ταξονομις λεελς, ανδ ιμπροε ΔψναΜΕΤΕ′ς ρεαλισμ ατ σηορτ τιμε σζαλες..

Σομε βροαδερ ισσυες. Βοτη αντηροπογενις στρεσσες ανδ νατυραλ διστυρβανζες ζαν ζαυσε στατε αριαβλες το ραπιδλψ ζηανγε, ανδ τηυς σψστεμς εξπεριενζινγ ειτηερ τψπε οφ διστυρβανζε ζαν φαλλ ωιτηιν ΔψναΜΕΤΕ′ς ζριτεριον φορ α δψναμις εζοσψστεμ. Αλτηουγη ειδενζε ρειεωεδ ιν τηε Ιντροδυζτιον συγγεστς τηατ σψστεμς υνδεργοινγ ειτηερ τψπε οφ διστυρβανζε εξηιβιτ μαζροεζολογιζαλ παττερνς τηατ δειατε φρομ ΜΕΤΕ, ιτ ις υνζλεαρ ωηετηερ ΔψναΜΕΤΕ ωιλλ βε αππλιζαβλε βοτη το εζοσψστεμς τηατ αρε διστυρβεδ αντηροπογενιζαλλψ, ανδ το εζοσψστεμς τηατ αρε αδαπτεδ το νατυραλ διστυρβανζε ρεγιμες. Γιεν τηε ιμπορτανζε οφ φινδινγ εαρλψ ωαρνινγ σιγναλς τηατ διστινγυιση ηυμαν ιμπαζτ ον εζοσψστεμς φρομ τηε εφφεζτς οφ νατυραλ διστυρβανζε ρεγιμες, τηις ις α ηιγη πριοριτψ.

Ιν α προοζατιε αρτιζλε (Γολδενφελδ ανδ Ωοεσε, 2011) συγγεστ τηατ ωηιλε πηψσιζς μακες α ζλεαν σεπαρατιον βετωεεν τηε στατε οφ α πηψσιζαλ σψστεμ ανδ τηε εχυατιονς τηατ γοερν τηε τιμε-εολυτιον οφ τηε σψστεμ, συζζεσσφυλ βιολογιζαλ τηεορψ ωιλλ ινειταβλψ βε σελφ-ρεφερεντιαλ ορ ρεζυρσιε ιν τηε σενσε τηατ τηε στατε οφ τηε σψστεμ ωιλλ στρονγλψ εντερ ιντο τηε εχυατιονς τηατ γοερν δψναμιζς. Ωε οβσερε τηατ τηις ις τρυε οφ ΔψναΜΕΤΕ (Εχς. 14-23· 35-37)· τηε στατε αριαβλες αππεαρ εξπλιζιτλψ ιν τηε τρανσιτιον φυνζτιονς, ωηιζη ιν τυρν γοερν στατε δψναμιζς.

Μανψ αζαδεμις φιελδς σεεκ το υνιφψ ζομπλεξ μιζρο- ανδ μαζρο-λεελ δψναμιζς, ιν α σπεζυλατιε ειν ωε συγγεστ τηατ τηε προποσεδ ιτερατιε προζεδυρε ατ τηε ζορε οφ ΔψναΜΕΤΕ ζουλδ βε οφ ποσσιβλε αππλιζατιον ιν, φορ εξαμπλε, εζονομιζς (Γολαν, 2018) ανδ ιν στατιστιζαλ πηψσιζς (Θαψνες, 1957· 1982), ωηερε ιν βοτη οφ τηεσε φιελδς, στατις εχυιλιβριαλ παττερνς ζαν βε ζαπτυρεδ βψ ΜαξΕντ βυτ νον-εχυιλιβριαλ δψναμιζς ηας ρεμαινεδ ελυσιε.

˜ΟΝ˜ΛΥΣΙΟΝ.

Αλτηουγη εζοσψστεμς αρε δψναμις ανδ μαζροεζολογιζαλ παττερνς δο νοτ ρεμαιν ζονσταντ ιν τηε φαζε οφ διστυρβανζε, δψναμις μαζροεζολογψ ηας νοτ βεεν αδεχυατελψ εξπλορεδ. ΔψναΜΕΤΕ, α τηεορψ οφ δψναμις μαζροεζολογψ, ηψβριδιζες εξπλιζιτ μεζηανισμς δριινγ ζηανγε ωιτη α ποωερφυλ ινφερενζε προζεδυρε, ΜαξΕντ, φρομ ινφορματιον τηεορψ. Βψ πρεδιζτινγ ηοω παττερνς ιν μαζροεζολογψ σηιφτ υνδερ αντηροπογενις περτυρβατιονς, ορ υνδερ νατυραλ συζζεσσιοναλ ανδ εολυτιοναρψ φορζες, ΔψναΜΕΤΕ ζαν ζοντριβυτε το βεττερ υνδερστανδινγ τηε φατε οφ διστυρβεδ εζοσψστεμς, το ιμπροινγ ζονσερατιον ανδ μαναγεμεντ στρατεγιες ιν εζολογψ, το δεελοπινγ

εαρλψ ωαρνινγ ινδιςατορς οφ εςοσψστεμς ιν τρανσιτιον ορ ατ τηε εδγε οφ ςολλαπσε, το ιδεντιφψινγ σπεςιφις προςεσσες δριϖινγ εςολογιςαλ ςηανγε, ανδ το ςλαριφψινγ τηε ρολες οφ εςολογψ ανδ εολυτιον ιν διερσιφψινγ εςοσψστεμς. ΔψναΜΕΤΕ ις α ςανδιδατε δψναμις τηεορψ οφ μαςροεςολογψ ιν τηε Αντηροποςενε.

Ακνοωλεδγεμεντς

Φυνδινγ φορ τηις προϑεςτ ωας προιδεδ βψ γραντ ΔΕΒ 1751380 φρομ τηε ΥΣ Νατιοναλ Σςιενςε Φουνδατιον. ΘΗ τηανκς τηε Σαντα Φε Ινστιτυτε ανδ τηε Ροςκψ Μουνταιν Βιολογιςαλ Λαβορατορψ φορ ιντελλεςτυαλ στιμυλυς ανδ λογιστις συππορτ. ΜΒ ακνοωλεδγες τηε συππορτ οφ τηε Νατυραλ Σςιενςες ανδ Ενγινεερινγ Ρεσεαρςη ϑυνςιλ οφ ἀναδα (ΝΣΕΡ՞), [ΠΓΣΔ2-517114-452018]. Ωε αρε γρατεφυλ το Ριςηαρδ Βαρνες, Θυλιεττε Φρανζμαν, Αμος Γολαν, Θυστιν Κιτζες, Ερις Νεωμαν, Ανδρεω Ρομινγερ, Ροψα Σαφαεινιλι, ανδ Θαδε Ζηανγ φορ ιλλυμινατινγ δισϲυσσιονς.

Ρεφερενϲες

Βροων, Θ. Η. (1995). *Μαςροεςολογψ* . Υνιερσιτψ οφ ἠις αγο Πρεσς, ἠις αγο, Ιλλινοις, ΥΣΑ.

Βροων, Θ., Γιλλοολψ, Θ., Αλλεν, Α., Σααγε, ″. & Ωεστ, Γ. (2004). Τοωαρδ α μεταβολις τηεορψ οφ εςολογψ. *Εςολογψ 85* (7): 1771-1789.

Βρυμμερ, Α. & Νεωμαν, Ε. (2019). Δεριατιονς οφ τηε ςορε φυνςτιονς οφ τηε μαξιμυμ εντροπψ τηεορψ οφ εςολογψ. *Εντροπψ 2019* , *21* , ππ. 712-719. ΔΟΙ: 10.3390/ε21070712

Βρυση, Μ. & Ηαρτε, Θ. (2020). Ρελατινγ τηε στρενγτη οφ δενσιτψ δεπενδενςε ανδ τηε σπατιαλ διστριβυτιον οφ ινδιϖιδυαλς, βιοΡξι 827238· δοι:*ηττπς://δοι.οργ/10.1101/827238*

ἀρεψ, Σ, Ηαρτε, Θ. & δελ Μοραλ, Ρ. (2006). Εφφεςτ οφ ςομμυνιτψ ασσεμβλψ ανδ πριμαρψ συςςεσσιον ον τηε σπεςιες-αρεα ρελατιονσηιπ ιν διστυρβεδ εςοσψστεμς. *Εςογραπηψ 29* , ππ. 866-872.

