



Porównawcza ocena programów analizy żywotności populacji (PVA) w rankingu scenariuszy przekształceń krajobrazu

A comparative assessment of PVA software packages applied to rank the landscape management scenarios

Kamila W. Franz^{1, 2}  Jerzy Romanowski¹  Karin Johst²  Volker Grimm^{2, 3} 

¹Uniwersytet Kardynała Wyszyńskiego
Instytut Nauk Biologicznych
ul. Wóycickiego 1/3, 01-938 Warszawa

²Helmholtz Centre for Environmental Research – UFZ
Department of Ecological Modelling
Permoserstraße 15, 04318 Leipzig, Germany

³University of Potsdam
Institute for Biochemistry and Biology
Am Mühlenberg 3, 14476 Potsdam, Germany

kamila.w.franz@gmail.com • j.romanowski@uksw.edu.pl • karin.johst@ufz.de • volker.grimm@ufz.de

Zarys treści. Jednym z głównych narzędzi stosowanych przy podejmowaniu decyzji w ochronie przyrody jest analiza żywotności populacji (*Population Viability Analysis*, PVA). Dostępne programy PVA znacznie różnią się liczbą wymaganych szczegółowych danych demograficznych i siedliskowych oraz założeniami dotyczącymi dynamiki populacji. Dlatego przeprowadziliśmy analizę porównawczą różnych programów PVA opierającą się na rankingu scenariuszy zagospodarowania krajobrazu i ich wpływu na populację ropuchy paskówki *Bufo calamita* w centralnej Polsce. Wykorzystaliśmy alternatywne scenariusze zagospodarowania doliny Wisły i programy reprezentujące różne podejścia do analizy żywotności populacji: modele siedliskowe i modele dynamiki metapopulacji (RAMAS GIS, VORTEX, META-X i LARCH). Rankingi scenariuszy, uzyskane w modelach siedliskowych na podstawie pojemności siedliska były jednakowe, różniły się jednak oceną struktury badanej metapopulacji paskówki. Analiza wyników wykazała różnice w wartościach różnych miar żywotności metapopulacji paskówki, potwierdzając, że absolutne wartości generowane przez pojedynczy model powinny być traktowane ze szczególną ostrożnością. Pomimo tych różnic, kolejność scenariuszy w rankingu była jednakowa we wszystkich modelach dynamiki metapopulacji i nie wykazywała wrażliwości na błędy wartości poszczególnych parametrów. Ocena wyników wszystkich modeli pozwala stwierdzić, iż ranking scenariuszy jest metodą wysoce skuteczną. Przyszli użytkownicy PVA powinni świadomie decydować o użyciu co najmniej dwóch programów, a wnioski oparte na wynikach więcej niż jednego modelu powinny mieć większą wartość przy podejmowaniu decyzji.

Słowa kluczowe: analiza żywotności populacji, Dolina Wisły, scenariusze przekształceń krajobrazu, modele metapopulacyjne, modele siedliskowe, ropucha paskówka.

Keywords: *population viability analysis, Vistula valley, landscape management scenarios, metapopulation models, habitat models, natterjack toad.*

Wstęp

Czynniki antropogeniczne mają znaczący wpływ na wymieranie gatunków, dlatego głównymi celami ochrony przyrody jest określenie, które gatunki są zagrożone i jakie kluczowe czynniki mają na to wpływ, oraz opracowanie strategii pozwalających zapobiec wymiera-

niu gatunków (Dobson et al., 1997; Sala et al., 2000). Ze względu na skalę i tempo wymierania niezwykle ważne zastosowanie mają metody, które ułatwiają podejmowanie decyzji. Głównymi narzędziami stosowanymi w tym celu w ochronie przyrody są modele siedliskowe (*habitat models*) oraz analiza żywotności populacji (*population viability analysis, PVA*) (Beissinger i McCullough, 2002).

Modele siedliskowe służą do wyznaczenia rozmieszczenia osobników na podstawie cech siedliska (Bruinderink et al., 2003; Cabeza, 2003; Opdam et al., 2003; Akçakaya et al., 2004a). Opierają się one na statystycznych korelacjach między cechami siedliska a obecnością lub brakiem danego gatunku. Ten typ modelu jest również szeroko stosowany do przewidywania zmian w rozmieszczeniu gatunków w odpowiedzi na zmiany klimatu, dlatego często określa się je jako modele dystrybucji gatunków (*species distribution modelling*, np. Elith i Leathwick, 2009) lub modele nisz klimatycznych (*climate envelope models*, Hijmans i Graham, 2006). Powszechnym ograniczeniem tych modeli jest ignorowanie dynamicznych procesów zachodzących w populacji.

Najczęściej modele siedliskowe są statyczne, tzn. zakładają niezmiennie warunki środowiska. Jednak, poprzez możliwość wykorzystania systemów informacji geograficznej (*Geographic Information System, GIS*) umożliwiają one zintegrowanie danych np. o rozmieszczeniu gatunku z mapami projektów zagospodarowania przestrzennego. Stopień złożoności znacząco wpływa na możliwość zastosowania danego modelu. Zdarza się, że modele siedliskowe, wymagające dużej ilości wysokiej jakości informacji, okazują się niemożliwe do zastosowania w praktyce. Z kolei proste modele, oparte na subiektywnych ocenach i wiedzy miejscowych ekspertów, są dużo łatwiejsze do zaadaptowania do nowych obszarów lub do projektów w większej skali przestrzennej oraz sytuacji, w których zebranie dodatkowych danych empirycznych wiązałoby się z dużymi kosztami (Brainerd et al., 2007).

Analiza żywotności populacji to zbiór metod, które wykorzystują symulacje komputerowe pozwalające oszacować stopień zagrożenia wyginięciem metapopulacji na podstawie jej cech charakterystycznych w warunkach rzeczywistych lub planowanych w przyszłości (Boyce, 1992; Burgman et al., 1993; Akçakaya i Sjögren-Gulve, 2000; Reed et al., 2002). Modele stosowane w analizie żywotności populacji różnią się liczbą uwzględnianych procesów i podejściem teoretycznym, na którym są oparte. Można tutaj wyróżnić dwie obszerne kategorie: stochastyczne modele metapopulacyjne (*stochastic patch occupancy models, SPOM*) i modele dynamiki lokalnej populacji (*population-based stochastic simulation models* lub *structured population models*) (Franz, 2011; Franz et al., 2011). Różne stopnie skomplikowania odzwierciedlają kompromisy jakich trzeba dokonać pomiędzy prostotą a realizmem modelu. Na przykład, modele dynamiki lokalnej populacji często zawierają szczegółowe odwzorowanie struktury populacji a nawet zachowania poszczególnych osobników, co może zwiększyć realizm i siłę przewidywania danego modelu. Niestety, modele te nierzadko wymagają obszernych danych, które w konkretnych sytuacjach są niedostępne. W odróżnieniu od nich w stochastycznych modelach metapopulacyjnych, dynamika lokalnych populacji przedstawiona jest w sposób znacznie uproszczony (tzn. populacja występuje lub nie występuje na danym płacie siedliska) co pozwala na skoncentrowanie się na wpływie procesów zachodzących pomiędzy populacjami (Grimm et al., 2004). Kwestia, w jakich warunkach takie uproszczone podejście jest bardziej wydajne bez jednoczesnej utraty skuteczności przewidywania, pozostaje otwarta.

Zastosowanie analizy żywotności populacji pozwala na wypracowanie odpowiednich strategii ochrony zagrożonych gatunków dając ilościową i obiektywną ocenę sytuacji (Lin-

denmayer et al., 1993; Brook et al., 2000). Metoda ta pozwala również ocenić straty, jakie będą poniesione przy zastosowaniu alternatywnych strategii oraz zmniejszyć wpływ na podejmowanie decyzji subiektywnych opinii przyrodników o badanych przez nich gatunkach (Clark et al., 1991; Lindenmayer et al., 1995). Dlatego też analiza żywotności populacji stanowi kluczowy komponent wielu programów aktywnej ochrony gatunku (Mace i Lande, 1991; Possingham et al., 1993; Akçakaya et al., 2004b).

Wśród modeli stosowanych we wspomaganie podejmowania decyzji w ochronie przyrody wyróżnić można zarówno gotowe programy jak i modele tworzone od podstaw w różnych językach programowania. Niemożliwe jest jednak tworzenie nowych modeli dla każdej zagrożonej populacji, dlatego w badaniach mających praktyczne zastosowanie często używa się już istniejących programów do tego typu analiz. Programy te są oparte na ogólnych modelach, które użytkownik może dostosować do konkretnego analizowanego przypadku poprzez odpowiednią parametryzację (Reed et al., 2002). To podejście łatwo jest stosować bez dogłębnej wiedzy o modelowaniu, co może być przyczyną błędów popełnianych przez użytkowników.

Aby lepiej zrozumieć możliwości i ograniczenia poszczególnych narzędzi do modelowania, powstały różne badania porównawcze pakietów PVA (tab. 1). Badania te pokazały istotne podobieństwa i różnice pomiędzy alternatywnymi programami i wrażliwością uzyskiwanych wyników na różnice w założeniach modelu. Pewnym ograniczeniem ocen zestawionych w tabeli 1 jest to, że skoncentrowane są na budowie modeli tj. liczbie wymaganych danych, założeniach modelu oraz dokładności przewidywań, ale pomijają potencjalny wpływ tych elementów na ranking scenariuszy przekształceń krajobrazu. Tymczasem porównanie scenariuszy zagospodarowania przestrzeni jest często uznawane za najbardziej efektywny sposób podejmowania decyzji na podstawie modeli siedliskowych i PVA (Beissinger i McCullough, 2002; McCarthy et al., 2003). W tej metodzie zarówno informacje na temat krajobrazu i dynamiki populacji, jak i skala i szczegółowość dostępnych informacji mogą odgrywać istotną rolę w ocenie przyszłości populacji (Franz et al., 2013; Radchuk et al., 2014), ale daje ona wiarygodne informacje o tym, który scenariusz przekształceń krajobrazu jest dla danej populacji najkorzystniejszy.

Ranking scenariuszy przekształceń krajobrazu jest nierzadko używany w badaniach mających praktyczne zastosowanie, ponieważ pozwala na obejście istotnych ograniczeń programów PVA (McCarthy i Thompson, 2001; Drechsler et al., 2003). Ze względu na niepewności w parametrach i strukturze modelu, przewidywanie absolutnych wartości ryzyka wymarcia populacji obarczone jest dużym błędem. W rankingu scenariuszy błędy te są podobne dla wszystkich scenariuszy więc nie powinny mieć znaczącego wpływu na ranking, ponieważ liczyć się będą względne różnice pomiędzy wynikami scenariuszy (Franz, 2011). Dlatego dla skutecznego zarządzania w ochronie przyrody niezbędne jest aby programy PVA były odpowiednio stosowane, a ich wyniki należy interpretować. Oznacza to, że użytkownicy powinni w pełni zrozumieć korzyści i ograniczenia wynikające z użycia różnych programów PVA. Ze względu na zróżnicowanie dostępnych programów PVA obecnie trudno jest podjąć decyzję, który program jest odpowiedni dla rozwiązania konkretnego problemu a także, jakie czynniki należy uwzględnić przy analizie i porównywaniu wyników uzyskanych przy pomocy różnych modeli PVA. Nie wiadomo również jak mocno różnice w przewidywaniach żywotności metapopulacji obserwowane pomiędzy różnymi programami wpływają na ranking scenariuszy przekształceń krajobrazu. Dlatego głównym celem naszej pracy było rozwiązanie tego problemu poprzez porównawczą ana-

Tabela 1. Podsumowanie dotychczasowych porównań programów PVA
Summary of previously performed comparisons of PVA software packages/models

Źródło	Typ modelu	Porównywane programy	Cel	Główne wnioski
Lindenmayer et al., 1995	Stochastyczny model populacji	ALEX ¹ RAMAS ² /Space VORTEX ³	Porównanie wyników, założeń i dokładności przewidywań	Wybór modelu może mieć wpływ na przewidywania czasu przetrwania populacji. Nowy lub inny model/program może być potrzebny aby odpowiedzieć na różne pytania nawet dotyczące tego samego gatunku. Wybór modelu/programu może wymagać odpowiedniej wiedzy o różnych programach. Wybór oprogramowania/modelu powinien opierać się na pytaniach i celach badania oraz założeniach i ograniczeniach programu.
Mills et al., 1996	Stochastyczny model populacji	GAPPS ⁴ INMAT ⁵ RAMAS/Age VORTEX	Testowanie wpływu wyboru programu na wnioski płynące z PVA	Wybór modelu może mieć wpływ na przewidywania czasu przetrwania populacji. Zależność od zagęszczenia powoduje duże różnice między wynikami porównywanych programów.
Brook et al., 1999	Stochastyczny model populacji	GAPPS INMAT RAMAS/Age RAMAS/Metapop RAMAS/Stage VORTEX	Testowanie wpływu wyboru programu na wnioski płynące z PVA	Wybór modelu i danych o biologii gatunku mogą mieć wpływ na przewidywania czasu przetrwania populacji. Mniej skomplikowane modele dają bardziej podobne wyniki. Wykorzystanie pełnego potencjału każdego oprogramowania/modelu prowadzi do różnych wyników, tylko w pełni wystandaryzowane modele dają podobne wyniki. Korzystne może być użycie więcej niż jednego modelu.
Brook et al., 2000	Stochastyczny model populacji	GAPPS INMAT RAMAS/Metapop RAMAS/Stage VORTEX	Testowanie dokładności przewidywań programów PVA	Wybór modelu i danych o biologii gatunku mogą mieć wpływ na przewidywania czasu przetrwania populacji. Dokładność modeli nie może być określona <i>a priori</i> , ale testy modeli wskazują, jak można ją poprawić. Prognozy krótkoterminowe wykazały lekko pesymistyczny trend. Dla danego gatunku najlepsze pakiety to prawdopodobnie te, które najbardziej realistycznie modelują jego biologię gatunku. Ważne jest, aby zbadać alternatywne struktury modeli, alternatywne pakiety i przeprowadzić analizy wrażliwości.

