



**HAL**  
open science

# Quantification de services écosystémiques de régulation à l'échelle locale. Indicateurs, protocoles de terrain et incertitudes - Cas des services de pollinisation et de régulation du climat global

Océane Bartholomé

## ► To cite this version:

Océane Bartholomé. Quantification de services écosystémiques de régulation à l'échelle locale. Indicateurs, protocoles de terrain et incertitudes - Cas des services de pollinisation et de régulation du climat global. Biodiversité et Ecologie. Université Grenoble Alpes, 2018. Français. NNT : 2018GREAV060 . tel-03750931

**HAL Id: tel-03750931**

**<https://theses.hal.science/tel-03750931>**

Submitted on 13 Aug 2022

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

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

## THÈSE

Pour obtenir le grade de

### **DOCTEUR DE LA COMMUNAUTE UNIVERSITE GRENOBLE ALPES**

Spécialité : **Biodiversité Ecologie Environnement**

Arrêté ministériel : 25 mai 2016

Présentée par

### **Océane BARTHOLOMÉE**

Thèse dirigée par **Sandra LAVOREL**, Directrice de Recherche,  
**Laboratoire d'Ecologie Alpine**, et  
co-encadrée par **Stéphanie GAUCHERAND**, Ingénieur des  
**Ponts, des Eaux et des Forêts, IRSTEA**

préparée au sein du **Laboratoire d'Écologie Alpine**  
dans **l'École Doctorale Chimie et Sciences du Vivant**

## **Quantification de services écosystémiques de régulation à l'échelle locale**

**Indicateurs, protocoles de terrain et incertitudes – Cas des  
services de pollinisation et de régulation du climat global**

Thèse soutenue publiquement le **20 décembre 2018**,  
devant le jury composé de :

**Emmanuelle PORCHER**

Professeur, Musée National d'Histoire Naturelle, Paris, France (Rapporteuse)

**Marc DUFRENE**

Professeur, Gembloux Agro-Bio Tech, Université de Liège, Gembloux, Belgique  
(Rapporteur)

**Anne BONIS**

Chargée de Recherche, Université de Rennes, Rennes, France (Examinatrice)

**Jérôme POULENARD**

Professeur, EDYTEM, Université Savoie-Mont Blanc, Le Bourget du Lac, France  
(Examinateur – Président du Jury)

**Thomas SPIEGELBERGER**

Directeur de Recherche, IRSTEA, Grenoble, France (Examinateur)

**Sandra LAVOREL**

Directrice de Recherche, LECA – CNRS, Grenoble, France (Directrice de thèse)

**Stéphanie GAUCHERAND**

Ingénieur des Ponts, des Eaux et des Forêts, IRSTEA, Grenoble, France (Co-  
encadrante de thèse, Membre invité)

**Dorothée LABARRAQUE**

Responsable technique et innovation, EGIS Environnement, Toulouse, France  
(Membre invité)





*A mon grand-père, chercheur « pommologue »  
A ma grand-mère, qui m'a guidée vers la voie de la science*



## Remerciements

« Une thèse ? Moi ? Jamais ! » Telle a été ma réaction jusque peu de mois avant de débiter ce qui a été une formidable aventure, une quête inoubliable. 3 ans, si peu et tellement à la fois. Si peu de temps pour accomplir tout ce dont on rêve au début. Et tellement de découvertes, d'enrichissements et de personnes à remercier. Car une telle traversée ne se fait pas sans aide ni soutien.

Qu'est-ce qu'une quête sans guides ? Je tiens tout d'abord à remercier Sandra de m'avoir fait confiance pour un sujet bien éloigné de mon passé de biologiste évolutive et d'avoir créé l'opportunité de cet intense voyage. Te côtoyer, assister à tes ébullitions d'idées et prendre part à un projet sous ta direction ont été un grand plaisir et une grande source d'enrichissement scientifique. J'admire ton foisonnement d'idées et ta capacité à les mettre en œuvre. Merci de ta patience et de m'avoir tant appris. Cette thèse ne se serait pas aussi bien terminée sans toi Stéphanie. Tu es venue éclairer et enrichir cette dernière année. Je ne te remercierai jamais assez de m'avoir aidée et soutenue même lorsque je pensais ne pas atteindre l'autre rive. Nos réunions-café et ta franchise me manqueront. Dorothee, merci de m'avoir accompagnée tout au long de ce projet, de m'avoir rappelé son caractère appliqué et m'éviter de trop m'égarer. Ces quelques semaines à Toulouse m'auront permis de découvrir le monde jusque-là inconnu et mystérieux des bureaux d'études.

Qu'est-ce qu'une quête sans rite de passage ? Je remercie les membres du Jury d'avoir eu la patience de lire mon travail de thèse, pour leurs remarques enrichissantes et les discussions hautement intéressantes qu'elles ont engendrées, marquant la fin de ce beau voyage.

Qu'est-ce qu'une quête sans les rites d'initiation ? Je suis donc reconnaissante aux membres de mes Comités de Suivi, qui auront eu la patience de me lire et de nombreux conseils qui m'ont éclairée et guidée. Merci donc à Frédéric Gosselin, Thomas Cordonnier, Jean-Christophe, Sébastien, et Stéphanie.

Qu'est-ce qu'une aventure sans un acolyte sans qui l'on n'est rien ? Un merci du fond du cœur à toi Super Marie, sans qui cette thèse aurait été bien triste. Ton humour, ta sensibilité, ton sens de la vie m'auront permis de finir cette traversée plus sereinement que ce que je n'aurais pu espérer. Je n'oublierai pas le terrain sous le cagnard et sous la pluie, mais toujours avec le sourire et optimisme.

Qu'est-ce qu'une aventure sans les aides précieuses qui jalonnent son avancée ? Ce voyage n'aurait pas pu aussi bien se dérouler sans vous tous : Karl pour les sessions de terrain, ton aide en SIG et en statistiques, et ton humour noir. Clémence pour ton aide en SIG et ta participation à l'aventure « pollinisation ». Cindy pour ton aide inestimable en labo et ton guidage dans les démarches du labo, Arnaud et Jean-Christophe pour vos nombreux conseils sur l'échantillonnage et les analyses de sol, Sébastien I. pour tes conseils avisés pour le protocole d'estimation de la pollinisation et ton aide en statistiques. Merci à Florence, Delphine et Agnès pour leur aide dans les méandres de l'administration française. Enfin un grand merci à Jean-Luc Grossi pour son aide inestimable pour la construction du modèle d'états-et-transitions et pour la mise en place des deux campagnes de terrain sur l'estimation des stocks de carbone. Un grand merci également aux gestionnaires du Conservatoire des Espaces Naturels 38 et du Conseil Départemental 38 d'avoir facilité la mise en place des

échantillonnages dans les magnifiques Espaces Naturels Sensibles du département de l'Isère. Egalement, je tiens à remercier les nombreux arboriculteurs qui nous ont laissé compter les pollinisateurs et les fleurs sur leurs parcelles de vergers.

Qu'est-ce qu'une quête sans le plaisir d'apprendre, de partager et d'initier d'autres apprentis ? Ce travail de thèse n'aurait rien été sans le renfort de nombreux stagiaires. Juliette, je n'oublierai pas nos prospections en prairies ponctuées de tes nombreux éternuements ni nos sorties nocturnes. Tu as été d'une grande aide et je te dois ma (re)découverte des joies du ski. Merci de m'avoir rendue plus grenobloise. Amandine, pour ces folles semaines de terrain sous un printemps précoce, à force de fraises, de café et de pains aux raisins. Jamais le bourdon, jamais dans les pommes, grâce à toi les routes de l'Isère n'ont plus de secrets.

Et c'est sans compter sans la précieuse aide sur le terrain et au labo (les longues séances de tri d'herbe et de litière, brin par brin) de Robin, Violette, Sandie, Cyril, Axelle et Baptiste (merci pour la découverte du Coup de Sabre). Blandine, merci pour tes questions pertinentes et éclairantes lors de la naissance du protocole d'estimation de la pollinisation.

Qu'est-ce qu'une aventure sans les compagnons de route ? Je tiens à remercier les anciens du bureau 111 : Emilie pour ton initiation à l'escalade en falaise, de m'avoir convertie à ce sport « national » de Grenoble et pour tes nombreux conseils toujours avisés. Rémi pour ton humour, tes conseils et tes récits de montagne. Enfin Lionel, Marine G. et Coline pour les discussions et les repas de midi animés. Le temps passant, j'ai eu le plaisir de voir le renouvellement des effectifs du 111 et ai donc la joie de remercier Gabin pour tes conseils statistiques, ton éclairage scientifique mais aussi ta joie, ton « gros son » et d'être un super co-bureau. Enora pour nos sorties, tes super-gâteaux et ta philosophie bien plus calme que la mienne. Julia pour les sorties courses parfois dans la pluie et la boue, ton émerveillement toujours renouvelé et ta volonté de tout comprendre. Enfin Nicolas pour nos sorties lorsque tu étais stagiaire, le terrain sous la pluie battante, et enfin les pauses cafés et les moments de détente dans le 111.

Ce bureau n'est rien sans ses visiteurs de courte durée. Les mois de rédaction auraient été bien plus sombre sans nos sorties grimpe Babette. Merci de m'avoir fait sortir et aidé à progresser. Merci pour ta belgitude et la bouffée d'air frais que tu étais pour le 111. Pierre-Louis, merci pour ton énergie, ton positivisme, notre sortie course et ton aide en carto ! Enfin, un grand merci à toi Jan. Pour nos expéditions à la salle Chartreuse le midi, mon initiation à l'alpinisme (plus ou moins douloureuse) et notre expédition à la Croix de Belledonne. Merci de m'avoir fait aimer davantage la montagne et ses paysages.

Enfin je ne serais jamais arrivée ici sans l'intervention de Christiane Gallet ni l'amour de la science communiqué par Doyle McKey et confirmé dans la savane zambienne avec Rum.

Qu'est-ce qu'une thèse à Grenoble sans sport et sans montagne ? Ce séjour au LECA m'aura convaincue que faire du sport (presque) tous les jours peut être la norme. Merci à tous ceux qui m'ont amenée/accompagnée sur les murs d'escalade, sur les falaises, les chemins de randonnée, les courses d'arête, sur les pistes enneigées des randonnées en raquettes et même, qui l'eut cru, sur des skis ! Cette aventure aura fini de me convaincre que je ne pourrai pas vivre sans montagne et sans nature.

Qu'est-ce qu'une thèse sans amitié ? Merci Sam de m'avoir accueillie à Toulouse pendant parfois une longue semaine lors de mes séjours dans les locaux d'EGIS. Merci Louise de nos sorties grimpes, de ton enthousiasme et de ta faculté de rebondir. Merci Marine T. pour notre découverte des raquettes sous le soleil, nos nombreuses longues discussions et ton aide à toute épreuve. Chloé, tu es une des lumières croisées lors de cette thèse. Merci pour nos soirées cinémas, bars, grimpe et tartinage de henné. J'espère que nous nous recroiserons. Enfin, merci Marine B. pour ta spontanéité, ton énergie, ta force et ta capacité à me faire relativiser.

Plus encore, cette longue liste ne pourrait s'achever sans remercier ceux qui m'auront épaulée au quotidien.\*

Mes colocataires, pour avoir supporté mes grandes variations d'humeurs, mon énergie parfois un peu trop débordante et mes mauvais jeux de mots. Ben pour les folles nuits de danse folk. Anaïs pour les discussions, l'amour du théâtre, du cinéma et du bien manger, Estelle pour tes folies cuisinières, ta bonne humeur, les longues discussions sur nos thèses, sur les voyages et sur les montagnes. Sophie pour ton aura de calme, ton approche de la vie et ton rire si sincère. Enfin Calcifer, pour tes ronronnements curatifs.

Mes parents pour m'avoir soutenue jusque-là et y avoir cru, parfois plus que moi. Magnée, ma grand-mère pour la rigueur scientifique et l'amour du travail bien fait que tu m'as transmis dès mon plus jeune âge, tes conseils avisés et de m'avoir inspirée. Papa, merci de ton soutien et de m'avoir encouragée à aller aussi loin. Colombine, bien que tu sois ma « petite » sœur, ta franchise, ton énergie « tranquillou vite-fait », ta passion pour ce que tu fais et l'habileté avec laquelle tu gères ton agenda de ministre m'ont encouragée à aller de l'avant et ne pas abandonner, modèle de détermination et de féminisme.

Maman, tu me permets d'avoir le seul manuscrit de thèse qui aura été corrigé en forêt, avec pour compagnie des chèvres et deux semi-chiens de berger. Je ne te remercierai jamais assez d'avoir lu attentivement toutes ces lignes, à aller détecter des erreurs de figures. Mais surtout d'avoir été là à tous mes moments de doutes, de stress, d'angoisses. D'avoir su trouver les mots pour chaque fois me faire remonter la pente et tenir bon. Tu n'es pas seulement une maman merveilleuse, tu es une femme d'exception. J'espère arriver à trouver ma voie comme tu suis maintenant la tienne.

Enfin, la plus belle rencontre de cette aventure, il n'y a pas de mots pour te remercier Thomas. Merci d'avoir été là, d'être toi, d'être tout ça et plus encore.





## Table des matières

<b>Remerciements</b> .....	<b>iii</b>
<b>Table des matières</b> .....	<b>vii</b>
<b>Liste des figures</b> .....	<b>xi</b>
<b>Liste des tableaux</b> .....	<b>xiii</b>
<b>1. Introduction générale</b> .....	<b>3</b>
1.1. Cadre conceptuel.....	3
1.1.1. Le concept de Services Écosystémiques.....	3
1.1.2. Les catégories de SE et fonctions écologiques .....	5
1.2. Les SE dans la pratique : applications, indicateurs et incertitudes .....	8
1.2.1. Intégration des SE dans les études d’impact, la gestion et la prise de décision .....	8
1.2.2. Intégration dans le cadre légal .....	9
1.2.3. Les indicateurs.....	11
1.2.4. Les incertitudes .....	14
1.3. Deux services écosystémiques sous les feux de la rampe .....	15
1.3.1. Le service de pollinisation .....	16
1.3.2. Le service de régulation du climat global par la séquestration de carbone.....	23
1.4. Objectifs scientifiques et opérationnels de la thèse – Structuration du manuscrit.....	28
1.4.1. Chapitre 1 : Mise au point d’un protocole – Service de pollinisation .....	29
1.4.2. Chapitre 2 : Test d’un protocole simplifié – Régulation du climat global .....	31
1.4.3. Chapitre 3 : Applications pratiques des protocoles développés .....	32
1.5. Objectifs opérationnels .....	33
1.6. Références.....	36
<b>2. Chapitre 1A : Mise au point d’un protocole – Service de pollinisation-Multiplicité de définitions, d’indicateurs et de méthodes d’estimation d’un service écosystémique de régulation</b> .....	<b>55</b>
2.1. Introduction.....	55
2.2. Article 1 : Bartholomée, O., Lavorel, S. <i>En révision</i> . Disentangling the diversity of definitions for the pollination ecosystem service and associated estimation methods. <i>Ecological Indicators</i> . .....	56
2.3. Discussion .....	103
2.4. Conclusions.....	105
2.5. Références.....	107
<b>3. Chapitre 1B: Est-ce que l’estimation par des indicateurs indirects peutse substituer à l’estimation par des indicateurs directs ? - Cas du service de pollinisation en vergers et en prairies</b> .....	<b>111</b>

## Table des matières

3.1. Introduction.....	111
3.2. Matériel et méthodes.....	112
3.2.1. Sites d'étude.....	112
3.2.2. Indicateurs directs : les communautés d'insectes pollinisateurs.....	113
3.2.3. Indicateurs indirects : Ressources alimentaires et de nidification.....	114
3.2.4. Analyses.....	114
3.3. Article 2 : Bartholomé, O., Aullo, A., Becquet, J., Vannier, C., Lavorel, S. <i>En prép.</i> Pollinator presence in orchards depends on landscape-scale habitats more than in-field flower resources.	115
3.4. Résumé des résultats de la pollinisation en vergers en 2018 .....	158
3.5. Résultats et discussion de la pollinisation en prairie en 2017 .....	158
3.5.1. Communauté de pollinisateurs .....	158
3.5.2. Ressources de la parcelle .....	159
3.5.3. Influence du paysage.....	161
3.5.4. Combinaison des échelles .....	163
3.6. Points communs et différences entre les vergers et les prairies .....	164
3.6.1. A l'échelle de la parcelle.....	164
3.6.2. A l'échelle du paysage .....	165
3.6.3. Combinaison des échelles de la parcelle et du paysage .....	165
3.7. Discussion générale.....	166
3.7.1. Réponses aux objectifs .....	166
3.7.2. Limites et améliorations du protocole .....	168
3.7.3. Comparaison avec le protocole d'estimation de TESSA.....	169
3.8. Conclusions.....	172
3.9. Références.....	173
Annexe 3.1 : Modèles linéaires équivalents entre les indicateurs directs et indirects du service de pollinisation en prairie.....	<b>179</b>
<b>4. Chapitre 2 : Test d'un protocole simplifié – Régulation du climat global – Quantification d'incertitudes liées à la simplification d'un protocole.....</b>	<b>183</b>
4.1. Introduction.....	183
4.2. Article 3 : Bartholomé, O., Grigulis, K., Colace, M.-P., Arnoldi, C., Lavorel, S., 2018. Methodological uncertainties in estimating carbon storage in temperate forests and grasslands. <i>Ecol. Indic.</i> 95, 331–342. <a href="https://doi.org/10.1016/j.ecolind.2018.07.054">https://doi.org/10.1016/j.ecolind.2018.07.054</a> .....	185
4.3. Discussion.....	259
4.3.1. Résultats de la simplification des protocoles par compartiment de stockage .....	259
4.3.2. Méthode préconisée pour chaque compartiment de stockage.....	259

4.3.4. Comparaison avec le protocole d'estimation de TESSA.....	259
4.4. Conclusions.....	263
4.5. Références.....	264
<b>5. Chapitre 3 : Cas d'application pratique d'une méthode de terrain rapide d'estimation du service écosystémique de régulation du climat global par l'estimation des stocks de carbone .....</b>	<b>269</b>
5.1. Introduction.....	269
5.1.1. Les modèles d'états-et-transitions.....	269
5.1.2. Les modèles d'états-et-transitions en zones humides.....	271
5.1.3. Les zones humides et le service de régulation du climat global .....	271
5.1.4. Les zones humides, des écosystèmes protégés .....	272
5.2. Matériels et méthodes .....	272
5.2.1. Sites d'étude.....	272
5.2.2. Cadre conceptuel : construction du modèle d'états-et-transitions.....	273
5.2.3. Méthodes d'estimation du stockage de carbone.....	274
5.2.4. Analyse de données.....	277
5.3. Résultats .....	277
5.3.1. Répartition des stocks de carbone .....	277
5.3.2. Différences entre les écosystèmes étudiés .....	278
5.4. Discussion .....	279
5.4.1. Stocks de carbone et actions de gestion .....	279
5.4.2. L'importance du stock de carbone du sol .....	280
5.4.3. Limites et améliorations de l'étude.....	281
5.4.4. Intérêts et limites des modèles d'états-et-transitions.....	285
5.5. Conclusions.....	285
5.6. Références.....	286
Annexe 5.1 : Article 4 – Evolution des stocks de carbone le long de trajectoire de gestion en zone humide .....	291
<b>6. Discussion générale .....</b>	<b>305</b>
6.1. Développement de protocoles : des incertitudes au test d'applicabilité .....	306
6.1.1. Quelle est l'étendue de la multiplicité des définitions, des indicateurs et des méthodes d'estimation pour un SE ? .....	306
6.1.2. Est-ce que l'estimation par des indicateurs indirects peut se substituer à l'estimation par des indicateurs directs ?.....	307
6.1.3. Quelles sont les incertitudes liées à la simplification d'un protocole ? .....	308

## Table des matières

6.1.4. Applicabilité du protocole simplifié du SE de régulation du climat global à une variété d'écosystèmes prairiaux et forestiers .....	309
<b>6.2. De la question de recherche au protocole : développement, limites, convergences et divergences des protocoles .....</b>	<b>312</b>
6.2.1. Limites et améliorations des protocoles LECA-EGIS.....	312
6.2.2. Différents protocoles pour une même problématique : convergences, divergences et complémentarité.....	317
<b>6.3. De la multiplicité des liens entre fonctions écologiques et services écosystémiques : exemple de la pollinisation et de la lutte biologique contre les ravageurs.....</b>	<b>320</b>
6.3.1. Points communs entre les services de pollinisation et de la lutte biologique contre les ravageurs des cultures.....	321
6.3.2. Indicateurs communs potentiels aux SE de lutte biologique contre les ravageurs et de pollinisation .....	321
6.3.3. Conclusions et extension à d'autres services .....	326
6.4. Innovations technologiques et représentations spatiales : des apports de la télédétection à l'estimation et la cartographie des services écosystémiques .....	327
6.4.1. Possibles apports méthodologiques de la télédétection .....	327
6.4.2. La représentation de la fourniture de SE sous forme cartographique.....	331
6.5. Conclusions.....	335
6.6. Références.....	336
Annexe 6.1 : Proposition de protocole d'estimation de la biomasse aérienne des buissons et arbustes .....	347
<b>Résumé.....</b>	<b>351</b>
<b>Abstract.....</b>	<b>352</b>

## Liste des figures

### Introduction générale

<b>Figure 1.1</b> : Cadre conceptuel des services écosystémiques considéré dans ce travail de thèse.....	7
<b>Figure 1.2</b> : Cadre de développement ou de choix d'indicateurs pour l'estimation de SE, en prenant en considération le niveau de l'estimation dans la cascade .....	13
<b>Figure 1.3</b> : Localisation des différentes incertitudes le long de la mise au point/de la sélection d'indicateurs en vue d'estimer un service écosystémique .....	14
<b>Figure 1.4</b> : Les nombreux enjeux du service de pollinisation .....	17
<b>Figure 1.5</b> : Le service de pollinisation replacé dans le cadre conceptuel .....	20
<b>Figure 1.6</b> : Les différentes échelles impliquées dans le service de pollinisation.....	22
<b>Figure 1.7</b> : Cycle du carbone simplifié. ....	24
<b>Figure 1.8</b> : Différentes méthodes d'estimation de la séquestration du carbone .....	27
<b>Figure 1.9</b> : Modèle d'états-et-transitions fictifs entre 4 états d'un même écosystème .....	28
<b>Figure 1.10</b> : Contenu de la première partie du Chapitre 1A.....	30
<b>Figure 1.11</b> : Contenu de la deuxième partie du Chapitre 1B.....	31
<b>Figure 1.12</b> : Contenu du Chapitre 2. ....	32
<b>Figure 1.13</b> : Contenu du Chapitre 3. ....	33
<b>Figure 1.14</b> : Organisation du manuscrit de thèse le long du processus de mise au point d'un protocole d'estimation de service écosystémique .....	35

### Chapitre 1A

<b>Figure 2.1</b> : Le service de pollinisation replacé dans le cadre conceptuel .....	56
<b>Figure 2.2</b> : Illustration de trois des définitions du service de pollinisation : <i>la présence de pollinisateurs, le succès de la reproduction et la récolte pour la consommation humaine</i> .....	106

### Chapitre 1B

<b>Figure 3.1</b> : Localisation des parcelles de prairie et de verger dans le département de l'Isère .....	113
<b>Figure 3.2</b> : Composition des communautés de pollinisateurs observés en prairie .....	159
<b>Figure 3.3</b> : (A) Relation entre le couvert de forêt dans un rayon de 3 km et l'abondance d'hyménoptères sauvages. (B) Relation entre la distance à la forêt la plus proche. (C) Relation entre la hauteur végétative moyenne de la végétation de la prairie et l'abondance d'autres diptères par parcelle de prairie.....	161
<b>Figure 3.4</b> : Influence de la présence de haies sur les contours immédiats des parcelles de prairie sur : (A) l'abondance d'hyménoptères sauvages ; (B) la richesse avec l'abeille domestique .....	162
<b>Figure 3.5</b> : Comparaison des modèles linéaires multiples expliquant la plus grande partie de la variabilité observée pour chacune des variables réponses pour les prairies et les verger .....	167
<b>Figure 3.6</b> : Organisation de la méthode TESSA d'estimation du SE de pollinisation. ....	171

### Chapitre 3

<b>Figure 5.1</b> : Carte de localisation des Espaces Naturels Sensibles étudiés .....	273
<b>Figure 5.2</b> : Modèle d'états-et-transitions construit à partir des écosystèmes sélectionnés dans les différents Espaces Naturels Sensibles .....	275
<b>Figure 5.3</b> : Modèle d'états-et-transitions simplifié pour l'étude.....	276
<b>Figure 5.4</b> : Répartition des stocks de carbone dans les différents compartiments pour chaque type d'écosystème étudiés.....	277
<b>Figure 5.5</b> : Analyse en composante principale (ACP) des stocks de carbone des différents compartiments (biomasse aérienne et souterraine, matière organique morte (litière et bois mort), et carbone organique du sol) des écosystèmes étudiés .....	278
<b>Figure 5.6</b> : Stocks de carbone moyens des différents compartiments des écosystèmes.....	279
<b>Figure 5.7</b> : Evolution des stocks de carbone entre les différents états du modèle d'états-et-transitions complet .....	284

### Discussion générale

<b>Figure 6.1</b> : Récapitulation du processus de la sélection de la définition du service, des indicateurs afin de l'estimer, et de la simplification des protocoles .....	315
<b>Figure 6.2</b> : Intégration du SE de lutte biologique contre les ravageurs des cultures dans le cadre conceptuel.....	320
<b>Figure 6.3</b> : Cartographie d'un service écosystémique et rôle des mesures de terrain .....	332

## Liste des tableaux

### Introduction générale

**Tableau 1.1 :** Exemples de correspondances entre sept services de régulation et les fonctions écologiques permettant leur fourniture ..... 10

### Chapitre 1B

**Tableau 3.1 :** Composition du paysage dans un rayon de 500 m et de 3 km pour les 11 parcelles de prairie et les 31 parcelles de verger. .... 113

**Tableau 3.2 :** Description des caractéristiques des communautés de pollinisateurs..... 114

**Tableau 3.3 :** Modèles linéaires multiples sélectionnés entre les indicateurs de ressources (alimentaires/de nidification) et les communautés de pollinisateurs en verger..... 157

**Tableau 3.4 :** Modèles linéaires simples entre les indicateurs de ressources (alimentaires/de nidification) et les communautés de pollinisateurs en prairie..... 160

**Tableau 3.5 :** Modèles linéaires multiples sélectionnés entre les indicateurs de ressources (alimentaires/de nidification) et les communautés de pollinisateurs en prairie..... 163

### Chapitre 2

**Tableau 4.1 :** Protocoles de terrain pour chacun des quatre compartiments de stock de carbone pour les écosystèmes forestiers et prairiaux ..... 184

**Tableau 4.2 :** Présentation des différentes approches considérées pour chacun des compartiments de stockage de carbone pour les écosystèmes forestiers et prairiaux ..... 260

### Chapitre 3

**Tableau 5.1 :** Espaces Naturels Sensibles intégrés dans l'étude et écosystèmes étudiés ..... 274

**Tableau 5.2 :** Stocks de carbone des différents compartiments des écosystèmes étudiés ..... 279

### Discussion générale

**Tableau 6.1 :** Relations entre les communautés d'insectes pollinisateurs et les ressources d'alimentation et de nidification à l'échelle de la parcelle et du paysage du SE de pollinisation ..... 310

**Tableau 6.2 :** Comparaison du service de pollinisation et de lutte biologique contre les ravageurs avec leur intégration dans le cadre conceptuel des SE ..... 324





# 1. Introduction générale

---

*"La question de savoir ce qui dans l'œuvre de l'homme sert à embellir ou bien contribue à dégrader la nature extérieure peut sembler futile à des esprits soi-disant positifs : elle n'en a pas moins une importance de premier ordre. Les développements de l'humanité se lient de la manière la plus intime avec la nature environnante. Une harmonie secrète s'établit entre la terre et les peuples qu'elle nourrit, et quand les sociétés imprudentes se permettent de porter la main sur ce qui fait la beauté de leur domaine, elles finissent toujours par s'en repentir. Là où le sol s'est enlaidi, là où toute poésie a disparu du paysage, les imaginations s'éteignent, les esprits s'appauvrissent, la routine et la servilité s'emparent des âmes et les disposent à la torpeur et à la mort."*

**Elisée Reclus**, 1866, *Du sentiment de la nature dans les sociétés modernes*



## 1. Introduction générale

### 1.1. Cadre conceptuel

#### 1.1.1. Le concept de Services Écosystémiques

##### 1.1.1.1. Un concept récent

La **biodiversité** est à tous ses niveaux – génétique, des populations, spécifique et fonctionnelle – menacée par des pressions d'origine anthropique (EFESE, 2017) : la destruction des habitats naturels (par ex. les changements d'utilisation des sols (Foley et al., 2005 ; Newbold et al., 2015), les espèces invasives (par ex. pour la biodiversité aviaire (Clavero et al., 2009)), les différentes sources de pollutions (par ex. la pollution de l'eau et ses conséquences sur la biodiversité des rivières (Vörösmarty et al., 2010)), la surexploitation des ressources naturelles et le changement climatique (Scheffers et al., 2016). La perte de la biodiversité impacte négativement le fonctionnement, la stabilité et la productivité des écosystèmes dont dépendent les Hommes. Notamment, une trop grande perte de biodiversité affecterait la fourniture de services écosystémiques (Cardinale et al., 2012). Le concept de **services écosystémiques** (SE) vise à compléter le concept de biodiversité dans l'interface entre scientifiques, acteurs et preneurs de décision. La biodiversité est une notion exclusivement centrée sur la Nature. Les SE quant à eux relient les écosystèmes – la « Nature » - et les socio-systèmes – la « Société ». D'une part les sociétés ont besoin des biens et des services fournis par la Nature ; d'autre part les Hommes gèrent la Nature afin de favoriser la fourniture de ces services. Les SE sont donc étudiés au travers de l'analyse des **socio-écosystèmes**, prenant en compte le fonctionnement propre de chaque système ainsi que leurs interactions (Martín-López et al., 2009). À la croisée des disciplines, ce concept nécessite de coupler l'étude des écosystèmes – par des biologistes, des écologues, des géographes – et des socio-systèmes – par des géographes, des sociologues, des économistes par exemple. Les SE ont connu un véritable essor les vingt dernières années, avec une multiplication des cadres conceptuels (Costanza et al., 2017).

##### 1.1.1.2. Différents cadres conceptuels

Le concept a fait ses premières apparitions dans le contexte de la prise de conscience de l'importance de la biodiversité et de sa conservation. D'abord désignés comme « les services de la Nature » (Westman, 1977), l'adoption du terme « services écosystémiques » a eu lieu peu de temps après (Ehrlich and Mooney, 1983). L'essor des SE a véritablement commencé en 1997, avec la parution d'un ouvrage dédié aux SE (Daily, 1997) et d'une première estimation monétaire des SE à l'échelle globale (Costanza et al., 1997). Les SE y sont présentés comme des flux de matériels, d'énergie, et d'informations participant à l'atteinte du bien-être humain. Leur fourniture est assurée par les fonctions écologiques issues des propriétés et des processus des écosystèmes. D'éventuelles interventions humaines peuvent participer à cette fourniture (Costanza et al., 1997).

Divers cadres conceptuels se sont succédés. Les SE ont connu un intérêt croissant après l'Évaluation des Écosystèmes pour le Millénaire (MEA pour *Millenium Ecosystem Assessment*) (2005) qui a fait état des conséquences des changements globaux subis par les écosystèmes sur le bien-être humain. Les SE y sont définis comme les **bénéfices retirés par les hommes des écosystèmes**, liant les écosystèmes au bien-être humain. Ces bénéfices sont assurés par le bon fonctionnement des écosystèmes et peuvent subir les influences de forces motrices d'origine biophysique et anthropique. La distinction entre les SE et les fonctions écologiques a clairement été explicitée par le système de relations en cascade. Ce système met en avant le rôle d'interface des SE entre les écosystèmes avec leurs propriétés sous-tendant les fonctions écologiques à une extrémité de la cascade et les socio-

systèmes (l'Humanité et son bien-être) à l'autre bout de la cascade (Haines-Young and Potschin, 2010). Cette vision en cascade forme le cadre dans lequel se place ce travail de thèse (Figure 1.1). Considérée comme une vision simpliste de la réalité, elle a été complexifiée à différentes reprises, par exemple avec l'intégration de trois grands domaines de valeurs (valeurs biophysique, socio-culturelle et monétaire) (Martín-López et al., 2014). Elle a également été enrichie par l'intégration de facteurs de changements directs et indirects, notamment issus de la gouvernance et des prises de décisions, ainsi qu'il a été fait dans le cadre de l'Étude de l'Économie des Écosystèmes et de la Biodiversité (TEEB pour *The Economics of Ecosystems and Biodiversity*). Initiative globale visant à intégrer les valeurs de la biodiversité et des SE dans le processus de prise de décision, elle définit les SE comme « **les contributions directes et indirectes des écosystèmes au bien-être humain** », assurées par les fonctions écologiques (TEEB, 2010). La préoccupation pour la biodiversité et les SE a donné lieu à la création de la Plateforme Internationale pour la Biodiversité et les Services Écosystémiques (IPBES) qui désigne les SE comme les « **Bénéfices de la Nature aux humains** » et ce de l'échelle de l'individu à celle de la société (Díaz et al., 2015). Ces *bénéfices* regroupent les biens et les services fournis par les écosystèmes. Ce cadre conceptuel ne mentionne pas les fonctions écologiques et lie directement la biodiversité et les écosystèmes aux SE qui assurent le lien avec le bien-être humain. Il inclut également les institutions et les facteurs de changements. Ce cadre s'applique à toutes les échelles spatiales (locale, régionale et globale). Dans la continuité du MEA et du TEEB, le MAES (*Mapping and Assessment of Ecosystems and their Services*) s'est formé au niveau de l'Union Européenne dans le cadre de l'action 5 de la Stratégie pour la Biodiversité à l'horizon 2020. Son objectif est l'évaluation et la cartographie de l'état de des écosystèmes et des SE des pays de l'Union Européenne. Son cadre conceptuel, s'inscrivant dans la structure en cascade, accorde une place centrale à la biodiversité qui, par ses différentes composantes, assure l'existence des fonctions écologiques qui fournissent les SE à la société (Maes et al., 2013).

**L'Évaluation Française des Écosystèmes et des Services Écosystémiques (EFESE)** correspond à l'engagement de la France auprès de l'Union Européenne pour le respect de la Stratégie européenne pour la Biodiversité mais aussi à l'échelle internationale pour la Convention pour la Biodiversité. L'EFESE a pour objectif de contribuer tant au MAES qu'à l'IPBES. Son cadre conceptuel reprend la vision de cascade de services, tout en y intégrant des boucles de rétroactions positives et négatives résultant des choix de gestion. Le lien entre les deux systèmes – écosystème et socio-système – est assuré par les biens et les services écosystémiques (EFESE, 2017). Les SE y sont définis comme **les avantages retirés par l'Homme de son utilisation actuelle ou future de diverses fonctions des écosystèmes, tout en garantissant le maintien de ces avantages dans la durée**. Les SE étant interdépendants, ils sont souvent considérés en **bouquets**, *i.e.* un groupe de SE régulièrement observés ensemble (Raudsepp-Hearne et al., 2010). Cette thèse se place dans le cadre de cette définition.

Depuis le choix du cadre conceptuel de cette thèse, le cadre de l'IPBES a évolué avec la substitution des SE par les « **Contributions de la Nature aux Hommes** » (NCP, pour *Nature Contribution to People*) (Díaz et al., 2018). Contrairement aux cadres sur les SE, les NCP prennent en compte les contributions négatives des écosystèmes (ou « dis-services ») (Campagne et al., 2018 ; Zhang et al., 2007). Les NCP intègrent davantage les sciences sociales que les cadres conceptuels antérieurs, notamment en incluant un large panel de visions des relations Hommes-Nature dont les visions locales en plus de la vision « scientifique ».

La multiplicité des définitions et des termes ainsi que des manquements conceptuels (tels que les « dis-services ») sont à l'origine d'une mise en garde contre les conséquences possibles des différences de définitions lors de l'évaluation de SE et de la comparaison entre études (Lamarque et al., 2011). Les SE, en plus de leurs nombreuses définitions, peuvent être considérés selon trois facettes.

### **1.1.1.3. Les trois facettes des SE**

Un SE peut être considéré de trois manières. Tout d'abord, il peut être défini comme son offre potentielle, *i.e.* la capacité d'un écosystème à le fournir. Un SE est aussi déterminé par sa demande sociétale, *i.e.* la quantité souhaitée/qui sera consommée par la société humaine. Enfin, le flux de SE est caractérisé par la relation entre les deux éléments précédents. Il s'agit de la quantité de SE réellement reçue/consommée par la société (Burkhard et al., 2014 ; Schröter et al., 2014 ; Villamagna et al., 2013). Ces trois facettes ont été incluses dans le cadre conceptuel de ce travail de thèse (**Figure 1.1**). La capacité d'un écosystème à fournir un SE est spécifique pour un site donné à un temps donné. Cette capacité est dynamique et varie selon des facteurs de changements d'origine naturelle et anthropique. De même, la demande sociétale pour un service peut varier au cours du temps. La variation simultanée de la capacité à fournir le SE et de la demande sociétale pour ce SE peut résulter en leur inadéquation, pouvant interrompre le flux de SE (Burkhard et al., 2014 ; Villamagna et al., 2013). Par exemple, dans le cadre de la modélisation du SE de pollinisation en Europe, la demande a été modélisée par le degré de dépendance des cultures par rapport à la pollinisation animale. La capacité de l'écosystème à fournir ce SE de pollinisation a été représentée par les habitats potentiels pour des abeilles sauvages et leur probabilité de visite des parcelles de cultures dépendantes de la pollinisation animale. La comparaison des deux cartes obtenues a permis d'identifier les régions d'Europe où la pollinisation fournie par l'écosystème est insuffisante pour les cultures dépendantes de la pollinisation animale (Schulp et al., 2014). **Ce travail de thèse s'est focalisé sur la capacité des écosystèmes à fournir deux SE – le SE de pollinisation et de régulation du climat global – me conduisant à me concentrer sur les caractéristiques de l'écosystème à l'origine de cette capacité.**

### **1.1.2. Les catégories de SE et fonctions écologiques**

#### **1.1.2.1. Catégorisation des SE**

La classification des SE a évolué au cours du temps. Trois catégories principales sont communes à plusieurs cadres conceptuels : les SE d'approvisionnement, de régulation et culturels (Díaz et al., 2015 ; EFES, 2017 ; Maes et al., 2016 ; MEA, 2005 ; TEEB, 2010) qui incluent les 17 grands SE distingués par Costanza et al. (1997) (**Figure 1.1**). Les *SE d'approvisionnement* correspondent à la production de fibres, de nourriture, de fourrage, de combustible mais aussi à la fourniture d'eau potable par les écosystèmes. Les *SE de régulation* désignent la capacité des écosystèmes à moduler les phénomènes naturels et à protéger la société des événements catastrophiques. Il peut s'agir de la purification de l'air et de l'eau, la régulation des flux d'eau ou les SE de régulation biologique (pollinisation, lutte biologique contre les ravageurs de culture). Les *SE culturels* correspondent aux expériences de récréation, de beauté scénique, d'éducation, etc. procurées par les écosystèmes. Les SE de support, une quatrième catégorie de SE présente dans le MEA (2005), ont été exclus de nombreuses classifications ultérieures. En effet, cette catégorie désignait les processus écologiques assurant la fourniture des trois autres catégories de SE tels que les cycles de nutriments ou la production primaire. Or, ces éléments peuvent être assimilés aux fonctions écologiques qui permettent la fourniture des SE (EFES, 2017). Les SE de support ne sont donc plus pris en compte,

entre autres pour éviter d'éventuels « double-comptages » lors de l'estimation de plusieurs SE en parallèle (Costanza et al., 2017). La classification de SE considérée par la première version de l'IPBES est la Classification Commune Internationale des Services Écosystémiques (CICES v4 (Haines-Young and Potschin, 2013)), également adoptée par l'EFESE. Elle distingue les biens écosystémiques (souvent référés en tant que services d'approvisionnement), les SE culturels et les SE de régulation (EFESE, 2017). Ces derniers sont au cœur de ce travail (**Figure 1.1**).

