



Institut National de Recherche en Sciences et Technologies pour
l'Environnement et l'Agriculture
Unité de recherche « Ecosystèmes méditerranéens et risques »
Chloé Bourdil & Sylvie Vanpeene-Bruhier



SERVICES ÉCOSYSTÉMIQUES & CONTINUITÉS ÉCOLOGIQUES

Note d'analyse bibliographique

Quelle plus-value du maintien de la connectivité pour la fourniture des services écosystémiques ?



Convention MEDDE DEB – Irstea 2012-2014
Février 2014

Irstea

« Irstea est un organisme de recherche qui, depuis plus de 30 ans, travaille sur les enjeux majeurs d'une agriculture responsable et de l'aménagement durable des territoires, la gestion de l'eau et les risques associés, sécheresse, crues, inondations, l'étude des écosystèmes complexes et de la biodiversité dans leurs interrelations avec les activités humaines.

Recherche pluridisciplinaire, expertise et appui aux politiques publiques « agro-environnementales », partenariat avec les collectivités territoriales et les acteurs du monde économique, telles sont les caractéristiques d'Irstea, labellisé « Institut Carnot ». Dans la continuité du modèle de recherche du Cemagref, nos ingénieurs et nos chercheurs s'investissent au quotidien dans leur mission : relever le défi de la compréhension du changement global pour un développement durable et éco-responsable. »

Thème de Recherche "Systèmes écologiques terrestres : dynamiques, vulnérabilités et ingénierie"

Axe scientifique : Qualités des milieux, indicateurs écologiques, suivi et monitoring des écosystèmes, des habitats et de la biodiversité

« Un enjeu important est de fournir des bases scientifiques solides pour évaluer et/ou soutenir les politiques publiques sur les milieux naturels en particulier celles qui ont pour objectif d'enrayer la réduction de biodiversité (CDB, SNB), le maintien des habitats d'intérêts communautaires (N2000, MEEDDAT), la fourniture de divers services écosystémiques y compris le bois et le stockage de carbone (MEA, PEFC, MAE,...), l'intégration environnementale des infrastructures de transport (Predit, MEEDDAT, PNR), la mise en place de trames vertes (COMOP TVB du Grenelle, projet Interreg ECONNECT). Il s'agit alors de développer des méthodes de mesure d'indicateurs environnementaux que ce soit au niveau de nouvelles technologies ou des protocoles de terrain. Mais également de construire et d'évaluer des indicateurs de suivis de la biodiversité, de la qualité écologique et du fonctionnement. »

Les auteurs :

Chloé Bourdil, Ingénieure d'étude TVB

Email : chloe.bourdil@lrstea.fr

Tél : 04 42 66 79 44

Sylvie Vanpeene-Bruhier, Responsable scientifique

Email : sylvie.vanpeene@lrstea.fr

Tél : 04 42 66 99 63

Contexte de programmation et de réalisation :

Cette note d'analyse bibliographique a été réalisée dans le cadre de la mission d'IRSTEA pour le pôle « Appui scientifique et technique » du Centre de ressources Trame verte et bleue, piloté par la Direction de l'Eau et de la Biodiversité du Ministère de l'écologie, du développement durable et de l'énergie (MEDDE). Elle constitue un document de réflexion qui vise à apporter des éléments de connaissance sur l'intérêt de préserver et restaurer les continuités écologiques pour que les écosystèmes puissent fournir des services aux sociétés humaines, de manière durable.

Les propos exprimés dans ce document n'engagent que la responsabilité des auteurs.

Citation conseillée :

Bourdil C., Vanpeene-Bruhier S. (2014). Services écosystémiques & Continuités écologiques. Quelle plus-value du maintien de la connectivité pour la fourniture des services écosystémiques ? Note d'analyse bibliographique. *lrstea*. 53p + annexes

Crédits photos 1^{ère} de couverture:

Photo Haie composite, ©Inra photothèque / JAUBERT Agnès

Photo Réseau écologique, <http://www.alterre-bourgogne.org>

Photo Jardin public à Boston, ©marcorubino

Illustration Empreinte humaine, ©soleilc1

Bandeau Trame verte et bleue, ©tovovan

Remerciements :

La question des liens entre services écosystémiques et continuités écologiques fait l'objet de beaucoup de questionnements. Nous remercions Philip Roche (Irstea), Ilse Geijzenborffer (IMBE) et Cécile Albert (IMBE) pour leur contribution aux réflexions scientifiques menées dans le cadre de la rédaction de ce travail bibliographique.

TABLE DES MATIERES

TABLE DES ILLUSTRATIONS	6
LISTE DES ANNEXES	7
1 CONTEXTE ET CADRE CONCEPTUEL.....	8
1. Diversité des définitions autour du concept de « services écosystémiques »	8
2. Liens biodiversité - fonctionnement – services rendus.....	10
a. Rôle de la biodiversité dans la production de SE	10
b. Nécessité de distinguer fonction et service	11
3. Répondre à l'appel des initiatives politiques	12
a. Maintien des SE : engagement international et intégration dans les politiques publiques ..	13
b. Evaluation économique des SE et opportunités de conservation.....	14
4. Disponibilité des SE et facteurs de changements	15
a. Impacts de la fragmentation du paysage	16
b. Importance de maintenir les continuités écologiques	18
2 SERVICES ECOSYSTEMIQUES ET CONTINUITES ECOLOGIQUES	19
1. Contexte national	19
2. Problématique et positionnement de la synthèse bibliographique	19
a. SE et continuités écologiques : quels rapprochement possibles ?.....	19
b. Objectifs de la synthèse bibliographique	21
3 ANALYSE BIBLIOMETRIQUE DE LA PRODUCTION SCIENTIFIQUE	22
1. Cadre méthodologique	22
2. Analyse de la production scientifique	23
a. Un fort développement des recherches et des applications sur les SE	23
b. Quelle prise en compte des continuités écologiques dans la recherche sur les SE ?.....	26
4 ANALYSE DES CONNAISSANCES SCIENTIFIQUES : VERS UNE ECOLOGIE SPATIALISEE DES SE	28
1. De la notion d' « Ecosystem services » à « Landscape services » : de l'écologie des écosystèmes à l'écologie du paysage et à la planification.....	29
2. Connectivité et capacité des écosystèmes à fournir des SE.....	32
a. Effets indirects de la connectivité sur les SE	34
b. Effets directs de la connectivité sur les SE	36
3. De la production à l'utilisation des SE : relations spatiales entre les écosystèmes et les bénéficiaires	38
5 DISCUSSION ET PERSPECTIVES POUR LA RECHERCHE ET LA GESTION DES LIENS CONNECTIVITE-SE.....	41

1. Des connaissances nouvelles et des questions inexplorées.....	41
2. Gérer les paysages pour offrir durablement des SE.....	43
REFERENCES BIBLIOGRAPHIQUES.....	44

TABLE DES ILLUSTRATIONS

FIGURES

Figure 1. Cascade conceptuelle pour l'analyse et l'évaluation des SE - des processus écologiques aux bénéfices humains. D'après Haines-Young & Potschin, 2013 (rapport CICES) et Karsten Grunewald <i>et al.</i> , 2013.	9
Figure 2. Le rôle multi-facettes de la biodiversité pour appuyer la fourniture de SE et pour évaluer l'état des écosystèmes. D'après Maes <i>et al.</i> , 2013.	10
Figure 3. Liens entre dégradation des écosystèmes et diminution du bien-être humain (d'après UICN France).	13
Figure 4. Cartographie des services de pollinisation (a) et de récréation en Europe (b) (d'après Zulian <i>et al.</i> , 2013).	15
Figure 5. Fragmentation du paysage par région dans 28 pays d'Europe (d'après EEA/FOEN, 2011).	17
Figure 6. Cadre conceptuel : vulnérabilité des systèmes socio-écologiques et Trame verte et bleue (adapté de Locatelli, 2013)	18
Figure 7. Evolution du nombre de publications abordant la notion de SE dans une recherche WoS. La production internationale est représentée en gris. La part de la production par les auteurs français est représentée en bleu.	23
Figure 8. Distribution des publications par revue.	25
Figure 9. Evolution du nombre de publications abordant conjointement (i) les SE et les processus à l'échelle du paysage (en violet), (ii) les SE et les continuités écologiques au sens strict (en orange). ...	26
Figure 10. Distribution par revue des publications traitant les thématiques "SE" et "continuités écologiques"	28
Figure 11. Fonctions des écosystèmes à différentes échelles	30
Figure 12. La chaîne structure-fonction-valeur associée au concept de "landscape services" (d'après Termorshuizen & Opdam, 2009)	31
Figure 13. Cadre conceptuel pour intégrer la connectivité du paysage dans l'évaluation des SE (d'après Mitchell <i>et al.</i> , 2013).	33
Figure 14. Effets potentiels des changements dans la connectivité biotique et abiotique du paysage sur la fourniture des services de pollinisation et de maintien de la qualité de l'eau.	37
Figure 15. Classification des SE basée sur les relations spatiales entre zones de production (P) et zones bénéficiaires (B) de SE (d'après Costanza, 2008 ; Fisher <i>et al.</i> , 2009 ; Syrbe & Walz, 2012).	39
Figure 16. Les zones de connexion (SCA, « service connecting area ») entre les zones de production (SPA, « service providing area ») et les zones bénéficiaires de SE (SBA, « service benefiting area »)	40
Figure 17. Cartographie spatialement explicite des zones de production potentielle de SE (i.e. zones sources), de leurs utilisateurs (i.e. zones bénéficiaires) et des caractéristiques biophysiques qui peuvent épuiser les flux de services (i.e. zones puits).	40

TABLEAUX

Tableau 1. Services potentiels rendus par les infrastructures vertes (d'après Roe & Mell, 2013).....	21
--	----

ENCARTS

Encart 1. Les différentes dimensions de la connectivité (d'après Fisher & Lindenmayer, 2007)	17
Encart 2. Liste non exhaustive des colloques et communications récents ayant traité des services écosystémiques	24
Encart 3. Unités spatiales de référence mentionnées dans la littérature sur les services écosystémiques (d'après Syrbe & Walz, 2012)	29

LISTE DES ANNEXES

Annexe 1. Définitions principales et interprétations des termes clés utilisés dans la littérature scientifique pour décrire la cascade conceptuelle des processus aux services (d'après Lamarque <i>et al.</i> , 2011)
Annexe 2. Conséquences des infrastructures linéaires sur la biodiversité et les SE (d'après EEA/FOEN, 2011)
Annexe 3. Principales composantes de la diversité qui influent sur la production de SE et mécanismes sous-jacents expliquant ces liens (d'après Diaz, 2006)

1 CONTEXTE ET CADRE CONCEPTUEL

1. Diversité des définitions autour du concept de « services écosystémiques »

Bien qu'il y ait eu de nombreuses tentatives, suite au Millenium Ecosystem Assessment (MEA), pour arriver à une définition et à un système de classification standardisés des services écosystémiques (SE), il n'y a pour le moment pas consensus (Boyd & Banzhaf, 2007; Wallace, 2007; Costanza, 2008; Fisher *et al.*, 2008; Fisher *et al.*, 2009). Deux publications récentes tentent de faire le point sur la diversité des terminologies pour décrire les SE ainsi que sur les relations qui lient la structure et les processus biophysiques des écosystèmes aux bénéfices pour les humains (Lamarque *et al.*, 2011; Fu *et al.*, 2012) (Figure 1). Le tableau présenté en Annexe 1 met clairement en évidence des définitions contrastées et des limites floues entre les termes clés : processus, fonction, service, bénéfice. Cette ambiguïté qui existe dans la littérature scientifique résulte notamment d'un gradient d'anthropocentrisme dans la définition des SE et des différentes sensibilités des auteurs selon leur appartenance disciplinaire (économie de l'environnement, biologie de la conservation ou écologie du paysage).

Pour résumer, nous garderons pour définitions :

- Les **propriétés d'un écosystème** (structure et processus) peuvent être des composantes biophysiques (espèces, éléments abiotiques, etc), des structures écologiques (strates de végétation, longueur de haie, etc), des interactions et des flux d'éléments biotiques et abiotiques (transfert d'énergie, flux d'eau, etc). L'intégrité de l'écosystème repose sur ces propriétés.

- Une **fonction écologique** correspond au résultat d'un processus ou d'un mécanisme lié au fonctionnement de l'écosystème. C'est une fonction intrinsèque de l'écosystème. Par exemple : la dénitrification. Les fonctions peuvent être traduites en services quand elles sont utilisées ou évaluées par les humains. Par exemple, un service fourni par la fonction « rétention des sols » est « la prévention des dommages causés par l'érosion ».

- Un **service écosystémique** implique un avantage retiré, directement ou indirectement, par un individu ou une société, de la biodiversité sous toutes ses formes, des processus écologiques, des fonctions des écosystèmes et/ou simplement de leur structure, pour leur action actuelle ou potentielle future. Par exemple, la qualité de l'eau dépend du processus de dénitrification, tandis que l'attractivité touristique ou l'usage récréationnel d'un paysage est fonction de sa configuration spatiale. Pour le promeneur dans une forêt, il suffit que la forêt soit circulable, elle peut être très peu fonctionnelle pour l'écosystème forestier, cela ne gênera pas le service récréatif.

Dans une vision multidisciplinaire, Levrel *et al.* (in press) adoptent la définition suivante « Un SE est un bien ou un service approprié par l'homme dans lequel les écosystèmes et/ou les processus écologiques jouent ou ont joué un rôle conduisant à son obtention ». Ce concept combine les fonctions écologiques et les usages socio-économiques qui en sont fait pour générer des gains de bien-être humain (i.e. des bénéfices).

Suite au MEA, plusieurs initiatives européennes et nationales ont proposé de classer les SE (CICES, TEEB, UK assesement et autres MEA sub-globaux). Pour l'adoption du concept et sa mise en œuvre à l'échelle des territoires, certains auteurs proposent d'élaborer une grille d'analyse qui tienne compte

non seulement des caractéristiques des écosystèmes, mais aussi du contexte de décision, de l'environnement socio-culturel et des exigences politiques (Wallace, 2007; Fisher *et al.*, 2009). S'il est pertinent de disposer d'une évaluation à large échelle (nationale et régionale) des SE, il n'existe pour autant pas de système de classification unique, mais plusieurs qui répondent à divers systèmes de gouvernance et qui sont utiles à des fins différentes (Costanza, 2008). Il apparaît donc important de trouver un compromis entre une définition élargie des SE, utile pour la communication et les politiques à grande échelle et une (ou des) classification(s) plus précise(s), mieux adaptée(s) aux actions de gestion des ressources naturelles et aux exigences de comptabilité (Lamarque *et al.*, 2011).

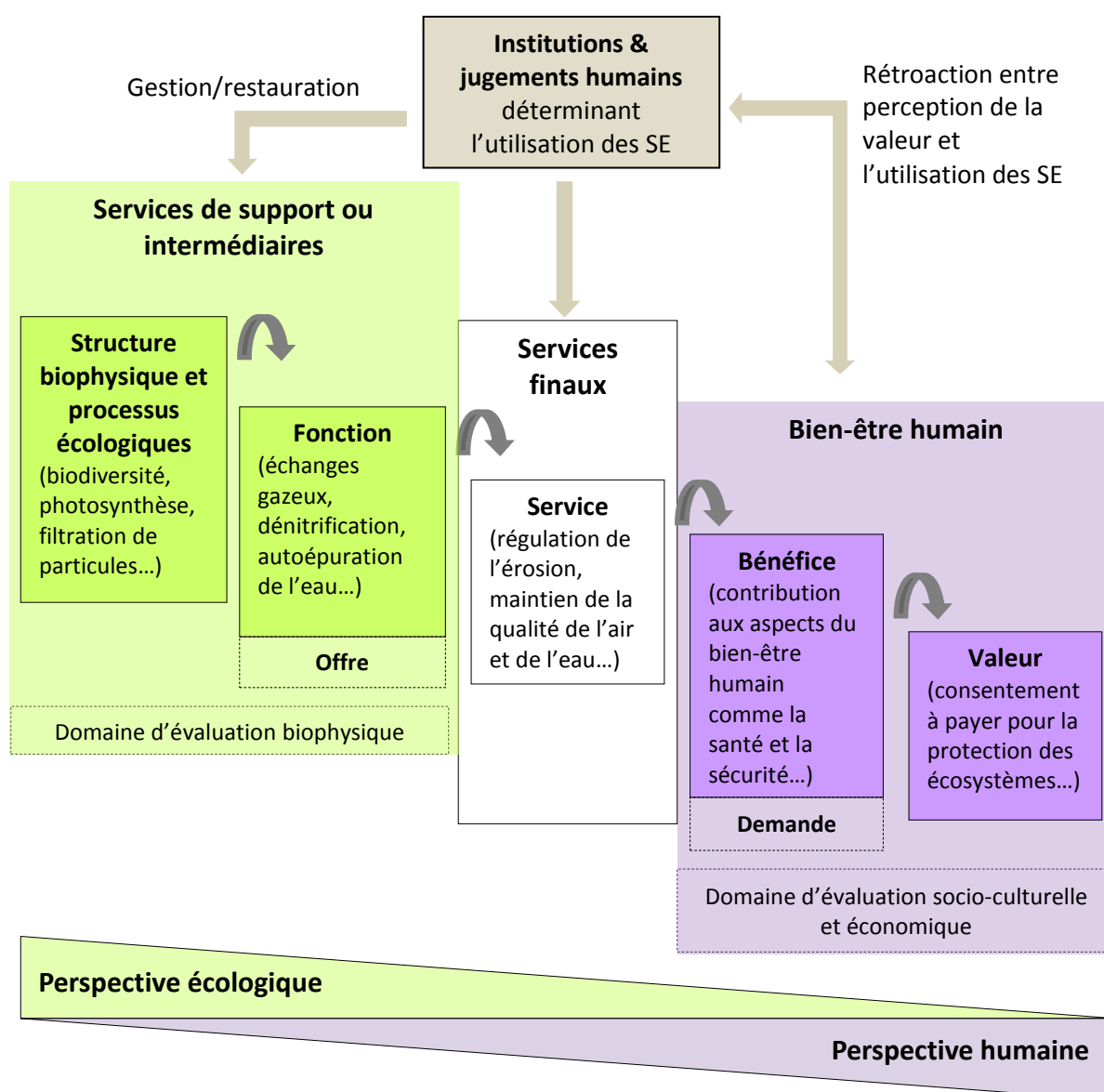


Figure 1. Cascade conceptuelle pour l'analyse et l'évaluation des SE - des processus écologiques aux bénéfices humains. D'après Haines-Young & Potschin, 2013 (rapport CICES) et Karsten Grunewald *et al.*, 2013.

2. Liens biodiversité - fonctionnement – services rendus

a. Rôle de la biodiversité dans la production de SE

La place de la biodiversité dans les applications sur les services écosystémiques (SE) est encore confuse et débattue. Mace *et al.* (2012) proposent de reconnaître qu'il existe des relations multiples. La Figure 2 en présente une illustration. En effet, la biodiversité peut être considérée comme (i) un régulateur des processus biophysiques fondamentaux des écosystèmes qui sous-tendent la délivrance de certains services. En effet, la composition des communautés biotiques contrôle, en partie, la production primaire de biomasse par les plantes, la production d'oxygène atmosphérique via la photosynthèse, la rétention des nutriments, la formation des sols ou encore la dispersion des graines. Ainsi, la biodiversité soutient indirectement certains services tels que la pollinisation, le contrôle biologique, la régulation des conditions climatiques ou la régulation de la santé humaine (Fouquet *et al.*, 2013), (ii) un service final par les biens qu'elle procure directement (nourriture, combustibles, gènes pour améliorer le rendement agricole, médicaments, biocarburants, faune chassable, etc), ou (iii) un bien qui a de la valeur car elle est liée au bien-être de l'homme pour des raisons esthétiques, culturelles, économiques ou éthiques (source d'inspiration, opportunité d'emploi, valeur patrimoniale, etc).

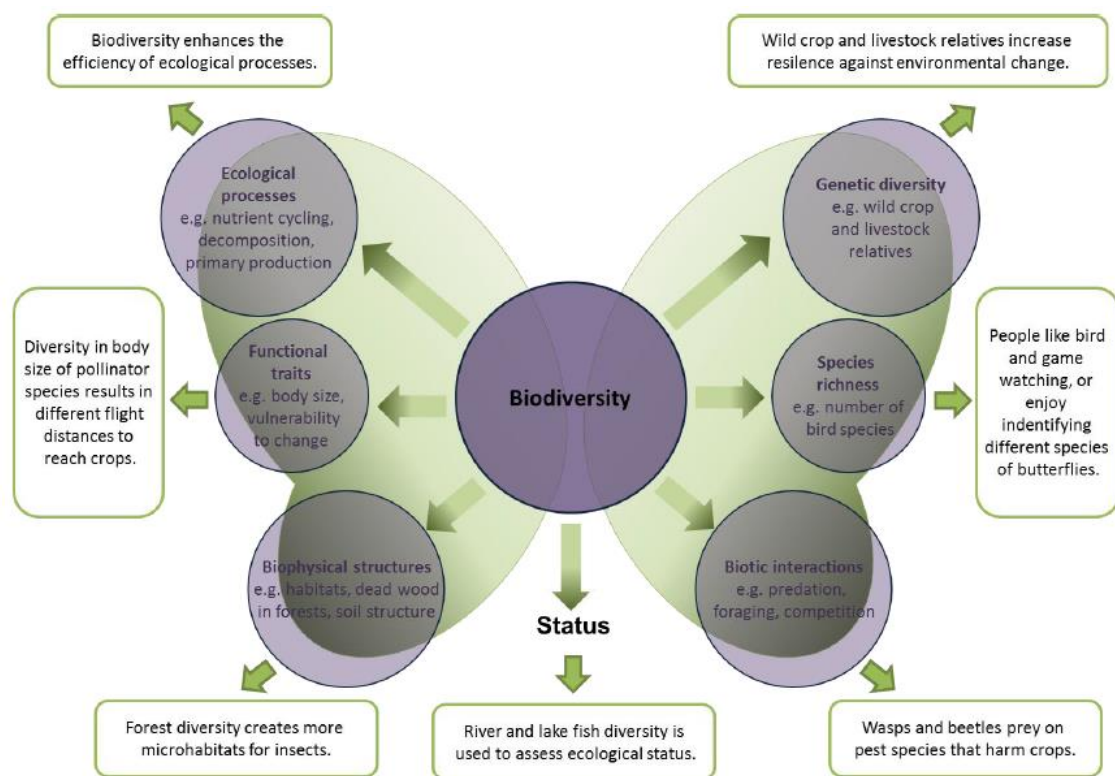


Figure 2. Le rôle multi-facettes de la biodiversité pour appuyer la fourniture de SE et pour évaluer l'état des écosystèmes. D'après Maes *et al.*, 2013.

