



**HAL**  
open science

## Services écosystémiques : des compromis aux synergies

Denis Couvet, Xavier Arnauld de Sartre, Estelle Balian, Muriel Tichit

### ► To cite this version:

Denis Couvet, Xavier Arnauld de Sartre, Estelle Balian, Muriel Tichit. Services écosystémiques : des compromis aux synergies. Valeurs de la Biodiversité et les Services Ecosystémiques : Perspectives interdisciplinaires, Editions Quae, 220 p., 2016, Update Sciences and Technologies. hal-02801151

**HAL Id: hal-02801151**

**<https://hal.inrae.fr/hal-02801151>**

Submitted on 5 Jan 2022

**HAL** is a multi-disciplinary open access archive for the deposit and dissemination of scientific research documents, whether they are published or not. The documents may come from teaching and research institutions in France or abroad, or from public or private research centers.

L'archive ouverte pluridisciplinaire **HAL**, est destinée au dépôt et à la diffusion de documents scientifiques de niveau recherche, publiés ou non, émanant des établissements d'enseignement et de recherche français ou étrangers, des laboratoires publics ou privés.

## Services Écosystémiques : des compromis aux synergies

D. Couvet, Xavier Arnaud de Sartre, Estelle Balian, et Muriel Tichit

La majorité des travaux sur les services écosystémiques (SE) s'est focalisée sur un ou un nombre limité de services et très rarement sur l'ensemble des services fournis par un écosystème. Une méta-analyse rapporte que 50 % des études analysent un service isolément sans considérer les interactions entre services ou rétroactions (Seppelt et al. 2011). Considéré sous le prisme d'un seul service, la gestion de l'écosystème devient celle de sa maximisation au détriment des autres. Un cas emblématique est celui de la maximisation de la production de biens écosystémiques, associés aux services d'approvisionnement, qui s'opère dans les agroécosystèmes au détriment des autres services de régulation, et de la diversité biologique, sur laquelle repose l'ensemble des services (Foley et al. 2006). En ignorant les liens entre services, leurs synergies et antagonismes, une telle gestion mono-service peut s'éloigner de l'optimum social (Batemann et al. 2013).

A travers une intégration sociale de l'importance des différents services, de la diversité biologique, les perspectives d'amélioration des relations entre les sociétés et les écosystèmes semblent donc importantes. Nous examinerons dans ce chapitre (i) les concepts et méthodes de quantification des services écosystémiques ; (ii) le regroupement de ces services en bouquets et enfin (iii) les concepts et critères de décision pour prendre en compte les compromis et synergies entre catégories de services.

### 1. Quantification et évaluation des services écosystémiques

Quantifier et évaluer les services écosystémiques demande de définir ces services, comprendre leurs relations avec la biodiversité, les interactions entre fonctionnement des écosystèmes et des sociétés humaines, spécifier l'échelle à laquelle ces services sont appréhendés, préciser la notion de bénéfices et de valeur.

#### a. De la définition à la quantification des services écosystémiques

Il est sans doute difficile, et même vain, de donner une définition des services écosystémiques qui soit à la fois précise et satisfaisante pour l'ensemble des experts, des disciplines scientifiques s'intéressant au sujet. Daily (1997), Costanza (1997), le MEA (2005), Mace et al. (2012), en donnent une définition large, de 'bénéfices liés aux écosystèmes', ne distinguant pas ce que l'on pourrait qualifier de bénéfices sociaux et de moyens biophysiques (Fisher et al. 2009, mais voir figure 1 in Mace et al. 2012). La nature des métriques quantifiant ces bénéfices, biophysiques ou sociaux, n'est pas précisée. Les difficultés conceptuelles et méthodologiques de l'écologie à identifier et hiérarchiser les relations entre différentes entités biologiques (populations, communautés..) et des bénéfices sociaux peuvent expliquer ces imprécisions.

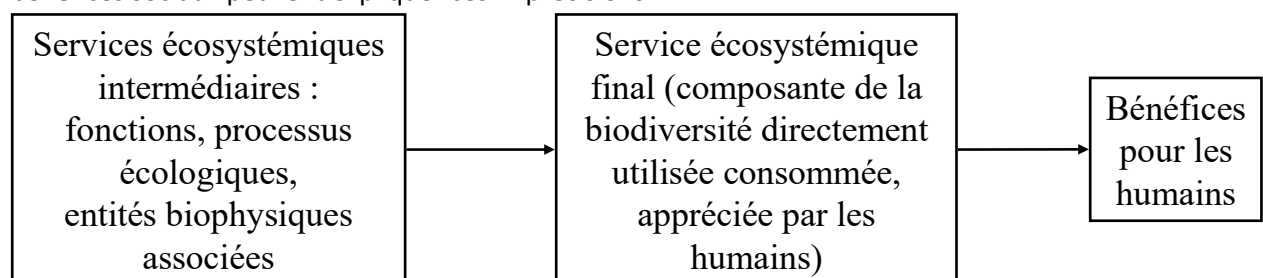


Figure 1. Relations entre bénéfices, services écosystémiques finaux (associée à des entités biophysiques, pollinisateurs, communautés d'oiseaux, population exploitée...), et intermédiaires (comprenant fonctions et processus, à partir de Fisher et al. 2009)

S'attachant à une précision à la fois biophysique et sociale, Boyd et Banzhaf (2007), Fisher et al. (2009) proposent la notion de service écosystémique final (SEF par la suite), 'composantes de la nature directement utilisées, consommées, appréciées, par les humains'. Ces SEF sont distingués des fonctions, processus et services écosystémiques intermédiaires (SEI) d'une part, des bénéfices d'autre part (Figure 1).

A la lumière de cette définition les 'services écosystémiques majeurs' du MEA forment une liste hétérogène. Ils sont tantôt SEF, tantôt SEI, i) selon le niveau auquel le bénéfice est appréhendé (ainsi la fertilité des sols est SEF pour l'agriculteur, SEI pour le consommateur), ii) selon le type de service, la catégorie 'support' et 'régulation' étant le plus souvent SEI (Johnston et Russell, 2012). Certains sont des fonctions, processus (pollinisation, production primaire...), d'autres des bénéfices (récréation, esthétique...). La liste du MEA serait donc, plutôt qu'un instrument analytique, un inventaire des enjeux majeurs dans les relations société-biodiversité, i.e. les 24 enjeux qu'il convient de ne pas oublier dans la gestion des écosystèmes (in Boyd et Banzhaf, 2007). Cette hétérogénéité entre les 24 services majeurs ne facilite pas la construction d'indicateurs permettant de les quantifier sans ambiguïté à savoir de façon homogène et cohérente. Pour chacun, il serait nécessaire de préciser (i) la définition du service en spécifiant le niveau auquel le bénéfice est appréhendé ; (ii) les composantes impliquées dans la fourniture du service (entités, fonctions et processus) ; (iii) sélectionner un ensemble de métriques appropriées pour mesurer les composantes et les bénéfices associés ; enfin (iv) sa nature de SEF ou SEI.