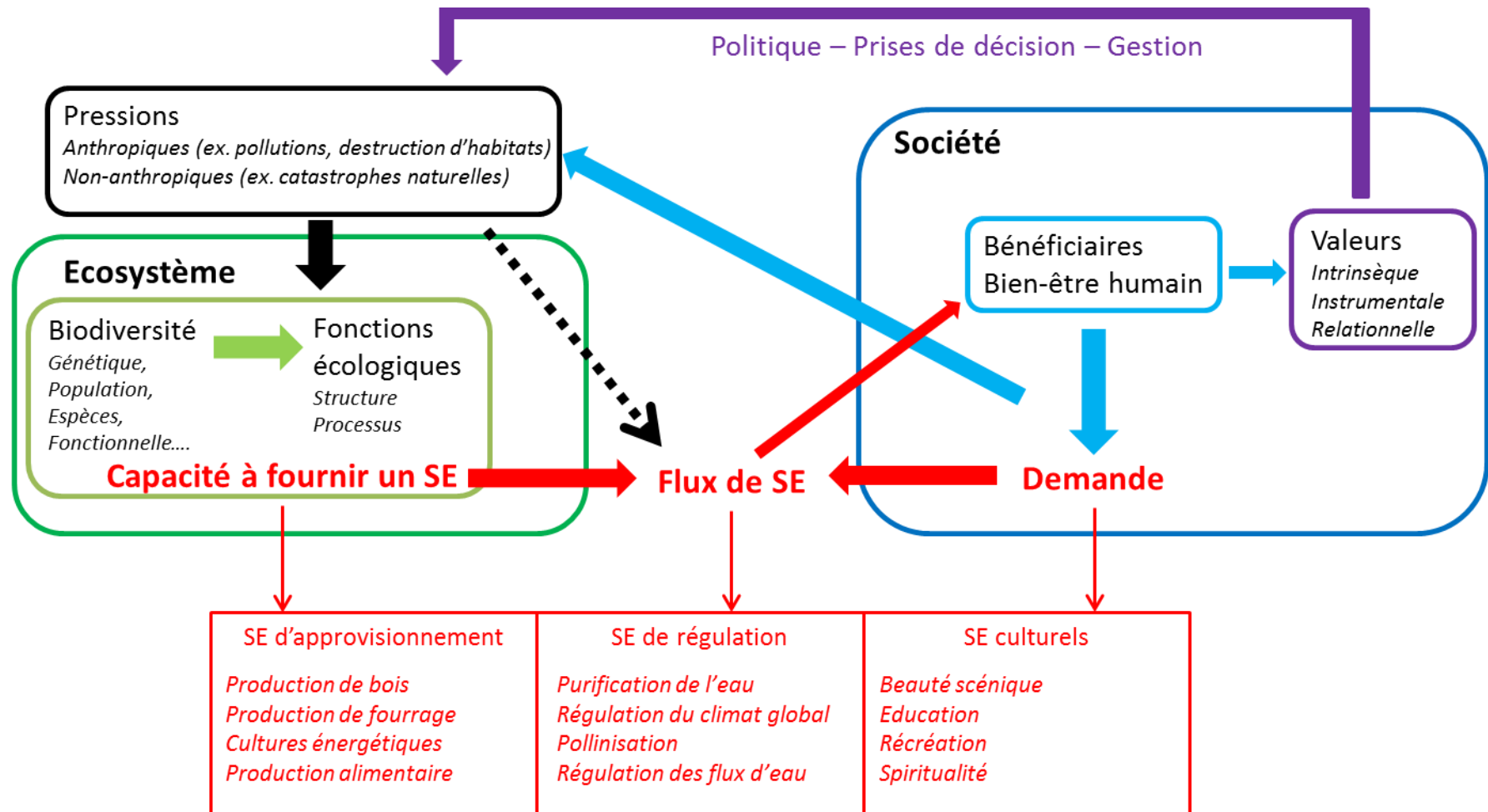
### ***1.1.2.2. Les fonctions écologiques et la biodiversité sous-tendent les SE***

Dans le cadre de la cascade de Haines-Young and Potschin (2010) les propriétés et les processus des écosystèmes assurent le bon fonctionnement des écosystèmes – et donc des fonctions écologiques – qui permettent la fourniture de SE aux sociétés humaines.

Dans le cadre de l'EFESE (2017), les **fonctions écologiques** désignent des phénomènes propres à l'écosystème qui résultent de la combinaison de l'état des écosystèmes, des structures et des processus écologiques et qui se déroulent avec ou sans la présence de l'Homme. Les fonctions écologiques constituent la dynamique qui assure le maintien de l'état écologique, physique et chimique des milieux et peut soutenir la production des biens et services écosystémiques

Les relations entre les fonctions écologiques et les SE ne sont pas des relations uniques : si une fonction écologique peut participer à la fourniture de plusieurs SE, un même SE peut être fourni par un ensemble de fonctions écologiques (voir la Figure 2.8 dans EFESE (2017)) (**Tableau 1.1**). C'est par exemple le cas des propriétés inhérentes et gérables du sol qui sous-tendent plusieurs SE alors que chaque SE nécessitent l'implication de plusieurs de ces propriétés (Dominati et al., 2010, 2014).

Dans le cadre de l'EFESE (2017), les SE ne sont pas estimés individuellement mais **en bouquets** car, quand ils dépendent de fonctions écologiques communes, ils sont interdépendants. Les relations entre SE d'un bouquet peuvent être positives, on parle alors de synergies ; ou négatives, il s'agit alors de compromis. L'émergence de ces bouquets de SE peut être liée soit au partage de facteurs de changements – *i.e.* plusieurs SE répondant à une même force externe – soit à des interactions directes entre SE, ce qui peut impliquer des fonctions communes. Lors de l'identification des bouquets, il est important de rendre compte des dimensions spatio-temporelles, avec des relations entre SE d'un bouquet pouvant varier dans le temps et dans l'espace (Renard et al., 2015), et avec l'échelle (Lavorel et al., 2017b).



**Figure 1.1 :** Cadre conceptuel des services écosystémiques (SE) considéré dans ce travail de thèse (d'après EFSE (2017), Haines-Young and Potschin (2010), Schröter et al. (2014) et Villamagna et al. (2013)). Le vert correspond aux éléments de l'écosystème ; le bleu aux éléments du socio-système ; le rouge aux services écosystémiques ; le violet aux valeurs des SE et les décisions/actions sur les écosystèmes qui en découlent ; le noir aux pressions s'exerçant sur l'écosystème et le flux de SE.



La biodiversité est sous-jacente aux processus et aux structures écologiques qui régulent les fonctions écologiques soutenant les SE (Mace et al., 2012 ; Maes et al., 2013 ; TEEB, 2010). Différents niveaux de biodiversité (spécifique, fonctionnelle et des communautés) ont été reliés aux SE (Harrison et al., 2014). Les recherches des vingt dernières années ont mis en évidence des relations positives entre des paramètres de la diversité spécifique et les SE, que ce soit l'abondance ou la richesse spécifique. Ainsi l'abondance (par ex. Connelly et al. (2015)) et la richesse spécifique (par ex. Mallinger and Gratton (2015) et Rogers et al. (2014)) des abeilles sauvages contribuent au SE de pollinisation. L'abondance des populations d'ennemis naturels favorise le service de lutte contre les ravageurs de culture (par ex. Balzan (2017) ; Tschumi et al. (2016)). De même, la richesse spécifique a un impact positif sur le stockage de carbone dans la biomasse de forêts néo-tropicales (Poorter et al., 2015). Des attributs du niveau des communautés de la biodiversité bénéficient également aux SE. Par exemple, la diversité du paysage promeut le SE de beauté scénique dans les paysages de montagne (Schirpke et al., 2013). La surface de certains habitats intervient dans la fourniture de certains SE. Ainsi, la surface de forêt participe au contrôle du ruissellement et donc à la régulation des flux d'eau (Farley et al., 2005). Les attributs du niveau fonctionnel de la biodiversité jouent également un rôle dans la fourniture des SE (Harrison et al., 2014). La diversité fonctionnelle des abeilles favorise de meilleures récoltes de pommes (Martins et al., 2015). La diversité fonctionnelle des plantes et leurs traits fonctionnels ont été proposés plusieurs fois pour l'estimation des SE (Bello et al., 2010 ; Díaz et al., 2007 ; Lavorel, 2013 ; Lavorel et al., 2011). Par exemple, la hauteur végétative des prairies alpines a un effet positif sur le SE de production de fourrage (Grigulis et al., 2013). Cependant, les relations entre les attributs de la biodiversité et la fourniture de SE peuvent être négatives (Balvanera et al., 2006 ; Harrison et al., 2014). Par exemple, l'augmentation de la surface forestière (attribut au niveau de la communauté) réduit la fourniture en eau douce, à cause d'une augmentation de sa consommation par la végétation (Sun et al., 2006). La surface spécifique foliaire (attribut au niveau fonctionnel) a un effet négatif sur le stock de carbone organique du sol (et donc sur le SE de régulation du climat global estimé par les stocks de carbone) (Grigulis et al., 2013). La richesse spécifique de proies potentielles (attribut au niveau de l'espèce) peut limiter le service de régulation de lutte biologique contre les ravageurs dans le cas où les prédateurs préfèrent des proies de meilleure qualité aux ravageurs (Oelbermann and Scheu, 2009). Dans certains cas, les relations entre les attributs de la biodiversité et la fourniture de SE ne sont pas bien définies (Harrison et al., 2014). Ainsi, l'abondance de l'abeille domestique (attribut au niveau spécifique) a été rapportée comme pouvant avoir un effet positif (Rogers et al., 2014) ou ne pas avoir d'effet (Mallinger and Gratton, 2015) sur le service de pollinisation. La diversité de ces relations entre les différents niveaux de la biodiversité et la fourniture de SE confirme la complexité de leur relation (Mace et al., 2012 ; TEEB, 2010).

## 1.2. Les SE dans la pratique : applications, indicateurs et incertitudes

### 1.2.1. Intégration des SE dans les études d'impact, la gestion et la prise de décision

Le concept de SE a pour objectif de participer à la prise de conscience de leurs valeurs et d'assurer leur maintien pour une utilisation durable des écosystèmes. Ceci passe en théorie par leur intégration dans les prises de décision, notamment de **gestion et pour l'aménagement des territoires**. Cependant il s'avère que l'évaluation des SE reste souvent au stade « théorique » et n'est pas mise en pratique malgré la nécessité de leur intégration dans les prises de décision (Daily et al., 2009 ; Laurans et al., 2013), dans les institutions (Diehl et al., 2016), ou dans la planification et la gestion territoriale (Albert et al., 2016). En effet, les difficultés et les défis de leur intégration ont été

mis en avant (Turkelboom et al., 2018), avec les problèmes posés notamment par les nombreuses définitions et les manques de standards (Polasky et al., 2015). Pour répondre à cette demande d'aide pour l'intégration des SE dans les évaluations environnementales, une démarche comprendrait conceptuellement quatre étapes : (i) la définition du contexte des SE (par exemple par leur cartographie, en prenant en compte le choix des échelles et des indicateurs) ; (ii) l'identification des SE à prioriser ; (iii) l'identification des situations alternatives selon différents plans de gestion et de leurs impacts sur les SE et (iv) le suivi des SE au cours du temps (Geneletti, 2011, 2015). Les SE ont, de fait, déjà été intégrés dans la prise de décision sur l'utilisation des terres (Goldstein et al., 2012), les processus de construction d'infrastructures routières (Mandle et al., 2016) et la restauration écologique (Lü et al., 2012). Ils ont été utilisés dans le cadre de la planification environnementale (Rozas-Vásquez et al., 2018), urbaine (Bellamy et al., 2017 ; Davis et al., 2017) et régionale (Tammi et al., 2017).

### 1.2.2. Intégration dans le cadre légal

A l'international, les SE sont étudiés et évalués à différentes échelles et dans différentes régions par l'IPBES, dans le but de fournir des informations pertinentes aux preneurs de décision (<https://www.ipbes.net/>). Les SE sont étudiés dans l'Union Européenne par le programme MAES qui a développé des indicateurs pour l'estimation et la cartographie de SE dans le cadre de la Stratégie pour la Biodiversité à l'horizon 2020 (Maes et al. 2016). En France, la prise en compte des SE est entrée dans le cadre légal avec leur apparition dans le texte de la loi pour la reconquête de la biodiversité, de la nature et des paysages (session de deuxième lecture au Sénat le 12/05/2016). Ils y sont présentés au même niveau que la biodiversité et par conséquent à la même obligation de les maintenir/conservier/restaurer (section 3, sous-section 1, Art. L 412-3.d bis). Ils pourraient être intégrés dans les études d'impact environnemental et ainsi inclus dans la séquence « Éviter, Réduire, Compenser » (ERC). **C'est dans ce contexte d'entrée des SE dans le cadre légal que s'est construit un projet entre le Laboratoire d'Ecologie Alpine (LECA – CNRS) et le bureau d'études EGIS Environnement.**

Pour qu'une telle intégration devienne possible, il est nécessaire de mettre au point des protocoles de terrain rapides, fiables et répétables afin d'estimer les SE avec un degré de précision approprié. La boîte à outils TESSA a été développée par un ensemble de groupes de scientifiques (Anglia Ruskin University, Birdlife International, Cambridge University, Royal Society for the Protection of Birds, Birdlife International, Tropical Biology Association, Unep, WCMC) pour les professionnels de la conservation, les gestionnaires de ressources naturelles, les aménageurs, les organisations de développement ou le secteur privé. Si elle offre une série d'indicateurs visant à l'estimation biophysique de certains SE, elle ne mentionne que peu les incertitudes liées à ces protocoles et peut nécessiter une mobilisation importante de données et/ou de main d'œuvre (Peh et al., 2013, 2017).

**Ce travail de thèse vise à mettre au point des protocoles de terrain d'estimation de deux SE de régulation – le SE de pollinisation et de régulation du climat global – pour des écosystèmes terrestres tempérés. Afin de développer de tels protocoles, il est important de prendre en compte la pluralité des définitions, des indicateurs et des protocoles associés.**

## Introduction générale

**Tableau 1.1 :** Exemples de correspondances entre sept SE de régulation et les fonctions écologiques permettant leur fourniture. Plusieurs fonctions écologiques assurent un même SE et une même fonction écologique participe à la fourniture de plusieurs SE (fonctions écologiques en couleurs).

Services écosystémiques	Fonctions écologiques
<b>Régulation du climat global</b>	Échanges gazeux végétation-atmosphère Apports de matière organique vers les sols Décomposition de la matière organique dans les sols <b>Immobilisation de la matière organique</b> Stockage du C dans la biomasse végétale pérenne (en particulier le bois vivant et mort) Propriété de surface (albédo, rugosité)
<b>Purification et maintien de la qualité de l'air</b>	Échanges gazeux végétation-atmosphère Piégeage des particules (par les végétaux (espèces/structure feuillage/tige, morphologie des feuilles, localisation des arbres))
<b>Purification et maintien de la qualité de l'eau</b>	Cycle N (azote) : - <b>Minéralisation de l'azote organique/Immobilisation</b> - Absorption $\text{NH}_4^+$ et $\text{NO}_3^-$ par les plantes - Piégeage de $\text{NH}_4^+$ dans les argiles des sols - <b>Nitrification/Dénitrification</b> - Volatilisation de $\text{NH}_3$ et N
	Cycle P (phosphore) : - Minéralisation du P organique /immobilisation - Piégeage par adsorption sur le fer et l'aluminium des sols et les sédiments - Absorption par végétation aquatique et ripisylve - <b>Précipitation/Dissolution</b>
	Biodégradation des xénobiotiques (par faune, flore, champignons) Séquestration des xénobiotiques (par sédiments, plantes, etc.)
	Rétention des pathogènes
	Piégeage des particules ou d'autres polluants dans les sédiments Piégeage des particules ou d'autres polluants par la végétation Accumulation des polluants par les organismes
<b>Régulation des cycles hydrologiques</b> (écrêtement des crues, soutien d'étiage)	Transpiration par les couverts végétaux Rétention de l'eau dans les sols par la matière organique et les argiles Rétention de l'eau puis restitution étalée dans le temps par les plantes (rôle tampon des milieux humides) Interception des flux latéraux par la végétation (pour les écoulements de surface) Infiltration par : - bioturbation/creusage des vers de terre et des insectes (construction et maintien de la porosité du sol) - flux préférentiels dans les espaces creusés par les racines jusqu'aux aquifères Rugosité de surface (structures biogéniques de la micro-faune du sol)
<b>Maintien de la qualité des sols</b> (dont la fertilité)	Approvisionnement des sols en matière organique Décomposition/minéralisation de la matière organique dans les sols
	Recyclage des éléments nutritifs, dont N et P : - <b>Nitrification/Dénitrification</b> - Fixation de l'azote atmosphérique - <b>Minéralisation/Immobilisation</b> - <b>Précipitation/Dissolution</b> - Adsorption/Désorption par le complexe argilo-humique des sols
	Formation de la structure des sols : - Formation de tunnels et fouissage/creusage (racines, hyphes, vers de terres, insectes, mammifères ( <i>i.e.</i> tous les ingénieurs des écosystèmes)) - Formation de bio-structures en surface (turricules, taupinières, etc.) (ingénieurs des écosystèmes) - Synthèse de polysaccharides et autres substances agrégantes (bactéries, champignons) - <b>Accumulation de matière organique</b> - Rétention du sol par les racines (dépend de la concentration en carbone organique du sol, de la diversité des plantes (tailles, espèces, traits fonctionnels), de la composition du sol) - Transport de particules (ingénieurs des écosystèmes)
	Absorption d'eau par les racines
<b>Régulation des parasites/ravageurs</b>	Interactions biotiques : prédation-parasitisme-compétition <b>Disponibilité de l'écosystème en habitats et en ressources alimentaires pour les prédateurs</b>
<b>Pollinisation</b>	Transfert et dispersion du pollen <b>Disponibilité de l'écosystème en habitats et en ressources alimentaires pour les pollinisateurs</b>

### 1.2.3. Les indicateurs

Les indicateurs ont une multiplicité de définitions parfois exclusives l'une de l'autre. Il est possible de distinguer d'une part les composantes écologiques et les mesures ; d'autre part les indicateurs descriptifs et normatifs, ce qui donne quatre sortes d'indicateurs possibles dont il est essentiel de vérifier la validité, la justesse et la légitimité. Une définition globale peut être formulée : « *Un indicateur en écologie et en planification environnementale est une composante ou une mesure d'un phénomène pertinent du point de vue environnemental, utilisé pour décrire ou évaluer des conditions environnementales, des changements ou pour fixer des objectifs environnementaux. Les phénomènes environnementaux pertinents sont les pressions, les états et les réponses tels que définis par l'OCDE (2003).* » (Heink and Kowarik, 2010). Selon cette définition, les SE peuvent être interprétés comme des indicateurs écologiques étant donné qu'ils évaluent des phénomènes environnementaux donnant des informations sur l'état de l'écosystème (Müller and Burkhard, 2012). Ces phénomènes s'inscrivent dans le cadre conceptuel développé par l'Agence Européenne de l'Environnement (EEA) : le DPSIR (*Drivers, Pressures, State, Impacts, Responses*, soit Forces motrices, Pressions, Etats, Impacts, Réponses en français) qui a pour vocation de décrire les relations entre les systèmes naturel et humain (EEA, 1999). Le cadre DPSIR permet de décrire les liens entre les causes et les conséquences de problèmes environnementaux, ainsi que les liens entre les différents éléments qui le composent : les forces motrices, les pressions, les états, les impacts, et les réponses. Des indicateurs existent pour caractériser les différents éléments de ce cadre. Son application a été étendue et adaptée à l'analyse des SE (Rounsevell et al., 2010). **Dans le cadre du développement de protocoles rapides de terrain, de préférence lors d'une visite de terrain unique, il semble pertinent de se focaliser sur la caractérisation de l'état du système, afin, par exemple de pouvoir le comparer à un état alternatif.** Les SE ont en effet été associés à « l'état » du cadre DPSIR (Müller and Burkhard, 2012). L'« état » tel que défini dans le cadre DPSIR et adapté aux SE comprend les éléments assurant la fourniture des SE : d'une part les organismes assurant l'offre (les « fournisseurs de SE ») du SE et d'autre part la demande sociétale pour ces SE (les « bénéficiaires » des SE). Le travail présenté dans cette thèse portant sur **l'estimation biophysique** des SE, nous nous sommes concentrés sur les indicateurs caractérisant les « fournisseurs de SE », dont la nature et la caractérisation dépendent du SE étudié (Rounsevell et al., 2010). Il s'agit d'indicateurs liés à la biodiversité et aux fonctions écologiques sous-tendant les SE. **Dans le cadre de cette thèse, les indicateurs utilisés sont tous descriptifs et correspondent donc à des mesures de la quantité et/ou la qualité des « fournisseurs » impliqués dans les SE étudiés.**

Sept critères de pertinence pour les indicateurs de la biodiversité et des SE s'inscrivant dans le cadre DPSIR ont été mis en avant (Feld et al., 2010). Il s'agit de : (i) définir le but de l'indicateur ; (ii) choisir le niveau approprié du cadre DPSIR (pour nous l'état, comme vu au paragraphe précédent) ; (iii) expliciter si l'indicateur concerne la biodiversité ou les SE, dans notre cas cela dépendra du SE considéré, puisque pour certains SE la caractérisation des « fournisseurs » de SE revient à caractériser la biodiversité (SE de pollinisation par exemple) ; (iv) préciser l'échelle spatiale de l'indicateur et s'il serait adaptable à une autre échelle, dans le cadre de cette thèse il s'agit d'indicateurs à une échelle locale, l'estimation se faisant au niveau de la parcelle ; (v) établir si des valeurs de références peuvent être définies et si elles existent déjà ; (vi) indiquer si des données et/ou des protocoles d'estimation existent déjà, dans notre cas il s'agit de se baser sur des protocoles existant afin d'en développer un à vocation « standard » ; (vii) indiquer si une estimation par des méthodes de la télédétection est applicable. Une démarche de développement d'indicateurs en sept

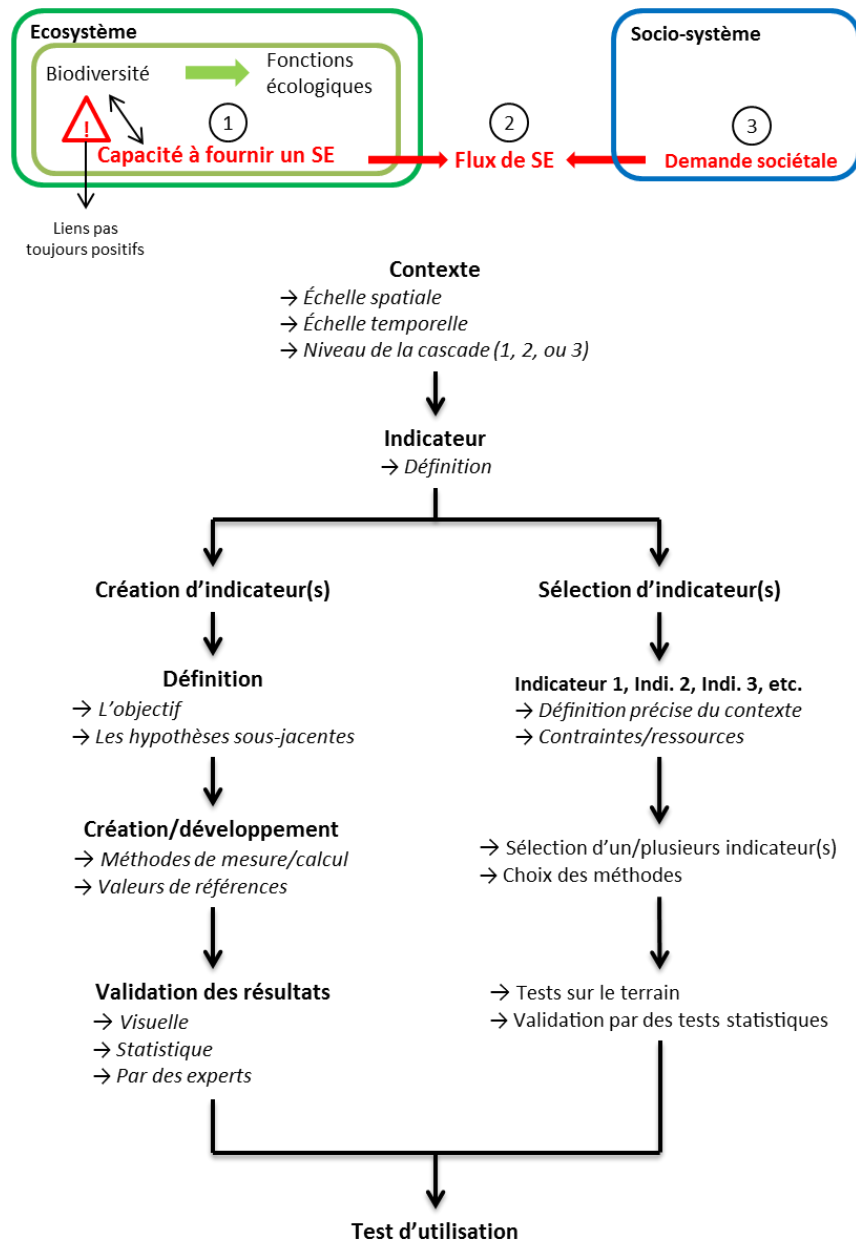
étapes a été proposée (Girardin et al., 1999). Les quatre premières étapes sont incluses dans les critères de pertinence de l'indicateur (*définition* des objectifs de l'étude, *choix des hypothèses* fondamentales sous-jacentes à l'indicateur, *méthode de calcul* de l'indicateur et la détermination des *références/des normes*). Par contre, les trois dernières étapes viennent compléter ces critères par une vérification de la qualité de l'indicateur dans son application. Il s'agit de tests de *sensibilité* (*i.e.* est-ce que l'indicateur change selon les variations d'un paramètre), de *probabilité* (test de fiabilité de l'indicateur pour décrire l'état du système) et d'*utilisation* qui vérifie si l'indicateur est employé dans des buts appliqués. Les tests de sensibilité et de probabilité correspondent à l'étape de validation de l'indicateur. Cette validation se compose d'une *validation conceptuelle*, d'une *validation des résultats* – méthode visuelle, statistique ou avis d'experts – et une *validation de l'utilisation finale* (Bockstaller and Girardin, 2003). Si plusieurs indicateurs existent, le choix doit se baser sur le contexte de l'évaluation – public, enjeux, délimitation spatio-temporelle – mais aussi les contraintes temporelles, techniques, financières. Il doit prendre en compte les unités fonctionnelles et les valeurs de références (Bockstaller, 2013). Ainsi, selon le cadre de l'étude (par exemple un programme dans un organisme de recherche, un suivi assuré par une petite association ou une étude d'impact menée par un bureau d'étude) les indicateurs vont varier car les objectifs et les moyens mis en œuvre sont différents, avec des niveaux de finesse requis différents.

**Ce manuscrit s'articule autour du développement et du choix d'indicateurs de SE pertinents et des protocoles associés en suivant ces étapes : la première partie se construit sur la définition et le choix précis des indicateurs, qui sont testés sur le terrain avec une validation statistique dans les seconde et troisième parties. La quatrième partie porte sur l'utilisation des indicateurs dans un cas d'application pratique (Figure 1.2).**

Il n'existe pas de consensus sur les indicateurs d'estimation de SE dans des études écologiques à l'échelle locale – *i.e.* l'échelle de la parcelle. Même si les indicateurs pour l'estimation des SE sont reliés à des attributs des différents niveaux de la biodiversité (spécifique, fonctionnelle et des communautés), les indicateurs du niveau de l'espèce prédominant (Harrison et al., 2014). En effet, dans les études en écologie, la biodiversité est souvent assimilée à la richesse spécifique en négligeant ses autres niveaux (génétique, fonctionnel, etc.) et les indicateurs de SE se rapportent essentiellement aux SE de régulation et aux fonctions écologiques (Cardinale et al., 2012 ; Feld et al., 2009 ; Harrison et al., 2014). Cependant, les indicateurs de SE évoluent, et de plus en plus d'études basent leurs estimations sur des indicateurs reliés à la diversité fonctionnelle qui soutient les propriétés des écosystèmes responsables de la fourniture des SE (Bello et al., 2010 ; Díaz et al., 2007 ; Lavorel, 2013). De plus, les listes d'indicateurs élaborées par les groupes tels que le MEA et le MAES comprennent essentiellement des indicateurs adaptés à des évaluations à des échelles régionales, nationales, continentales ou globales (Layke et al., 2012 ; Maes et al., 2016). Étant par exemple issus de bases de données à l'échelle nationale ou nécessitant des données à l'échelle régionale et ne reposant donc pas nécessairement sur les liens entre la biodiversité et la fourniture de SE, ces indicateurs ne sont pas forcément adaptables à une utilisation à une échelle locale. De même, de nombreux indicateurs et méthodes de cartographie des SE prennent généralement peu en compte les processus écologiques assurant la fourniture des SE, et reposent sur des indicateurs simplifiés basés sur la couverture des sols (Lavorel et al., 2017a). Cependant, des méthodes de modélisation de la fourniture de SE plus complexes, tels que des modèles basés sur l'utilisation de traits fonctionnels ou sur l'inclusion de processus à grandes échelles, incorporent les processus écologiques (soutenus

## Introduction générale

par la biodiversité). Des pistes d'amélioration de la qualité et de la pertinence des indicateurs des SE porteraient sur une meilleure explicitation des liens entre l'indicateur et l'élément estimé, ce qui passe par une meilleure compréhension des relations de cause à effet entre l'indicateur et l'élément observé. Afin de faciliter leur compréhension et leur utilisation, la transparence sur le développement des indicateurs est nécessaire. Un point essentiel est l'évaluation des incertitudes associées aux indicateurs afin de fournir une idée de la fiabilité de l'estimation faite, bien que le niveau d'incertitude « acceptable » soit susceptible de varier d'une étude à l'autre (Müller and Burkhard, 2012).



**Figure 1.2 :** Cadre de développement ou de choix d'indicateurs pour l'estimation de SE, en prenant en considération le niveau de l'estimation dans la cascade.

### 1.2.4. Les incertitudes

Les incertitudes en écologie peuvent être **d'origine épistémique** – associées à la connaissance de l'état d'un système – et **d'origine linguistique** – donc dues au caractère sous-spécifique, ambigu, vague, et dépendant du contexte du langage scientifique et quotidien (Regan et al., 2002). Ces deux catégories d'incertitudes se retrouvent lors du développement et lors de l'application d'un protocole. Il est également possible d'adopter une terminologie appliquée en modélisation écologique. Dans ce cadre, les incertitudes lors d'une évaluation peuvent être des incertitudes conceptuelles, méthodologiques et de mesure. Les **incertitudes conceptuelles** proviennent d'erreurs linguistiques (*dépendance au contexte, sous-spécificité, ambiguïté, indétermination des termes théoriques*) et épistémiques (*incertitude de modèle*), les **incertitudes méthodologiques** sont également d'origine épistémique (*incertitude de modèle*), ainsi que les **incertitudes de mesure** (*incertitude de mesure, erreur systématique*) (Figure 1.3). Cependant, cette classification des incertitudes ne prend pas en compte la variation naturelle et le caractère intrinsèque aléatoire de certains systèmes (Regan et al., 2002). Les incertitudes méthodologiques et de mesures peuvent s'estimer selon trois paramètres : **le biais, la précision et la justesse**, chacun pouvant être quantifié par des mesures normalisées ou non (Walther and Moore, 2005). Le biais désigne une différence entre la valeur estimée et la « vraie » valeur qui est déviée toujours dans le même sens (par exemple un protocole qui sur-/sous-estimerait toujours une mesure). La précision est le degré de concordance/la distance entre plusieurs estimations faites par un même protocole. La justesse correspond à la prise en compte des deux premiers éléments : un protocole va être juste si les estimations sont proches les unes des autres (précision) mais aussi centrées autour de la « vraie » valeur (biais).

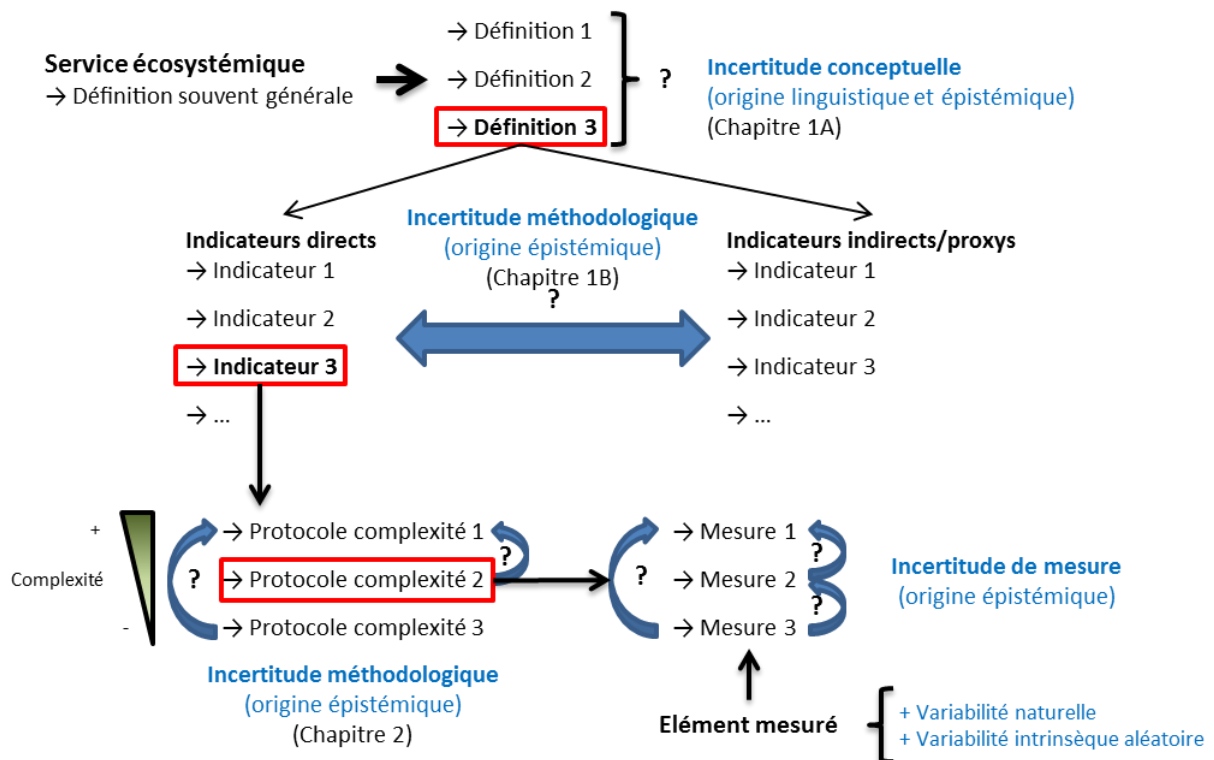


Figure 1.3 : Localisation des différentes incertitudes le long de la mise au point/de la sélection d'indicateurs en vue d'estimer un service écosystémique.

Les incertitudes sont présentes dans les décisions de gestion basées sur les résultats de modélisation environnementale où les incertitudes se caractérisent par leur localisation – dans le contexte, le modèle, les données entrantes, les paramètres ou les résultats du modèle, leur niveau – de l’incertitude statistique à l’ignorance totale, ainsi que leur nature – l’imperfection de la connaissance ou la variabilité naturelle du système étudié (Walker et al., 2003). Si les incertitudes de données, de modèles, de projection et d’évaluation sont abordées de plus en plus fréquemment dans les approches scientifiques, leur prise en compte dans la planification territoriale n’est pas commune (Neuendorf et al., 2018).

Dans le domaine encore récent des SE, les incertitudes associées à leur estimation ne sont pas négligeables, que ce soit au niveau de leur estimation biophysique ou de leur évaluation économique (Johnson et al., 2012). Les incertitudes associées à l’estimation des SE sont ignorées alors que leur cartographie apporte des éléments clés pouvant influencer les preneurs de décision (Grêt-Regamey et al., 2013). L’incertitude dans la cartographie des SE peut venir de différences au niveau des définitions d’indicateurs, du niveau de compréhension des processus, de l’objectif, des sources de données et de la méthodologie mais aussi de la propagation d’incertitudes des cartographies de couvert/d’utilisation des sols à celles des SE (Schulp et al., 2014 ; Schulp and Alkemade, 2011). De plus, le manque de données ne permet souvent pas la validation des cartes et empêche donc une mesure de leur qualité (Schulp et al., 2014). Une étude récente met en avant sept défis liés à l’estimation des incertitudes dans les études sur les SE et qui expliquent leur rare prise en compte (Hamel and Bryant, 2017). Une partie des défis porte sur la faisabilité technique de ces estimations, entre autres : peu de guidage sur la démarche à suivre pour l’évaluation des incertitudes ; il s’agit d’une démarche chronophage et complexe ; la dimension spatiale des données rend l’estimation des incertitudes compliquée et difficile à communiquer. La seconde partie des défis porte sur la valeur des incertitudes : leur mesure n’améliore pas les décisions ; les incertitudes sont perçues différemment par les acteurs et les scientifiques et enfin leur estimation n’est pas nécessaire pour de la modélisation exploratoire ou basée sur des indices.

**Les incertitudes sont donc peu prises en compte et encore assez méconnues dans le domaine des SE. Dans ce travail portant sur l’élaboration de protocoles de terrain d’estimation de SE, différentes incertitudes sont abordées. Dans le premier chapitre, sont traitées les incertitudes conceptuelles de la définition de service de pollinisation liées à des incertitudes linguistiques et aux incompréhensions du système complexe étudié, et les incertitudes méthodologiques liées au choix d’indicateurs directs ou indirects. Le second chapitre aborde les incertitudes méthodologiques liées à une simplification de protocole (Figure 1.3).**

### 1.3. Deux services écosystémiques sous les feux de la rampe

Dans ce travail de thèse, nous avons choisi d’étudier deux SE de régulation importants dans le contexte actuel d’anthropisation des écosystèmes et de changement climatique. Le SE de pollinisation participe tant à la production alimentaire mondiale qu’au maintien de la biodiversité des plantes à fleurs. Assuré par des agents mobiles, il est souvent estimé par la capacité de l’écosystème à le fournir. Le SE de régulation du climat global par le stockage de carbone participe à l’atténuation des changements climatiques dus aux émissions anthropiques de gaz à effets de serre. Il est assuré



par la végétation et le sol qui, par la photosynthèse et l'activité des micro-organismes du sol, séquestrent le carbone atmosphérique.

### 1.3.1. Le service de pollinisation

Le service de pollinisation est soutenu par la fonction écologique qui correspond au transfert de pollen des étamines d'une fleur au pistil de la fleur fécondée. Cette fonction écologique est assurée par des « organismes fournisseurs de SE » (Luck et al., 2009). Pour leur survie, les pollinisateurs ont besoin de ressources d'alimentation et de nidification. Mobiles, ils dépendent des ressources disponibles localement mais aussi dans le paysage, à des distances qui vont dépendre de leur capacité de mouvement (Kremen et al., 2007). L'étude du SE de pollinisation nécessite donc de prendre en compte les communautés de pollinisateurs et la disponibilité et la localisation dans le paysage des ressources/habitats qui leur sont favorables.