La biodiversité représente un élément central dans le cadre conceptuel de l'évaluation des écosystèmes.

Après de nombreux travaux théoriques et expérimentaux s'intéressant aux effets potentiels de la perte de biodiversité sur le fonctionnement des écosystèmes (Loreau *et al.*, 2001; Naeem & Wright, 2003; Hooper *et al.*, 2005; Srivastava & Vellend, 2005; Balvanera *et al.*, 2006), la question des liens entre biodiversité et capacité des écosystèmes à fournir des services aux sociétés humaines a gagné une attention croissante dans la littérature scientifique de ces dernières années (Díaz *et al.*, 2006; Nelson *et al.*, 2009; Bullock *et al.*, 2011). Toutes les composantes de la biodiversité (taxonomique, structurale et fonctionnelle) à tous les niveaux d'organisation (génétique, spécifique, écosystémique) peuvent jouer un rôle dans la fourniture à court et long terme de certains SE. Par exemple, la diversité génétique des plantes cultivées est cruciale pour l'augmentation et le maintien des niveaux de production et de la diversité nutritionnelle (FAO, 2013). Vue sous l'angle du bien-être humain, la variété des écosystèmes, qui résulte de liens complexes entre le climat, la géologie, la faune, la flore et les activités humaines, offre des territoires dont les spécificités locales contribuent à leur qualité récréative, leur valeur esthétique ou leur attractivité touristique. Il y a maintenant des preuves sans équivoque affirmées par de nombreux auteurs, sur le fait que, en règle générale, les changements et pertes de gènes, d'espèces, de traits fonctionnels, d'habitats écologiques impactent directement le fonctionnement des écosystèmes et donc l'offre de services qu'ils fournissent aux sociétés humaines (Díaz *et al.*, 2007; Lavorel *et al.*, 2011). Cependant, le lien entre SE et biodiversité n'est pas toujours évident, la fourniture de certains SE n'étant pas directement et uniquement lié à la variabilité biologique, mais aussi à des facteurs abiotiques et à la gestion humaine (e.g : la production de bois a besoin de la sylviculture). Néanmoins, préserver la diversité biologique et écologique est essentiel pour garantir la stabilité de l'offre de services dans des conditions environnementales qui fluctuent rapidement. Ce postulat repose sur l'hypothèse d'« assurance biologique », suggérée par (Loreau *et al.*, 2003a), qui suppose que la biodiversité augmente la résilience des écosystèmes face aux perturbations notamment parce qu'il existe des compensations et des redondances fonctionnelles entre espèces (Gonzalez *et al.*, 2009). Mouillot *et al.* (2013) soulignent cependant l'importance de la conservation des espèces rares (dont le taux de présence est inférieur à 5%), même dans les écosystèmes très riches en espèces, car certaines fonctions vulnérables ne sont assurées que par ces espèces, avec très peu de redondance sur le plan fonctionnel¹.

b. Nécessité de distinguer fonction et service

Les relations fonction-SE ne sont pas bijectives, ce qui signifie qu'une fonction peut contribuer à plusieurs SE, et qu'un SE peut-être le produit de plusieurs fonctions. Il est donc nécessaire de démêler les interdépendances complexes entre les services et les processus écologiques sous-jacents qui pilotent leur production si l'on veut réduire le risque de compromis indésirables et tirer parti des synergies entre SE² (e.g. corrélation négative entre capacité de production des agrosystèmes et régulation de la qualité de l'eau et des sols ou contrôle de l'érosion) (Maes *et al.*, 2011; Fu *et al.*,

¹ La différenciation fonctionnelle de chaque espèce quantifie le caractère unique des traits biologiques de l'espèce comparés au reste du pool d'espèces de l'écosystème. Pour plus d'informations sur l'article de Mouillot *et al.*, 2013 : <http://www.trameverteetbleue.fr/documentation/cote-recherche/analyses-articles/services-rendus>

² A consulter : Appel à projet de recherche européen 2013-2014 « Promouvoir des synergies, réduire les compromis entre approvisionnement alimentaire, biodiversité et services écosystémiques » lancé par BiodivERsA et le JPI-FACCE (l'initiative de programmation conjointe sur l'agriculture, la sécurité alimentaire et le changement climatique).

2012). De plus, si la connaissance des interactions entre SE et bien-être est importante pour la mise en œuvre opérationnelle des approches par les SE, la compréhension des processus écologiques est essentielle pour prédire et gérer les changements d'état (qualité et quantité) des SE.

Du point de vue des économistes, la distinction entre les fonctions écologiques et les SE est importante à des fins d'évaluation pour éviter les doubles-compte (Méral, 2012). C'est pourquoi, pour une meilleure cohérence des évaluations économiques, les notions de « services intermédiaires » et « services finaux » ont été introduites au sein de la cascade conceptuelle pour l'évaluation des SE (Figure 1) (Costanza, 2008; Fisher *et al.*, 2009). Dans ce sens, la validité de la classification proposée par le MEA (services d'approvisionnement, de régulation, culturels et de support) est remise en cause car elle ne distingue pas de manière claire les « fins » (SE) et les « moyens » (Wallace, 2007). Les services de support, ceux qui soutiennent des conditions favorables à la vie sur Terre, comme par exemple le fonctionnement des cycles de l'eau ou des éléments nutritifs, doivent être considérés comme des fonctions (UICN France, 2012). Toutefois, la distinction entre service intermédiaire et service final varie selon les auteurs. Pour certains, la pollinisation est un service final, pour d'autres elle est un service intermédiaire qui permet, in fine, la production de biens alimentaires.

3. Répondre à l'appel des initiatives politiques

La dégradation continue de l'environnement démontre que les objectifs fixés internationalement pour enrayer la perte de biodiversité, à horizon 2010, n'ont été que partiellement atteints (EEA, 2010; PNUE, 2012). De nombreuses pressions continuent d'affecter les espèces et leurs habitats. Parmi les forces motrices des pressions identifiées par le MEA, la conversion, la fragmentation et la destruction des habitats, l'introduction d'espèces exotiques envahissantes, la pollution et la surexploitation des ressources biologiques et le changement climatique demeurent les menaces prédominantes sur la biodiversité terrestre et aquatique (MEA, 2005). En dépit des politiques, réglementations et mesures adoptées ces dernières années pour encourager un développement équilibré des territoires, une agriculture durable, une exploitation raisonnée des ressources ainsi qu'une diminution des émissions de gaz à effet de serre, les activités humaines continuent d'affecter la biodiversité à toutes les échelles. Elles ont conduit à la dégradation de l'ordre de 60% des services rendus par les écosystèmes dans le monde (MEA, 2005; Cardinale *et al.*, 2012; Maestre Andrés *et al.*, 2012). Dans les écosystèmes marins, la perte régionale de biodiversité contribue à la diminution du nombre de pêcheries mais aussi à la diminution de la qualité de l'eau (prolifération d'algues nuisibles, mortalité des poissons) en impactant la filtration des particules par les organismes en suspension et la végétation submergée (Worm *et al.*, 2006). Elle a donc des conséquences sur les retombées économiques de la pêche et du tourisme (e. g. fermeture de l'accès aux plages).

L'inquiétude grandit face aux conséquences de la perte de SE pour le bien-être humain. Depuis les travaux de Daily (1997), il est largement admis que la détérioration des ressources naturelles affecte la durabilité de nos modes de vie, en entraînant des pertes économiques et de bien-être substantielles (Abel *et al.*, 2003; Cork, 2003; Sukhdev *et al.*, 2010) (Figure 3). La déforestation, la dégradation des sols et leur imperméabilisation amplifient les phénomènes d'inondation, de glissement de terrain, de coulées de boue. A titre d'exemple en France, le bilan financier des inondations survenues dans le Var les 15 et 16 juin 2010 chiffre à près d'1 milliard les dommages directs (dont 615 M€ à la charge des assureurs). Pour les populations les plus vulnérables (e.g. agriculteurs de subsistance, sociétés

traditionnelles, etc), la perte de SE risque d'entraîner un accroissement de l'insécurité alimentaire, de renforcer la pauvreté et menacer l'état de santé (PNUE, 2012). Dans les régions montagneuses et méditerranéennes d'Europe, la diminution de la fertilité des sols, de la disponibilité en eau, ainsi que l'augmentation du risque de feux de forêt pourraient augmenter la vulnérabilité des écosystèmes et des populations qui en dépendent (Schröter *et al.*, 2005). En Asie, la destruction des écosystèmes côtiers comme les mangroves, les forêts littorales ou les barrières de corail augmente la vulnérabilité en cas d'ouragan ou de tsunami.

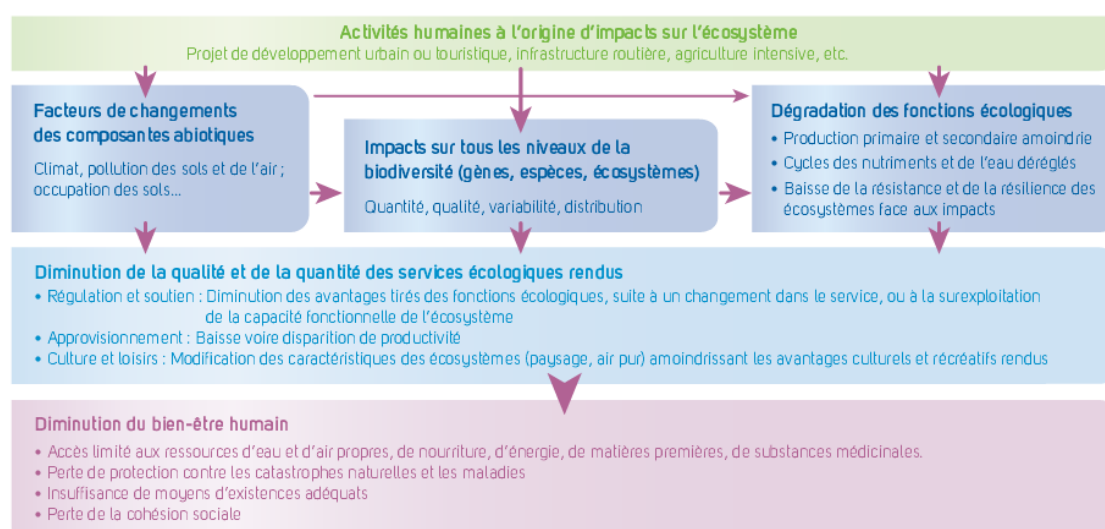


Figure 3. Liens entre dégradation des écosystèmes et diminution du bien-être humain (d'après UICN France)

a. Maintien des SE : engagement international et intégration dans les politiques publiques

En devenant un leitmotiv sur la scène internationale, le concept de SE dépasse le champ scientifique pour s'inscrire dans celui plus politique de l'évaluation économique et des dispositifs d'application aux échelles nationale et régionale. Sous l'impulsion du nouveau « plan stratégique pour la biodiversité 2011-2020 » adopté par les parties à la Convention sur la diversité biologique, la traduction de processus biophysiques en services écosystémiques et l'intégration des valeurs de la biodiversité dans les stratégies de développement et les processus de planification deviennent prioritaires (objectif d'Aichi A2). L'objectif affiché est que « *la diversité biologique soit valorisée, conservée, restaurée et utilisée avec sagesse, en assurant le maintien des services fournis par les écosystèmes, en maintenant la planète en bonne santé et en procurant des avantages essentiels à tous les peuples* » (objectifs d'Aichi). Dans le même temps, la Commission européenne adopte une nouvelle stratégie pour l'UE et appelle les états membres à (i) cartographier et évaluer l'état des écosystèmes et leurs services sur leur territoire national, (ii) évaluer la valeur économique de ces services et (iii) promouvoir l'intégration de ces valeurs dans la comptabilité (Maes *et al.*, 2013). Certains pays ont déjà publié une évaluation (UK NEA, 2011) tandis que des initiatives sont en cours ou à un stade exploratoire dans d'autres pays (pour la France, voir Levrel *et al.*, 2007, projet EFES). Finalement, toutes les réflexions menées autour de la cartographie et l'évaluation des SE s'inscrivent dans une dynamique institutionnelle forte, comme le montre la création de diverses plateformes : l'IPBES (International Platform on Biodiversity and Ecosystem Services), le réseau « Sub-Global Assessment », l'European Ecosystem Assessment ou le « National Ecosystem Partnership » aux Etats-Unis.

S'il y a peu de doute sur la nécessité de préserver les fonctions des écosystèmes, le concept de SE, qui tente d'en évaluer les bénéfices pour nos sociétés, est vu comme une approche prometteuse pour faciliter l'intégration des questions environnementales dans la prise de décision (De Groot *et al.*, 2010). Ainsi, les politiques européennes et nationales, notamment les politiques agricoles dans le cadre de la PAC engagée pour 2013 (notion de « biens publics environnementaux ») ou encore les politiques climatiques, cherchent à faire de la notion de SE un référentiel incontournable (Hrabanski & Valette, 2012). Dans le domaine de la préservation de la biodiversité, l'objectif *in fine* de la mise en œuvre d'une « Trame verte et bleue », en France, est de « permettre aux écosystèmes de continuer à rendre à l'homme leurs services » (MEDDE, <http://www.developpement-durable.gouv.fr>).

b. Evaluation économique des SE et opportunités de conservation

Pour atteindre cet objectif et stopper la perte de biodiversité, il semble que la conservation de toutes ses composantes pour leur simple valeur morale, les préservant pour elles-mêmes, soit clairement insuffisante face aux impératifs sociaux et économiques croissants (Pimentel *et al.*, 1997). Ainsi, depuis l'analyse de Costanza *et al.* (1997) sur la valeur du capital naturel mondial estimée à 33 000 milliards de dollars, il y a de fortes incitations économiques pour les conserver. « *We don't protect what we don't value* » (Myers & Reichert, 1997). Les économistes ont mis au point un large éventail de techniques d'évaluation pour tenter d'affecter un prix aux écosystèmes et aux services marchands et non marchands qu'ils fournissent (Farber *et al.*, 2002; EEA, 2010b). Depuis, les exemples se multiplient. Récemment, une étude a estimé la valeur du service de pollinisation pour la consommation humaine à travers le monde, à plus de 150 milliards d'euros, soit 9,5% de la valeur de la production agricole mondiale (Gallai *et al.*, 2009). Les forêts françaises, quant à elles, représenteraient approximativement 4363 millions d'euros (soit 291 €/ha) (Montagné *et al.*, 2005). Dans la grande région de Montréal au Canada, la valeur économique totale du capital naturel de la Ceinture verte est chiffrée à 4,3 milliards de dollars par an pour 9 services écosystémiques (Dupras *et al.*, 2013).

Alors que le TEEB (Sukhdev *et al.*, 2010) chiffre à 14 000 milliards d'euros le coût de l'inaction face à l'érosion de la biodiversité pour la période 2000-2050, Levrel *et al.* (2012) soulignent qu'il serait préférable que des investissements soient réalisés pour maintenir ou améliorer les potentialités des systèmes écologiques qui garantissent la pérennité des flux de SE (voir aussi Brouwer *et al.*, 1999). Ces investissements peuvent être de différente nature : programmes de restauration ou de compensation, mise en place de mesures de préservation, évolution des pratiques, etc. Il devient alors de plus en plus évident que les solutions basées sur les systèmes écologiques existants (dits « infrastructures vertes³ »), comme par exemple utiliser les fonctions hydrologiques et biogéochimiques des zones humides pour la purification de l'eau ou la protection contre les inondations, peuvent être plus rentables que la mise en place d'infrastructures techniques (dites « infrastructures grises »). En attribuant un prix aux biens et services écologiques, le concept de SE semble offrir un terrain intéressant pour rendre plus pertinents les arbitrages des décideurs publics et privés en termes de priorités de développement et de protection environnementale (Maresca *et al.*, 2011). Cependant, en

³ La Commission européenne a publié, le 6 mai 2013, une communication visant à encourager le recours à l'infrastructure verte, à promouvoir la prise en compte systématique des processus naturels dans le cadre de l'aménagement du territoire et les investissements dans ce domaine au niveau local, régional et national.

dépôt de ses avantages pratiques, il fait l'objet de vifs débats pour des raisons techniques et éthiques. Une des principales limites souvent énoncée concerne la capacité des évaluations économiques à considérer l'ensemble des valeurs de la biodiversité, les valeurs de non-usages (valeur morale, d'option, de legs, d'existence, de conservation, etc) ne pouvant pas être mesurées à partir de prix du marché (Maris & Réveret, 2009; Burylo *et al.*, 2013). Virginie Maris défend, en outre, une conception des valeurs de la nature plus complexe que la vision strictement instrumentale inhérente à l'approche par les SE. L'approche par les SE étant, pour elle, philosophiquement et même opérationnellement dangereuse (Maris, à paraître).

4. Disponibilité des SE et facteurs de changements

Du côté de la recherche, beaucoup d'efforts sont mis en œuvre pour recenser les services fournis par les différents types d'écosystèmes (e.g. forêts, prairies, zones humides, etc), les qualifier à partir des fonctions écologiques qui les soutiennent, les cartographier, estimer leurs valeurs, quantifier les externalités économiques, évaluer leur vulnérabilité et formuler les moyens pour leur gestion. Des tentatives de modélisation et de cartographie, établies à partir de caractéristiques biophysiques, ont été proposées pour connaître la disponibilité et la répartition des SE, de l'échelle mondiale à celle des territoires : stockage et séquestration du carbone, qualité de l'eau, conservation des sols, régulation du climat, contrôle biologique, support d'habitat, etc (Naidoo *et al.*, 2008; Nelson *et al.*, 2009; Maes *et al.*, 2011; Petter *et al.*, 2012; Sheate *et al.*, 2012). Tout récemment, des scientifiques du Joint Research Centre, laboratoire de recherche de l'Union européenne, ont cartographié le territoire européen selon la capacité de chaque zone à assurer les services de pollinisation et de récréation (Figure 4 ; Zulian *et al.*, 2013).

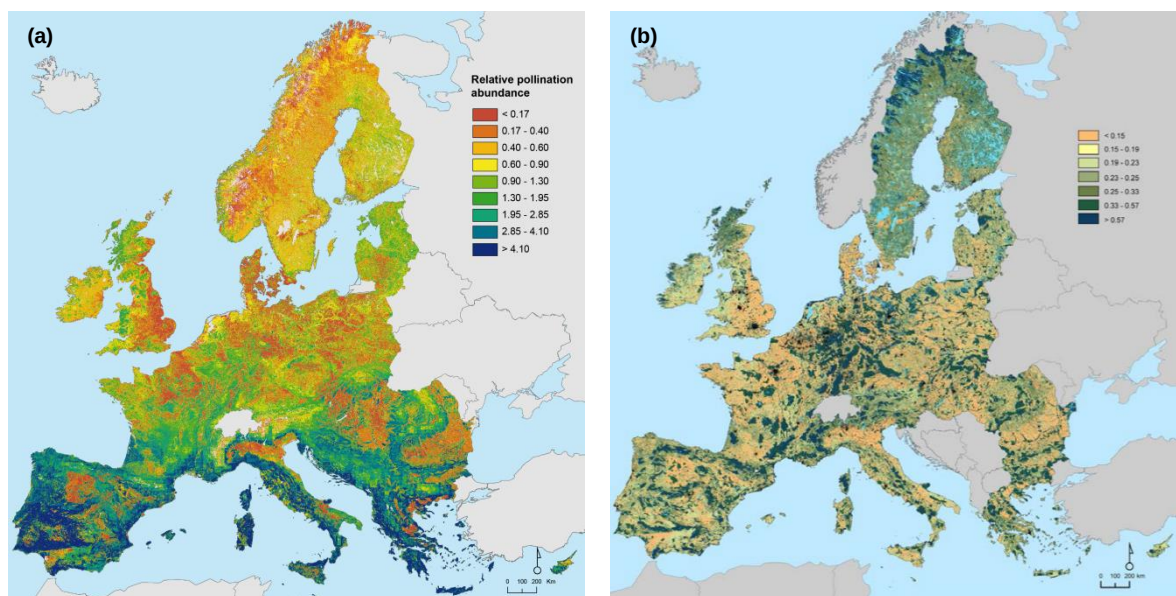


Figure 4. Cartographie des services de pollinisation (a) et de récréation en Europe (b) (d'après Zulian *et al.*, 2013).

L'indice de potentiel de pollinisation estime la capacité des écosystèmes à assurer la pollinisation des cultures. De la même manière, l'indice de potentiel récréationnel estime la capacité des écosystèmes à assurer le service de récréation.