## b. Relations entre services écosystémiques et biodiversité

La biodiversité a des relations multiples avec les services écosystémiques. Elle peut être un SEF (Mace et al. 2012), à travers ses bénéfices esthétiques, éducatifs, spirituels. C'est aussi une propriété majeure déterminant des SEI, SEF, déterminant leur qualité (voir plus bas). Les structure et fonctions de la biodiversité sont aussi intimement liées aux services écosystémiques, déterminant leur distribution, imbrication.

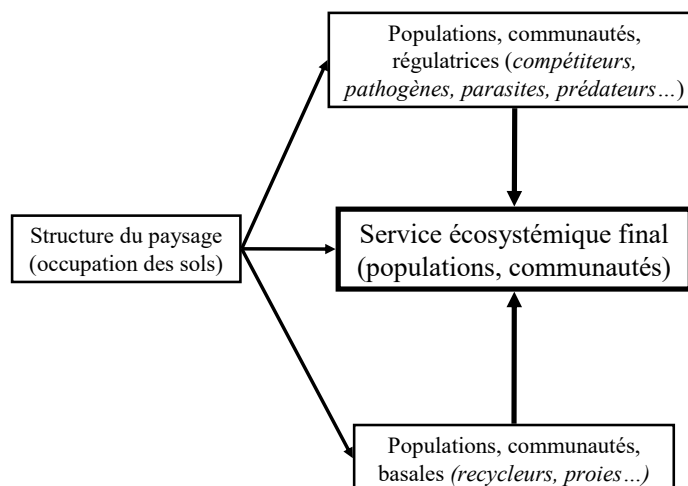


Figure 2. Quatre types d'entités biophysiques sur lesquelles un gestionnaire peut intervenir, afin de modifier les caractères d'un SEF (à partir de Kremen et al. 2007)

Face aux difficultés de conception de la gestion d'un SEF associé à des organismes mobiles, Kremen et al. (2007) proposent un schéma général reliant gestion des territoires, réseaux écologiques et paysages. Ce schéma précise les entités biophysiques associées aux services écosystémiques. On peut distinguer quatre catégories majeures, les SEF, la structure biophysique des territoires, les communautés et populations basales d'une part, régulatrices d'autre part (figure 2).

Les populations, communautés, basales ou régulatrices sont des SEI. Elles ont un impact significatif sur sa dynamique. Ainsi, dans le cas de la prévention des maladies, les prédateurs sont des populations régulatrices, déterminant la densité des populations sources et puits de pathogènes (voir le cas de la maladie de Lyme, Wood and Laferty, 2013). L'abondance des carnivores, leur déclin éventuel associé à la prolifération des grands herbivores a un effet majeur sur la végétation, donc potentiellement sur de nombreux services associés.

La structure du paysage regroupe les éléments fixes du paysage ; configurations relatives des écosystèmes terrestres et aquatiques, place au sein du bassin-versant, ou vis-à-vis du littoral, en milieu terrestre, la topographie, place des infrastructures humaines (habitations, routes...), parcellaire agricole et forestier. Cette occupation des sols détermine la fragmentation des paysages, la complexité des paysages, l'intensification de leur usage, paramètres qui déterminent la diversité biologique présente, notamment au sein des SEF et SEI (Laliberté *et al.* 2010). Ces paramètres peuvent modifier les relations de prédation entre les différentes communautés de carnivores, donc l'efficacité du contrôle biologique (Martin et al. 2013, Meehan *et al.* 2011), l'efficacité de la prévention des maladies (Wood et Laferty, 2012). Le type de communautés végétales présentes (par exemple résineux versus feuillus en milieu forestier) affecte largement les caractéristiques des SEF, des populations régulatrices présentes. En conséquence, en l'absence de données portant sur l'état des SEF et des populations régulatrices, un certain nombre de modèles ont l'ambition de prédire leur état à partir de cette occupation des sols, des formations végétales présentes (InVEST (<http://www.naturalcapitalproject.org/InVEST.html>) ...).

Une même espèce, population, groupe fonctionnel, communauté, peut appartenir à différentes catégories, selon le service considéré. Ainsi la végétation peut être SEF ou SEI, en tant que communauté basale. La figure 2 aide à préciser la relation entre biodiversité et services écosystémiques, à travers les trois thématiques suivantes.

### **Importance des diversités spécifique et génétique**

Le rôle de la diversité génétique et spécifique a été envisagé par de nombreux travaux à travers la relation 'BEF', ou 'Biodiversity and Ecosystem functioning'. Ces deux composantes majeures de la diversité biologique ont un effet positif sur des fonctions majeures et leur résilience : capture des ressources, production de biomasse, décomposition et cycle des nutriments. En d'autres termes, les bénéfices associés aux services écosystémiques de régulation et de support augmentent généralement avec la diversité génétique et spécifique des groupes fonctionnels, communautés, définissant ces SEF (p.ex. Balvanera et al. 2006). Cette association serait d'autant plus étroite que l'hétérogénéité spatiale et temporelle est forte (e.g. Tylianakis et al. 2008). La relation entre ces diversités et les services d'approvisionnement / culturels est moins évidente; certains suggèrent une relation inverse. Il resterait néanmoins à déterminer la pérennité d'une telle relation, la durabilité de tels services en présence d'une diversité biologique appauvrie, l'importance des externalités négatives pour les acteurs ne bénéficiant pas directement de ces services.

Au-delà de la diversité, taxonomique, fonctionnelle, phylogénétique, l'abondance et les traits fonctionnels –valeur moyenne et diversité- des organismes appartenant à un SEF, un SEI, sont deux autres propriétés d'importance majeure (Luck et al. 2009, 2012).

### **c. Relations entre quantités biophysiques et valeurs**

Afin de caractériser les bénéfices associés aux services, le MEA distingue différentes composantes du bien-être humain. On peut s'interroger sur les implications sociales, culturelles, de cette catégorisation, qui pourrait sembler limiter les valeurs accordées aux écosystèmes, à la biodiversité, au bien-être. Les enjeux éthiques, culturels, sont mal représentés par ces notions de bien-être, ou par la catégorie des services dits 'culturels' du MEA (Chan et al. 2012). Néanmoins, la notion de liberté de choix et d'action permet d'élargir la notion de bien être, en particulier vers la notion de capabilité (Sen, 2009).

En conséquence, l'importance d'un SEF dépend du contexte social et culturel, donc des acteurs impliqués (Sagoff, 2011). Un acteur majeur est l'État, à des fins de régulation collective, supposant que l'État est garant de l'intérêt général, qu'il s'agirait de définir, par rapport aux intérêts particuliers. D'autres acteurs sont les marchés, les entreprises, prenant plus particulièrement en compte les enjeux économiques de court et moyen terme. Les autres acteurs sont tout aussi concernés, la notion de service écosystémique leur permettant d'intervenir dans les arbitrages, défendre des intérêts de long terme, collectifs, particuliers., peu ou pas portés par l'État et les marchés (Le Prestre, 2007).