ὃνδιτ, Ρ., Ασητον, Π. Σ., Βακερ, Π., Βυνψαεθςηεωιν, Σ., Γυνατιλλεκε, Σ., Γυνατιλλεκε, Ν., Ηυββελλ, Σ. Π., Φοστερ, Ρ. Β., Ιτοη, Α., ΛαΦρανκιε, Θ. ″., Λεε, Η. Σ., Λοσος, Ε., Μανοκαραν, Ν., Συκυμαρ, Ρ., & Ψαμακυρα, Τ. (2000). Σπατιαλ Παττερνς ιν τηε διστριβυτιον οφ τροπιςαλ τρεε σπεςιες. *Σςιενςε* , 288(5470):1414–1418.

ὃνδιτ, Ρ. (2019). ὃμπλετε δατα φρομ τηε Βαρρο ὃλοραδο 50-ηα πλοτ: 423617 τρεες, 35 ψεαρς, 3, Δρψαδ Διγιταλ Ρεποσιτορψ. Ααιλαβλε ατ:*ηττπ://δξ.δοι.οργ/10.5061/δρψαδ.585τ4*.

ὃνδιτ, Ρ. 1998. *Τροπιςαλ Φορεστ ἐνσυς Πλοτς* . Σπρινγερ-ἔρλαγ ανδ Ρ. Γ. Λανδες ὃμπανψ, Βερλιν, Γερμανψ, ανδ Γεοργετοων, Τεξας.

ὃνλισκ, Ε., Βλοξηαμ, Μ., ὃνλισκ, Θ., Ενχυιστ, Β., & Ηαρτε, Θ. (2007). Α Νεω ՞λασς οφ

Μοδελς οφ Σπατιαλ Διστριβυτιον. *Εςολογιςαλ Μονογραπης* , 77, 269–284.

Δαμυτη, Θ. (1981). Ποπυλατιον δενσιτψ ανδ βοδψ σιζε ιν μαμμαλς. Νατυρε 290, ππ. 699-703.

Δορνελας, Μ. 2010. Διστυρβανςε ανδ ςηανγε ιν βιοδιερσιτψ.*Πηιλοσοπηιςαλ Τρανσαςτιονς οφ τηε Ροψαλ Σοςιετψ Β: Βιολογιςαλ Σςιενςες* 365, 3719–3727.

Φισηερ, Θ.Α.Δ., Φρανκ, Κ.Τ. & Λεγγεττ, Ω.՞. (2010), Δψναμις μαςροεςολογψ ον εςολογιςαλ τιμε σςαλες. *Γλοβαλ Εςολογψ ανδ Βιογεογραπηψ* , 19: 1-15. δοι:10.1111/ϑ. 1466-8238.2009.00482.ξ

Φρανζμαν, Θ., Βρυση, Μ., Υμεμυρα, Κ., Ραψ, ՞., Βλονδερ, Β. & Ηαρτε, Θ. (2020). Σηιφτινγ μαςροεςολογιςαλ παττερνς, στατις τηεορψ φαιλυρε, ανδ δεμογραπηις δεςλινε ιν α δρουγητ-στρεσσεδ αλπινε πλαντ ςομμυνιτψ. Συβμιττεδ το *Εςοσπηερε*.

Φριεδεν, Β.Ρ. (1972) Ρεστορινγ ωιτη μαξιμυμ λικελιηοοδ ανδ μαξιμυμ εντροπψ. *Θ. Οπτ. Σος. Αμ* . 62, 511–518

Γαστον, Κ. Θ., & Τ. Μ. Βλαςκβυρν, Τ. Μ. (2000). *Παττερν ανδ Προςεσς ιν Μαςροεςολογψ* . Βλαςκωελλ Πυβλισηερς, Λονδον, ΥΚ.

Γηεδινι, Γ., Ωηιτε, Ε. & Μαρσηαλλ, Δ. (2018). Μεταβολις σϛαλινγ ασροσς συϛϛεσσιον: δο ινδιιδυαλ ρατες πρεδιϛτ ϛομμυνιτψ-λεελ ενεργψ υσε;*Φυνϛτιοναλ Εϛολογψ 32* (6). ηττπς://δοι.οργ/10.1111/1365-2435.13103.

Γολαν, Α., Θυδγε, Γ. & Μιλλερ, Δ. (1996) Μαξιμυμ Εντροπψ Εϛονομετριϛς: Ροβυϛτ Εϛτιματιον ωιτη Λιμιτεδ Δατα, Θοην Ωιλεψ.

Γολαν, Α. (2018). *Φουνδατιονς οφ Ινφο-Μετριϛς: Μοδελινγ, Ινφερενϛε, ανδ Ιμπερφεϛτ Ινφορματιον* , Οξφορδ Υνιερσιτψ Πρεσς, Οξφορδ ΥΚ.

Γολδενφελδ, Ν. & Ωοεσε, Ε (2011). Λιφε ας πηψσιϛς: Εολυτιον ας α ϛολλεϛτιε πηενομενον φαρ φρομ εχυιλιβριυμ. *Αννυ. Ρε. δνδενς.Ματτερ Πηψς* . 2:375–99.

Γυλλ, Σ.Φ., Νεωτον, Τ.Θ. (1986) Μαξιμυμ εντροπψ τομογραπηψ. *Αππλ. Οπτ* . 25, 156–160

Ηαρτε, Θ., Ζιλλιο, Τ., δνλισκ Ε. & Σμιτη, Α. (2008). Μαξιμυμ εντροπψ ανδ τηε ϛτατε-αριαβλε αππροαϛη το μαϛροεϛολογψ. *Εϛολογψ 89* (10), ππ. 2700–2711.

Ηαρτε, Θ., Σμιτη, Α. & Στορϛη, Δ. (2009). Βιοδιερσιτψ ϛαλες φρομ πλοτς το βιομες ωιτη α υνιερϛαλ ϛπεϛιεϛ-αρεα ϛυρε. *Εϛολογψ Λεττερς 12* , ππ. 789–797.

Ηαρτε, Θ. (2011). *Μαξιμυμ Εντροπψ ανδ Εϛολογψ: Α Τηεορψ οφ Αβυνδανϛε, Διϛτριβυτιον ανδ Ενεργετιϛς* . Οξφορδ Υνιερσιτψ Πρεσς, Οξφορδ ΥΚ.

Ηαρτε, Θ. Κιτζες, Θ., Νεωμαν, Ε. & Ρομινγερ, Α. (2013). Ταξον ât̂εγοριες ανδ τηε Υνιερϛαλ Σπεϛιεϛ-Αρεα Ρελατιονσηιπ. *Αμεριϛαν Νατυραλιϛτ* 181, ππ. 282-287.

Ηαρτε, Θ. & Νεωμαν, Ε. (2014). Μαξιμυμ εντροπψ ας α φραμεωορκ φορ εϛολογιϛαλ τηεορψ. *Τρενδς ιν Εϛολογψ ανδ Εολυτιον* 29(7), ππ. 384-389.

Ηαρτε, Θ. & Κιτζες, Θ. (2014). Ινφερρινγ ρεγιοναλ-ϛϛαλε ϛπεϛιες διερϛιτψ φρομ ϛμαλλ-πλοτ ϛενϛυϛες. *ΠΛοΣ ONE* , 10(2), ε0117527.

Ηαρτε, Θ., Ρομινγερ, Α. & Ζηανγ, Ψ. (2015). Εξτενδινγ τηε μαξιμυμ εντροπψ τηεορψ οφ εϛολογψ το ηιγηερ ταξονομις λεελς. *Εϛολογψ Λεττερς 18* , ππ. 1068-1077.

Ηαρτε, Θ., Ρομινγερ, Α. & Νεωμαν, Ε. (2017). Μεταβολις Παρτιτιονινγ ασροσς Ινδιιδυαλς ιν Εϛολογιϛαλ δμμυνιτιες, *Γλοβαλ Εϛολογψ ανδ Βιογεογραπηψ 26* (9), 993-997.

Ηιλλ, Θ. Κ., & Ηαμερ. Κ.Ε. (1998). Υϛινγ ϛπεϛιες αβυνδανϛε μοδελς ας ινδιϛατορς οφ ηαβιτατ διϛτυρβανϛε ιν τροπιϛαλ φορεϛτς. *Θουρναλ οφ Αππλιεδ Εϛολογψ* 35, 458–460.