Kindvall, 2000	Stochastyczny model populacji Stochastyczny model zasiedlenia metapopulacji	RAMAS GIS Hanski's incidence function model ⁵ METAPOP III ⁷	Porównanie wy- magań, założeń i dokładności przewidywań	<p>Naruszenie założenia równowagi w stochastycznych modelach zajętości płatów może powodować różnice między wynikami różnych programów.</p> <p>Szczegółowe informacje na temat dyspersji i lokalnej dynamiki mogą nie być wymagane do uzyskania podobnych wyników w innym oprogramowaniu/modelach.</p> <p>Ważne jest, aby opracować proste modele, które wymagają jak najmniejszej ilości danych empirycznych.</p> <p>Modele powinny umożliwiać przewidywanie reakcji populacji na zmianę krajobrazu oraz ranking scenariuszy zmian krajobrazu.</p> <p>W przypadku analizy żywotności na poziomie płatów bardziej skomplikowane modele nie zawsze są lepsze.</p>
Hokit et al., 2001	Stochastyczny model populacji Stochastyczny model zasiedlenia metapopulacji	RAMAS/Metapop Hanski's incidence function model	Porównanie wy- magań, założeń i dokładności przewidywań	<p>Naruszenie założenia równowagi w stochastycznych modelach zajętości płatów może powodować różnice między wynikami różnych programów.</p> <p>Wybór modelu/programu może wymagać odpowiedniej wiedzy o różnych programach.</p> <p>Możliwość uzyskania danych do modelowania populacji różni się znacznie w zależności od gatunku i ogranicza metody modelowania odpowiednie dla każdego gatunku.</p> <p>Korzystne może być użycie więcej niż jednego modelu.</p>
Lindenmayer et al., 2003	Stochastyczny model populacji Stochastyczny model zasiedlenia metapopulacji	ALEX VORTEX Hanski's incidence function model	Porównanie wy- magań, założeń i dokładności przewidywań	<p>Wybór modelu może mieć wpływ na przewidywanie czasu przetrwania populacji.</p> <p>Dokładność modeli nie może być określona a priori, ale testy modeli wskazują, jak można ją poprawić.</p> <p>Pomimo dobrej jakości istniejących danych dotyczących biologii gatunku przewidywania modelu mogą nadal być słabe.</p> <p>Dokładność wyników może się różnić w zależności od gatunku.</p>
Pellet et al., 2006	Stochastyczny model populacji Stochastyczny model zasiedlenia metapopulacji	RAMAS SPOM ⁸	Porównanie wy- magań, założeń i dokładności przewidywań	<p>Wybór modelu może mieć wpływ na przewidywanie czasu przetrwania populacji.</p> <p>Naruszenie założenia równowagi w stochastycznych modelach zajętości płatów może powodować różnice między wynikami różnych programów.</p> <p>W obu typach modeli parametryzacja jest głównym problemem dla użytkowników.</p> <p>Stochastyczne modele zajętości płatów umożliwiają szybką ocenę procesów w metapopulacji.</p> <p>Stochastyczne modele zajętości płatów mają mniejszą przydatność do zmniejszających się populacji (gatunków zagrożonych).</p> <p>Dokładność wyników może się różnić w zależności od gatunku.</p>

⁵Possingham i Davies, 1995⁷<http://www.ramas.com/>³Lacy, 1993; <http://www.vortex9.org/vortex.html>⁴Harris et al., 1986⁵Mills i Smouse, 1994⁶Hanski, 1994⁷nieopublikowane, patrz (Sjögren-Gulve i Hanski, 2000)⁸http://www.helsinki.fi/science/metapop/Software.htm#_SPOM

lizę różnych programów, która rozszerza i uzupełnia poprzednie porównania tego typu. Sprawdziliśmy, czy ocena wyników analiz z wykorzystaniem różnych programów na podstawie rankingu scenariuszy daje zbieżne wyniki w sytuacji braku wystarczających danych lub ograniczonej wiedzy o badanym systemie. Istotne jest bowiem czy bez względu na wybór programu ranking scenariuszy jest metodą wystarczająco rzetelną aby wesprzeć planowanie w ochronie środowiska.

W tym celu poszerzyliśmy nasz poprzedni projekt, w którym oceniliśmy wpływ realistycznych scenariuszy przekształceń krajobrazu na populację ropuchy paskówki (*Bufo calamita*) zasiedlającej dolinę Wisły w centralnej Polsce (Franz et al., 2013). Poprzednio opieraliśmy się tylko na jednym programie (RAMAS GIS), teraz jednak zastosowane zostały dodatkowe programy (LARCH, META-X and VORTEX) i porównany wpływ wyboru każdego z nich na przewidywania dotyczące przeżywalności metapopulacji oraz na ranking scenariuszy.

Ranking scenariuszy różnych form zagospodarowania krajobrazu i teren doliny Wisły w centralnej Polsce były już obiektem badań w projekcie VEDI, wykorzystującym model siedliskowy (LARCH, Van der Sluis et al., 2007; Romanowski et al., 2008). Modele siedliskowe to bardzo korzystne podejście w wielkoskalowych, wielogatunkowych projektach, ich zbyt uproszczenie wzbudziło jednak w tym projekcie wątpliwości wśród biologów terenowych. Porównanie wyników tego modelu z bardziej szczegółowym modelem dynamiki populacji pokazało częściową słuszność tych wątpliwości (Franz et al., 2013). Wprowadzenie różnych stopni skomplikowania modelu może być bardzo pomocne w trakcie procesu podejmowania decyzji (Fulton et al., 2015). Można tego dokonać poprzez użycie różnych modeli. Dlatego kolejnym celem naszego badania było wykazanie czy użycie przynajmniej dwóch różnych programów jednocześnie, pozwoli użytkownikom na lepsze zrozumienie różnic w przewidywaniach modeli, a tym samym spowoduje bardziej przemyślane zastosowanie tych programów.

Materiały i metody

W badaniu wykorzystane zostały cztery sformułowane wcześniej alternatywne scenariusze zagospodarowania doliny Wisły (regulacja rzeki, ochrona i odtworzenie użytków zielonych, zalesienie i renaturalizacja rzeki) opisujące potencjalne zagrożenia i strategie ochrony doliny Wisły w centralnej Polsce (szczegóły – patrz Romanowski, 2007; Van der Sluis et al., 2007; Franz et al., 2013).

Ropucha paskówka (*Bufo calamita* Laurenti, 1768) jako gatunek wykorzystujący różnorodne siedliska doskonale nadawała się do zobrazowania wpływu powyższych scenariuszy. Jedną z głównych przyczyn spadku liczebności paskówki jest fragmentacja i utrata siedlisk takich jak wrzosowiska i wydmy na skutek naturalnego zalesiania, jak i siedlisk lęgowych na skutek rozwoju rolnictwa i infrastruktury (Cushman, 2006; Rannap et al., 2007). Rozwój infrastruktury drogowej jest głównym czynnikiem przyczyniającym się zarówno do fragmentacji siedlisk, jak również bezpośrednio do wzrostu śmiertelności (Elżanowski et al., 2008). Informacje na temat rozmieszczenia i demografii paskówki w Polsce są dosyć skąpe (Blicharski, 2002; Andrzejewski, 2003), a dostępne informacje opierają się zwykle na danych historycznych lub pojedynczych obserwacjach rozproszonych po całym kraju, co utrudnia dokładne określenie liczebności i występowania populacji. Ten brak systema-

tycznych badań terenowych utrudnia ocenę stanu lokalnych populacji i perspektyw rozwoju. Dostępnych jest za to wiele danych demograficznych z innych lokalizacji w obrębie jej występowania w Europie. Zebrane informacje na temat ropuchy paskówki i sposób ich wykorzystania do oszacowania parametrów modelu zostały dokładnie opisane we Franz et al. (2013) oraz w materiałach on-line¹. Ropucha paskówka w tej pracy służy jako przykład sytuacji relatywnie małej dostępności informacji na temat gatunku poddawanego analizie PVA, a zgodność użytych parametrów opisujących gatunek ze stanem rzeczywistym w tym konkretnym przypadku nie jest istotna dla porównania oprogramowania.

Poniżej krótko opisujemy użyte programy, analizę wrażliwości modeli i analizy statystyczne. Wszystkie dane, parametryzacja, opisy scenariuszy i modeli niezbędne do odtworzenia wyników oraz szczegółowe wyniki (w tym analizy wrażliwości modeli) ze względu na objętość nie zostały tu przedstawione. Zostały one opisane według standardowego protokołu do lepszego projektowania, stosowania i komunikacji analiz żywotności populacji DAC-PVA (*A Protocol for Better Design, Application, and Communication of Population Viability Analyses*, Pe'er et al., 2013) i są dostępne u autorów lub w materiałach on-line¹.

Porównanie programów

Wybrane modele różnią się zarówno złożonością, liczbą wymaganych parametrów, jak i możliwością wykorzystania informacji o siedliskach. Większość z użytych przez nas modeli lub ich odpowiedników jest powszechnie używana w ochronie przyrody, jednak do tej pory nie wszystkie były uwzględniane w podobnych porównaniach. Wybrano programy reprezentujące różne podejścia do analizy żywotności populacji: model siedliskowy (LARCH; Chardon et al., 2000), model dynamiki lokalnych populacji VORTEX (Lacy, 1993) i model metapopulacyjny META-X (Frank et al., 2003) do porównania z wynikami modeli stworzonych w RAMAS GIS (Akçakaya, 2005). Stworzone przez Franz et al. (2013) przy użyciu RAMAS GIS modele to model siedliskowy, dalej nazywany RAMASh (*habitat*), oraz model metapopulacji ropuchy paskówki, dalej nazywany RAMASp (*population*). Modele te posłużyły w dalszej części badań jako „wirtualna” metapopulacja (sensu Zurell et al., 2009). Zapewniły one zestaw danych niezbędnych do sparаметryzowania pozostałych modeli, w tym dane przestrzenne na temat konfiguracji siedlisk i dyspersji tego gatunku, które posłużyły do parametryzacji programów META-X i VORTEX¹.

Aby porównać ranking scenariuszy oparty na modelach siedliskowych (RAMASh i LARCH) brano pod uwagę strukturę metapopulacji (rozmiary płatów i ich liczbę) i przewidywaną pojemność siedliska (*carrying capacity*, K). Dla porównania modeli PVA niezbędne było uzyskanie wyników wyrażonych w tych samych miarach przeżywalności metapopulacji dla przynajmniej dwóch programów. Do porównania modeli populacyjnych (RAMASp i VORTEX) wykorzystano wskaźnik wzrostu populacji (λ) i liczebność końcową ($N_{(100)}$), a do porównania META-X i VORTEX – średni czas do wyginięcia metapopulacji (TM) (tab. 2). W ostatnim przypadku z powodu ograniczeń długości symulacji w modelu VORTEX niezbędne było usunięcie z metapopulacji najdłużej trwającej populacji (na terenie Kampinoskiego Parku Narodowego) aby otrzymać średni czas do wyginięcia metapopulacji – podstawowy wskaźnik oceny żywotności metapopulacji w META-X. Oprócz wskaźników

¹ Protokół dokumentowania modelowania komputerowego (*DAC-PVA protocol*): patrz załącznik 1 na końcu artykułu.

niezbędnych do porównania programów, jako istotne wskaźniki służące do oceny kondycji populacji dodatkowo wyliczone zostały w RAMASp: oczekiwana minimalna liczebność dorosłych osobników ($N_{ad\ min(100)}$) i oczekiwana minimalna liczebność ($N_{ad\ min(100)}$) (tzn. średnia ze wszystkich symulacji najniższej liczby osobników występującej w trakcie symulowanego przedziału czasowego; McCarthy i Thompson, 2001) (patrz Pe'er et al., 2013 dla wyjaśnienia istotności raportowania różnych miar przeżywalności).

Dla każdego zestawu wyników, tzn. oczekiwanej minimalnej liczebności populacji w RAMASp, średniego czasu do wyginięcia metapopulacji w META-X i końcowej liczebności w VORTEX, sprawdzono czy istnieją znaczące różnice pomiędzy scenariuszami. Najpierw przeprowadzono nieparametryczne testy Kruskala-Wallisa. Później, Manna-Whitneya wśród wszystkich par scenariuszy i dostosowano próg istotności w tych testach post-hoc przy użyciu poprawki Bonferroni.

Analiza wrażliwości modeli

Analizę wrażliwości (*Sensitivity analysis*, zmienność wyników modelowania przy nieznacznych zmianach wartości wprowadzanych parametrów do modelu) przeprowadzono osobno dla każdego programu. Wartość każdego testowanego parametru obniżono i zwiększono o 20% w porównaniu do podstawowej wartości. Dla modelu siedliskowego LARCH zastosowano zmiany w pojemności siedliska (*carrying capacity*) i strukturze metapopulacji. Analizy wrażliwości modeli dynamicznych przeprowadzono dla takiego samego zakresu czasowego jak w modelu podstawowym RAMASp (100 lat w VORTEX i 10 000 lat – niezbędne do oszacowania średniego czasu do wymarcia metapopulacji – w META-X) i liczby powtórzeń (1000 razy dla każdego scenariusza we wszystkich modelach) jak w symulacjach bazowych.

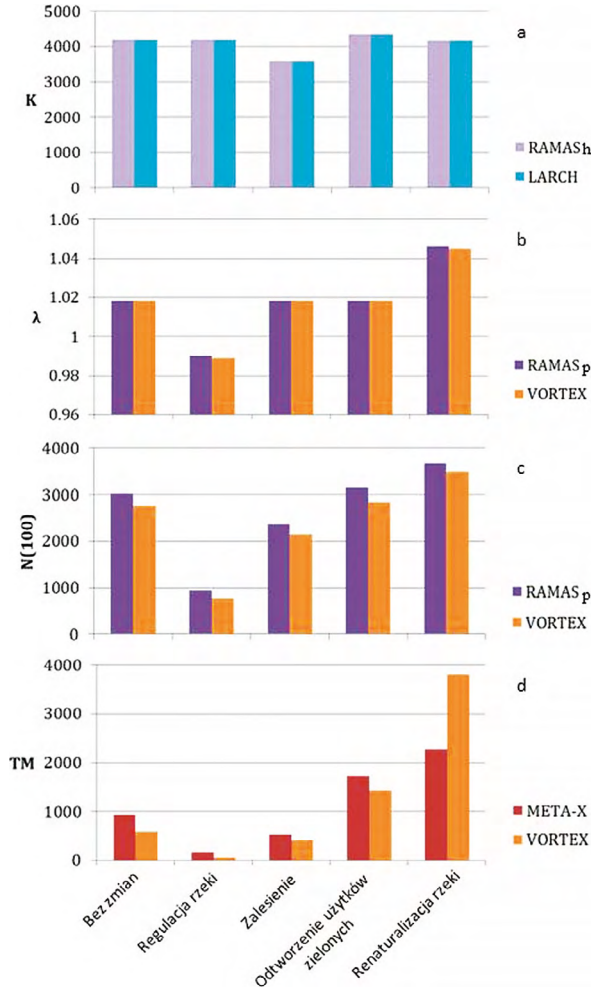
Aby ocenić wrażliwość rankingu scenariuszy, zastosowano wielokryterialną analizę decyzji (*Multi-criteria Decision Analysis*) (szczegóły – patrz Drechsler et al., 2003) – uproszczoną metodę opartą na PROMETHEE (Brans i Vincke, 1985). Pozwoliła ona na porównanie podstawowego rankingu scenariuszy z rankingami powstałymi podczas analizy wrażliwości poprzez porównanie par wartości. W oparciu o zsumowane wartości można było otrzymać nowe zagregowane rankingi scenariuszy zawierające wszystkie informacje uzyskane na podstawie analizy wrażliwości.