### **d. Echelles et quantification des services écosystémiques**

Les rapports entre société et écosystème posent en outre une question d'échelle essentielle : les hommes et les écosystèmes ne fonctionnent pas aux mêmes échelles. La question semble relativement simple lorsque l'on se focalise sur un seul service. Le bénéfice étant social, l'échelle à laquelle le bénéfice est valorisé importe, déterminant les incitations pour les acteurs. Ainsi les services de production, semblent devoir être analysés à l'échelle à laquelle ils sont commercialisés, par exemple l'exploitation agricole, même si d'autres échelles, coopératives, des marchés, ont aussi leur pertinence. Néanmoins, ce choix doit aussi tenir compte de l'échelle de fonctionnement biophysique des SEI, qui peut être plus large ou restreinte (régulation du climat, pollinisation, contrôle biologique).

Le choix de l'échelle d'analyse des possibilités de compromis devrait dépendre des contraintes écologiques, économiques, de la nature des relations entre services (antagonisme, synergie ou coexistence) des mécanismes qui soutiennent ces relations. Un enjeu est de déterminer les avantages à spécialiser des espaces pour avoir un compromis à une échelle plus large ou au contraire chercher un compromis localement. Ainsi, s'il s'agit d'associer un service d'approvisionnement en aliments et un service de régulation climatique (stockage de CO<sub>2</sub> dans la végétation) ou d'approvisionnement en eau, l'échelle pertinente n'est plus seulement celle de l'exploitation, mais aussi celle du système paysager (pour le stockage de CO<sub>2</sub>) ou le Bassin versant (pour l'eau) auquel l'exploitation participe mais dont elle n'est qu'une partie.

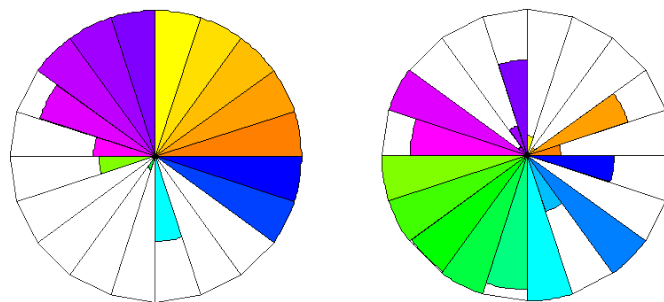
Les conséquences implicites, sociales et politiques, du choix d'échelle sont importantes. Ainsi, envisager des compromis à une échelle très large (nationale, voire internationale) pourrait favoriser la spécialisation des territoires dans la production d'un service, l'enjeu étant alors d'assurer des complémentarités entre territoires spécialisés dans des services différents; la variabilité temporelle

des bénéfiques associée à une telle spécialisation, fragilisant les populations locales, étant à ne pas négliger. Considérer des compromis entre services pourraient imposer de gérer les espaces à une échelle peu habituelle, celle biophysique de l'écosystème – si tant est que l'on puisse en tracer des limites. Cela nécessite de créer des mécanismes de gouvernance et de contrôle de l'usage des ressources qui sont différents des territoires socio-politiques existants. Une discordance spatiale entre échelles politiques et échelles d'écosystèmes peut poser des problèmes de gestion très importants. La modélisation des écosystèmes anthropisés doit donc intégrer ces problématiques d'échelle, d'acteurs et d'enjeux politiques.

## 2. Regroupement en bouquets et évaluation

On peut s'interroger sur la possibilité de gérer les services, de parvenir à des compromis/synergies éclairés, étant donnée la complexité des définitions, interactions, quantifications des caractéristiques biophysiques, et surtout de valeurs, vis-à-vis des différents acteurs (Sagoff, 2011). Supposant que l'on ait progressé significativement dans ce domaine – notamment que l'on dispose d'indicateurs pertinents permettant d'évaluer SEF et bénéfiques – nous examinerons maintenant les outils développés.

L'approche synthétique en bouquets de services invite à embrasser une perspective environnementale multicritère, les différentes branches du bouquet de services représentant l'ensemble des facettes de la problématique environnementale d'un écosystème. Les bouquets de services écosystémiques ont souvent représentés à l'aide d'un radar (Larondelle et Haasse, 2013) ou d'un diagramme en fleur (Raudsepp-Hearne et al. 2010). Chaque service est représenté sur un axe dont la longueur indique le niveau de fourniture du service. Les axes sont généralement normalisés et le choix peut être fait d'exprimer les bouquets en valeur relative les uns par rapport aux autres (Figure 3).



*Figure 3 - Exemple théorique de bouquets de services représentés en valeur relative dans deux agroécosystèmes contrastés*

Quand on s'intéresse à la distribution spatiale des services, on observe des regroupements de certains services. Les services ne sont pas distribués aléatoirement mais apparaissent simultanément dans l'espace et dans le temps (Raudsepp-Hearne et al. 2010). Ces bouquets suggèrent l'importance des interactions. Deux grands types de mécanismes sont à la base des interactions entre services (Bennet et al. 2009), un déterminant (i.e. écologique et/ou socio-économique) commun, et/ou une interaction directe entre services : i.e. la fourniture du service 'A' modifie la fourniture du service 'B'. Enfin remarquons que les services intégrés pour décrire les bouquets dans différentes zones

géographiques dépendent de la disponibilité des données, des connaissances des potentialités des milieux qu'ils utilisent, des préférences des acteurs ou des utilisateurs finaux locaux, donc de leurs priorités.

L'habitat pourrait être une entité privilégiée dans cette approche par bouquet, les différents habitats, forêt, espace agricole, zone humide, etc., étant riches d'ensemble de services différents (MEA, 2005), en d'autres termes porteurs de bouquets distincts. Un enjeu important de la gestion des territoires serait alors l'arbitrage portant sur l'extension, l'imbrication de ces différents habitats, à la lumière de la préservation des services écosystémiques. Le logiciel 'InVest (<http://www.naturalcapitalproject.org/InVEST.html>)' propose ainsi des méthodes de quantification des services à partir des plans d'occupation des habitats, qui pourraient éventuellement complétés par quelques variables supplémentaires, lorsqu'elles sont disponibles.

### **a. Critères de regroupement des services écosystémiques**

D'un point de vue conceptuel, il semble intuitif de distinguer d'une part la catégorie des services d'approvisionnement, associés à la production de biens marchands, appropriés individuellement le plus souvent, SEF ; d'autre part la catégorie des services de régulation et de support, non marchands, biens publics, souvent SEI, ayant un impact majeur sur le bien être humain (e.g. Batemann et al. 2013), et dont la dégradation a des effets plutôt à moyen terme sur les services d'approvisionnement (voir Norgaard, 2010, Bekele et al. 2013). Nous avons vu aussi plus haut que la relation avec la diversité biologique de ces deux bouquets de services pourrait se présenter différemment (partie 1.b). Nous reviendrons plus loin (3.d) sur la pertinence de cette dichotomie.

D'un point de vue empirique, pour révéler des types de bouquets, i.e. différents patrons de concordance spatiale de services, des protocoles de traitements statistiques sont mobilisés (par exemple : Maes et al. 2012 ; Lavorel et al. 2011. Raudesepp-Hearn et al. 2010). Ils combinent des analyses multi-variées, en composantes principales, classification., pour faire émerger différents patrons d'association de services. Ces études révèlent des concordances spatiales de paires de services, ainsi que des associations plus complexes.