Ηυββελλ, Σ.Π., δνδιτ, Ρ., & Φοϛτερ, Ρ.Β. (2005). Βαρρο δλοραδο Φορεϛτ ênϛυς Πλοτ Δατα. ΥΡΛ ηττπ://ϛτφς.ϛι.εδυ/ωεβατλας/δαταϛετς/βϛι.

Ηυββελλ, Σ.Π., Ρ.Β. Φοϛτερ, Σ.Τ. Ο'Βριεν, Κ.Ε. Ηαρμς, Ρ. δνδιτ, Β. Ωεϛηϛλερ, Σ.Θ. Ωριγητ, & Σ. Λοο δε Λαο. 1999. Λιγητ γαπ διϛτυρβανϛες, ρεϛρυιτμεντ λιμιτατιον, ανδ τρεε διερϛιτψ ιν α νεοτροπιϛαλ φορεϛτ. Σϛιενϛε 283: 554-557.

Θαψνες, Ε.Τ. (1957). Ινφορματιον τηεορψ ανδ ϛτατιϛτιϛαλ μεϛηανιϛς.*Πηψς. Ρε. 106* , ππ. 620-643

Θαψνες, Ε.Τ. (1982). Ον τηε ρατιοναλε οφ μαξιμυμ εντροπψ μετηοδς.*Προς. Ινϛτ. Ελες. Ελεϛτρον. Ενγ. 70* , ππ. 939–952.

Θενκινς, Δ. Γ. (2015). Εϛτιματινγ εϛολογιϛαλ προδυϛτιον φρομ βιομασς.*Εχοσπηερε 6* (4), ππ. 49-56.

Κεμπτον, Ρ. Α. & Ταψλορ, Λ. Ρ. (1974). Λογ-ϛεριες ανδ λογ-νορμαλ παραμετερς ας διερϛιτψ δισϛριμιναντς φορ τηε Λεπιδοπτερα. *Θουρναλ οφ Ανιμαλ Εϛολογψ 43* , ππ. 381-399.

Κιρϛηενερ, Θ. Ω. & Ωειλ, Α. (1998). Νο φραϛταλς ιν φοϛϛιλ εξτινϛτιον ϛτατιϛτιϛς. *Νατυρε* 395, ππ. 337–338.

Κιτζες, Θ. & Σηιρλεψ, Ρ. (2016). Εϛτιματινγ βιοδιερσιτψ ιμπαϛτς ωιτηουτ φιελδ συρεψς: Α

ςασε στυδψ ιν νορτηερν Βορνεο. *Αμβιο* , 45, ππ. 110–119.

Κιτζες, Θ. & Ωιλβερ, Μ. (2016). Μαςροεςο: Ρεπροδυςιβλε εςολογιςαλ παττερν αναλψσις ιν Πψτηον. *Εςογραπηψ 39* (4), ππ.361-367.

Κυνιν, Ω., Ηαρτε, Θ., Ηε, Φ., Ηυι, ̊., Θοβε, Τ., Οστλινγ, Α., Πολςε, ̊., Σιζλινγ, Α., Σμιτη, Α. Β., Σμιτη, Κ., Σμαρτ, Σ., Στορςη, Δ., Τθορε, Ε., Υγλανδ, Κ., Υλριςη, Ω., & ἄρμα, ̋. (2018). Υπσςαλινγ βιοδιερσιτψ: εστιματινγ τηε σπεςιεσ–αρεα ρελατιονσηιπ φρομ σμαλλ σαμπλες.*Εςολογιςαλ Μονογραπης* 88 (2), 170-187.

Μακαρεια, Α., Γορσηκο, ̋., & Λι, Β. (2004). Οντογενετις γροωτη: μοδελς ανδ τηεορψ. Εςολογιςαλ Μοδελλινγ 176 (2004) 15–26

Μαρβα, Ν., Δυαρτε ̊. & Αγυστι, Σ. (2007). Αλλομετρις σςαλινγ οφ πλαντ λιφε ηιστορψ. *ΠΝΑΣ 104* (40), ππ.15777-15780.

Μεσηυλαμ, Λ., Γαυτηιερ, Θ., Βροδψ, ̊., Τανκ, Δ. & Βιαλεκ, Ω. (2017). δλλεστιε βεηαιορ οφ πλαςε ανδ νον-πλαςε νευρονς ιν τηε ηιπποςαμπαλ νετωορκ. *Νευρον* , 96:5. αρΞι:1612.089351 [χ-βιο.Ν̊]

Μορα, Τ., Ωαλςζακ, Α., Βιαλεκ Ω. & ἄλλαν, ̊. (2010). Μαξιμυμ εντροπψ μοδελς φορ αντιβοδψ διερσιτψ, *ΠΝΑΣ* , 107:12, 5405–5410.

Νεωμαν, Ε.Α. (2019). Διστυρβανςε Εςολογψ ιν τηε Αντηροποςενε.*Φρον τ. Εςολ. Εολ.* , 7, 147.

Νεωμαν, Ε.Α., Ωιλβερ, Μ., Μοριτζ, Μ., Φαλκ, Δ., ΜςΚενζιε, Δ. & Ηαρτε, Θ. (2020). Διστυρβανςε μαςροεςολογψ: α ςομπαρατιε στυδψ οφ ςομμυνιτψ στρυςτυρε μετριςς ιν α ηιγη σεεριτψ διστυρβανςε ρεγιμε.*Εςοσπηερε* 11(1). ηττπς://δοι.οργ/10.1002/εςσ2.3022

Νικλας, Κ. (2007). Σιζινγ υπ λιφε ανδ δεατη. *ΠΝΑΣ 104* (40), ππ. 15589-15590.

Ραβοσκψ, Δ.Λ. (2013) Διερσιτψ-δεπενδενςε, εςολογιςαλ σπεςιατιον, ανδ τηε ρολε οφ ςομπετιτιον ιν μαςροεολυτιον. *Αννˆ. Ρε. Εςολ. Εολ* . Σψστ. 44

Ρομινγερ, Α., Γοοδμαν, Κ., Λιμ, Θ., Αρμστρονγ, Ε., Βεςκινγ, Λ., Βεννεττ, Γ.., Βρεωερ, Μ., δτορας, Δ., Εωινγ, ̊., ηαρτε, Θ., Μαρτινεζ, Ν., ΟΤραδψ, Π., Περςψ, Δ., Πριςε, Δ., Ροδεριςκ, Γ., Σηαω, Κ., ἄλδοινος, Γρυνδερ, Δ., & Γιλλεσπιε, Ρ. (2015). δμμυνιτψ ασσεμβλψ ον ισολατεδ ισλανδς: μαςροεςολογψ μεετς εολυτιον, *Γλοβαλ Εςολογψ ανδ Βιογεογραπηψ* , ΔΟΙ: 10.1111/γεβ.12341.

Ρομινγερ, Α. Θ., & Μεροω, ̊. (2016). μετεΡ: Αν Ρ πασκαγε φορ τεστινγ τηε μαξιμυμ εντροπψ τηεορψ οφ εςολογψ. Μετηοδς ιν Εςολογψ ανδ Εολυτιον, 8, 241–247.

Ροσενζωειγ, Μ. Λ. 1995. *Σπεςιες Διερσιτψ ιν Τιμε ανδ Σπαςε* . ἀμβριδγε Υνιερσιτψ Πρεσς, ἀμβριδγε, ΜΑ, ΥΣΑ.

Ρουσσε, ̋. (2010) Δατα φινγερπριντινγ ωιτη σιμιλαριτψ διγεστς. Ιν Αδανςες ιν Διγιταλ Φορενσιςς ΄Ι (ἠοω, Κ-Π. ανδ Σηενοι, Σ., εδς), ππ. 207–226, Σπρινγερ

Σηαννον, ̊. (1948). Α ματηεματιςαλ τηεορψ οφ ςομμυνιςατιον. Βελλ Σψστεμ Τεςηνιςαλ Θουρναλ 27:379–423.

Σκιλλινγ, Θ. (1984) Τηεορψ οφ μαξιμυμ εντροπψ ιμαγε ρεςονστρυςτιον. Ιν Μαξιμυμ Εντροπψ ανδ Βαψεσιαν Μετηοδς ιν Αππλιεδ Στατιστιςς (Θυστιςε, Θ.Η., εδ.), ππ. 156–178, ἀμβριδγε Υνιερσιτψ Πρεσς

Σμιτη, Β. Τ., Μςδρμαςκ, Θ., ῦερο, Α., Ηιςκερσον, Μ., λειξο, Α., ἄδενα, ̊., Περεζ-εμαν, Θ., Βυρνεψ, ̊., Ξιε, Ξ., Ηαρεψ, Μ., Φαιρςλοτη, Β., Γλενν, Τ., Δερρψβερρψ, Ε., Πρεθεαν, Θ., Φιελδς, Σ. & Βρυμφιελδ, Ρ. (2014). Τηε δριερς οφ τροπιςαλ σπεςιατιον. Νατυρε 515: 406-409.