#### 1.3.1.1. Des multiples enjeux du service de pollinisation

Le service de pollinisation est un SE de régulation au cœur de nombreux enjeux (**Figure 1.4**). Tout d'abord, avec la forte augmentation de la population humaine mondiale, la demande alimentaire est en hausse, mettant en exergue le besoin grandissant de production de cultures, dont de nombreuses dépendent de la pollinisation par les animaux pour leur reproduction. Quarante-trois plantes produisant des fruits, des graines ou des légumes pour la consommation humaine dépendent à plus de 40 % de la pollinisation animale (Klein et al., 2007). En effet, la pollinisation par les animaux – *i.e.* la zoogamie – joue un rôle central dans la production agricole humaine, avec les cultures dépendantes des animaux représentant entre 5 et 8 % de la production agricole mondiale (IPBES, 2016). Le service de pollinisation a donc des enjeux économiques mondiaux majeurs vu qu'il représentait entre 235 et 577 milliards de dollars américains de la valeur du marché annuel mondial en 2015 (IPBES, 2016). En France, le SE de pollinisation représentait entre 2,5 et 3 milliards d'euros de valeur marchande de la production agricole destinée à la consommation humaine pour la période 2006-2010 (EFESE, 2016). De plus, le service de pollinisation fourni par les animaux joue un rôle dans la qualité des cultures récoltées pour l'alimentation humaine. Par exemple, dans des cultures de tournesol en Suède, la pollinisation par les insectes favorise des graines 18 % plus lourdes avec une teneur en huile plus élevée, participant ainsi à 20 % de la valeur marchande de la récolte (Bommarco et al., 2012). De la même manière, au Royaume-Uni la pollinisation par les insectes de pommiers des variétés Cox et Gala est essentielle et représente plus de 36,7 millions de livres sterling par an. Elle participe à la quantité mais aussi à la qualité des fruits produits avec des pommes plus grosses, plus lourdes et plus fermes grâce à la pollinisation par les insectes (Garratt et al., 2014). De même, au Brésil, l'installation de nids supplémentaires pour les abeilles pollinisatrices des fruits de la passion a permis une augmentation de la production de fruits mais aussi des fruits 46 % plus lourds et 31 % plus sucrés qu'en l'absence d'aménagement (Junqueira and Augusto, 2017). Par ailleurs, le service de pollinisation est impliqué dans la qualité de la nutrition humaine. En effet, les cultures dépendantes des animaux pour leur pollinisation contiennent des micronutriments essentiels pour la santé humaine, avec des risques plus élevés de carence en vitamine A et en fer dans les régions où les risques de perturbation de la pollinisation sont plus forts (Chaplin-Kramer et al., 2014).

Cependant, les enjeux du service de pollinisation ne sont pas uniquement concentrés au niveau de la production agricole (**Figure 1.4**). Principalement, la pollinisation par les animaux joue un rôle essentiel dans le maintien des écosystèmes et de la diversité des plantes à fleurs. En effet, près de

87,5 % du nombre estimé d'espèces d'Angiospermes sont zoogames (78 % dans les zones tempérées et 94 % dans les zones tropicales (Ollerton et al., 2011)). La pollinisation joue également un rôle dans la pollinisation des bandes enherbées et des prairies, participant au maintien de leur diversité florale, et fournissant ainsi un service par leur qualité esthétique (IPBES, 2016 ; Kütt et al., 2016). La pollinisation et ses agents – plantes et pollinisateurs – portent des valeurs holistiques et socio-culturelles qui font partie des conditions nécessaires à une bonne qualité de vie. Ils jouent par exemple un rôle dans la production (Azeez et al., 2012) et la récolte de miel avec, dans certains cas, les traditions culturelles qui y sont associées, comme dans la région de Karnakata en Inde, où des familles vivant en tribus ont pour occupation professionnelle la chasse au miel (Kumar and Reddy, 2011). La pollinisation est également à l'origine d'inspiration artistique et joue un rôle dans certaines traditions religieuses et spirituelles. Ces dimensions culturelles et immatérielles de la pollinisation reposent notamment sur le savoir local et indigène, mais aussi sur la valeur emblématique de certaines espèces rares de pollinisateurs et de plantes (IPBES, 2016). Ces divers valeurs et enjeux ont été mis en exergue dans le cadre des contributions de la Nature aux Hommes (Díaz et al., 2018) ).

De par ses nombreux enjeux, la pollinisation est un SE qui nécessite une grande attention tant d'un point de vue scientifique qu'au niveau des législations internationales. Cette nécessité est renforcée par le contexte actuel auquel sont confrontés les pollinisateurs.

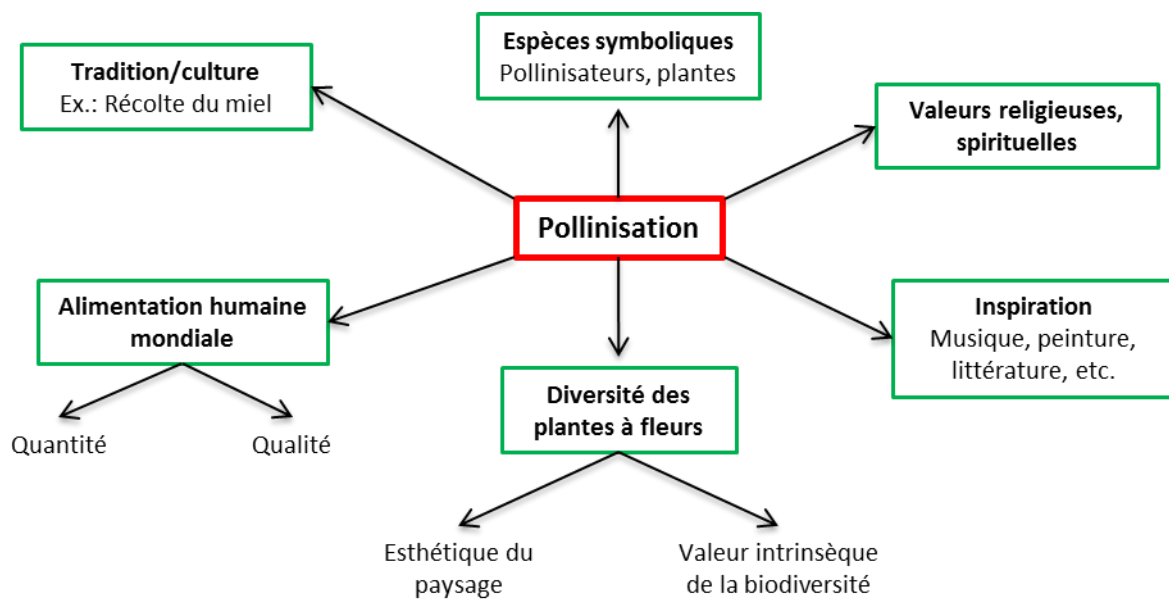


Figure 1.4 : Les nombreux enjeux du service de pollinisation.

### 1.3.1.2. Le service de pollinisation dans monde anthropisé

Les populations d'insectes pollinisateurs ont et continuent de décliner durant les dernières décennies (IPBES, 2016). Ces déclin affectent aussi bien des insectes pollinisateurs gérés que sauvages et ce sur tous les continents (Potts et al., 2016). Par exemple, la modélisation de l'abondance des abeilles sauvages aux Etats-Unis d'Amérique montre une diminution de 23 % en 5 ans entre 2008 et 2013 ; une tendance confirmée par des données de terrain (Koh et al., 2016). La diversité des communautés d'abeilles locales au Royaume-Uni et aux Pays-Bas a décliné entre les périodes pré- et post- 1980 (Biesmeijer et al., 2006).

Ces déclin sont majoritairement dus à des facteurs d'origine anthropique (**Figure 1.5**) (Crenna et al., 2017 ; Potts et al., 2016). D'une part, les pressions anthropiques causent le déclin des communautés de pollinisateurs en détruisant les habitats qui leurs sont favorables en termes de ressources d'alimentation et de nidification. Ces pressions sont principalement des changements d'utilisation des sols et de l'intensité de leur gestion – que ce soit par les pratiques agricoles ou l'expansion urbaine. D'autres pressions menacent la santé des pollinisateurs telles que l'utilisation de pesticides et les cultures d'OGMs (Organismes Génétiquement Modifiés). Les communautés de pollinisateurs peuvent également décliner à cause d'un accès limité aux ressources qui peut être causé par la compétition avec des espèces invasives qui vont limiter leur accès aux ressources ou par le changement climatique.

**Les changements d'utilisation des sols** peuvent conduire à une fragmentation des espaces (semi-)naturels qui servent de ressources alimentaires et de nidification pour les insectes pollinisateurs. La simplification des paysages agricoles, assimilée à une augmentation de la proportion de surfaces agricoles, cause une diminution de l'abondance et de la diversité des abeilles sauvages dans des cultures maraîchères de fraises (Connelly et al., 2015) et de myrtilles (Benjamin et al., 2014) aux Etats-Unis. De même, **l'isolation d'habitats (semi-)naturels** cause des déclin d'insectes pollinisateurs, en plaçant les ressources au-delà de leur capacité de déplacement dans le paysage. L'abondance et la richesse des pollinisateurs décroissent exponentiellement avec l'augmentation de la distance à l'aire naturelle la plus proche. Le déclin de l'abondance est plus rapide que celui de la richesse et les relations sont plus marquées dans les régions tropicales que dans les régions tempérées (Ricketts et al., 2008). Cette relation a été observée initialement dans des caféiers au Costa Rica (Ricketts, 2004) mais également dans des vergers de pamplemousses en Argentine (Chacoff and Aizen, 2006), des plantations subtropicales de mangues au Brésil (Carvalho et al., 2010) et des plantations de longanes et de noix de macadamia en Australie (Blanche et al., 2006). **L'intensification de l'utilisation** des terres agricoles provoque aussi une diminution des populations de pollinisateurs par une destruction et une fragmentation des habitats semi-naturels. Ainsi l'augmentation de la proportion de culture intensive de fruits dans un rayon de 250 m autour de vergers de cerisiers cause la diminution de l'abondance et de la richesse spécifique de pollinisateurs sauvages en Belgique (Eeraerts et al., 2017). De même, **l'urbanisation** a des conséquences néfastes sur les pollinisateurs. En effet, l'abondance et la diversité des bourdons diminuent avec le développement urbain dans l'état du Michigan (Etats-Unis d'Amérique) (Glau et al., 2017). Dans la banlieue de la ville de Paris, les bourdons sont plus nombreux et plus divers lorsque la proportion de surfaces imperméables (zones résidentielles et industrielles, routes et chemins de fer) est faible (Pellissier et al., 2013).

**Certaines pratiques agricoles** affectent la santé des pollinisateurs comme **l'utilisation de pesticides**. Par exemple une application précoce de l'insecticide fenitrothion dans des cultures de vigne entraîne une richesse spécifique plus faible d'insectes pollinisateurs (Brittain et al., 2010a). Les néonicotinoïdes affectent la reproduction des abeilles sauvages mais aussi leur nidification et la croissance de leurs colonies (Rundlöf et al., 2015 ; Woodcock et al., 2017). Leur combinaison avec d'autres pesticides exacerbe leur toxicité (Gill et al., 2012 ; Tsvetkov et al., 2017). De même, les pollinisateurs avec un régime mono-floral sont plus sensibles aux néonicotinoïdes (Leza et al., 2018) **La culture des OGMs** menace aussi la santé des pollinisateurs. Des abeilles domestiques nourries avec du maïs OGM connaissent des pertes métaboliques à cause d'une diminution de leur capacité à

stocker des réserves ainsi qu'une diminution de la quantité des protéines présentes dans leur hémolymphe (Nicodemo et al., 2018). Des cultures de maïs et de coton génétiquement modifiées afin de produire de la protéine *Bt* (utilisées pour le contrôle des insectes ravageurs) ont des abondances moyennes plus basses d'invertébrés non-ciblés par la protéine *Bt* par rapport à des champs de cultures non OGM non traitées à l'insecticide (Marvier et al., 2007). D'autres menaces sont moins explorées telles que **les radiations électromagnétiques** des antennes de télécommunication qui sont à l'origine d'une diminution de l'abondance de scarabées, de guêpes et de syrphes (Lázaro et al., 2016).

Mises à part les pratiques agricoles, les menaces pesant sur les pollinisateurs sont en partie **liées aux espèces invasives**. L'abeille domestique que nous connaissons, *Apis mellifera*, a été exportée sur tous les continents, tant pour la pollinisation des cultures que la production de miel. Cependant, sur les continents où cette espèce n'est pas native, elle a des impacts négatifs sur les populations d'abeilles sauvages locales, sans toutefois être la cause de leur disparition (Moritz et al., 2005). Ces conséquences peuvent être dues à une compétition pour les ressources avec les espèces locales mais aussi à la propagation de maladies (Geldmann and González-Varo, 2018). De la même manière, en Argentine, l'espèce de bourdon *Bombus terrestris* est devenue plus abondante que l'espèce locale seulement 5 ans après son introduction (Morales et al., 2013). Les pollinisateurs gérés telle l'abeille domestique sont un danger pour les abeilles sauvages à cause de la propagation de leurs infections aux espèces sauvages (Fürst et al., 2014 ; Tehel et al., 2016).

Le **changement climatique** peut affecter les pollinisateurs en créant des décalages phénologiques dans les mutualismes plantes-insectes ce qui, réduisant les ressources alimentaires des pollinisateurs, pourrait causer leur déclin (Hegland et al., 2009 ; Settele et al., 2016). Une autre conséquence du changement climatique est le décalage des aires de répartition qui peut entraîner des pertes d'habitats pour certaines espèces (Settele et al., 2016) mais aussi des incompatibilités spatiales avec des changements d'aires de répartition différents pour les plantes pollinisées et les pollinisateurs, causant une perte des ressources alimentaires des pollinisateurs (par ex. la modélisation des vergers et de leurs pollinisateurs au Royaume-Uni (Polce et al., 2014)).

Toutes ces pressions menacent les pollinisateurs et causent le déclin de leurs populations. Le service de pollinisation est donc également mis en péril par ces menaces, ce qui le place au centre de l'attention et de la recherche. De ce fait, il y a une prise de conscience de la nécessité de préserver et protéger les communautés de pollinisateurs (IPBES, 2016 ; Potts et al., 2016). Dans la partie nord de la Thaïlande, les arboriculteurs cultivant des longanes demandent des politiques de conservation des populations d'abeilles locales qui participent à la pollinisation de leurs cultures (Narjes and Lippert, 2016). Au Royaume-Uni, le public est prêt à payer pour le maintien des services de pollinisation (Mwebaze et al., 2018). **Cependant, afin d'étudier le service de pollinisation, il est nécessaire de pouvoir clairement le définir et l'estimer.**

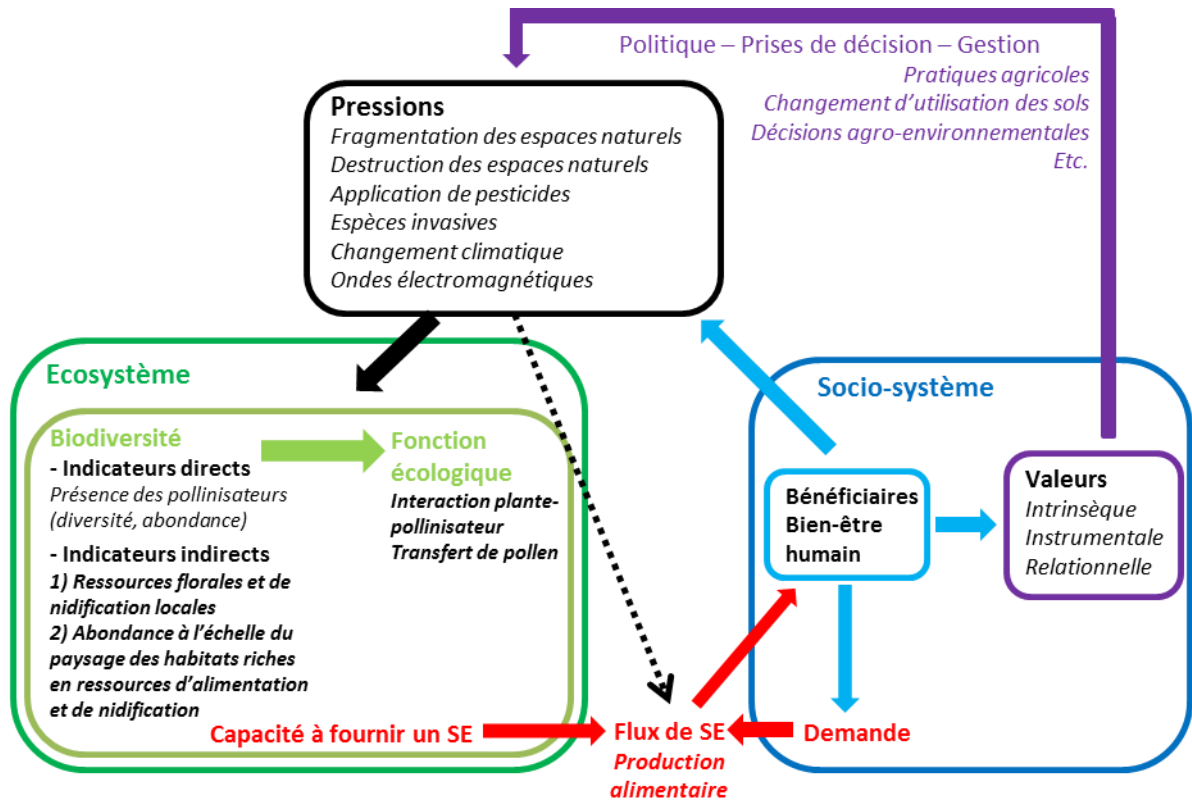


Figure 1.5 : Le service de pollinisation replacé dans le cadre conceptuel, mettant en avant ses nombreuses facettes ainsi que les pressions anthropiques le menaçant. Le vert correspond aux éléments de l'écosystème ; le bleu aux éléments du socio-système ; le rouge aux services écosystémiques ; le violet aux valeurs des SE et les décisions/actions sur les écosystèmes qui en découlent ; le noir aux pressions s'exerçant sur l'écosystème et le flux de SE.

### 1.3.1.3. Le service de pollinisation : un service multi-facettes

Le service de pollinisation a une grande diversité de définitions qui peut être reliée aux multiples facettes de ce service (Figure 1.5). Ces différents niveaux se retrouvent dans les cinq définitions du service de pollinisation distinguées par Liss et al.(2013) : l'abondance/la diversité des pollinisateurs, la visite des fleurs par des pollinisateurs, le transfert de pollen, la valeur sélective des plantes et la récolte d'une culture. Ces définitions peuvent être classées entre la capacité d'un écosystème à fournir de la pollinisation – présence de pollinisateurs, visite des fleurs par les pollinisateurs – et le flux de service – valeur sélective de la plante (si celle-ci a un intérêt pour la société humaine), récolte d'une culture – mais aussi à la fonction écologique elle-même – le transfert de pollen (Figure 1.5). Cette diversité de définitions se poursuit au niveau conceptuel. Par exemple, dans certains cas, comme dans le cadre conceptuel français (EFESE), le service de pollinisation est considéré comme venant uniquement des insectes pollinisateurs sauvages (et autres animaux non gérés), c'est-à-dire en excluant la pollinisation fournie par des pollinisateurs gérés telle que l'abeille domestique. Dans le récent concept de co-production des SE entre le capital naturel et le capital non-naturel (humain), cette définition du service de pollinisation est un extrême sur une échelle de degrés d'intensité d'implication du capital non-naturel. Le long de cette échelle, le service de pollinisation peut être fourni seulement par des pollinisateurs sauvages (soit uniquement par du capital naturel), soit par des pollinisateurs gérés (un mélange de capital naturel et de capital humain) ou en impliquant des interventions génétiques (presque uniquement du capital humain) (Palomo et al., 2016). La multiplicité des définitions du service de pollinisation est accompagnée par l'utilisation de nombreux indicateurs appartenant à différentes composantes du SE de pollinisation : écologique, de biens écosystémiques, de couvert et d'utilisation des sols, d'actions humaines et d'évaluation

économique (Liss et al., 2013). Donc, avant d'étudier le SE de pollinisation, **il est primordial d'explicitement la définition choisie dans le cadre de l'étude, de s'assurer que la pertinence de cette définition correspond aux exigences de l'étude et de sélectionner les indicateurs dédiés à être estimés de manière pensée et argumentée.**

Vues les nombreuses menaces portant sur les pollinisateurs, la suite de cette section est axée sur **la capacité de l'écosystème à fournir le SE de pollinisation dont les indicateurs sont liés à la caractérisation des communautés de pollinisateurs.** Comme présenté au début de cette section, le SE de pollinisation est assuré par des organismes mobiles qui dépendent des ressources d'alimentation et de nidification disponibles tant sur la parcelle d'étude que dans le paysage environnant. **Les enjeux de la quantification se posent donc à différentes échelles.**

Tout d'abord, **au niveau du site d'étude**, la disponibilité locale en ressources alimentaires, le plus souvent des ressources florales, favorise les communautés de pollinisateurs. La diversité des fleurs présentes sur des parcelles de céréales et de vergers a ainsi un effet positif sur les insectes pollinisateurs (Holzschuh et al., 2007 ; Saunders and Luck, 2018). La présence de ressources de nidification attire également des pollinisateurs. Il peut s'agir de la proportion de sol nu (Moroń et al., 2014 ; Rodríguez and Kouki, 2015) ou d'autres substrats potentiels de nidification (Potts et al., 2005). Cependant la disponibilité en ressources locales peut être affectée par différentes pratiques agricoles. Par exemple, le choix du moment de fauche des prairies impacte les abeilles en faisant varier la disponibilité en ressources florales (Buri et al., 2014). De même, l'agriculture biologique, en favorisant la présence et la diversité des plantes à fleurs, a un effet positif sur la diversité des abeilles sauvages présentes dans les champs de blé (Holzschuh et al., 2007). Les ressources de nidification peuvent aussi être menacées. Ainsi, le **labour** est potentiellement dommageable aux abeilles sauvages nichant dans le sol, le retournement du sol pouvant détruire leur nid (Roulston and Goodell, 2011).

**Sur le périmètre élargi du site**, les ressources alimentaires et de nidification jouent également un rôle pour des pollinisateurs. Ces ressources sont présentes dans les bandes enherbées fleuries (Carvalho et al., 2011 ; Feltham et al., 2015) et les haies (Sutter et al., 2018) (**Figure 1.6**). Ces ressources sont favorisées par de nombreuses **mesures agro-environnementales** telles que la plantation de fleurs sauvages (Grass et al., 2018 ; Ouvrard et al., 2018 ; Pywell et al., 2011), et la mise en place de haies (Garratt et al., 2017 ; Kremen and M'Gonigle, 2015). Ces ressources, adjacentes aux parcelles d'études, sont accessibles aux groupes de pollinisateurs avec des périmètres d'exploration alimentaire faibles.

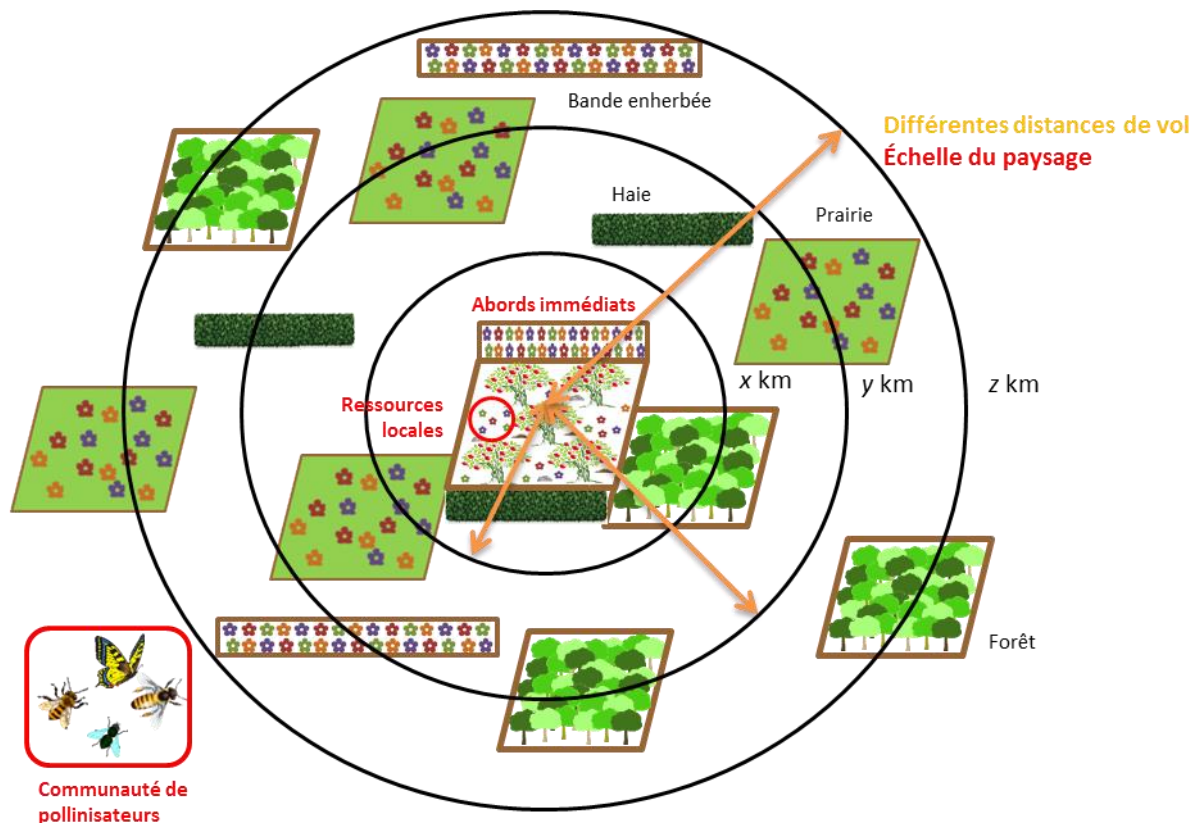
**Le paysage environnant** des parcelles d'étude intervient dans la pollinisation de par sa composition et sa configuration. Les habitats (semi-)naturels avec des ressources alimentaires et servant de sites de nidification attirent et abritent les pollinisateurs. Il peut s'agir de forêts, de prairies et de haies (Holland et al., 2017) qui favorisent les pollinisateurs tant par leur proximité que leur abondance (Holzschuh et al., 2012 ; Morandin and Winston, 2005 ; Shackelford et al., 2013). Cependant, la disponibilité des ressources dans le paysage va varier pour différents groupes de pollinisateurs à différentes échelles, qui dépendent de leur capacité de mouvement dans le paysage. Si la plupart des abeilles sauvages peuvent parcourir moins de 3 km, certaines peuvent rechercher de la nourriture à plus de 24 km (Greenleaf et al., 2007 ; Zurbuchen et al., 2010) (**Figure 1.6**). Par exemple, des abeilles

sauvages de différentes tailles répondent différemment au paysage autour de la parcelle d'étude (Benjamin et al., 2014 ; Greenleaf et al., 2007) et l'échelle du paysage ayant le plus d'influence dépend des espèces d'abeilles sauvages (Cariveau et al., 2013) mais aussi de leurs préférences de nidification (Pisanty and Mandelik, 2015).

**Les échelles locales et paysagères interagissent** : des éléments des deux échelles influencent les communautés de pollinisateurs (par exemple Pellissier et al. (2013)), avec souvent une dominance des paramètres paysagers sur les paramètres locaux (Brittain et al., 2010b; Holzschuh et al., 2012 ; Neokosmidis et al., 2016).

Ainsi, l'étude du service de pollinisation est assez délicat et nécessite de considérer avec soin :

- 1) **La définition du service** – *i.e.* quel niveau du processus est à considérer pour répondre à la question posée.
- 2) **Le choix des indicateurs associés** à cette définition à mesurer afin d'estimer le service de pollinisation, en incluant le choix entre des indicateurs directs ou indirects.
- 3) **L'étude de la pollinisation aux échelles locale et paysagère** afin d'englober les différentes sources de variation du service.



**Figure 1.6** : Les différentes échelles impliquées dans le service de pollinisation, assuré par des agents mobiles trouvant des ressources de nidification et d'alimentation tant à l'échelle locale (sur la parcelle d'étude), que dans ses alentours immédiats et à différentes échelles du paysage dépendant de leur capacité de vol.

### 1.3.2. Le service de régulation du climat global par la séquestration de carbone

Le SE de régulation du climat global est en grande partie permis par la fixation du dioxyde de carbone atmosphérique par les plantes lors de la réalisation de la photosynthèse mais aussi par les activités des organismes du sol – ingénieurs des écosystèmes, champignons, bactéries, etc. – bien que celles-ci soient moins connues que la photosynthèse (Dignac et al., 2017) (liens entre la végétation ou l'océan et l'atmosphère de la [Figure 1.7](#)). Le mécanisme sous-tendant ce SE est donc la **séquestration de carbone par les écosystèmes**, qui correspond au bilan net de carbone des fonctions intervenant dans le gain (la photosynthèse), le recyclage (par exemple la décomposition) et les pertes de SE (par exemple la respiration). Ce mécanisme donne une **dimension temporelle et dynamique** au service qui est estimé en quantité de carbone stockée (ou émise) par unité de temps. Pour ce SE, la capacité d'un écosystème à le fournir et le flux du SE correspondent à la même mesure. En effet, au vu de l'importance des émissions de gaz à effet de serre, la séquestration de carbone par un écosystème répond à une demande globale pour la régulation du climat (Schröter et al., 2014).

Par la grande quantité de carbone stockée dans leur biomasse aérienne, les forêts jouent un rôle majeur dans la régulation du climat global et ce sous des conditions climatiques aussi bien tropicales que boréales et tempérées (Bonan, 2008). Les écosystèmes prairiaux participent à la fourniture de ce SE grâce aux stocks de carbone organique de leur sol (Lal, 2004 ; Minasny et al., 2017). Les zones humides possèdent également d'importants stocks de carbone dans leur sol (Mitra et al., 2005). Les deux enjeux qui se posent sont d'une part, favoriser la séquestration de carbone dans les écosystèmes, et d'autre part éviter la libération du carbone déjà séquestré dans ces écosystèmes.

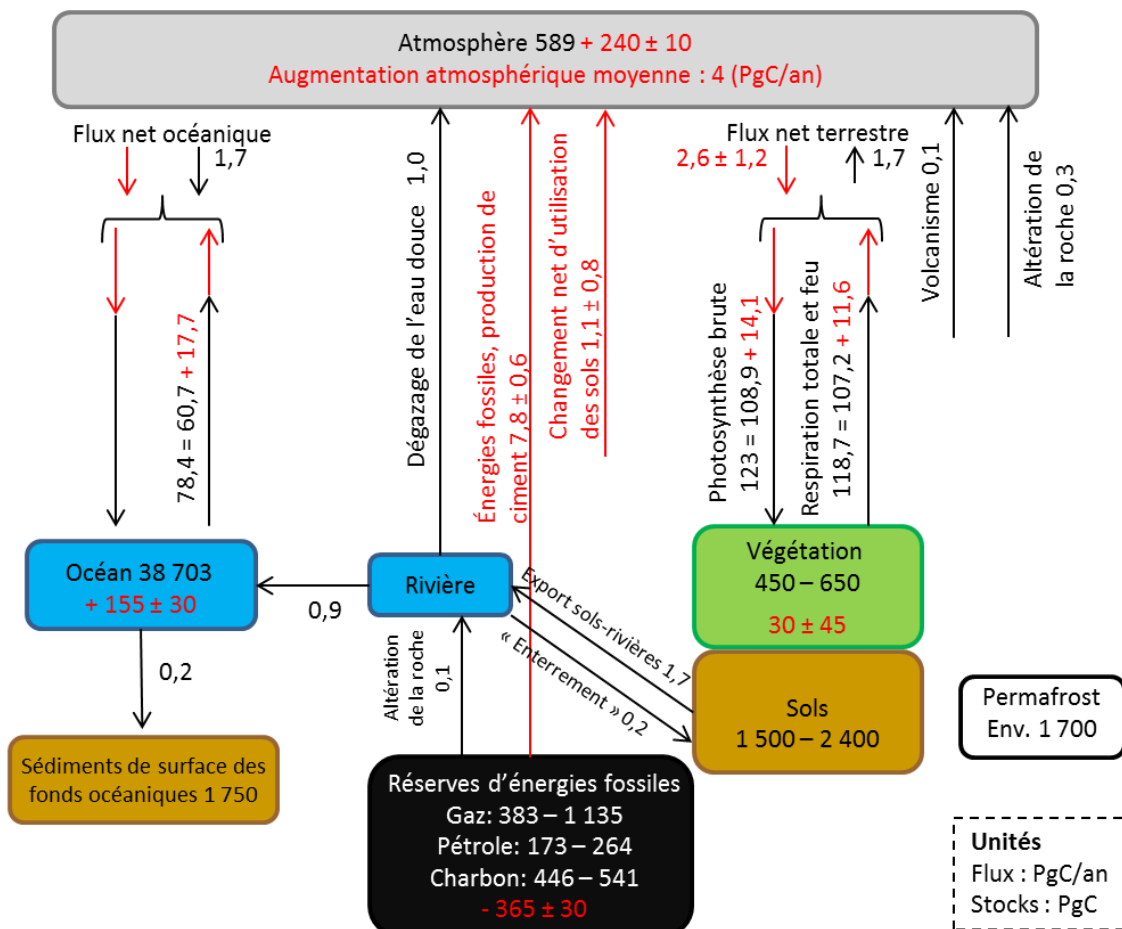
D'autres mécanismes de la régulation du climat global en jeu, mais qui ne seront pas considérés dans le cadre de ce travail, dépendent des effets des couverts végétaux tel que les changements de concentrations atmosphériques en composés organiques volatiles liées aux changements d'utilisations des sols (Unger, 2014). Par exemple des particules émises par la forêt amazonienne sont à l'origine de la formation de nuages et donc de précipitations (Pöschl et al., 2010). L'augmentation de l'albedo de surface, causée notamment par la déforestation, peut causer un refroidissement local (Houspanossian et al., 2017) (pour d'autres exemples et références voir le tableau S1 de Díaz et al. (2018)).

#### 1.3.2.1. La régulation du climat global dans un cadre de changement climatique

Le changement climatique est au cœur de l'actualité depuis plusieurs décennies, avec la mise en exergue du rôle des activités anthropiques (Cubash et al., 2013). Parmi les symptômes de ce changement climatique, les plus remarquables sont l'augmentation de la température moyenne de surface à l'échelle globale et l'augmentation de la vitesse de changement de la température globale de l'air, avec des changements particulièrement marqués en Europe (Smith et al., 2015). Les motifs des précipitations ont changé et les événements climatiques extrêmes sont de plus en plus fréquents (Bindoff et al., 2013). Les émissions de gaz à effets de serre sont une des causes majeures de ce changement climatique, notamment à cause de l'exploitation des énergies fossiles (compartiment noir de la [Figure 1.7](#)). Leurs concentrations atmosphériques ont atteint leur point culminant depuis plusieurs siècles. Cette hausse des concentrations est due à une augmentation des émissions depuis la révolution industrielle. En effet, en 250 ans les concentrations atmosphériques de méthane ont été multipliées par 2,5 ; la concentration de dioxyde de carbone a augmenté de 40 % et la teneur atmosphérique en protoxyde d'azote a augmenté de 20 % (Ciais et al., 2014) ([Figure 1.7](#)). Ces



changements globaux constituent une menace pour les différents niveaux des processus de la biodiversité, de l'échelle de l'organisme à celle des communautés (Scheffers et al., 2016). Les préoccupations autour des émissions de gaz à effets de serre donnent naissance à des initiatives internationales. L'existence du changement climatique a en effet mené à la création du Groupe d'Experts Intergouvernemental sur l'évolution du Climat (GIEC, en anglais IPCC pour *Intergovernmental Panel on Climate Change*) en 1988. Ouvert à tous les pays membres des Nations Unies, il est constitué de scientifiques. Son objectif est d'évaluer le changement climatique sur la base des données publiées les plus récentes. Il a jusqu'à présent publié cinq rapports d'évaluation (<https://www.ipcc.ch/>). Également, on peut citer l'initiative REDD+ (Réduction des Émissions dues à la Déforestation et à la Dégradation forestière) débutée en 2008. Elle a pour objectif la réduction des émissions de gaz à effets de serre issues de la déforestation et de la dégradation des forêts dans les pays tropicaux, notamment en attribuant une valeur économique au carbone stocké. La démarche vise également à promouvoir la gestion durable et la conservation de forêts ainsi que de favoriser le stockage de carbone dans les forêts (<https://www.unredd.net/>). Dans ce cadre de changement climatique, le service de régulation du climat global par la végétation et les sols est un service essentiel qui participe au bien-être humain (MEA, 2005) et est considéré comme une de des dix-huit Contributions majeures de la Nature aux Hommes (Díaz et al., 2018).



**Figure 1.7** : Cycle du carbone simplifié. Les boîtes correspondent à des stocks de carbone en PgC (1 PgC = 10<sup>15</sup> gC), les flèches à des flux annuels de C (PgC/an). Les nombres en noir (ou blanc) indiquent les estimations de stock et de flux pour la période avant la période industrielle (env. 1750). Les flèches et nombres rouges correspondent aux flux d'origine anthropique sur la période 2000 – 2009. Le compartiment « océan » regroupe les eaux de surface, les eaux intermédiaires et profondes, le biote marin et le carbone organique dissout. L'augmentation correspond à celle des eaux intermédiaires et profondes (d'après Ciais et al. (2014)).

### *1.3.2.2. Des évaluations à deux niveaux*

L'évaluation du service de régulation du climat global par la séquestration de carbone est essentiellement issue de quantifications biophysiques, mais fait également l'objet d'évaluations économiques. **L'estimation biophysique** de la régulation du climat global est réalisée dans des études aux enjeux très divers. Les études impliquant la mesure de la séquestration du carbone portent sur les impacts **d'évènements climatiques** tels que des épisodes de sécheresse sur le cycle du carbone (Sun et al., 2015 ; Van Oijen et al., 2014) ou **du changement climatique global** (Bryan et al., 2014). Ce SE est souvent estimé dans la **projection des conséquences de changement d'utilisation des sols**, que cela soit en conséquence de changement de politiques (Geneletti, 2013) ou pour évaluer différents scénarios de changement climatique (Byrd et al., 2015). Certaines études se penchent sur les conséquences d'une activité anthropique, tel que l'élevage de crevettes au Sri Lanka qui cause une forte diminution des surfaces occupées par des mangroves (Bournazel et al., 2015) ou des conséquences de différentes pratiques de gestion (exemples de gestion forestière (Baskent et al., 2008 ; Bottalico et al., 2016 ; Nunery and Keeton, 2010)). Les conséquences de **pratiques agricoles** sont aussi au cœur des études telles que l'impact de l'abandon de la pâture (Ford et al., 2012), l'impact de l'adoption d'une pratique réduite du labour (Zandersen et al., 2016) ou encore les conséquences de l'expansion agricole elle-même (Chaplin-Kramer et al., 2015). Une partie des études porte sur les **impacts d'aires naturelles protégées** (sur le carbone en forêt tropicale (Ferraro et al., 2015)), dans une perspective globale (Melillo et al., 2016)) ainsi que sur les **conséquences de la restauration écologique** (Feng et al., 2013 ; Lü et al., 2012 ; Wang et al., 2011). Ces études jouent un rôle en vue de promouvoir une gestion durable du sol (Forouzangohar et al., 2014) et testent l'effet d'actions visant à améliorer le stockage de carbone, par exemple avec la plantation de forêts d'espèces natives au lieu d'essences exotiques (Rodríguez-Loinaz et al., 2013). L'estimation du changement climatique global peut aussi être intégrée à des études visant à **aider la prise de décision**, par exemple pour assurer la durabilité de la fourniture de SE dans une zone de forte demande de SE dans une étude de scénarisation d'évolution des SE pour la région de Biscaye, au Pays Basque espagnol (Palacios-Agundez et al., 2015).