### **b. Echelles et limites spatiales des bouquets**

Les choix de l'échelle et des limites spatiales des bouquets de service dépendent des associations spatiales évoquées plus haut. Une cartographie des services met en évidence antagonismes et coexistences; l'analyse plus fine permet d'approcher les mécanismes d'interactions, de cibler les espaces les plus appropriés pour la fourniture de tels services, les espaces correspondant à des points chauds de services (Egoh *et al.* 2008). Cependant, il existe peu de cartographies fiables de services; on dispose le plus souvent d'une cartographie de la couverture végétale des sols, des implantations humaines et des usages, des caractéristiques morphologiques des espaces. On dispose de peu d'éléments quant à l'intensité des services produits sur ces sols, ni sur les services résulte de mécanismes intervenant à des échelles plus larges, par exemple filtrage de l'eau ou stockage des GES. Toute cartographie bénéficierait d'une compréhension des modes de fonctionnement de ces services, permettant des changements d'échelle, d'une intégration des mesures ponctuelles à des représentations à échelle large – souvent en construisant des modèles spatiaux (Le Cle'ch *et al.*, 2013).

La superposition de cartes permet d'identifier des sites où l'on peut combiner différents bouquets de services, lorsque les interactions entre services sont multiples et positives ; identifier des sites où il semblerait préférable de maximiser un type de service, ou encore améliorer la qualité de certains

bouquets. Cette superposition doit permettre de rechercher une optimisation spatiale, selon des critères à définir (voir 3), utilisant notamment des indices composites (voir 2c). Ainsi en situation de front pionnier amazonien (Brésil et Colombie), Grimaldi *et al.* 2013 ont étudié la relation entre les structures paysagères (en particulier l'intensité de l'usage des paysages) et des bouquets de services (incluant des services de régulation au travers de la séquestration de carbone et des cycles de l'eau, et des services de support au travers de la fertilité et du maintien des sols). Ils mettent en évidence que les variations de services mesurées sont dues pour moitié à l'usage des terres, aux propriétés des sols et à l'interaction entre usages et propriétés, l'autre moitié, variance résiduelle, comprenant sans doute des techniques d'utilisation des sols. Les relations entre services changent selon les paysages; le stock de carbone présent dans la biomasse et l'infiltration de l'eau évoluent ensembles dans des paysages arborés, de manière inverse avec la qualité chimique des sols lorsque l'on considère des paysages déforestés.

La composition des bouquets, leur dépendance aux facteurs biophysiques et sociaux, demande à être explorée sur de larges gradients de systèmes socio-écologiques. Ce déficit de connaissances sur les variables qui pilotent les services et leur association dans l'espace limite nos capacités à prédire les tendances futures des services. Plusieurs études et synthèses suggèrent que, dans les zones à haut niveau de service d'approvisionnement, la perte de services de régulation est susceptible de pénaliser la durabilité du service d'approvisionnement et voire même de diminuer à terme la possibilité de diversifier les activités économiques (Bennet *et al.* 2009 ; Rodriguez *et al.* 2006, et voir figure 4).

### **c. Modèles de regroupement en bouquets**

On peut caractériser un bouquet de services par un ou des indices de services écosystémiques (voir plus haut Lavelle *et al.*, 2013). L'ambition est d'utiliser des unités explicites et standardisées, de s'affranchir de l'absence de marché et de prix pour les services, et plus largement des questions de valeurs, de type individuelles ou collectives, et de leurs variations selon les acteurs. Certains indices intègrent l'interdépendance entre le flux et le stock de capital naturel qui le génère, formalisant les effets différés dans le temps. Par exemple le '*Ecosystem Service Index*' ESI de Banzhaf & Boyd (2005) propose une mesure globale du niveau de bénéfices fourni par un bouquet de services avec une pondération qui exprime la valeur attribuée au service. Un autre exemple est le '*Total Ecosystem Service Value*' TESV de Maes *et al.* (2012), fondé sur une standardisation min-max de chaque service permettant ensuite leur addition.

Ces indices composites présentent un certain nombre de limites. Une même valeur de l'indice peut résulter de combinaisons très différentes de services, supposant la substituabilité entre services. Une pondération présuppose des priorités ou hiérarchies entre services, selon les valeurs des acteurs, donc objet de négociation. Ainsi, en Amazonie Brésilienne, Lavelle *et al.* (2013) d'un côté, Decaens *et al.* (2013) de l'autre, ont construit un indicateur synthétique de compromis de services, intégrant des indicateurs de biodiversité (création d'un indicateur ad hoc), de productions agricole (exprimée en parité de pouvoir d'achat) et de bien-être humain (création d'un indicateur ad hoc). Ces auteurs montrent qu'à partir d'un certain degré d'anthropisation du paysage, l'indicateur synthétique constitué décroît significativement, les gains de bien-être et de production agricole s'accompagnant de pertes très importantes de certains services écosystémiques et de biodiversité – ces travaux montrant en termes de services écosystémiques des observations déjà faites, sur les mêmes terrains, à une échelle bien plus large (Rodriguez *et al.*, 2009).



Une alternative est d'exprimer chaque service dans sa propre unité de grandeur. Ce qui évite les problèmes de pondération et peut améliorer la lisibilité, légitimité, des travaux. Le regroupement des services peut alors s'effectuer selon différentes approches; sur la base de l'étude des préférences sociales des acteurs (Martín-López *et al.* 2012), les processus sociaux, culturels et historiques qui les imprègnent (Ernstson et Sörlin 2013). Ces préférences sociales révèlent la diversité des valeurs et des perceptions associées au service écosystémique; celles-ci varient selon les contextes (par exemple : gradient rural / périurbain) mais aussi selon le genre, le style de vie et le niveau d'éducation. Sous-estimer ces dimensions sociales des services écosystémiques peut constituer un obstacle pour leur intégration au sein des différents secteurs de la société.

Enfin les travaux sur les bouquets peuvent comparer les configurations en définissant des valeurs seuils, des normes, par exemple une valeur minimale de matière organique dans les sols ou de qualité de l'eau. Ces seuils définissent des limites à ce pas franchir au-delà desquelles les conséquences pour le bien-être humain sont importantes.

#### **d. Mécanismes de variation des bouquets de services**

La variation de la composition des bouquets est de fait très peu documentée, leurs déterminants écologiques et socio-économiques largement inconnus. Documenter sur de très larges gradients ces déterminants est essentiel pour renforcer notre compréhension de la dynamique des services écosystémiques. Cette dimension dynamique est importante pour explorer les effets seuils et les possibles irréversibilités susceptibles de se produire en matière de bouquet de services dans les écosystèmes. Il faut pour cela disposer de modèles mécanistes explicitant les dynamiques des différentes composantes de l'écosystème, leur interactions et formalisant les variables décisionnelles qui modulent les dynamiques naturelles. De tels modèles existent pour des services particuliers mais pas pour des bouquets de services. Par exemple, au niveau paysage, le modèle de Sabatier *et al.* (2013) propose un cadre spatialement explicite pour lier dynamiques anthropiques et dynamiques écologiques. La dynamique anthropique représente des décisions d'allocation dans l'espace de pratiques (par exemple : fauche, pâturage) dans un paysage de prairie représenté par un réseau de parcelles appartenant à différentes fermes. Le choix des variables de décisions a un impact direct sur la dynamique de la végétation prairiale, direct et indirect sur le cycle de vie d'oiseaux prairiaux. Un tel cadre permet d'explorer les antagonismes entre la production prairiale (destinée à l'alimentation des troupeaux) et la taille de population d'oiseaux dans le paysage. Les paysages simulés révèlent des solutions de type 'gagnant – sans – perdre' (win-no-loose) liées à la configuration de la mosaïque paysagère. Certaines configurations pourraient engendrer à long terme des extinctions des populations alors que d'autres plus diversifiées dans l'espace vont permettre de compenser globalement certains effets locaux négatifs. Un tel cadre pourrait être étendu aux services écosystémiques.