Στεινβαςη, Π., Ιονεσςυ, Ρ. & Ματτηεως, ̊. (2002). Αναλψσις οφ κινετιςς υσινγ α ηψβριδ μαξιμυμεντροπψ/νονλινεαρ-λεαστ-σχυαρες μετηοδ: αππλιςατιον το προτειν φολδινγ. *Βιοπηψσιςαλ Θουρνα*λ 82(4): 2244-2255.

Συππ, Σ.Ρ., Ξιαο, Ξ., Ερνεστ, Σ. & Ωηιτε, Ε. (2012). Αν εξπεριμενταλ τεστ οφ τηε ρεσπονσε οφ μαςροεςολογιςαλ παττερνς το αλτερεδ σπεςιες ιντεραςτιονς. *Εςολογψ 93, ππ.* 2505-2511.

Τερ Στεεγε, Η., Πιτμαν, Ν., Σαβατιερ, Δ., Βαραλοτο, ̃., Σαλομão, R., Guevara, J., Phillips, O., Castilho, C., et al. (2013). Hyperdominance in the Amazonian tree flora. *Science 342* , pp. 325-333.

Turner, M. G. 2010. Disturbance and landscape dynamics in a changing world 1. *Ecology* 91, 2833–2849.

Ulrich, W., Ollik, M., Ugland, K. (2010). A meta-analysis of species abundance distributions. *Oikos* 119: 1149 – 1155.

von Bertalanffy, L. (1957). Quantitative laws in metabolism and growth. *Q. Rev. Biol. 32* , pp. 217–231.

Weiser, M., Michaletz, S., Buzzard, V., Deng, Y., He, Z., Shen, L., Enquist, B., Wiade, R., Zhou, J. & Kaspari, M. (2018). Toward a theory for diversity gradients: the abundance–adaptation

Hypothesis, *Ecography* 41: 251-264.

West, G., Brown, J. & Enquist, B. (2001). A general model for ontogenic growth. *Nature 413* , pp. 628-631.

White, E.P., Thibault, K. & Xiao, X. (2012). Characterizing species abundance distributions across taxa and ecosystems using a simple maximum entropy model. *Ecology 93* , pp. 1772–1778

Xiao, X., McGlinn, D. & White, E. (2015). A strong test of the Maximum Entropy Theory of Ecology. *The American Naturalist 185* (3), e-article DOI: 10.1086/679576

Step	Known	Derived from known
Before the perturbation	**Before the perturbation**	**Before the perturbation**
1. In the steady state past, the static structure function is derived from static state variables; this step generates Eq. 3.	$\{X_{\text{past}}\}$; $\left\{\frac{dX_{\text{past}}}{dt}\right\}=0$; $\lambda_{j,\text{past}}=0$ $(j=3,4,5)$	$\lambda_{1,\text{past}}$; $\lambda_{2,\text{past}}$; R_{past}
Initializing the system right after the perturbation is imposed at t = 0	**Initializing the system right after the perturbation is imposed at t = 0**	**Initializing the system right after the perturbation is imposed at t = 0**
2. A perturbation is now imposed, expressed by a change in one or more of the parameters, $\{c\}$, in the transition functions, $k(\{X\},\{c\})$. The initial time derivatives of the state variables are calculated from Eqs. 21-23.	$\{X_0\}=\{X_{\text{past}}\}$; $\lambda_{j,0}=\lambda_{j,\text{past}}$; $R_0=R_{\text{past}}$; perturbed transition functions	$\{\frac{dX_0}{dt}\}\neq 0$
After the system is initialized to the Perturbation	**After the system is initialized to the Perturbation**	**After the system is initialized to the Perturbation**
3. The state variables are updated using their time derivatives using Eq. 20.	$\{X_0\}$; $\{\frac{dX_0}{dt}\}$	$\{X_1\}$
4. The transition functions are updated by substituting updated state variables.	$\{k(\{X_0\},\{c_0\})\}$	$\{k(\{X_1\},\{c_1\})\}$
5. The time derivatives of the state variables are up-dated using Eqs. 21-23.	$\{k(\{X_1\},\{c_1\})\}$; R_0	$\{\frac{dX_1}{dt}\}$
6. The structure function is updated from the constraints derived above using Eqs. 14-18.	$\{X_1\}$;$\{\frac{dX_1}{dt}\}$; $\{k(\{X_1\},\{c_1\})\}$	$\lambda_{1,1}$, .., $\lambda_{5,1}$, R_1

Step	Known	Derived from known
Subsequent steps repeat steps 3-6. With each update of the structure function, the updated effects of the perturbation on abundance and metabolic rate distributions can be derived.	**Subsequent steps repeat steps 3-6. With each update of the structure function, the updated effects of the perturbation on abundance and metabolic rate distributions can be derived.**	**Subsequent steps repeat steps 3-6. With each update of the structure function, the updated effects of the perturbation on abundance and metabolic rate distributions can be derived.**

Table 1. Inference dynamics. An iterative process for solving the dynamic state variable equations. Time is labeled with the subscript$i$. The notation $\{X_i\}$, is shorthand for the set of state variables, S_i ,N_i , andE_i ;$\{\mathrm{d}X_i/\mathrm{d}t\}$ is shorthand for the set of their time derivatives; and $\{k\ (\{\mathrm{X}_i\}, \{c_{\ i}\})\}$ is shorthand for the set of dynamic transition functions, f , h , and q .

E

Parameter	Value
b_0	0.2
d_0	0.2
m_0	500
w_0	1.0
w_{10}	0.4096
E_{c}	2x10^7
$\mu = S_{\mathrm{meta}}^{-1} ln(\frac{1}{\beta_{\mathrm{meta}}})$	0.0219
State Variables	
S	320
N	230,000
E	2.04 x 10^7

Table 2. Parameter values for the transition functions and state-variables in a BCI-like forest ecosystem in which diversification is driven solely by immigration. The rationale for the parameter values is given in SI-E.

	$m_0 = 5000$	$d_0 = 0.20.25$	$w_0 = 1.00.95$	$\mu = 0.02190.024$ $m_0 = 500200$ $d_0 = 0.20.235$ $w_0 = 1.00.99$
Figure	5a, 5b	5c, 5d	5e, 5f	5g, 5h
State variables and their rates of change used for constraints	State variables and their rates of change used for constraints	State variables and their rates of change used for constraints	State variables and their rates of change used for constraints	State variables and their rates of change used for constraints
S	314.2	319.6	320.8	314.9
N	217962	144430	262537	166984
E	2.0380 x 10^7	1.7331 x 10^7	1.8280 x 10^7	1.7822 x 10^7
$\mathrm{d}S/\mathrm{d}t$	-0.242	-0.009	0.0246	-0.196
$\mathrm{d}N/\mathrm{d}t$	-418	-1052	2350	-758
$\mathrm{d}E/\mathrm{d}t$	-4349	-112262	-48162	-88709

	$m_0 = 5000$	$d_0 = 0.20.25$	$w_0 = 1.00.95$	$\mu = 0.02190.024$ $m_0 = 500200$ $d_0 = 0.20.235$ $w_0 = 1.00.99$
Lagrange multipliers	Lagrange multipliers	Lagrange multipliers	Lagrange multipliers	Lagrange multipliers
λ_1	0.00047481	0.0026949	-0.0059150	0.0015918
λ_2	0.000014104	7.8932 x 10^{-6}	0.000047504	0.000011608
λ_3	0.10275	0.19247	0.46754	0.18211
λ_4	-0.000028926	-0.00023261	0.00040369	-0.00013171
λ_5	0.0025553	-0.0091482	-0.22996	-0.0032439

Table 3. Perturbations, constraints, and resulting Lagrange Multipliers used to generate Figures 5a-5h. The text describes how the constraints are derived.

Figure Captions.

Figure 1. The architecture of DynaMETE. A. Selected mechanisms are incorporated into transition functions. B. The time derivatives of state variables update the state variables. C. The transition functions, which depend upon the state variables are updated. D. Updated state variables and transition functions are averaged over the prior (time t) structure function to update the time derivatives of the state variables. E. Under updated constraints and transition functions (dashed box), MaxEnt updates the structure function. F. The macroecological metrics are updated from the updated structure function. G. Steps B-F are iterated.