Wyniki

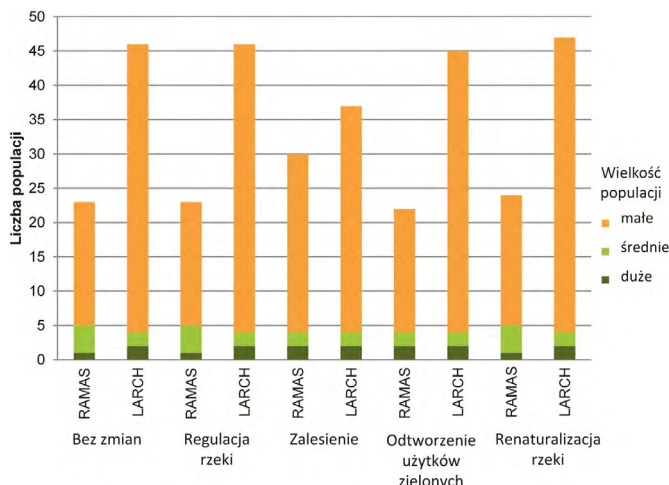
Porównanie rankingu scenariuszy w modelach siedliskowych

Ranking scenariuszy według przewidywanej pojemności siedliska w LARCH był zgodny z rankingiem w RAMASh (ryc. 1a). Wynika to stąd, że ilościowe wyniki dla poszczególnych scenariuszy są niemal identyczne w obydwu programach (+/-3 osobniki). Jednakże, porównanie struktury metapopulacji pokazało różnice pomiędzy programami, szczególnie w liczebności małych populacji (ryc. 2). Analiza wrażliwości modelu wykazała, że w obydwu programach struktura metapopulacji i pojemność siedliska silnie zależały od różnych parametrów początkowych¹. W obydwu programach i we wszystkich scenariuszach zmiana odległości pomiędzy sąsiednimi zasiedlonymi płacami bardzo mocno wpływała

na strukturę płatów, a szczególnie na liczbę małych populacji (ryc. 2). Zmiany w wyjściowych danych o zagęszczeniu miały wpływ na ocenę struktury metapopulacji i wartości pojemności siedliska. Jednakże, ranking scenariuszy pozostawał w większości przypadków niewrażliwy na zmiany w parametrach początkowych. W obydwu modelach siedliskowych (RAMASh i LARCH) scenariusz odtworzenia użytków zielonych był oceniony jako najlepszy. Scenariusze regulacji rzeki i renaturalizacji tylko nieznacznie różniły się od siebie i znalazły się odpowiednio na drugim i trzecim miejscu natomiast zalesienie było zdecydowanie najgorszym scenariuszem.



Ryc. 1. a) Pojemności siedlisk (K) dla scenariuszy otrzymane w RAMASh i LARCH; b) wskaźniki wzrostu populacji (λ) w RAMASp i VORTEX; c) końcowa liczebność metapopulacji $N_{(100)}$ w RAMASp i VORTEX (z wykluczeniem populacji w KPN) a) Carrying capacities (K) for different scenarios obtained by RAMASh and LARCH; b) Population growth rate (λ) values in RAMASp and VORTEX; c) Final metapopulation abundance $N_{(100)}$ in RAMASp and VORTEX; d) Intrinsic mean time (TM) to extinction in META-X and VORTEX shown for simulations in which the Kampinos National Park area was excluded



Ryc. 2. Liczba małych, średnich i dużych populacji w każdym scenariuszu otrzymana w RAMAS i LARCH. Klasyfikacja wielkości populacji według reguł wielkości płatów siedliska LARCH dla płazów (małe <125, średnie (kluczowe) ≥ 125 i < 375 i duże (MVP) ≥ 375 osobników)
Number of small, medium and large patches in each scenario obtained by RAMAS and LARCH. Population size classification made according to the LARCH rules for small (<125), medium (key) (≥ 125 and < 375) and large (MVP) (≥ 375 individuals) patches for amphibians

Porównanie rankingu scenariuszy w programach metapopulacyjnych

Scenariusz renaturalizacji rzeki był najlepszym scenariuszem zarówno w META-X jak i w VORTEX. We wszystkich przypadkach scenariusz regulacji rzeki był najmniej preferowanym rozwiązaniem dla utrzymania metapopulacji ropuchy paskówki. Ochrona i odtworzenie użytków zielonych był drugim po najlepszym scenariuszu, a zalesienie – trzecim. W większości przypadków inne scenariusze niż regulacja rzeki były preferowane. Scenariusz renaturalizacji rzeki był najlepszym rozwiązaniem w VORTEX (ryc. 1, 3, szczegółowe wyniki w materiałach on-line¹). Rankingi scenariuszy w VORTEX i META-X były takie same jak w RAMASp (ryc. 3), jednakże odnotowano różnice w absolutnych wartościach wskaźników żywotności (tab. 2). Niewielkie różnice w tempie wzrostu (*growth rate*) w RAMASp i VORTEX (ryc. 1b, tab. 2) zostały wzmocnione przez stochastyczność i poskutkowały znacznie niższymi wartościami ostatecznej liczebności w VORTEX niż w RAMASp (ryc. 1c). Także w symulacjach z wykluczeniem obszaru KPN absolutne wartości średniego czasu do wymarcia metapopulacji różniły się pomiędzy VORTEX a META-X. Pomimo tych różnic, wyniki obu programów wskazywały ten sam ranking scenariuszy (ryc. 1d). Analiza wrażliwości wskazała, że rankingi scenariuszy były bardzo stabilne wobec zmian parametrów wejściowych. Pomimo iż rankingi scenariuszy były stabilne we wszystkich modelach, to różniły się pomiędzy modelami siedliskowymi a metapopulacyjnymi (ryc. 3).

Dla wszystkich programów test Kruskala-Wallisa pokazał znaczące różnice pomiędzy scenariuszami (RAMASp $X^2 = 36,5922$, $df = 3$, $P < 0,001$; META-X $X^2 = 2\,271,688$, $df = 3$, $P < 0,001$; VORTEX $X^2 = 3\,277,04$, $df = 3$, $P < 0,001$). Dodatkowo, test Manna-Whitneya pomiędzy parami scenariuszy wykazał znaczące różnice we wszystkich przypadkach (tab. 3). Wszystkie wyniki pozostały istotne po dostosowaniu progu istotności (do 0,0083) wyliczonego dla wielokrotnych testów z użyciem poprawki Bonferroniego.

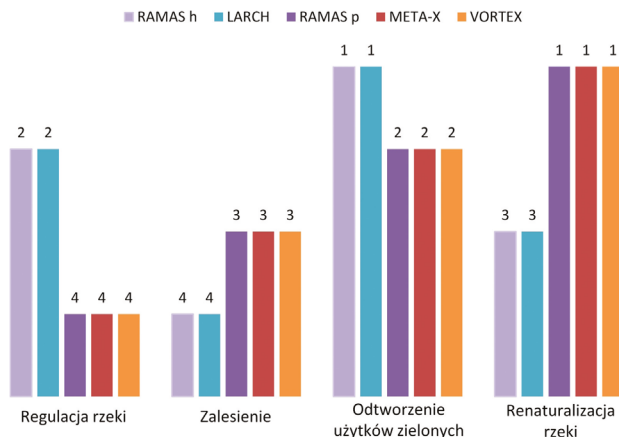
Tabela 2. Wskaźniki żywotności metapopulacji dla wszystkich scenariuszy w RAMASp, META-X i VORTEX. Badane miary żywotności obejmują tempo wzrostu populacji (λ), oczekiwaną minimalną liczebność osobników dorosłych ($N_{ad,min(100)}$), średnią końcową liczebność osobników dorosłych ($N_{ad(100)}$) z odchyleniem standardowym, minimalną liczebność wszystkich osobników ($N_{min(100)}$) i średnią końcową liczebność wszystkich osobników ($N_{(100)}$) z odchyleniem standardowym oraz średni czas do wymarcia metapopulacji (TM). Wszystkie wyniki oparte są na 1 000 powtórzeń symulacji
Metapopulation viability measures for all scenarios in RAMASp, META-X and VORTEX. Investigated viability measures include population growth rate (λ), expected minimum adults' abundance ($N_{ad,min(100)}$), mean final adult abundance ($N_{ad(100)}$) and corresponding standard deviation, expected minimum abundance ($N_{min(100)}$) and mean final abundance ($N_{(100)}$), and intrinsic mean time to extinction (TM). All results are based on 1000 replications

Wskaźniki żywotności	Scenariusze				
	Scenariusz bazowy "Bez zmian"	Regulacja rzeki	Zalesienie	Ochrona i odtworzenie użytków zielonych	Renaturalizacja rzeki
RAMASp					
λ	1,0183	0,9901	1,0183	1,0183	1,0461
$N_{ad,min(100)}$	1 002	254	851	1 036	1 098
$N_{ad(100)}$	3 053±558	306±218	2 000±485	3 046±567	3 942±105
$N_{min(100)}$	2 513	788	1 970	2 619	3 249
$N_{(100)}$	3 038±370	948±592	2 361±358	3 160±372	3 672±178
META-X					
TM	936	172	522	1 721	2 274
VORTEX					
λ	1,018	0,989	1,018	1,018	1,045
$N_{(100)}$	2 686±541	588± 457	2 033± 461	2 765± 551	3 489± 334
TM	586	53	418	1 436	3 803

Tabela 3. Wyniki parowanych testów Manna-Whitneya, porównujące oczekiwane minimalne liczebności w RAMASp; średni czas do wyginięcia w META-X i liczebność populacji w VORTEX pomiędzy wszystkimi scenariuszami

Results of pairwise Mann-Whitney-U tests that compared among all scenarios simulated minimum expected abundances in RAMASp; intrinsic mean time to extinction in META-X and population abundances in VORTEX

Porównywane scenariusze		RAMASp		META-X		VORTEX	
		U	P	U	P	U	P
Regulacja rzeki	Renaturalizacja rzeki	0	<0,001	9 545	<0,001	97	<0,001
	Ochrona i odtworzenie użytków zielonych	0	<0,001	23 685	<0,001	7 971	<0,001
	Zalesienie	0	<0,001	50 097	<0,001	34 282	<0,001
Renaturalizacja rzeki	Ochrona i odtworzenie użytków zielonych	100	<0,001	664 538	<0,001	873 432	<0,001
	Zalesienie	100	<0,001	757 415	<0,001	996 545	<0,001
Ochrona i odtworzenie użytków zielonych	Zalesienie	100	<0,001	617 956	<0,001	852 671	<0,001



Ryc. 3. Ranking scenariuszy na podstawie wyników uzyskanych we wszystkich programach. Liczba nad każdym słupkiem wskazuje rangę odpowiedniego scenariusza
Ranking of scenarios based on results obtained in all programs. The number above each bar indicates the rank of the corresponding scenario

Dyskusja

Przeprowadzone przez nas badanie jako pierwsze porównuje różne programy PVA w oparciu o ranking realistycznych scenariuszy przekształceń krajobrazu. Włączenie do porównań różnych modeli metapopulacyjnych, a także siedliskowych, pozwala dostrzec wiele różnic pomiędzy modelami.

Analizowane modele siedliskowe przewidywały bardzo podobne wartości pojemności siedlisk ropuchy paskówki w różnych scenariuszach, a tym samym doprowadziły do identycznego rankingu scenariuszy (RAMASh and LARCH, ryc. 1a). Niemniej jednak, oba programy różniły się przewidywaną strukturą metapopulacji (ryc. 2) pomimo tego, że wykorzystano te same mapy siedlisk i parametry gatunkowe (preferencje siedliskowe, zagęszczenie i wielkość areału osobniczego) jako dane wejściowe do obu programów. Rozbieżności między programami były szczególnie duże, jeśli chodzi o całkowitą liczbę lokalnych populacji. Metapopulacja ropuchy paskówki w scenariuszu ponownego zalesiania była najmniej pofragmentowana w modelu RAMASh i najbardziej pofragmentowana w przypadku LARCH (ryc. 2). Różnice te pojawiły się, ponieważ programy używają różnych algorytmów do grupowania siedlisk w płyty. RAMASh wykorzystuje mapę z siatką geograficzną, a wszystkie komórki siatki zawierające odpowiednie siedliska są grupowane na podstawie założonych odległości. Z kolei w LARCH mapa krajobrazu jest przekształcana w wielobokową (poligon) mapę siedlisk. Oznacza to, że grupowanie siedlisk w płyty odbywa się na podstawie mapy wektorowej, a nie mapy opartej na siatce, jak w przypadku RAMAS. Te różnice w kształtach płyt siedlisk i w odległości pomiędzy poszczególnymi płytami doprowadziły do różnych struktur metapopulacji w RAMASh i LARCH. Niemniej jednak, jak pokazano w analizie wrażliwości, największe różnice stwierdzono w liczbie małych płyt (ryc. 2), które w dalszej analizie dynamiki metapopulacji miałyby najmniejszy wpływ na żywotność.