Au-delà de ces estimations biophysiques et des enjeux écologiques associés à la régulation du climat global, ce SE est au cœur d'enjeux économiques. Il a fait l'objet de **nombreuses évaluations économiques**. Il a été inclus dans les systèmes de paiement pour les services écosystémiques et mis sur les marchés économiques (Gómez-Baggethun et al., 2010), notamment avec la mise en place des marchés du carbone. Cette mise en place a demandé de réaliser des études pour déterminer la valorisation monétaire de la tonne de dioxyde de carbone à appliquer à l'échelle nationale, notamment en France (Quinet et al., 2009). Cette valorisation monétaire a été employée dans une **étude d'impact environnemental** estimant la perte de services écosystémiques induite par le labour et l'imperméabilisation du sol, conséquents à la construction d'une autoroute dans l'ouest de la France (Tardieu et al., 2013). Enfin, les évaluations économiques du service de régulation du climat global **sont parfois incorporées à des plans de conservation des écosystèmes**. Ainsi, une évaluation de la rentabilité d'inclure des SE dans la planification de conservation de forêts a été faite en Colombie britannique au Canada (Chan et al., 2011). Ces études se sont étendues au carbone bleu côtier. Les bénéfices du stockage de carbone bleu côtier en Europe ont été évalués afin d'envisager les conséquences de la mise en place d'une politique de protection du carbone bleu, d'une manière similaire à la manière dont l'initiative REDD + protège les forêts (Luisetti et al., 2013).

Ainsi, le service de régulation du climat global joue un rôle majeur de par son rôle pour le maintien d'un climat favorable aux sociétés humaines et à la biodiversité dans son ensemble. Sa quantification, qu'elle soit purement biophysique ou économique, s'inscrit dans des études aux enjeux variés : de la mesure de l'impact de changements d'utilisation des sols à l'estimation des conséquences d'actions de restauration. Même pour une évaluation économique de ce SE, sa quantification biophysique, bien que complexe de par sa dimension temporelle, est nécessaire.

### **1.3.2.3. Quantification d'un SE à dimension temporelle**

#### **1.3.2.3.1. Des flux aux stocks de carbone – une approche pragmatique**

La mesure de la séquestration de carbone elle-même nécessite la mise en place **d'importants et coûteux équipements** capables de mesurer les échanges de carbone entre l'atmosphère et les écosystèmes. Il s'agit par exemple de tours à flux (Gilmanov et al., 2006) ou de systèmes de covariance des turbulences (en milieu urbain (Velasco et al., 2013), en prairie (Chang et al., 2013 ; Sándor et al., 2016)). En dehors de ces dispositifs, des solutions alternatives permettent d'estimer la séquestration de carbone. Par exemple la dendrochronologie permet, à partir de carottes de cernes d'arbres, d'estimer leur croissance entre deux dates grâce à des équations allométriques (Shimamoto et al., 2014) et donc la différence de biomasse liée à leur croissance entre ces deux dates (**Figure 1.8**).

Une approche fréquente de l'estimation de la séquestration de carbone est **la modélisation**. Il peut s'agir de modèles spécifiques à la croissance des arbres pour la séquestration par la biomasse aérienne (CenW (Dymond et al., 2013)), à la dynamique du carbone organique du sol (CENTURY (Bandaranayake et al., 2003)), ou à un type d'écosystème tel le modèle PaSim spécifique aux écosystèmes prairiaux (Vuichard et al., 2007). Une modélisation simplifiée se base sur une simple comptabilité en faisant la différence entre les stocks de carbone estimés à deux dates différentes. Une possibilité est l'utilisation de la plateforme de modélisation libre InVEST (pour *Integrated Valuation of Ecosystem Services and Tradeoffs*) (<https://naturalcapitalproject.stanford.edu/invest/>) (par exemple Nelson et al. (2009)). Ce modèle considère les quatre compartiments de stockage de carbone usuellement pris en compte : la biomasse aérienne, la biomasse souterraine, le carbone organique du sol et la matière organique morte (par exemple le bois mort et la litière) (**Figure 1.8**). La modélisation des stocks de carbone se base sur l'attribution de valeurs de stocks de carbone pour différents couverts/utilisations des sols. L'estimation des flux se fait dans le contexte de scénarios de changements d'utilisation des sols. Un flux correspond donc à la différence de stocks de carbone entre l'ancienne et la nouvelle utilisation des terres. Dans une approche similaire, l'estimation des changements de stocks de carbone s'est basée sur l'attribution de stocks de référence à différentes utilisations des sols qui ont été combinés à des facteurs d'émission de carbone par unité de temps (séquestration ou émission) liés à un changement d'utilisation des sols (Schulp et al., 2008)

Pour simplifier l'estimation de ce service, un proxy s'affranchissant de la dimension temporelle du service est souvent employé : l'estimation des **stocks de carbone présents dans un écosystème à un instant  $t$** , ce qui est une possibilité d'utilisation d'InVEST (par exemple Ai et al. (2015)). Cette simplification permet de mettre en place des protocoles de terrain ne demandant qu'une seule visite sur le terrain, avec des protocoles ne nécessitant pas d'équipements coûteux. **Pour la mise au point de protocoles rapides et faciles à mettre en œuvre, l'étude des stocks et de non des flux peut être pertinente.**

## Introduction générale

### (1) Mesure directe

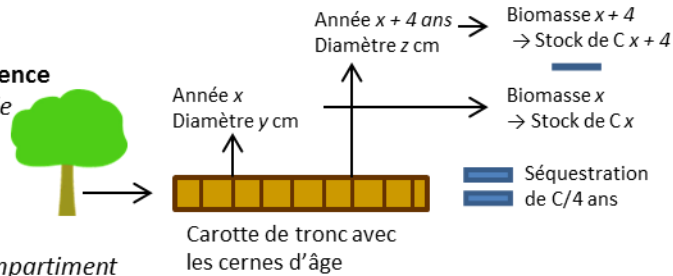
- Tours à flux
- Co-variance des turbulences

### (2) Modélisation

- Modèle de croissance végétales
- Modèle de la dynamique du carbone organique du sol
- Etc.

### (3) Mesure par différence

- Dendrochronologie



- Différence par compartiment



⇒ 2 saisons de mesures



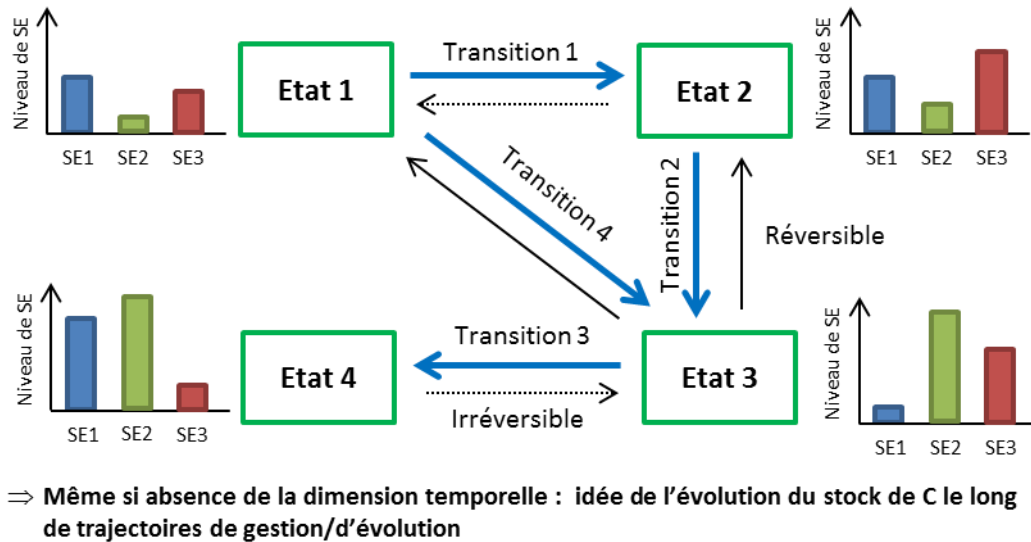
⇒ Indicateur pour 1 session de mesure : stock de C à l'instant  $t$

**Figure 1.8** : Différentes méthodes d'estimation de la séquestration du carbone (C) impliquant soit d'importants équipements, de la connaissance en modélisation ou plusieurs campagnes de terrain.

### 1.3.2.3.2. Approches diachroniques et synchroniques

Pour la prise en compte de la dimension temporelle de ce SE avec une quantification des flux de carbone, l'idéal est la mise en place d'études diachroniques qui assurent le suivi des stocks de carbone d'un même site à plusieurs dates. Le calcul de la différence de stocks entre deux dates permet l'estimation du flux de carbone entre ces deux dates. Cependant, la mise en place d'un tel suivi est complexe et n'est pas toujours possible. Une alternative qui lui est souvent préférée est l'adoption d'une approche synchronique, qui consiste à comparer plusieurs parcelles à un instant  $t$ . Un outil conceptuel fréquent dans la réalisation d'études synchroniques est le développement de **modèles d'états-et-transitions** (Figure 1.9). Ces modèles conceptuels rendent compte des états des écosystèmes – basés sur différentes communautés végétales stables – ainsi que des trajectoires permettant de passer d'un état à un autre, que cela soit par évolution naturelle, par une perturbation naturelle ou par une action de gestion (Bestelmeyer et al., 2003 ; Briske et al., 2005). Ces modèles ont notamment servi pour suivre les conséquences de différentes utilisations des sols sur la végétation herbacée (McIntyre and Lavorel, 2007 ; Quétier et al., 2007) et suivre l'évolution de SE le long de trajectoires de gestion (Lavorel et al., 2015). Leur application dans le cadre de l'estimation du SE de régulation du climat global, à défaut de permettre l'estimation des flux de carbone pour une parcelle, rend possible l'estimation des changements de stocks de carbone entre deux états d'un modèle d'états-et-transitions. L'estimation de ces changements autorise l'anticipation des changements de stocks causés par les actions de gestion et /ou les évènements

naturels inclus dans le modèle d'états-et-transitions. Ainsi, l'utilisation de modèles d'états-et-transitions permettrait, en se basant sur une estimation rapide du SE de régulation du climat global (*i.e.* l'estimation des stocks de carbone), de prédire les changements de stocks de carbone selon les trajectoires envisagées et donc d'extrapoler si ces trajectoires mènent à une séquestration ou à une émission de carbone dans l'atmosphère.



**Figure 1.9 :** Modèle d'états-et-transitions fictifs entre 4 états d'un même écosystème (ou 4 écosystèmes) reliés par des transitions qui peuvent être des actions de gestion, des évolutions naturelles ou des événements naturels ponctuels. Certaines transitions sont irréversibles (flèches en pointillés). Il est possible d'estimer des services écosystémiques (SE) pour chacun des états, ce qui donne un aperçu de la dynamique de ces SE le long des trajectoires étudiées.

## 1.4. Objectifs scientifiques et opérationnels de la thèse – Structuration du manuscrit

Les services écosystémiques sont essentiels pour le bien-être humain et assurer une bonne qualité de vie aux Hommes. Nous avons ciblé deux SE au cœur de l'attention étant donné le contexte international avec, d'une part le déclin des populations de pollinisateurs sur tous les continents (IPBES, 2016), et d'autre part le changement climatique toujours plus mis en avant (Cubash et al., 2013). Avec l'existence de cadres conceptuels internationaux tels que le l'Évaluation des Écosystèmes pour le Millénaire (MEA) et la Plateforme Internationale de la Biodiversité et des Services Écosystémiques (IPBES) (Díaz et al., 2015 ; MEA, 2005), la demande pour l'inclusion des SE à l'échelle locale dans les études d'impact environnemental et la planification territoriale augmente (Albert et al., 2016 ; Diehl et al., 2016).

Ainsi, à l'échelle nationale, les SE ont fait leur apparition dans la loi pour la reconquête de la biodiversité, de la nature et des paysages. **Il devient donc nécessaire de mettre au point des protocoles d'évaluation des SE.** Mon travail de thèse s'inscrit dans la collaboration entre le bureau d'études d'impact environnemental EGIS Environnement (Toulouse) et le Laboratoire d'Ecologie Alpine (Grenoble). J'ai choisi de me focaliser sur **les protocoles orientés vers une estimation biophysique des SE étudiés**, afin de favoriser la mesure des éléments des écosystèmes sans prendre en compte les notions relationnelles entre l'Homme et la Nature, dont les valeurs associées vont dépendre du contexte considéré (Chan et al., 2016 ; Díaz et al., 2018). **Développer des protocoles de terrain rapides et répétables – associés à leur degré de précision – pour une estimation des SE de**

**pollinisation et de régulation du climat global reste donc un défi à relever.** C'est dans le cadre de ce défi, inscrit dans la question plus large de *Comment quantifier les services écosystémiques à l'échelle locale ?* que se place mon travail de thèse.

Afin de répondre à cette problématique, j'ai organisé ce manuscrit de thèse en trois chapitres. Le premier chapitre s'articule autour des différentes étapes du développement d'un protocole de terrain, en prenant en compte les possibles difficultés rencontrées à chaque étape : les difficultés conceptuelles de définition d'un SE et les difficultés méthodologiques du choix des indicateurs. Le deuxième chapitre est construit sur la simplification d'un protocole de terrain et des incertitudes associées. Le troisième chapitre décrit un exemple d'application pratique d'un protocole rapide d'estimation de SE sur le terrain.

#### **1.4.1. Chapitre 1 : Mise au point d'un protocole – Service de pollinisation**

Avant de mettre au point un protocole d'estimation d'un SE, il est essentiel de le définir précisément afin d'éviter toute confusion ou incertitude conceptuelle, et d'établir un protocole en adéquation avec la définition établie. Cette première étape est au cœur de la première question de cette thèse :

##### **(1) Quelle est l'étendue de la multiplicité des définitions, des indicateurs et des méthodes d'estimation pour un SE ? (Figure 1.10)**

Cette partie porte sur la multiplicité des définitions rencontrées lors d'une revue bibliographique systématique sur le service de pollinisation, ainsi que déjà constaté par Liss et al. (2013). Ces définitions sont liées à la capacité et au flux de ce service impliquant différents acteurs et différentes échelles spatiales. En effet, les différentes définitions ont été replacées dans le cadre plus général distinguant la capacité des écosystèmes à fournir des SE et le flux de SE *per se* (Schröter et al., 2014 ; Villamagna et al., 2013). Les variables associées à chacune des définitions et les indicateurs directs et indirects qui leur sont associées ont également été identifiés et inclus dans les analyses. Cette analyse bibliographique a été complétée par une analyse des méthodes d'estimation des indicateurs directs. Ces méthodes ont été associées avec les indicateurs et les définitions qu'elles permettent d'estimer. En effet, certaines méthodes servent à mesurer des indicateurs rattachés à plusieurs définitions du SE. Cette analyse bibliographique a permis de fournir un état de l'art des définitions du service de pollinisation, des indicateurs et des méthodes associées. Au-delà de cet état de l'art, elle a rendu possible la fourniture de recommandations afin de guider les chercheurs et les praticiens dans le choix des indicateurs et des méthodes les plus pertinentes au vu de leur question de recherche, de leurs moyens (techniques, humains, financiers et temporels) et de leurs compétences. Cette synthèse fait l'objet d'un article en préparation en révision pour la revue *Ecological Indicators*.

**Article 1 :** Bartholomé, O., Lavorel, S. Disentangling the diversity of definitions for the pollination ecosystem service and associated estimation methods.

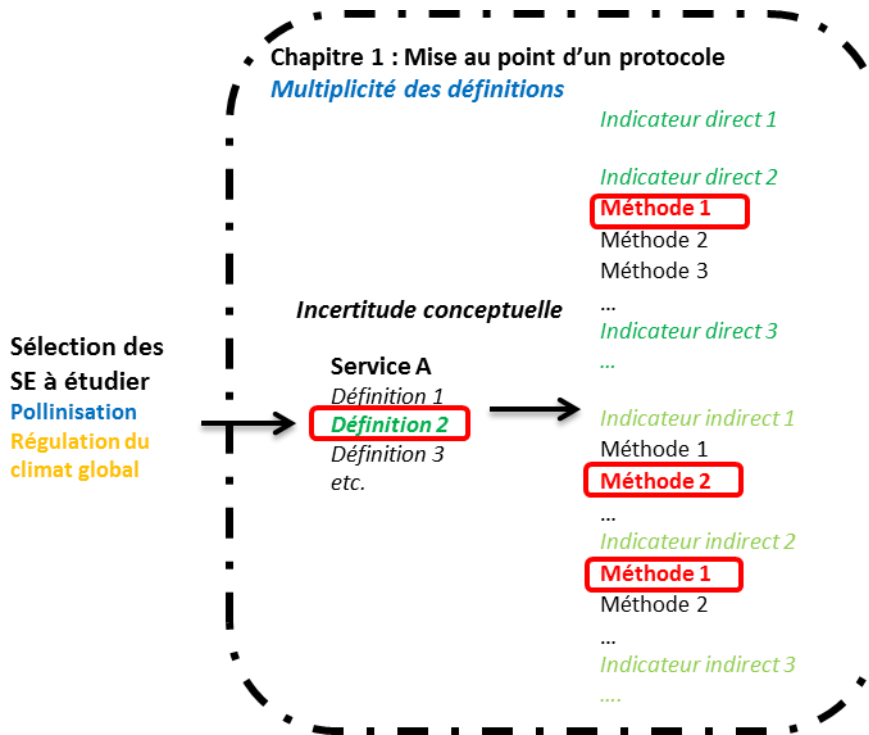


Figure 1.10 : Contenu de la première partie du Chapitre 1A.

Une fois la définition du SE choisie, se pose la question du choix des indicateurs à mesurer pour la quantification du SE. En effet, pour une même définition, une multiplicité d'indicateurs directs ou indirects peuvent exister. Souvent, les indicateurs indirects sont plus faciles à mesurer du fait de protocoles plus légers/plus faciles à mettre en place. Ils sont cependant une source possible d'incertitudes. La seconde partie tente donc de répondre à la question suivante :

(2) **Est-ce que l'estimation par des indicateurs indirects peut se substituer à l'estimation par des indicateurs directs ? (Figure 1.11)**

Cette partie porte plus particulièrement sur le choix des indicateurs à retenir dans le cadre du développement d'un protocole rapide d'estimation du SE de pollinisation. Dans le cadre du développement d'un protocole devant pouvoir être appliqué facilement et rapidement par des gestionnaires/acteurs non-nécessairement spécialistes, le choix a été fait de se focaliser sur la définition du SE de pollinisation en tant que capacité d'un écosystème à fournir le SE de pollinisation, *i.e.* la présence d'insectes pollinisateurs. Cette définition du SE de pollinisation peut être estimée par des indicateurs directs qui se rapportent à la caractérisation de l'abondance et de la richesse des insectes pollinisateurs présents sur la parcelle d'étude. Des indicateurs indirects existent également. Ils portent sur l'évaluation des ressources d'alimentation et de nidification disponibles pour les insectes pollinisateurs tant sur la parcelle d'étude que dans le paysage environnant. Le protocole développé comprenait donc deux parties : une première basée sur des observations focales d'insectes afin de caractériser l'abondance et la richesse de différents groupes de pollinisateurs et une seconde basée sur une estimation sur le terrain des ressources disponibles sur la parcelle elle-même et une estimation cartographique des ressources disponibles à différentes échelles du paysage. Le protocole développé sur la base de la synthèse bibliographique présentée dans la partie précédente a été testé sur des cultures dépendantes de la pollinisation animales – des vergers du département de l'Isère – ainsi que sur des prairies de fauche. La comparaison des mesures des

indicateurs directs et indirects a permis de déterminer si les indicateurs indirects reflétaient avec une fiabilité suffisante les mesures obtenues par des indicateurs directs. Le but était de mener à une simplification du protocole pour une estimation du SE de pollinisation basée uniquement sur des indicateurs indirects. Les résultats obtenus pour les mesures en verger font l'objet d'un article en préparation qui sera soumis dans la revue *Agriculture, Ecosystems & Environment*.

**Article 2:** Bartholomé, O., Aullo, A., Becquet, J., Vannier, C., Lavorel, S. Pollinator presence in orchards depends on landscape-scale habitats more than in-field flower resources.

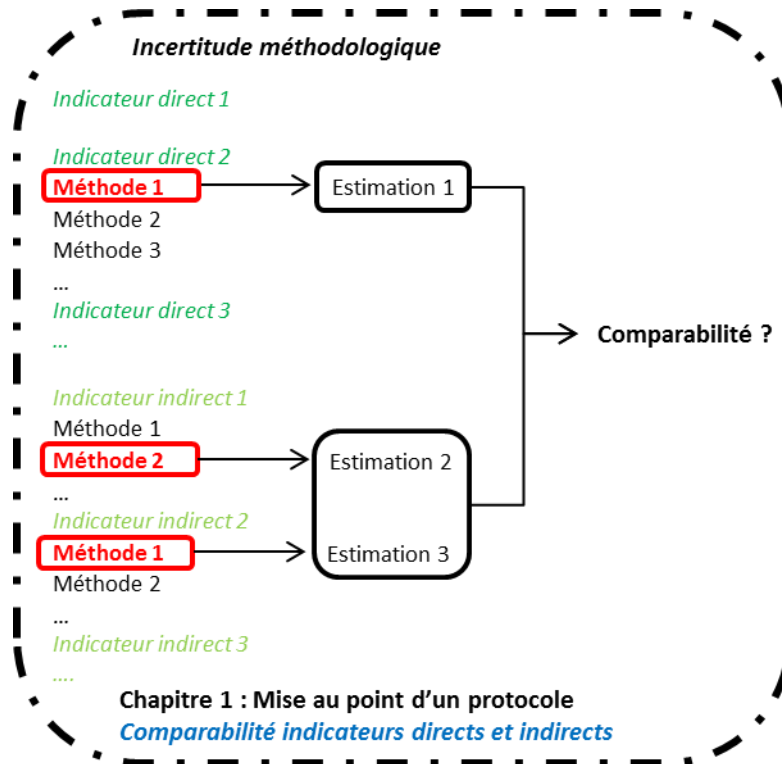


Figure 1.11 : Contenu de la deuxième partie du Chapitre 1B.

#### 1.4.2. Chapitre 2 : Test d'un protocole simplifié – Régulation du climat global

Quand les indicateurs à mesurer pour estimer un SE sont choisis et que les protocoles de mesure sont élaborés, un point nécessaire est de prendre en compte les incertitudes de mesures qui peuvent être dues aux instruments de mesure, aux expérimentateurs mais aussi au protocole lui-même. Plus précisément, dans la démarche du développement d'un protocole de terrain fiable et rapide à mettre en place, il devient intéressant de répondre à la question :

#### (3) Quelles sont les incertitudes liées à la simplification d'un protocole ? (Figure 1.12)

Cette partie porte sur les conséquences de la simplification de protocoles d'estimation du SE de régulation du climat global se basant sur des indicateurs du stock de carbone contenus dans les écosystèmes étudiés. Une revue bibliographique systématique a permis de mettre en avant l'avantage pratique de considérer les stocks de carbone plutôt que sa séquestration, surtout dans la perspective de la mise au point d'un protocole rapide et facile à mettre en œuvre. Cela permet notamment de se contenter d'une seule visite sur le terrain et d'éviter la mobilisation d'équipements lourds et coûteux telles des tours à flux. Sur la base des résultats de la recherche bibliographique, un



protocole a été développé pour chacun des quatre compartiments stockeurs de carbone dans les écosystèmes forestiers et prairiaux : la biomasse aérienne, la biomasse souterraine, la matière organique morte et le carbone organique du sol, avec des indicateurs à mesurer pour chacun d'entre eux. Ces protocoles ont été appliqués dans une gamme de forêts et de prairies tempérées dans le département de l'Isère. Une simplification des protocoles a été faite statistiquement *a posteriori* sur la base des relevés de terrain et des résultats des analyses. Les stocks de carbone par compartiment estimés par les protocoles les « plus complets » ont été comparés à ceux estimés par les versions simplifiées de ces protocoles « complets ». L'objectif était d'estimer la justesse de ceux-ci par rapport aux protocoles complets considérés comme les protocoles de référence car étant les plus précis par rapport à la réalité rencontrée sur le terrain. Si un protocole simple permet une estimation fiable – *i.e.* avec moins de 20 % de différence avec l'estimation faite avec le protocole de référence – la simplification du protocole est considérée comme possible. Ce travail fait l'objet d'un article publié dans la revue *Ecological Indicators*.

**Article 3 :** Bartholomé, O., Grigulis, K., Colace, M.-P., Arnoldi, C., Lavorel, S., 2018. Methodological uncertainties in estimating carbon storage in temperate forests and grasslands. *Ecol. Indic.* 95, 331–342. <https://doi.org/10.1016/j.ecolind.2018.07.054>

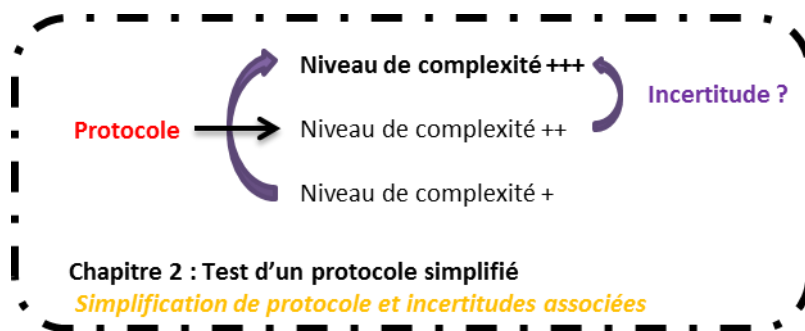


Figure 1.12 : Contenu du Chapitre 2.

### 1.4.3. Chapitre 3 : Applications pratiques des protocoles développés

Après la mise au point de protocoles rapides, l'étape suivante est de les mettre en application sur le terrain. Outre la nécessité de vérifier l'applicabilité du protocole développé sur une variété d'écosystèmes, la démarche peut également être l'occasion de répondre à une question écologique. Ainsi, dans le cadre de changement climatique et au vu de l'importance des zones humides pour le stockage de carbone ainsi que leur statut protégé, nous avons cherché à répondre à la question suivante :

#### (4) Est-ce que des décisions de gestion sont susceptibles d'affecter le stockage de carbone en zones humides ? (Figure 1.13)

Cette partie rend compte d'une mise en application du protocole simplifié d'estimation des stocks de carbone dans le cadre d'un modèle d'états-et-transitions. L'étude s'est construite autour des zones humides, milieux importants pour le stockage de carbone et pour de nombreux autres SE tels que la purification de l'eau. Leur statut protégé les place au centre de plans de conservation et des actions de gestion associées. L'estimation des stocks de carbone a été faite dans différents écosystèmes humides présents dans des réserves naturelles en Isère. Ces écosystèmes ont été replacés le long de trajectoires de gestion. La comparaison des stocks de carbone entre types d'écosystèmes permet de

déterminer si les transitions considérées dans le modèle entraînent des changements significatifs des stocks de carbone. Ces résultats pourraient servir d'appui à la décision pour le choix des actions de gestion à favoriser pour la maximisation du SE de régulation du climat global dans une zone humide. Étant donné le cadre pratique de ce travail de thèse, mais aussi afin de varier les productions écrites, ce travail fait l'objet d'un article publié dans la revue à comité de relecture de l'IRSTEA *Sciences, Eaux et Territoires*.

**Article 4 :** Bartholomé, O., Lavorel, S., Gaucherand, S. Evolution des stocks de carbone en fonction des trajectoires de gestion en zone humide.



Figure 1.13 : Contenu du Chapitre 3.

Une discussion générale met en perspective les résultats obtenus dans ces trois chapitres, notamment en mettant en avant les difficultés rencontrées lors du développement d'un protocole d'estimation de SE (Figure 1.14). Elle apporte également des compléments sur les étapes du choix de la définition et du développement du protocole d'estimation de la régulation du climat global, moins développées dans le corps du manuscrit, ainsi que les incertitudes associées à l'estimation de la pollinisation. J'y discute la complémentarité des protocoles développés par la boîte à outils TESSA et dans le cadre de cette thèse, avant d'envisager les possibles indicateurs communs au SE de pollinisation et de lutte biologique contre les ravageurs. Je termine en discutant les possibles apports méthodologiques liés à l'utilisation de la télédétection pour l'estimation des SE étudiés ici.

## 1.5. Objectifs opérationnels

Le travail de thèse s'inscrit dans une demande du bureau d'étude EGIS Environnement sur la mise au point d'un ensemble de protocoles d'estimation rapides, faciles à mettre en œuvre et fiables de certains services écosystémiques. Le contenu de cette thèse représente la moitié du projet qui a été mené. L'autre partie a été traitée par l'ingénieure d'études Marie-Pascale Colace qui a consacré son travail à un développement de protocoles pour deux services de régulation liés à l'eau : la purification de l'eau et la régulation des flux d'eau par les zones tampons dans les agroécosystèmes. L'objectif opérationnel de ce travail de thèse est donc la production de protocoles rapides, simples et fiables pour l'estimation des stocks de carbone (comme proxy du SE de régulation du climat global) et du SE de pollinisation. Ils doivent être utilisables par un public technique mais non spécialiste et seront donc associés à des fichiers de tableur facilitant la rentrée des données de terrain et les éventuels calculs. La formation des personnes susceptibles d'utiliser ces protocoles sera à mettre en œuvre de manière ultérieure.

La mise au point des protocoles a pris en compte un certain nombre de contraintes fixées par le bureau d'étude, à savoir une mise en œuvre rapide (si possible une seule session de mesures sur le terrain), fiable (*i.e.* un protocole simple avec des estimations comparables à celles obtenues par un

## Introduction générale

protocole plus lourd), et accessible pour des non-spécialistes (*i.e.* ne nécessitant pas la mobilisation de connaissances approfondies ou d'équipement particulier). Le choix des indicateurs et des protocoles s'est donc fait en fonction de ces contraintes, *i.e.* en prenant en compte le contexte. Il s'agissait également de rendre compte des difficultés rencontrées lors du développement de ces protocoles afin de déterminer si cette démarche est généralisable pour le développement de protocoles d'estimation rapide d'autres SE. Un point central a été l'étude des incertitudes associées à ces protocoles simples, afin de donner une estimation de la fiabilité d'un protocole simplifié par rapport à un protocole plus « complet »/complexe. Enfin, se pose la question de la représentation des résultats, avec la problématique de relier l'estimation des indicateurs à une mesure du SE lui-même (si c'est possible) mais aussi de la communication des résultats, étant donné que ces protocoles auront vocation à être appliqués dans le cadre d'études d'impact.

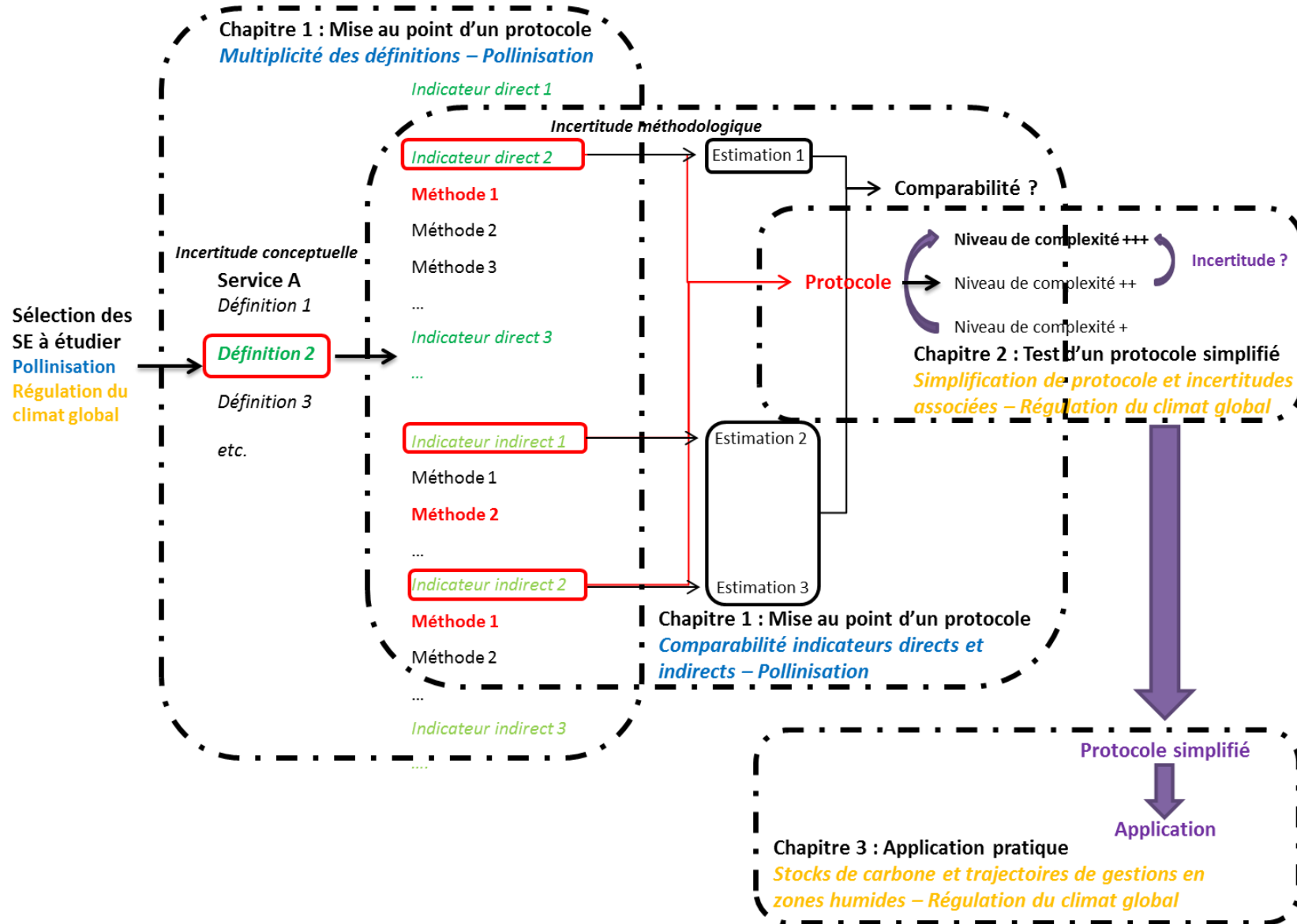


Figure 1.14 : Organisation du manuscrit de thèse le long du processus de mise au point d'un protocole d'estimation de service écosystémique avec les différentes incertitudes associées, dans l'étude du service de pollinisation et de la régulation du climat global.

## 1.6. Références

- Ai, J., Sun, X., Feng, L., Li, Y., Zhu, X., 2015. Analyzing the spatial patterns and drivers of ecosystem services in rapidly urbanizing Taihu Lake Basin of China. *Front. Earth Sci.* 9, 531–545. <https://doi.org/10.1007/s11707-014-0484-1>
- Albert, C., Galler, C., Hermes, J., Neuendorf, F., von Haaren, C., Lovett, A., 2016. Applying ecosystem services indicators in landscape planning and management: The ES-in-Planning framework. *Ecol. Indic.* 61, 100–113. <https://doi.org/10.1016/j.ecolind.2015.03.029>
- Anderson, B.J., Armsworth, P.R., Eigenbrod, F., Thomas, C.D., Gillings, S., Heinemeyer, A., Roy, D.B., Gaston, K.J., 2009. Spatial covariance between biodiversity and other ecosystem service priorities. *J. Appl. Ecol.* 46, 888–896. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2664.2009.01666.x>
- Azeez, F., Akankuku, A., Ojo, O., 2012. ASSESSMENT OF HONEY PRODUCTION AS A MEANS OF SUSTAINABLE LIVELIHOOD IN IBADAN METROPOLIS. *Cont. J. Agric. Econ.* 6, 46–51. <https://doi.org/10.5281/zenodo.810271>
- Balvanera, P., Pfisterer, A.B., Buchmann, N., He, J.-S., Nakashizuka, T., Raffaelli, D., Schmid, B., 2006. Quantifying the evidence for biodiversity effects on ecosystem functioning and services. *Ecol. Lett.* 9, 1146–1156. <https://doi.org/10.1111/j.1461-0248.2006.00963.x>
- Balzan, M.V., 2017. Flowering banker plants for the delivery of multiple agroecosystem services. *Arthropod-Plant Interact.* 11, 743–754. <https://doi.org/10.1007/s11829-017-9544-2>
- Bandaranayake, W., Qian, Y.L., Parton, W.J., Ojima, D.S., Follett, R.F., 2003. Estimation of Soil Organic Carbon Changes in Turfgrass Systems Using the CENTURY Model. *Agron. J.* 95, 558–563. <https://doi.org/10.2134/agronj2003.5580>
- Baskent, E.Z., Keles, S., Yolasigmaz, H.A., 2008. Comparing multipurpose forest management with timber management, incorporating timber, carbon and oxygen values: A case study. *Scand. J. For. Res.* 23, 105–120. <https://doi.org/10.1080/02827580701803536>
- Bellamy, C.C., van der Jagt, A.P.N., Barbour, S., Smith, M., Moseley, D., 2017. A spatial framework for targeting urban planning for pollinators and people with local stakeholders: A route to healthy, blossoming communities? *Environ. Res.* 158, 255–268. <https://doi.org/10.1016/j.envres.2017.06.023>
- Bello, F. de, Lavorel, S., Díaz, S., Harrington, R., Cornelissen, J.H.C., Bardgett, R.D., Berg, M.P., Cipriotti, P., Feld, C.K., Hering, D., Silva, P.M. da, Potts, S.G., Sandin, L., Sousa, J.P., Storkey, J., Wardle, D.A., Harrison, P.A., 2010. Towards an assessment of multiple ecosystem processes and services via functional traits. *Biodivers. Conserv.* 19, 2873–2893. <https://doi.org/10.1007/s10531-010-9850-9>
- Benjamin, F.E., Reilly, J.R., Winfree, R., 2014. Pollinator body size mediates the scale at which land use drives crop pollination services. *J. Appl. Ecol.* 51, 440–449. <https://doi.org/10.1111/1365-2664.12198>
- Bestelmeyer, B.T., Brown, J.R., Havstad, K.M., Alexander, R., Chavez, G., Herrick, J.E., 2003. Development and use of state-and-transition models for rangelands. *Rangel. Ecol. Manag. J. Range Manag. Arch.* 56, 114–126.
- Biesmeijer, J.C., Roberts, S.P.M., Reemer, M., Ohlemüller, R., Edwards, M., Peeters, T., Schaffers, A.P., Potts, S.G., Kleukers, R., Thomas, C.D., Settele, J., Kunin, W.E., 2006. Parallel Declines in Pollinators and Insect-Pollinated Plants in Britain and the Netherlands. *Science* 313, 351–354. <https://doi.org/10.1126/science.1127863>
- Bindoff, N.L., Stott, P.A., AchutaRao, K.M., Allen, M.R., Gillett, N., Gutzler, D., Hansingo, K., Hegerl, G., Hu, Y., Jain, S., Mokhov, I.I., Overland, J., Perlwitz, J., Sebbari, R., Zhang, X., 2013. Chapter 10 - Detection and attribution of climate change: From global to regional, in: *Climate Change 2013: The Physical Science Basis. IPCC Working Group I Contribution to AR5.* Cambridge University Press, Cambridge.
- Blanche, K.R., Ludwig, J.A., Cunningham, S.A., 2006. Proximity to rainforest enhances pollination and fruit set in orchards. *J. Appl. Ecol.* 43, 1182–1187. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2664.2006.01230.x>