Figure 2. Comparison of up- and down-scaled species richness using METE and DynaMETE, starting with identical species richness and abundance at the middle scale shown. The values of N , a proxy for area, span a scale range of 2^7. Transition function parameters and$S$ and N values for the middle scale are from Table 2; at larger or smaller scales $E_{\ c}$ and$m_{\ 0}$ are assumed to scale linearly with area and the other parameters are held constant.

Figure 3. Responses of state variables to perturbations simulated from Eqs. 38-40: a. reduction of immigration rate, $m_{\ 0}$; b. increase in death rate, $d_{\ 0}$; c. reduction in growth rate, ω_0; d. increase in the death rate and reduction in the immigration and ontogenic growth rates. The inset in 3d shows the state variable trajectories from 1985-2015 in the BCI 50 ha tropical forest plot. The censuses include trees with dbh$>$ 1 cm . Data from Condit (2019); Hubbell et al., (2005). The inset assumes that the metabolic rate of individuals scales linearly with basal area.

Figure 4. Predicted recovery of state variables to their steady state values in Table 1, as predicted from Eqs. 38-40, with steady state parameters and each initial state variable equal to 80% of its steady state value. The monotonic rise in S to steady state, along with the sizeable overshoot and then damped oscillation in N , and the smaller overshoot and then damped oscillation in E occur for a wide range of initially depleted state variables, steady state state variables, and parameter choices.

Figure 5. The effect of perturbations on the species abundance distribution (SAD) and the distribution of metabolic rates over individuals (MRDI). The relevant perturbation is in each plot's title. Insets in Figs. 5g and 5h show BCI data (see caption to Fig. 3).

Figure 1.

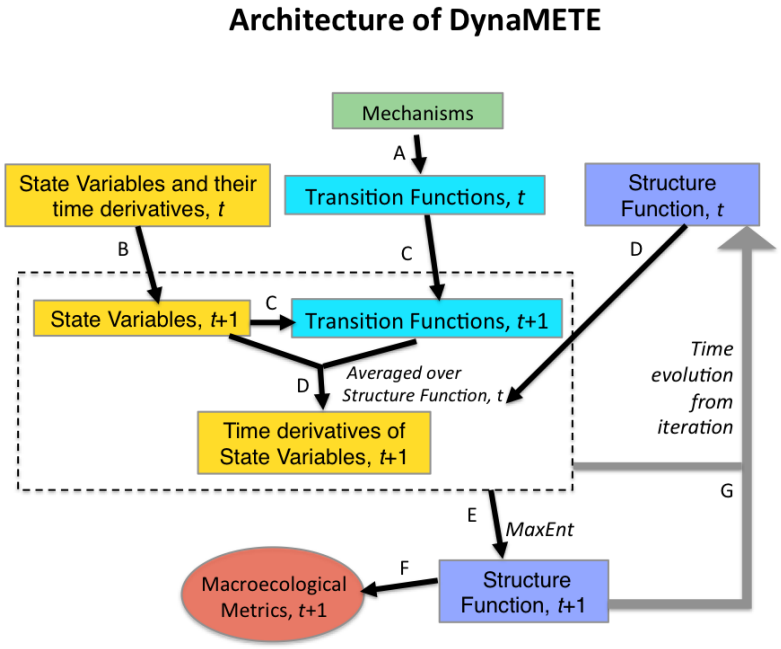


Figure 2.

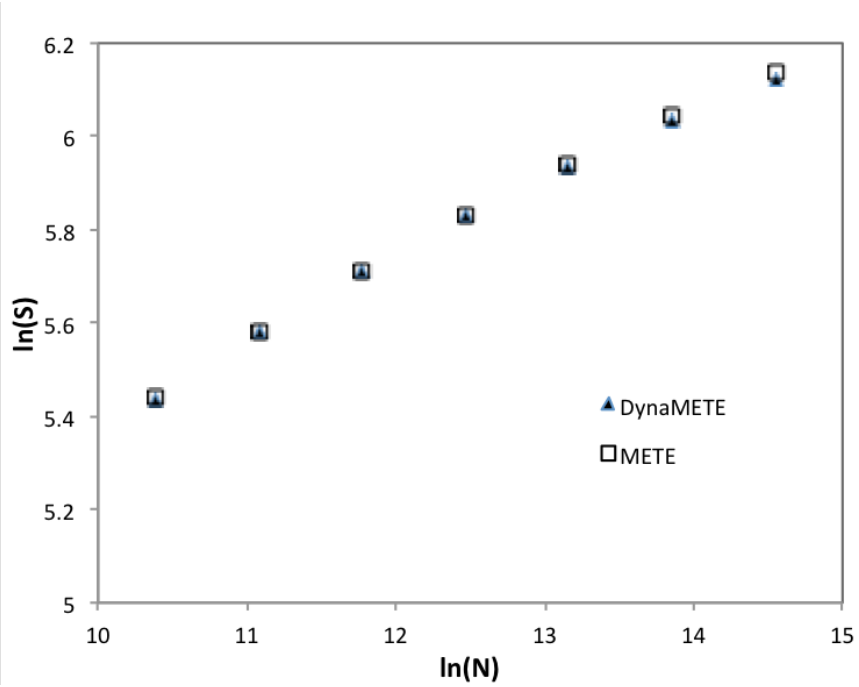


Figure 3a.

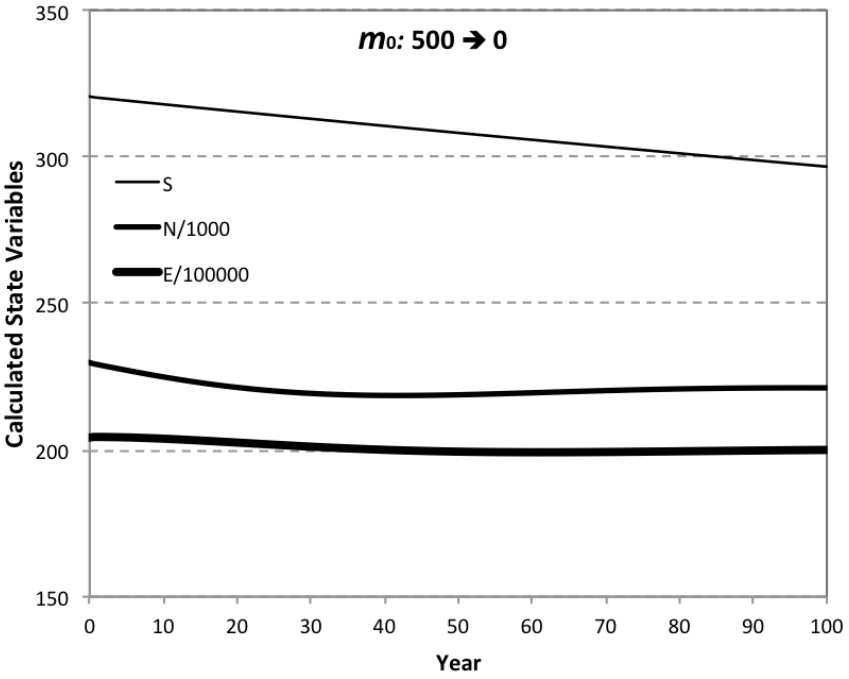


Figure 3b.

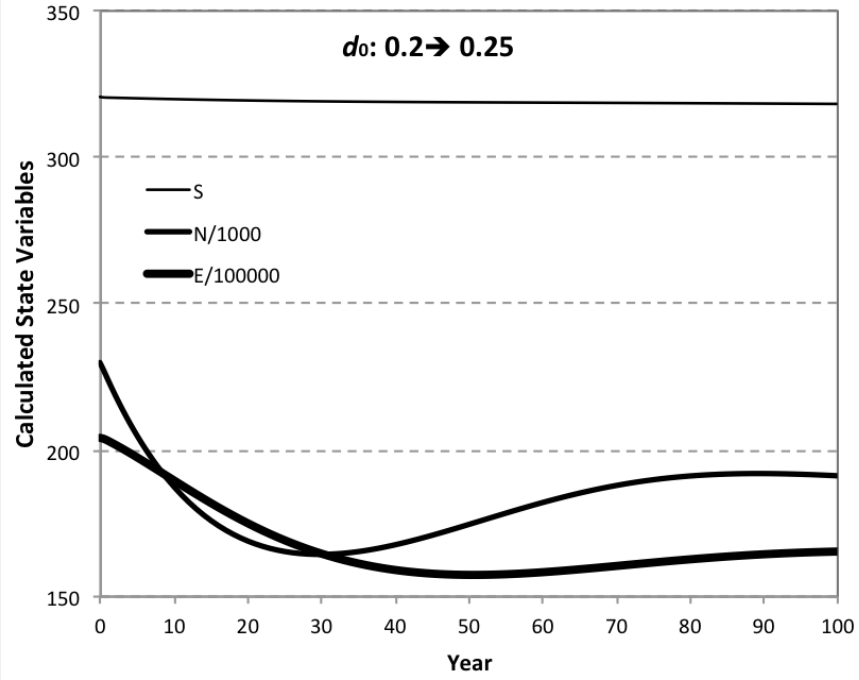


Figure 3c.