Analiza dynamiki metapopulacji we wszystkich programach PVA (RAMASp, META-X i VORTEX) doprowadziła do tego samego rankingu scenariuszy (ryc. 1). Jednak ranking ten silnie odbiegał od rankingu uzyskanego na podstawie struktury metapopulacji (ryc. 1). Ponadto, wartości bezwzględne miar żywotności częściowo różniły się między programami (tab. 2). Ponieważ każdy z analizowanych programów umożliwia jedynie obliczenie ograniczonej liczby różnych miar żywotności, byliśmy w stanie bezpośrednio porównać jedynie ocenę tempa wzrostu populacji i wielkości populacji między RAMASp i VORTEX, oraz wyniki dotyczące średniego czasu do wyginięcia metapopulacji między META-X i VORTEX. Na tej podstawie stwierdziliśmy, że RAMASp i VORTEX doprowadziły do różnych przewidywanych wskaźników wzrostu populacji i liczebności po upływie 100 lat (ryc. 1c, tab. 2). Podobną rozbieżność opisali już Mills et al. (1996). Wynik ten pojawił się z powodu różnic w macierzach klas wiekowych. Do modelowania struktury wieku RAMASp wykorzystuje macierz, która pozwala na zróżnicowanie rozrodczości i przeżywalności dla każdej klasy wiekowej. Natomiast VORTEX nie pozwala na różnicowanie tych wskaźników dla różnych grup osobników dorosłych. Jeśli na przykład młode dorosłe osobniki mają wyższą śmiertelność z powodu braku doświadczenia, lub niższą rozrodczość w pierwszym roku dojrzałości płciowej, nie jest możliwe bezpośrednie uwzględnienie tego w modelu VORTEX. Dlatego podczas parametryzacji VORTEX dostosowaliśmy współczynniki umieralności tak, aby deterministyczne wskaźniki wzrostu populacji (λ) jak najdokładniej zgadzały się z podstawową populacją w RAMAS. Nawet po takim dostosowaniu uzyskaliśmy wyraźne różnice w końcowej liczebności (ryc. 1c, tab. 2), wynikające z niewielkich różnic w tempie wzrostu populacji (ryc. 1b, tab. 2).

VORTEX i META-X wykazały różnice w ocenie średniego czasu do wyginięcia metapopulacji (ryc. 1d, tab. 2). Ze względu na ograniczenia programu (VORTEX nie pozwala na uruchamianie symulacji dłuższych niż 10 000 kroków czasowych) konieczne było zmodyfikowanie struktury metapopulacji poprzez usunięcie największego płatu siedliska (a tym samym największej populacji) ze struktury metapopulacji w obu programach. Ten krok umożliwił obliczenie średniego czasu do wyginięcia metapopulacji. Absolutne różnice między wynikami modeli można wyjaśnić sposobem modelowania dyspersji w obu programach. W VORTEX mniejsze obszary mają mniejsze szanse na ponowną kolonizację, ponieważ sąsiednie obszary niekoniecznie są w pełni zajęte, a tym samym mniej osobników z nich migruje. W META-X, przeciwnie, płaty mogą być wolne lub zajęte, jeśli są zajęte, to generują maksymalną liczbę emigrantów, co z kolei prowadzi do szybszej rekolonizacji sąsiednich płatów. Nasz rezultat pokazujący, że różne programy mogą wskazywać różne wartości tej samej miary żywotności dla tego samego scenariusza, jest zgodny z wcześniejszymi badaniami, w których porównywano różne programy PVA (Lindenmayer et al., 1995; Mills et al., 1996; Brook et al., 1999; Lindenmayer et al., 2003; Pellet et al., 2006). A zatem nasze wyniki potwierdzają, że bezwzględne wartości miar żywotności, wytworzone przez dowolny model, należy traktować z ostrożnością.

Pomimo wykrytych różnic w wartościach bezwzględnych miar żywotności w różnych programach PVA, stwierdzono że ranking scenariuszy był bardzo spójny (ryc. 1, 3). Ponadto analizy wrażliwości wykazały, że rankingi te były odporne na błędy w oszacowaniu parametrów początkowych modelu. Wcześniejsze porównania modeli (patrz tab. 1) podały w wątpliwość wiarygodność wyników programów PVA i ich przydatność do podejmowania decyzji (Lindenmayer et al., 1995; Mills et al., 1996; Brook et al., 2002; Ellner et al., 2002). Nasze wyniki wskazują jednak, że odpowiednio użyte programy PVA generują spój-

ne analizy rankingów scenariuszy oddziaływania na środowisko i mogą mieć doskonałe zastosowanie przy podejmowaniu decyzji w ochronie przyrody.

Stochastyczne modele zajętości płatów *patch occupancy models* (modele metapopulacji, META-X) są uważane za narzędzie teoretyczne, które w przypadku praktycznych zastosowań rzadko jest stosowane jako użyteczna alternatywa dla modeli symulacyjnych populacji (PVA) (Akçakaya, 2000; Baguette, 2004). Nasze analizy wykazały jednak, że proste modele, takie jak META-X, mogą być równie dobrze używane do rozwiązywania rzeczywistych problemów. To stwierdzenie jest zgodne z Kindvallem (2000), który argumentował, że szczegółowe informacje na temat dyspersji i lokalnej dynamiki nie zawsze są wymagane do uzyskania podobnych wyników w różnych modelach.

Wskazówki praktyczne

Wybór odpowiedniego programu PVA może być wyzwaniem dla niedoświadczonego użytkownika. Jak podnosiło to kilku autorów (Lindenmayer et al., 1995; Hokit et al., 2001; Pe'er et al., 2013), wybór oprogramowania może wymagać dobrej znajomości różnych pakietów. Dlatego ważne jest, aby przed wyborem jednego z wielu dostępnych programów, rozpoznać różnice i ograniczenia związane zarówno z budową modelu, jak i wymaganymi danymi wejściowymi i specyfiką generowanych wyników.

Prawdopodobieństwo wyginięcia (lub szansa przetrwania) jest najpowszechniejszą miarą żywotności stosowaną w PVA. Średni czas do wyginięcia metapopulacji został zaproponowany jako miara alternatywna, odporna na początkowe warunki symulacji (Grimm i Wissel, 2004). Jednak obie miary mogą być dość ograniczone w rankingu scenariuszy, np. w przypadkach, gdy scenariusze mają bardzo pozytywny wpływ na wzrost populacji. W takich przypadkach obserwacja wyginięć może stać się bardzo trudna lub nawet niemożliwa, co z kolei uniemożliwia uzyskanie jasnego rankingu scenariuszy. Aby przezwyciężyć to ograniczenie, McCarthy i Thompson (2001) zaproponowali miarę oczekiwanej minimalnej wielkości populacji. Alternatywą byłoby wykorzystanie wskaźników wzrostu populacji, które, jak wykazali O'Grady et al. (2004), są dobrym wskaźnikiem ryzyka wyginięcia. Jednak oba te pomiary nie mają zastosowania w modelach zajętości płatów (*patch occupancy models*). Dlatego użytkownicy programów PVA mogą najpierw zdecydować, który wskaźnik żywotności jest najbardziej odpowiedni, aby odpowiedzieć na ich pytania, co zawęzi wybór programów (Pe'er et al., 2013). Jednak dobór programu ze względu na miarę żywotności nie zawsze może być zgodny z zakresem dostępnych danych. Mimo wszystko, nasze wyniki pokazują, że ranking scenariuszy jest metodą bardzo odporną na wybór pojedynczej miary żywotności.

Wiarygodność wyników nie oznacza, że programy PVA lub miary przeżywalności mogą być wybierane losowo. Nasza konfiguracja do porównywania programów PVA pozwoliła nam równie dobrze sparametryzować wszystkie programy. W przypadku badań stosowanych można się spodziewać, że nie zawsze tak będzie. Dlatego użytkownicy PVA powinni spróbować wybrać program najbardziej odpowiedni dla problemu i dostępnych danych. Ponadto zalecamy, aby w szczególności niedoświadczeni użytkownicy PVA przeprowadzali analizy za pomocą więcej niż jednego programu. Jak już wskazano (np. Mills et al., 1996; Brook et al., 1999; Hokit et al., 2001; Reed et al., 2002; Franz et al., 2013; Pe'er et al., 2013) takie podejście może pomóc w ocenie wiarygodności uzyskanych wyników. Co wię-

cej, nasze własne doświadczenia pokazały iż korzystanie z więcej niż jednego programu wymaga również lepsze zrozumienie struktury i dynamiki modelowanego systemu oraz identyfikację kluczowych procesów prowadzących do wymarcia metapopulacji. Dodatkowo, rozbieżności w otrzymanych wynikach mogą wskazywać na mniej oczywiste różnice między modelami, które inaczej nie byłyby widoczne.

Oczywiście używanie więcej niż jednego modelu może wydawać się bardziej czasochłonne. Oznacza to większą liczbę parametrów i niejednokrotnie dłuższy czas nauki. Z drugiej strony, nawet w pojedynczym oprogramowaniu parametry takie jak prawdopodobieństwo wyginięcia czy macierz dyspersji muszą być dostarczane ze źródeł zewnętrznych. Często udaje się więc połączyć proces pozyskiwania takich danych z parametryzacją kolejnych modeli. Na przykład parametry demograficzne zebrane w terenie mogą służyć jako dane wejściowe dla modelu dynamicznego populacji, w którym można obliczyć prawdopodobieństwo wyginięcia populacji, aby ostatecznie wykorzystać je w modelu zajętości płatów. Nawet taka nie całkiem niezależna parametryzacja modeli może się przyczynić do lepszego zrozumienia znaczenia poszczególnych procesów.

Korzystanie z więcej niż jednego modelu do odpowiedzi na to samo pytanie nazywane jest modelowaniem wielokrotnym (*multiple modelling*, Shea et al., 2020). Kiedy jest używane do przewidywania reakcji na dokładnie te same scenariusze, jest również określane jako modelowanie zespołowe (*ensemble modelling*), które jest akceptowanym podejściem w modelowaniu klimatu (Murphy et al., 2004) i ma kilka zalet. W naszym przypadku, porównanie podejścia siedliskowego z dynamicznym podejściem metapopulacji pozwala na identyfikację ważnych parametrów demograficznych dla konkretnego zagadnienia ochrony (Franz et al., 2013). Wcześniejsze badania wykazały już korzyści płynące z połączenia tych dwóch podejść, ale nie traktowały ich oddzielnie jako kolejnego narzędzia oceny rankingu scenariuszy (Akçakaya et al., 1995; Akçakaya, 2000).

Przyszłe oprogramowania PVA mogłyby wziąć pod uwagę nasze wnioski, zapewniając bardziej hierarchiczną strukturę, w której użytkownicy mogliby niezależnie wybierać modele o różnej złożoności, np. ze szczegółową dynamiką populacji i bez niej. Podobnie pakiety powinny umożliwiać określenie jak największej liczby różnych miar żywotności. Wreszcie, przyszłe pakiety powinny wspierać projektowanie eksperymentów symulacyjnych, które wspierają testowanie wrażliwości rankingu alternatywnych scenariuszy zarządzania krajobrazem.

Podsumowanie

- Analizowane modele siedliskowe generują identyczny ranking scenariuszy ale różnią się przewidywaną strukturą metapopulacji.
- Pomimo różnic w wartościach bezwzględnych miar żywotności analiza dynamiki metapopulacji we wszystkich programach prowadzi do tego samego rankingu scenariuszy, różni się on jednak od rankingu na podstawie struktury metapopulacji w modelach siedliskowych. Analizy wrażliwości wykazały, że rankingi te były odporne na błędy w oszacowaniu parametrów początkowych modelu jak i na wybór pojedynczej miary żywotności używanej do rankingu.
- Każdy program i każda miara żywotności ma pewne ograniczenia dlatego ważne jest, aby przed zastosowaniem rozpoznać różnice i ograniczenia zarówno w danych

wejściowych modelu jak i w wynikach i spróbować wybrać program najbardziej odpowiedni dla problemu i dostępnych danych.

- Zaleca się aby użytkownicy PVA przeprowadzali analizy za pomocą więcej niż jednego programu. takie podejście może pomóc w ocenie wiarygodności uzyskanych wyników. Wymusza to również lepsze zrozumienie struktury i dynamiki modelowanego systemu oraz identyfikację kluczowych procesów prowadzących do wymarcia metapopulacji.
- Przyszłe oprogramowania PVA powinny zapewniać możliwość (1) wyboru modeli o różnym stopniu skomplikowania, (2) określenia jak największej liczby różnych miar żywotności, (3) projektowanie eksperymentów symulacyjnych wspierających testowanie wrażliwości rankingu alternatywnych scenariuszy zarządzania krajobrazem.

Ryciny i tabele, pod którymi nie zamieszczono źródła, są opracowaniami własnymi autorów artykułu.

Dziękujemy recenzentom za ich cenne uwagi do pierwszej wersji pracy.

Piśmiennictwo

- Akçakaya, H.R. (2000). Viability Analyses with Habitat-Based Metapopulation Models. *Population Ecology*, 42(1), 45-53. <https://doi.org/10.1007/s101440050043>
- Akçakaya, H.R. (2005). *RAMAS GIS: linking spatial data with population viability analysis Version 5 (Software manual)*. Setauket, New York: Appl. Biomath.
- Akçakaya, H.R., McCarthy, M.A., & Pearce, J.L. (1995). Linking Landscape Data with Population Viability Analysis: Management Options for the Helmeted Honeyeater Lichenostomus Melanops Cassidix. *Biological Conservation*, 73(2), 169-176. [https://doi.org/10.1016/0006-3207\(95\)90045-4](https://doi.org/10.1016/0006-3207(95)90045-4)
- Akçakaya, H.R., Radeloff, V.C., Mladenoff, D. J., & He, H.S. (2004a). Integrating landscape and metapopulation modeling approaches: viability of the sharp-tailed grouse in a dynamic landscape. *Conservation Biology*, 18, 526-537. <https://doi.org/10.1111/j.1523-1739.2004.00520.x>
- Akçakaya, H.R., Burgman, M.A., Kindvall, O., Wood, C.C., Sjögren-Gulve, P., Hatfield, J.S., & McCarthy, M.A. (2004b). *Species conservation and management: case studies*. New York: Oxford University Press.
- Akçakaya, H.R., & Sjögren-Gulve, P. (2000). Population viability analyses in conservation planning: an overview. *Ecological Bulletins*, 48, 9-21. <https://doi.org/10.1016/j.baae.2004.03.001>
- Andrzejewski, R., (2003). *Płazy i gady w KPN*. Kampinoski Park Narodowy, tom 1, 617-620.
- Baguette, M. (2004). The Classical Metapopulation Theory and the Real, Natural World: A Critical Appraisal. *Basic and Applied Ecology*, 5(3), 213-224. <https://doi.org/doi:10.1016/j.baae.2004.03.001>
- Beissinger, S., & McCullough, D. (red.). (2002). *Population viability analysis*. Chicago: University of Chicago Press.
- Blicharski, M. (2002). Bogate stanowisko ropuchy paskówki *Bufo calamita* pod Warszawą. *Kulon*, 7(1-2), 113-115.
- Boyce, M.S. (1992). Population viability analysis. *Annual review of ecology, evolution, and systematics*, 23, 481-506.
- Brainerd, S., Kastdalen, L., & Seiler, A. (red.). (2007). *Habitat modelling – a tool for managing landscape*. Sunnerstra: Norwegian Institute for Nature Research.