Construits sur des modèles spatialement explicites, qui reconnaissent que les SE possèdent une géographie propre, ces travaux sont fondamentaux pour estimer où les SE sont produits et quelles populations humaines en bénéficient (offre/demande) et pour prédire les changements en fonction de l'évolution des modes d'utilisation des terres, du climat et des variations environnementales. Une évaluation spatialement explicite des services écosystémiques permettrait de coupler les estimations biophysiques à une évaluation économique.

a. Impacts de la fragmentation du paysage

En effet, la disponibilité des SE risque d'être affectée par les changements actuels et projetés de l'utilisation des sols et les modifications associées dans la structure du paysage qui affectent considérablement la biodiversité (Metzger *et al.*, 2006; Fischer & Lindenmayer, 2007; Walz & Syrbe, 2013) (Figure 5). Les changements de connectivité, en agissant sur les interactions biotiques et abiotiques, perturbent voire modifient radicalement le fonctionnement des écosystèmes (Encart 1). La diminution de la taille des patchs d'habitats semi-naturels, forestiers, humides, agricoles, etc et l'accroissement de leur isolement, notamment par les réseaux d'infrastructures de transport, influent sur les flux de matière et d'organismes qui, à leur tour, peuvent avoir des conséquences sur divers SE (Kremen *et al.*, 2007) (Annexe 2). La fragmentation réduit, par exemple, l'efficacité des prédateurs naturels des ravageurs dans l'agriculture et la foresterie. En milieu aquatique, les barrages modifient le régime d'écoulement naturel et la connectivité des cours d'eau (longitudinale et latérale) qui soutiennent les processus biophysiques (e.g. transport de sédiment et de nutriment) et les mouvements migratoires des poissons. En déconnectant les cours d'eau des plaines d'inondation environnantes, ils ont aussi des incidences fortes sur les sociétés qui dépendent des pêcheries traditionnelles en plaine d'inondation⁴ et des cultures de décrue⁵ (i.e. contexte de faiblesse des ressources en eau, exemple du delta du Niger en Afrique). Les services culturels sont également influencés par la fragmentation. Bien qu'il existe une relation positive entre l'accessibilité et l'utilisation potentielle des écosystèmes à des fins récréatives, les impacts négatifs des routes sur la qualité esthétique des paysages ont été fréquemment rapportés.

Un des objectifs des recherches actuelles est donc de parvenir à faire le lien entre les forces de changement, l'état des écosystèmes et le niveau de services rendus (i.e. productivité à court terme, résilience à long-terme), en acquérant une meilleure connaissance des interactions complexes fonctions-services. Cela pourrait permettre d'orienter les actions de gestion sur le maintien des propriétés des écosystèmes dans le but de maximiser la fourniture de services existants, répondant au mieux aux valeurs humaines et de services potentiels - fonctions non utilisées pour le moment par l'Homme.

⁴ « La maîtrise des crues par les grands barrages, qui réduisent habituellement le niveau des eaux pendant les périodes naturelles de crue et accroissent le niveau des eaux pendant les saisons sèches, aboutit à une discontinuité du système fluvial. Ce phénomène a un impact négatif marquant sur la diversité et la productivité des poissons qui se sont adaptés aux crues saisonnières et utilisent les zones inondées temporairement pour leur reproduction et leur alimentation » (Commission mondiale des barrages, 2000).

⁵ L'agriculture de décrue suit le retrait des eaux pour semer dans les plaines inondables, en bordure du cours d'eau (lit majeur), qui ont été submergées pendant la crue.

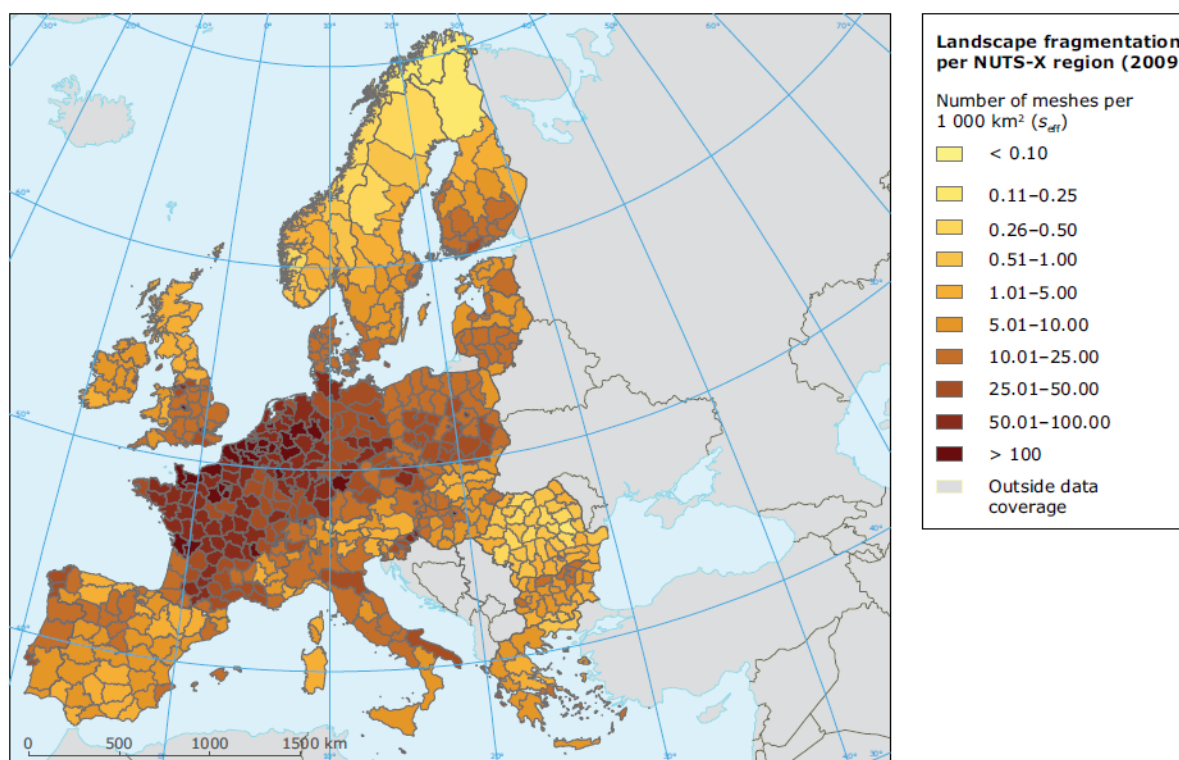
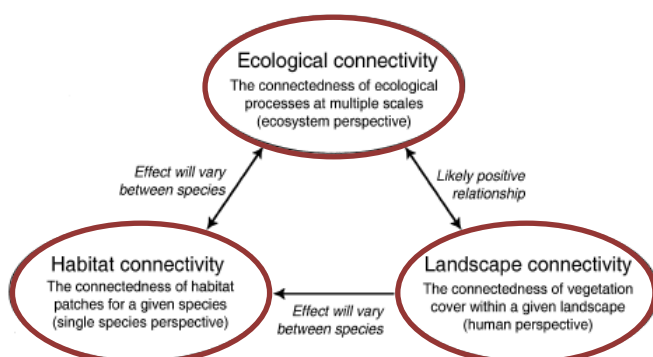


Figure 5. Fragmentation du paysage par région dans 28 pays d'Europe (d'après EEA/FOEN, 2011)

La densité effective de mailles (nombre effectif de mailles par 1 000 km²) a été calculée pour mesurer la fragmentation du paysage, c'est à dire le degré avec lequel les mouvements entre les différentes parties du paysage sont interrompus par des barrières.

Plus le paysage est fragmenté, plus la densité de maille est importante. Les régions les plus fragmentées (> 50 mailles par 1 000 km²) sont situées en Belgique, aux Pays-Bas, Luxembourg, France, Allemagne, Danemark, République Tchèque, Pologne, Royaume- Uni et Slovénie. Les régions de Norvège, Suède, Finlande et Roumanie sont parmi les moins fragmentées.

Encart 1. Les différentes dimensions de la connectivité (d'après Fisher & Lindenmayer, 2007)



La **connectivité** est le degré avec lequel un paysage facilite le mouvement.

Ce terme peut inclure à la fois la connectivité **biotique** (mouvement des organismes) et la connectivité **abiotique** (flux de matière et d'énergie, e.g. eau, éléments nutritifs, sol).

On peut distinguer une connectivité **structurale** qui s'applique aux relations spatiales et une connectivité **fonctionnelle** pour tout ce qui a trait aux échanges entre éléments du paysage.

b. Importance de maintenir les continuités écologiques

« La capacité des écosystèmes et des sociétés humaines à s'adapter aux changements climatiques attendus et à l'évolution de l'utilisation des terres dépend de notre habilité à créer des paysages durables avec des réseaux socio-écologiques diversifiés et résilients » (Andrew Gonzalez, 2013⁶) (Figure 6⁷). L'amélioration de la connectivité des habitats figure ainsi au premier rang des recommandations pour adapter la gestion de la biodiversité face à la fragmentation des paysages (Taylor *et al.*, 1993; Bennett, 2003; Crooks & Sanjayan, 2006) et au changement climatique (Heller & Zavaleta, 2009; Hodgson *et al.*, 2009; Krosby *et al.*, 2010). Il est en effet largement reconnu que cette mesure pourrait permettre d'assurer la persistance de nombreuses populations animales et végétales, à long terme, en favorisant leurs déplacements à travers une matrice d'habitats interconnectés. Plusieurs stratégies sont mises en œuvre : la protection des habitats linéaires de type corridors rivulaires ou haies brise-vent dans les terres agricoles, la gestion des dépendances vertes routières et ferroviaires, la création de corridors biologiques, l'élimination des obstacles à la dispersion, la gestion de la perméabilité de la matrice paysagère, la délimitation de zonages de protection des éléments de la TVB.

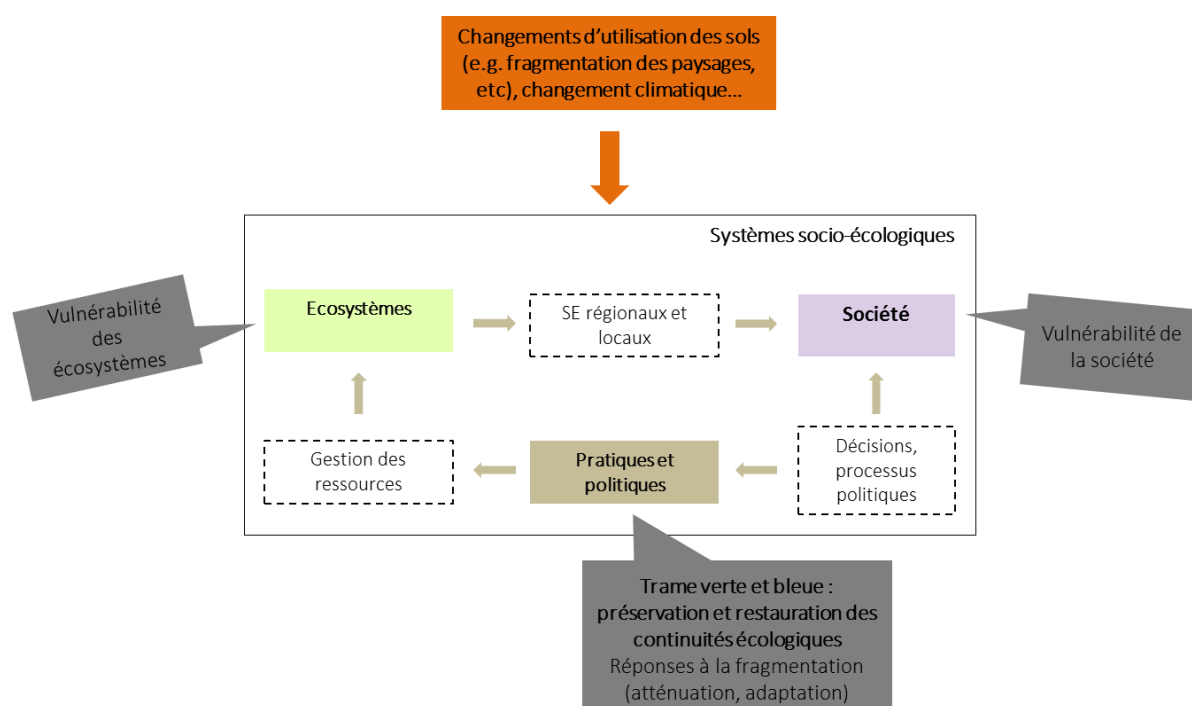


Figure 6. Cadre conceptuel : vulnérabilité des systèmes socio-écologiques et Trame verte et bleue (adapté de Locatelli, 2013)

⁶ Andrew Gonzales, Université McGill. Conférence « Un réseau d'infrastructure écologique pour gérer les liens fonctionnels entre la biodiversité et les services écosystémiques », 81e du Congrès de l'Acfas, 05 septembre 2013, Montréal, Canada. URL : <http://www.acfas.ca/evenements/congres/programme/81/600/654/c>

⁷ Cette figure est adaptée du cadre conceptuel proposé par Locatelli (2013) sur les liens entre SE et changement climatique.

La connectivité apparaît donc comme un facteur déterminant pour le bon fonctionnement des écosystèmes. Ces considérations montrent toute l'importance de préserver et restaurer les continuités écologiques pour garantir les processus naturels, maintenir des écosystèmes fonctionnels et assurer la stabilité des services dont nous dépendons, dans une perspective à long terme. C'est pourquoi, la Commission européenne encourage l'élaboration d'un réseau d'infrastructure verte à l'échelle de l'UE. En France, la trame verte et bleue (TVB) pourrait accompagner l'évolution des paysages, en optimisant la fourniture de SE à toutes les échelles de territoire, tout en préservant la qualité des milieux. La TVB suppose d'étendre l'attention jusqu'à présent centrée autour d'enjeux de qualité des écosystèmes vers une gestion davantage préoccupée par la fonctionnalité de ces milieux et leur rôle dans le fonctionnement écologique global.

2 SERVICES ECOSYSTEMIQUES ET CONTINUITES ECOLOGIQUES

1. Contexte national

Plusieurs études exploratoires ont réfléchi à la faisabilité d'une évaluation des écosystèmes et des SE sur le territoire français (Levrel *et al.*, 2007; CREDOC *et al.*, 2009; Maresca *et al.*, 2011). Aujourd'hui, la démarche EFSE, pilotée par le Ministère de l'écologie, du développement durable et de l'énergie (MEDDE), propose un cadre conceptuel et méthodologique pour (i) évaluer l'état biophysique et écologique des écosystèmes en lien avec les conséquences sur les fonctions écologiques et les SE (mission de la DEB) et (ii) caractériser ces SE en termes de valeur socio-économique (mission du CGDD).

En parallèle, la DEB mène un travail de prospective sur la mise en œuvre de la TVB pour préserver et remettre en bon état les continuités écologiques. Cet objectif, assigné par la loi Grenelle 1 et le décret du 27 décembre 2012, a impulsé une dynamique forte autour des enjeux dont relève la TVB. Si elle a d'abord été conçue pour son rôle dans la persistance des populations animales et végétales, les services rendus par les éléments de cette trame (réservoirs de biodiversité et corridors) font aujourd'hui l'objet d'un intérêt croissant de la part des acteurs de la société concernés par la qualité et la gestion durable des territoires. A l'heure de l'élaboration des SRCE, la notion de SE réaffirme l'intégration des enjeux socio-économiques dans la mise en œuvre de la TVB et la reconnaissance de ces multiples fonctionnalités (Cormier & Carcaud, 2009).

2. Problématique et positionnement de la synthèse bibliographique

a. SE et continuités écologiques : quels rapprochement possibles ?

Quels sont les liens entre la préservation et la remise en bon état des continuités écologiques, exigée par la politique TVB, et la conservation des services écosystémiques ?

La réponse à cette question nécessite de s'intéresser aux deux dimensions complémentaires qui permettent d'intégrer la prise en compte des continuités écologiques dans le cadre de l'évaluation des SE, et ce, dans le respect des objectifs de la politique TVB (i.e. conservation de la biodiversité) et du bien-être humain. (1) Dans une perspective humaine, une première dimension renvoie aux SE fournis par les éléments constitutifs des continuités écologiques, indépendamment du fait qu'ils soient

connectés ou non. Parler des services rendus peut faciliter leur appropriation locale que la seule préservation de la biodiversité ne permet pas. (2) Dans une perspective écologique à long-terme, une seconde dimension considère la fonctionnalité des continuités écologiques comme un facteur nécessaire au maintien de certains SE.

(1) Les continuités écologiques fournissent des SE (i.e. « service final »)

Bien que l'objectif premier de la mise en place d'un maillage de continuités écologiques soit la préservation de la biodiversité, une telle trame peut aussi contribuer aux politiques économiques, paysagères, urbanistiques, sociales, ou de gestion des risques. C'est d'autant plus vrai que la plupart des corridors sont situés en dehors des zones protégées, dans des espaces habités supports d'activités humaines. Considérées dans une perspective territoriale, la préservation et la gestion des éléments de continuités écologiques peuvent bénéficier aux populations humaines en offrant un vaste éventail d'habitats de qualité. La TVB rend, en effet, de multiples SE qui participent à la qualité de vie des habitants (Tableau 1). Ainsi les « ceintures vertes » péri-urbaines, « greenway » ou « green infrastructure » ont fait l'objet de travaux de recherche mêlant réflexions écologiques, géographiques, sociologiques et économiques (Roe & Mell, 2013). Williamson (2003) définit le terme « infrastructure verte » comme un réseau interconnecté de zones terrestres et aquatiques qui supporte les espèces indigènes, maintient les processus écologiques naturels et contribue à la santé et la qualité de vie des communautés et des personnes.

Dans les territoires urbains, la TVB constitue un nouvel espace support de biodiversité urbaine et de SE (Bolund & Hunhammar, 1999; IAU Ile-de-France, 2011; Arrif *et al.*, 2011). Les habitants y voient un moyen d'embellir leur cadre de vie en aménageant des espaces de nature en ville qui améliorent les aménités urbaines (espaces de mobilité, de promenade, éducation à l'environnement, etc) et peuvent limiter certains problèmes environnementaux (infiltration des eaux de pluie, baisse des températures, diminution de pollution locale de l'air etc) (Camproux-Duffrène & Lucas, 2012; Stambouli, 2012). Dans les zones agricoles et forestières, les corridors, considérés comme des éléments physiques du paysage, présentent plusieurs intérêts potentiels (Van der Zanden *et al.*, 2013) : utilité des haies dans la lutte contre l'érosion des sols, pour la production de biomasse (filiale bois-énergie) et pour la lutte biologique (habitat pour les prédateurs des ravageurs des cultures...). Le maintien et l'entretien des différentes composantes de la mosaïque paysagère participent aussi au stockage de carbone, à l'amélioration de la qualité de l'eau et à la qualité du paysage.

(2) Les continuités écologiques maintiennent les SE

Les continuités écologiques sont considérées comme des éléments qui impactent la capacité d'un paysage à fournir des SE en contrôlant les processus de dispersion et de colonisation des espèces ainsi que les flux de matière et d'énergie. Leur fonctionnalité dépend de la qualité et de la connectivité biotique (i.e. connectivité des habitats) et abiotique (Encart 1). La conservation et la restauration des continuités écologiques sont vues comme des facteurs potentiels d'amélioration de certaines propriétés des écosystèmes et peuvent donc contribuer au maintien des SE à long-terme (Mitchell *et al.*, 2013).

Tableau 1. Services potentiels rendus par les infrastructures vertes (d'après Roe & Mell, 2013)

-
- Climate change adaptation (flood alleviation and cooling urban heat islands) and climate change mitigation (carbon capture).
 - Climatic control (microclimate cooling, energy savings, atmospheric purification and particle control).
 - Water cleansing and control (filtration, absorption, transpiration).
 - Economic development (providing the setting for attracting business, tourism, improved quality of life, raising house prices).
 - Sustainable movement (improved access and circulation).
 - Improved community cohesion (creation of social spaces, opportunities in the public realm, for engagement and empowerment through involvement in implementation decisions).
 - Providing leisure and recreation opportunities (outdoor relaxation and play).
 - Reconnecting people with nature (space and habitat for wildlife with access for people on the 'doorstep').
 - Learning opportunities (environmental education, involvement and training).
 - Local food production (in allotments, gardens and through urban agriculture).
 - Improved health and well-being (lowering stress levels, psychological wellness and providing opportunities for green exercise).
 - Protection of cultural and historic features and associations (ancient trees and woodlands, building contexts).
 - Enhancing local identity and sense of place (participation in landscape).
-

b. Objectifs de la synthèse bibliographique

L'objectif de cette synthèse est d'apporter un éclairage scientifique, si possible interdisciplinaire, sur les rapprochements qui existent entre les concepts écologiques sous-jacents à la politique TVB (écologie du paysage, spatialisation, continuité écologique, etc) et la notion de SE. La suite du rapport propose donc une analyse synthétique de la bibliographie scientifique qui traite de l'intégration des enjeux spatiaux de connectivité (continuités écologiques et flux) dans la classification, l'évaluation biophysique et monétaire et la modélisation de scénarios d'évolution des SE.

Cette synthèse aborde tout particulièrement le point (2) évoqué ci-dessus (paragraphe 2.2.a). A travers les questions suivantes, nous cherchons à discuter de la plus-value de la conservation des continuités écologiques pour la fourniture des SE :

- En quoi la prise en compte des continuités écologiques modifie-t-elle la façon de penser et gérer les SE ? et l'inverse ?
- Quels sont les enjeux spatiaux des SE et comment sont-ils intégrés dans le cadre conceptuel et de l'évaluation des SE ?
- Comment la configuration du paysage et, plus particulièrement la connectivité (écologique et biologique), peut-elle influencer sur la capacité des écosystèmes à fournir des SE aux sociétés et à contribuer au bien-être humain ?
- Quelles sont les relations spatiales entre les zones de production et de consommation des SE ?

Ce regard porté sur les SE, basé sur des considérations à large échelle (spatiale et temporelle), pourrait apporter des éléments de discussion pour l'évaluation des SE en France. Il apporte une vision transversale des interactions entre écosystèmes par rapport à l'approche actuellement proposée qui repose sur une approche centrée sur les différents types d'écosystèmes (projet EFES).