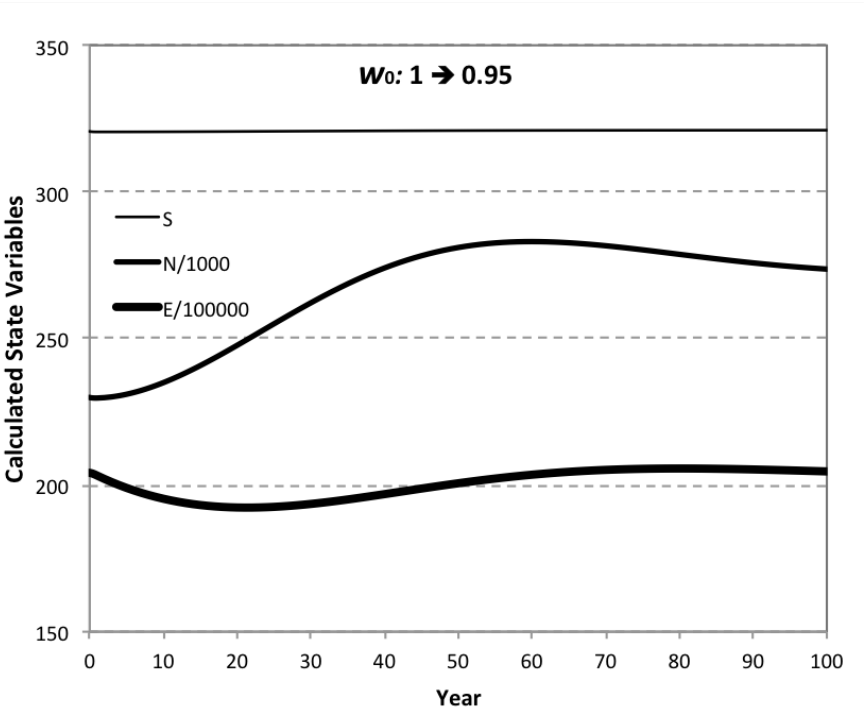


Figure 3d.

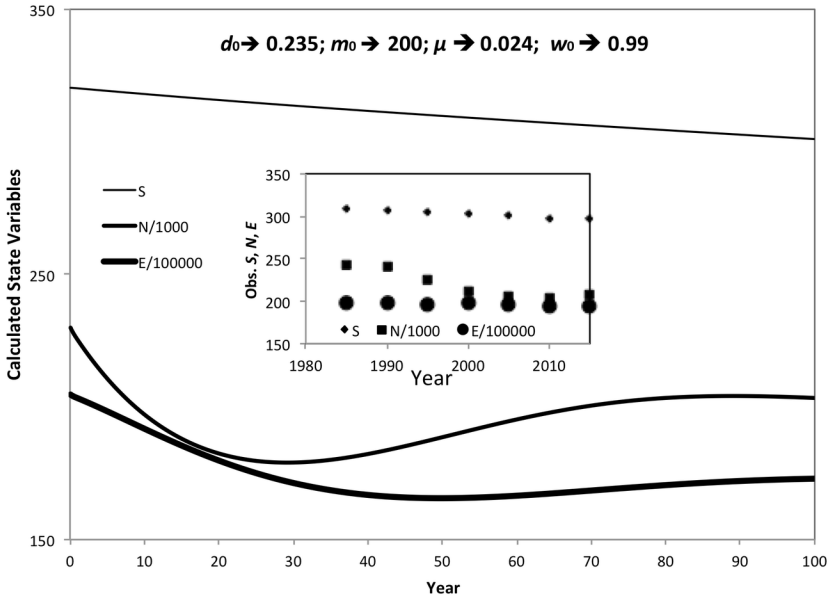


Figure 4.

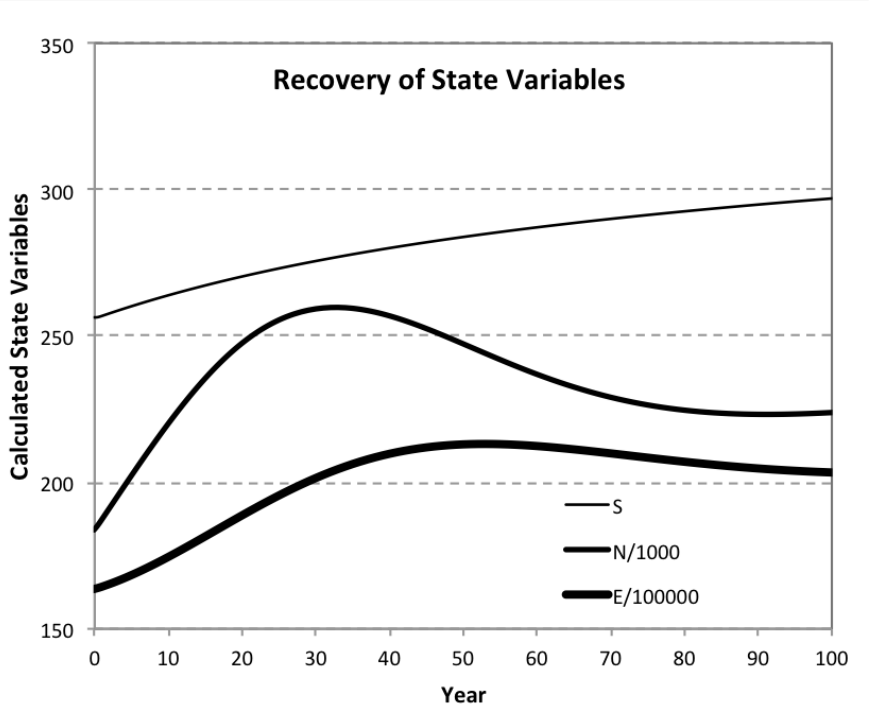


Figure 5a.