- Brans, J.P., & Vincke, Ph. (1985). A Preference Ranking Organisation Method: (The PROMETHEE Method for Multiple Criteria Decision-Making). *Management Science*, 31(6), 647-656. <https://doi.org/10.1287/mnsc.31.6.647>.
- Brook, B.W., Burgman, M.A., Akcakaya, H.R., O'Grady, J.J., & Frankham, R. (2002). Critiques of PVA Ask the Wrong Questions: Throwing the Heuristic Baby out with the Numerical Bath Water. *Conservation Biology*, 16(1), 262-263. <https://doi.org/10.1046/j.1523-1739.2002.01426.x>
- Brook, B.W., Cannon, J.R., Lacy, R.C., Mirande, C., & Frankham, R. (1999). Comparison of the Population Viability Analysis Packages GAPPs, INMAT, RAMAS and VORTEX for the Whooping Crane (*Grus americana*). *Animal Conservation*, 2(1), 23-31. <https://doi.org/10.1111/j.1469-1795.1999.tb00045.x>
- Brook, B.W., O'Grady, J.J., Chapman, A.P., Burgman, M.A., Akcakaya, H.R., & Frankham, R. (2000). Predictive Accuracy of Population Viability Analysis in Conservation Biology. *Nature*, 404(6776), 385-387. <https://doi.org/10.1038/35006050>
- Bruinderink, G.G., van der Sluis, T., Lammertsma, D., Opdam, P., & Pouwels, R. (2003). Designing a coherent ecological network for large mammals in northwestern Europe. *Conservation Biology*, 17, 549-557. <https://doi.org/10.1046/j.1523-1739.2003.01137.x>
- Burgman, M.A., Ferson, S., & Akçakaya, H.R. (1993). *Risk assessment in conservation biology*. London: Chapman & Hall.
- Cabeza, M. (2003). Habitat loss and connectivity of reserve networks in probability approaches to reserve design. *Ecology Letters*, 6, 665-672. <https://doi.org/10.1046/j.1461-0248.2003.00475.x>
- Chardon, J.P., Foppen, R.P.B., & Geilen, N. (2000). LARCH-RIVER: A Method to Assess the Functioning of Rivers as Ecological Networks. *European Water Management*, 3(6), 35-43.
- Clark, T.W., Backhouse, G.N., & Lacy, R.C. (1991). Report of a workshop on population viability assessment as a tool for the threatened species management and conservation. *Australian Zoologist*, 27, 28-35. <https://doi.org/10.7882/az.1991.004>
- Cushman, S. (2006). Effects of habitat loss and fragmentation on amphibians: A review and prospectus. *Biological Conservation*, 128(2), 231-240. <https://doi.org/10.1016/j.biocon.2005.09.031>
- Dobson, A.P., Bradshaw, A.D., & Baker, A.J.M. (1997). Hopes for the future: restoration ecology and conservation biology. *Science*, 277, 515-522. <https://doi.org/10.1126/science.277.5325.515>
- Drechsler, M., Frank, K., Hanski, I., O'Hara, R.B., & Wissel, C. (2003). Ranking Metapopulation Extinction Risk: From Patterns in Data to Conservation Management Decisions. *Ecological Applications*, 13(4), 990-998. [https://doi.org/10.1890/1051-0761\(2003\)13\[990:RMERFP\]2.0.CO;2](https://doi.org/10.1890/1051-0761(2003)13[990:RMERFP]2.0.CO;2)
- Elith, J., & Leathwick, J.R. (2009). Species distribution models: ecological explanation and prediction across space and time. *Annual review of ecology, evolution, and systematics*, 40, 677-697. <https://doi.org/10.1146/annurev.ecolsys.110308.120159>
- Ellner, S.P., Fieberg, J., Ludwig, D., & Wilcox, C. (2002). Precision of Population Viability Analysis. *Conservation Biology*, 16(1), 258-261. <https://doi.org/10.1046/j.1523-1739.2002.00553.x>
- Elżanowski, A., Ciesiołkiewicz, J., Kaczor, M., Radwańska, J., & Urban, R., (2008). Amphibian road mortality in Europe: a meta-analysis with new data from Poland. *European Journal of Wildlife Research*, 55(1), 33-43. <https://doi.org/10.1007/s10344-008-0211-x>
- Frank, K., Lorek, H., Sonnenschein, M., Wissel, C., & Grimm, V. (2003). *META-X – Software for Metapopulation Viability Analysis*. Berlin: Springer-Verlag Berlin Heidelberg. <https://doi.org/10.1007/978-3-642-55723-1>
- Franz, K.W. (2011). *Metapopulation viability analysis of the Natterjack Toad (Bufo calamita): a comparative assessment of PVA software packages and management scenarios*. Rozprawa doktorska. Uniwersytet Warszawski.

- Franz, K.W., Romanowski, J., & Grimm, V. (2011). Modele siedliskowe i analiza żywotności populacji. *Wiadomości Ekologiczne*, 57, 97-108.
- Franz, K.W., Romanowski, J., Johst, K., & Grimm, V. (2013). Ranking Landscape Development Scenarios Affecting Natterjack Toad (*Bufo calamita*) Population Dynamics in Central Poland. *PLoS ONE*, 8(5), e64852. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0064852>
- Fulton, E.A., Boschetti, F., Sporcic, M., Jones, T., Little, L.R., Dambacher, J.M., Gray, R., Scott, R., & Gorton, R. (2015). A Multi-Model Approach to Engaging Stakeholder and Modellers in Complex Environmental Problems. *Environmental Science & Policy*, 48, 44-56. <https://doi.org/10.1016/j.envsci.2014.12.006>
- Grimm, V., & Wissel, C. (2004). The Intrinsic Mean Time to Extinction: A Unifying Approach to Analysing Persistence and Viability of Populations. *Oikos*, 105(3), 501-511. <https://doi.org/10.1111/j.0030-1299.2004.12606.x>
- Hanski, I. (1994). A Practical Model of Metapopulation Dynamics. *Journal of Animal Ecology*, 63(1), 151-162. <https://doi.org/10.2307/5591>
- Harris, R.B., Metzgar, L.H., & Bevins, C.D. (1986). *GAPPS – Generalized Animal Population Projection System – User’s Manual*. Missoula, MT: Montana Cooperative Wildlife Research Unit Publ.
- Hijmans, R.J., & Graham, C.H. (2006). The ability of climate envelope models to predict the effect of climate change on species distributions. *Global change biology*, 12(12), 2272-2281. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2486.2006.01256.x>
- Hokit, D.G., Stith, B.M., & Branch, L.C. (2001). Comparison of Two Types of Metapopulation Models in Real and Artificial Landscapes. *Conservation Biology*, 15(4), 1102-1113. <https://doi.org/10.1046/j.1523-1739.2001.0150041102.x>
- Kindvall, O. (2000). Comparative Precision of Three Spatially Realistic Simulation Models of Metapopulation Dynamics. *Ecological Bulletins*, 48, 101-110.
- Lacy, R.C. (1993). VORTEX: A Computer Simulation Model for Population Viability Analysis. *Wildlife Research*, 20, 45-65. <https://doi.org/10.1071/WR9930045>
- Lindenmayer, D.B., Burgman, M.A., Akcakaya, H.R., Lacy, R.C., & Possingham, H.P. (1995). A Review of the Generic Computer-Programs Alex, Ramas/Space and Vortex for Modeling the Viability of Wildlife Metapopulations. *Ecological Modelling*, 82(2), 161-174. [https://doi.org/10.1016/0304-3800\(94\)00085-V](https://doi.org/10.1016/0304-3800(94)00085-V)
- Lindenmayer, D.B., Clark, T.W., Lacy, R.C., & Thomas, V.C. (1993). Population viability analysis as a tool in wildlife conservation policy: with reference to Australia. *Environmental Management*, 17(6), 745-758. <https://doi.org/10.1007/BF02393895>
- Lindenmayer, D.B., Possingham, H.P., Lacy, R.C., McCarthy, M.A., & Pope, M.L. (2003). How Accurate Are Population Models? Lessons from Landscape-Scale Tests in a Fragmented System. *Ecology Letters*, 6(1), 41-47. <https://doi.org/10.1046/j.1461-0248.2003.00391.x>
- Mace, G.M., & Lande, R. (1991). Assessing extinction threats: towards a re-evaluation of IUCN threatened species categories. *Conservation Biology*, 5, 148-157. <https://doi.org/10.1111/J.1523-1739.1991.TB00119.X>
- McCarthy, M.A., Anelman, S.J., & Possingham, H.P. (2003). Reliability of relative predictions in population viability analysis. *Conservation Biology*, 17, 982-989. <https://doi.org/10.1046/j.1523-1739.2003.01570.x>
- McCarthy, M.A., & Thompson, C. (2001). Expected Minimum Population Size as a Measure of Threat. *Animal Conservation*, 4(4), 351-355. <https://doi.org/10.1017/S136794300100141X>
- Mills, L.S., Hayes, S.G., Baldwin, C., Wisdom, M.J., Citta, J., Mattson, D.J., & Murphy, K. (1996). Factors Leading to Different Viability Predictions for a Grizzly Bear Data Set. *Conservation Biology*, 10(3), 863-873. <https://doi.org/10.1046/j.1523-1739.1996.10030863.x>

- Mills, L.S., & Smouse, P.E. (1994). Demographic Consequences of Inbreeding in Remnant Populations. *The American Naturalist*, 144(3), 412-431. <https://doi.org/10.1086/285684>
- Murphy, J.M., Sexton, D.M., Barnett, D.N., Jones, G.S., Webb, M.J., Collins, M., & Stainforth, D.A. (2004). Quantification of modelling uncertainties in a large ensemble of climate change simulations. *Nature*, 430(7001), 768-772. <https://doi.org/10.1038/nature02771>
- O'Grady, J.J., Reed, D.H., Brook, B.W., & Frankham, R. (2004). What Are the Best Correlates of Predicted Extinction Risk? *Biological Conservation*, 118(4), 513-520. <https://doi.org/10.1016/j.biocon.2003.10.002>
- Opdam, P., Verboom, J., & Pouwels, R. (2003). Landscape cohesion: an index for the conservation potential of landscapes for biodiversity. *Landscape Ecology*, 18, 113-126. <https://doi.org/10.1023/A:1024429715253>
- Pe'er, G., Matsinos, Y., Johst, K., Franz, K.W., Turlure, C., Radchuk, V., Malinowska, A., Curtis, J.M.R., Naujokaitis-Lewis, I., Wintle, B.A., & Henle, K. (2013). A Protocol for Better Design, Application, and Communication of Population Viability Analyses. *Conservation Biology*, 27, 644-656. <https://doi.org/10.1111/cobi.12076>
- Pellet, J., Maze, G., & Perrin, N. (2006). The Contribution of Patch Topology and Demographic Parameters to Population Viability Analysis Predictions: The Case of the European Tree Frog. *Population Ecology*, 48(4), 353-361. <https://doi.org/10.1007/s10144-006-0003-7>
- Possingham, H.P., & Davies, I. (1995). ALEX: A Model for the Viability Analysis of Spatially Structured Populations. *Biological Conservation*, 73(2), 143-150. [https://doi.org/10.1016/0006-3207\(95\)90039-X](https://doi.org/10.1016/0006-3207(95)90039-X)
- Radchuk, V., Johst, K., Groeneveld, J., Turlure, C., Grimm, V., & Schtickzelle, N. (2014). Appropriate Resolution in Time and Model Structure for Population Viability Analysis: Insights from a Butterfly Metapopulation. *Biological Conservation*, 169, 345-354. <https://doi.org/10.1016/j.biocon.2013.12.004>
- Rannap, R., Lõhmus, A. & Jakobson, K. (2007). Consequences of coastal meadow degradation: The case of the natterjack toad (*Bufo calamita*) in Estonia. *Wetlands*, 27, 390.
- Reed, J.M., Mills, L.S., Dunning, J.B., Menges, E.S., Mckelvey, K.S., Frye, R., Beissinger, S.R., Anstett, M.C., & Miller, P. (2002). Emerging Issues in Population Viability Analysis. *Conservation Biology*, 16(1), 7-19. <https://doi.org/10.1046/j.1523-1739.2002.99419.x>
- Romanowski, J. (2007). Vistula River Valley as the Ecological Corridor for Mammals. *Polish Journal of Ecology*, 55(4), 805-819.
- Romanowski, J., Kowalczyk, K., & Rau, K. (2008). Population Viability Modelling and Potential Threats to the Beaver in the Vistula River Valley, Poland. *Annales Zoologici Fennici* 45(4), 323-328. <https://doi.org/10.5735/086.045.0413>
- Sala, O.E., Chapin, F.S., Armesto, J.J., Berlow, E., Bloomfield, J., Dirzo, R., Huber-Sanwald, E. et al. (2000). Global biodiversity scenarios for the year 2100. *Science*, 287(5459), 1770-1774. <https://doi.org/10.1126/science.287.5459.1770>
- Shea, K., Runge, M.C., Pannell, D., Probert, W. J., Li, S.L., Tildesley, M., & Ferrari, M. (2020). Harnessing multiple models for outbreak management. *Science*, 368(6491), 577-579. <https://doi.org/10.1126/science.abb9934>
- Sjögren-Gulve, P., & Hanski, I. (2000). Metapopulation Viability Analysis Using Occupancy Models. *Ecological Bulletins*, 48, 53-71. <https://doi.org/10.2307/20113248>
- Van der Sluis, T., Romanowski, J., Bouwma, I.M., & Matuszkiewicz, J. (2007). Comparison of Scenarios for the Vistula River, Poland. W: S.-K. Hong, N. Nakagoshi, B. Fu, & Y. Morimoto (red.), *Landscape Ecological Applications in Man-Influenced Areas Linking Man and Nature Systems* (s. 417-433). Dordrecht, The Netherlands: Springer.

Zurell, D., Jeltsch, F., Dormann, C.F., & Schroder, B. (2009). Static Species Distribution Models in Dynamically Changing Systems: How Good Can Predictions Really Be? *Ecography*, 32(5), 733-744. <https://doi.org/10.1111/j.1600-0587.2009.05810.x>

Summary

Because of the scale and speed of species extinctions conservationists require methods that facilitate decision making. Therefore, a wide range of habitat and population viability analysis (PVA) software has been developed. Given the diversity of available programs it is currently challenging to decide which program is the most appropriate for a particular problem and what has to be considered when interpreting and comparing results from different approaches.