3 ANALYSE BIBLIOMETRIQUE DE LA PRODUCTION SCIENTIFIQUE

1. Cadre méthodologique

Une analyse bibliométrique a été réalisée en exploitant la base de données internationale Web of Science (WoS) (date de référence : 28 octobre 2013). Elle concerne les articles scientifiques publiés sur la période 1975-fin 2012 qui abordent conjointement les notions de services écosystémiques et de continuités écologiques. L'objectif est de déterminer dans quelle mesure la notion de continuité écologique est intégrée dans la littérature sur les SE et de cerner la nature de ces liens.

Compte tenu de la diversité des termes utilisés pour parler des services que la nature rend à l'Homme, la requête a inclus les expressions suivantes « ecosystem service* », « ecological service* », « environmental service* ». A partir de ces mots-clés, nous avons analysé l'évolution de la production scientifique dans le domaine des SE en nous appuyant notamment sur l'étude bibliométrique réalisée par Jeanneaux *et al.* (2012).

En interrogeant la rubrique « topic » (titre, résumé, mots-clés), nous avons ensuite recensé les publications qui contiennent, à la fois, les mots-clés relatifs aux SE et les expressions portant sur les continuités écologiques, la fragmentation des habitats et les processus à l'échelle des paysages. La recherche bibliographique s'est donc appuyée sur une requête large pour tenter de couvrir, au maximum, la littérature sur ces sujets. La requête a été la suivante : (« environment* service* » OR « eco* service* » OR « ecosystem* service* ») AND (« connectivity » OR « corridor* » OR « eco* continuit* » OR « eco* network* » OR « fragmentation » OR « dispersal » OR « flow* » OR « spatial dynamic* » OR « landscape* level* » OR « landscape* scale* » OR « landscape plan* » OR « large scale assessment* »). Les troncatures⁸ ont permis d'éviter le non-recensement d'articles qui utilisent des termes légèrement différents. A partir de cette requête, 1216 articles ont été recensés. Les articles portant plus précisément sur la notion de continuités écologiques (mots-clés : « connectivity », « corridor », « ecological continuity », « ecological network ») ont été identifiés.

Pour décrire la production scientifique, nous avons caractérisé l'évolution globale du nombre de publications parues, son évolution en fonction des mots-clés, la distribution des publications par revue et l'affiliation géographique des auteurs. Nous considérons que ce sont de bons indicateurs pour étudier la dynamique des travaux scientifiques et le développement des thèmes de recherche.

Au-delà des articles de revues scientifiques sur lesquels porte l'analyse bibliométrique, la littérature grise disponible sur le sujet a aussi été considérée dans la synthèse bibliographique des connaissances.

⁸ Dans une requête, l'opérateur de troncature (ici, l'astérisque) sert à remplacer une ou plusieurs lettres d'un mot. Par exemple, la requête « eco* continuit* » permet de repérer les expressions « ecological continuity » et « ecological continuities ».

Ainsi cette revue de la littérature internationale est basée sur des articles scientifiques ainsi que sur d'autres ressources documentaires type travaux de thèses, ouvrages collectifs, résultats de programme de recherche, rapports gouvernementaux, actes de colloque et autres contenus pertinents du web. Elle s'appuie en grande partie sur une étude très récente de Mitchell *et al.*, (2013) qui fait état des connaissances actuelles et des lacunes de recherche sur les liens directs et indirects entre connectivité du paysage et fourniture de SE.

2. Analyse de la production scientifique

a. Un fort développement des recherches et des applications sur les SE

Sur la base d'une recherche par mots-clés dans le WoS, nous avons recensé 6405 articles sur les SE. Ce chiffre témoigne d'une production scientifique abondante sur le sujet, qui, de plus, croît de façon exponentielle jusqu'à dépasser le seuil de 100 publications par an depuis l'année 2000 et de 1000 publications par an depuis 2011 (Figure 7). Le nombre de publications connaît un véritable emballement depuis 2007 et près de 50% d'entre elles sont parues ces 3 dernières années (2010-2012). Depuis 2009, date de référence de l'analyse bibliométrique de Jeanneaux *et al.* (2012), plus de 3500 articles ont été publiés. Ce champ de recherche très actif a d'ailleurs justifié, en 2012, la création d'une revue spécifique « Ecosystem Services ».

En France, la recherche sur les SE est également devenue un domaine d'investigation important au cours de la dernière décennie et suscite de nombreux échanges au sein de la communauté scientifique (Encart 2). C'est depuis 2006 que la production française connaît une forte croissance. Elle atteint presque 100 articles pour l'année 2012 (i.e. production multipliée par 10 en 6 ans) (Figure 7). Les auteurs français sont au 7^{ème} rang des publications internationales, étant co-auteurs de près de 5% des articles, derrière les Etats-Unis (40 % des publications), l'Angleterre, l'Australie, l'Allemagne, la Chine et le Canada.

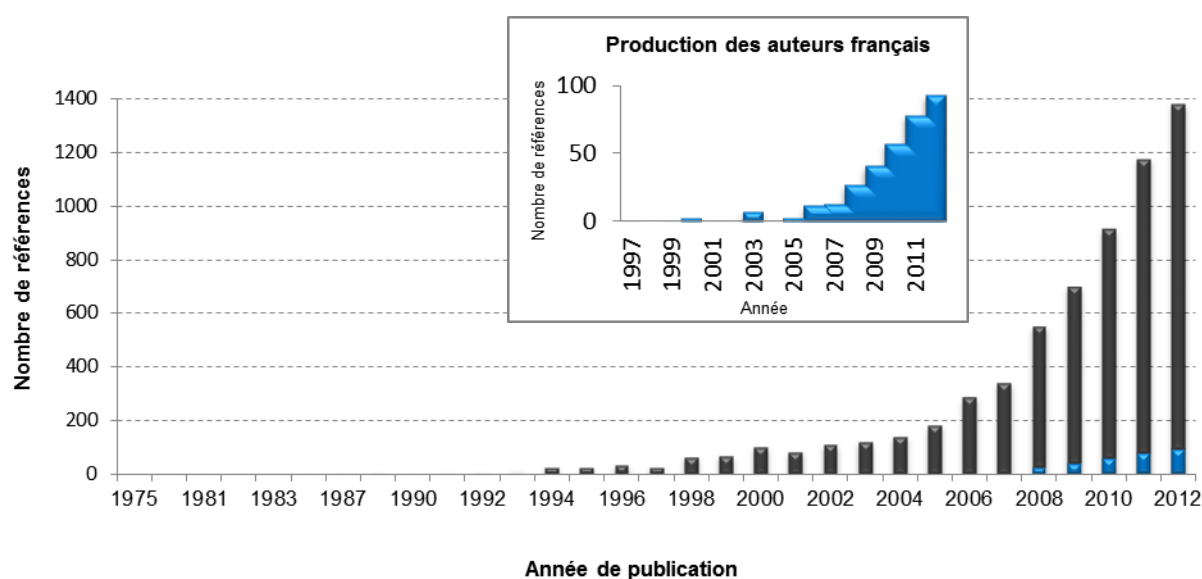


Figure 7. Evolution du nombre de publications abordant la notion de SE dans une recherche WoS. La production internationale est représentée en gris. La part de la production par les auteurs français est représentée en bleu.

Si l'on considère les références pour chaque mot-clé considéré séparément (« environmental service », « ecological service », « ecosystem service »), il semble que ces mots-clés renvoient à des champs d'analyse distincts (Jeanneaux *et al.*, 2012). Cette note bibliographique n'entend pas retenir une définition unique des notions mais analyser la polysémie du concept. Le terme SE est utilisé de façon générique. Dès 1975, les premières publications paraissent sur les services environnementaux (mot-clé : « environmental service »). Elles sont principalement associées aux travaux des économistes. Aujourd'hui, elles représentent 19% de la production sur les SE. Cette notion fait référence aux services rendus par le biais d'une contribution d'individus ou d'activités (Bonin & Antona, 2012). Elle est principalement utilisée dans certaines politiques publiques et marchés, notamment liés à l'agriculture. Elle ouvre la porte à des dispositifs de rémunération pour les services rendus par les agriculteurs aux écosystèmes (i.e paiements pour services environnementaux) (Hrabanski & Valette, 2012). La notion de services écosystémiques, dont la première publication date de 1983, concerne, quant à elle, le champ de l'analyse et de l'évaluation des fonctions rendues par les écosystèmes pour le bien-être humain. Elle est largement adoptée à la suite du MEA avec, initialement, pour principal moteur des recherches scientifiques, les impacts des changements globaux (i.e. changement climatique et changement d'utilisation des sols). La croissance des publications consacrée aux SE est d'ailleurs alimentée principalement par les productions sur les services dits « écosystémiques » (+ 10% en 3 ans). Elles représentent 75% de la production sur les SE en 2012. En revanche, les articles sur les services écologiques, dont le premier date de 1992, sont beaucoup moins représentés dans la littérature. Cette expression est souvent considérée comme synonyme de « services écosystémiques » mais ne recouvre pas la dimension anthropique des SE (SE d'approvisionnement, SE culturels, etc).

Encart 2. Liste non exhaustive des colloques et communications récents ayant traité des services écosystémiques

- « Nature, Biodiversité, SE : enjeux d'une évolution sémantique des efforts de valorisation économique », communication de Raphaël Billet, 2 mars 2009, Tour du Valat, Le Sambuc.
- « Mise en œuvre de la DCE : quand les SE entrent en jeu », 2^{ème} séminaire «Quand les sciences de l'eau rencontrent les politiques publiques», 29 – 30 septembre 2011, ONEMA, Bruxelles
- « Political Ecology et SE en milieu forestier tropical », Séminaire de l'école doctorale, 16 – 19 avril 2012, MNHN, Paris.
- « Caractérisation des services rendus par les écosystèmes d'une zone humide méditerranéenne : l'exemple de la Camargue », communication de Maryse Thollon, 15 octobre 2012, Tour du Valat, le Sambuc.
- « Connaissance des SE rendus par la forêt : l'apport des sciences économiques, humaines et sociales », 19 – 20 novembre 2012, GIP Ecofor, Paris.
- « La notion de SE et ses applications. Examen critique et interdisciplinaire », Ecole thématique CNRS, 10 -14 juin 2013, CNRS, Saint-Martin-de-Londres.
- « SE, territoires et pluralisme juridique : quelles gouvernances ? Réflexion pluridisciplinaire et approches comparées UE-Amérique », Colloque international, 7 -8 novembre 2013, BIODISCEE, Rennes.

Comme souligné dans la méta-analyse réalisée par Costanza & Kubiszewski (2012), le thème des SE a une audience forte puisqu'il fait l'objet d'articles émanant d'un important réseau de co-auteurs et publiés dans un grand nombre de revues. Près de 150 revues ont publié au moins 10 articles sur le sujet, et parmi elles, 9 ont en ont publié plus de 100 (Figure 8). C'est le cas de la revue Ecological Economics qui rassemble 337 publications. Les sciences économiques apparaissent donc centrales dans l'évaluation des bénéfices que fournissent les écosystèmes aux sociétés humaines (Méral, 2012).

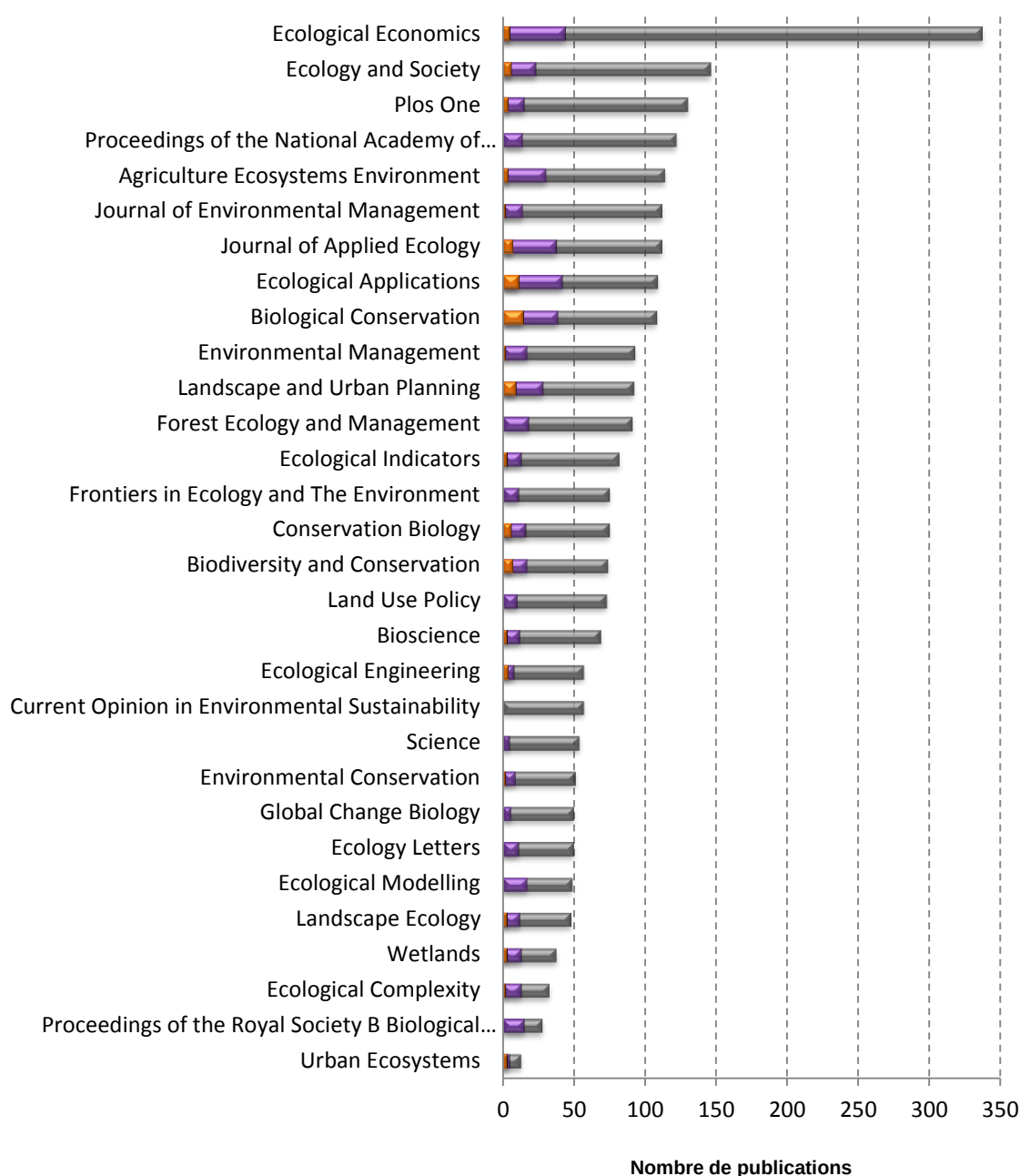


Figure 8. Distribution des publications par revue.

En gris : les publications traitant des SE. Parmi elles, celles traitant largement des notions scientifiques sous-jacentes aux continuités écologiques (fragmentation des habitats, processus à l'échelle des paysages, etc ; cf mots-clés) sont représentées en violet. Les articles ciblant plus précisément la notion de continuités écologiques (connectivité, corridor, etc) sont en orange.

Le nombre d'articles publiés dans des revues interdisciplinaires, telles que *Ecology and Society*, *Plos One* ou *Land Use Policy*, témoigne d'un renforcement de l'intérêt des sciences politiques, sociales, économiques et de la planification pour les problématiques environnementales et écologiques. Ce type de revue intègre un éventail de disciplines, des sciences naturelles aux sciences humaines, concernées par la relation entre la société et les écosystèmes dont le bon fonctionnement bénéficie au bien-être humain. Toutefois, l'étude des caractéristiques biophysiques et des fonctions écologiques des écosystèmes, ainsi que des interrelations entre fonctions-services est un pan fondamental des recherches sur les SE. C'est pourquoi, la plupart des publications concernent les domaines de l'écologie générale et appliquée à la gestion de l'environnement (*Journal of Environmental Management*, *Journal of Applied Ecology*, *Frontiers in Ecology and The Environment*, etc), ainsi que la biologie de la conservation (*Biological Conservation*, *Biodiversity and Conservation*, etc).

b. Quelle prise en compte des continuités écologiques dans la recherche sur les SE ?

Les articles portant respectivement sur les SE et sur les mesures de restauration des continuités écologiques via, par exemple, l'établissement de corridors ont considérablement augmenté ces dernières décennies. Certaines revues de la littérature scientifique recensent les connaissances au sujet des réseaux écologiques et de leur efficacité (Bennett & Mulongoy, 2006; Gilbert-Norton *et al.*, 2010) et d'autres discutent du concept de SE au regard de la recherche sur les paysages (Hermann *et al.*, 2011; Uuemaa *et al.*, 2013). Dans le cadre de cette analyse bibliométrique, les publications qui abordent les notions de dynamique spatiale, fragmentation, processus de dispersion et flux, à l'échelle des paysages, représentent près de 20% de l'ensemble des références traitant des SE. 6 % d'entre elles ont été co-écrites par des auteurs français. Cette représentativité assez forte des problématiques spatiales dans les publications sur les SE et leur forte croissance (Figure 9) sont certainement liées à l'appel du MEA pour une recherche accrue sur la cartographie et la modélisation des SE et l'évaluation des impacts environnementaux sur leur production (Carpenter *et al.*, 2009). On assiste à l'émergence d'une communauté de recherche structurée autour de ces thèmes et à une évolution des questionnements scientifiques depuis les premières publications dans les années 1990.

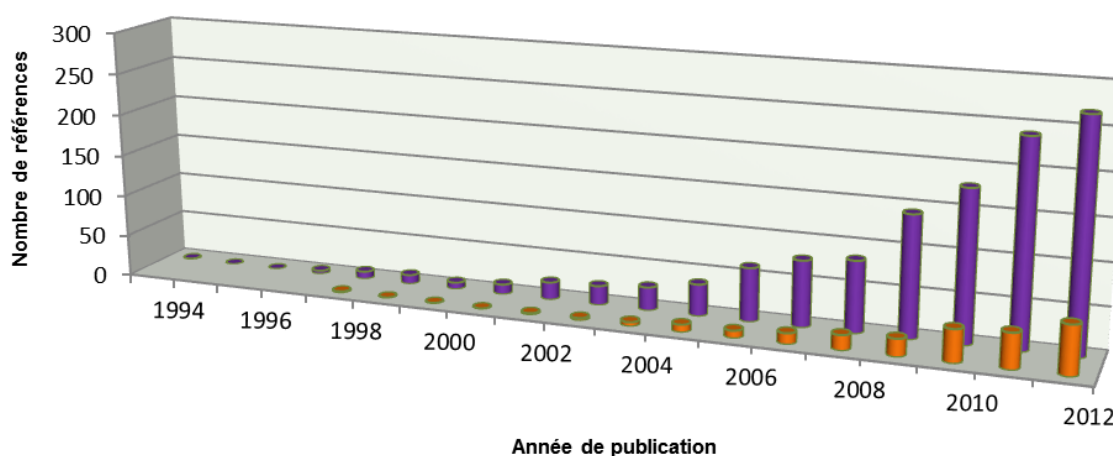


Figure 9. Evolution du nombre de publications abordant conjointement (i) les SE et les processus à l'échelle du paysage (en violet), (ii) les SE et les continuités écologiques au sens strict (en orange).

Par analogie avec le domaine de la physique, des économistes ont suggéré la représentation de l'environnement comme un système stock-flux, les écosystèmes fournissant un certain « capital naturel » (stock) potentiellement exploitable par l'Homme (flux) (O'Hara, 1997). Le stock de SE est défini comme la capacité d'un écosystème à fournir un service alors que le flux correspond aux avantages que les sociétés reçoivent. Dès les premiers essais d'évaluation économique des flux monétaires de SE, Unsworth & Bishop (1994) ont montré que la valeur économique des écosystèmes dépend de l'interconnexion entre les lieux de production et de consommation des SE. Par exemple, la valeur économique totale d'une zone humide varie en fonction de sa localisation par rapport aux populations humaines qui en bénéficient. En parallèle, les écologues et biologistes de la conservation ont souligné l'importance de considérer les écosystèmes sur de grandes échelles spatiales et temporelles pour maintenir l'intégrité des paysages (Rapport *et al.*, 1998) et les flux de SE (Cairns, 1997). Ils ont lancé le débat sur la quantification des pertes de SE au regard des conséquences des changements de l'occupation des sols et de la fragmentation des paysages liés aux activités humaines.

« SE » et « continuités écologiques » sont 2 domaines de recherche en fort développement mais l'intégration des continuités écologiques dans la littérature sur les SE est relativement faible. Bien que l'amélioration de la connectivité soit souvent mentionnée pour contrer les effets de la fragmentation sur la biodiversité et pour favoriser son adaptation au changement climatique, l'intégration de cette composante dans l'évaluation actuelle et projetée des SE reste peu fréquente pour le moment. Moins d'un quart des publications s'intéressant aux SE à de larges échelles spatiales traitent des continuités écologiques, au sens strict. Entre 1998 et 2012, elles représentent moins de 4 % de la production scientifique sur les SE. La plupart des articles n'étudient pas explicitement l'effet de la connectivité ou de la fragmentation sur la fourniture de SE, mais mentionnent le fonctionnement des écosystèmes ou l'abondance et la diversité des espèces comme des éléments importants dans la fourniture de SE (Mitchell *et al.*, 2013). C'est pourquoi, on retrouve un bon nombre de publications dans les revues spécialisées sur la biologie de la conservation et l'écologie du paysage (Figure 10). Le premier article recensé, via la recherche WoS, est celui de Allen-Wardell *et al.* (1998). Il s'intéresse aux causes du déclin des pollinisateurs et à ses conséquences sur la conservation de la biodiversité et la stabilité des rendements des cultures alimentaires. Il met en évidence l'importance de maintenir la continuité des corridors de nectar, dans et à proximité des terres cultivées, pour soutenir les populations de pollinisateurs migrants, telles que les chauves-souris nectarivores et les colibris, qui participent à la pollinisation de certaines cultures vivrières. Si la question des liens fonctionnels entre SE et connectivité est encore peu traitée dans la littérature scientifique, elle connaît cependant un intérêt croissant ces dernières années. Jusqu'en 2005, la production moyenne était de 3 articles par an. Depuis la parution du MEA, elle est de 29 articles par an (pour la période 2006-2012).