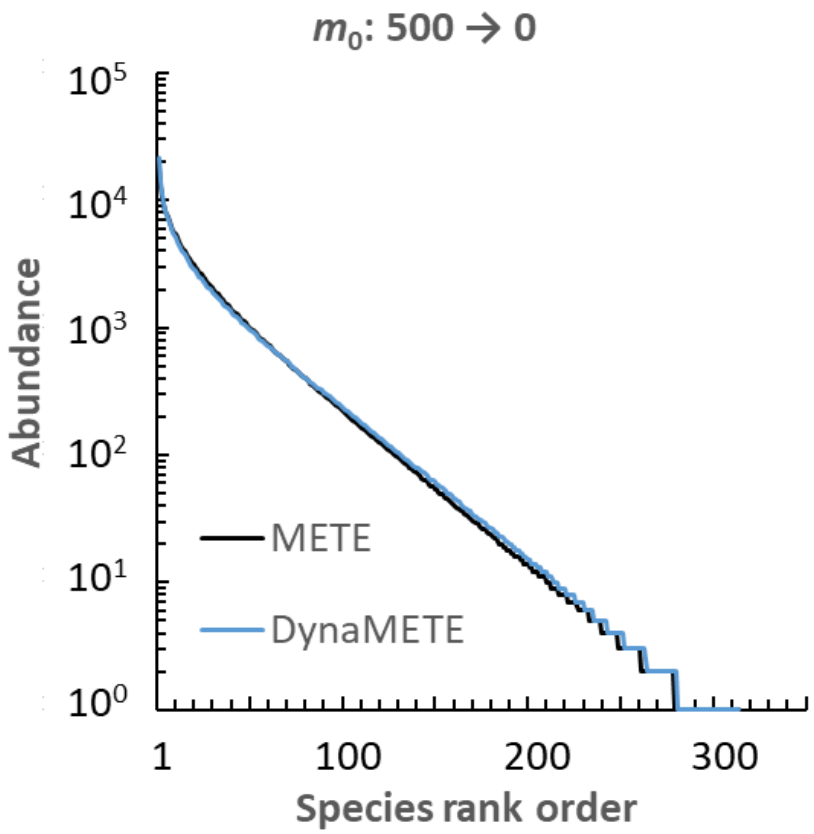


Figure 5b

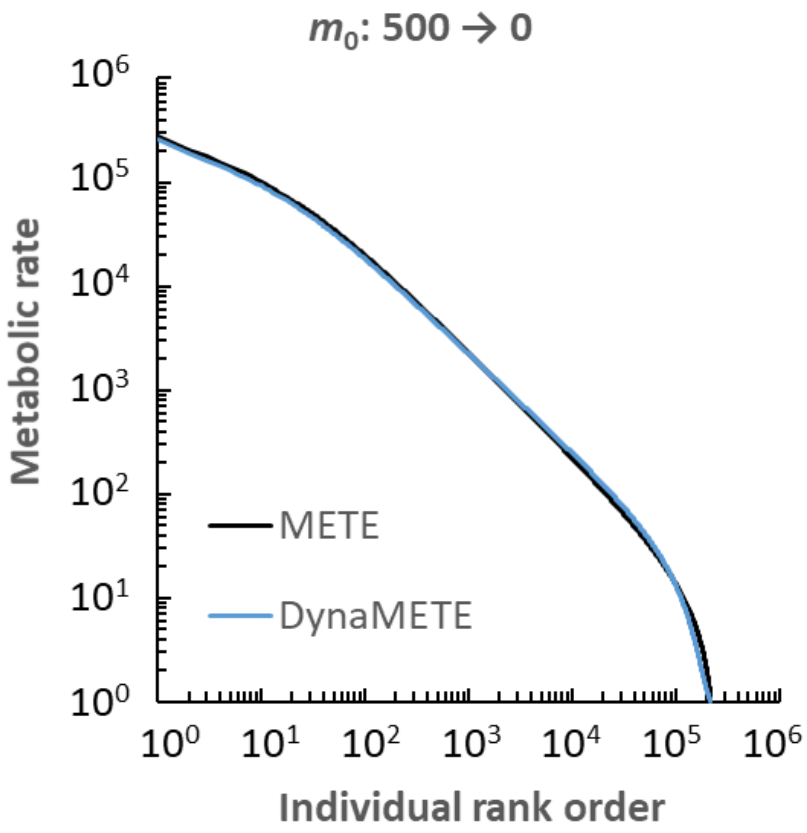


Figure 5c.

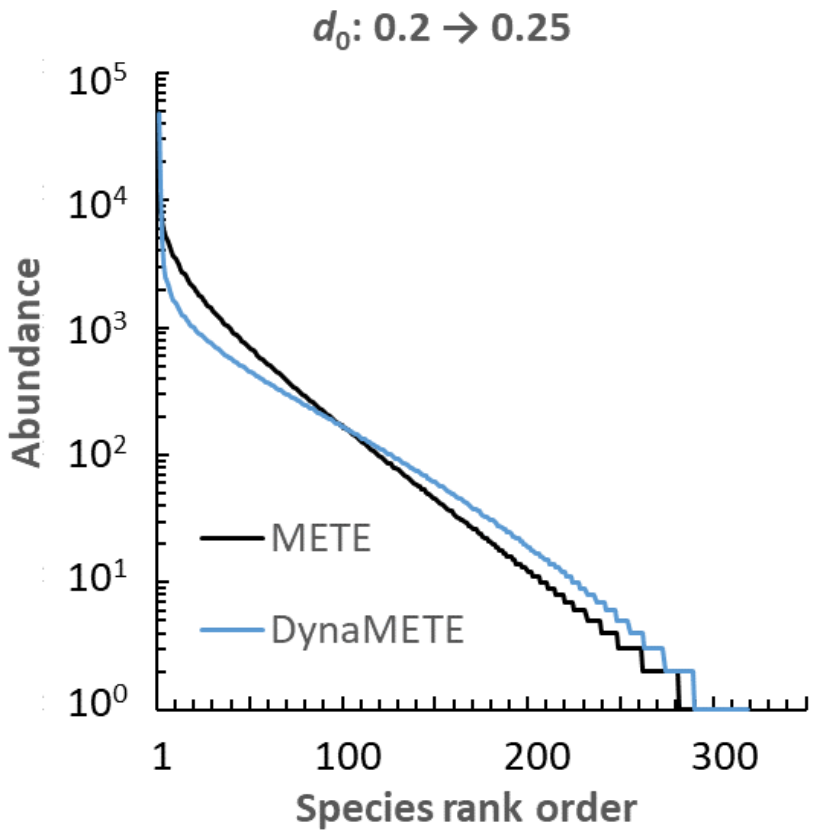


Figure 5d.

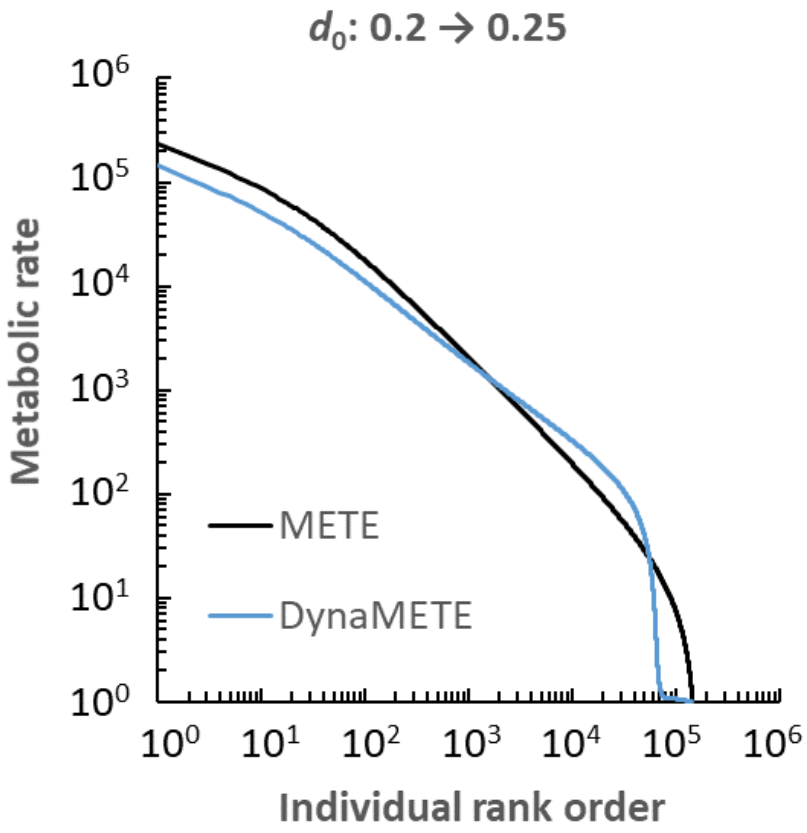


Figure 5e.

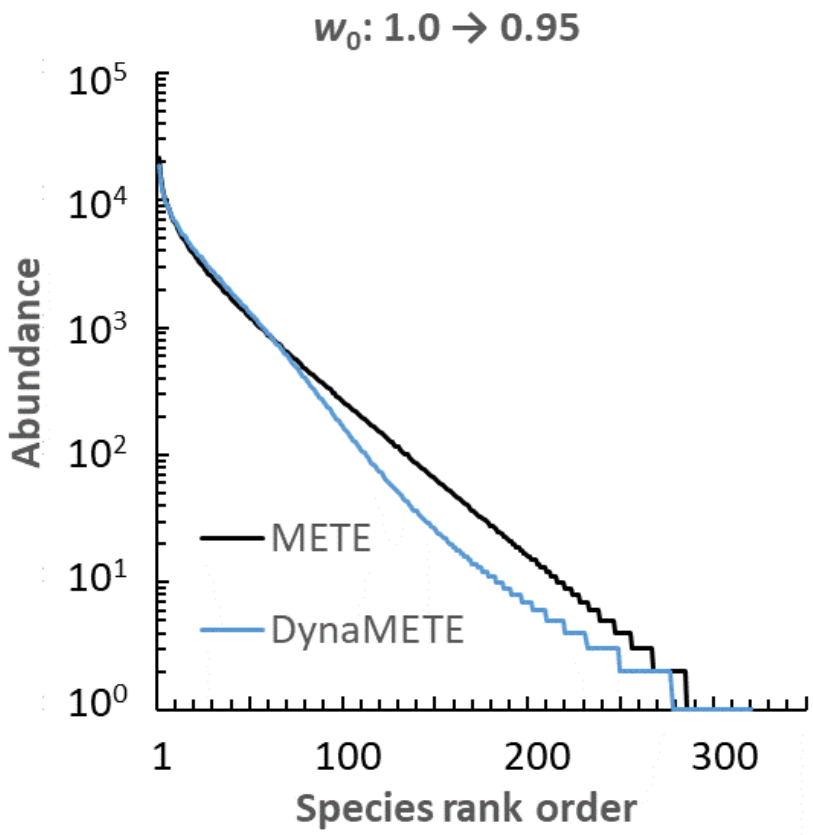


Figure 5f.