- Bockstaller, C., 2013. Evaluation agri-environnementale et choix des indicateurs : acquis, enjeux et pistes. *Innov. Agron.* 31 1-14 2013.
- Bockstaller, C., Girardin, P., 2003. How to validate environmental indicators. *Agric. Syst.* 76, 639–653. [https://doi.org/10.1016/S0308-521X\(02\)00053-7](https://doi.org/10.1016/S0308-521X(02)00053-7)
- Bommarco, R., Marini, L., Vaissière, B.E., 2012. Insect pollination enhances seed yield, quality, and market value in oilseed rape. *Oecologia* 169, 1025–1032. <https://doi.org/10.1007/s00442-012-2271-6>
- Bonan, G.B., 2008. Forests and Climate Change: Forcings, Feedbacks, and the Climate Benefits of Forests. *Science* 320, 1444–1449. <https://doi.org/10.1126/science.1155121>
- Bottalico, F., Pesola, L., Vizzarri, M., Antonello, L., Barbati, A., Chirici, G., Corona, P., Cullotta, S., Garfi, V., Giannico, V., Laforteza, R., Lombardi, F., Marchetti, M., Nocentini, S., Riccioli, F., Travaglini, D., Sallustio, L., 2016. Modeling the influence of alternative forest management scenarios on wood production and carbon storage: A case study in the Mediterranean region. *Environ. Res., The Provision of Ecosystem Services in Response to Global Change* 144, Part B, 72–87. <https://doi.org/10.1016/j.envres.2015.10.025>
- Bournazel, J., Kumara, M.P., Jayatissa, L.P., Viergever, K., Morel, V., Huxham, M., 2015. The impacts of shrimp farming on land-use and carbon storage around Puttalam lagoon, Sri Lanka. *Ocean Coast. Manag.* 113, 18–28. <https://doi.org/10.1016/j.ocecoaman.2015.05.009>
- Briske, D.D., Fuhlendorf, S.D., Smeins, F.E., 2005. State-and-Transition Models, Thresholds, and Rangeland Health: A Synthesis of Ecological Concepts and Perspectives. *Rangel. Ecol. Manag.* 58, 1–10. [https://doi.org/10.2111/1551-5028\(2005\)58<1:SMTARH>2.0.CO;2](https://doi.org/10.2111/1551-5028(2005)58<1:SMTARH>2.0.CO;2)
- Brittain, C., Bommarco, R., Vighi, M., Barmaz, S., Settele, J., Potts, S.G., 2010a. The impact of an insecticide on insect flower visitation and pollination in an agricultural landscape. *Agric. For. Entomol.* 12, 259–266. <https://doi.org/10.1111/j.1461-9563.2010.00485.x>
- Brittain, C., Bommarco, R., Vighi, M., Settele, J., Potts, S.G., 2010b. Organic farming in isolated landscapes does not benefit flower-visiting insects and pollination. *Biol. Conserv.* 143, 1860–1867. <https://doi.org/10.1016/j.biocon.2010.04.029>
- Bryan, B.A., Nolan, M., Harwood, T.D., Connor, J.D., Navarro-Garcia, J., King, D., Summers, D.M., Newth, D., Cai, Y., Grigg, N., Harman, I., Crossman, N.D., Grundy, M.J., Finnigan, J.J., Ferrier, S., Williams, K.J., Wilson, K.A., Law, E.A., Hatfield-Dodds, S., 2014. Supply of carbon sequestration and biodiversity services from Australia’s agricultural land under global change. *Glob. Environ. Change* 28, 166–181. <https://doi.org/10.1016/j.gloenvcha.2014.06.013>
- Buri, P., Humbert, J.-Y., Arlettaz, R., 2014. Promoting Pollinating Insects in Intensive Agricultural Matrices: Field-Scale Experimental Manipulation of Hay-Meadow Mowing Regimes and Its Effects on Bees. *PLOS ONE* 9, e85635. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0085635>
- Burkhard, B., Kandziora, M., Hou, Y., Müller, F., 2014. Ecosystem Service Potentials, Flows and Demand – Concepts for Spatial Localisation, Indication and Quantification – Landscape Online. *Landsc. Online* 34, 1–32. <https://doi.org/10.3097/LO.201434>
- Byrd, K.B., Flint, L.E., Alvarez, P., Casey, C.F., Sleeter, B.M., Soular, C.E., Flint, A.L., Sohl, T.L., 2015. Integrated climate and land use change scenarios for California rangeland ecosystem services: wildlife habitat, soil carbon, and water supply. *Landsc. Ecol.* 30, 729–750. <https://doi.org/10.1007/s10980-015-0159-7>
- Campagne, C.S., Roche, P.K., Salles, J.-M., 2018. Looking into Pandora’s Box: Ecosystem disservices assessment and correlations with ecosystem services. *Ecosyst. Serv.* 30, 126–136. <https://doi.org/10.1016/j.ecoser.2018.02.005>
- Cardinale, B.J., Duffy, J.E., Gonzalez, A., Hooper, D.U., Perrings, C., Venail, P., Narwani, A., Mace, G.M., Tilman, D., Wardle, D.A., Kinzig, A.P., Daily, G.C., Loreau, M., Grace, J.B., Larigauderie, A., Srivastava, D.S., Naeem, S., 2012. Biodiversity loss and its impact on humanity. *Nature* 486, 59–67. <https://doi.org/10.1038/nature11148>

- Cariveau, D.P., Williams, N.M., Benjamin, F.E., Winfree, R., 2013. Response diversity to land use occurs but does not consistently stabilise ecosystem services provided by native pollinators. *Ecol. Lett.* 16, 903–911. <https://doi.org/10.1111/ele.12126>
- Carvalho, L.G., Seymour, C.L., Veldtman, R., Nicolson, S.W., 2010. Pollination services decline with distance from natural habitat even in biodiversity-rich areas. *J. Appl. Ecol.* 47, 810–820. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2664.2010.01829.x>
- Carvalho, L.G., Veldtman, R., Shenkute, A.G., Tesfay, G.B., Pirk, C.W.W., Donaldson, J.S., Nicolson, S.W., 2011. Natural and within-farmland biodiversity enhances crop productivity. *Ecol. Lett.* 14, 251–259. <https://doi.org/10.1111/j.1461-0248.2010.01579.x>
- Chacoff, N.P., Aizen, M.A., 2006. Edge effects on flower-visiting insects in grapefruit plantations bordering premontane subtropical forest. *J. Appl. Ecol.* 43, 18–27. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2664.2005.01116.x>
- Chan, K.M.A., Balvanera, P., Benessaiah, K., Chapman, M., Díaz, S., Gómez-Baggethun, E., Gould, R., Hannahs, N., Jax, K., Klain, S., Luck, G.W., Martín-López, B., Muraca, B., Norton, B., Ott, K., Pascual, U., Satterfield, T., Tadaki, M., Taggart, J., Turner, N., 2016. Opinion: Why protect nature? Rethinking values and the environment. *Proc. Natl. Acad. Sci.* 113, 1462–1465. <https://doi.org/10.1073/pnas.1525002113>
- Chan, K.M.A., Hoshizaki, L., Klinkenberg, B., 2011. Ecosystem Services in Conservation Planning: Targeted Benefits vs. Co-Benefits or Costs? *PLOS ONE* 6, e24378. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0024378>
- Chang, J.F., Viovy, N., Vuichard, N., Ciais, P., Wang, T., Cozic, A., Lardy, R., Graux, A.-I., Klumpp, K., Martin, R., Soussana, J.-F., 2013. Incorporating grassland management in ORCHIDEE: model description and evaluation at 11 eddy-covariance sites in Europe. *Geosci Model Dev* 6, 2165–2181. <https://doi.org/10.5194/gmd-6-2165-2013>
- Chaplin-Kramer, R., Dombeck, E., Gerber, J., Knuth, K.A., Mueller, N.D., Mueller, M., Ziv, G., Klein, A.-M., 2014. Global malnutrition overlaps with pollinator-dependent micronutrient production. *Proc R Soc B* 281, 20141799. <https://doi.org/10.1098/rspb.2014.1799>
- Chaplin-Kramer, R., Sharp, R.P., Mandle, L., Sim, S., Johnson, J., Butnar, I., Canals, L.M. i, Eichelberger, B.A., Ramler, I., Mueller, C., McLachlan, N., Yousefi, A., King, H., Kareiva, P.M., 2015. Spatial patterns of agricultural expansion determine impacts on biodiversity and carbon storage. *Proc. Natl. Acad. Sci.* 112, 7402–7407. <https://doi.org/10.1073/pnas.1406485112>
- Ciais, P., Sabine, C., Bala, G., Bopp, L., Brovkin, V., Canadell, J., Chhabra, A., DeFries, R., Galloway, J., Heimann, M., Jones, C., Le Quéré, C., Myneni, R.B., Piao, S., Thornton, P., 2014. Carbon and other biogeochemical cycles, in: Stocker, T.F., more (Eds.), *Climate Change 2013: The Physical Science Basis. Contribution of Working Group I to the Fifth Assessment Report of the Intergovernmental Panel on Climate Change*. Cambridge University Press, Cambridge, pp. 465–570.
- Clavero, M., Brotons, L., Pons, P., Sol, D., 2009. Prominent role of invasive species in avian biodiversity loss. *Biol. Conserv.* 142, 2043–2049. <https://doi.org/10.1016/j.biocon.2009.03.034>
- Connelly, H., Poveda, K., Loeb, G., 2015. Landscape simplification decreases wild bee pollination services to strawberry. *Agric. Ecosyst. Environ.* 211, 51–56. <https://doi.org/10.1016/j.agee.2015.05.004>
- Costanza, R., d’Arge, R., Groot, R. de, Farber, S., Grasso, M., Hannon, B., Limburg, K., Naeem, S., O’Neill, R.V., Paruelo, J., Raskin, R.G., Sutton, P., Belt, M. van den, 1997. The value of the world’s ecosystem services and natural capital. *Nature* 387, 253–260. <https://doi.org/10.1038/387253a0>
- Costanza, R., de Groot, R., Braat, L., Kubiszewski, I., Fioramonti, L., Sutton, P., Farber, S., Grasso, M., 2017. Twenty years of ecosystem services: How far have we come and how far do we still need to go? *Ecosyst. Serv.* 28, 1–16. <https://doi.org/10.1016/j.ecoser.2017.09.008>
- Crenna, E., Sala, S., Polce, C., Collina, E., 2017. Pollinators in life cycle assessment: towards a framework for impact assessment. *J. Clean. Prod., Towards eco-efficient agriculture and food*

- systems: selected papers addressing the global challenges for food systems, including those presented at the Conference “LCA for Feeding the planet and energy for life” (6-8 October 2015, Stresa & Milan Expo, Italy) 140, 525–536. <https://doi.org/10.1016/j.jclepro.2016.02.058>
- Cubash, U., Wuebbles, D., Chen, D., Facchini, M.C., Frame, D., Mahowald, N., Winther, J.-G., 2013. Introduction, in: *Climate Change 2013: The Physical Science Basis. Contribution of Working Group I to the Fifth Assessment Report of the Intergovernmental Panel on Climate Change*. Stocker, T.F., D. Qin, G.-K. Plattner, M. Tignor, S.K. Allen, J. Boschung, A. Nauels, Y. Xia, V. Bex and P.M. Midgley, Cambridge, United Kingdom and New York, NY, USA.
- Daily, G., 1997. *Nature’s Services: Societal Dependence on Natural Ecosystems*, 4th ed. ed. Island Press, Washington, DC.
- Daily, G.C., Polasky, S., Goldstein, J., Kareiva, P.M., Mooney, H.A., Pejchar, L., Ricketts, T.H., Salzman, J., Shallenberger, R., 2009. Ecosystem services in decision making: time to deliver. *Front. Ecol. Environ.* 7, 21–28. <https://doi.org/10.1890/080025>
- Davis, A.Y., Lonsdorf, E.V., Shierk, C.R., Matteson, K.C., Taylor, J.R., Lovell, S.T., Minor, E.S., 2017. Enhancing pollination supply in an urban ecosystem through landscape modifications. *Landsc. Urban Plan.* 162, 157–166. <https://doi.org/10.1016/j.landurbplan.2017.02.011>
- Díaz, S., Demissew, S., Carabias, J., Joly, C., Lonsdale, M., Ash, N., Larigauderie, A., Adhikari, J.R., Arico, S., Báldi, A., Bartuska, A., Baste, I.A., Bilgin, A., Brondizio, E., Chan, K.M., Figueroa, V.E., Duraiappah, A., Fischer, M., Hill, R., Koetz, T., Leadley, P., Lyver, P., Mace, G.M., Martin-Lopez, B., Okumura, M., Pacheco, D., Pascual, U., Pérez, E.S., Reyers, B., Roth, E., Saito, O., Scholes, R.J., Sharma, N., Tallis, H., Thaman, R., Watson, R., Yahara, T., Hamid, Z.A., Akosim, C., Al-Hafedh, Y., Allahverdiyev, R., Amankwah, E., Asah, S.T., Asfaw, Z., Bartus, G., Brooks, L.A., Caillaux, J., Dalle, G., Darnaedi, D., Driver, A., Erpul, G., Escobar-Eyzaguirre, P., Failler, P., Fouda, A.M.M., Fu, B., Gundimeda, H., Hashimoto, S., Homer, F., Lavorel, S., Lichtenstein, G., Mala, W.A., Mandivenyi, W., Matczak, P., Mbizvo, C., Mehrdadi, M., Metzger, J.P., Mikissa, J.B., Moller, H., Mooney, H.A., Mumby, P., Nagendra, H., Nesshover, C., Oteng-Yeboah, A.A., Pataki, G., Roué, M., Rubis, J., Schultz, M., Smith, P., Sumaila, R., Takeuchi, K., Thomas, S., Verma, M., Yeo-Chang, Y., Zlatanova, D., 2015. The IPBES Conceptual Framework — connecting nature and people. *Curr. Opin. Environ. Sustain.*, Open Issue 14, 1–16. <https://doi.org/10.1016/j.cosust.2014.11.002>
- Díaz, S., Lavorel, S., Bello, F. de, Quétier, F., Grigulis, K., Robson, T.M., 2007. Incorporating plant functional diversity effects in ecosystem service assessments. *Proc. Natl. Acad. Sci.* 104, 20684–20689. <https://doi.org/10.1073/pnas.0704716104>
- Díaz, S., Pascual, U., Stenseke, M., Martín-López, B., Watson, R.T., Molnár, Z., Hill, R., Chan, K.M.A., Baste, I.A., Brauman, K.A., Polasky, S., Church, A., Lonsdale, M., Larigauderie, A., Leadley, P.W., Oudenhoven, A.P.E. van, Plaats, F. van der, Schröter, M., Lavorel, S., Aumeeruddy-Thomas, Y., Bukvareva, E., Davies, K., Demissew, S., Erpul, G., Failler, P., Guerra, C.A., Hewitt, C.L., Keune, H., Lindley, S., Shirayama, Y., 2018. Assessing nature’s contributions to people. *Science* 359, 270–272. <https://doi.org/10.1126/science.aap8826>
- Diehl, K., Burkhard, B., Jacob, K., 2016. Should the ecosystem services concept be used in European Commission impact assessment? *Ecol. Indic.* 61, 6–17. <https://doi.org/10.1016/j.ecolind.2015.07.013>
- Dignac, M.-F., Derrien, D., Barré, P., Barot, S., Céillon, L., Chenu, C., Chevallier, T., Freschet, G.T., Garnier, P., Guenet, B., Hedde, M., Klumpp, K., Lashermes, G., Maron, P.-A., Nunan, N., Roumet, C., Basile-Doelsch, I., 2017. Increasing soil carbon storage: mechanisms, effects of agricultural practices and proxies. A review. *Agron. Sustain. Dev.* 37, 14. <https://doi.org/10.1007/s13593-017-0421-2>
- Dominati, E., Mackay, A., Green, S., Patterson, M., 2014. A soil change-based methodology for the quantification and valuation of ecosystem services from agro-ecosystems: A case study of pastoral agriculture in New Zealand. *Ecol. Econ.* 100, 119–129. <https://doi.org/10.1016/j.ecolecon.2014.02.008>



- Dominati, E., Patterson, M., Mackay, A., 2010. A framework for classifying and quantifying the natural capital and ecosystem services of soils. *Ecol. Econ.* 69, 1858–1868. <https://doi.org/10.1016/j.ecolecon.2010.05.002>
- Dymond, J.R., Ausseil, A.-G., Kirschbaum, M.U.F., Carswell, F.E., Mason, N.W.H., 2013. Opportunities for restoring indigenous forest in New Zealand. *J. R. Soc. N. Z.* 43, 141–153. <https://doi.org/10.1080/03036758.2012.736393>
- EEA, 1999. Environmental indicators: typology and overview (No. 25), Technical report. European Environment Agency.
- Eeraerts, M., Meeus, I., Van Den Berge, S., Smagghe, G., 2017. Landscapes with high intensive fruit cultivation reduce wild pollinator services to sweet cherry. *Agric. Ecosyst. Environ.* 239, 342–348. <https://doi.org/10.1016/j.agee.2017.01.031>
- EFESE, 2017. L'Évaluation française des écosystèmes et des services écosystémiques (EFESE) -Cadre Conceptuel, Théma. FRB.
- EFESE, 2016. L'Évaluation française des écosystèmes et des services écosystémiques - Le service de pollinisation, Théma. FRB.
- Ehrlich, P.R., Mooney, H.A., 1983. Extinction, Substitution, and Ecosystem Services. *BioScience* 33, 248–254. <https://doi.org/10.2307/1309037>
- Farley, K.A., Jobbágy, E.G., Jackson, R.B., 2005. Effects of afforestation on water yield: a global synthesis with implications for policy. *Glob. Change Biol.* 11, 1565–1576. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2486.2005.01011.x>
- Feld, C.K., Silva, P.M. da, Sousa, J.P., Bello, F.D., Bugter, R., Grandin, U., Hering, D., Lavorel, S., Mountford, O., Pardo, I., Pärtel, M., Römbke, J., Sandin, L., Jones, K.B., Harrison, P., 2009. Indicators of biodiversity and ecosystem services: a synthesis across ecosystems and spatial scales. *Oikos* 118, 1862–1871. <https://doi.org/10.1111/j.1600-0706.2009.17860.x>
- Feld, C.K., Sousa, J.P., da Silva, P.M., Dawson, T.P., 2010. Indicators for biodiversity and ecosystem services: towards an improved framework for ecosystems assessment. *Biodivers. Conserv.* 19, 2895–2919. <https://doi.org/10.1007/s10531-010-9875-0>
- Feltham, H., Park, K., Minderman, J., Goulson, D., 2015. Experimental evidence that wildflower strips increase pollinator visits to crops. *Ecol. Evol.* 5, 3523–3530. <https://doi.org/10.1002/ece3.1444>
- Feng, X., Fu, B., Lu, N., Zeng, Y., Wu, B., 2013. How ecological restoration alters ecosystem services: an analysis of carbon sequestration in China's Loess Plateau. *Sci. Rep.* 3, 2846. <https://doi.org/10.1038/srep02846>
- Ferraro, P.J., Hanauer, M.M., Miteva, D.A., Nelson, J.L., Pattanayak, S.K., Nolte, C., Sims, K.R.E., 2015. Estimating the impacts of conservation on ecosystem services and poverty by integrating modeling and evaluation. *Proc. Natl. Acad. Sci.* 112, 7420–7425. <https://doi.org/10.1073/pnas.1406487112>
- Foley, J.A., DeFries, R., Asner, G.P., Barford, C., Bonan, G., Carpenter, S.R., Chapin, F.S., Coe, M.T., Daily, G.C., Gibbs, H.K., Helkowski, J.H., Holloway, T., Howard, E.A., Kucharik, C.J., Monfreda, C., Patz, J.A., Prentice, I.C., Ramankutty, N., Snyder, P.K., 2005. Global Consequences of Land Use. *Science* 309, 570–574. <https://doi.org/10.1126/science.1111772>
- Ford, H., Garbutt, A., Jones, D.L., Jones, L., 2012. Impacts of grazing abandonment on ecosystem service provision: Coastal grassland as a model system. *Agric. Ecosyst. Environ.* 162, 108–115. <https://doi.org/10.1016/j.agee.2012.09.003>
- Forouzangohar, M., Crossman, N.D., MacEwan, R.J., Wallace, D.D., Bennett, L.T., 2014. Ecosystem services in agricultural landscapes: a spatially explicit approach to support sustainable soil management. *ScientificWorldJournal* 2014, 483298. <https://doi.org/10.1155/2014/483298>
- Fürst, M.A., McMahon, D.P., Osborne, J.L., Paxton, R.J., Brown, M.J.F., 2014. Disease associations between honeybees and bumblebees as a threat to wild pollinators. *Nature* 506, 364–366. <https://doi.org/10.1038/nature12977>

- Garratt, M.P.D., Breeze, T.D., Jenner, N., Polce, C., Biesmeijer, J.C., Potts, S.G., 2014. Avoiding a bad apple: Insect pollination enhances fruit quality and economic value. *Agric. Ecosyst. Environ.* 184, 34–40. <https://doi.org/10.1016/j.agee.2013.10.032>
- Garratt, M.P.D., Senapathi, D., Coston, D.J., Mortimer, S.R., Potts, S.G., 2017. The benefits of hedgerows for pollinators and natural enemies depends on hedge quality and landscape context. *Agric. Ecosyst. Environ.* 247, 363–370. <https://doi.org/10.1016/j.agee.2017.06.048>
- Geldmann, J., González-Varo, J.P., 2018. Conserving honey bees does not help wildlife. *Science* 359, 392–393. <https://doi.org/10.1126/science.aar2269>
- Geneletti, D., 2015. A Conceptual Approach to Promote the Integration of Ecosystem Services in Strategic Environmental Assessment. *J. Environ. Assess. Policy Manag.* 17, 1550035. <https://doi.org/10.1142/S1464333215500350>
- Geneletti, D., 2013. Assessing the impact of alternative land-use zoning policies on future ecosystem services. *Environ. Impact Assess. Rev., Ecosystem services in EIA and SEA* 40, 25–35. <https://doi.org/10.1016/j.eiar.2012.12.003>
- Geneletti, D., 2011. Reasons and options for integrating ecosystem services in strategic environmental assessment of spatial planning. *Int. J. Biodivers. Sci. Ecosyst. Serv. Manag.* 7, 143–149. <https://doi.org/10.1080/21513732.2011.617711>
- Gill, R.J., Ramos-Rodriguez, O., Raine, N.E., 2012. Combined pesticide exposure severely affects individual- and colony-level traits in bees. *Nature* 491, 105–108. <https://doi.org/10.1038/nature11585>
- Gilmanov, T.G., Svejcar, T.J., Johnson, D.A., Angell, R.F., Saliendra, N.Z., Wylie, B.K., 2006. Long-Term Dynamics of Production, Respiration, and Net CO<sub>2</sub> Exchange in Two Sagebrush-Steppe Ecosystems. *Rangel. Ecol. Manag.* 59, 585–599. <https://doi.org/10.2111/05-198R1.1>
- Girardin, P., Bockstaller, C., Werf, H.V. der, 1999. Indicators: Tools to Evaluate the Environmental Impacts of Farming Systems. *J. Sustain. Agric.* 13, 5–21. [https://doi.org/10.1300/J064v13n04\\_03](https://doi.org/10.1300/J064v13n04_03)
- Glaum, P., Simao, M.-C., Vaidya, C., Fitch, G., Iuliano, B., 2017. Big city Bombus: using natural history and land-use history to find significant environmental drivers in bumble-bee declines in urban development. *R. Soc. Open Sci.* 4. <https://doi.org/10.1098/rsos.170156>
- Goldstein, J.H., Calderone, G., Duarte, T.K., Ennaanay, D., Hannahs, N., Mendoza, G., Polasky, S., Wolny, S., Daily, G.C., 2012. Integrating ecosystem-service tradeoffs into land-use decisions. *Proc. Natl. Acad. Sci.* 109, 7565–7570. <https://doi.org/10.1073/pnas.1201040109>
- Gómez-Baggethun, E., de Groot, R., Lomas, P.L., Montes, C., 2010. The history of ecosystem services in economic theory and practice: From early notions to markets and payment schemes. *Ecol. Econ., Special Section - Payments for Environmental Services: Reconciling Theory and Practice* 69, 1209–1218. <https://doi.org/10.1016/j.ecolecon.2009.11.007>
- Grass, I., Bohle, V., Tschardtke, T., Westphal, C., 2018. How plant reproductive success is determined by the interplay of antagonists and mutualists. *Ecosphere* 9, e02106. <https://doi.org/10.1002/ecs2.2106>
- Greenleaf, S.S., Williams, N.M., Winfree, R., Kremen, C., 2007. Bee foraging ranges and their relationship to body size. *Oecologia* 153, 589–596. <https://doi.org/10.1007/s00442-007-0752-9>
- Grêt-Regamey, A., Brunner, S.H., Altwegg, J., Bebi, P., 2013. Facing uncertainty in ecosystem services-based resource management. *J. Environ. Manage., Integrated land-use and regional resource management – A cross-disciplinary dialogue on future perspectives for a sustainable development of regional resources* 127, S145–S154. <https://doi.org/10.1016/j.jenvman.2012.07.028>
- Grigulis, K., Lavorel, S., Krainer, U., Legay, N., Baxendale, C., Dumont, M., Kastl, E., Arnoldi, C., Bardgett, R.D., Poly, F., Pommier, T., Schloter, M., Tappeiner, U., Bahn, M., Clément, J.-C., 2013. Relative contributions of plant traits and soil microbial properties to mountain grassland ecosystem services. *J. Ecol.* 101, 47–57. <https://doi.org/10.1111/1365-2745.12014>

- Haines-Young, R., Potschin, M., 2013. Common International Classification of Ecosystem Services (CICES): Consultation on Version 4, August-December 2012.
- Haines-Young, R., Potschin, M., 2010. The links between biodiversity, ecosystem services and human well-being, in: *Ecosystem Ecology: A New Synthesis*, Ecological Reviews. D. Raffaelli & C. Frid, pp. 110–139.
- Hamel, P., Bryant, B.P., 2017. Uncertainty assessment in ecosystem services analyses: Seven challenges and practical responses. *Ecosyst. Serv.* 24, 1–15. <https://doi.org/10.1016/j.ecoser.2016.12.008>
- Harrison, P.A., Berry, P.M., Simpson, G., Haslett, J.R., Blicharska, M., Bucur, M., Dunford, R., Egoh, B., Garcia-Llorente, M., Geamăna, N., Geertsema, W., Lommelen, E., Meiresonne, L., Turkelboom, F., 2014. Linkages between biodiversity attributes and ecosystem services: A systematic review. *Ecosyst. Serv.* 9, 191–203. <https://doi.org/10.1016/j.ecoser.2014.05.006>
- Hegland, S.J., Nielsen, A., Lázaro, A., Bjerknes, A.-L., Totland, Ø., 2009. How does climate warming affect plant-pollinator interactions? *Ecol. Lett.* 12, 184–195. <https://doi.org/10.1111/j.1461-0248.2008.01269.x>
- Heink, U., Kowarik, I., 2010. What are indicators? On the definition of indicators in ecology and environmental planning. *Ecol. Indic.* 10, 584–593. <https://doi.org/10.1016/j.ecolind.2009.09.009>
- Holland, J.M., Douma, J.C., Crowley, L., James, L., Kor, L., Stevenson, D.R.W., Smith, B.M., 2017. Semi-natural habitats support biological control, pollination and soil conservation in Europe. A review. *Agron. Sustain. Dev.* 37, 31. <https://doi.org/10.1007/s13593-017-0434-x>
- Holzschuh, A., Dudenhöffer, J.-H., Tschardtke, T., 2012. Landscapes with wild bee habitats enhance pollination, fruit set and yield of sweet cherry. *Biol. Conserv.* 153, 101–107. <https://doi.org/10.1016/j.biocon.2012.04.032>
- Holzschuh, A., Steffan-Dewenter, I., Kleijn, D., Tschardtke, T., 2007. Diversity of flower-visiting bees in cereal fields: effects of farming system, landscape composition and regional context. *J. Appl. Ecol.* 44, 41–49. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2664.2006.01259.x>
- Houspanossian, J., Giménez, R., Jobbágy, E., Noretto, M., 2017. Surface albedo raise in the South American Chaco: Combined effects of deforestation and agricultural changes. *Agric. For. Meteorol. C*, 118–127. <https://doi.org/10.1016/j.agrformet.2016.08.015>
- IPBES, 2016. Summary for policymakers of the assessment report of the Intergovernmental Science-Policy Platform on Biodiversity and Ecosystem Services on pollinators, pollination and food production (Report). Intergovernmental Science-Policy Platform on Biodiversity and Ecosystem Services, Bonn, Germany.
- Johnson, K.A., Polasky, S., Nelson, E., Pennington, D., 2012. Uncertainty in ecosystem services valuation and implications for assessing land use tradeoffs: An agricultural case study in the Minnesota River Basin. *Ecol. Econ.* 79, 71–79. <https://doi.org/10.1016/j.ecolecon.2012.04.020>
- Junqueira, C.N., Augusto, S.C., 2017. Bigger and sweeter passion fruits: effect of pollinator enhancement on fruit production and quality. *Apidologie* 48, 131–140. <https://doi.org/10.1007/s13592-016-0458-2>
- Klein, A.-M., Vaissière, B.E., Cane, J.H., Steffan-Dewenter, I., Cunningham, S.A., Kremen, C., Tschardtke, T., 2007. Importance of pollinators in changing landscapes for world crops. *Proc. R. Soc. Lond. B Biol. Sci.* 274, 303–313. <https://doi.org/10.1098/rspb.2006.3721>
- Koh, I., Lonsdorf, E.V., Williams, N.M., Brittain, C., Isaacs, R., Gibbs, J., Ricketts, T.H., 2016. Modeling the status, trends, and impacts of wild bee abundance in the United States. *Proc. Natl. Acad. Sci. U. S. A.* 113, 140–145. <https://doi.org/10.1073/pnas.1517685113>
- Kremen, C., M'Gonigle, L.K., 2015. EDITOR'S CHOICE: Small-scale restoration in intensive agricultural landscapes supports more specialized and less mobile pollinator species. *J. Appl. Ecol.* 52, 602–610. <https://doi.org/10.1111/1365-2664.12418>
- Kremen, C., Williams, N.M., Aizen, M.A., Gemmill-Herren, B., LeBuhn, G., Minckley, R., Packer, L., Potts, S.G., Roulston, T. 'ai, Steffan-Dewenter, I., Vázquez, D.P., Winfree, R., Adams, L., Crone,

- E.E., Greenleaf, S.S., Keitt, T.H., Klein, A.-M., Regetz, J., Ricketts, T.H., 2007. Pollination and other ecosystem services produced by mobile organisms: a conceptual framework for the effects of land-use change. *Ecol. Lett.* 10, 299–314. <https://doi.org/10.1111/j.1461-0248.2007.01018.x>
- Kumar, S., Reddy, M.S., 2011. Traditional Honey Harvesting from Rock Bees (*Apis dorsata*) in Karnataka, India. *Korean J. Apic.*
- Kütt, L., Lõhmus, K., Rammi, I.-J., Paal, T., Paal, J., Liira, J., 2016. The quality of flower-based ecosystem services in field margins and road verges from human and insect pollinator perspectives. *Ecol. Indic., Navigating Urban Complexity: Advancing Understanding of Urban Social – Ecological Systems for Transformation and Resilience* 70, 409–419. <https://doi.org/10.1016/j.ecolind.2016.06.009>
- Lal, R., 2004. Soil carbon sequestration to mitigate climate change. *Geoderma* 123, 1–22. <https://doi.org/10.1016/j.geoderma.2004.01.032>
- Lamarque, P., Quétier, F., Lavorel, S., 2011. The diversity of the ecosystem services concept and its implications for their assessment and management. *C. R. Biol.* 334, 441–449. <https://doi.org/10.1016/j.crvi.2010.11.007>
- Laurans, Y., Rankovic, A., Billé, R., Pirard, R., Mermet, L., 2013. Use of ecosystem services economic valuation for decision making: Questioning a literature blindspot. *J. Environ. Manage.* 119, 208–219. <https://doi.org/10.1016/j.jenvman.2013.01.008>
- Lavorel, S., 2013. Plant functional effects on ecosystem services. *J. Ecol.* 101, 4–8. <https://doi.org/10.1111/1365-2745.12031>
- Lavorel, S., Bayer, A., Bondeau, A., Lautenbach, S., Ruiz-Frau, A., Schulp, N., Seppelt, R., Verburg, P., Teeffelen, A. van, Vannier, C., Arneth, A., Cramer, W., Marba, N., 2017a. Pathways to bridge the biophysical realism gap in ecosystem services mapping approaches. *Ecol. Indic.* 74, 241–260. <https://doi.org/10.1016/j.ecolind.2016.11.015>
- Lavorel, S., Colloff, M.J., McIntyre, S., Doherty, M.D., Murphy, H.T., Metcalfe, D.J., Dunlop, M., Williams, R.J., Wise, R.M., Williams, K.J., 2015. Ecological mechanisms underpinning climate adaptation services. *Glob. Change Biol.* 21, 12–31. <https://doi.org/10.1111/gcb.12689>
- 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. *J. Ecol.* 99, 135–147. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2745.2010.01753.x>
- Lavorel, S., Grigulis, K., Leitinger, G., Kohler, M., Schirpke, U., Tappeiner, U., 2017b. Historical trajectories in land use pattern and grassland ecosystem services in two European alpine landscapes. *Reg. Environ. Change* 17, 2251–2264. <https://doi.org/10.1007/s10113-017-1207-4>
- Layke, C., Mapendembe, A., Brown, C., Walpole, M., Winn, J., 2012. Indicators from the global and sub-global Millennium Ecosystem Assessments: An analysis and next steps. *Ecol. Indic., Indicators of environmental sustainability: From concept to applications* 17, 77–87. <https://doi.org/10.1016/j.ecolind.2011.04.025>
- Lázaro, A., Chroni, A., Tscheulin, T., Devalez, J., Matsoukas, C., Petanidou, T., 2016. Electromagnetic radiation of mobile telecommunication antennas affects the abundance and composition of wild pollinators. *J. Insect Conserv.* 20, 315–324. <https://doi.org/10.1007/s10841-016-9868-8>
- Leza, M., Watrous, K.M., Bratu, J., Woodard, S.H., 2018. Effects of neonicotinoid insecticide exposure and monofloral diet on nest-founding bumblebee queens. *Proc R Soc B* 285, 20180761. <https://doi.org/10.1098/rspb.2018.0761>
- Liss, K.N., Mitchell, M.G., MacDonald, G.K., Mahajan, S.L., Méthot, J., Jacob, A.L., Maguire, D.Y., Metson, G.S., Ziter, C., Dancose, K., Martins, K., Terrado, M., Bennett, E.M., 2013. Variability in ecosystem service measurement: a pollination service case study. *Front. Ecol. Environ.* 11, 414–422. <https://doi.org/10.1890/120189>
- Lü, Y., Fu, B., Feng, X., Zeng, Y., Liu, Y., Chang, R., Sun, G., Wu, B., 2012. A Policy-Driven Large Scale Ecological Restoration: Quantifying Ecosystem Services Changes in the Loess Plateau of China. *PLOS ONE* 7, e31782. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0031782>

- Luck, G.W., Harrington, R., Harrison, P.A., Kremen, C., Berry, P.M., Bugter, R., Dawson, T.P., de Bello, F., Díaz, S., Feld, C.K., Haslett, J.R., Hering, D., Kontogianni, A., Lavorel, S., Rounsevell, M., Samways, M.J., Sandin, L., Settele, J., Sykes, M.T., van den Hove, S., Vandewalle, M., Zobel, M., 2009. Quantifying the Contribution of Organisms to the Provision of Ecosystem Services. *BioScience* 59, 223–235. <https://doi.org/10.1525/bio.2009.59.3.7>
- Luisetti, T., Jackson, E.L., Turner, R.K., 2013. Valuing the European “coastal blue carbon” storage benefit. *Mar. Pollut. Bull.* 71, 101–106. <https://doi.org/10.1016/j.marpolbul.2013.03.029>
- Mace, G.M., Norris, K., Fitter, A.H., 2012. Biodiversity and ecosystem services: a multilayered relationship. *Trends Ecol. Evol.* 27, 19–26. <https://doi.org/10.1016/j.tree.2011.08.006>
- Maes, J., Liqueste, C., Teller, A., Erhard, M., Paracchini, M.L., Barredo, J.I., Grizzetti, B., Cardoso, A., Somma, F., Petersen, J.-E., Meiner, A., Gelabert, E.R., Zal, N., Kristensen, P., Bastrup-Birk, A., Biala, K., Piroddi, C., Egoh, B., Degeorges, P., Fiorina, C., Santos-Martín, F., Naruševičius, V., Verboven, J., Pereira, H.M., Bengtsson, J., Gocheva, K., Marta-Pedroso, C., Snäll, T., Estreguil, C., San-Miguel-Ayán, J., Pérez-Soba, M., Grêt-Regamey, A., Lillebø, A.I., Malak, D.A., Condé, S., Moen, J., Czúcz, B., Drakou, E.G., Zulian, G., Lavalle, C., 2016. An indicator framework for assessing ecosystem services in support of the EU Biodiversity Strategy to 2020. *Ecosyst. Serv.* 17, 14–23. <https://doi.org/10.1016/j.ecoser.2015.10.023>
- Maes, J., Teller, A., Erhard, M., Liqueste, C., Braat, L., Berry, P.M., Egoh, B., Puydarrieux, P., Fiorina, C., Santos, F., Paracchini, M.L., Keune, H., Wittmer, H., Hauck, J., Fiala, I., Verburg, P.H., Condé, S., Schägner, J.P., San Miguel, J., Estreguil, C., Ostermann, O., Barredo, J.I., Pereira, H.M., Stott, A., Laporte, V., Meiner, A., Olah, B., Royo Gelabert, E., Spyropoulo, R., Petersen, J.-E., Maguire, C., Zal, N., Achilleos, E., Rubin, A., Ledoux, L., Brown, C., Jacobs, S., Vandewalle, M., Connor, D., Bidoglio, G., 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, Publications office of the European Union. ed. Luxembourg.
- Mallinger, R.E., Gratton, C., 2015. Species richness of wild bees, but not the use of managed honeybees, increases fruit set of a pollinator-dependent crop. *J. Appl. Ecol.* 52, 323–330. <https://doi.org/10.1111/1365-2664.12377>
- Mandle, L., Bryant, B.P., Ruckelshaus, M., Geneletti, D., Kiesecker, J.M., Pfaff, A., 2016. Entry Points for Considering Ecosystem Services within Infrastructure Planning: How to Integrate Conservation with Development in Order to Aid Them Both. *Conserv. Lett.* 9, 221–227. <https://doi.org/10.1111/conl.12201>
- Martín-López, B., Gómez-Baggethun, E., García-Llorente, M., Montes, C., 2014. Trade-offs across value-domains in ecosystem services assessment. *Ecol. Indic.* 37, 220–228. <https://doi.org/10.1016/j.ecolind.2013.03.003>
- Martín-López, B., Gómez-Baggethun, E., González, J.A., Lomas, P.L., Montes, C., 2009. The Assessment of ecosystem services provided by biodiversity: Re-thinking concepts and research needs, in: *Handbook of Nature Conservation: Global, Environmental and Economic Issues*. J.B. Aronoff, pp. 261–282.
- Martins, K.T., Gonzalez, A., Lechowicz, M.J., 2015. Pollination services are mediated by bee functional diversity and landscape context. *Agric. Ecosyst. Environ.* 200, 12–20. <https://doi.org/10.1016/j.agee.2014.10.018>
- Marvier, M., McCreedy, C., Regetz, J., Kareiva, P., 2007. A Meta-Analysis of Effects of Bt Cotton and Maize on Nontarget Invertebrates. *Science* 316, 1475–1477. <https://doi.org/10.1126/science.1139208>
- McIntyre, S., Lavorel, S., 2007. A conceptual model of land use effects on the structure and function of herbaceous vegetation. *Agric. Ecosyst. Environ.* 119, 11–21. <https://doi.org/10.1016/j.agee.2006.06.013>
- MEA, 2005. *Millennium Ecosystem Assessment: Ecosystems and Human Well-being: Synthesis*. Island Press, Washington DC.
- Melillo, J.M., Lu, X., Kicklighter, D.W., Reilly, J.M., Cai, Y., Sokolov, A.P., 2016. Protected areas’ role in climate-change mitigation. *Ambio* 45, 133–145. <https://doi.org/10.1007/s13280-015-0693-1>