### **3. Recherche des compromis et synergies**

Bien que plusieurs revues d'envergure et méta-analyses insistent sur la nécessité d'une approche « multi-services » (Foley *et al.* 2006; Kareiva *et al.* 2007; Bennett *et al.* 2009), les compromis ou synergies entre services à différentes échelles et sur un large gradient d'écosystèmes sont encore très peu envisagés.

## **a. Définition d'un compromis**

Il s'agit de déterminer des critères pour établir des compromis, de définir les priorités, les échelles à prendre en compte. On parle de compromis (tradeoff en anglais) entre services si l'amélioration du service A ne peut être réalisée qu'en réduisant le service B. À l'inverse on parle de synergie entre services lorsque deux services sont renforcés simultanément. Il est important de gérer ces compromis ou synergies pour réduire les coûts pour les groupes sociaux, renforcer la multifonctionnalité des paysages, le bien-être net et d'autres valeurs des humains. L'étude des compromis impose une échelle commune d'analyse (le plus petit dénominateur commun en terme de données) ; elle demande de s'intéresser à la forme des relations liant les services (convexité concavité, linéarité). Ainsi, dans l'exemple évoqué plus haut des travaux en Amazonie brésilienne, Lavelle *et al.* (2013) montrent qu'il existe une relation concave avec une inflexion très nette à un point entre indicateur synthétiques de services et bien-être d'un côté, et degré d'anthropisation des paysages de l'autre.

Décider des compromis demande de se placer dans le cadre d'une analyse des systèmes socio-écologiques et de leur gouvernance (Le Prestre, 2008), de cerner les perceptions des acteurs en matière de services, d'envisager les services comme des biens commun à concevoir et gérer collectivement. Eviter de passer au-delà du point d'inflexion d'une courbe impose de définir des règles communes et de penser à des compensations. Ainsi, éviter la perte d'un service peut impliquer une perte de revenus pour les populations exploitant le milieu. Dans ce domaine, les outils de gestion préférables peuvent dépendre des acteurs prépondérants, État, marchés, société civile... (Vatn, 2010). Après avoir longtemps préféré la régulation des rapports à l'environnement par l'État, la science politique a privilégié la gestion collective locale. Ainsi les travaux d'Orstrom (i.e. 2005) constituent-ils une source d'inspiration fondamentale du MEA. Pourtant, si cette approche a fait la preuve de son efficacité dans un certain nombre de situations, le recours systémique à la gestion locale pose un ensemble de problèmes (solidité des institutions, continuité des sources de revenus des populations, etc.) qui rendent difficile d'imaginer une généralisation de ces solutions.

## **b. Modélisation des arbitrages entre bouquets**

Compromis et synergies entre services dépendent des mécanismes de rétroaction dans les processus écologiques. Il est important de les connaître pour identifier les contrôles (i.e. variables de décision) susceptibles d'être actionnés pour modifier la forme du compromis. Plusieurs scénarios sont envisageables; des solutions gagnant-gagnant, gagnant-perdant, ou encore perdant-perdant. Notre capacité de scénarisation reste encore limitée, demande des outils analytiques, multicritères, prenant en compte les disjonctions d'échelles qui existent entre processus écologiques et processus anthropiques. Ces outils devraient aussi incorporer des scénarios et des instruments de politique publique (Fisher *et al.* 2008) qui sont considérés seulement dans une minorité d'études (29 % des études dans la méta-analyse de Seppelt *et al.* 2011).

L'optimisation des relations entre services demande d'explorer des scénarios en matière d'usage des terres, opposant souvent deux grandes options. La première s'appuie sur une partition de l'espace entre des zones riches en biodiversité et des zones dédiées à une intensification des usages humains. Cette partition découple la fonction de production et celle de préservation de l'environnement (Green *et al.*, 2005). Elle invite à une spécialisation des espaces en termes de services et accorde peu d'importance aux compromis et synergies locaux entre services d'approvisionnement et autres services. Elle ne s'interroge pas sur la durabilité locale pour chaque bouquet de service, en réponse à

des effets de long terme (dette d'extinction, voir par exemple Dullinger *et al.* 2013). La seconde privilégie l'intégration Agriculture - Nature et donc la coexistence des deux grands types de fonctions au sein d'un même espace (Fischer *et al.*, 2008). Elle invite à penser l'imbrication de multiples services dans l'espace (mosaïques de services) et pose de façon centrale la dépendance entre systèmes sociaux et systèmes écologiques. Elle impose de mieux comprendre et d'explorer des compromis et synergies complexes car multi-échelle et multi-acteurs.

Un enjeu est d'améliorer ces compromis, augmenter le champ des compromis possibles entre bouquets de services. Un moyen étant de modifier l'allocation spatiale des variables déterminant les relations entre services. Des méthodes d'optimisation multicritère de type Pareto peuvent alors révéler les allocations optimales des déterminants des bouquets de services les mieux à même de réconcilier différents services (Teillard 2012). Le bouquet résultera alors d'une décision multicritère où plusieurs critères antagonistes, c.-à-d. services, doivent être optimisés simultanément. Ce type de problème possède un ensemble de solutions non dominées représentables graphiquement par une frontière de Pareto ; celle-ci est une courbe d'équilibre telle que l'on ne peut pas améliorer l'un des critères sans en dégrader au moins un autre. Ce type d'approche est intéressant pour explorer avec des décideurs publics les conséquences de scénarios en termes de politiques publiques. Par exemple à l'échelle de la France, Teillard (2012) montre qu'une réallocation optimale de l'intensité agricole aboutit à une solution de type win-no-lose où une augmentation de biodiversité peut être atteinte sans perdre en production agricole. Modifier l'intensité demande cependant des politiques différenciées spatialement pour prendre en compte les différences des contextes locaux. Dans un souci de gouvernance, il importe d'aller au-delà du critère de Pareto, d'envisager la prise en compte de la justice environnementale et d'arriver à définir l'intérêt général au delà d'une simple agrégation des intérêts particuliers, et d'une supposition d'une redistribution juste des coûts et bénéfices (Sen, 2009).