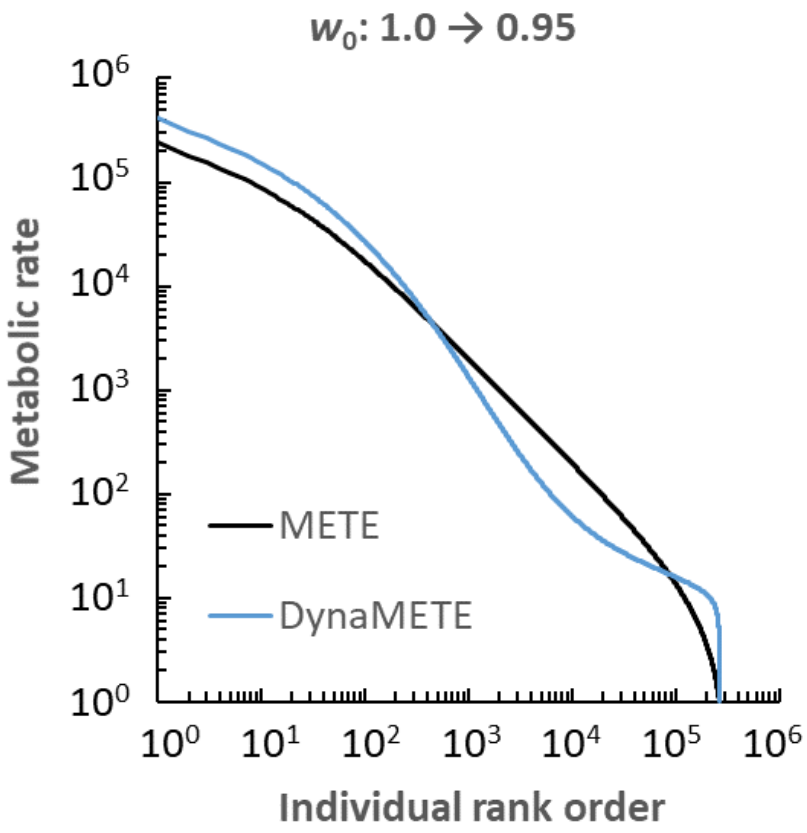


Figure 5g.

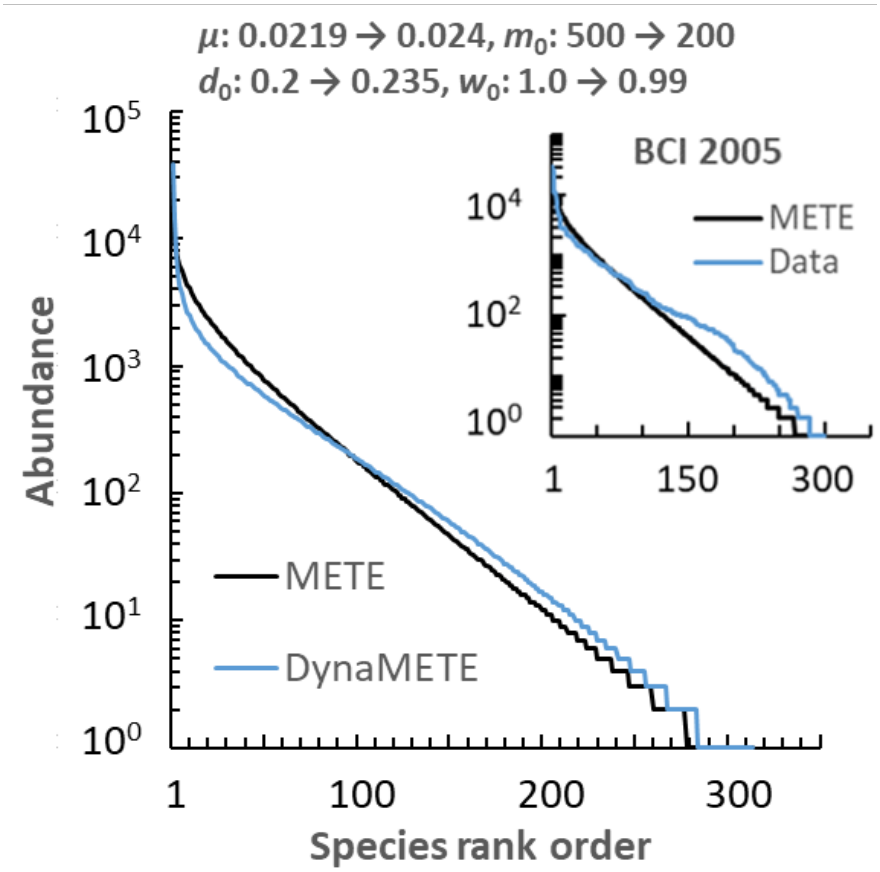
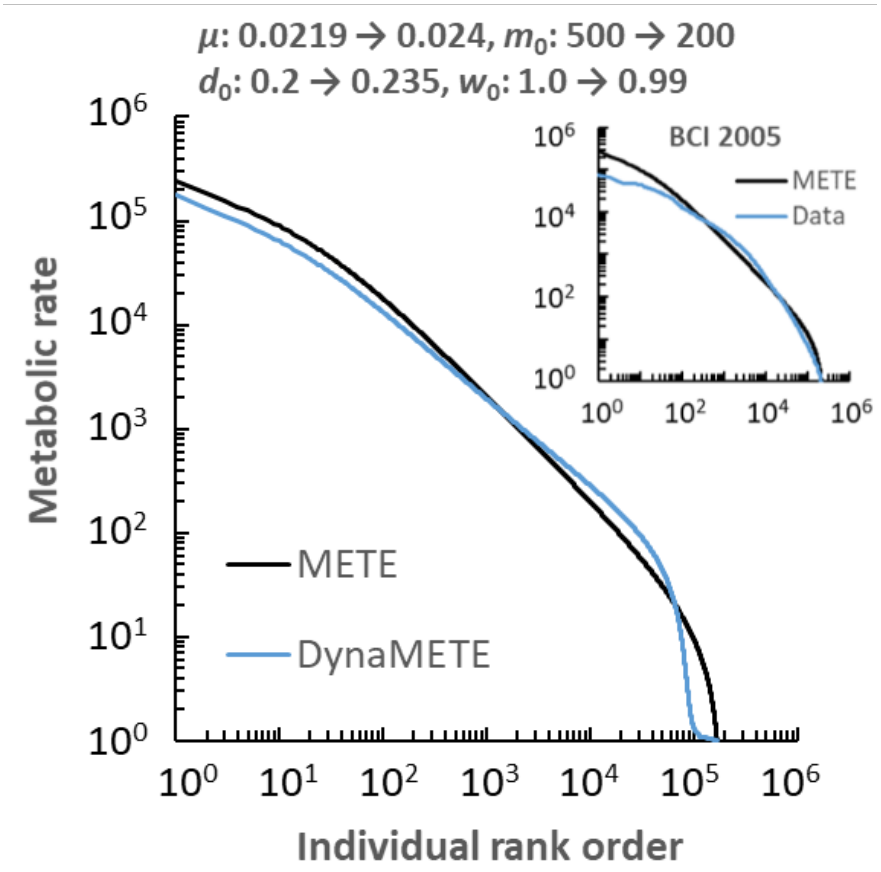


Figure 5h.



Hosted file

Graphical Abstract_EL_DynaMETE.pdf available at https://authorea.com/users/344421/articles/484965-dynamete-a-hybrid-maxent-plus-mechanism-theory-of-dynamic-macroecology