- Minasny, B., Malone, B.P., McBratney, A.B., Angers, D.A., Arrouays, D., Chambers, A., Chaplot, V., Chen, Z.-S., Cheng, K., Das, B.S., Field, D.J., Gimona, A., Hedley, C.B., Hong, S.Y., Mandal, B., Marchant, B.P., Martin, M., McConkey, B.G., Mulder, V.L., O'Rourke, S., Richer-de-Forges, A.C., Odeh, I., Padarian, J., Paustian, K., Pan, G., Poggio, L., Savin, I., Stolbovoy, V., Stockmann, U., Sulaeman, Y., Tsui, C.-C., Vågen, T.-G., van Wesemael, B., Winowiecki, L., 2017. Soil carbon 4 per mille. *Geoderma* 292, 59–86. <https://doi.org/10.1016/j.geoderma.2017.01.002>
- Mitra, S., Wassmann, R., Vlek, P.L.G., 2005. An appraisal of global wetland area and its organic carbon stock. *Curr. Sci.* 88, 25–35.
- Morales, C.L., Arbetman, M.P., Cameron, S.A., Aizen, M.A., 2013. Rapid ecological replacement of a native bumble bee by invasive species. *Front. Ecol. Environ.* 11, 529–534. <https://doi.org/10.1890/120321>
- Morandin, L.A., Winston, M.L., 2005. Wild bee abundance and seed production in conventional, organic, and genetically modified canola. *Ecol. Appl.* 15, 871–881. <https://doi.org/10.1890/03-5271>
- Moritz, R.F.A., Härtel, S., Neumann, P., 2005. Global invasions of the western honeybee (*Apis mellifera*) and the consequences for biodiversity. *Écoscience* 12, 289–301. <https://doi.org/10.2980/i1195-6860-12-3-289.1>
- Moroń, D., Skórka, P., Lenda, M., Rozej-Pabijan, E., Wantuch, M., Kajzer-Bonk, J., Celary, W., Mielczarek, Ł.E., Tryjanowski, P., 2014. Railway Embankments as New Habitat for Pollinators in an Agricultural Landscape. *PLOS ONE* 9, e101297. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0101297>
- Müller, F., Burkhard, B., 2012. The indicator side of ecosystem services. *Ecosyst. Serv.* 1, 26–30. <https://doi.org/10.1016/j.ecoser.2012.06.001>
- Mwebaze, P., Marris, G.C., Brown, M., MacLeod, A., Jones, G., Budge, G.E., 2018. Measuring public perception and preferences for ecosystem services: A case study of bee pollination in the UK. *Land Use Policy* 71, 355–362. <https://doi.org/10.1016/j.landusepol.2017.11.045>
- Narjes, M.E., Lippert, C., 2016. Longan fruit farmers' demand for policies aimed at conserving native pollinating bees in Northern Thailand. *Ecosyst. Serv.* 18, 58–67. <https://doi.org/10.1016/j.ecoser.2015.10.010>
- Nelson, E., Mendoza, G., Regetz, J., Polasky, S., Tallis, H., Cameron, Dr., Chan, K.M., Daily, G.C., Goldstein, J., Kareiva, P.M., Lonsdorf, E., Naidoo, R., Ricketts, T.H., Shaw, Mr., 2009. Modeling multiple ecosystem services, biodiversity conservation, commodity production, and tradeoffs at landscape scales. *Front. Ecol. Environ.* 7, 4–11. <https://doi.org/10.1890/080023>
- Neokosmidis, L., Tscheulin, T., Devalez, J., Petanidou, T., 2016. Landscape spatial configuration is a key driver of wild bee demographics. *Insect Sci.* 25, 172–182. <https://doi.org/10.1111/1744-7917.12383>
- Neuendorf, F., Haaren, C. von, Albert, C., 2018. Assessing and coping with uncertainties in landscape planning: an overview. *Landsc. Ecol.* 33, 861–878. <https://doi.org/10.1007/s10980-018-0643-y>
- Newbold, T., Hudson, L.N., Hill, S.L.L., Contu, S., Lysenko, I., Senior, R.A., Börger, L., Bennett, D.J., Choimes, A., Collen, B., Day, J., Palma, A.D., Díaz, S., Echeverria-Londoño, S., Edgar, M.J., Feldman, A., Garon, M., Harrison, M.L.K., Alhusseini, T., Ingram, D.J., Itescu, Y., Kattge, J., Kemp, V., Kirkpatrick, L., Kleyer, M., Correia, D.L.P., Martin, C.D., Meiri, S., Novosolov, M., Pan, Y., Phillips, H.R.P., Purves, D.W., Robinson, A., Simpson, J., Tuck, S.L., Weiher, E., White, H.J., Ewers, R.M., Mace, G.M., Scharlemann, J.P.W., Purvis, A., 2015. Global effects of land use on local terrestrial biodiversity. *Nature* 520, 45–50. <https://doi.org/10.1038/nature14324>
- Nicodemo, D., Jong, D.D., Reis, L.G., Almeida, J.M.V. de, Santos, A.A. dos, Lisboa, L.A.M., 2018. Transgenic corn decreased total and key storage and lipid transport protein levels in honey bee hemolymph while seed treatment with imidacloprid reduced lipophorin levels. *J. Apic. Res.* 57, 321–328. <https://doi.org/10.1080/00218839.2017.1391530>

- Nunery, J.S., Keeton, W.S., 2010. Forest carbon storage in the northeastern United States: Net effects of harvesting frequency, post-harvest retention, and wood products. *For. Ecol. Manag.* 259, 1363–1375. <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2009.12.029>
- Oelbermann, K., Scheu, S., 2009. Control of aphids on wheat by generalist predators: effects of predator density and the presence of alternative prey. *Entomol. Exp. Appl.* 132, 225–231. <https://doi.org/10.1111/j.1570-7458.2009.00876.x>
- Ollerton, J., Winfree, R., Tarrant, S., 2011. How many flowering plants are pollinated by animals? *Oikos* 120, 321–326. <https://doi.org/10.1111/j.1600-0706.2010.18644.x>
- Ouvrard, P., Transon, J., Jacquemart, A.-L., 2018. Flower-strip agri-environment schemes provide diverse and valuable summer flower resources for pollinating insects. *Biodivers. Conserv.* 27, 2193–2216. <https://doi.org/10.1007/s10531-018-1531-0>
- Palacios-Agundez, I., Onaindia, M., Potschin, M., Tratalos, J.A., Madariaga, I., Haines-Young, R., 2015. Relevance for decision making of spatially explicit, participatory scenarios for ecosystem services in an area of a high current demand. *Environ. Sci. Policy* 54, 199–209. <https://doi.org/10.1016/j.envsci.2015.07.002>
- Palomo, I., Felipe-Lucia, M.R., Bennett, E.M., Martín-López, B., Pascual, U., 2016. Chapter Six - Disentangling the Pathways and Effects of Ecosystem Service Co-Production, in: Woodward, G., Bohan, D.A. (Eds.), *Advances in Ecological Research, Ecosystem Services: From Biodiversity to Society, Part 2*. Academic Press, pp. 245–283. <https://doi.org/10.1016/bs.aecr.2015.09.003>
- Peh, K.S.-H., Balmford, A., Bradbury, R.B., Brown, C., Butchart, S.H.M., Hughes, F.M.R., MacDonald, M.A., Stattersfield, A., Thomas, D.H.L., Trevelyan, R.J., Walpole, M., Merriman, J.C., 2017. *Toolkit for Ecosystem Service Site-based Assessment (TESSA)*. Version 2.0. Cambridge, UK.
- Peh, K.S.-H., Balmford, A., Bradbury, R.B., Brown, C., Butchart, S.H.M., Hughes, F.M.R., Stattersfield, A., Thomas, D.H.L., Walpole, M., Bayliss, J., Gowing, D., Jones, J.P.G., Lewis, S.L., Mulligan, M., Pandeya, B., Stratford, C., Thompson, J.R., Turner, K., Vira, B., Willcock, S., Birch, J.C., 2013. TESSA: A toolkit for rapid assessment of ecosystem services at sites of biodiversity conservation importance. *Ecosyst. Serv.* 5, 51–57. <https://doi.org/10.1016/j.ecoser.2013.06.003>
- Pellissier, V., Maurel, N., Machon, N., 2013. Multi-scale assessment of pollination of *Lotus corniculatus* (L.) in a peri-urban fringe. *Plant Ecol. Divers.* 6, 195–203. <https://doi.org/10.1080/17550874.2012.755227>
- Pisanty, G., Mandelik, Y., 2015. Profiling crop pollinators: life history traits predict habitat use and crop visitation by Mediterranean wild bees. *Ecol. Appl.* 25, 742–752. <https://doi.org/10.1890/14-0910.1>
- Polasky, S., Tallis, H., Reyers, B., 2015. Setting the bar: Standards for ecosystem services. *Proc. Natl. Acad. Sci.* 112, 7356–7361. <https://doi.org/10.1073/pnas.1406490112>
- Polce, C., Garratt, M.P., Termansen, M., Ramirez-Villegas, J., Challinor, A.J., Lappage, M.G., Boatman, N.D., Crowe, A., Endalew, A.M., Potts, S.G., Somerwill, K.E., Biesmeijer, J.C., 2014. Climate-driven spatial mismatches between British orchards and their pollinators: increased risks of pollination deficits. *Glob. Change Biol.* 20, 2815–2828. <https://doi.org/10.1111/gcb.12577>
- Poorter, L., Sande, M.T. van der, Thompson, J., Arets, E.J.M.M., Alarcón, A., Álvarez-Sánchez, J., Ascarrunz, N., Balvanera, P., Barajas-Guzmán, G., Boit, A., Bongers, F., Carvalho, F.A., Casanoves, F., Cornejo-Tenorio, G., Costa, F.R.C., Castilho, C.V. de, Duivenvoorden, J.F., Dutrieux, L.P., Enquist, B.J., Fernández-Méndez, F., Finegan, B., Gormley, L.H.L., Healey, J.R., Hoosbeek, M.R., Ibarra-Manríquez, G., Junqueira, A.B., Levis, C., Licona, J.C., Lisboa, L.S., Magnusson, W.E., Martínez-Ramos, M., Martínez-Yrizar, A., Martorano, L.G., Maskell, L.C., Mazzei, L., Meave, J.A., Mora, F., Muñoz, R., Nytch, C., Pansonato, M.P., Parr, T.W., Paz, H., Pérez-García, E.A., Rentería, L.Y., Rodríguez-Velazquez, J., Rozendaal, D.M.A., Ruschel, A.R., Sakschewski, B., Salgado-Negret, B., Schietti, J., Simões, M., Sinclair, F.L., Souza, P.F., Souza, F.C., Stropp, J., Steege, H. ter, Swenson, N.G., Thonicke, K., Toledo, M., Uriarte, M., Hout, P.

- van der, Walker, P., Zamora, N., Peña-Claros, M., 2015. Diversity enhances carbon storage in tropical forests. *Glob. Ecol. Biogeogr.* 24, 1314–1328. <https://doi.org/10.1111/geb.12364>
- Pöschl, U., Martin, S.T., Sinha, B., Chen, Q., Gunthe, S.S., Huffman, J.A., Borrmann, S., Farmer, D.K., Garland, R.M., Helas, G., Jimenez, J.L., King, S.M., Manzi, A., Mikhailov, E., Pauliquevis, T., Petters, M.D., Prenni, A.J., Roldin, P., Rose, D., Schneider, J., Su, H., Zorn, S.R., Artaxo, P., Andreae, M.O., 2010. Rainforest aerosols as biogenic nuclei of clouds and precipitation in the Amazon. *Science* 329, 1513–1516. <https://doi.org/10.1126/science.1191056>
- Potts, S.G., Imperatriz-Fonseca, V., Ngo, H.T., Aizen, M.A., Biesmeijer, J.C., Breeze, T.D., Dicks, L.V., Garibaldi, L.A., Hill, R., Settele, J., Vanbergen, A.J., 2016. Safeguarding pollinators and their values to human well-being. *Nature* 540, 220–229. <https://doi.org/10.1038/nature20588>
- Potts, S.G., Vulliamy, B., Roberts, S., O’Toole, C., Dafni, A., Ne’eman, G., Willmer, P., 2005. Role of nesting resources in organising diverse bee communities in a Mediterranean landscape. *Ecol. Entomol.* 30, 78–85. <https://doi.org/10.1111/j.0307-6946.2005.00662.x>
- Pywell, R.F., Meek, W.R., Loxton, R.G., Nowakowski, M., Carvell, C., Woodcock, B.A., 2011. Ecological restoration on farmland can drive beneficial functional responses in plant and invertebrate communities. *Agric. Ecosyst. Environ.* 140, 62–67. <https://doi.org/10.1016/j.agee.2010.11.012>
- Quétier, F., Thébault, A., Lavorel, S., 2007. Plant Traits in a State and Transition Framework as Markers of Ecosystem Response to Land-Use Change. *Ecol. Monogr.* 77, 33–52. <https://doi.org/10.1890/06-0054>
- Quinet, A., Baumstark, L., Célestin-Urbain, J., Pouliquen, H., Auverlot, D., Raynard, C., 2009. La valeur tutélaire du carbone, La Documentation Française. Centre d’Analyse Stratégique, Paris.
- Raudsepp-Hearne, C., Peterson, G.D., Bennett, E.M., 2010. Ecosystem service bundles for analyzing tradeoffs in diverse landscapes. *Proc. Natl. Acad. Sci.* 107, 5242–5247. <https://doi.org/10.1073/pnas.0907284107>
- Regan, H.M., Colyvan, M., Burgman, M.A., 2002. A Taxonomy and Treatment of Uncertainty for Ecology and Conservation Biology. *Ecol. Appl.* 12, 618–628. [https://doi.org/10.1890/1051-0761\(2002\)012\[0618:ATATOU\]2.0.CO;2](https://doi.org/10.1890/1051-0761(2002)012[0618:ATATOU]2.0.CO;2)
- Renard, D., Rhemtulla, J.M., Bennett, E.M., 2015. Historical dynamics in ecosystem service bundles. *Proc. Natl. Acad. Sci.* 112, 13411–13416. <https://doi.org/10.1073/pnas.1502565112>
- Ricketts, T.H., 2004. Tropical Forest Fragments Enhance Pollinator Activity in Nearby Coffee Crops. *Conserv. Biol.* 18, 1262–1271. <https://doi.org/10.1111/j.1523-1739.2004.00227.x>
- Ricketts, T.H., Regetz, J., Steffan-Dewenter, I., Cunningham, S.A., Kremen, C., Bogdanski, A., Gemmill-Herren, B., Greenleaf, S.S., Klein, A.M., Mayfield, M.M., Morandin, L.A., Ochieng’, A., Viana, B.F., 2008. Landscape effects on crop pollination services: are there general patterns? *Ecol. Lett.* 11, 499–515. <https://doi.org/10.1111/j.1461-0248.2008.01157.x>
- Rodríguez, A., Kouki, J., 2015. Emulating natural disturbance in forest management enhances pollination services for dominant *Vaccinium* shrubs in boreal pine-dominated forests. *For. Ecol. Manag.* 350, 1–12. <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2015.04.029>
- Rodríguez-Loinaz, G., Amezága, I., Onaindia, M., 2013. Use of native species to improve carbon sequestration and contribute towards solving the environmental problems of the timberlands in Biscay, northern Spain. *J. Environ. Manage.* 120, 18–26. <https://doi.org/10.1016/j.jenvman.2013.01.032>
- Rogers, S.R., Tarpy, D.R., Burrack, H.J., 2014. Bee Species Diversity Enhances Productivity and Stability in a Perennial Crop. *PLOS ONE* 9, e97307. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0097307>
- Roulston, T.H., Goodell, K., 2011. The role of resources and risks in regulating wild bee populations. *Annu. Rev. Entomol.* 56, 293–312. <https://doi.org/10.1146/annurev-ento-120709-144802>
- Rounsevell, M.D.A., Dawson, T.P., Harrison, P.A., 2010. A conceptual framework to assess the effects of environmental change on ecosystem services. *Biodivers. Conserv.* 19, 2823–2842. <https://doi.org/10.1007/s10531-010-9838-5>



- Rozas-Vásquez, D., Fürst, C., Geneletti, D., Almendra, O., 2018. Integration of ecosystem services in strategic environmental assessment across spatial planning scales. *Land Use Policy* 71, 303–310. <https://doi.org/10.1016/j.landusepol.2017.12.015>
- Rundlöf, M., Andersson, G.K.S., Bommarco, R., Fries, I., Hederström, V., Herbertsson, L., Jonsson, O., Klatt, B.K., Pedersen, T.R., Yourstone, J., Smith, H.G., 2015. Seed coating with a neonicotinoid insecticide negatively affects wild bees. *Nature* 521, 77–80. <https://doi.org/10.1038/nature14420>
- Sándor, R., Barcza, Z., Hidy, D., Lellei-Kovács, E., Ma, S., Bellocchi, G., 2016. Modelling of grassland fluxes in Europe: Evaluation of two biogeochemical models. *Agric. Ecosyst. Environ.* 215, 1–19. <https://doi.org/10.1016/j.agee.2015.09.001>
- Saunders, M.E., Luck, G.W., 2018. Interaction effects between local flower richness and distance to natural woodland on pest and beneficial insects in apple orchards. *Agric. For. Entomol.* 20, 279–287. <https://doi.org/10.1111/afe.12258>
- Scheffers, B.R., Meester, L.D., Bridge, T.C.L., Hoffmann, A.A., Pandolfi, J.M., Corlett, R.T., Butchart, S.H.M., Pearce-Kelly, P., Kovacs, K.M., Dudgeon, D., Pacifici, M., Rondinini, C., Foden, W.B., Martin, T.G., Mora, C., Bickford, D., Watson, J.E.M., 2016. The broad footprint of climate change from genes to biomes to people. *Science* 354, aaf7671. <https://doi.org/10.1126/science.aaf7671>
- Schirpke, U., Tasser, E., Tappeiner, U., 2013. Predicting scenic beauty of mountain regions. *Landsc. Urban Plan.* 111, 1–12. <https://doi.org/10.1016/j.landurbplan.2012.11.010>
- Schröter, M., Barton, D.N., Remme, R.P., Hein, L., 2014. Accounting for capacity and flow of ecosystem services: A conceptual model and a case study for Telemark, Norway. *Ecol. Indic.* 36, 539–551. <https://doi.org/10.1016/j.ecolind.2013.09.018>
- Schulp, C.J.E., Alkemade, R., 2011. Consequences of Uncertainty in Global-Scale Land Cover Maps for Mapping Ecosystem Functions: An Analysis of Pollination Efficiency. *Remote Sens.* 3, 2057–2075. <https://doi.org/10.3390/rs3092057>
- Schulp, Catharina J. E., Burkhard, B., Maes, J., Vliet, J.V., Verburg, P.H., 2014. Uncertainties in Ecosystem Service Maps: A Comparison on the European Scale. *PLOS ONE* 9, e109643. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0109643>
- Schulp, C. J. E., Lautenbach, S., Verburg, P.H., 2014. Quantifying and mapping ecosystem services: Demand and supply of pollination in the European Union. *Ecol. Indic.* 36, 131–141. <https://doi.org/10.1016/j.ecolind.2013.07.014>
- Schulp, C.J.E., Nabuurs, G.-J., Verburg, P.H., 2008. Future carbon sequestration in Europe—Effects of land use change. *Agric. Ecosyst. Environ.* 127, 251–264. <https://doi.org/10.1016/j.agee.2008.04.010>
- Settele, J., Bishop, J., Potts, S.G., 2016. Climate change impacts on pollination [WWW Document]. *Nat. Plants*. <https://doi.org/10.1038/nplants.2016.92>
- Shackelford, G., Steward, P.R., Benton, T.G., Kunin, W.E., Potts, S.G., Biesmeijer, J.C., Sait, S.M., 2013. Comparison of pollinators and natural enemies: a meta-analysis of landscape and local effects on abundance and richness in crops. *Biol. Rev. Camb. Philos. Soc.* 88, 1002–1021. <https://doi.org/10.1111/brv.12040>
- Shimamoto, C.Y., Botosso, P.C., Marques, M.C.M., 2014. How much carbon is sequestered during the restoration of tropical forests? Estimates from tree species in the Brazilian Atlantic forest. *For. Ecol. Manag.* 329, 1–9. <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2014.06.002>
- Smith, S.J., Edmonds, J., Hartin, C.A., Mundra, A., Calvin, K., 2015. Near-term acceleration in the rate of temperature change. *Nat. Clim. Change* 5, 333–336. <https://doi.org/10.1038/nclimate2552>
- Sun, G., Zhou, G., Zhang, Z., Wei, X., McNulty, S.G., Vose, J.M., 2006. Potential water yield reduction due to forestation across China. *J. Hydrol., The ICWRRER - Symposium in Dresden, Germany* 328, 548–558. <https://doi.org/10.1016/j.jhydrol.2005.12.013>
- Sun, S., Sun, G., Caldwell, P., McNulty, S., Cohen, E., Xiao, J., Zhang, Y., 2015. Drought impacts on ecosystem functions of the U.S. National Forests and Grasslands: Part II assessment results

- and management implications. *For. Ecol. Manag.* 353, 269–279. <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2015.04.002>
- Sutter, L., Albrecht, M., Jeanneret, P., 2018. Landscape greening and local creation of wildflower strips and hedgerows promote multiple ecosystem services. *J. Appl. Ecol.* 55, 612–620. <https://doi.org/10.1111/1365-2664.12977>
- Tammi, I., Mustajärvi, K., Rasinmäki, J., 2017. Integrating spatial valuation of ecosystem services into regional planning and development. *Ecosyst. Serv., Putting ES into practice* 26, 329–344. <https://doi.org/10.1016/j.ecoser.2016.11.008>
- Tardieu, L., Roussel, S., Salles, J.-M., 2013. Assessing and mapping global climate regulation service loss induced by Terrestrial Transport Infrastructure construction. *Ecosyst. Serv., Special Issue on Mapping and Modelling Ecosystem Services* 4, 73–81. <https://doi.org/10.1016/j.ecoser.2013.02.007>
- TEEB, 2010. *The economics of ecosystems and biodiversity (TEEB): Ecological and economic foundations*, P. Kumar. ed. Earthscan, London, UK.
- Tehel, A., Brown, M.J., Paxton, R.J., 2016. Impact of managed honey bee viruses on wild bees. *Curr. Opin. Virol., Environmental virology • Viruses and metabolism • Animal models for viral diseases* 19, 16–22. <https://doi.org/10.1016/j.coviro.2016.06.006>
- Tschumi, M., Albrecht, M., Collatz, J., Dubsy, V., Entling, M.H., Najar-Rodriguez, A.J., Jacot, K., 2016. Tailored flower strips promote natural enemy biodiversity and pest control in potato crops. *J. Appl. Ecol.* 53, 1169–1176. <https://doi.org/10.1111/1365-2664.12653>
- Tsvetkov, N., Samson-Robert, O., Sood, K., Patel, H.S., Malena, D.A., Gajiwala, P.H., Maciukiewicz, P., Fournier, V., Zayed, A., 2017. Chronic exposure to neonicotinoids reduces honey bee health near corn crops. *Science* 356, 1395–1397. <https://doi.org/10.1126/science.aam7470>
- Turkelboom, F., Leone, M., Jacobs, S., Kelemen, E., García-Llorente, M., Baró, F., Termansen, M., Barton, D.N., Berry, P., Stange, E., Thoonen, M., Kalóczkai, Á., Vadineanu, A., Castro, A.J., Czúcz, B., Röckmann, C., Wurbs, D., Odee, D., Preda, E., Gómez-Baggethun, E., Rusch, G.M., Pastur, G.M., Palomo, I., Dick, J., Casaer, J., van Dijk, J., Priess, J.A., Langemeyer, J., Mustajoki, J., Kopperoinen, L., Baptist, M.J., Peri, P.L., Mukhopadhyay, R., Aszalós, R., Roy, S.B., Luque, S., Rusch, V., 2018. When we cannot have it all: Ecosystem services trade-offs in the context of spatial planning. *Ecosyst. Serv., SI: Synthesizing OpenNESS* 29, 566–578. <https://doi.org/10.1016/j.ecoser.2017.10.011>
- Unger, N., 2014. Human land-use-driven reduction of forest volatiles cools global climate. *Nat. Clim. Change* 4, 907–910. <https://doi.org/10.1038/nclimate2347>
- Van Oijen, M., Balkovi, J., Beer, C., Cameron, D.R., Ciais, P., Cramer, W., Kato, T., Kuhnert, M., Martin, R., Myneni, R., Rammig, A., Rolinski, S., Soussana, J.-F., Thonicke, K., Van der Velde, M., Xu, L., 2014. Impact of droughts on the carbon cycle in European vegetation: a probabilistic risk analysis using six vegetation models. *Biogeosciences* 11, 6357–6375. <https://doi.org/10.5194/bg-11-6357-2014>
- Velasco, E., Roth, M., Tan, S.H., Quak, M., Nabarro, S.D.A., Norford, L., 2013. The role of vegetation in the CO<sub>2</sub> flux from a tropical urban neighbourhood. *Atmos Chem Phys* 13, 10185–10202. <https://doi.org/10.5194/acp-13-10185-2013>
- Villamagna, A.M., Angermeier, P.L., Bennett, E.M., 2013. Capacity, pressure, demand, and flow: A conceptual framework for analyzing ecosystem service provision and delivery. *Ecol. Complex.* 15, 114–121. <https://doi.org/10.1016/j.ecocom.2013.07.004>
- Vörösmarty, C.J., McIntyre, P.B., Gessner, M.O., Dudgeon, D., Prusevich, A., Green, P., Glidden, S., Bunn, S.E., Sullivan, C.A., Liermann, C.R., Davies, P.M., 2010. Global threats to human water security and river biodiversity. *Nature* 467, 555–561. <https://doi.org/10.1038/nature09440>
- Vuichard, N., Ciais, P., Viovy, N., Calanca, P., Soussana, J.-F., 2007. Estimating the greenhouse gas fluxes of European grasslands with a process-based model: 2. Simulations at the continental level. *Glob. Biogeochem. Cycles* 21, GB1005. <https://doi.org/10.1029/2005GB002612>
- Walker, W.E., Harremoës, P., Rotmans, J., Sluijs, J.P. van der, Asselt, M.B.A. van, Janssen, P., Krauss, M.P.K. von, 2003. *Defining Uncertainty: A Conceptual Basis for Uncertainty Management in*

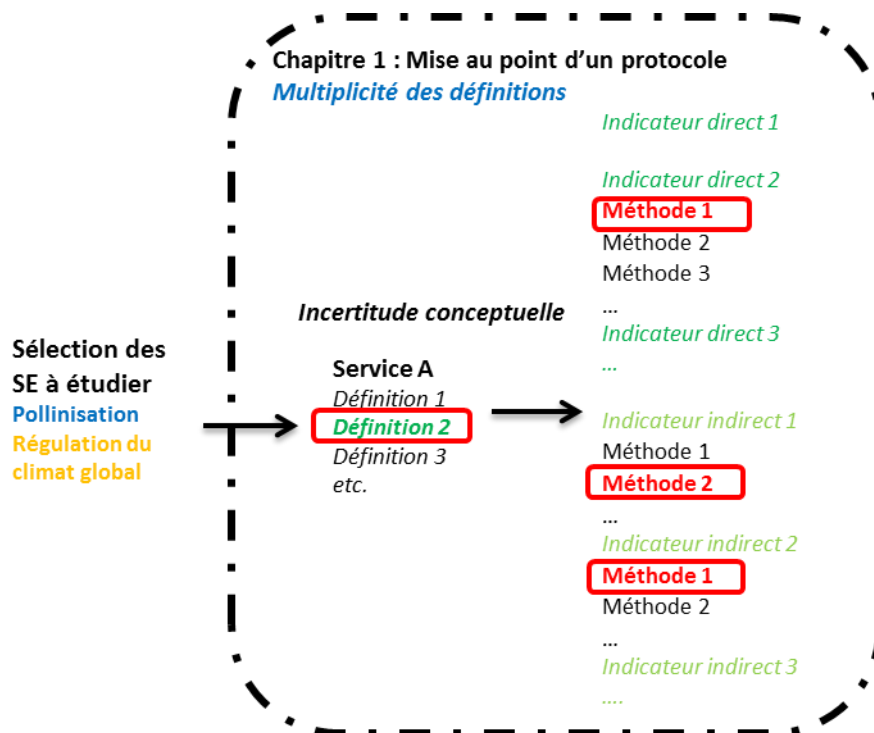
- Model-Based Decision Support. *Integr. Assess.* 4, 5–17. <https://doi.org/10.1076/iaij.4.1.5.16466>
- Walther, B.A., Moore, J.L., 2005. The concepts of bias, precision and accuracy, and their use in testing the performance of species richness estimators, with a literature review of estimator performance. *Ecography* 28, 815–829. <https://doi.org/10.1111/j.2005.0906-7590.04112.x>
- Wang, Y., Fu, B., Lü, Y., Chen, L., 2011. Effects of vegetation restoration on soil organic carbon sequestration at multiple scales in semi-arid Loess Plateau, China. *CATENA* 85, 58–66. <https://doi.org/10.1016/j.catena.2010.12.003>
- Westman, W.E., 1977. How Much Are Nature's Services Worth? *Science* 197, 960–964.
- Woodcock, B.A., Bullock, J.M., Shore, R.F., Heard, M.S., Pereira, M.G., Redhead, J., Ridding, L., Dean, H., Sleep, D., Henrys, P., Peyton, J., Hulmes, S., Hulmes, L., Sárosspataki, M., Saure, C., Edwards, M., Genersch, E., Knäbe, S., Pywell, R.F., 2017. Country-specific effects of neonicotinoid pesticides on honey bees and wild bees. *Science* 356, 1393–1395. <https://doi.org/10.1126/science.aaa1190>
- Zandersen, M., Jørgensen, S.L., Nainggolan, D., Gyldenkærne, S., Winding, A., Greve, M.H., Termansen, M., 2016. Potential and economic efficiency of using reduced tillage to mitigate climate effects in Danish agriculture. *Ecol. Econ.* 123, 14–22. <https://doi.org/10.1016/j.ecolecon.2015.12.002>
- Zhang, W., Ricketts, T.H., Kremen, C., Carney, K., Swinton, S.M., 2007. Ecosystem services and dis-services to agriculture. *Ecol. Econ., Special Section - Ecosystem Services and Agriculture* 64, 253–260. <https://doi.org/10.1016/j.ecolecon.2007.02.024>
- Zurbuchen, A., Landert, L., Klaiber, J., Müller, A., Hein, S., Dorn, S., 2010. Maximum foraging ranges in solitary bees: only few individuals have the capability to cover long foraging distances. *Biol. Conserv.* 143, 669–676. <https://doi.org/10.1016/j.biocon.2009.12.003>





## 2. Chapitre 1A

---





## 2. Chapitre 1A : Mise au point d'un protocole – Service de pollinisation- Multiplicité de définitions, d'indicateurs et de méthodes d'estimation d'un service écosystémique de régulation

### 2.1. Introduction

En introduction générale, j'ai présenté les différentes étapes du développement d'un protocole de terrain pour l'estimation d'un service écosystémique (SE). Dans ce cadre, il est essentiel de définir précisément le SE étudié pour éviter les confusions issues d'incertitudes conceptuelles et de développer un protocole conforme à la définition choisie. Afin de prendre connaissance des définitions et indicateurs fréquemment utilisés pour estimer le service de pollinisation, ainsi que de leurs méthodes d'estimation, j'ai réalisé une revue bibliographique systématique, répondant à la question : **Quelle est l'étendue de la multiplicité des définitions, des indicateurs et des méthodes d'estimation pour un SE ?** Une première exploration des articles sélectionnés a suffi pour mettre en avant la **multiplicité des définitions** derrière le terme de « service de pollinisation ». Cette variabilité de définitions est à l'origine d'une **incertitude conceptuelle** liée à l'ambiguïté, la sous-spécificité et l'indétermination des termes théoriques (Regan et al., 2002). Ces définitions du service de pollinisation peuvent être reliées aux différents éléments de la cascade reliant la biodiversité au bien-être humain *via* les SE ainsi que présenté dans l'introduction générale (**Figure 2.1**).

L'analyse des articles sélectionnés lors de la recherche bibliographique systématique a permis de distinguer quatre définitions possibles du service de pollinisation :

*Correspondant à la capacité d'un écosystème à fournir le service de pollinisation et lié à la biodiversité :*

- i) **La présence de pollinisateurs** : a pour indicateurs des mesures d'abondance et de diversité (*i.e.* de richesse à différents niveaux taxonomiques ou fonctionnels) des insectes pollinisateurs, *i.e.* les organismes mobiles fournisseurs du SE (Kremen et al., 2007 ; Luck et al., 2009).

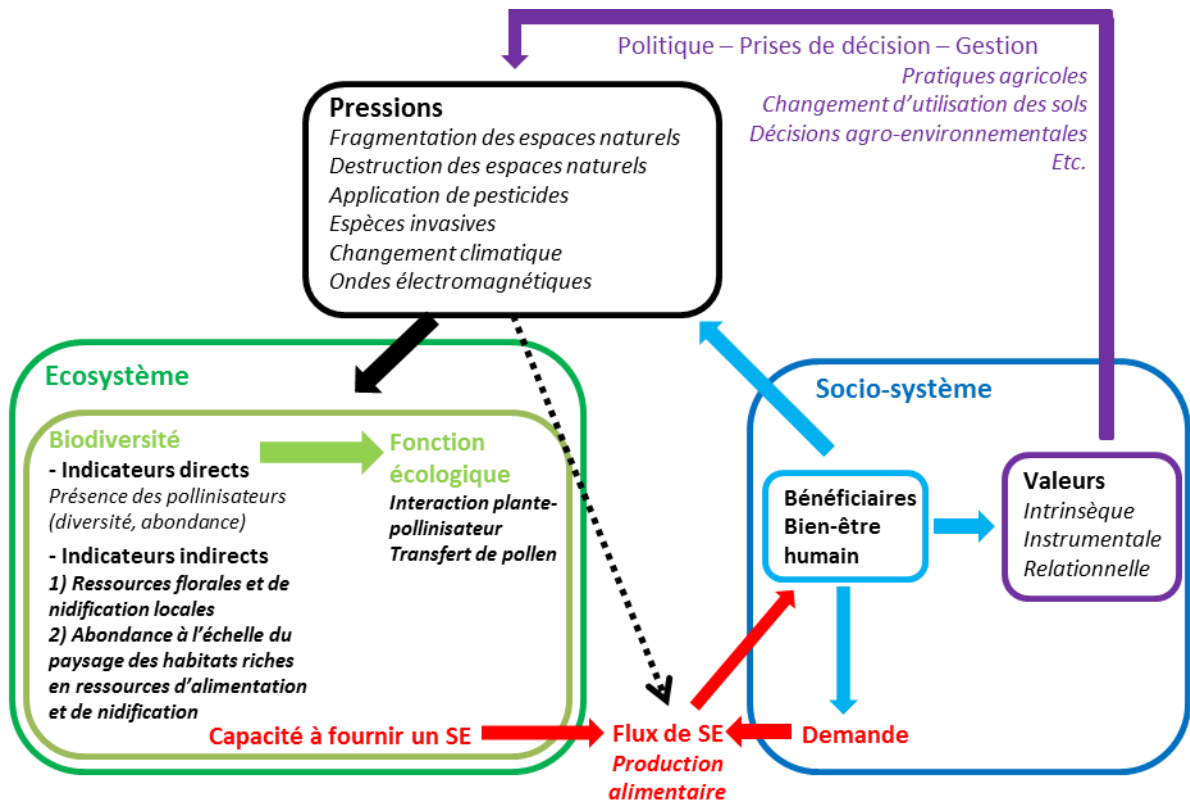
*Correspondant à la fonction écologique elle-même :*

- ii) **Le transfert de pollen** : rôle des pollinisateurs dans le transfert de pollen d'une fleur à l'autre, ses indicateurs sont par exemples les fréquences de visites et l'efficacité de transfert de pollen (nombre de grains de pollen déposés en une visite).

*Correspondant au flux de service de pollinisation :*

- iii) **Le succès de reproduction** : succès de la reproduction qui a pour indicateurs la production de graines et/ou de fruits à l'échelle d'un individu (nombre ou masse de fruits/graines) et, plus rarement, le nombre de tubes polliniques qui se développent.
- iv) **La récolte pour la consommation humaine** : succès de la reproduction à l'échelle d'une parcelle ou d'une exploitation. Les indicateurs associés mesurent la masse produite par unité de surface ou concernent la « qualité » de la récolte dans un but de consommation (par exemples la teneur en huile de graines de tournesol ou la teneur en sucre de pommes).





**Figure 2.1 :** Le service de pollinisation replacé dans le cadre conceptuel, mettant en avant ses nombreuses facettes ainsi que les pressions anthropiques le menaçant. Le vert correspond aux éléments de l'écosystème ; le bleu aux éléments du socio-système ; le rouge aux services écosystémiques ; le violet aux valeurs des SE et les décisions/actions sur les écosystèmes qui en découlent ; le noir aux pressions s'exerçant sur l'écosystème et le flux de SE.

Pour chacune des définitions, j'ai élaboré une typologie des indicateurs directs employés pour leur estimation ainsi que des méthodes d'estimation associées. J'ai également mis au point une typologie pour les indicateurs indirects et les co-variables considérés dans les études sur la pollinisation. Cette analyse a été complétée par une analyse du contexte général des études incluses dans cette synthèse bibliographique : leur localisation géographique, l'échelle d'étude, les plantes et les insectes pollinisateurs étudiés. Etant donné l'incertitude autour des liens entre la biodiversité et les SE, j'ai étudié les liens entre l'estimation de la *présence de pollinisateurs* - définition s'apparentant à une estimation de la biodiversité des pollinisateurs - et les trois autres définitions.

A l'issue de cette analyse à plusieurs niveaux – contexte, définitions, indicateurs et méthodes – de l'estimation du service de pollinisation, je fournis des recommandations afin de guider le choix de la définition, des indicateurs et des méthodes les plus pertinentes en prenant compte le contexte ainsi que les contraintes et les ressources disponibles pour la réalisation d'une étude.

## 2.2. Article 1 : Bartholomée, O., Lavorel, S. *En révision*. Disentangling the diversity of definitions for the pollination ecosystem service and associated estimation methods. *Ecological Indicators*.

# Article 1

---



# Disentangling the diversity of definitions for the pollination ecosystem service and associated estimation methods

Bartholomée Océane<sup>a,\*</sup> and Lavorel Sandra<sup>a</sup>

<sup>a</sup>Laboratoire d'Ecologie Alpine, LECA, UMR UGA-USMB-CNRS 5553, Université Grenoble Alpes, CS 40700, 38058 Grenoble cedex 9, France

\*Corresponding author at: *e-mail address*: [oceane.bartholomee@univ-grenoble-alpes.fr](mailto:oceane.bartholomee@univ-grenoble-alpes.fr)

## Highlights

- The polysemic nature of the pollination service complicates its estimation.
- Four definitions reflect the supply capacity and flow of the pollination service.
- Pollination capacity is estimated mainly by pollinator observations and captures.
- Pollination flow is estimated mostly by count or weighing of fruits and seeds.
- We provide a guide for indicator and method selection according to study context.

## Abstract

The observed declines in pollinator populations due to human pressures is thus of critical concern because pollination is an essential regulating ecosystem service (ES), with a major role in human food production and in maintaining flowering plant diversity. Estimating the pollination ES and its trends is thus essential for informing policy and management. However, the pollination ES remains poorly defined in practice as it is a polysemic term. In practice it is considered as the ecosystem capacity to support pollination, the social demand for pollination or the actual pollination flow, which is the match between capacity and demand. Its quantification is complicated by the coexistence of numerous indicators. In this paper, we aimed to disentangle the diversity of definitions of the pollination service along with their associated indicators and quantification field methods. We reviewed 131 papers from a literature research. Most studies were under temperate climate with a focus on hymenopteran pollinators, overlooking the importance of hoverflies and other dipteran pollinators. We identified four main pollination ES definitions that can be separated in two categories: (1) pollinator presence and pollen transfer which are related to the capacity of the pollination ES; and (2) pollination success and production of fruits or seeds for human consumption which are related to the flow of the pollination ES. Importantly, when quantified simultaneously pollination capacity and flow show varying levels of congruence: half of the reported relationships are congruent, but almost as many are neutral. Direct indicators of the two definitional categories characterised the respective actors of the pollination function: studies of pollination capacity characterised pollinating agents (pollinator communities), while pollination flow studies described seeds and/or fruits produced from animal pollination. Both pollination capacity definitions share insect observations and captures as most frequent methods (70% of analysed studies), with a prevalence of indicators of pollinator diversity and abundance. Pollination flow estimation methods mainly describe the amount (number, weight) and quality of seeds/fruits. Pollinators depend on availability of feeding and nesting resources for their survival, and on their ability to reach them within landscapes. Thus, common indirect indicators of pollination are environmental variables

related to semi-natural habitats and flower resources. We end this review with guidelines for relevant choices of indicators and methods according to the research questions and study constraints (technical, financial, time and skills). Further investigations will be necessary to disentangle pollination capacity and flow relationships.