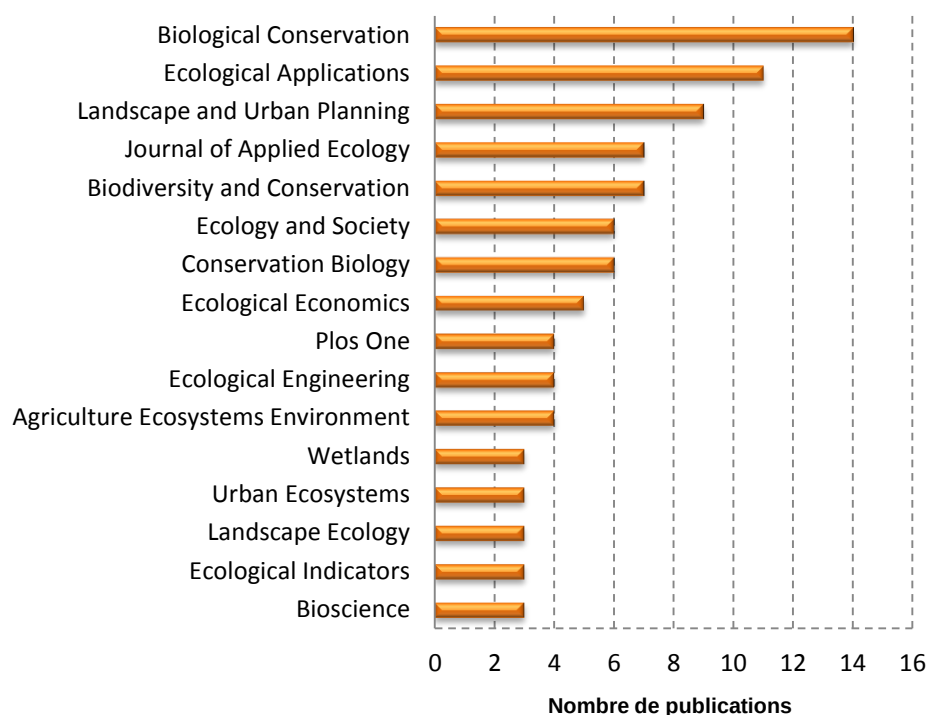


Figure 10. Distribution par revue des publications traitant les thématiques "SE" et "continuités écologiques"

4 ANALYSE DES CONNAISSANCES SCIENTIFIQUES : VERS UNE ECOLOGIE SPATIALISEE DES SE

A l'heure actuelle, les méthodes d'évaluation de la production de SE utilisent souvent des mesures de superficie à l'échelle d'un écosystème (« ecosystem services ») ou d'une classe d'occupation du sol (« land-use services »). Or, une caractéristique importante des écosystèmes et des services qu'ils fournissent est qu'ils ne sont pas homogènes à travers les paysages (terrestres ou marins) et que ce ne sont pas des phénomènes statiques (EEA, 2010b; Bastian *et al.*, 2012). Ils sont hétérogènes dans l'espace et évoluent dans le temps. La contribution des différents types d'occupation du sol à la valeur des SE varie selon l'échelle spatiale du service : parcelle individuelle (e.g. pour la production alimentaire), bassin versant (e.g. pour la qualité de l'eau), paysage régional (e.g. pour la beauté d'un paysage), monde (e.g. pour la séquestration du carbone). Il est donc important de définir l'échelle considérée dans l'évaluation des fonctions écologiques et des SE, c'est-à-dire l'échelle physique de la fonction elle-même et l'échelle à laquelle des bénéficiaires utilisent les biens et SE (Hein *et al.*, 2006) (Encart 3). Une approche appropriée pour évaluer les SE commence donc par déterminer les unités de production potentielle de services (stock) et explorer dans quelles mesures elles sont capables de produire puis de fournir effectivement ces services aux sociétés humaines (flux).

Cette dynamique spatio-temporelle, avec ses dimensions physique, écologique et socio-économique, joue un rôle important dans l'offre de SE. Elle contribue à la complexité de leur évaluation mais peut nettement améliorer leur compréhension.

Encart 3. Unités spatiales de référence mentionnées dans la littérature sur les services écosystémiques (d'après Syrbe & Walz, 2012)

- Les **unités naturelles** : grands types de milieux qui déterminent un service. Par exemple, un biome, un écosystème. Il s'agit souvent de l'unité de référence utilisée pour le calcul monétaire des SE rendus.
 - Les **parcelles d'occupation du sol** ou les éléments du paysage sont la base spatiale utilisée pour la définition des SE dans les territoires.
 - Les **bassins versants** sont utiles comme base pour toutes les fonctions offertes par les processus liés à l'eau. Ils sont utilisés pour l'évaluation de la qualité de l'habitat et des services tels que, la régulation des inondations, la purification de l'eau ou la beauté des paysages.
 - Les **unités de paysage** sont délimitées en fonction de la situation biogéographique ou de l'utilisation des terres. Cette unité est utile pour évaluer les SE à large échelle. C'est l'échelle appropriée pour l'analyse des processus d'échanges biotiques et abiotiques nécessaires au maintien de la biodiversité et au bon fonctionnement des écosystèmes. Elle offre aussi un cadre spatial cohérent pour la gestion des ressources et l'analyse des conflits entre les SE (De Groot, 2006).
- NB : Le paysage est considéré comme une entité spatiale pertinente dans le projet d'un MEA pour la France. L'approche paysagère répond à « l'enjeu d'un MEA, qui est de pouvoir alimenter les débats à propos de la manière dont un espace peut produire une diversité de SE » (Levrel et al., 2007)*
- Les **unités administratives et de planification** sont utilisées pour délimiter les zones bénéficiaires des SE. Elles ne sont pas forcément appropriées pour l'examen des processus écologiques. Exemples d'indicateurs : données socio-économiques et physiques (densité de population, type d'accès public/privé au SE, pouvoir d'acquisition, vulnérabilité au risque d'épuisement des ressources).

1. De la notion d' « Ecosystem services » à « Landscape services » : de l'écologie des écosystèmes à l'écologie du paysage et à la planification

Il est bien établi que la structure et le fonctionnement d'un écosystème et sa réponse aux perturbations dépendent de ses caractéristiques physiques intrinsèques (taille, forme, composition, etc) mais aussi de ses relations avec les systèmes écologiques qui l'entourent (Ricklefs & Miller, 2005). Ainsi, Loreau *et al.* (2003b) définissent le concept de méta-écosystèmes comme un ensemble d'écosystèmes connectés par des transferts et flux d'énergie, de matière et d'organismes. Ils fournissent un cadre théorique pour une écologie spatialisée des écosystèmes, qui permet d'envisager la dynamique et le fonctionnement des écosystèmes à plus large échelle, pour mieux prédire les conséquences des changements d'usages des terres sur la biodiversité et sur la provision de SE aux sociétés humaines.

Cette façon de penser spatialement les modes d'organisation des unités écologiques est une partie du champ de l'écologie du paysage (Forman & Godron, 1986; Turner, 1989). D'après Forman & Godron

(1986), un paysage est une portion de territoire hétérogène composée d'ensembles d'écosystèmes en interaction. La disjonction principale entre l'écologie du paysage et l'écologie des écosystèmes est la prise en compte de (1) l'hétérogénéité spatiale et temporelle dans l'analyse écologique et des (2) activités humaines comme une composante essentielle agissant sur le fonctionnement écologique (Burel & Baudry, 1999). Dans une approche culturelle, le paysage est vu comme un objet immatériel issu des vécus, affects, pratiques et représentations, le positionnant au cœur des relations société/nature (Luginbühl, 2004). Ce point de vue implique de considérer les paysages comme des socio-écosystèmes offrant un large éventail de fonctions qui peuvent être évaluées par les humains pour des raisons économiques, socio-culturelles et écologiques (De Groot, 2006; DeFries *et al.*, 2007). Ainsi, la notion de « landscape services » est proposée par certains auteurs (Annexe 1). Elle définit les services rendus par un paysage, un système d'occupation du sol, une région et revient à considérer la capacité de larges portions de territoire (« landscape functions ») à fournir des SE (Willemen *et al.*, 2008; Kienast *et al.*, 2009; Termorshuizen & Opdam, 2009; Lamarque *et al.*, 2011).

Pour une évaluation plus réaliste et globale du potentiel des paysages à fournir des SE, les services produits individuellement par les écosystèmes et par le bénéfice supplémentaire de leur configuration spatiale doivent être pris en compte (Burkhard *et al.*, 2009). Pour illustrer, prenons pour exemple les espaces agricoles. A l'échelle de la parcelle, ils fournissent un SE de production alimentaire. Toutefois, la perméabilité de la mosaïque agricole joue aussi un rôle dans le fonctionnement écologique global du territoire qui conditionne, par ailleurs, d'autres SE (Figure 11). Un critère important à considérer est de savoir si les SE que l'on souhaite évaluer sont effectivement produits par un seul type d'écosystème à une échelle donnée ou dépendent, comme c'est souvent le cas notamment pour les SE de régulation des flux, d'interactions importantes avec d'autres écosystèmes. On peut parler de services spatiaux-dépendants pour les services qui ont une forte composante structurelle (P. Roche, comm.pers., 25/11/2014).

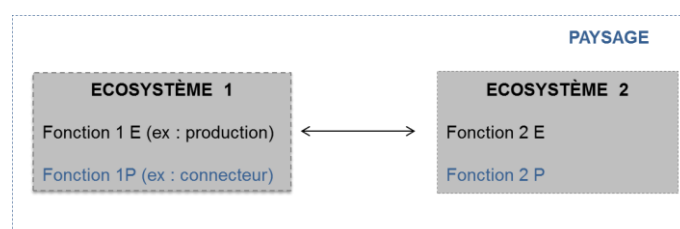


Figure 11. Fonctions des écosystèmes à différentes échelles

Ce schéma illustre le fait qu'un écosystème assure des fonctions à la fois, à son échelle (fonction E) et à l'échelle du paysage (Fonction P).

Dans les paysages fragmentés et fortement modifiés par l'Homme, l'intégration de la structure spatiale (i.e. part des éléments naturels et artificiels, hétérogénéité du paysage, arrangement spatial des taches d'habitat, taille, degré de connectivité, etc) et de ses changements dans le temps constitue un élément incontournable pour la compréhension des processus écologiques (Forman & Godron, 1986; Burel & Baudry, 1999; Termorshuizen & Opdam, 2009; Fahrig *et al.*, 2011). Dans les écosystèmes rivières, les processus hydrologiques et géomorphologiques varient le long de gradients spatiaux-temporels. Ils agissent sur des SE essentiels comme le contrôle des inondations et de

l'érosion, l'élimination des nutriments des eaux de ruissellement agricole, la réduction des effets de la pollution ou la fourniture d'habitats pour les oiseaux et mammifères (Kozłowski, 2002; Gundersen *et al.*, 2010). Des liens forts existent entre les processus écologiques, la structure des communautés biotiques et la production de certains SE (Lavorel *et al.*, 2011). Par voie de conséquence, de nombreux auteurs font l'hypothèse que l'arrangement spatial des éléments de la mosaïque paysagère (unités fonctionnelles, parcelles d'occupation du sol, corridors, etc) influence, de manière directe et indirecte, la fourniture de SE (Syrbe & Walz, 2012). Díaz *et al.*, 2006 mettent en exergue cette influence sur certains SE, au côté de la composition fonctionnelle, du nombre d'espèces ou de la diversité génétique (e.g. services de régulation de la quantité et de la qualité de l'eau, pollinisation, régulation du climat, etc) (Annexe 3). Des habitats de même taille peuvent fournir une quantité et une qualité de SE différentes en fonction de leur localisation dans le paysage et notamment de leur connexion avec les habitats alentour⁹. A titre d'exemple, les insectes parasites et les prédateurs des ravageurs des cultures ont besoin d'une structure spécifique pour développer une population viable (Bianchi *et al.*, 2013). Ainsi, les paysages agricoles complexes et diversifiés sont le siège de régulations biologiques plus intenses des ravageurs (Bianchi *et al.*, 2006). Il est à noter, cependant, que toutes les espèces ne réagissent pas de la même façon à cette hétérogénéité spatiale (i.e. seuil d'hétérogénéité vs fragmentation). Néanmoins, une grande hétérogénéité des types d'occupation du sol et la présence de zones semi-naturelles dans une région agricole peut avoir un impact positif sur l'esthétique du paysage, qui est difficile à évaluer (Lindemann-Matthies *et al.*, 2010; Frank *et al.*, 2013).

Jusqu'à ce jour, seules quelques études proposent un cadre conceptuel qui tient compte de la dimension spatiale des SE en intégrant les caractéristiques structurelles des paysages dans la caractérisation des fonctions et l'évaluation des SE (Kienast *et al.*, 2009; Termorshuizen & Opdam, 2009) (Figure 12). Ces propositions relatives à l'analyse des fonctions et SE du paysage consistent simplement en une transposition de la cascade d'évaluation des SE aux paysages. Elles ouvrent la porte à l'utilisation d'indicateurs de structure paysagère dans l'évaluation des SE et la planification à l'échelle des paysages (Jones *et al.*, 2012; Frank *et al.*, 2012). Pour l'heure, les principaux domaines d'application de ces métriques sont l'analyse de la biodiversité et de la qualité de l'habitat, l'estimation de la qualité de l'eau, l'étude de la structure du paysage urbain, l'esthétique du paysage, la gestion, la planification et le suivi (Uuemaa *et al.*, 2013). Toutefois, il est difficile, à l'heure actuelle, de tenir compte de ces aspects spatiaux de manière standardisée dans l'aménagement du paysage.

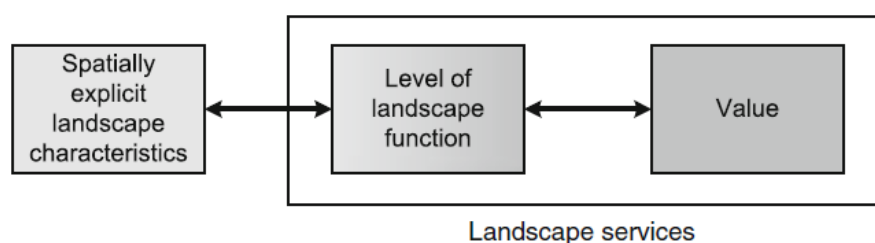


Figure 12. La chaîne structure-fonction-valeur associée au concept de "landscape services" (d'après Termorshuizen & Opdam, 2009)

⁹ Ce point est développé dans la partie 4.2.

Récemment, plusieurs auteurs préconisent des évaluations spatialement explicite des fonctions écologiques et des SE. Reconnaissant que les SE possèdent une géographie propre (Fisher *et al.*, 2009), ces travaux sont fondamentaux pour évaluer leur productivité et leur qualité. Ils permettent d'estimer où les SE sont produits et quelles populations humaines en bénéficient (offre/demande), et de prédire les changements en fonction de l'évolution des modes d'utilisation des terres (Metzger *et al.*, 2006; Nelson *et al.*, 2009), du climat et des variations environnementales. L'écologie du paysage et la géographie peuvent contribuer à mieux connaître la distribution des SE, ce qui est un prérequis fondamental pour évaluer les compromis entre ces services. Dans une perspective pluri-disciplinaire, une telle démarche d'évaluation des SE permettrait de coupler l'expertise biophysique aux estimations économiques. Via l'outil cartographique, elle pourrait aider les décideurs à la prise de décision pour une meilleure gestion des ressources naturelles d'un territoire à aménager ou à protéger (Le Clec'h, en préparation).

Les acteurs locaux modifient les écosystèmes en fonction de leurs besoins pour augmenter certains SE et les bénéfices qu'ils en retirent. Cela se fait souvent au détriment d'autres SE. Ainsi, la gestion des paysages, en tant qu'unité fonctionnelle en termes écologiques et en tant qu'espace de gouvernance des SE, pose un défi difficile pour la fourniture durable de SE multiples (Bennett *et al.*, 2009; Cowling *et al.*, 2008). Malgré de nombreuses études sur les SE, un des challenges reste à intégrer les SE dans la planification et l'aménagement du territoire (Daily *et al.*, 2009; De Groot *et al.*, 2010).

2. Connectivité et capacité des écosystèmes à fournir des SE

Des travaux récents de proposition d'évaluation biophysique des SE reconnaissent que les fonctions écologiques ne peuvent être remplies qu'en présence de certaines conditions biotiques (diversité biologique) et abiotiques (superficie des habitats, qualité, fragmentation, répartition, connectivité avec d'autres habitats) (Bouvron *et al.*, 2010). La fragmentation et la connectivité constituent des indicateurs de la qualité des habitats qui influence la survie des espèces. La plus récente classification internationale CICES (Haines-Young & Potschin, 2013) inclut le service « Habitat », identifié comme une catégorie de SE à part entière par le TEEB, dans la section « régulation et maintien ». Il fait référence aux conditions physiques, chimiques et biologiques nécessaires au bon déroulement du cycle de vie des espèces et à la protection du pool génétiques. Au sens du MEA, il s'agit d'un service de support. Dans le rapport d'étude sur la caractérisation des fonctions écologiques des milieux en France (Bouvron *et al.*, 2010), la notion d'habitat/biotope apparaît au rang des fonctions, le SE associé étant « la conservation de la diversité spécifique et génétique et des processus évolutifs ».

L'UICN précise que « la qualité et la quantité des services écologiques fournis par un écosystème sont liées à la taille et à la connectivité des espaces naturels » (UICN France, 2012). Comprendre comment la connectivité affecte les SE, leurs interactions et leur disponibilité pour les être humains est important si l'on veut maintenir des paysages durables qui continuent de fournir des bienfaits à la société.

Dans la littérature scientifique, une opinion largement répandue est que les changements dans la connectivité du paysage sont susceptibles d'avoir des effets importants sur la fourniture de SE. Pourtant, en général, les SE sont souvent décrits comme étant liés à un site, en ignorant l'importance des mouvements biotiques et abiotiques pour leur production. La plupart des études qui relient la

connectivité du paysage aux SE, incluant les études conceptuelles, expérimentales et de terrain, se concentrent sur les services de régulation, surtout la pollinisation et la régulation des organismes ravageurs, alors que peu d'études ont étudié les services d'approvisionnement et culturels. Elles ont généralement observé ou prédit des effets négatifs de la perte de connectivité sur ces SE (Mitchell *et al.*, 2013). Néanmoins, cette question reste très peu traitée dans la littérature. Quand elle l'est, l'appui par des données empiriques est rare. Les articles disponibles ont fait l'objet d'une revue systématique et semi-quantitative, très récente, par Mitchell *et al.* (2013). Nous en proposons ici une lecture analytique et élargie qui s'appuie également sur des références non exploitées dans cette revue.

Les effets de la connectivité des paysages sur la fourniture de SE se produisent selon deux voies : (1) directe : la connectivité contrôle les flux biotiques et abiotiques et affecte donc le mouvement des organismes et de la matière, (2) indirecte : la connectivité influe sur la biodiversité et le fonctionnement des écosystèmes (Gonzalez *et al.*, 2009) (Figure 13). Une large part des études se focalise seulement sur les liens indirects. Cela reflète une problématique très répandue dans la littérature sur les SE qui est l'importance de la biodiversité pour la fourniture de SE.

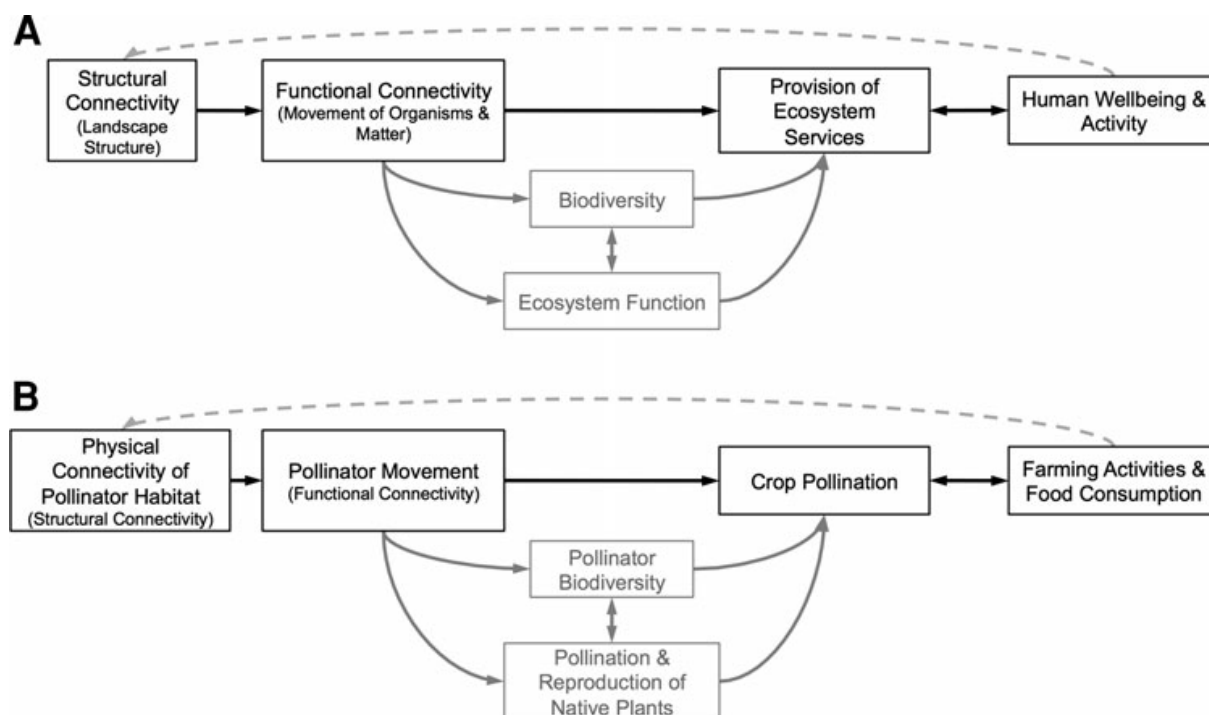


Figure 13. Cadre conceptuel pour intégrer la connectivité du paysage dans l'évaluation des SE (d'après Mitchell *et al.*, 2013).