### **c. Arbitrages à l'échelle locale**

Au-delà d'une exploration mathématique du champ des possibles en matière de services, il importe d'explorer le champ des solutions atteignables par la négociation entre les acteurs impliqués, étant données leurs contraintes. Ceci demande d'autres démarches de modélisation de type participatif, par exemple : modélisation d'accompagnement, impliquant les acteurs dans les différentes phases de la conception de solutions. Elles fournissent aux acteurs des éléments de réflexion pour renforcer leurs capacités de projection dans le futur, leur compréhension de situations complexes et multi-échelles ; elles favorisent l'aide à la décision et à la concertation d'une diversité d'acteurs poursuivant des objectifs multiples et parfois antagonistes (Souchère *et al.* 2010). Dans une optique de gestion des bouquets de services, les pratiques des acteurs importent non seulement dans leurs dimensions techniques mais aussi économiques et sociales. Ces nouveaux types de modèles pourraient favoriser le partage des connaissances et des représentations des acteurs sur les services. Par le biais de scénarios, ils peuvent aussi simuler les impacts des changements de pratiques sur les bouquets de services. En tant qu'outils conçus pour aider les acteurs à se concerter et à s'organiser, ils permettent de concevoir de nouvelles organisations de l'espace fournissant des bouquets de services diversifiés. De telles démarches innovantes des acteurs pour la gestion collective des services écosystémiques dans les agro-écosystèmes sont en plein développement. Elles demandent observations, analyses et formalisation de ces efforts de conception et de développement

d'innovations techniques et organisationnelles visant à gérer les services écosystémiques (Berthet et al. 2012).

#### d. Arbitrages selon la dynamique des services à moyen terme

Les possibilités de compromis et de synergies dépendent aussi de l'échelle temporelle considérée, des règles de fonctionnement politique et économique à cette échelle (Norgaard, 2010), accordant les logiques de fonctionnement des acteurs et des écosystèmes.

##### *Relations entre services d'approvisionnement et de régulation/support*

Le problème du temps est particulièrement important lorsqu'il s'agit d'arbitrer entre services d'approvisionnement et de régulation/support. Les services de régulation/support déterminent la durabilité des services d'approvisionnement, à travers des mécanismes biophysiques et sociaux, ces derniers à travers la santé, la qualité de vie qu'ils assurent. D'un point de vue social, seuls les services d'approvisionnement étant rémunéré par les marchés, il semble crucial de corriger ces défaillances du marché, conduisant à des externalités importantes à l'échelle d'un Etat (voir le cas de la Grande-Bretagne in Batemann et al. 2013). En d'autres termes, ces interdépendances couplées à cette asymétrie marchande conduisent, pour la gestion des services écosystémiques, à un dilemme des communs.

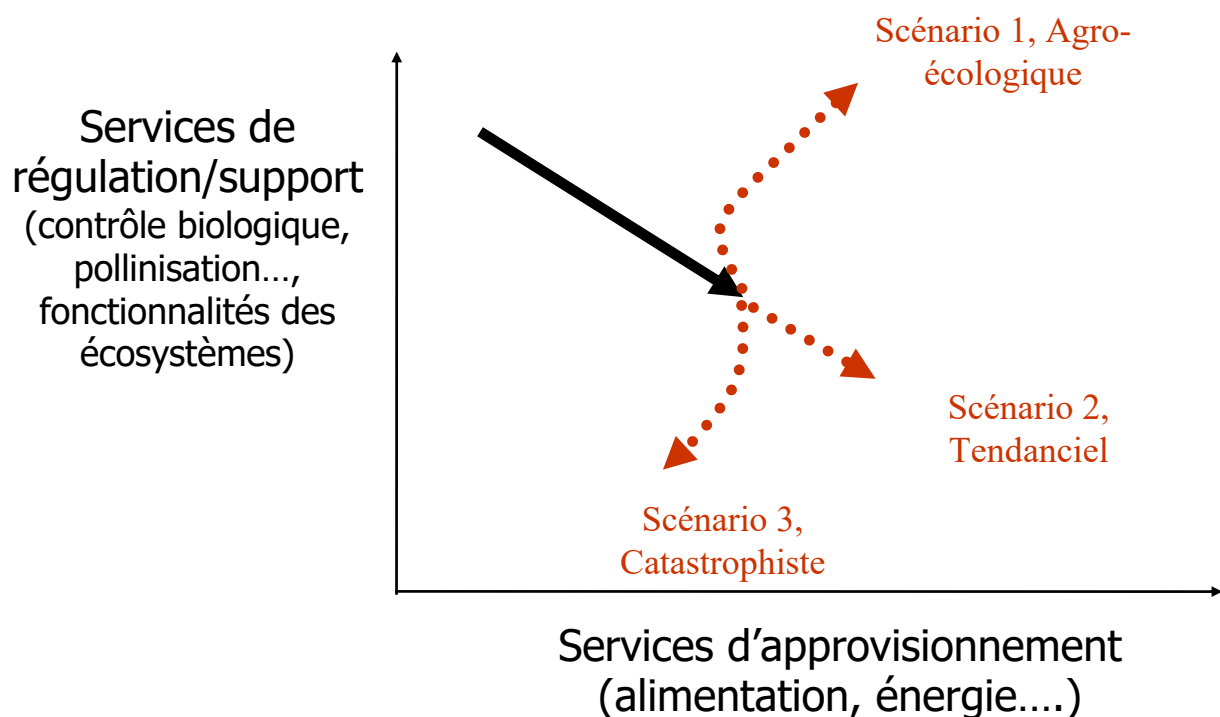


Figure 4. Dynamique présente, d'après le MEA (trait simple) et trois scénarios (pointillé) pour les des deux bouquets de services, approvisionnement versus régulation/support.

Face à ce dilemme des communs, l'avenir pourrait offrir une alternative contrastée. D'une part mieux intégrer le rôle des services non marchands, conduisant à leur amélioration (scénario 1 in figure 4), notamment à travers l'agroécologie, l'écologie de la santé..., permettant à terme un redéploiement éventuel des services d'approvisionnement. Un scénario alternatif serait le scénario tendanciel, prolongeant la dynamique actuelle, cad l'amélioration des services d'approvisionnement aux dépends de la biodiversité et des services écosystémiques de support et de régulation (scénario 2 in

figure 4) ; ce scénario peut conduire à terme à une perte de l'ensemble des services (scénario 3 in Figure 4), possibilité suggérée par l'effondrement de la pollinisation dans certains agro-écosystèmes. Cette alternative heuristique souligne l'importance des dynamiques temporelles, la nécessité d'aller au-delà des perspectives locales, et/ou de court terme. Le moyen terme a été envisagé sous d'autres angles, à travers la notion de frontière des possibilités productives des économistes (Bekele et al. 2013), ou de critère de durabilité, rapport critique entre services intéressant la génération présente et les générations futures (Norgaard, 2010).

#### **4. Conclusion**

La notion de biodiversité a accompagné l'apparition de nombreuses politiques publiques, protégeant des espèces et des espaces, accompagnées de création d'institutions et d'organisations (CBD...), de changements de représentations des acteurs (valeur intrinsèque des espèces menacées). La notion de service écosystémique, de compromis entre services marchands et non marchands pourrait être tout aussi féconde (voir IPBES), proposant une alternative dans la manière d'envisager une gouvernance des territoires, tenant compte de l'importance fonctionnelle, culturelle, de la biodiversité.