**Keywords:** pollination, ecosystem service facet, direct indicators, indirect indicators, field methods.

## 1. Introduction

Pollination as an ecosystem service (ES) is receiving strong international attention given the decline of pollinator populations due to human pressures such as pesticide use (Woodcock et al., 2017), landscape simplification (Connelly et al., 2015), and their combination (Leza et al., 2018). Global pollinator declines have been reported (IPBES, 2016; Potts et al., 2010). For instance, bee diversity declined in both Britain and Netherlands when comparing observation records from before and after 1980 (Biesmeijer et al., 2006). Bumblebee abundance decreased drastically over 20 years in North America (Cameron et al., 2011). Modelled bee abundance decreased by 23 % between 2008 and 2013 in the United States of America, a decline validated by field data (Koh et al., 2016). These declines imperil pollination, a critical ecosystem function underpinning multiple societal values. Pollination is critical for global agriculture production, representing up to 5 to 8 % of the global crop production in 2015 (IPBES, 2016), and essential for highly dependent fruit and seed crops (Klein et al., 2007). Pollination and pollinators also have high cultural value associated with honey production (Azeez et al., 2012) and collection and associated cultural traditions (Kumar and Reddy, 2011). Awareness of the necessity of preserving pollinator communities is increasing (IPBES, 2016; Potts et al., 2016). For instance, in Northern Thailand, longan fruit farmers demand policies for conservation of their native bee populations (Narjes and Lippert, 2016) and in the United Kingdom the public is willing to pay for the maintenance of the pollination service (Mwebaze et al., 2018).

Meanwhile at local to regional scales there is increasing demand for the inclusion of ecosystem services in environmental impact assessment and land planning (Albert et al., 2016; Diehl et al., 2016). The benefits of agri-environmental schemes for pollinators have been assessed in individual countries (*e.g.* UK (Pywell et al., 2011; Wood et al., 2017), Belgium (Ouvrard et al., 2018)) or comparing countries (Switzerland and Netherlands (Kohler et al., 2007)). Studies have quantified how such benefits could flow on to improved crop yields (review by Garibaldi et al. (2014)). The assessment of the combined effects of agri-environmental schemes and crop rotation on pollinator communities showed that both mediated bumblebee abundance and richness through increased flower resources (Marja et al., 2018). The necessity of combining landscape and species management, usually applied separately, has been hypothesised recently for their potential synergies (Garibaldi et al., 2017). Further, positive impacts of alternative hay-meadow mowing regimes on bees (Buri et al., 2014) or the combined effects of farm management and landscape factors on abundance and diversity of native bees (Nicholson et al., 2017) support the benefits of ecological intensification, *i.e.* the enhanced use of ES for agricultural production with reduced environmental impacts (Bommarco et al., 2013), for both crop yield and flower-visitor richness (Garibaldi et al., 2016). Consistent with the importance of the pollination ES and its sensitivity to management, an ES index incorporating pollination has been proposed for prioritising sites for ecological restoration (Comín et al., 2018), and specific ecological restoration now targets wild bee populations (Pan et al., 2017; Tonietto and Larkin, 2018).

Across this expanding field of fundamental or applied pollination studies, new indicators for estimating the pollination ES have been developed: for example indicators of pollination potential and honey production to attribute a potential ES value for different ecosystems (Affek, 2017); or an indicator for estimating the pollination service value of field margin flora from floral-traits (Ricou et al., 2014). Yet there is little consensus about definitions of the pollination ES or standard methods that would enable comparability between studies. Indeed the pollination ES has numerous definitions which are associated with different estimation methods. Liss et al. (2013) listed five main definitions spanning from pollinator diversity and abundance to crop yield, with quantification indicators as diverse as the definitions. These definitions range from ES supply capacity (pollinator diversity and abundance) and to ES flow, *i.e.* the relation between the ecosystem supply capacity and the societal demand for that service; crop yield (Schröter et al., 2014; Villamagna et al., 2013). Direct and indirect indicators can be linked to each of the definitions. For instance abundance or species richness of pollinating insects are direct indicators for the service supply capacity. Indirect indicators are proxies for estimating pollinator presence; for example the suitability of different land uses for nesting and their floral resources for potential pollinators, as used for modelling pollination supply capacity (Lonsdorf et al., 2009; Zulian et al., 2013).

These direct and indirect indicators are measured with different types of methods. Some studies use modelling such as the free and open source ES model InVEST (<https://www.naturalcapitalproject.org/>) (Davis et al., 2017). Field observations are quite widespread, with insect observations (Greenleaf and Kremen, 2006), observations and captures (Berecha et al., 2015), or only captures (Bartomeus et al., 2013). Some studies combine modelling and observations (Cariveau et al., 2013; Martins et al., 2015). However a synthesis of different methods, their scope and their prevalence is not available for guiding researchers and practitioners.

In this review, we aimed to establish a state of the art of existing field methods and, marginally biophysical modelling methods, and to provide general guidelines for selecting methods for quantifying the pollination ES according to context and resources. We assessed the diversity of pollination ES definitions, associated measured variables and their quantification methods. Complementary to Liss et al. (2013) our literature review did not focus solely on the pollination indicators, but also considered the associated estimation methods. We asked: i) which definitions of pollination are in use? ii) which variables and methods are associated to the different definitions? iii) which variables and methods are relevant in which circumstances? To answer these questions, we identified pollination definitions, quantified their use and analysed occurrences of associated variables and methods across the international literature. Results from this analysis support a decision tree for selection of definition and associated field methods according to weather and seasonal constraints, and to human and financial resources.

## 2. Methods

### 2.1. Literature review

We reviewed the literature for a state of the art of the indicators and methods used to estimate the pollination ES. The literature search was made on ISI Web of Knowledge using sets of key-words (Table A1 in Appendix A) for which all results were checked between 10/02/2016 and 8/03/2016 for papers published between 2001 and the date of the search. We started the research in 2001 as, consistent with the emergence of ecosystem services in the international literature, it was the first year with more than two publications with the key words “ecosystem service” and “pollination” in ISI

Web of Knowledge. The first step of the analysis focused on pollination modelling/mapping to identify variables considered for this ES estimation. The second step focused on literature specific to ecosystem services and the underlying ecological functions/processes to find field methods for estimating pollination. The sets of key words produced 474 papers addressing pollination modelling and biophysical measures across these two bodies of literature (Table A1). We also incorporated the references from the literature review by Kennedy et al. (2013) into our analysis to complete our panel for references in order to enrich our synthesis regarding effects of landscape composition and configuration and especially of green infrastructure supported by agri-environmental schemes.

A first selection from these 474 papers title and abstract yielded 195 papers, keeping papers mentioning pollinators (terms: 'pollination', 'pollinator' or names of major pollinating groups - bees, hoverflies, etc.) and measures related to pollination "actors" or plant production (abundance, crop yield, etc.). Numerous papers were discarded when pollination was not estimated explicitly; often the pollination service was only quoted in the abstract as an example of regulating ecosystem services or as a perspective. A second selection was done after reading the methods section. Papers which did not detail the model or method used were discarded. We also discarded papers focusing on economic evaluation of the pollination ES as our analysis targeted field and modelling methods. We excluded as well reviews and meta-analyses, leaving 131 papers for detailed analysis (Appendix B). A synthetic table was filled with selected papers with the consideration of different variable categories (Table A2) from which typologies were elaborated (see Analyses section). Studied pollinators were invertebrates in all selected papers besides one which focused on pollination supplied by hummingbirds (Cayenne Engel and Irwin, 2003) which was thus not considered in the following analyses for consistency among the studied methods.

A new search based on the same sets of key words was conducted in 06/2018 in order to check whether major methodological changes appeared in the literature since the literature review was conducted. After the process of paper selection, its rapid analysis confirmed overall consistent results with the in depth analysis of initial search results conducted in 2016. Information on any novel insights is incorporated into the Discussion section.

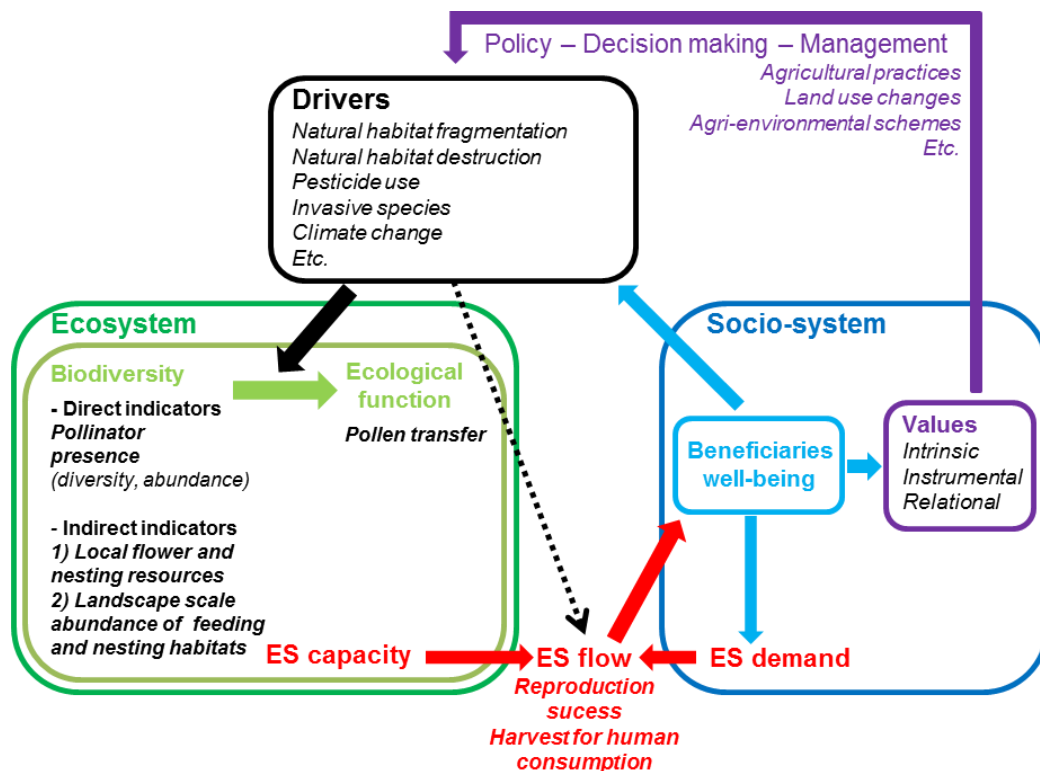
## 2.2. Analyses

First we quantified the general context of the studies considering the field of study, geographic location, scale, target plant and pollinator species. Second, we developed four pollination definitions and typologies for the associated measured variables and estimation methods, as well as for associated co-variables. The classifications resulting from these typologies were analysed through comparison of numbers of occurrences and numbers of papers using different definitions, variables and methods, as one paper could include several occurrences for a given parameter, i.e different modalities of one parameter.

### 2.2.1. Definitions of pollination services

From the different ways of measuring pollination – as a function or as a service – we identified four definitions which can be placed along the ES conceptual framework (Figure 1) and, consequently grouped into two pairs. First, two definitions correspond to the pollination service supply capacity and focus on the organisms responsible for the pollination function, here pollinating insects: (1) The presence of pollinators is estimated by measures of abundance and richness of pollinating insects, representing measures of the biodiversity of the providers of the pollination service (Luck et al., 2009) (Figure 1). (2) The second definition is closely related to the first one: the pollen transfer rests

on the pollinator’s role in transferring pollen between flowers and is for example estimated with visit frequencies and/or pollen transfer efficiency (*i.e.* the number of pollen grains left during one single visit). This definition corresponds to the ecological function underpinning the service (Figure 1). The other two definitions are close and correspond to the realised flow of the pollination service and thus focus on the pollination function outcomes, *i.e.* plant production. (3) Pollination success is the plant reproductive success attributable to the action of pollinating insects, estimated through the number of pollen tubes developing or through seed or fruit production at individual plant scale (*e.g.* seed or fruit number/weight). (4) The harvest for human consumption is the reproductive success attributable to the action of pollinating insects at field or farm scale. It is measured in yield per unit area or describes harvest quality for consumption (*e.g.* the oil content of sunflower seeds or the sugar content of apples).



**Figure 1:** Conceptualisation of the pollination ecosystem service adapted from Martín-López et al. (2014). Green boxes and arrows represent Ecosystem components; blue boxes and arrows represent socio-system components; red terms and arrows represent ES; purple elements represent ES values (based on the IPBES framework (Pascual et al., 2017)) and resulting decisions/actions on ecosystems; the black box and arrows represent drivers of ecosystem state and of ES flow.

### 2.2.2. Direct indicators and estimation methods

From the four definitions, we differentiated five major variables (Figure 1), each of which can be associated with alternative indicators (Table 1). The variables biodiversity and abundance refer to the presence of pollinators in its qualitative and quantitative forms respectively. The variables pollen transfer, pollination success and harvest for human consumption refer to the eponymous definitions of pollination.

For the pollination indicators, we differentiated between “abundance” and “visit frequency” based on the definition proposed by Kennedy et al. (2013), *i.e.* we considered as “abundance” the measures of individual numbers caught with nets or traps or counted, but without an explicit observation of visits to a flower or an inflorescence. We considered as “visit frequency” visit counts or captures of



individuals visiting flowers for a given distance/area/time/unit number (flowers, plants). We did not separate the total visit frequency or the visit frequency per species or group.

As the only selected article dealing with non-insect pollinators was discarded, the pollination indicators and the corresponding methods summarized henceforth are mainly relevant for insect pollinators such as hymenopterans, (bees, bumblebees, wasps, etc.), dipteran (hoverflies, etc.), lepidopteran (butterflies, moths), etc.

The pollination indicators were estimated in the field with different methods (Table 2) which we classified into five categories: (i) observations and (ii) captures are methods used for the first two definitions of pollination *i.e.* presence of pollinators and pollen transfer; (iii) pollen and (iv) harvest are methods and experimental manipulations relevant for the other two definitions – reproduction success and harvest for human consumption; (v) pollinator manipulation was used in studies analysing consequences of changes in the pollinator community composition or the spatial configuration of beehives. It is important to note that studies analysing pollination success or harvest for human consumption often isolated flower(s) to assess the effect of animal-pollination (referred as “Manip-pollen” in Table 2) compared to self- and/or wind-pollination and/or hand-pollination. Thus we considered this methodological step, which is not part of the pollination quantification *per se*, separately from other methods. Two methods were considered apart: citizen science and the use of literature data.

### **2.2.3. Indirect indicators and co-variables**

Habitat linked variables relate with the availability of feeding and/or nesting resources in the landscape for pollinating insects (Table 3). They are often measured in addition to variables directly linked to the pollinators and the target plants, but also serve to model the supply capacity of pollination from the potential presence of pollinators linked to the availability of different land cover/land use types (Lonsdorf et al., 2009; Schulp et al., 2014; Zulian et al., 2013). When crop cover was considered, we categorized this variable as feeding resources rather than nesting resources. Semi-natural habitat cover was considered as relevant for both feeding and nesting resources.

A typology for the variables characterising the surrounding landscape was also elaborated (Table 4).

Chapitre 1A – Article 1

**Table 1:** Classification of pollination variables and associated metrics according to pollination definitions. The third column lists metric denominations used in the rest of the paper.

<b>Associated definition</b>	<b>Variables and associated indicators</b>	<b>Denomination</b>
<b>Presence of pollinators</b>	<b><i>Biodiversity</i></b>	
	Specific/morpho-species/functional groups richness, etc.	<b>Group richness</b>
	Pollinator community composition	<b>Composition</b>
	Diversity (Shannon index, Simpson index, $\beta$ diversity), equitability, similarity measures between pollinator communities	<b>Diversity Equitability Indices (DEI)</b>
	<b><i>Abundance</i></b>	
	Total abundance/density	<b>Total abundance</b>
	Taxa abundance/density (species, group, size, etc.)	<b>Group abundance</b>
	Relative abundance (of different taxa)	<b>Relative abundance</b>
<b>Pollen transfer</b>	Visit number/Visit rate/Visit frequency	<b>Visit frequency</b>
	Pollen transfer efficiency Pollen deposit on stigma per visit Pollen quantity held by one individual Pollen quantity taken per visit	<b>Pollen transfer</b>
<b>Pollination success</b>	Pollen grain number with developed pollen tube	<b>Pollen</b>
	Seed/fruit number (unit, per plant, per pod, etc.)	<b>Number</b>
	Fruit/seed mass (fresh or dry)	<b>Weight</b>
	Seed/fruit production (% of flowers becoming fruits, % viable seeds)	<b>Prod</b>
	Number of aborted seeds/fruits	<b>Missed</b>
<b>Harvest for human consumption</b>	Harvest (production per surface unit)	<b>Harvest</b>
	Seed/fruit quality (shape, relevant properties in their consumption)	<b>Quality</b>

**Table 2:** Classification of the estimation methods associated with the different pollination-related variables.

<b>Typology</b>	<b>Estimation methods</b>
<b>Observations</b>	
<b>Transect-observations</b>	Transects with insect count done walking (for a given time/speed) (count of the visit number, the number of flower visited, total number of flowers). The same approach is applied on circular plots or on a spiral.
<b>Observations</b>	Plot observation with a focus on the whole surface or on focal plant(s) during a given time In some large flowers: observations with cameras Follow one individual and count how many flower it visited during a given time and the proportion of the target plant(s) visited on 10 visits Focal observation of one species to note its feeding preferences
<b>Captures</b>	
<b>Transect-captures</b>	Transects with captures done with a net or an insect vacuum along a given distance (in a given time)
<b>Captures</b>	Captures with a net during a given time or a given number of net strokes Measure of the sampling effort to obtain x individuals Pan traps (of different colours (white, yellow, blue), with different configurations and different durations (from 24h to more than 96h)) Other traps (with interception windows, in nest shape, etc.)
<b>Pollen</b>	
<b>Manip-pollen</b>	Experimental designs implying pollinator exclusion at least during a part of the flowering or some hand-pollination Flower isolation: - pollinator exclusion when flowers are at a bud state and then flower presentation to an insect or waiting a first visit and after isolation: removing the stigmas (pollen grain count (all pollen combined or separation of hetero- and conspecific pollen) or counting the obtained number of seeds/fruits)-complete pollinator exclusion (sometimes completed with hand-pollination)
<b>Pollen-insect</b>	Insect captures for: count of pollen grain number on different body parts, estimation of the pollen load.
<b>Harvest</b>	
<b>Count</b>	Count of the number of pollen grains developing pollen tube/of fruits/of seeds
<b>Weighing</b>	Fruit/seed weighing (fresh or dry)
<b>Obs-repro</b>	Observation of reproduction: Number of aborted/malformed fruit/seed
<b>An-repro</b>	Analysis of reproduction: Quality analysis of fruits/seeds (chemical analysis, analysis of shape, etc.) Final harvest
<b>Pollinator manipulation</b>	
<b>Pollinator manipulation</b>	Modification of the pollinator community composition Modification of beehives' configuration
<b>Citizen science</b>	
<b>Citizen science</b>	Use of citizen science for data collection
<b>Literature data</b>	
<b>Literature data</b>	Use of data/information available on historical data bases or publications

**Table 3:** Typology of the most common habitat variables.

Typology	Variables
<b>Habitat - feeding resources</b>	
<b>Quantitative availability</b>	Floral/foraging habitat resources: density of flowers/of species flowering/of entomophilous plants, proportion of flower cover, flower abundance Density of flowers of the target plant Proportion of the (semi-)natural habitat in the surroundings, distance from the closest (semi-)natural patch Hedgerow/field margins presence/absence/quality Surface of crop needing insect pollination
<b>Qualitative availability</b>	Nectar presence/quantity/quality Specific richness of flowering plants
<b>Driver</b>	Proportion of bare soil Proportion of impervious surface Grazing, mowing
<b>Habitat – nesting resources</b>	
<b>Quantitative availability</b>	Proportion of the (semi-)natural habitat in the surroundings, distance from the closest (semi-)natural patch Hedgerow/field margins presence/absence/quality Proportion of bare soil
<b>Driver</b>	Proportion of impervious surface Soil compaction

**Table 4:** Typology of the most common co-variables of pollination studies.

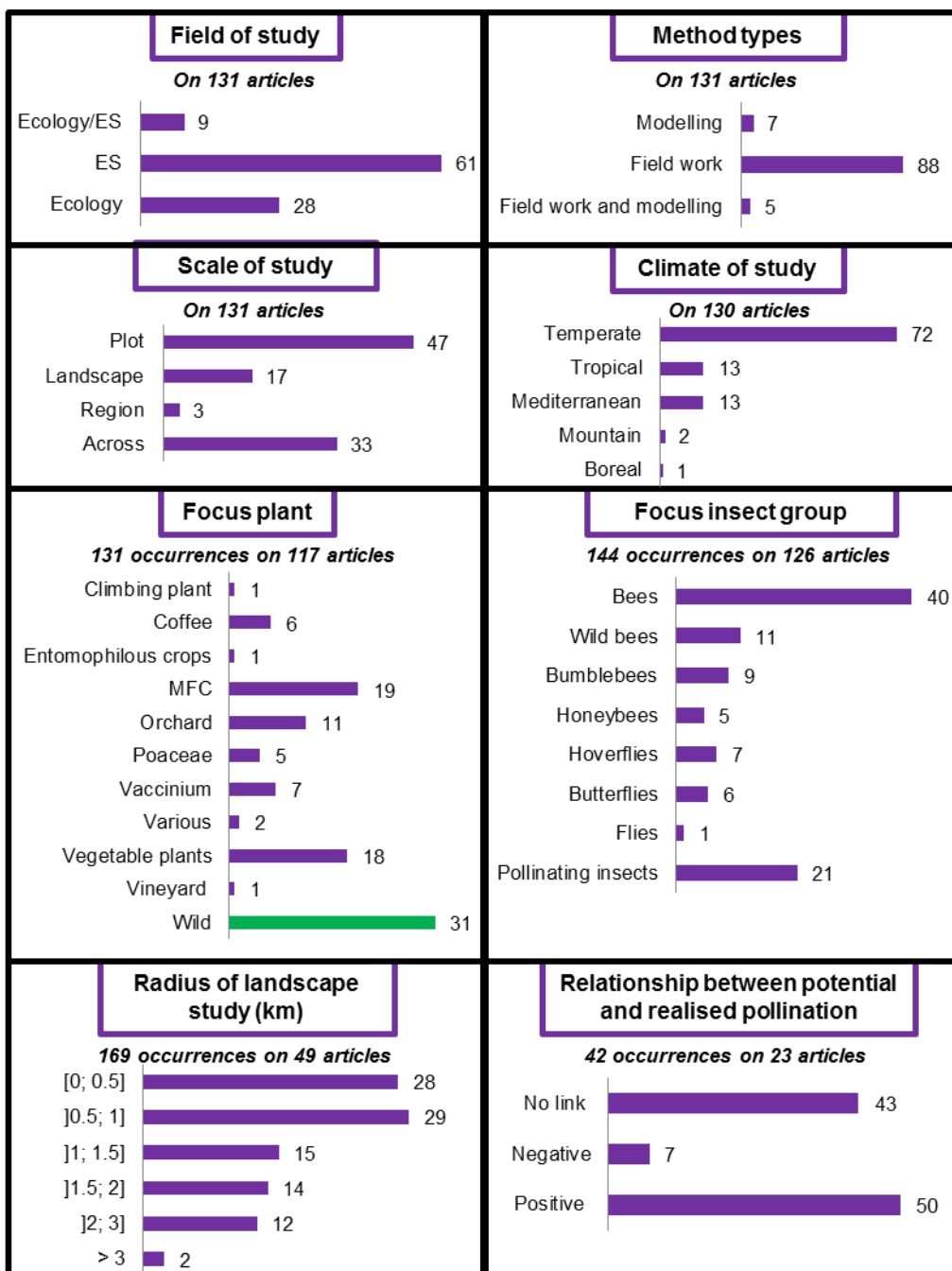
Typology	Variables
<b>Landscape characteristics</b>	
<b>Pressure</b>	Fragmentation/Isolation (of the studied plot compared to (semi-) natural area) Fire regime (most of all in Mediterranean landscapes) Land use (gradient of intensity of land use: more or less agricultural/urban area; intensity of anthropic impact on ecosystems)
<b>Landscape</b>	Landscape metrics: area/density/edge; shape; connectivity; configuration; complexity; diversity Linear elements
<b>Management</b>	
<b>Management type</b>	Organic/conventional agriculture Different degrees of management (forest management more or less interventionist) Applied treatments (fertilizers, pesticides, etc.)
<b>Beehives</b>	Beehive presence

### 3. Results

#### 3.1. Study scope

##### 3.1.1. Thematic and methodological scope

Most of the 131 selected papers addressed explicitly the ecosystem service concept while almost a third was broad ecological literature, for example wild plant pollination studies put in the context of the pollination service (Figure 2). Article methods were mainly based on field work (almost 90 %) while modelling and the combination of both approaches were a minority. Note that we did not consider the quantification of network interactions between plant and pollinating insects as modelling given that they supported field-based analyses of pollinator communities.

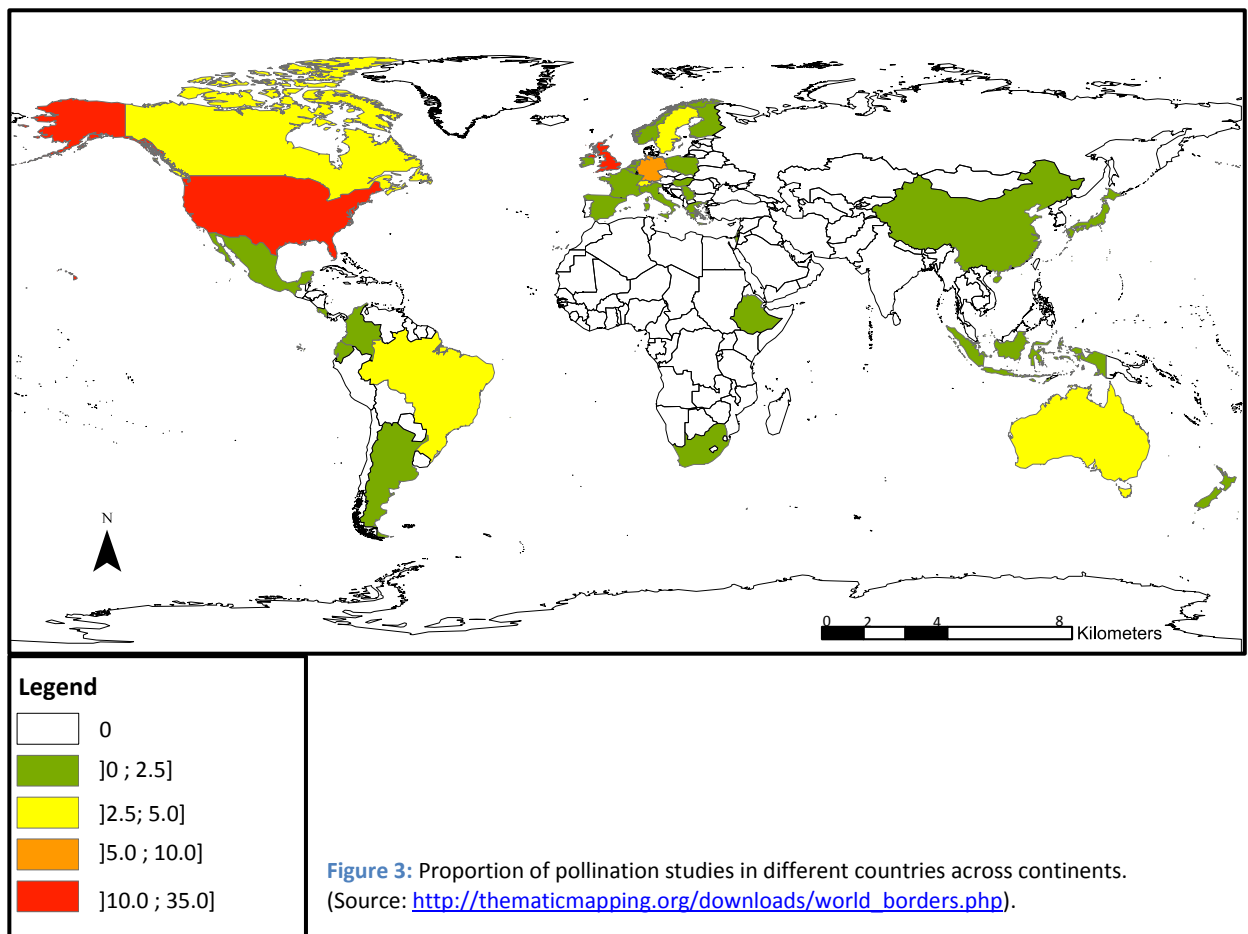


**Figure 2:** Characterisation of the pollination studies' context. Results presented here are proportion of total occurrences. When the number of articles is different of the number of occurrences it is that some articles had more than one occurrence. MFC stands for mass 'flowering crop'. Climbing plants is for a study on passion fruits which is a climbing plant and not a fruit tree.

### 3.1.2. Geographical scope: location and scales

Europe and North America were the two almost equally more represented continents, and the southern hemisphere was clearly under-represented with only 16 % of the studied areas (Figure 3). Africa was the least studied continent, especially considering its total area. This spatial distribution was linked to most studies being run in temperate regions (72 %). The main represented countries were the United States of America (33.8 %), the United Kingdom (12.5 %) and Germany (7.3 %). Almost half of the studies were at plot/field scale while a third referred to configuration linking different scales – either the plot with the landscape or the landscape with the region. 49 papers

considered landscape composition, using different spatial extents: 57% of the considered radii were less or equal to 1 km, and 85 % less or equal to 2 km. A single study worked on a 10 km<sup>2</sup> focal area (Woodcock et al., 2014) for an analysis of national patterns of insects associated with arable crops. A few studies considered multiple spatial scales (local, proximal and broad landscape): radii of 2.1 and 2.7 km were selected by Greenleaf and Kremen (2006) to reflect foraging ranges of two bumblebee species; Ferreira et al. (2015) targeted 0.36 and 36 km<sup>2</sup> to study the impact of forest loss at both local and landscape scale; Moreira et al. (2015) compared impacts on plant-pollinator network of local conditions (*e.g.* structure of local vegetation) and landscape structure (*e.g.* proportion of agriculture) at 0.25 to 3 km and 6 to 12 km.



### 3.1.3. Studied plants and pollinator insects

63 % of the studied plants were cultivated plants with mainly mass flowering crops, vegetable plants and orchards (Figure 2). Tropical crops were less represented given the lack of studies under these latitudes, with the exception of coffee plantations. Besides the studied entomophilous plant, some articles dealt with Poaceae, mainly cereals, which are anemophilous. Such studies focused on the impact of agriculture types, crop types or pesticide use on pollinating insect communities and not on pollination itself (*i.e.* pollination function or pollination ES).

21% of studies targeted all pollinating insects, with differentiated groups or not. Hymenopteran were the dominant target group, with 65 % of focus insects being bees in a wide sense (*i.e.* indifferently wild bees, bumblebees or honeybees) (Figure 2). Articles focusing on other specific groups (*e.g.*

butterflies or hoverflies) were a minority (14 %). These choices were consistent with the observed frequency of pollinator groups when these were documented: most studies (68 %) mentioned the presence of bees (wild or domestic) and bumblebees while pollinator groups in minority such as hoverflies or butterflies were less frequently documented (respectively 11 and 7 % of the observed insect groups).

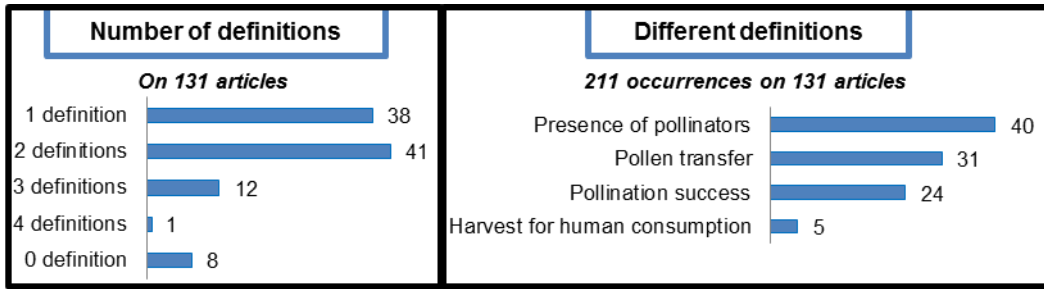
## 3.2. Definitions and associated direct indicators and methods

### 3.2.1. Definitions

Most studies focused on the *presence of pollinators*, which is the easiest definition to estimate using indicators for pollinating insect abundance and richness (Figure 4). A third of the definition occurrences focused on *pollen transfer* and one quarter on *pollination success*. *Harvest for human consumption* appeared less often, with 5 % of the 211 occurrences. Most reviewed articles dealt with one or two of the pollination definitions. Out of the 71 articles dealing with at least two pollination definitions, only 23 quantified the link between pollination supply capacity and pollination flow – *i.e.* between indicators associated respectively with the first two and the last two definitions. For each of these articles, we counted as one occurrence the presence of each category of relationship (*i.e.* positive, negative or absence of relationship) regardless of the number of relationships. For example a paper reporting two positive and one neutral relationship would be counted as one positive and one neutral relationship in this analysis. A total of 42 relationships were reported. 21 articles reported positive relationships between capacity and flow indicators, three were negative and for 18 articles there were no significant relationship between both indicator types (Figure 2). We excluded from this analysis articles comparing insect pollination with netted flowers in exclusion experiments if they only considered the contribution of the presence of insects to the pollination flow. These could be considered as a measure of the plant reproductive success dependency towards insect pollination rather than quantifying the pollination service.

Most of the 10 articles which did not contain one of the four aforementioned definitions estimated pollination through the quantification and qualification of potential habitats – for feeding and/or nesting – as they dealt with modelling approaches.

Among the pollination-related variables linked to the *presence of pollinators*, *biodiversity* indicators occurred more often than *abundance* indicators with respectively group richness and total abundance being the most frequent (Figure 5). Both indicator categories often occurred together and were estimated with the same field methods. For the *pollen transfer* definition, visit frequency represented 75 % of the indicator occurrences, while the estimation of the pollen transfer *per se* represented the remaining quarter.



**Figure 4:** Proportion of articles using 0 to 4 pollination definitions and proportion of occurrences of the different definitions. If the number of articles is different of the number of occurrences it is that some articles had more than one occurrence.

### 3.2.2. Pollination supply capacity definitions

The variables and indicators estimated for *presence of pollinators* and *pollen transfer* (which co-occurred in 35 of the 131 reviewed papers) shared estimation methods (Figure 5). However while the use of captures and observations was balanced for quantifying the *presence of pollinators*, observations were used in 74 % of studies estimating *visit frequency* (central three-part panel of Figure 5). This may be justified by avoiding disturbance of insect activities and risks of modifying their behaviour associated with captures. Considering both definitions together, 58 % of the methods were observations. Static observations and captures were more common (61 %) than mobile observations.

The second and eponymous variable of the *pollen transfer* definition was mainly estimated through flower/inflorescence isolation from pollinators, most often after a first visit and count of the pollen grains dropped by the visiting insect.

### 3.2.3. Pollination flow definitions

Among the indicators measured for the *pollination success* definition, number of seeds/fruits/etc. was the most common, closely followed by the measure of production of seeds/fruits and fruit or seed weight (Figure 6). In the same way, the most common indicator for the *harvest for human consumption* definition was harvest.

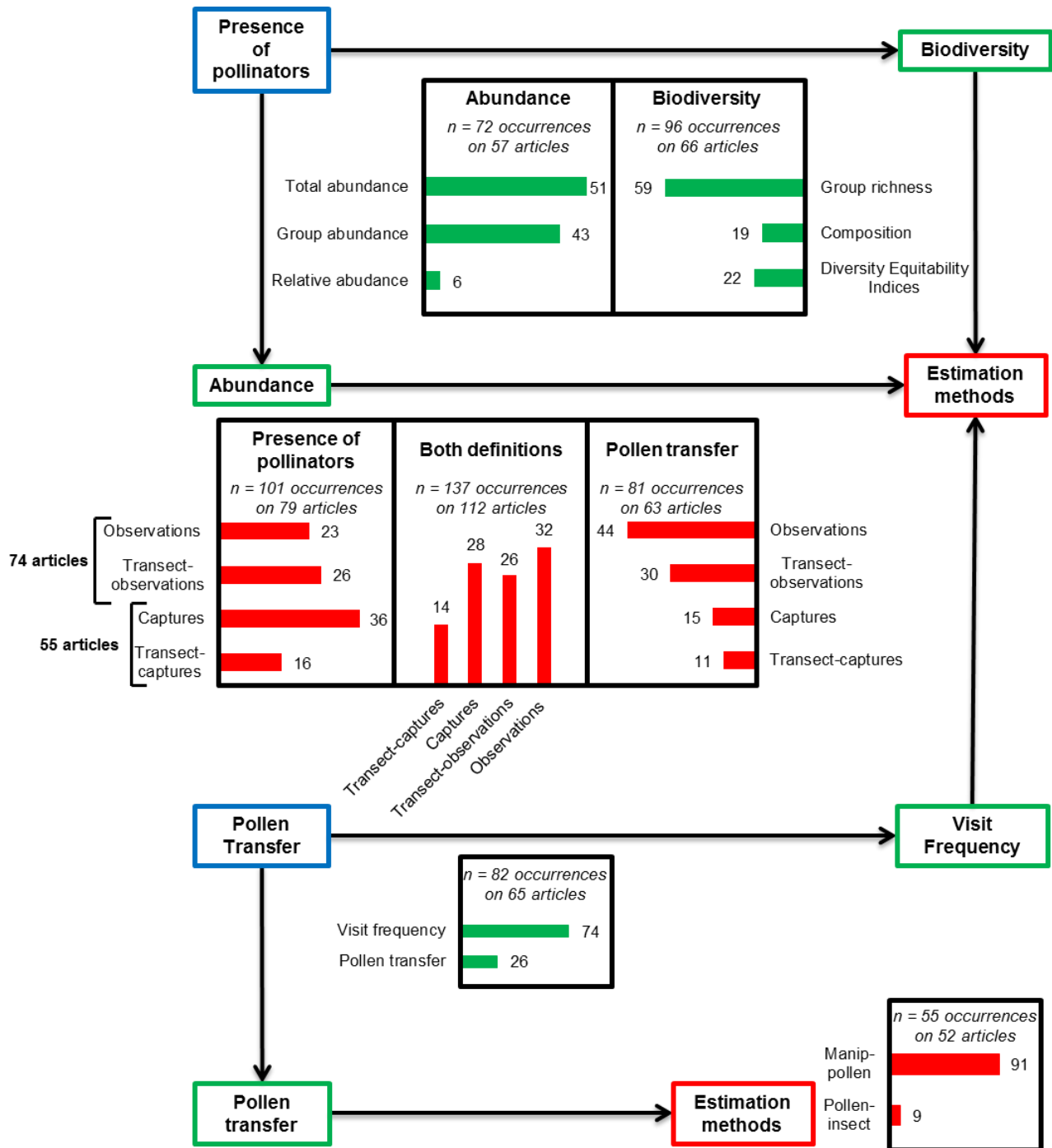
The pollination-related indicators for the two pollination flow definitions had common estimation methods with counting being the most common method for both definitions, closely followed by the weighing of fruits and seeds (central three-part panel of Figure 6). Most studies under these two definitions used the method of isolating flowers from pollinator presence in order to control for its effect on plant reproduction success (Figure 6).