A : Influence de la connectivité sur la fourniture de SE, en général

B : Influence de la connectivité sur la pollinisation

A la marge de ces considérations au sujet des effets de la connectivité sur la biodiversité ou les mouvements des organismes et de la matière, il est également important de considérer que certains loisirs récréatifs, tels que la promenade, sont influencés par notre capacité à se déplacer dans les

paysages. Ces SE dépendent donc de la structuration spatiale des éléments de nature et des infrastructures de transport qui conditionnent pour partie l'accessibilité des lieux. Les continuités écologiques au sein des villes et dans les zones péri-urbaines sont une opportunité de reconnecter les habitants à la nature et sont sources de loisirs et de bien-être psychologique (Barthel *et al.*, 2010).

a. Effets indirects de la connectivité sur les SE

La biodiversité peut constituer un pont pour relier les caractéristiques du paysage aux SE (Figure 13). Elle est, en général, étroitement et directement liée à la connectivité des habitats (Taylor *et al.*, 1993; Fahrig, 2003). D'autre part, de nombreux chercheurs ont démontré une influence directe ou une forte corrélation positive entre la biodiversité en soi et certains SE de régulation et d'approvisionnement, à des échelles spatiales locales et régionales (Balvanera *et al.*, 2006). Par exemple, la régulation du climat via la séquestration du carbone forestier est maximisée dans les plantations diversifiées (Weslien *et al.*, 2009). En outre, la diversité génétique des cultures peut réduire la vulnérabilité aux parasites et maladies et assurer la stabilité des rendements des terres cultivées.

Les concepts de métapopulation et de métacommunauté expriment respectivement (1) un ensemble de populations locales d'une même espèce qui sont liées par la dispersion (Hanski, 1991) et (2) un ensemble de communautés locales qui sont liées par la dispersion de plusieurs espèces en interaction (Leibold *et al.*, 2004). Ces théories prédisent qu'en augmentant les taux d'immigration le risque d'extinction des populations peut être minimisé et la richesse en espèces peut être maintenue, dans les paysages fragmentés. Les scientifiques suggèrent que la connectivité peut influencer indirectement la fourniture de SE en affectant l'abondance des espèces et la diversité génétique (James *et al.*, 2013) et en modifiant le fonctionnement des écosystèmes. Certains travaux expérimentaux, menés à partir de modèles de microécosystèmes de bryophytes, ont montré que l'altération de la connectivité des habitats influence plusieurs propriétés de la communauté, telles que la diversité locale et régionale¹⁰ et la productivité secondaire (Gonzalez *et al.*, 1998; Gilbert *et al.*, 1998). Un niveau de connectivité suffisant entre les fragments d'habitat est donc important pour la survie des populations et le maintien de la diversité qui affectent les fonctions, la stabilité et la résilience des écosystèmes (Loreau *et al.*, 2003a; Gonzalez *et al.*, 2009). Toutefois, au-delà d'un certain seuil, elle risque de conduire à homogénéisation des communautés (voir la note d'analyse bibliographique « Limites de la TVB »).

Des travaux menés au Canada dans le cadre du projet « Connexion Montérégie » cherchent à approfondir les liens entre la structure du paysage et la fourniture de SE via la biodiversité (responsable : Elena Bennett, Université McGill). Ils visent à caractériser la fragmentation des habitats et à cartographier la distribution spatiale de la biodiversité et des divers SE dans le paysage régional. Ils s'appuient sur l'hypothèse que les changements de connectivité affectent la biodiversité mais aussi les processus qui sous-tendent les SE. Les résultats issus des modélisations, expérimentations et études de terrain conduisent à l'idée que la gestion de la structure spatiale du paysage et, notamment de la connectivité, en protégeant ou en rétablissant des corridors biologiques, peut maintenir les liens fonctionnels entre la biodiversité et les SE nécessaires au bien-être humain (pour plus d'informations : <http://www.connexionmonteregie.com/>).

¹⁰ Selon Whittaker (1972), la diversité alpha est la richesse en espèces au sein d'un écosystème local. La diversité bêta reflète la modification de la diversité alpha lorsqu'on passe d'un écosystème à un autre. La diversité gamma (diversité régionale) correspond à la richesse en espèces d'un ensemble de systèmes interconnectés.

Sous un angle économique, Ng *et al.* (2013) ont tenté d'intégrer la mesure de la connectivité dans l'évaluation monétaire des SE dans le bassin versant transfrontalier de la rivière Shenzhen. Bien qu'il soit très discuté (i.e. est-ce un service ou non ?), le SE considéré est la « conservation de la biodiversité » défini par Costanza *et al.* (1997). Selon la méthode proposée, la valeur de services pour la conservation de la biodiversité (ESV_B, en Yuan/an), pour chaque patch d'occupation du sol, dépend du coefficient de valeur locale, de la taille de l'habitat et de la connectivité spatiale, mesurée à partir de l'indice de connectivité PC (Probabilité de connectivité, développé par Saura & Pascual-Hortal (2007), calculé avec le logiciel Conefor Sensinode 2.2).

La valeur ESV peut être calculée à partir des formules suivantes :

$$ESV_B = \sum_k ESV_{Bk}$$

$$ESV_{Bk} = \sum_i [VC_k * (dPC_{ki} / dPC_{k_max}) * A_{k_max}]$$

$$dPC_{k_i} = (PC_{k_i} - PC'_{k_i}) / PC_{k_i} * 100$$

ESV_B est la valeur estimée des services pour la conservation de la biodiversité estimée pour toutes les catégories d'occupation du sol

ESV_Bk correspond à ESV_B pour la classe d'occupation k

VCk est le coefficient de valeur pour la classe d'occupation k

Ak_i est la superficie du patch i de la classe d'occupation du sol k

Ak_max se réfère à la plus grande superficie du patch i de la classe d'occupation du sol k

dPC indique l'importance de chaque patch en fonction de sa contribution au maintien de la connectivité globale en comparant la différence de connectivité globale avant et après avoir enlevé le patch

dPCk_i est la valeur dPC pour le patch i de la classe d'occupation du sol k

dPCk_max indique la valeur maximale de dPC pour la classe d'occupation du sol k

L'étude de la dynamique spatio-temporelle de la valeur du SE (sur la période 1988-2008) montre que, sans les mesures de connectivité, ESV_B est sur- ou sous-estimé. Pour les écosystèmes aquatiques lorsque l'effet de la connectivité est pris en compte, ESV_B diminue entre 1988 et 2008 car les habitats restants ne sont plus efficacement connectés avec d'autres habitats en raison de la perte d'habitats voisins jouant le rôle de relais. A l'inverse, l'augmentation importante de ESV_B entre 1988 et 2008 pour les écosystèmes forestiers (+ 13,1 % contre + 0.6% sans considérer la connectivité) rend compte de l'amélioration de la connectivité des zones forestières.

Les résultats de cette étude suggèrent donc que la connectivité des habitats peut jouer un rôle important dans la valeur des SE. Pour les SE soumis aux dynamiques spatiales, cela revient à dire que si un habitat est important dans la connexion avec d'autres, il aura une valeur de SE plus élevée. Basée sur les principes de la théorie des graphes, ce type de méthode pourrait aider à identifier les sites prioritaires pour la restauration des continuités écologiques et pour la préservation des SE. Il fournit des informations intéressantes pour la planification spatiale et pour la conservation de la biodiversité.

b. Effets directs de la connectivité sur les SE

Plusieurs SE dépendent de la circulation des organismes et de la matière à travers les paysages (Lundberg & Moberg, 2003; Tscharnkte *et al.*, 2005; Kremen *et al.*, 2007). Ils sont donc susceptibles d’être influencés par la connectivité des habitats (Figure 13). Cependant, le sens de ces relations (positif/négatif) dépend du SE considéré, les SE répondant différemment aux pressions qui les affectent. Pour certains, la capacité des écosystèmes à fournir ces SE augmente avec le mouvement des organismes et de la matière. La connectivité (structurelle et/ou fonctionnelle) du paysage contribue donc de manière positive à l’offre de ces SE. Souvent, c’est la proximité spatiale entre habitats qui est prise en compte. Pour d’autres, comme la régulation des maladies, une augmentation de la connectivité pour un vecteur de cette maladie va probablement diminuer la qualité du service rendu.

▪ Effets de la connectivité sur le mouvement des organismes

Certains SE de régulation, telles que la pollinisation et la régulation des ravageurs dépendent du mouvement des insectes pollinisateurs, des herbivores et des prédateurs d’insectes nuisibles depuis les patches d’habitats naturels vers les champs agricoles adjacents (Kremen *et al.*, 2007; Ricketts *et al.*, 2008; Hadley & Betts, 2012). Les insectes pollinisateurs utilisent les habitats non cultivés (par exemple, les prairies et les forêts) pour la nidification et se déplacent ensuite dans les champs environnants pour la pollinisation de la flore cultivée. L’agencement des zones non cultivées par rapport aux champs agricoles et la capacité des pollinisateurs à se déplacer entre ces différents habitats devrait donc influencer sur l’ampleur et la répartition du service de pollinisation dans le paysage (Mitchell *et al.*, 2013) (Figure 14). En outre, la présence d’éléments linéaires, tels que les haies ou les bandes enherbées, est un indicateur potentiel de la diversité biologique dans les agro-paysages (Billeter *et al.*, 2008). Selon Tscharnkte *et al.* (2005), les paysages complexes à forte connectivité ont souvent des niveaux plus élevés de pollinisation. Une telle structure spatiale permet également une meilleure régulation des insectes nuisibles. En effet, leurs prédateurs semblent être particulièrement sensibles à la fragmentation en raison de leur grande mobilité et de petites tailles de population. Les résultats de l’étude expérimentale de Gilbert *et al.* (1998) ont montré que la proportion d’espèces de prédateurs diminue de manière significative dans les patches déconnectés par rapport aux patches connectés. Dans les paysages agricoles, ajouter de l’habitat non-cultivé comme des bandes enherbées, peut faciliter le déplacement des prédateurs des ravageurs des cultures dans les champs voisins et mener à une augmentation du services de régulation de lutte contre les organismes nuisibles (Tscharnkte *et al.*; 2005).

Concernant, les services d’approvisionnement, Meynecke *et al.* (2008) concluent que la pêche commerciale peut être influencée par la connectivité des écosystèmes marins côtiers.

▪ Effets de la connectivité sur le mouvement de la matière

Bien que les liens connectivité-SE soient plus souvent considérés pour la connectivité biotique, les flux de matière et d’énergie jouent aussi un rôle dans la stabilité des écosystèmes (Loreau & Holt, 2004) et dans certains processus, notamment la productivité primaire. Pour certains SE spatiaux-dépendants, la capacité des écosystèmes à produire des SE dépend notamment de processus de transfert latéraux et verticaux sur des distances plus ou moins grandes (flux hydrologiques, transport de sédiments, de nutriments, de graines, etc). C’est le cas pour l’approvisionnement en eau douce, la régulation de la

qualité de l'eau, la régulation de la qualité de l'air, le contrôle de l'érosion et des risques naturels (Mitchell *et al.*, 2013). Beaucoup de services hydrologiques, comme la régulation de la qualité de l'eau et le contrôle des inondations, dépendent des flux d'eau et de nutriments à l'échelle des bassins versants et de la position des écosystèmes rivulaires et des zones humides par rapport aux zones urbaines, agricoles et forestières (Figure 14). Des liens entre état hydromorphologique et SE ont été mis en évidence : la morphologie du lit mineur et du lit majeur, avec les phénomènes de connectivité latérale et verticale, ainsi que le régime de transport des sédiments influence ces SE (Brauman *et al.*, 2007; Barbier *et al.*, 2011). La qualité de l'eau est déterminée en partie par la connectivité entre les sources de polluant et de nutriments et les zones humides et zones riveraines puits qui filtrent ces substances (P. Marmonier, *comm.pers.*, 16 septembre 2013¹¹ ; Reckendorfer *et al.*, 2013). La quantité d'eau dépend de la connectivité latérale des systèmes hydrologiques d'eau douce et de la connectivité verticale entre les eaux de surface et souterraines (G. Pinay, *comm.pers.*, 16 septembre 2013¹¹). Une étude de Nilsson *et al.* (2005) s'intéressant aux effets de la fragmentation sur le régime d'écoulement de l'eau dans les grands systèmes fluviaux à travers le monde montre qu'une diminution de la vitesse du débit d'eau (par un barrage, par exemple) dans les zones tampons riveraines en amont d'un bassin versant peut augmenter la filtration des particules polluantes et donc la régulation de la qualité de l'eau, mais en même temps, diminuer la fourniture d'eau en aval. A l'inverse, une diminution du débit d'eau d'une rivière vers les zones tampons alentour peut diminuer la régulation de la qualité de l'eau et le contrôle des inondations assurés par les zones tampons, mais augmenter l'approvisionnement en eau en aval (Reckendorfer *et al.*, 2013).

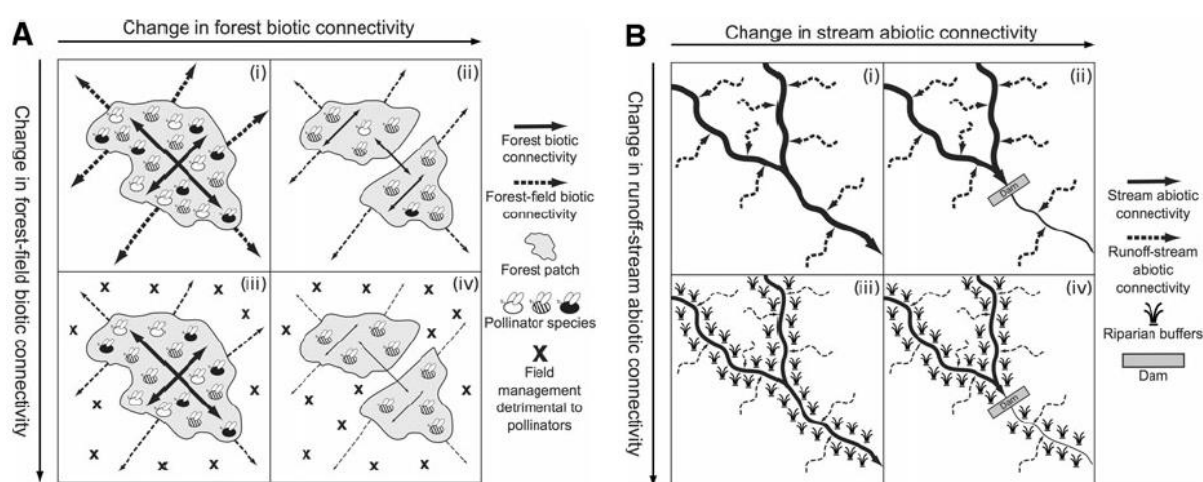


Figure 14. Effets potentiels des changements dans la connectivité biotique et abiotique du paysage sur la fourniture des services de pollinisation et de maintien de la qualité de l'eau.

A (i) Une communauté diversifiée de pollinisateurs habite une parcelle de forêt dans un paysage agricole. Les pollinisateurs sont capables de se déplacer facilement à travers la parcelle de forêt et de la forêt aux champs environnants.

A (ii) Lorsque la parcelle de forêt est fragmentée, l'habitat des pollinisateurs est perdu et la connectivité de la forêt est modifiée. Cela pourrait entraîner un changement dans la diversité ou l'abondance des pollinisateurs et potentiellement changer le service de pollinisation dans les champs environnants.

¹¹ P. Marmonier et G. Pinay. Les dimensions latérales et verticales des trames bleues. Ecole thématique «Approche interdisciplinaire de la Trame verte et bleue», 16 -20 septembre 2013.

Figure 14. Suite

A (iii) La parcelle de forêt peut rester intacte mais un changement dans la gestion des champs environnants (par exemple, l'application d'insecticides ou la perte de haies au rôle d'habitat/corridor) peut altérer la capacité des pollinisateurs à se déplacer à travers les champs adjacents et à fournir des services de pollinisation.

A (iv) Lorsque la connectivité de la forêt et la connectivité forêt-champ sont perturbées et que l'habitat des pollinisateurs est perdu, il y a un changement plus important dans la fourniture de services de pollinisation.

B (i) Pour un système de flux d'eau douce hypothétique, les flux d'eau et de nutriments dans le cours d'eau sont élevés (flèches pleines), comme le sont les flux dans le paysage environnant (flèches pointillées)

B (ii) Quand un barrage est construit, il perturbe la connectivité des flux, réduisant la fourniture d'eau en aval.

B (iii) La restauration des zones tampons riveraines le long du cours d'eau réduit les flux d'eau et de nutriments provenant des zones environnantes, augmentant la régulation de la qualité de l'eau, mais baissant la quantité d'eau.

B (iv) Lorsque les deux types de connectivité sont altérés, la qualité de l'eau est améliorée grâce à la réduction des intrants de nutriments et de polluants, mais l'approvisionnement en eau diminue en aval.

3. De la production à l'utilisation des SE : relations spatiales entre les écosystèmes et les bénéficiaires

De nombreux scientifiques ont noté que la fourniture et l'utilisation des SE ont lieu à différentes échelles spatiales et temporelles. Pourtant, les projets de classification et cartographie des SE ont souvent ignoré le fait que les liens spatiaux entre les écosystèmes et leurs bénéficiaires affectent la façon dont les SE sont accessibles et sont effectivement utilisés par les sociétés. Des travaux récents mettent en évidence la façon dont la conservation et la gestion des SE nécessitent la compréhension de ces liens entre les écosystèmes et le bien-être humain (Silvestri *et al.*, 2013).

Dans une perspective de gestion des paysages pour la fourniture de SE, Costanza (2008) propose deux modèles de classification alternatifs des SE : l'un basé sur les caractéristiques spatiales des biens et SE, l'autre sur le statut d'exclusivité/rivalité. Le premier cherche à caractériser les flux de SE à une échelle donnée (Figure 15). Il distingue plusieurs types de relations spatiales entre les zones de production des SE et celles qui en bénéficient. Le second s'intéresse au mode d'utilisation des SE. Selon De Groot (2006), les rivalités entre SE sont généralement causées par une incompatibilité d'échelle entre les processus des écosystèmes et la gouvernance sociale. Par exemple, la séquestration du carbone dans une forêt participe à la régulation du climat à l'échelle globale mais cette même forêt peut aussi participer à la prévention des inondations en aval, offrir des possibilités de loisirs ou constituer une source de bois d'œuvre qui bénéficie aux populations locales. De plus, le mode d'appropriation public/privé des SE conditionne bien souvent leur accessibilité et leur utilisation par les bénéficiaires. Ces propositions originales de classification peuvent être utiles pour mieux comprendre les relations entre offre et demande de SE.

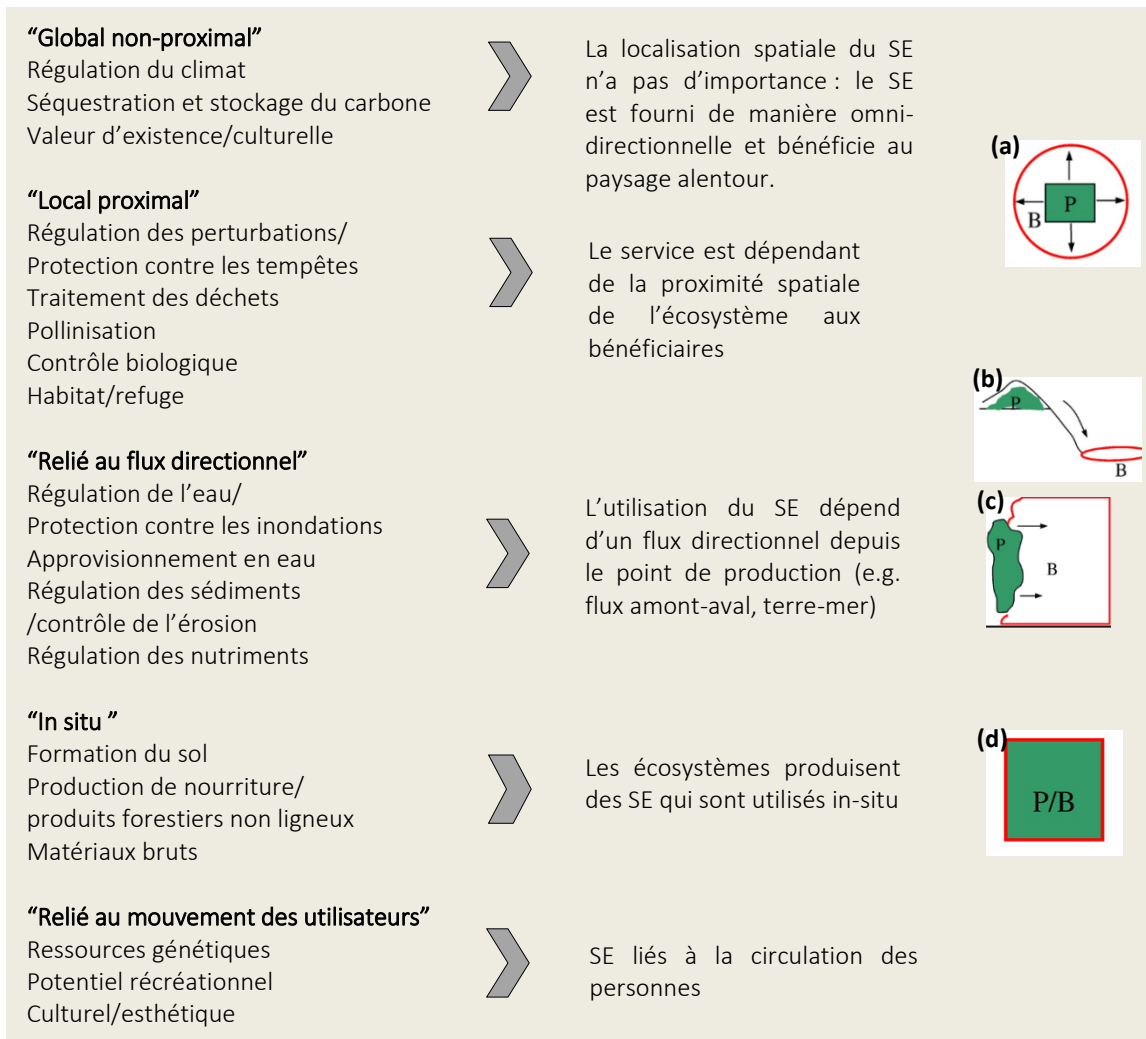


Figure 15. Classification des SE basée sur les relations spatiales entre zones de production (P) et zones bénéficiaires (B) de SE (d’après Costanza, 2008 ; Fisher *et al.*, 2009 ; Syrbe & Walz, 2012).