Previous comparisons of PVA software addressed more generic questions such as data requirements, assumptions and predictive accuracy. In contrast, we focus on a more applied problem that is still unresolved: how do simple habitat models and PVA software packages affect the ranking of alternative management scenarios? We addressed this problem by comparing different packages (LARCH, META-X, VORTEX and RAMAS GIS). As a test case, we studied the impact of alternative landscape development scenarios (river regulation, grassland restoration, reforestation and renaturalisation) for the Vistula valley, Poland, on the natterjack toad (*Bufo calamita*). In this context we also aimed to assess whether the use of at least two different PVA packages can enable users to better understand the differences in model predictions, which would imply a greater awareness and critical use of the packages.

Our model selection represents different approaches to population viability analysis, including habitat, local population and stochastic patch occupancy models. The models can be evaluated in regard to the complexity of parameters and to the way the landscape is handled. We used RAMAS GIS to create a habitat model (RAMASh) and a detailed spatially explicit stochastic metapopulation model (RAMASp) which combined served as a complete “virtual” dataset for parameterisation of other programs. As an example of a stochastic patch occupancy model, we selected the META-X software. For a more independent comparison we added VORTEX – another package that includes explicit population dynamics, similar to RAMAS. Additionally, we included the habitat model LARCH because this type of model is often used by policy makers.

We compared the metapopulation structure produced by RAMASh and LARCH. Scenario ranking according to the predicted carrying capacity in both programs was exactly the same, because the quantitative results for each scenario were almost identical in both programs. However, the metapopulation structure showed big differences between the programs, especially in the number of small populations. The analyses of results of different PVA programs (RAMASp, VORTEX and META-X) showed that absolute values of viability measures partly differed among these programs. Slight differences in population growth rate in RAMASp and VORTEX were amplified by stochasticity and resulted in visibly lower values of final abundance in VORTEX than in RAMASp. Also the absolute values of intrinsic mean time to extinction showed some discrepancies in VORTEX and META-X. These results are in agreement with findings of previous PVA comparisons, which empha-

sizes that absolute values of viability measures produced by any single model should be treated with caution.

Nevertheless, despite these differences the rankings of the scenarios were the same in all three programs. However the order of the scenarios was different than in habitat models. In addition, these rankings were robust to the choice of viability measure. Taken together, these results emphasize that scenario ranking delivered by PVA software is robust and thus very useful for conservation management. Furthermore, we recommend using at least two PVA software packages in parallel, as this forces user to scrutinize the simplifying assumptions of the underlying models and of the viability metrics used.

Załącznik 1

DAC-PVA protocol

Background

Context and motivation

See manuscript

Organism, Prior knowledge, Field Methods & data

In the current study natterjack toad serves only as an example. The accuracy of the organism information is therefore not relevant for the software comparison. Justification of the parameter values can be found in Franz et al. (2013). All values necessary to recreate the calculations can be found in Franz et al. (2013) and within this protocol.

Model description

Table 1. Model overview

MODEL OVERVIEW				
	RAMAS	LARCH	META-X	VORTEX
<i>Model purpose</i>				
General software purpose	Spatial analysis of landscape (Meta)Population Viability Analysis	Spatial analysis of landscape for specific species or ecotypes Population and metapopulation assessment in a fragmented landscape	Metapopulation Viability Analysis	(Meta)Population Viability Analysis
<i>Biological entities</i>				
Entities	Individuals Patches Networks of patches	Patches Networks of patches	Patches Networks of patches	Individuals Patches Networks of patches
<i>Spatial Entities</i>				

Spatial entities and units	Distances [km] Cell size 0.25 x 0.25 km Neighbourhood distance 6.5 cells (to group cells into patches) Patch coordinates Density 50 ind./km ²	Distances [km] Cell size 0.25 x 0.25 km Neighbourhood distance 6.5 cells (to group cells into patches) Patch size [km ²] Density 50 ind./km ²	Distances [km] Patch coordinates	-
Landscape (spatial collective)	Landscape extent 135x50km	Landscape extent 135x50km	Landscape extent 135x50km	Landscape defined only via dispersal rates (same as RAMAS)
<i>Temporal scales</i>				
Time step	year	-	year	year
Duration	100; 500 (maximum time span in RAMAS to calculate the extinction risks of each local population for META-X);	Without performing any simulations probability of surviving 100 years is calculated	100; 10,000 (to obtain the intrinsic mean time to extinction (Grimm & Wissel 2004))	100; 10,000 (to obtain the intrinsic mean time to extinction)
Repetition	1000	-	1000	1000
<i>Processes I: Population dynamics</i>				
Population dynamics	stage matrix (Tab. 3)	No population dynamics Probability of survival based on patch size (for amphibians): Small patch < 125 individuals. Key patch ≥ 125 and < 375 individuals MVP ≤ 375 individuals	Local population dynamics are simplified to three parameters: rate of extinction μ , number of emigrants per year E and number of immigrants I needed.	stage matrix (Tab. 3)
Density dependence	Ceiling			Ceiling
Group affected	all			all
<i>Processes II: Movement and dispersal</i>				
Dispersal	Implicit	No dynamics	Implicit	Implicit
D mean	2km		2km	(from RAMAS)
D max	10km			
Dispersing group	all		all	

Amount of dispersers	max 20% per connection between two patches		max 20%	
Mortality	no		yes (distance dependent)	no
<i>Scheduling</i>				
Annual sequence	1.Population growth 2.Dispersal		1.Local Extinction 2.Recolonization	1.Breeding 2.Mortality 3.Ageing 4.Dispersal 5.Carrying capacity truncation
DESIGN CONCEPTS				
<i>Emergence I: Link between biological entities</i>				
Link between entities	Metapopulation dynamics emerge from local population dynamics and dispersal	-	Metapopulation dynamics emerges from patch occupancy dynamics and dispersal	Metapopulation dynamics emerge from local population dynamics and dispersal
<i>Environmental stochasticity</i>				
	Lognormal distribution	-	(From RAMAS - included in extinction rate of patches)	Binomial distribution
<i>Demographic stochasticity</i>				
Sex ratio	Binomial distribution	-	-	Binomial distribution
Survival	Binomial distribution	-	-	Binomial distribution
No. of offspring	Poisson distribution	-	-	-
<i>Potential outputs: Viability measures</i>				
Growth rate	+			+
Final abundance	+			+
Expected minimum abundance	+			
Intrinsic mean time to extinction			+	+
MODEL DETAILS				
<i>Initialization</i>				
Initial population size	Equal to carrying capacity			(from RAMAS)
Carrying capacity	see Tab. 2; Tab. 5			(from RAMAS)

IV

Patch occupancy	All occupied		All occupied	All occupied
Sex ratio	see Tab. 3; Tab. 6			see Tab. 3; Tab. 6
<i>Input data</i>				
External inputs necessary to construct the model	GIS maps	GIS maps	Metapopulation structure (from RAMAS GIS?)	Metapopulation structure (from RAMAS GIS?)
GIS information used	Wintering habitat (used as 500m buffer to locate breeding habitat):	Wintering habitat (used as 500m buffer to locate breeding habitat):	Number, configuration and spatial location of patches for all scenarios were taken directly from RAMAS	Number, configuration and spatial location of patches for all scenarios were taken directly from RAMAS
Habitat requirements	<ul style="list-style-type: none"> - Indefinite pine-birch forest - Pine thicket - Juvenile indefinite pine forest 	<ul style="list-style-type: none"> - Indefinite pine-birch forest - Pine thicket - Juvenile indefinite pine forest 		
	Breeding habitat (1-optimal, 0.5-suboptimal):	Breeding habitat (1-optimal, 0.5-suboptimal):		
	<ul style="list-style-type: none"> - Wet marsh marigold meadows (1) - Rich pastures with Cynosurus (1) - Complexes of segetal communities (0.5) - Oat-grass meadows (0.5) 	<ul style="list-style-type: none"> - Wet marsh marigold meadows (1) - Rich pastures with Cynosurus (1) - Complexes of segetal communities (0.5) - Oat-grass meadows (0.5) 		

*Model application**Parameter estimation and parameterization (baseline scenario)***Table 2.** Patch coordinates and carrying capacities (K) predicted by RAMAS for each patch.

Population/patch	coordinates		K
	X	Y	
1	19.64	9.00	11
2	25.25	10.00	2
3	31.29	12.74	109
4	37.54	16.38	67
5	46.35	20.55	217
6	58.05	24.36	72
7	58.34	31.59	252
8	65.46	27.92	33
9	70.78	32.88	19
10	74.92	34.54	16
11	130.13	33.88	3
12	81.62	41.20	94
13	71.09	38.92	208
14	131.50	39.00	2
15	125.54	40.17	19
16	77.00	41.75	2
17	104.79	42.85	2888
18	125.59	44.56	20
19	88.75	44.50	2
20	81.88	45.25	3
21	79.67	46.00	5
22	81.75	47.42	6
23	127.04	48.54	148

Table 3. Stage matrices for RAMAS and VORTEX.

Parameter	RAMAS	VORTEX
First age of reproduction (F and M)	3 rd year	2 nd year
Maximum breeding age (F and M)	7	7
Sex ratio (F: M)	1:1.3	1:1.3
Mating	polygynous (max. 3 F/M)	polygynous
% adult F breeding	90	90
Mean no. of progeny per breeding F per year	5.3	5.3
survival of F/M between ages 0 and 1	0.4 / 0.4	0.4 / 0.4
survival of F/M between ages 1 and 2	0.45 / 0.45	0.45 / 0.45
survival of F/M between ages 2 and 3	0.6 / 0.55	-
survival of F/M above age 2	-	0.69/0.64
survival of F/M above age 3	0.85 / 0.8	-
Coefficient of variation for fecundities and for survivals	0.1	0.1

Sensitivity analysis and scenarios

Table 4. Scenarios description. More details, especially changes in habitat amount and landscape elements can be found in van der Sluis 2005; van der Sluis et al. 2007 and changes in habitat amount and landscape elements specific for natterjack toad in Franz et al. 2013.

Scenario	Description
Infrastructure development	<ul style="list-style-type: none"> maximal river regulation, construction of two new dams and reservoirs, removal of all trees in the area constrained by the dikes, development of roads, dikes, motorways etc.
Reforestation	<ul style="list-style-type: none"> conversion of low-productivity agricultural fields into forest plantations and natural pine forest succession, afforestation in areas least suited to intensive agriculture (arable lands, meadows, and pastures), reforestation of wastelands in pine forests, mixed oak-pine forests and willow-poplar alluvial forests
Grassland restoration	<ul style="list-style-type: none"> restore and protect the biodiversity of grasslands by supporting the small-scale farming and traditional grazing, focus on areas of low intensity use: meadows (mown once or twice) and lowland pastures, preservation of existing grasslands and maintenance of the existing mosaic of grasslands, arable lands, gardens and orchards
Renaturalisation	<ul style="list-style-type: none"> restoration of the natural river with minimal anthropogenic impact, elimination of road impacts by constructing fauna passages on existing roads, removing some of the dikes, dismantling the present dam, removal of some of the settlements in the river valley, enhancement of natural succession within the floodplain

Table 5. Patch coordinates and carrying capacities (K) predicted by RAMAS for each patch and each scenario.

Population / patch	Scenarios											
	Infrastructure development			Reforestation			Grassland restoration			Renaturalisation		
	coordinates		K	coordinates		K	coordinates		K	coordinates		K
	X	Y		X	Y		X	Y		X	Y	
1	19.64	9.00	11	20.38	9.44	6	19.64	9.00	11	25.25	10.00	2
2	25.25	10.00	2	25.25	10.00	2	25.25	10.00	2	31.29	12.74	109
3	31.29	12.74	109	28.32	11.25	23	31.37	12.69	119	37.54	16.38	67
4	37.54	16.38	67	36.41	15.46	67	37.44	13.44	6	46.35	20.61	213
5	46.35	20.55	217	45.87	20.33	186	41.50	15.25	2	58.80	24.48	56
6	58.05	24.36	72	55.78	23.56	31	37.52	16.36	66	58.41	31.72	238
7	58.34	31.59	252	50.92	24.44	20	53.13	26.79	520	65.00	26.63	6
8	65.46	27.92	33	59.00	24.50	2	58.05	24.36	72	67.19	30.00	6

VIII

Population / patch	Scenarios											
	Infrastructure development			Reforestation			Grassland restoration			Renaturalisation		
	coordinates		K	coordinates		K	coordinates		K	coordinates		K
	X	Y		X	Y		X	Y		X	Y	
9	70.78	32.88	19	65.06	27.43	27	65.46	27.92	33	70.56	31.94	9
10	74.92	34.54	16	54.53	27.95	56	73.02	33.96	53	74.92	34.54	16
11	130.1	33.88	3	60.14	31.96	63	130.1	33.88	3	130.13	33.88	3
12	81.62	41.20	94	70.96	33.25	11	71.49	38.93	230	130.63	37.25	6
13	71.09	38.92	208	65.25	33.25	5	81.64	41.07	106	81.62	41.20	94
14	131.5	39.00	2	73.75	34.25	2	131.5	39.00	2	71.02	38.92	206
15	0	40.17	19	62.33	36.17	6	0	40.17	19	131.50	39.00	2
16	125.5	41.75	2	66.02	37.18	31	125.5	41.75	2	125.54	40.17	19
17	4	42.88	2872	69.75	38.00	5	4	42.81	2906	77.00	41.75	2
18	125.5	44.56	20	6	39.19	8	125.5	44.56	20	105.01	42.71	2923
19	9	44.50	2	75.67	39.42	75	88.75	44.50	2	125.59	44.56	20
20	88.75	45.25	3	4	40.84	13	88.75	45.25	3	88.75	44.50	2
21	79.67	46.00	5	69.75	40.50	2	80.81	46.78	14	81.88	45.25	3
22	127.0	47.42	6	92.29	44.22	986	127.0	47.42	148	79.67	46.00	5
23	4	48.54	148	4	43.67	214	4	48.54	148	81.75	47.42	6
24				8	42.04	1683				127.04	48.54	148
25				86.21	44.75	19						
26				125.9								
27				1	44.38	25						
28				81.75	45.25	2						
29				81.75	47.42	6						
30				87.13	49.38	3						
				107.2								
				5	50.25	2						

Table 6. Stage matrices for RAMAS and VORTEX scenarios

Parameter	RAMAS	VORTEX
First age of reproduction (F and M)	3 rd year	2 nd year
Maximum breeding age (F and M)	7	7
Sex ratio (F: M)	1:1.3	1:1.3
Mating	polygynous (max. 3 F/M)	polygynous
% adult F breeding	90	90
Mean no. of progeny per breeding F per year	5.3	5.3
survival of F/M between ages 0 and 1	0.4 / 0.4	0.4 / 0.4
survival of F/M between ages 1 and 2	0.45 / 0.45	0.45 / 0.45
survival of F/M between ages 2 and 3 No change, Grassland restoration and Reforestation scenarios	0.6 / 0.55	-
survival of F/M between ages 2 and 3 Infrastructure development scenario	0.54 / 0.49	-
survival of F/M between ages 2 and 3 Renaturalisation scenario	0.66 / 0.61	-
survival of F/M above age 2 No change, Grassland restoration and Reforestation scenarios	-	0.69/0.64
survival of F/M above age 2 Infrastructure development scenario	-	0.64/0.59
survival of F/M above age 2 Renaturalisation scenario	-	0.735/0.69
survival of F/M above age 3 No change, Grassland restoration and Reforestation scenarios	0.85 / 0.8	-
survival of F/M above age 3 Infrastructure development scenario	0.79 / 0.74	-
survival of F/M above age 3 Renaturalisation scenario	0.91 / 0.86	-
Coefficient of variation for fecundities and for survivals	0.1	0.1

Outcomes

Baseline results and scenarios

For main results see results section in the manuscript.