Les effets de la notion de service écosystémique sur la gouvernance des territoires pourraient dépendre largement de la manière dont sont envisagés les antagonismes et compromis entre ces services. Pour que cette gouvernance tienne compte de manière équilibrée de l'ensemble des aspirations humaines, un certain nombre d'écueils demandent à être évités, et nous en évoquerons trois. 1) La spécialisation, tentant de maximiser sur un espace donné un bouquet de service, sans tenir compte des contraintes biophysiques et sociales, ce qui pourrait être défavorable à l'ensemble des services (Figure 4). 2) Raisonner à des échelles spatiales et/ou temporelles trop restreintes, alors qu'un intérêt majeur de la notion est d'aider à envisager les enjeux collectifs de moyen et long terme, considérant l'ensemble des interactions écologiques. L'échelle spatiale choisie doit permettre de tenir compte des externalités entre écosystèmes voisins. De même l'échelle temporelle doit être suffisamment large, afin d'intégrer la dynamique de la biodiversité, ses effets sur les services. En effet les réponses de la biodiversité peuvent ne pas être immédiates, associées notamment à une dette d'extinction lorsqu'il y eu extension récente des services d'approvisionnement (Kuussaari et al, 2009). La notion de *service écosystémique*, intégrant la capacité adaptative des services écosystémiques (Faith et al. 2010), devrait permettre de mieux intégrer cette dimension temporelle. 3) Négliger les intérêts collectifs associés aux services dits de 'support' et de 'régulation', au moins pour deux raisons, i) leur caractère social le plus souvent non marchands, ii) la fréquente imprécision des entités biophysiques associées à ces services.

Au cœur de ces interactions, le devenir de la diversité biologique, dont dépend l'ensemble des services, est fondamental. A ce titre, le choix du contexte spatio-temporel, biophysique et social, dans lequel sont envisagées les interactions entre services, compromis et synergies, est essentiel. La pertinence de ces choix dépend d'une collaboration étroite entre sciences de la nature et sciences sociales.

#### **Références**

Agrawal, A. 2005. Environmentalities. Michigan Univ. Press

- Balvanera P, Pfisterer AB, Buchmann N, He JS, Nakashizuka T, Raffaelli D and Schmid B. 2006. Quantifying the evidence for biodiversity effects on ecosystem functioning and services. *Ecology Letters*. 9, 1146-1156
- Banzhaf S., Boyd J. 2005. The Architecture and Measurement of an Ecosystem Service Index. Discussion Paper Resources for the Future DP 05-22, 54 pp.
- Bateman, I., et al. 2013. Bringing Ecosystem Services into Economic Decision-Making: Land Use in the United Kingdom. *Science* 341. 45-50
- Bekele, Lant and Soman et al. 2013. The evolution and empirical estimation of ecological-economic production. *Ecological Economics* 90, 1-9
- Bennett E.M., Peterson G., Gordon L. 2009. Understanding relationships among multiple ecosystem services. *Ecol Lett* 12, 1394-1404.
- Berthet E., Bretagnolle V., Segrestin B. 2012. Analyzing the design process of farming practices ensuring little bustard conservation: lessons from collective landscape management. *Journal of Sustainable Agriculture* 36, 319-336.
- Boyd J., and Banzhaf S. (2007). What are ecosystem services? The need for standardized environmental accounting units. *Ecological economics*, 63, 616-626.
- Chan, K. M. A., T. Satterfield and J. Goldstein 2012. "Rethinking ecosystem services to better address and navigate cultural values." *Ecological Economics* 74, 8-18
- Costanza et al. 1997. The value of the world's ecosystem services and natural capital. *Nature* 387:253-260
- Daily, G. 1997. *Nature's Services: Societal Dependence on Natural Ecosystems* de Gretchen C. ... Broché: 416 pages; Editeur : Island Press
- Decaens, T., M. Martins, A. Feijoo, J. Oszwald, S. Dolédec, X. Arnaud de Sartre, D. Bonilla, G. G. Brown, A. Y. Cuellar Criollo, E. Dias, E. Castañeda, F. Dubs, G. Ferreira, I. Furtado, V. Gond, E. Gordillo, R. Marichal, D. Mitja, I. Miranda, C. Praxedes, B. Ramirez, R. Rougerie, D. H. Ruiz, J. T. Otero, C. Sanabria, I. Veiga, A. Velasquez, L. E. Zararte & P. Lavelle (2013) Non-linear loss of biodiversity along a gradient of deforestation in Amazonia: a landscape perspective. *Global change biology*, soumis.
- Dullinger et al. 2013. Europe's other debt crisis caused by the long legacy of future extinctions. *PNAS*. 2013.
- Egoh B., Reyers B., Rouget M., Richardson D.M., Le Maitre D.C., Van Jaarsveld A.S. 2008. Mapping ecosystem services for planning and management. *Agric. Ecosyst. Environ.*, 127, 135-140.
- Ernstson H., Sörlin S., 2013. Ecosystem services as technology of globalization: on articulating values in urban nature. *Ecological Economics*, 86, 274-284.
- Faith DP, et al. 2010. Ecosystem services: an evolutionary perspective on the links between biodiversity and human well-being, *Current Opinion in Environmental Sustainability* 2, 66-74
- Fisher B., Turner K., Zylstra M., Brouwer R., De Groot R., Farber S., Ferraro P., Green R., Hadley D., Harlow J., Jefferiss P., Kriby C., Morling P., Mowatt S., Naidoo R., Paavola J., Strassburg B., Yu D., Balmford A. 2008. Ecosystem services and economic theory: integration for policy-relevant research. *Ecological applications: A publication of the Ecological Society of America*, 18, 2050-2067.
- Fischer J., Brosi B., Daily G.C., Ehrlich P.R., Goldman R., Goldstein J., Lindenmayer D.B., Manning A.D., Mooney H.A., Pejchar L. 2008. Should agricultural policies encourage land sparing or wildlife-friendly farming? *Frontiers in Ecology and the Environment*, 6, 380-385.
- Fisher, B. et al. 2009. Defining and classifying ecosystem services for decision making. *Ecological Economics* 68, 643-653.
- Foley J.A., DeFries R., Asner G.P., Barford C., Bonan G., Carpenter S.R., Chapin F.S., Coe M.T., Daily G.C., Gibbs H.K. 2006. Global consequences of land use. *Science*, 309, 570-574.
- Green R.E., Cornell S.J., Scharlemann J.P., Balmford A. 2005. Farming and the fate of wild nature. *Science*, 307, 550-555.
- Grimaldi, M., J. Oszwald, S. Dolédec, M. d. P. Hurtado, I. d. Souza Miranda, X. Arnaud de Sartre, W. Santos de Assis, E. Castañeda, T. Desjardins, F. Dubs, E. Guevara, V. Gond, T. Thaiz Santana Lima, R. Marichal, F. Michelotti, D. Mitja, N. Cornejo Noronha, M. N. Delgado Oliveira, B. Ramirez, G. Rodriguez, M. Sarrazin, M. Lopes da Silva Jr, L. Gonzaga Silva Costa, S. Lindoso de Souza, I. Veiga, E. Velasquez & P. Lavelle, ms. Ecosystem services in Amazonian pioneer fronts: Searching for landscape drivers. *Landscape Ecology*, soumis.
- Johnston, R.J., and M. Russell. 2011. An Operational Structure for Clarity in Ecosystem Service Values. *Ecological Economics* 70, 2243-2249.
- Kareiva P., Watts S., McDonald R., Boucher T. 2007. Domesticated nature: shaping landscapes and ecosystems for human welfare. *Science*, 316, 1866-1869.
- Kremen et al. 2007, Pollination and other ecosystem services produced by mobile organisms: a conceptual framework for the effects of land-use change. *Ecology Letters* 10, 299-314