Ce type de classification considère qu’il existe des SE in-situ (d), proximaux et d’autres qui dépendent de l’orientation spatiale (flux omnidirectionnel (a) ou directionnel (b)) ou de transfert d’échelle (divergence spatiale entre P et B (c)).

Les caractéristiques explicitées dans la Figure 15 montrent que la production et l’utilisation des SE peuvent souvent correspondre à des lieux distincts et parfois éloignés (Syrbe & Walz, 2012). Lorsque les zones de production et les zones bénéficiaires ne sont pas contiguës, l’espace intermédiaire, qui affecte les processus écologiques et les flux de SE, peut jouer un rôle dans leur connexion (Figure 16). Il peut être caractérisé par des indicateurs de connectivité structurelle et fonctionnelle (Syrbe & Walz, 2012).

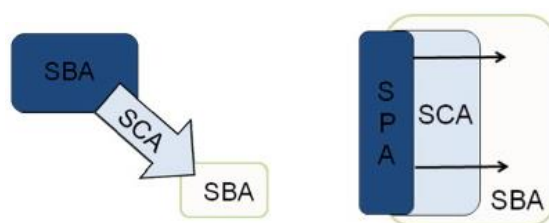


Figure 16. Les zones de connexion (SCA, « service connecting area ») entre les zones de production (SPA, « service providing area ») et les zones bénéficiaires de SE (SBA, « service benefiting area »)

Dans certains cas, les écosystèmes peuvent offrir des biens consommables (eau potable, poisson, médicaments, etc) ou d'autres avantages (valeur esthétique, etc). La zone de connexion vers les bénéficiaires facilite le flux de SE. Mais elle peut également servir de zone puits, en limitant les flux préjudiciables à l'Homme. Par exemple, pour le service de régulation des crues, les zones à l'origine de l'inondation sont cartographiées comme les zones sources (SPA, « service providing area »), les plaines d'inondation qui favorisent l'infiltration ou la rétention des eaux de crue en amont des zones construites sont les zones puits (SCA, « service connecting area ») et les surfaces habitées ou utilisées par les agriculteurs en plaine inondable sont les zones qui bénéficient de la régulation des inondations (SBA, « service benefiting area »).

Récemment, des initiatives de modélisation ont été proposées pour prendre explicitement en compte cette dynamique spatiale des SE (Bagstad *et al.*, 2013). Les outils InVEST (Integrated Valuation of Ecosystem Services and Tradeoffs) et ARIES (Artificial Intelligence for Ecosystem Services¹²) sont considérés comme des moyens puissants de cartographier de manière spatialement explicite, d'évaluer et de gérer les écosystèmes dans une optique de maximisation des SE (The Aries Consortium, 2014).

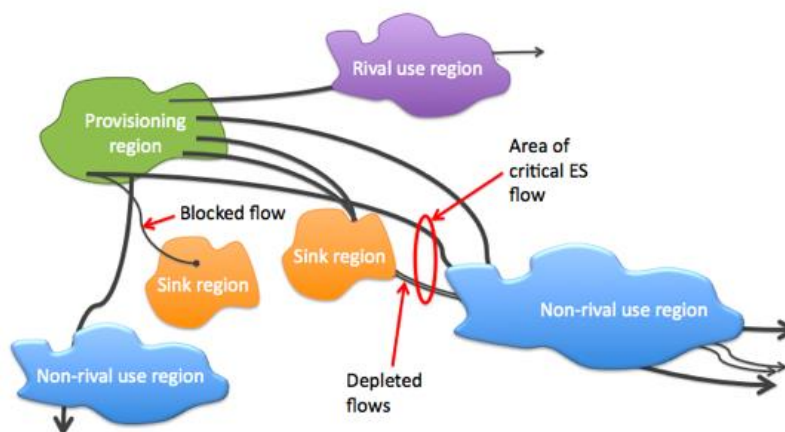


Figure 17. Cartographie spatialement explicite des zones de production potentielle de SE (i.e. zones sources), de leurs utilisateurs (i.e. zones bénéficiaires) et des caractéristiques biophysiques qui peuvent épuiser les flux de services (i.e. zones puits).

Les flèches représentent différents types de flux (atmosphériques, hydrologiques, de sédiments, de nourriture, etc.) L'identification des zones bénéficiaires tient compte des rivalités possibles dans l'utilisation des SE.

¹² Site web : <http://www.ariesonline.org/> et <http://www.naturalcapitalproject.org/InVEST.html>

La continuité des flux de SE et la gestion des zones de connexion sur lesquels ils reposent est d'une grande importance pour l'adaptation des populations face aux conséquences des changements environnementaux. A l'échelle française, le projet Explore 2070, coordonné par Charles Perrin, hydrologue à Irstea, projette à l'horizon 2070 des baisses de 30 à 50% des écoulements totaux. La raréfaction de la ressource en eau pose la question du partage des ressources pour permettre d'utiliser l'eau en satisfaisant tous les besoins, cette utilisation ne devant pas entraver le bon fonctionnement des milieux aquatiques notamment les continuités longitudinales et latérales des cours d'eau.

5 DISCUSSION ET PERSPECTIVES POUR LA RECHERCHE ET LA GESTION DES LIENS CONNECTIVITE-SE

1. Des connaissances nouvelles et des questions inexplorées

Ces dernières années, des progrès ont été réalisés dans l'évaluation des SE aux échelles nationales et régionales via la compréhension des mécanismes de production des SE, le calcul de leur valeur, la cartographie de l'offre et de la demande, ainsi que l'analyse des menaces qui pèsent sur les SE et leurs conséquences pour l'avenir. Néanmoins, la prise en compte des caractéristiques spatiales, à l'échelle des paysages, reste insuffisante.

Une question de recherche active est de comprendre comment la structure du paysage (composition et configuration spatiale des composantes), et plus particulièrement la connectivité (biotique et abiotique), influence la capacité des écosystèmes à fournir des SE aux sociétés et à contribuer au bien-être humain. Pour le moment, les connaissances au sujet des interactions connectivité-SE sont limitées. C'est probablement sur les liens entre les forces de changements (e.g. effets de la destruction des habitats et de la fragmentation) et l'état des écosystèmes qu'il existe aujourd'hui le plus de connaissances. Il est aujourd'hui largement reconnu qu'une certaine configuration spatiale à l'échelle des paysages, avec une taille d'habitat et une connectivité suffisante, est nécessaire au bon fonctionnement des écosystèmes. Des études scientifiques récentes, dont certaines sont présentées dans ce rapport, suggèrent que les flux d'organismes et de matière entre les écosystèmes participent à la fourniture de nombreux SE (e.g. pollinisation, régulation des insectes nuisibles, régulation de la qualité de l'eau, etc). Dès lors, les changements de connectivité, occasionnés en grande partie par les activités humaines, risquent d'affecter la résilience des écosystèmes et donc leur capacité à délivrer des bénéfices aux sociétés, dans un environnement changeant.

Cette synthèse bibliographique, qui s'appuie largement sur l'étude de Mitchell *et al.* (2013), permet d'identifier un certain nombre de lacunes dans la littérature concernant les relations connectivité-SE.

(1) Peu d'études empiriques examinent l'importance des flux abiotiques et biotiques sur la fourniture de SE. Pourtant, plusieurs d'entre eux dépendent des flux d'eau, de sédiments, de nutriments et d'organismes, etc, à travers le paysage. C'est le cas des écosystèmes à l'interface entre les milieux terrestres et aquatiques marins (estuaires, mangroves, zones côtières, etc) qui contribuent à un grand nombre de SE (cf note d'analyse bibliographique à venir « Enjeux écologiques des interfaces vert-bleu »).

(2) Très peu d'études mesurent directement les mouvements des organismes et leurs effets sur la production de SE. La connectivité fonctionnelle réelle est encore difficile à mesurer et n'est donc que

très peu intégrée dans la modélisation de l'évolution des SE. Pour l'instant, elle est mesurée indirectement par des indicateurs, tels que l'abondance ou la diversité des espèces, qui fournissent plutôt des informations sur le rôle de la biodiversité dans la fourniture de SE.

(3) La fourniture de services multiples à l'échelle des paysages (notion nouvelle de bouquet de SE) est très peu considérée. Bien qu'il soit supposé que les SE répondent de manière contrastée aux changements de connectivité du paysage, on en sait peu sur la façon dont la connectivité affecte simultanément plusieurs SE.

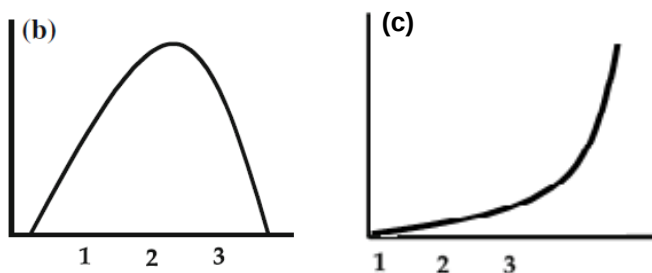
(4) A large échelle, c'est la connexion des zones de production des SE aux zones qui en bénéficient qui influence notre capacité à accéder et à utiliser de manière effective certains SE. Les connaissances à ce sujet sont encore très partielles.

Aujourd'hui, les scientifiques développent une véritable écologie spatialisée des SE, à travers des outils de modélisation et de cartographie. Avec une orientation marquée vers la planification et l'aménagement du territoire, des chercheurs, principalement issus du champ de l'écologie du paysage et de la géographie, ont adapté le cadre conceptuel de l'évaluation des SE à l'évaluation des « landscape services ». Ils cherchent à comprendre, par des approches spatialement explicites, la distribution et la dynamique spatiale des SE. L'analyse de scénarios, via les mesures de théorie des graphes, pourrait permettre d'estimer la valeur des SE, sans et avec la considération de la structure du paysage et de prédire l'évolution des SE en fonction des changements de connectivité dans le paysage.

Pour les recherches futures, les questions suivantes pourraient être développées pour améliorer les connaissances sur les liens connectivité-SE, pour tous les SE spatiaux-dépendants.

(1) Quelle est l'importance relative des effets directs et indirects de la connectivité sur la fourniture de SE ?

(2) Quelle est la forme de la relation connectivité-SE pour les différents SE ? Est-ce qu'augmenter la connectivité conduit à une valeur ajoutée de SE ? Jusqu'à quel seuil ?



(3) Existe-t-il un seuil minimal de connectivité en dessous duquel le bon fonctionnement de l'écosystème considéré n'est pas assuré, les fonctions y sont dégradées et les services rendus sont en déclin? (Nicholson *et al.*, 2009). La définition de valeurs seuils pour chaque SE pourrait (i) être un critère d'importance dans les études d'impacts et la mise en œuvre de la séquence « éviter, réduire, compenser », (ii) alimenter les orientations nationales TVB et (iii) aider à la prise de décision sur les choix de durabilité écologique et de rentabilité économique (Seppelt *et al.*, 2011).

(4) Quels synergies et compromis entre SE pourraient-être impactés par des changements de connectivité ?

2. Gérer les paysages pour offrir durablement des SE

Des chemins semblent prometteurs pour tendre vers une gestion des paysages qui favorise, à la fois, la biodiversité et les SE. L'évaluation des SE doit reconnaître le couplage socio-écologique à la base même de la notion de SE et examiner les interactions entre les conditions biophysiques, les valeurs sociétales et les exigences politiques, aux échelles locale, régionale et globale (White *et al.*, 2012; ALTER-Net Conference 2013: Science underpinning the EU 2020 Biodiversity Strategy). Elle doit se baser sur des mesures biologiques, physiques (flux hydrologiques, conservation des sols, etc), socio-économiques (investissement, revenus, etc) et culturelles.

Nos actions sur la connectivité conditionnent les flux d'organismes, d'eau, de nutriments, etc. Le maintien de réseaux fonctionnels de continuités écologiques apparaît essentiel, tant pour la conservation de la biodiversité (objectif de la TVB), que pour la sauvegarde de nombreux SE et la pratique culturelle des espaces de nature. La création de corridors d'usages mixtes peut permettre de fournir des solutions gagnant-gagnant qui co-bénéficient durablement aux écosystèmes et aux sociétés.

REFERENCES BIBLIOGRAPHIQUES

- Abel N, Cork S, Gorddard R, Langridge J, Langston A, Plant R, Proctor W, Ryan P, Shelton D, Walker B, et al. 2003.** *Natural values: exploring options for enhancing ecosystem services in the Goulburn Broken catchment*. Canberra, A.C.T. CSIRO Sustainable Ecosystems.
- Allen-Wardell G, Bernhardt P, Bitner R, Burquez A, Buchmann S, Cane J, Cox PA, Dalton V, Feinsinger P, Ingram M, et al. 1998.** The potential consequences of pollinator declines on the conservation of biodiversity and stability of food crop yields. *Conservation Biology*, **12** : 8–17.
- Arrif T, Blanc N, Clergeau P. 2011.** Trame verte urbaine, un rapport Nature – Urbain entre géographie et écologie. *Cybergeo : European Journal of Geography*.
- Bagstad KJ, Johnson GW, Voigt B, Villa F. 2013.** Spatial dynamics of ecosystem service flows: A comprehensive approach to quantifying actual services. *Ecosystem Services*, **4** : 117–125.
- Balvanera P, Pfisterer AB, Buchmann N, He J-S, Nakashizuka T, Raffaelli D, Schmid B. 2006.** Quantifying the evidence for biodiversity effects on ecosystem functioning and services. *Ecology letters*, **9** : 1146–1156.
- Barbier EB, Hacker SD, Kennedy C, Koch EW, Stier AC, Silliman BR. 2011.** The value of estuarine and coastal ecosystem services. *Ecological Monographs*, **81** : 169–193.
- Barthel S, Folke C, Colding J. 2010.** Social-ecological memory in urban gardens-Retaining the capacity for management of ecosystem services. *Global Environmental Change-Human and Policy Dimensions*, **20** : 255–265.
- Bastian O, Grunewald K, Syrbe R-U. 2012.** Space and time aspects of ecosystem services, using the example of the EU Water Framework Directive. *International Journal of Biodiversity Science, Ecosystem Services & Management*, **8** : 5–16.
- Bennett AF. 2003.** *Linkages in the landscape: the role of corridors and connectivity in wildlife conservation*. IUCN, Gland, Switzerland and Cambridge, UK.
- Bennett G, Mulongoy KJ. 2006.** *Review of experience with ecological networks, corridors and buffer zones*. Montréal: Secretariat of the Convention on Biological Diversity.
- Bennett EM, Peterson GD, Gordon LJ. 2009.** Understanding relationships among multiple ecosystem services. *Ecology letters*, **12** : 1394–1404.
- Bianchi F, Booij CJH, Tscharntke T. 2006.** Sustainable pest regulation in agricultural landscapes: a review on landscape composition, biodiversity and natural pest control. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, **273** : 1715–1727.
- Bianchi FJJA, Schellhorn NA, Cunningham SA. 2013.** Habitat functionality for the ecosystem service of pest control: reproduction and feeding sites of pests and natural enemies. *Agricultural and Forest Entomology*, **15** : 12–23.
- Billeter R, Liira J, Bailey D, Bugter R, Arens P, Augenstein I, Aviron S, Baudry J, Bukacek R, Burel F. 2008.** Indicators for biodiversity in agricultural landscapes: a pan-European study. *Journal of Applied Ecology*, **45** : 141–150.

Bolund P, Hunhammar S. 1999. Ecosystem services in urban areas. *Ecological economics*, **29** : 293–301.

Bonin M, Antona M. 2012. Généalogie scientifique et mise en politique des services écosystémiques et services environnementaux. *Vertigo - la revue électronique en sciences de l'environnement*.

Bouvron M, Teillac-Deschamps P, Coreau A, Hernandez S, Meignien P, Morandeau D, Nuzzo V. 2010. *Projet de caractérisation des fonctions écologiques des milieux en France*. Ministère en charge de l'Ecologie / CGDD - Service de l'économie, de l'évaluation et de l'intégration du développement durable & MNHN.

Brouwer R, Langford IH, Bateman IJ, Turner RK. 1999. A meta-analysis of wetland contingent valuation studies. *Regional Environmental Change*, **1** : 47–57.

Bullock JM, Aronson J, Newton AC, Pywell RF, Rey-Benayas JM. 2011. Restoration of ecosystem services and biodiversity: conflicts and opportunities. *Trends in Ecology & Evolution*, **26** : 541–549.

Burel F, Baudry J. 1999. *Ecologie du paysage : concepts, méthodes et applications*. Paris: Tec & Doc.

Burkhard B, Kroll F, Müller F, Windhorst W. 2009. Landscapes' capacities to provide ecosystem services—a concept for land-cover based assessments. *Landscape online*, **15** : 22.

Burylo M, Regnery B, Julliard R, Quenouille B. 2013. Compenser aussi la perte de services écologiques. *Espaces naturels No 41*, p 18.

Cairns J. 1997. Sustainability, ecosystem services, and health. *International Journal of Sustainable Development and World Ecology*, **4** : 153–165.

Camproux-Duffrène MP, Lucas M. 2012. L'ombre portée sur l'avenir de la trame verte et bleue. Quelques réflexions juridiques. *Développement durable et territoires. Économie, géographie, politique, droit, sociologie*.

Cardinale BJ, Duffy JE, Gonzalez A, Hooper DU, Perrings C, Venail P, Narwani A, Mace GM, Tilman D, Wardle DA. 2012. Biodiversity loss and its impact on humanity. *Nature*, **486** : 59–67.

Carpenter SR, Mooney HA, Agard J, Capistrano D, DeFries RS, Diaz S, Dietz T, Duraipappah AK, Oteng-Yeboah A, Pereira HM. 2009. Science for managing ecosystem services: Beyond the Millennium Ecosystem Assessment. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, **106** : 1305–1312.

Le Clec'h S. 2012. *La cartographie des services écosystémiques : un nouvel outil d'intégration des relations Homme-milieu dans la gestion environnementale*. Thèse en préparation à Rennes 2 dans le cadre de l'Ecole doctorale Sciences humaines et sociales.

Commission mondiale des barrages. 2000. *Barrages et développement. Un nouveau cadre pour la prise de décisions*.

Cork SJ. 2003. *The nature and value of ecosystem services in Australia*. Proceedings of the International Rangelands Congress, Durban, South Africa.

Cormier L, Carcaud N. 2009. Les trames vertes : discours et/ou matérialité, quelles réalités? *Projets de paysage*, **2** : 12.

Costanza R. 2008. Ecosystem services: multiple classification systems are needed. *Biological conservation*, **141** : 350–352.

Costanza R, d' Arge R, de Groot R, Farber S, Grasso M, Hannon B, Limburg K, Naeem S, O'Neill RV, Paruelo J, et al. 1997. The value of the world's ecosystem services and natural capital. *Nature*, **387** : 253–260.

Costanza R, Kubiszewski I. 2012. The authorship structure of 'ecosystem services' as a transdisciplinary field of scholarship. *Ecosystem Services*, **1** : 16–25.

Cowling RM, Egoh B, Knight AT, O'Farrell PJ, Reyers B, Rouget'Il M, Roux DJ, Welz A, Wilhelm-Rechman A. 2008. An operational model for mainstreaming ecosystem services for implementation. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, **105** : 9483–9488.

CREDOC, ASCONIT Consultants, PARETO, BIOTOPE. 2009. *Etude exploratoire pour une évaluation des services rendus par les écosystèmes en France. Synthèse. Application du Millenium Ecosystem Assessment à la France.* Ministère en charge de l'Ecologie / DEB.

Crooks KR, Sanjayan M. 2006. *Connectivity conservation.* Cambridge.

Daily GC. 1997. *Nature's services: societal dependence on natural ecosystems.* Island Press.

Daily GC, Polasky S, Goldstein J, Kareiva PM, Mooney HA, Pejchar L, Ricketts TH, Salzman J, Shallenberger R. 2009. Ecosystem services in decision making: time to deliver. *Frontiers in Ecology and the Environment*, **7** : 21–28.