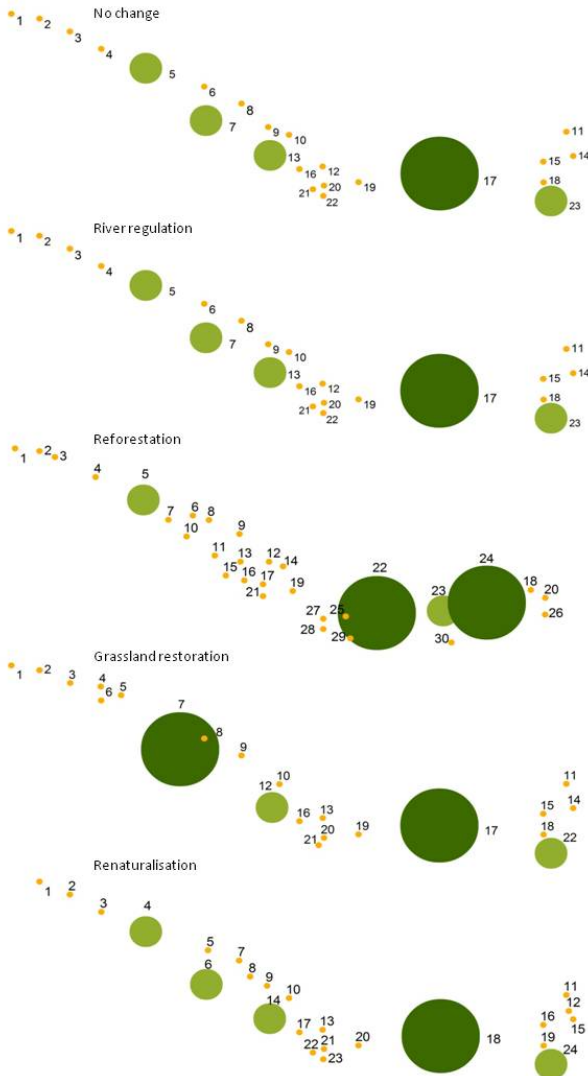


Figure 1. Patch configuration for different scenarios obtained by RAMAS. Size and colour of the patches represent small (orange, < 125), medium (light green, ≥ 125 and < 375) and large (dark green, ≤ 375) individuals patches. Each patch is assigned a number, which correspond to the population ID



Figure 2. Patch configuration for each scenario obtained by LARCH.

Table 7. Carrying capacities (K) predicted by LARCH for each patch and each scenario.

Population/ patch	Scenarios				
	No change	Infrastructure development	Reforestation	Grassland restoration	Renaturalisation
1	11	11	6	11	178
2	178	178	25	6	450
3	105	105	31	2	56
4	469	469	273	186	6
5	19	19	2	105	6
6	16	16	27	520	9
7	3	3	56	53	16
8	208	208	63	3	3
9	2	2	11	2	8
10	94	94	5	336	206
11	2	2	2	2	94
12	20	20	6	20	2
13	13	13	31	20	20
14	5	5	5	2855	13
15	2836	2820	8	6	5
16	6	6	75	2	2872
17	2	2	13	3	6
18	3	3	2	2	2
19	2	2	1005	3	3
20	3	3	214	2	2
21	2	2	117	34	3
22	34	34	25	3	2
23	3	3	8	3	34
24	3	3	1522	5	3
25	5	5	3	2	3
26	2	2	5	17	5
27	17	17	3	2	2
28	2	2	2	8	17
29	8	8	6	2	2
30	2	2	3	6	8
31	6	6	6	30	2
32	30	30	3	2	6
33	2	2	2	2	30
34	2	2	3	5	2
35	5	5	3	3	2
36	3	3	3	3	5
37	3	3	6	3	3
38	3	3		3	3
39	3	3		28	3
40	28	28		3	3
41	3	3		2	28
42	2	2		14	3
43	14	14		2	2
44	2	2		17	14
45	17	17		3	2
46	3	3			17
47					3

Sensitivity and uncertainty

To examine the sensitivity of the scenario ranking we used the simplified outranking method (similar to PROMETHEE; (Brans and Vincke 1985) of Multicriteria Decision Analysis described in detail by (Drechsler et al. 2003). It allows comparing the original rank order with the ones produced by sensitivity analysis by comparing pairs of values where the preferred one receives one point. For each parameter changed in the sensitivity analysis results for each scenario were compared with all others in a pairwise manner (Table 16 and further). Sums of partial preference matrices give a total preference matrix. Sums of preference values for each pair of scenarios equal the number of times in the sensitivity analysis one scenario ranked higher than the other. Calculating the row sums indicate how many times a target scenario was preferred compared to other scenarios. Column sums measure how often another scenario was preferred compared to the target scenario. Based on these summed values it was possible to obtain new aggregated scenario rankings that integrate all the information produced by the sensitivity analysis.

Table 8. Results from sensitivity analysis: Dependence of predicted metapopulation structure (number of small, medium and large patches) on input parameters (dispersal distance and density) in RAMAS GIS. Patch sizes were classified according to the LARCH rules for small (<125), key (≥ 125 and < 375) and MVP (≥ 375 individuals) patches for amphibians

Parameter	Patch size	Scenario			
		Infrastructure development	Reforestation	Grassland restoration	Renaturalisation
distance +20%	small	10	19	9	11
	medium	2	2	2	2
	large	2	2	2	2
	all	14	23	13	15
distance -20%	small	40	46	39	39
	medium	2	2	2	2
	large	1	3	1	1
	all	43	51	42	42
density +20%	small	17	26	16	18
	medium	5	2	4	5
	large	1	2	2	1
	all	23	30	22	24
density -20%	small	19	26	19	20
	medium	3	2	1	3
	large	1	2	2	1
	all	23	30	22	24

Table 9. Results from sensitivity analysis: Dependence of predicted carrying capacity on input parameters (dispersal distance and density) in RAMAS GIS (from Franz et al. 2013).

Parameter	Scenarios			
	Infrastructure development	Reforestation	Grassland restoration	Renaturalisation
dispersal distance +20%	4182	3580	4338	4161
dispersal distance -20%	4185	3580	4342	4163
density +20%	5018	4298	5208	4998
density -20%	3346	2862	3471	3331

Table 10. Results from sensitivity analysis: Dependence of predicted metapopulation structure (number of small, medium and large patches) on input parameters (dispersal distance and density) in LARCH. Patch sizes were classified according to the LARCH rules for small (<125), key (≥ 125 and < 375) and MVP (≥ 375 individuals) patches for amphibians.

Parameter	Patch size	Scenarios			
		Infrastructure development	Reforestation	Grassland restoration	Renaturalisation
distance +20%	small	31	27	31	33
	medium	1	2	1	1
	large	2	1	2	2
	all	34	30	34	36
distance -20%	small	57	39	57	58
	medium	3	2	1	3
	large	1	2	2	1
	all	61	43	60	62
density +20%	small	41	32	40	43
	medium	3	3	2	2
	large	2	2	3	2
	all	46	37	45	47
density -20%	small	42	33	41	43
	medium	2	2	2	3
	large	2	2	2	1
	all	46	37	45	47

Table 11. Results from sensitivity analysis: Dependence of predicted carrying capacity on input parameters (dispersal distance and density) in LARCH.

Parameter	Scenarios			
	Infrastructure development	Reforestation	Grassland restoration	Renaturalisation
dispersal distance +20%	4180	3578	4338	4161
dispersal distance -20%	4180	3578	4338	4161
density +20%	5016	4294	5205	4993
density -20%	3344	2863	3470	3329

Table 12. Results from sensitivity analysis: Dependence of expected minimum abundance on input parameters in RAMAS (from Franz et al. 2013).

Parameter	Scenarios			
	Infrastructure development	Reforestation	Grassland restoration	Renaturalisation
initial abundance +20%	770	1968	2614	3245
initial abundance -20%	684	1921	2573	3212
all dispersal rates +20%	747	1894	2575	3232
all dispersal rates -20%	768	2039	2660	3267
breeding success +20%	2197	2564	3227	3487
breeding success -20%	57	563	934	2680
offspring number +20%	2788	2762	3472	3600
offspring number -20%	3	54	113	1335
dispersal rate +20%	762	1882	2557	3231
dispersal rate -20%	774	2025	2636	3267
mean disp. distance +20%	734	1665	2493	3167
mean disp. distance -20%	797	2145	2713	3306
max disp. distance +20%	776	1900	2618	3249
max disp. distance -20%	773	1991	2604	3256
1 stage survival rate +20%	2877	2824	3549	3662
1 stage survival rate -20%	3	49	109	1320
2 stage survival rate +20%	2903	2843	3557	3663
2 stage survival rate -20%	3	52	108	1298
3 stage survival rate +20%	2409	2688	3377	3584
3 stage survival rate -20%	37	333	594	2242
4 stage survival rate +20%	1950	2501	3158	3414
4 stage survival rate -20%	121	772	1264	2664
5 stage survival rate +20%	1471	2352	2985	3357
5 stage survival rate -20%	279	1265	1905	2947
6 stage survival rate +20%	1076	2167	2796	3300
6 stage survival rate -20%	523	1693	2346	3126
all adult stages surv. rate +20%	3358	3045	3792	3731
all adult stages surv. rate -20%	0.4	3	12	170
K +20%	870	2379	3178	3939
K -20%	590	1517	2019	2538
without national park	55	156	455	714

¹ Breeding success equals 100% (initial value was 90%).² For each stage both male and female survival rates were changed.³ Big patches from the national park area were excluded from the simulation.

Table 13. Results from sensitivity analysis: Dependence of intrinsic mean time to extinction on input parameters in META-X.

Parameter	Scenarios			
	Infrastructure development	Reforestation	Grassland restoration	Renaturalisation
dispersal distance +20%	292	2437	2379	5195
dispersal distance -20%	304	797	1062	1232
number of immigrants +20%	298	1148	1388	2092
number of immigrants -20%	280	1526	1760	2687
number of emigrants +20%	294	1574	1737	2734
number of emigrants -20%	275	1142	1418	1949
Local extinction risk +20%	233	1035	1140	1585
Local extinction risk -20%	359	2018	2354	3684
without national park	172	522	1721	2274

Table 14. Results from sensitivity analysis: Dependence of final metapopulation size on input parameters in VORTEX.

Parameter	Scenario			
	Infrastructure development	Reforestation	Grassland restoration	Renaturalisation
dispersal distance +20%	594.11	1930.65	2739.99	3459.99
dispersal distance -20%	581.36	2120.13	2789.77	3495.63
adult F breeding + 20%	2639.68	2848.5	3606.22	3751.67
adult F breeding -20%	0.72	15.08	32.49	474.99
offspring number +20%	3312.92	3057.32	3845.15	3881.29
offspring number -20%	0.94	15.1	30.15	470.54
1 stage mortality rate +20% ¹	0	0.23	0.33	14.27
1 stage mortality rate -20%	3676.65	3229.25	4021.18	3963.36
2 stage mortality rate +20%	0.11	2.35	5.07	112.72
2 stage mortality rate -20%	3560.39	3171.94	3960.69	3922.39
≥3 stage mortality rate +20%	5.78	174.38	305.72	2519.26
≥3 stage mortality rate-20%	3153.26	2957.41	3751.06	3764.74
male monopolization - 20%	586.45	2040.93	2809.59	3482.92
initial pop. size +20%	620.26	2008.3	2764.8	3464.52
initial pop. size -20%	549.39	1999.47	2785.78	3480.1
K +20%	687.83	2465.22	3444.8	4250.64
K -20%	480.05	1597.76	2200.39	2748.49
dispersal survival -20%	587.31	2015.37	2784.83	3467.92
without national park	72.71	225.34	534.92	834.31

¹ For each stage mortality was changed for both sexes.

Table 15. Results of pairwise Mann-Whitney-U tests that compared among all scenarios simulated minimum expected abundances in RAMAS; intrinsic mean time to extinction in META-X and population abundances in VORTEX.

Compared scenarios		RAMAS		META-X		VORTEX	
		U	P	U	P	U	P
Infrastructure development	Renaturalisation	0	< 0.001	9545.5	< 0.001	97	< 0.001
	Grassland restoration	0	< 0.001	23685	< 0.001	7971.5	< 0.001
	Reforestation	0	< 0.001	50097	< 0.001	34282	< 0.001
Renaturalisation	Grassland restoration	100	< 0.001	664538	< 0.001	873432.5	< 0.001
	Reforestation	100	< 0.001	757415	< 0.001	996545	< 0.001
Grassland restoration	Reforestation	100	< 0.001	617956.5	< 0.001	852671	< 0.001

Table 16. Partial preference matrix from sensitivity analysis in RAMAS habitat model (from Franz et al. 2013).

Parameter	Scenarios	Infrastructure development	Reforestation	Grassland restoration	Renaturalisation
disp. dist. +20%	Infrastructure development	0	1	0	1
	Reforestation	0	0	0	0
	Grassland restoration	1	1	0	1
	Renaturalisation	0	1	0	0
disp. dist. -20%	Infrastructure development	0	1	0	1
	Reforestation	0	0	0	0
	Grassland restoration	1	1	0	1
	Renaturalisation	0	1	0	0
density +20%	Infrastructure development	0	1	0	1
	Reforestation	0	0	0	0
	Grassland restoration	1	1	0	1
	Renaturalisation	0	1	0	0
Density -20%	Infrastructure development	0	1	0	1
	Reforestation	0	0	0	0
	Grassland restoration	1	1	0	1
	Renaturalisation	0	1	0	0

Table 17. Partial preference matrix from sensitivity analysis in LARCH.