- Kuussaari, M.; Bommarco, R.; Heikkinen, R. K.; Helm, A.; Krauss, J.; Lindborg, R.; Öckinger, E.; Pärtel, M.; Pino, J.; Rodà, F.; Stefanescu, C.; Teder, T.; Zobel, M.; Steffan-Dewenter, I. 2009. "Extinction debt: a challenge for biodiversity conservation". *Trends in Ecology & Evolution* **24**, 564-566
- Lalliberté et al. 2010. Land-use intensification reduces functional redundancy and response diversity in plant communities *Ecology Letters* **13**, 76-86
- Lavorel S., Grigulis K., Lamarque P., Colace M.P., Garden D., Girel J., Pellet G., Douzet R. 2011. Using plant functional traits to understand the landscape distribution of multiple ecosystem services. *Journal of Ecology*, **99**, 135-147.
- Larondelle, N., et D. Haase 2013. Urban ecosystem services assessment along a rural-urban gradient: A cross-analysis of European cities. *Ecological Indicators*. Volume 29, June 2013, Pages 179-190
- Le Cle'ch, S., N. Jegou, S. Dufour, P.-A. Cornillon, I. Miranda, L. Gonzaga Silva Costa, M. Grimaldi, V. Gond & X. Arnaud de Sartre 2013. Cartographier les Services Ecosystémiques à l'échelle locale. Le cas de la cartographie du carbone stocké dans la végétation (municipio de Pacaja, Amazonie brésilienne). *Bois et forêts des tropiques*, **67**, sous presse.
- Le Prestre, P., 2007. Protection de l'environnement et relations internationales, Paris, Armand Colin.
- Luck, G. W., Harrington, R., Harrison, P. A., Kremen, C., Berry, P. M., Bugter, R., Dawson, T. P., de Bello, F., Diaz, S., Feld, C. K., Haslett, J. R., Hering, D., Kontogianni, A., Lavorel, S., Rounsevell, M., Samways, M. J., Sandin, L., Settele, J., Sykes, M. T., van den Hove, S., Vandewalle, M. and Zobel, M. (2009): Quantifying the Contribution of Organisms to the Provision of Ecosystem Services. *Bioscience* **59**(3): 223-235.
- Luck, G.W., Lavorel, S., McIntyre, S. & Lumb, K. 2012. Improving the application of vertebrate trait-based frameworks to the study of ecosystem services. *J. Animal Ecol.* **81**, 1065-76.
- Mace GM, Norris K, Fitter AH. Biodiversity and ecosystem services: a multilayered relationship. *Trends Ecol Evol (Amst)*. 2012 Jan; **27**(1):19-26
- Maes J., Paracchini M. L., Zulian G., Dunbar M. B., Alkemade R. 2012. Synergies and trade-offs between ecosystem service supply, biodiversity, and habitat conservation status in Europe. *Biological Conservation*, **155**:1-12.
- Martin, EA et al. 2013. Natural enemy interaction in a complex landscape. *PNAS* **110**, 5534-5539.
- Martín-López B., Iniesta-Arandia I., García-Llorente M., Palomo I., Casado-Arzuaga I., Garcia Del Amo D., Gomez-Baggethun E., Oteros-Rozas E., Palacios-Agundez I., Willaarts B., Gonzalez J.A., Santos-Martin F., Onaindia M., Lopez-Santiago C., Montes C. (2012) Uncovering Ecosystem Service Bundles through Social Preferences. *PLoS ONE* **7**, e38970
- MEA (Millennium Ecosystem Assessment). 2005. Ecosystems and human well-being: current state and trends. Volume 1 in R. Hassan, R.Scholes, and N. Ash, editors. Island Press, Washington, D.C.
- Meehan, T. D., B. P. Werling, D. A. Landis, and C. Gratton. 2011. Agricultural landscape simplification and insecticide use in the Midwestern United States. *PNAS*. **108**:11500-11505
- Menzel S., Teng J. 2010. Ecosystem Services as a Stakeholder-Driven Concept for Conservation Science. *Conservation Biology*, **24**, 3, 907-909.
- Norgaard R.B. 2010. Ecosystem services: From eye-opening metaphor to complexity blinder. *Ecological Economics*, **69**: 1219-1227.
- Ostrom, E. 2005. *Understanding Institutional Diversity*. Princeton University Press
- Raudsepp-Hearne C., Peterson G.D., Bennett E.M. 2010. Ecosystem service bundles for analyzing tradeoffs in diverse landscapes. *Proc Natl Acad Sci U S A* **107**: 5242-5247.
- Rodriguez J.P., Beard T.D., Bennett E.M., Cumming G.S., Cork S.J., Agard J. 2006. Trade-offs across space, time, and ecosystem services. *Ecology and Society*, **11**(1): 28, <http://www.ecologyandsociety.org/vol11/iss1/art28>
- Rodrigues, A.S.L., Ewers, R.M., Parry, L., Souza junior, C., Veríssimo, A., Balmford, A. 2009. Boom-and-Bust development patterns across the Amazon deforestation frontier, *Science*, **324**, p. 1435-1437.
- Sagoff 2011. The Quantification and Valuation of Ecosystem Services. *Ecological Economics* **70**, 497-50
- Sabatier R., Doyen L., Tichit M. 2013. Heterogeneity and the trade-off between ecological and productive functions of agrolandscapes: a model of cattle/bird interactions in a grassland landscape. *Agricultural Systems* **126**, 38-49
- Sen, A. 2009. *The idea of Justice*. Penguin
- Seppelt R., Dormann C.F., Eppink F.V., Lautenbach S., Schmidt S. 2011. A quantitative review of ecosystem service studies: approaches, shortcomings and the road ahead. *J. Appl. Ecol.*, **48**, 630-636.
- Souchère V., Millair L., Echeverria J., Bousquet F., Le Page C., Etienne M. 2010. Co-constructing with stakeholders a role-playing game to initiate collective management of erosive runoff risks at the watershed scale. *Environmental Modelling and Software* **25**, 1359-1370.

- Teillard F. 2012. Reconciling food production and biodiversity in farmlands : the role of agricultural intensity and its spatial allocation. PhD, Université René Descartes-Paris V. [http://thesesenligne.parisdescartes.fr/Rechercher-une-these/thesedetail?id\\_these=148](http://thesesenligne.parisdescartes.fr/Rechercher-une-these/thesedetail?id_these=148)
- Tylianakis J.M. *et al.* 2008. Resource Heterogeneity Moderates the Biodiversity-Function Relationship in Real World Ecosystems, *PlosBiology*, 6, 947-956
- Vatn, A. 2010. An Institutional Analysis of Payments for Environmental Services. *Ecological Economics*, 69:1245-1252
- Wood, CL, KD Lafferty. 2012. Biodiversity and disease: a synthesis of ecological perspectives on Lyme disease transmission. *Trends in Ecology and Evolution* 28(4): 239-247. doi: 10.1016/j.tree.2012.10.011