DeFries R, Hansen A, Turner BL, Reid R, Liu J. 2007. Land use change around protected areas: Management to balance human needs and ecological function. *Ecological Applications*, **17** : 1031–1038.

Díaz S, Fargione J, Chapin FS, Tilman D. 2006. Biodiversity loss threatens human well-being. *PLoS biology*, **4** : e277.

Díaz S, Lavorel S, de Bello F, Quétier F, Grigulis K, Robson TM. 2007. Incorporating plant functional diversity effects in ecosystem service assessments. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, **104** : 20684–20689.

Dupras J, Michaud C, Charron I, Mayrand K, Reveret J. 2013. *Le capital écologique du Grand Montréal : une évaluation économique de la biodiversité et des écosystèmes de la Ceinture verte.* Fondation David Suzuki et Nature-Action Québec.

EEA (European Environment Agency). 2010a. *The European environment — state and outlook 2010: synthesis.* Copenhagen : European Environment Agency.

EEA (European Environment Agency). 2010b. *Scaling up ecosystem benefits. A contribution to The Economics of Ecosystems and Biodiversity (TEEB) study.* Copenhagen : European Environment Agency.

Fahrig L. 2003. Effects of habitat fragmentation on biodiversity. *Annual review of ecology, evolution, and systematics*, 487–515.

Fahrig L, Baudry J, Brotons L, Burel FG, Crist TO, Fuller RJ, Sirami C, Siriwardena GM, Martin J-L. 2011. Functional landscape heterogeneity and animal biodiversity in agricultural landscapes. *Ecology Letters*, **14** : 101–112.

FAO (Organisation des Nations Unies pour l'alimentation et l'agriculture. 2013. *Diversité biologique et services écosystémiques*.

Farber SC, Costanza R, Wilson MA. 2002. Economic and ecological concepts for valuing ecosystem services. *Ecological economics*, **41** : 375–392.

Fischer J, Lindenmayer DB. 2007. Landscape modification and habitat fragmentation: a synthesis. *Global Ecology and Biogeography*, **16** : 265–280.

Fisher B, Turner RK, Morling P. 2009. Defining and classifying ecosystem services for decision making. *Ecological economics*, **68** : 643–653.

Forman RTT, Godron M. 1986. *Landscape ecology*. New York : John Wiley & Sons.

Fouquet E, Lavarde P, Maler P. 2013. *Les liens entre santé et biodiversité*. Ministère de l'Ecologie, du Développement durable et de l'Energie.

Frank S, Fuerst C, Koschke L, Witt A, Makeschin F. 2013. Assessment of landscape aesthetics-Validation of a landscape metrics-based assessment by visual estimation of the scenic beauty. *Ecological Indicators*, **32** : 222–231.

Fu B, Wang S, Su C, Forsius M. 2012. Linking ecosystem processes and ecosystem services. *Current Opinion in Environmental Sustainability*.

Gallai N, Salles J-M, Settele J, Vaissière BE. 2009. Economic valuation of the vulnerability of world agriculture confronted with pollinator decline. *Ecological Economics*, **68** : 810–821.

Gilbert F, Gonzalez A, Evans-Freke I. 1998. Corridors maintain species richness in the fragmented landscapes of a microecosystem. *Proceedings of the Royal Society of London. Series B: Biological Sciences*, **265** : 577–582.

Gilbert-Norton L, Wilson R, Stevens JR, Beard KH. 2010. A Meta-Analytic Review of Corridor Effectiveness. *Conservation Biology*, **24** : 660–668.

Gonzalez A, Lawton JH, Gilbert FS, Blackburn TM, Evans-Freke I. 1998. Metapopulation dynamics, abundance, and distribution in a microecosystem. *Science*, **281** : 2045–2047.

Gonzalez A, Mouquet N, Loreau M. 2009. Biodiversity as spatial insurance: the effects of habitat fragmentation and dispersal on ecosystem functioning. *in Naeem S, Bunker DE, Hector A, Loreau M, Perrings C, Eds. Biodiversity, Ecosystem Functioning, and human wellbeing*. New York : Oxford University Press : 134–146.

De Groot R. 2006. Function-analysis and valuation as a tool to assess land use conflicts in planning for sustainable, multi-functional landscapes. *Landscape and urban planning*, **75** : 175–186.

De Groot RS, Alkemade R, Braat L, Hein L, Willemen L. 2010. Challenges in integrating the concept of ecosystem services and values in landscape planning, management and decision making. *Ecological Complexity*, **7** : 260–272.

Gundersen P, Lauren A, Finer L, Ring E, Koivusalo H, Saetersdal M, Weslien J-O, Sigurdsson BD, Høgbom L, Laine J, et al. 2010. Environmental Services Provided from Riparian Forests in the Nordic Countries. *Ambio*, **39** : 555–566.

Hadley AS, Betts MG. 2012. The effects of landscape fragmentation on pollination dynamics: absence of evidence not evidence of absence. *Biological Reviews*, **87** : 526–544.

Hanski I. 1991. Single-species metapopulation dynamics: concepts, models and observations. *Biological Journal of the Linnean Society*, **42** : 17–38.

Hein L, Van Koppen K, De Groot RS, Van Ierland EC. 2006. Spatial scales, stakeholders and the valuation of ecosystem services. *Ecological economics*, **57** : 209–228.

Heller NE, Zavaleta ES. 2009. Biodiversity management in the face of climate change: a review of 22 years of recommendations. *Biological conservation*, **142** : 14–32.

Hermann A, Schleifer S, Wrabka T. 2011. The Concept of Ecosystem Services Regarding Landscape Research: A Review. *Living Reviews in Landscape Research*, **5**.

Hodgson JA, Thomas CD, Wintle BA, Moilanen A. 2009. Climate change, connectivity and conservation decision making: back to basics. *Journal of Applied Ecology*, **46** : 964–969.

Hooper DU, Chapin III FS, Ewel JJ, Hector A, Inchausti P, Lavorel S, Lawton JH, Lodge DM, Loreau M, Naeem S. 2005. Effects of biodiversity on ecosystem functioning: a consensus of current knowledge. *Ecological monographs*, **75** : 3–35.

Hrabanski M, Valette E. 2012. Organisations environnementales et services écosystémiques : stratégies de diffusion du concept et opportunités politiques. *VertigO - la revue électronique en sciences de l'environnement*.

IAU Ile-de-France. 2011. *La multifonctionnalité des trames verte et bleue en zones urbaines et périurbaines. Synthèse bibliographique.*

James EA, Jordan R, Griffin PC. 2013. Spatial genetic analysis of two polyploid macrophytes reveals high connectivity in a modified wetland. *Freshwater Biology*, **58** : 2102–2113.

Jeanneaux P, Aznar O, Mareschal S de. 2012. Une analyse bibliométrique pour éclairer la mise à l'agenda scientifique des « services environnementaux ». *VertigO*.

Jones KB, Zurlini G, Kienast F, Petrosillo I, Edwards T, Wade TG, Li B, Zaccarelli N. 2012. Informing landscape planning and design for sustaining ecosystem services from existing spatial patterns and knowledge. *Landscape Ecology* : 1–18.

Kienast F, Bolliger J, Potschin M, de Groot RS, Verburg PH, Heller I, Wascher D, Haines-Young R. 2009. Assessing landscape functions with broad-scale environmental data: insights gained from a prototype development for Europe. *Environmental Management*, **44** : 1099–1120.

Kozłowski TT. 2002. Physiological-ecological impacts of flooding on riparian forest ecosystems. *Wetlands*, **22** : 550–561.

Kremen C, Williams NM, Aizen MA, Gemmill-Herren B, LeBuhn G, Minckley R, Packer L, Potts SG, Roulston T, Steffan-Dewenter I, 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.

Krosby M, Tewksbury J, Haddad NM, Hoekstra J. 2010. Ecological connectivity for a changing climate. *Conservation Biology*, **24** : 1686–1689.

Lamarque P, Quétier F, Lavorel S. 2011. The diversity of the ecosystem services concept and its implications for their assessment and management. *Comptes Rendus Biologies*, **334** : 441–449.

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.

Leibold MA, Holyoak M, Mouquet N, Amarasekare P, Chase JM, Hoopes MF, Holt RD, Shurin JB, Law R, Tilman D. 2004. The metacommunity concept: a framework for multi-scale community ecology. *Ecology letters*, **7** : 601–613.

Levrel H, Doyen L, Julliard R, Kerbiriou C, Couvet D. 2007. *Etude de faisabilité pour la réalisation d'un Millennium Ecosystem Assessment en France*. Direction de la Nature et des Paysages, Ministère de l'Écologie et du Développement Durable.

Levrel H, Hay J, Bas A, Gastineau P, Pioch S. 2012. Coût d'opportunité versus coût du maintien des potentialités écologiques: deux indicateurs économiques pour mesurer les coûts de l'érosion de la biodiversité. *Natures Sciences Sociétés*, **20** : 16–29.

Levrel H, Roche P, Rives F, Geizendorffer I, Salles J., Mongruel R. In press. Congruence et compromis dans les approches par le potentiel de services écosystémiques et par la demande de service. *Séminaire "Valeurs de la biodiversité et services écosystémiques : regards croisés entre l'écologie et les sciences humaines et sociales"*.

Lindemann-Matthies P, Briegel R, Schupbach B, Junge X. 2010. Aesthetic preference for a Swiss alpine landscape : The impact of different agricultural land-use with different biodiversity. *Landscape and Urban Planning*, **98** : 99–109.

Locatelli B. 2013. *Services écosystémiques et changement climatique*. Université Joseph Fourier, Grenoble.

Loreau M, Holt RD. 2004. Spatial flows and the regulation of ecosystems. *The American Naturalist*, **163** : 606–615.

Loreau M, Mouquet N, Gonzalez A. 2003a. Biodiversity as spatial insurance in heterogeneous landscapes. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, **100** : 12765–12770.

Loreau M, Mouquet N, Holt RD. 2003b. Meta-ecosystems: a theoretical framework for a spatial ecosystem ecology. *Ecology Letters*, **6** : 673–679.

Loreau M, Naeem S, Inchausti P, Bengtsson J, Grime JP, Hector A, Hooper DU, Huston MA, Raffaelli D, Schmid B. 2001. Biodiversity and ecosystem functioning: current knowledge and future challenges. *Science*, **294** : 804–808.

Luginbühl Y. 2004. *Programme de recherche Politiques publiques et paysages : synthèse des résultats scientifiques*. Rapport du ministère de l'Écologie et du Développement durable, Paris.

Lundberg J, Moberg F. 2003. Mobile link organisms and ecosystem functioning: Implications for ecosystem resilience and management. *Ecosystems*, **6** : 87–98.

Mace GM, Norris K, Fitter AH. 2012. Biodiversity and ecosystem services: a multilayered relationship. *Trends in ecology & evolution*, **27** : 19–26.

Maes J, Paracchini M, Zulian G. 2011. *A European assessment of the provision of ecosystem services Towards an atlas of ecosystem services*. Luxembourg, European Union: European Commission, Joint Research Centre, Institute for Environment and Sustainability.

Maes J, Teller A, Erhard M, Liqueste C, Braat L, Berry P, Egoh B, Puydarrieux P, Fiorina C, Santos-Martin F, et al. 2013. *Mapping and Assessment of Ecosystems and their Services. An analytical framework for ecosystem assessments under Action 5 of the EU Biodiversity Strategy to 2020*. Luxembourg: European Union.

Maestre Andrés S, Calvet Mir L, van den Bergh JCJM, Ring I, Verburg PH. 2012. Ineffective biodiversity policy due to five rebound effects. *Ecosystem Services*, **1** : 101–110.

Maresca B, Mordret X, Ughetto AL, Blancher P. 2011. Évaluation des services rendus par les écosystèmes en France. *Développement durable et territoires. Économie, géographie, politique, droit, sociologie*.

Maris V. A paraître. *Nature à vendre - les services écosystémiques sauveront-ils la biodiversité? (titre provisoire)*.

Maris V, Réveret J. 2009. Les limites de l'évaluation économique de la biodiversité.

Méral P. 2012. Le concept de service écosystémique en économie : origine et tendances récentes. *Natures Sciences Sociétés*, **20** : 3–15.

Metzger MJ, Rounsevell MDA, Acosta-Michlik L, Leemans R, Schröter D. 2006. The vulnerability of ecosystem services to land use change. *Agriculture, Ecosystems & Environment*, **114** : 69–85.

Meynecke J-O, Lee SY, Duke NC. 2008. Linking spatial metrics and fish catch reveals the importance of coastal wetland connectivity to inshore fisheries in Queensland, Australia. *Biological Conservation*, **141** : 981–996.

Millenium Ecosystem Assessment. 2005. *Ecosystems and human Well-being : Biodiversity Synthesis*. Washington, D.C: World Resources Institute.

Mitchell MGE, Bennett EM, Gonzalez A. 2013. Linking Landscape Connectivity and Ecosystem Service Provision: Current Knowledge and Research Gaps. *Ecosystems*, **16** : 894–908.

Montagné C, Peyron J-L, Niedzwiedz A. 2005. La valeur économique totale de la forêt méditerranéenne française. *Forêt Méditerranéenne*, Tome XXVI.

Mouillot D, Bellwood DR, Baraloto C, Chave J, Galzin R, Harmelin-Vivien M, Kulbicki M, Lavergne S, Lavorel S, Mouquet N, et al. 2013. Rare Species Support Vulnerable Functions in High-Diversity Ecosystems (GM Mace, Ed.). *PLoS Biology*, **11** : e1001569.

Myers J., Reichert J. 1997. *Perspective in nature's services*. in Daily, G (Ed), *Nature's services : Societal dependence on natural ecosystems*. Washington, D.C: Island Press, XVII–XX.

Naeem S, Wright JP. 2003. Disentangling biodiversity effects on ecosystem functioning: deriving solutions to a seemingly insurmountable problem. *Ecology letters*, **6** : 567–579.

Naidoo R, Balmford A, Costanza R, Fisher B, Green RE, Lehner B, Malcolm TR, Ricketts TH. 2008. Global mapping of ecosystem services and conservation priorities. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, **105** : 9495–9500.

Nelson E, Mendoza G, Regetz J, Polasky S, Tallis H, Cameron Dr, Chan KM, Daily GC, Goldstein J, Kareiva PM, et al. 2009. Modeling multiple ecosystem services, biodiversity conservation, commodity production, and tradeoffs at landscape scales. *Frontiers in Ecology and the Environment*, **7** : 4–11.

Ng CN, Xie YJ, Yu XJ. 2013. Integrating landscape connectivity into the evaluation of ecosystem services for biodiversity conservation and its implications for landscape planning. *Applied Geography*, **42** : 1–12.

Nicholson E, Mace GM, Armsworth PR, Atkinson G, Buckle S, Clements T, Ewers RM, Fa JE, Gardner TA, Gibbons J. 2009. Priority research areas for ecosystem services in a changing world. *Journal of Applied Ecology*, **46** : 1139–1144.

Nilsson C, Reidy CA, Dynesius M, Revenga C. 2005. Fragmentation and flow regulation of the world's large river systems. *Science*, **308** : 405–408.

OHara SU. 1997. Toward a sustaining production theory. *Ecological Economics*, **20** : 141–154.

Petter M, Mooney S, Maynard SM, Davidson A, Cox M, Horosak I, Catchments SEQ, Queensland P. 2012. A methodology to map ecosystem functions to support ecosystem services assessments. *Ecology and Society*, **18** : 31.

Pimentel D, Wilson C, McCullum C, Huang R, Dwen P, Flack J, Tran Q, Saltman T, Cliff B. 1997. Economic and environmental benefits of biodiversity. *BioScience*, **47** : 747–757.

Programme des Nations Unies pour l'Environnement. 2012. *GEO-5 : L'avenir de l'environnement mondial. Résumé à l'intention des décideurs.* Programme des Nations Unies pour l'Environnement.

Rapport DJ, Gaudet C, Karr JR, Baron JS, Bohlen C, Jackson W, Jones B, Naiman RJ, Norton B, Pollock MM. 1998. Evaluating landscape health: integrating societal goals and biophysical process. *Journal of Environmental Management*, **53** : 1–15.

Reckendorfer W, Funk A, Gschoepf C, Hein T, Schiemer F. 2013. Aquatic ecosystem functions of an isolated floodplain and their implications for flood retention and management. *Journal of Applied Ecology*, **50** : 119–128.

Ricketts TH, Regetz J, Steffan-Dewenter I, Cunningham SA, Kremen C, Bogdanski A, Gemmill-Herren B, Greenleaf SS, Klein AM, Mayfield MM, et al. 2008. Landscape effects on crop pollination services: are there general patterns? *Ecology Letters*, **11** : 499–515.

Ricklefs R, Miller G. 2005. *Ecologie.* De Boeck Université.

Roe M, Mell I. 2013. Negotiating value and priorities: evaluating the demands of green infrastructure development. *Journal of Environmental Planning and Management*, **56** : 650–673.

Saura S, Pascual-Hortal L. 2007. A new habitat availability index to integrate connectivity in landscape conservation planning: comparison with existing indices and application to a case study. *Landscape and Urban Planning*, **83** : 91–103.

Schröter D, Cramer W, Leemans R, Prentice IC, Araújo MB, Arnell NW, Bondeau A, Bugmann H, Carter TR, Gracia CA. 2005. Ecosystem service supply and vulnerability to global change in Europe. *Science*, **310** : 1333–1337.

Seppelt R, Dormann CF, Eppink FV, Lautenbach S, Schmidt S. 2011. A quantitative review of ecosystem service studies: approaches, shortcomings and the road ahead. *Journal of Applied Ecology*, **48** : 630–636.

Sheate WR, Eales RP, Daly E, Baker J, Murdoch A, Hill C, Ojike U, Karpouzoglou T. 2012. Spatial representation and specification of ecosystem services: a methodology using land use/land cover data and stakeholder engagement. *Journal of Environmental Assessment Policy and Management*, **14**.

Silvestri S, Zaibet L, Said MY, Kifugo SC. 2013. Valuing ecosystem services for conservation and development purposes: A case study from Kenya. *Environmental Science & Policy*, **31** : 23–33.

Srivastava DS, Vellend M. 2005. Biodiversity-Ecosystem Function Research: Is It Relevant to Conservation? *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics*, **36** : 267–294.

Sukhdev P, Wittmer H, Schröter-Schlaack C, Nesshöver C, Bishop J, Ten Brink P, Gundimeda H, Kumar P, Simmons B, Neuville A. 2010. *L'économie des écosystèmes et de la biodiversité : Intégration de l'économie de la nature. Une synthèse de l'approche, des conclusions et des recommandations de la TEEB*. TEEB.

Syrbe R-U, Walz U. 2012. Spatial indicators for the assessment of ecosystem services: Providing, benefiting and connecting areas and landscape metrics. *Ecological Indicators*, **21** : 80–88.

Taylor PD, Fahrig L, Henein K, Merriam G. 1993. Connectivity is a vital element of landscape structure. *Oikos*, **68** : 571–573.

Termorshuizen JW, Opdam P. 2009. Landscape services as a bridge between landscape ecology and sustainable development. *Landscape Ecology*, **24** : 1037–1052.

Tscharntke T, Klein AM, Kruess A, Steffan-Dewenter I, Thies C. 2005. Landscape perspectives on agricultural intensification and biodiversity–ecosystem service management. *Ecology letters*, **8** : 857–874.

Turner MG. 1989. Landscape ecology: the effect of pattern on process. *Annual review of ecology and systematics*, **20** : 171–197.

UICN France. 2012. *Panorama des services écologiques fournis par les milieux naturels en France - volume 1 : contexte et enjeux*. Paris, France.

UK NEA. 2011. *The UK National Ecosystem Assessment: Synthesis of the Key Findings*. UNEP-WCMC, Cambridge.

Unsworth R, Bishop R. 1994. Assessing natural-resource damages using environmental annuities. *Ecological Economics*, **11** : 35–41.

- Uuemaa E, Mander U, Marja R. 2013.** Trends in the use of landscape spatial metrics as landscape indicators: A review. *Ecological Indicators*, **28** : 100–106.
- Wallace KJ. 2007.** Classification of ecosystem services: problems and solutions. *Biological conservation*, **139** : 235–246.
- Walz U, Syrbe R-U. 2013.** Linking landscape structure and biodiversity. *Ecological Indicators*, **31** : 1–5.
- Weslien J, Finer L, Jonsson JA, Koivusalo H, Lauren A, Ranius T, Sigurdsson BD. 2009.** Effects of increased forest productivity and warmer climates on carbon sequestration, run-off water quality and accumulation of dead wood in a boreal landscape: A modelling study. *Scandinavian Journal of Forest Research*, **24** : 333–347.
- White C, Costello C, Kendall BE, Brown CJ. 2012.** The value of coordinated management of interacting ecosystem services. *Ecology letters*, **15** : 509–519.
- Whittaker RH. 1972.** Evolution and measurement of species diversity. *Taxon*, 213–251.
- Willemen L, Verburg PH, Hein L, van Mensvoort ME. 2008.** Spatial characterization of landscape functions. *Landscape and Urban Planning*, **88** : 34–43.
- Williamson KS. 2003.** *Growing with green infrastructure*. Heritage Conservancy Doylestown,, PA.
- Worm B, Barbier EB, Beaumont N, Duffy JE, Folke C, Halpern BS, Jackson JB, Lotze HK, Micheli F, Palumbi SR. 2006.** Impacts of biodiversity loss on ocean ecosystem services. *Science*, **314** : 787–790.
- Van der Zanden EH, Verburg PH, Mucher CA. 2013.** Modelling the spatial distribution of linear landscape elements in Europe. *Ecological Indicators*, **27** : 125–136.
- Zulian G, Paracchini M, Maes J, Lique C. 2013.** *ESTIMAP : Ecosystem services mapping at European scale*. Luxembourg: Publications Office of the European Union, 2013: European Commission, Joint Research Centre, Institute for Environment and Sustainability.