Parameter	Scenarios	Infrastructure development	Reforestation	Grassland restoration	Renaturalisation
disp. dist. +20%	Infrastructure development	0	1	0	1
	Reforestation	0	0	0	0
	Grassland restoration	1	1	0	1
	Renaturalisation	0	1	0	0
disp. dist. -20%	Infrastructure development	0	1	0	1
	Reforestation	0	0	0	0
	Grassland restoration	1	1	0	1
	Renaturalisation	0	1	0	0
density +20%	Infrastructure development	0	1	0	1
	Reforestation	0	0	0	0
	Grassland restoration	1	1	0	1
	Renaturalisation	0	1	0	0
Density -20%	Infrastructure development	0	1	0	1
	Reforestation	0	0	0	0
	Grassland restoration	1	1	0	1
	Renaturalisation	0	1	0	0

Table 18. Total preference matrix summarising results of sensitivity analysis – same results for LARCH and RAMAS.

Scenarios	Infrastructure development	Reforestation	Grassland restoration	Renaturalisation	Sum+	Rank
Infrastructure development	0	4	0	4	8	2
Reforestation	0	0	0	0	0	4
Grassland restoration	4	4	0	4	12	1
Renaturalisation	0	4	0	0	4	3
Sum-	4	12	0	8		
Rank	2	4	1	3		

Note: The Sum+ column give the row sums and row Sum- give the column sums.

Table 19. Partial preference matrix from sensitivity analysis in RAMAS population dynamic model (from Franz et al. 2013).

Parameter	Scenarios	Infrastructure		Grassland	
		development	Reforestation	restoration	Renaturalisation
initial pop. size +20%	Infrastructure development	0	0	0	0
	Reforestation	1	0	0	0
	Grassland restoration	1	1	0	0
	Renaturalisation	1	1	1	0
initial pop. Size -20%	Infrastructure development	0	0	0	0
	Reforestation	1	0	0	0
	Grassland restoration	1	1	0	0
	Renaturalisation	1	1	1	0
all disp. rates +20%	Infrastructure development	0	0	0	0
	Reforestation	1	0	0	0
	Grassland restoration	1	1	0	0
	Renaturalisation	1	1	1	0
all disp. rates -20%	Infrastructure development	0	0	0	0
	Reforestation	1	0	0	0
	Grassland restoration	1	1	0	0
	Renaturalisation	1	1	1	0
breed. success +20%	Infrastructure development	0	0	0	0
	Reforestation	1	0	0	0
	Grassland restoration	1	1	0	0
	Renaturalisation	1	1	1	0
breed. success -20%	Infrastructure development	0	0	0	0
	Reforestation	1	0	0	0
	Grassland restoration	1	1	0	0
	Renaturalisation	1	1	1	0
offspring number +20%	Infrastructure development	0	1	0	0
	Reforestation	0	0	0	0
	Grassland restoration	1	1	0	0
	Renaturalisation	1	1	1	0
offspring number -20%	Infrastructure development	0	0	0	0
	Reforestation	1	0	0	0
	Grassland restoration	1	1	0	0
	Renaturalisation	1	1	1	0
disp. rate +20%	Infrastructure development	0	0	0	0
	Reforestation	1	0	0	0
	Grassland restoration	1	1	0	0
	Renaturalisation	1	1	1	0

Parameter	Scenarios	Infrastructure development	Reforestation	Grassland restoration	Renaturalisation
disp. rate -20%	Infrastructure development	0	0	0	0
	Reforestation	1	0	0	0
	Grassland restoration	1	1	0	0
	Renaturalisation	1	1	1	0
mean dist. +20%	Infrastructure development	0	0	0	0
	Reforestation	1	0	0	0
	Grassland restoration	1	1	0	0
	Renaturalisation	1	1	1	0
mean dist. -20%	Infrastructure development	0	0	0	0
	Reforestation	1	0	0	0
	Grassland restoration	1	1	0	0
	Renaturalisation	1	1	1	0
max dist. +20%	Infrastructure development	0	0	0	0
	Reforestation	1	0	0	0
	Grassland restoration	1	1	0	0
	Renaturalisation	1	1	1	0
max dist. -20%	River regulation	0	0	0	0
	Reforestation	1	0	0	0
	Grassland restoration	1	1	0	0
	Renaturalisation	1	1	1	0
1 stage surv. +20%	Infrastructure development	0	1	0	0
	Reforestation	0	0	0	0
	Grassland restoration	1	1	0	0
	Renaturalisation	1	1	1	0
1 stage surv. -20%	Infrastructure development	0	0	0	0
	Reforestation	1	0	0	0
	Grassland restoration	1	1	0	0
	Renaturalisation	1	1	1	0
2 stage surv. +20%	Infrastructure development	0	1	0	0
	Reforestation	0	0	0	0
	Grassland restoration	1	1	0	0
	Renaturalisation	1	1	1	0
2 stage surv. -20%	Infrastructure development	0	0	0	0
	Reforestation	1	0	0	0
	Grassland restoration	1	1	0	0
	Renaturalisation	1	1	1	0
3 stage surv. +20%	Infrastructure development	0	0	0	0
	Reforestation	1	0	0	0
	Grassland restoration	1	1	0	0

Parameter	Scenarios	Infrastructure development	Reforestation	Grassland restoration	Renaturalisation
	Renaturalisation	1	1	1	0
3 stage surv. -20%	Infrastructure development	0	0	0	0
	Reforestation	1	0	0	0
	Grassland restoration	1	1	0	0
	Renaturalisation	1	1	1	0
4 stage surv. +20%	Infrastructure development	0	0	0	0
	Reforestation	1	0	0	0
	Grassland restoration	1	1	0	0
	Renaturalisation	1	1	1	0
4 stage surv. -20%	Infrastructure development	0	0	0	0
	Reforestation	1	0	0	0
	Grassland restoration	1	1	0	0
	Renaturalisation	1	1	1	0
5 stage surv. +20%	Infrastructure development	0	0	0	0
	Reforestation	1	0	0	0
	Grassland restoration	1	1	0	0
	Renaturalisation	1	1	1	0
5 stage surv. -20%	Infrastructure development	0	0	0	0
	Reforestation	1	0	0	0
	Grassland restoration	1	1	0	0
	Renaturalisation	1	1	1	0
6 stage surv. +20%	Infrastructure development	0	0	0	0
	Reforestation	1	0	0	0
	Grassland restoration	1	1	0	0
	Renaturalisation	1	1	1	0
6 stage surv. -20%	Infrastructure development	0	0	0	0
	Reforestation	1	0	0	0
	Grassland restoration	1	1	0	0
	Renaturalisation	1	1	1	0
all adult stages surv. +20%	Infrastructure development	0	1	0	0
	Reforestation	0	0	0	0
	Grassland restoration	1	1	0	1
	Renaturalisation	1	1	0	0
all adult stages surv. -20%	Infrastructure development	0	0	0	0
	Reforestation	1	0	0	0
	Grassland restoration	1	1	0	0
	Renaturalisation	1	1	1	0
K +20%	Infrastructure development	0	0	0	0

Parameter	Scenarios	Infrastructure development	Reforestation	Grassland restoration	Renaturalisation
	Reforestation	1	0	0	0
	Grassland restoration	1	1	0	0
	Renaturalisation	1	1	1	0
K -20%	Infrastructure development	0	0	0	0
	Reforestation	1	0	0	0
	Grassland restoration	1	1	0	0
	Renaturalisation	1	1	1	0
without national park	Infrastructure development	0	0	0	0
	Reforestation	1	0	0	0
	Grassland restoration	1	1	0	0
	Renaturalisation	1	1	1	0

Table 20. Total preference matrix summarising results of RAMAS population model sensitivity analysis.

Scenarios	Infrastructure development	Reforestation	Grassland restoration	Renaturalisation	Sum+	Rank
Infrastructure development	0	4	0	0	4	4
Reforestation	27	0	0	0	27	3
Grassland restoration	31	31	0	1	63	2
Renaturalisation	31	31	30	0	92	1
Sum-	89	66	30	1		
Rank	4	3	2	1		

Note: The Sum+ column give the row sums and row Sum- give the column sums.

Table 21. Partial preference matrix from sensitivity analysis in META-X.

Parameter	Scenarios	Infrastructure development	Reforestation	Grassland restoration	Renaturalisation
disp. dist. +20%	Infrastructure development	0	0	0	0
	Reforestation	1	0	1	0
	Grassland restoration	1	0	0	0
	Renaturalisation	1	1	1	0
disp. dist. -20%	Infrastructure development	0	0	0	0
	Reforestation	1	0	0	0
	Grassland restoration	1	1	0	0
	Renaturalisation	1	1	1	0
immigr. +20%	Infrastructure development	0	0	0	0
	Reforestation	1	0	0	0
	Grassland restoration	1	1	0	0
	Renaturalisation	1	1	1	0
immigr. -20%	Infrastructure development	0	0	0	0
	Reforestation	1	0	0	0
	Grassland restoration	1	1	0	0
	Renaturalisation	1	1	1	0
emigr. +20%	Infrastructure development	0	0	0	0
	Reforestation	1	0	0	0
	Grassland restoration	1	1	0	0
	Renaturalisation	1	1	1	0
emigr. -20%	Infrastructure development	0	0	0	0
	Reforestation	1	0	0	0
	Grassland restoration	1	1	0	0
	Renaturalisation	1	1	1	0
ext. risk +20%	Infrastructure development	0	0	0	0
	Reforestation	1	0	0	0
	Grassland restoration	1	1	0	0
	Renaturalisation	1	1	1	0
ext. Risk -20%	Infrastructure development	0	0	0	0
	Reforestation	1	0	0	0
	Grassland restoration	1	1	0	0
	Renaturalisation	1	1	1	0
without national park	Infrastructure development	0	0	0	0
	Reforestation	1	0	0	0
	Grassland restoration	1	1	0	0
	Renaturalisation	1	1	1	0

Table 22. Total preference matrix summarising results of META-X sensitivity analysis.

Scenarios	Infrastructure development	Reforestation	Grassland restoration	Renaturalisation	Sum+	Rank
Infrastructure development	0	0	0	0	0	4
Reforestation	9	0	1	0	0	3
Grassland restoration	9	8	0	0	7	2
Renaturalisation	9	9	9	0	27	1
Sum-	27	17	10	0		
Rank	4	3	2	1		

Note: The Sum+ column give the row sums and row Sum- give the column sums.

Table 23. Partial preference matrix from sensitivity analysis in VORTEX.

Parameter	Scenarios	Infrastructure development	Reforestation	Grassland restoration	Renaturalisation
disp. +20%	Infrastructure development	0	0	0	0
	Reforestation	1	0	0	0
	Grassland restoration	1	1	0	0
	Renaturalisation	1	1	1	0
disp. -20%	Infrastructure development	0	0	0	0
	Reforestation	1	0	0	0
	Grassland restoration	1	1	0	0
	Renaturalisation	1	1	1	0
adult fem. breed. + 20%	Infrastructure development	0	0	0	0
	Reforestation	1	0	0	0
	Grassland restoration	1	1	0	0
	Renaturalisation	1	1	1	0
adult fem. breed. -20%	Infrastructure development	0	0	0	0
	Reforestation	1	0	0	0
	Grassland restoration	1	0	0	0
	Renaturalisation	1	1	1	0
offspr. num. +20%	Infrastructure development	0	1	0	0
	Reforestation	0	0	0	0
	Grassland restoration	1	1	0	0
	Renaturalisation	1	1	1	0
offspr. num. -20%	Infrastructure development	0	0	0	0
	Reforestation	1	0	0	0
	Grassland restoration	1	1	0	0
	Renaturalisation	1	1	1	0

Parameter	Scenarios	Infrastructure development	Reforestation	Grassland restoration	Renaturalisation
stage 1 mort. +20%	Infrastructure development	0	0	0	0
	Reforestation	1	0	0	0
	Grassland restoration	1	1	0	0
	Renaturalisation	1	1	1	0
stage 1 mort. -20%	Infrastructure development	0	1	0	0
	Reforestation	0	0	0	0
	Grassland restoration	1	1	0	1
	Renaturalisation	1	1	0	0
stage 2 mort. +20%	Infrastructure development	0	0	0	0
	Reforestation	1	0	0	0
	Grassland restoration	1	1	0	0
	Renaturalisation	1	1	1	0
stage 2 mort. -20%	Infrastructure development	0	1	0	0
	Reforestation	0	0	0	0
	Grassland restoration	1	1	0	1
	Renaturalisation	1	1	0	0
stage ≥ 3 mort. + 20%	Infrastructure development	0	0	0	0
	Reforestation	1	0	0	0
	Grassland restoration	1	1	0	0
	Renaturalisation	1	1	1	0
stage ≥ 3 mort. +20%	Infrastructure development	0	1	0	0
	Reforestation	0	0	0	0
	Grassland restoration	1	1	0	0
	Renaturalisation	1	1	1	0
m. monopol. -20%	Infrastructure development	0	0	0	0
	Reforestation	1	0	0	0
	Grassland restoration	1	1	0	0
	Renaturalisation	1	1	1	0
initial pop size +20%	Infrastructure development	0	0	0	0
	Reforestation	1	0	0	0
	Grassland restoration	1	1	0	0
	Renaturalisation	1	1	1	0
initial pop size -20%	Infrastructure development	0	0	0	0
	Reforestation	1	0	0	0
	Grassland restoration	1	1	0	0
	Renaturalisation	1	1	1	0
K +20%	Infrastructure development	0	0	0	0
	Reforestation	1	0	0	0
	Grassland restoration	1	1	0	0
	Renaturalisation	1	1	1	0
K -20%	Infrastructure development	0	0	0	0
	Reforestation	1	0	0	0
	Grassland restoration	1	1	0	0

Parameter	Scenarios	Infrastructure development	Reforestation	Grassland restoration	Renaturalisation
	Renaturalisation	1	1	1	0
without national park	Infrastructure development	0	0	0	0
	Reforestation	1	0	0	0
	Grassland restoration	1	1	0	0
	Renaturalisation	1	1	1	0

Table 24. Total preference matrix summarising results of VORTEX sensitivity analysis.

Scenarios	Infrastructure development	Reforestation	Grassland restoration	Renaturalisation	Sum+	Rank
Infrastructure development	0	4	0	0	4	4
Reforestation	15	0	0	0	15	3
Grassland restoration	19	18	0	2	39	2
Renaturalisation	19	19	17	0	55	1
Sum-	53	41	17	2		
Rank	4	3	2	1		

Note: The Sum+ column give the row sums and row Sum- give the column sums.