## 3.3. Indirect indicators and co-variables

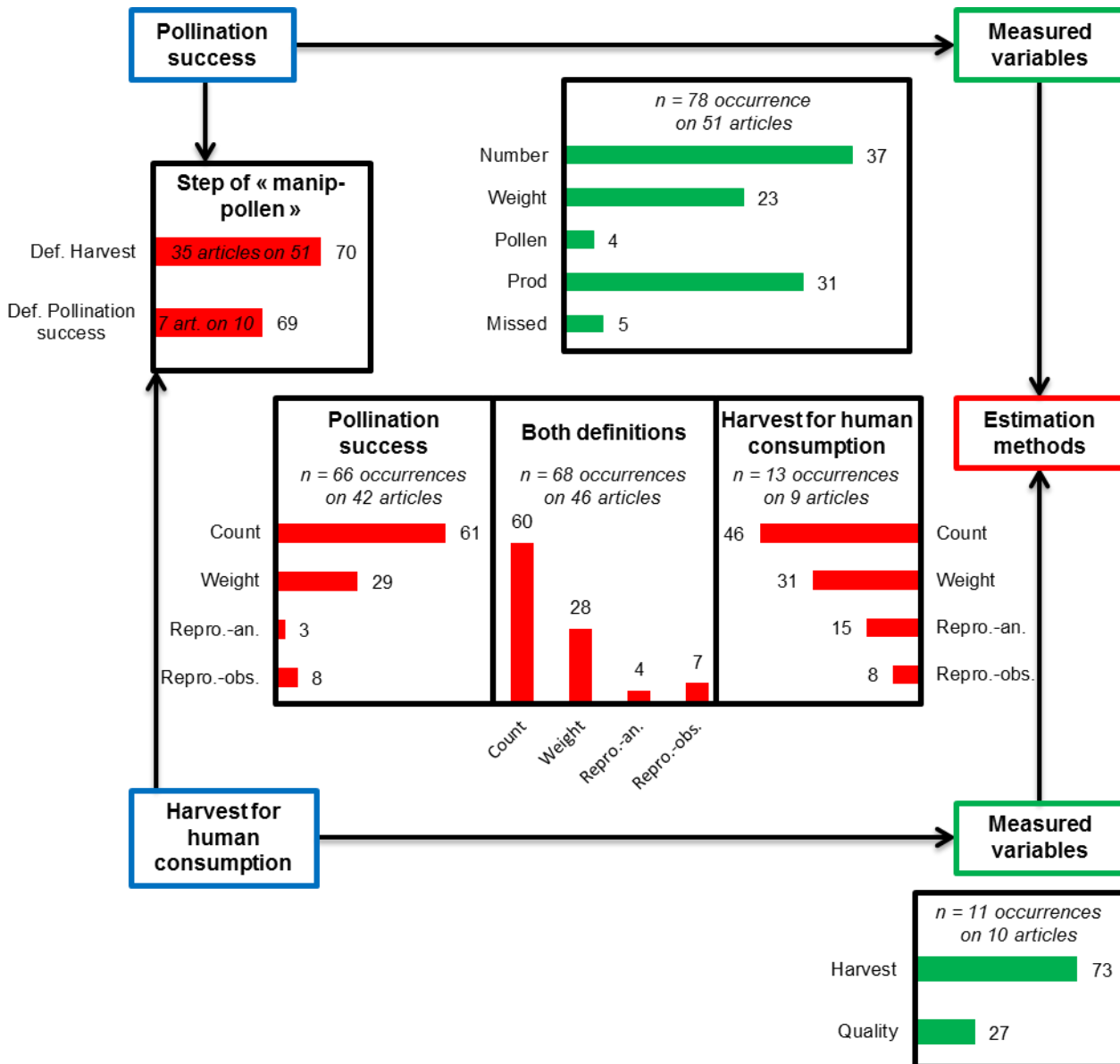
Feeding resources were considered more often than nesting resources with their consideration respectively in 98 and 75 articles (Figure 7). Quantitative availability was the variable measured for feeding and nesting resources.

Co-variables were often considered with landscape characteristics present in 64 articles and human management such as type of agriculture or chemical inputs in 31 articles (Figure 7). The consequences of human management on the landscape were the most commonly considered in both cases.

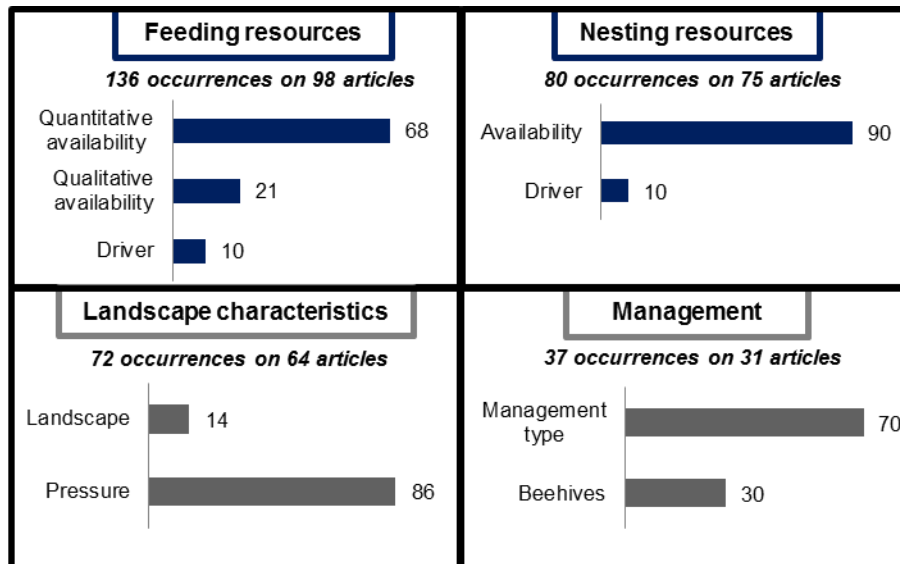




**Figure 5:** Indicators (green boxes and bar graphs) and their associated estimation methods (red boxes and red bar graphs) for the two definitions of the pollination service supply capacity: *presence of pollinators* and *pollen transfer* (blue boxes). Each definition is related to its indicators by a black arrow. Indicators are related to their associated estimation methods by black arrows. For each indicator and estimation methods, bar plots present proportion of occurrences of each modality are represented in the bar plots, thus the number at the side of each bar is expressed in percentage. The number of articles may differ from the number of occurrences when some articles had more than one occurrence because of the presence of more than one modality. Descriptions of the different modalities are detailed in Table 1 for indicators and Table 2 for estimation methods. The central three-part graphs represent the estimation methods common to the abundance/diversity indicators of the *presence of pollinators* definition and to the visit frequency of the *pollen transfer* definition: the left panel presents the proportion of occurrences for the *presence of pollinators* definition; the right panel presents the proportion of occurrences for the *pollen transfer* definition and the central panel presents the proportion of occurrences for both definitions gathered. The article numbers on the left of the three-part graphs represent the number of articles applying the methods related to pollinator observation and capture.



**Figure 6:** Indicators (green boxes and bar graphs) and their associated estimation methods (red boxes and red bar graphs) for the two definitions of the pollination service flow: *pollination success* and *harvest for human consumption* (blue boxes). Each definition is related to its indicators by a black arrow. Indicators are related to their associated estimation methods by black arrows. For each indicator and estimation methods, bar plots present the proportion of occurrences of each modality, thus, expressed as percentage. The number of articles may differ from the number of occurrences when some articles had more than one occurrence because of the presence of more than one modality. Descriptions of the different modalities are detailed in Table 1 for indicators and Table 2 for estimation methods. The central three-part graphs represent the estimation methods common to the measured variables of *pollination success* and *harvest for human consumption*: the left panel presents the proportion of occurrences for the *pollination success* definition; the right panel presents the proportion of occurrences for the *harvest for human consumption* definition and the central panel presents the proportion of occurrences for both definitions gathered. For the step of *pollen manipulation* related to both definitions, the proportion corresponds to the percentage of articles involving this experiment step amongst related the two definitions which number are on the bar graph itself.



**Figure 7:** Proportion of occurrences of variables linked to the habitat and landscape characteristics. If the number of articles is different of the number of occurrences it is that some articles had more than one occurrence.

## 4. Discussion

We identified four pollination definitions that are related to different steps and processes of the pollination ecosystem service conceptual framework (Figure 1), from the presence of the interacting species – pollinators and entomophilous plants, to the quality of the plant yield. For each definition we identified the associated direct and indirect indicators along with their more common field estimation methods. While previous studies summarised pollination definitions and associated indicators (Liss et al., 2013), or compared detailed methods for specific processes (*e.g.* single visit pollen deposition (Howlett et al., 2017)) or pollinators (butterfly sampling methods (Kral et al., 2018); bee sampling in tropical forest and agroecosystems (Prado et al., 2017)), to our knowledge none has considered the pollination service from its definitions to methodological alternatives.

### 4.1. Study gaps

#### 4.1.1. Location

Consistent with previous assessments (IPBES, 2016), studies of the pollination ES were mainly located in temperate industrialised countries, emphasising the need for data collection in multiplying studies in developing countries and under tropical climate. Over the past two years new studies have been published in Latin America (*e.g.* Brazil (Elias et al., 2017; Hipólito et al., 2018, 2016; Ibarra-Isassi and Oliveira, 2018; Junqueira and Augusto, 2017; Nicodemo et al., 2018), Argentina (Geslin et al., 2013; Marrero et al., 2017; Tur et al., 2016), Costa Rica (Caudill et al., 2017; Galbraith et al., 2017), México (Landaverde-González et al., 2017), Columbia (Gutiérrez-Chacón et al., 2018)), Asia (Thailand (Narjes and Lippert, 2016), Philippines (Hass et al., 2018b), tropical China (Liu et al., 2017)) and Africa (Burkina Faso (Stein et al., 2017)). Importantly, many crops highly dependent on animal pollination are produced under low latitudes including fruits (passion fruit, mango, avocado), nuts (Brazil nuts, macadamia, cashew nuts), spices (cardamom, nutmeg), cocoa and coffee (Klein et al., 2007). Also, the tropics are home to numerous flowering plants and pollinators with 94 % of the flowering plants being animal-pollinated vs. only 78 % in temperate zones (Ollerton et al., 2011). Additionally the decrease in pollinator richness and visitation rates with distance to semi-natural habitats has been observed to be faster in tropical than in temperate regions (Ricketts et al., 2008).

#### 4.1.2. Insects and plants

A limitation to numerous studies considering the dependence of crops towards animal pollination is their unique reference to the global synthesis by Klein et al. (2007), which might not always be adapted for local studies. Also, given prevailing instrumental approaches to ecosystem services (Pascual et al., 2017), the majority of pollination studies focus on material benefits from food and feed plants, with numerous papers focusing on the economic valuation of the pollination service with regional (Winfree et al., 2011) and global (Gallai et al., 2009) valuations (see also Breeze et al. (2016) for a review). Pollination studies definitely need to be extended to a broader range of plants to address other pollinator values, including support for the production of honey, medicines and biofuels, or their numerous immaterial contributions such as their role in maintaining biodiversity of wild flowering plants, the recreational value of beekeeping, their inspirational values and their major importance for indigenous populations (IPBES, 2016).

The majority of studies focused on bees, with an overrepresentation of the domesticated honeybee *Apis mellifera* while other non-hymenopteran insect groups were largely neglected. The inclusion of more diverse groups is essential, especially since honeybees supply less than half of the pollination service demand (34 % in the UK (Breeze et al., 2011)). Also managed pollinators are suspected of negative impacts on wild pollinators through competition for resources, of impeding wild plant reproduction and of propagating pathogens (Geldmann and González-Varo, 2018). Indeed, managed pollinator species such as *Apis mellifera* or *Bombus terrestris* are observed in direct and indirect competition with other pollinators and are the cause of major alterations of plant-pollinator networks (see Geslin et al. (2017) for a review). Thus studies centred on honeybees and bumblebees should also consider non-hymenopteran insects such as hoverflies (Syrphidae) which can represent up to 40 % of flower visits (Rader et al., 2012) while other dipteran can represents up to 82 % of the abundance and 73 % of the species richness of observed dipteran (Orford et al., 2015). Some studies do focus on both bees and hoverflies (Albrecht et al., 2012; Arthur et al., 2010; Blaauw and Isaacs, 2014; Bommarco et al., 2012; Lucas et al., 2017), while rarer studies focus solely on hoverflies (Schirmel et al., 2018). Lastly, most studies analyse generalist pollinators, with few exceptions for well-studied strict mutualisms such as figs and fig wasps (Duthie and Nason, 2016) or cacao tree and its specialist midges (Forbes and Northfield, 2016). Also, recent network analyses consider greater diversity of taxonomic groups and their interactions (Ballantyne et al., 2017; Deguines et al., 2016; Valdovinos et al., 2016).

Lastly, the reviewed articles dealing with insect observations or net captures focused on diurnal pollination, while nocturnal pollination may significantly contribute to pollination networks. A recent study showed that light pollution of a grassland decreased visitation rates and resulted in a fruit set reduction of *Cirsium oleraceum* (Knop et al., 2017). Appropriate methods would be required to accounting for nocturnal pollinator groups.

## 4.2. Synthesis

### 4.2.1. Variability of definitions

We identified four definitions for the pollination service that can be matched to two facets of the ecosystem service concept (Figure 1), and associated with two sets of methods. On one hand the presence of pollinators and pollen transfer capture pollination supply capacity. On the other, pollination success and harvest for human consumption depict pollination flow. Both facets are sometimes present in the same study, as in the European scale mapping of pollination ES (Schulp et

al., 2014). Our definitions are close to the five definitions of Liss et al. (2013) which match respectively pollination supply capacity in the case of pollinator abundance/diversity, pollen transfer and pollinator visitation, and pollination flow in the case of crop yield and plant fitness. However, one should be careful before assimilating measures of pollination supply capacity and flow, as both facets are not always correlated. In our review, some articles reported both positive relationships and the absence of relationships. Such differences were observed across target crops (e.g. oilseed rape and beans (Garratt et al., 2014); bilberry and lingonberry (Rodríguez and Kouki, 2015)). Direct indicators, such as honeybee abundance, had positive (Rogers et al., 2014) or neutral effects (Hevia et al., 2016; Mallinger and Gratton, 2015). This discrepancy could be due to the underlying ecological processes. Indicators of pollination capacity characterise pollinator communities (abundance, diversity) and the flower visitation rates. However, without considering the relation between the pollinators and the studied plants it is not possible to be sure of a relationship. It is well known that not all observed pollinators are effective pollinators of the studied plant and flower visitation rate is a poor proxy to estimate pollen transfer (*i.e.* the actual pollination function) (King et al., 2013). Thus, other indicators such as single visit pollen deposition, a measure of pollinator efficiency, might be more relevant to be compared to pollination flow indicators. Also indicators of pollination flow are not depending only on pollinators/the pollination function. Fruit and seed production depends also on weather, plant health and condition (for example micro-heterogeneity in soil characteristics) and landscape characteristics. Independently of pollinator communities pests can damage plants. A variation in pollinator communities or flower visitation frequency is only one of the involved processes in fruit/seed production and so the relationships between both might vary according to the other processes. It might also be due to the numerous indicators used for both capacity and flow definitions. Moreover, these different indicators are estimated with distinct methods and applied to different plant-pollinator systems which have different degree of dependency and specialisation. Research clearly still needs to investigate relationships between pollination capacity and flow and, more particularly, possible method standardisation for rigorous comparisons.

#### 4.2.2. Direct indicators and associated methods

Each of the four pollination service definitions can be estimated by different indicators reflecting different facets of a same definition. Each indicator is associated to one or more estimation methods. Abundance and species richness are by far the more common indicators for pollinator presence. However functional diversity might be a more relevant indicator. Fruit and seed set have been observed to correlate with functional diversity of bee traits (Martins et al., 2015) or pollinator functional group richness rather than species richness (Albrecht et al., 2012). Functional traits found to be strongly related to the pollination function include proboscis morphology (Ibanez, 2012) and body hairiness (Stavert et al., 2016). The trait matching mechanism (Bartomeus et al., 2016) underpins relationships between pollinator traits and flower traits. Thus, functional traits linked to flower properties (reflectance, morphology) or insect morphology (body size, mouth parts morphology) are related to visitation frequency or fruit set (Fornoff et al., 2016; Garibaldi et al., 2015; Ibanez, 2012), though these relationships may not always be predictive of detailed interactions (Bartomeus et al., 2018; Olito and Fox, 2015).

Captures were a common method for assessing insect abundance and diversity. Comparisons of pan traps and aerial netting results showed that aerial netting captured higher abundance and species richness of pollinating invertebrates (Popic et al., 2013). Moreover, only 50 % of the species compositions were common to both methods with 25 % of species captured only with pan traps or

aerial netting. Aerial netting may be more relevant than pan trapping for pollination studies as it directly samples insect-flower interactions and enables the analysis of pollen held by captured insects. Combining both methods could maximise biodiversity assessment. While the choice of observations over captures could seem to be more respectful of biodiversity and aim to limit the impact of scientific studies, Gezon et al. (2015) showed that repetitive captures – using pan traps or netting – did not impair the abundance, species richness and functional composition of wild bee groups. Nevertheless, insect captures and observations might not be reliable due to greater inter-annual variations at a site than inter-site variations, as observed in orchards (Russo et al., 2015).

The estimation of the frequency of flower-visits per insects, a widely used and relatively simple variable, has been shown to be less relevant than measure of single-visit pollen deposition (SVD) *i.e.* the number of pollen grain deposited by one insect during one visit. Indeed, SVD was found to be much more relevant than visit-related indicator (frequency, duration, etc.) for estimating pollination effectiveness for 8 out of 13 plants as it allowed differentiating between flower visitors and pollinators (King et al., 2013). However, SVD measures require more time, work, equipment and capacities with the necessity of isolating buds, collecting the flower after the first insect visit and counting pollen grain with a dissecting microscope.

Finally, Woodcock et al. (2014) advocate for the use of plant phytometers using seed set as pollination indicators instead of insect capture and identification, given that this method requires less field work, is more cost effective and more reliable.

#### 4.2.3. Indirect landscape indicators

Landscape composition and configuration are often quantified as indirect indicators of the pollination service, or to assess nesting and feeding resources. Landscape composition quantified as the proportion of different land uses within in a given radius is a common indicator. First negative effects on pollinators of agricultural land cover, considered as a measure of landscape simplification, are often reported (*e.g.* in Benjamin et al., 2014; Bommarco et al., 2012). Second the cover of (semi-)natural habitats (forest, grasslands or ponds) and the quantity and quality of hedgerows at both local and landscape scales often favour pollinators (Garratt et al., 2017; Holland et al., 2017; Stewart et al., 2017). In particular pollinator richness and abundance often decline with distance from a target crop to semi-natural habitats (*e.g.* Carvalheiro et al., 2010; Kremen et al., 2002; Ricketts et al., 2008). Landscape configuration also influences pollinators and pollination service. Configurational heterogeneity measured as field border density (*i.e.* small field plots) positively impacted wild bee abundance and radish reproductive success (*i.e.* seed set) (Hass et al., 2018a). However, some landscape elements have inconsistent consequences for pollinating insects, for instance the role of mass flowering crops, with either positive on bumblebee abundance (Westphal et al., 2003) or negative effects possibly due to a dilution effect (Holzschuh et al., 2016). Early flowering crops may also reduce bumblebee abundance and diversity because of possible competition with honeybees (Kallioniemi et al., 2017). Also landscape composition and configuration may affect different facets of bee diversity (Carrié et al., 2017).

Further indicators of habitat quality are also considered beyond basic landscape composition. First local feeding resources favour pollinating insects such as flower resources estimated through flower abundance, diversity and flower traits related to nectar and pollen reward (Orford et al., 2016; Potts et al., 2003; Ricou et al., 2014). Second availability of local nesting substrate, frequently quantified by the proportion of bare ground or the presence of logs, also favours pollinators (Potts et al., 2003; Rodríguez and Kouki, 2015).

In order to integrate the pollinator community structure comprising different pollinator groups influenced by different scales and landscape elements, it is essential to either adjust the scale of the landscape analysis to focal species or to run multi-scale analysis. Indeed pollinating insects can differ in their responses to landscape structure depending on their ecological characteristics. For instance, while large and small bees responded similarly to the proportion of agricultural land at field scale (300 m), their response were opposite at landscape scale (1 500 m) (Benjamin et al., 2014). Different bee guilds have been observed to respond to the proportion of semi-natural habitat at different radii, due to habitat preferences being linked to their nesting niche, while crop visitation preferences were related to bee sociality (Pisanty and Mandelik, 2015). Also richness and abundance of pollinating insects may respond to different scales: in an analysis of the pollination of *Lotus corniculatus* (L.) in peri-urban habitats wild bee richness increased with abundance of spontaneous flowers within gardens, but their abundance increased with landscape diversity within a 700 m radius (Pellissier et al., 2013). Lastly interactions among different mechanisms operating at different scales may mediate effects on pollinators. For example effectiveness of agri-environmental management can be mitigated by the landscape context (Herbertsson et al., 2018; Scheper et al., 2013).

### 4.3. Method selection and alternative options

#### 4.3.1. Selecting fit for purpose methods

Given the diversity of definitions, indicators and methods, proposing a unique method for the biophysical quantification of the pollination service estimation would clearly be counter-productive, also because of the inherent complexity raising from an interaction of two highly diverse taxonomic groups (pollinator-dependent plants and pollinating organisms). Instead, we provide here guidelines for an appropriate method selection amongst existing methods. The choice for a given pollination study should be guided by both the research question and availability of human, time, equipment and financial resources (Figure 8). Method selection is first based on the study focus and constraints. This is an essential decision since, as noted above, the relationship between pollination supply capacity and flow is unclear and under-researched. If plant reproductive success – *i.e.* the pollination success definition, or yield characteristics – *i.e.* the harvest for human consumption definition, are targeted, variables and methods associated with the pollination flow definitions, and associated measures should be selected as direct indicators of effective plant pollination. If the pollinating insects are the main topic of interest, the variables and the methods identified as direct indicators of pollination supply capacity would be more relevant. These methods can be complemented by analyses of community composition and structure (Bennett and Isaacs, 2014; Carrié et al., 2017; Potts et al., 2006). Whether focusing on supply capacity (insect-based indicators) or flow (plant-based indicators), as a second step a set of variables and methods should be made depending on the study constraints and available resources (Figure 8). Precise field-identification of pollinators requires advanced naturalist skills and thus cannot be performed by everyone. As for insect captures and laboratory identification, identification can be entrusted/subcontracted to entities. Flower isolation for estimation of insect participation to their reproductive success will require more visits than insect observations but less field time. For measuring plant reproductive success, if seed/fruit count and scaling require few specific skills, they are labour intensive and require long hours spent in the laboratory. Thus, each level of definitions and each indicator have their resources (human, time, equipment) constraints.

Feeding and nesting resources indicators may also be considered as proxies to estimate pollination supply capacity. In this case indirect indicators based on habitat and landscape characteristics would be selected. Landscape characterisation requires aerial photography and/or precise cartography of the studied area as well than remote-sensing interpretation and/or cartographic skills. This combination of abilities, time and data make these analyses not available to everyone.

#### 4.3.2. Alternative methods

Alternative methods to the common methods analysed in this study exist. First citizen-science networks are increasingly popular in order to monitor pollination services in (peri-)urban ecosystems. For example reproductive success of *Vicia faba* L. in the UK (Birkin and Goulson, 2015) and of *Lotus corniculatus* in France associated with the richness and abundance of bumblebee morphospecies (Pellissier et al., 2013) have been successful programs for monitoring pollinator communities. On a larger scale, insect observation networks based on citizen-science are developed and can be used to summarise the distribution of pollinating insect at a national level, as for example the French program (<http://www.spipoll.org/>) which estimates the occurrence frequency of observed taxa (Deguines et al., 2012, 2016). Also, pollination supply capacity could be estimated through standardised rapid biodiversity assessment methods aiming to assess arthropod diversity, based on insect trapping and having a sub-method to estimate pollinator diversity (Obrist and Duelli, 2010). Third, recent methods rest on technological advances such as video surveillance to monitor pollinator visitation (Phillips and Gardiner, 2015) or a recently developed procedure to monitor flower-visiting animals through the use of digital camera and automated data processing, reducing manpower needs (Steen, 2017). Using the abundance of images on the Internet, Bahlai and Landis (2016) investigated the relationships between field measured flower attractiveness and the abundance of images showing this plant species and beneficial insects. Some studies include observations of responses of pollinator metabolism and physiology to landscape context (Alaux et al., 2017; Tomlinson et al., 2017), but these are obviously prohibitive in terms of resources.

Finally recent advances in remote sensing have been applied to estimate pollination. Optical flower traits have been linked with different pollination syndromes – wind, self and insect pollination (Feilhauer et al., 2016). Nogué et al. (2016) used free image data sets (Corine Land Cover maps) to generate an estimation of pollination supply capacity in Europe at a resolution of 300 m. Previously, Zulian et al. (2013) used a combination of Corine Land Cover and crop yield data to estimate an index of relative pollination potential and the benefits of pollination to crop yields. More recently, Clec'h et al. (2018) tried to link remotely sensed data with ecosystem service indicators measured in the field, more particularly the richness of Sphingidae moths for pollination capacity. However, we insist that any of the methods presented in this section can succeed in precise and clear identification of pollinators, as opposed to insect captures and observations.

## 5. Conclusion

This review underlined the multiple facets of definitions of the pollination service, and associated indicators which can be sometimes estimated by common methods. Frequent indicators and associated methods address different questions, confirming the importance of properly defining the conceptual and methodological frameworks for each pollination study. By helping researchers and practitioners to choose relevant methods for their study objectives given their resource and time constraints, we hope to facilitate the integration of the pollination service into management and land-use planning. Importantly emerging alternative methods may further help in this endeavour.



The in depth analysis of relationships between indicators of the pollination service supply capacity – *i.e.* biodiversity indicators – and indicators of the pollination service flow – *i.e.* indicators of plant reproductive success, stands as a priority for improved coherence. To progress towards methodological standardisation, further research should also aim at better understanding plant-pollinator networks, investigating plant and pollinator specialisation, plant dependency to pollinator-pollination and the pollination efficiency of pollinators.

### **Acknowledgements**

This work was funded by Egis Environnement contract 'Evaluation des services rendus par les écosystèmes à l'échelle locale'.

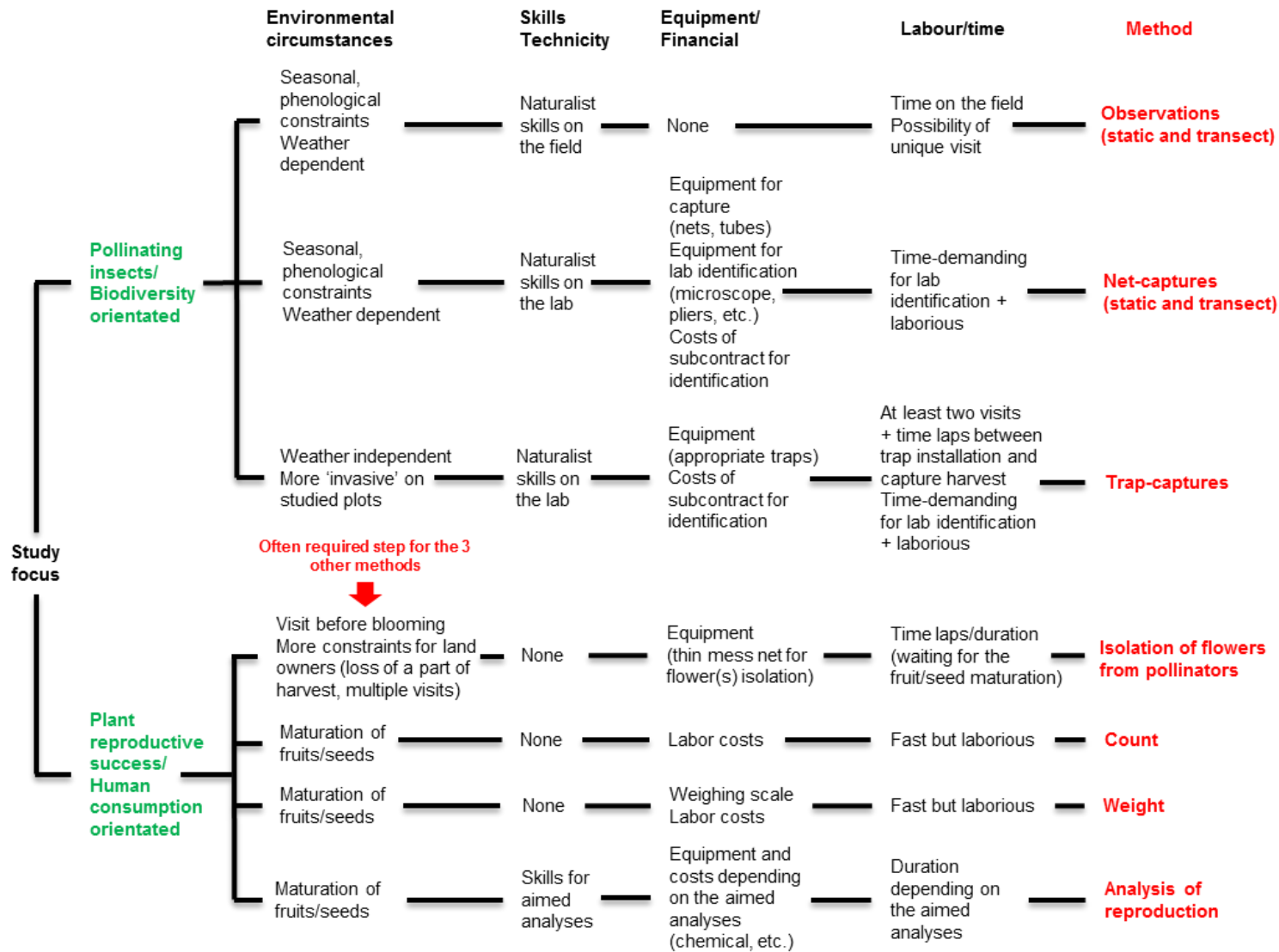


Figure 8: Decision tree to guide for the choice of appropriate pollination estimation methods, considering the focus element of the pollination system and the means constraints.

## References

- Affek, A.N., 2017. Indicators of ecosystem potential for pollination and honey production. *Ecol. Indic.* <https://doi.org/10.1016/j.ecolind.2017.04.001>
- Alaux, C., Allier, F., Decourtye, A., Odoux, J.-F., Tamic, T., Chabirand, M., Delestra, E., Decugis, F., Conte, Y.L., Henry, M., 2017. A “Landscape physiology” approach for assessing bee health highlights the benefits of floral landscape enrichment and semi-natural habitats. *Sci. Rep.* 7, 40568. <https://doi.org/10.1038/srep40568>
- Albert, C., Galler, C., Hermes, J., Neuendorf, F., von Haaren, C., Lovett, A., 2016. Applying ecosystem services indicators in landscape planning and management: The ES-in-Planning framework. *Ecol. Indic.* 61, 100–113. <https://doi.org/10.1016/j.ecolind.2015.03.029>
- Albrecht, M., Schmid, B., Hautier, Y., Müller, C.B., 2012. Diverse pollinator communities enhance plant reproductive success. *Proc. Biol. Sci.* 279, 4845–4852. <https://doi.org/10.1098/rspb.2012.1621>
- Arthur, A.D., Li, J., Henry, S., Cunningham, S.A., 2010. Influence of woody vegetation on pollinator densities in oilseed Brassica fields in an Australian temperate landscape. *Basic Appl. Ecol.* 11, 406–414. <https://doi.org/10.1016/j.baae.2010.05.001>
- Azeez, F., Akankuku, A., Ojo, O.B., 2012. Assessment of honey production as a means of sustainable livelihood in Ibadan metropolis. *Cont. J Agric. Econ.* 6, 46–51. <https://doi.org/10.5281/zenodo.810271>
- Bahlai, C.A., Landis, D.A., 2016. Predicting plant attractiveness to pollinators with passive crowdsourcing. *R. Soc. Open Sci.* 3, 150677. <https://doi.org/10.1098/rsos.150677>
- Ballantyne, G., Baldock, K.C.R., Rendell, L., Willmer, P.G., 2017. Pollinator importance networks illustrate the crucial value of bees in a highly speciose plant community. *Sci. Rep.* 7, 8389. <https://doi.org/10.1038/s41598-017-08798-x>
- Bartomeus, I., Cariveau, D.P., Harrison, T., Winfree, R., 2018. On the inconsistency of pollinator species traits for predicting either response to land-use change or functional contribution. *Oikos* 127, 306–315. <https://doi.org/10.1111/oik.04507>
- Bartomeus, I., Gravel, D., Tylanakis, J.M., Aizen, M.A., Dickie, I.A., Bernard-Verdier, M., 2016. A common framework for identifying linkage rules across different types of interactions. *Funct. Ecol.* 30, 1894–1903. <https://doi.org/10.1111/1365-2435.12666>
- Bartomeus I., Park M. G., Gibbs J., Danforth B. N., Lakso A. N., Winfree R., Eubanks M., 2013. Biodiversity ensures plant–pollinator phenological synchrony against climate change. *Ecol. Lett.* 16, 1331–1338. <https://doi.org/10.1111/ele.12170>
- Benjamin, F.E., Reilly, J.R., Winfree, R., 2014. Pollinator body size mediates the scale at which land use drives crop pollination services. *J. Appl. Ecol.* 51, 440–449. <https://doi.org/10.1111/1365-2664.12198>
- Bennett, A.B., Isaacs, R., 2014. Landscape composition influences pollinators and pollination services in perennial biofuel plantings. *Agric. Ecosyst. Environ.* 193, 1–8. <https://doi.org/10.1016/j.agee.2014.04.016>
- Berecha, G., Aerts, R., Muys, B., Honnay, O., 2015. Fragmentation and management of Ethiopian moist evergreen forest drive compositional shifts of insect communities visiting wild Arabica coffee flowers. *Environ. Manage.* 55, 373–382. <https://doi.org/10.1007/s00267-014-0393-9>
- Birkin, L., Goulson, D., 2015. Using citizen science to monitor pollination services. *Ecol. Entomol.* 40, 3–11. <https://doi.org/10.1111/een.12227>
- Blaauw, B.R., Isaacs, R., 2014. Flower plantings increase wild bee abundance and the pollination services provided to a pollination-dependent crop. *J. Appl. Ecol.* 51, 890–898. <https://doi.org/10.1111/1365-2664.12257>
- Bommarco, R., Kleijn, D., Potts, S.G., 2013. Ecological intensification: harnessing ecosystem services for food security. *Trends Ecol. Evol.* 28, 230–238. <https://doi.org/10.1016/j.tree.2012.10.012>

- Bommarco, R., Marini, L., Vaissière, B.E., 2012. Insect pollination enhances seed yield, quality, and market value in oilseed rape. *Oecologia* 169, 1025–1032. <https://doi.org/10.1007/s00442-012-2271-6>
- Breeze, T.D., Bailey, A.P., Balcombe, K.G., Potts, S.G., 2011. Pollination services in the UK: How important are honeybees? *Agric. Ecosyst. Environ.* 142, 137–143. <https://doi.org/10.1016/j.agee.2011.03.020>
- Breeze, T.D., Gallai, N., Garibaldi, L.A., Li, X.S., 2016. Economic Measures of Pollination Services: Shortcomings and Future Directions. *Trends Ecol. Evol.* 31, 927–939. <https://doi.org/10.1016/j.tree.2016.09.002>
- Buri, P., Humbert, J.-Y., Arlettaz, R., 2014. Promoting Pollinating Insects in Intensive Agricultural Matrices: Field-Scale Experimental Manipulation of Hay-Meadow Mowing Regimes and Its Effects on Bees. *PLOS ONE* 9, e85635. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0085635>
- Cameron, S.A., Lozier, J.D., Strange, J.P., Koch, J.B., Cordes, N., Solter, L.F., Griswold, T.L., 2011. Patterns of widespread decline in North American bumble bees. *Proc. Natl. Acad. Sci.* 108, 662–667. <https://doi.org/10.1073/pnas.1014743108>
- Cariveau, D.P., Williams, N.M., Benjamin, F.E., Winfree, R., 2013. Response diversity to land use occurs but does not consistently stabilise ecosystem services provided by native pollinators. *Ecol. Lett.* 16, 903–911. <https://doi.org/10.1111/ele.12126>
- Carrié, R., Andrieu, E., Cunningham, S.A., Lentini, P.E., Loreau, M., Ouin, A., 2017. Relationships among ecological traits of wild bee communities along gradients of habitat amount and fragmentation. *Ecography* 40, 85–97. <https://doi.org/10.1111/ecog.02632>
- Carvalho, L.G., Seymour, C.L., Veldtman, R., Nicolson, S.W., 2010. Pollination services decline with distance from natural habitat even in biodiversity-rich areas. *J. Appl. Ecol.* 47, 810–820. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2664.2010.01829.x>
- Caudill, S.A., Brokaw, J.N., Doublet, D., Rice, R.A., 2017. Forest and trees: Shade management, forest proximity and pollinator communities in southern Costa Rica coffee agriculture. *Renew. Agric. Food Syst.* 32, 417–427. <https://doi.org/10.1017/S1742170516000351>
- Cayenne Engel, E., Irwin, R.E., 2003. Linking pollinator visitation rate and pollen receipt. *Am. J. Bot.* 90, 1612–1618. <https://doi.org/10.3732/ajb.90.11.1612>
- Clec'h, S.L., Jégou, N., Decaens, T., Dufour, S., Grimaldi, M., Oszwald, J., 2018. From Field Data to Ecosystem Services Maps: Using Regressions for the Case of Deforested Areas Within the Amazon. *Ecosystems* 21, 216–236. <https://doi.org/10.1007/s10021-017-0145-9>
- Comín, F.A., Miranda, B., Sorando, R., Felipe-Lucia, M.R., Jiménez, J.J., Navarro, E., 2018. Prioritizing sites for ecological restoration based on ecosystem services. *J. Appl. Ecol.* 55, 1155–1163. <https://doi.org/10.1111/1365-2664.13061>
- Connelly, H., Poveda, K., Loeb, G., 2015. Landscape simplification decreases wild bee pollination services to strawberry. *Agric. Ecosyst. Environ.* 211, 51–56. <https://doi.org/10.1016/j.agee.2015.05.004>
- Davis, A.Y., Lonsdorf, E.V., Shierk, C.R., Matteson, K.C., Taylor, J.R., Lovell, S.T., Minor, E.S., 2017. Enhancing pollination supply in an urban ecosystem through landscape modifications. *Landsc. Urban Plan.* 162, 157–166. <https://doi.org/10.1016/j.landurbplan.2017.02.011>
- Deguines, N., Julliard, R., Flores, M. de, Fontaine, C., 2016. Functional homogenization of flower visitor communities with urbanization. *Ecol. Evol.* 6, 1967–1976. <https://doi.org/10.1002/ece3.2009>
- Deguines, N., Julliard, R., Flores, M. de, Fontaine, C., 2012. The Whereabouts of Flower Visitors: Contrasting Land-Use Preferences Revealed by a Country-Wide Survey Based on Citizen Science. *PLOS ONE* 7, e45822. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0045822>
- Diehl, K., Burkhard, B., Jacob, K., 2016. Should the ecosystem services concept be used in European Commission impact assessment? *Ecol. Indic.* 61, 6–17. <https://doi.org/10.1016/j.ecolind.2015.07.013>

- Duthie, A.B., Nason, J.D., 2016. Plant connectivity underlies plant-pollinator-exploiter distributions in *Ficus petiolaris* and associated pollinating and non-pollinating fig wasps. *Oikos* 125, 1597–1606. <https://doi.org/10.1111/oik.02905>
- Elias, M.A.S., Borges, F.J.A., Bergamini, L.L., Franceschinelli, E.V., Sujii, E.R., 2017. Climate change threatens pollination services in tomato crops in Brazil. *Agric. Ecosyst. Environ.* 239, 257–264. <https://doi.org/10.1016/j.agee.2017.01.026>
- Feilhauer, H., Doktor, D., Schmidlein, S., Skidmore, A.K., 2016. Mapping pollination types with remote sensing. *J. Veg. Sci.* 27, 999–1011. <https://doi.org/10.1111/jvs.12421>
- Forbes, S.J., Northfield, T.D., 2016. Increased pollinator habitat enhances cacao fruit set and predator conservation. *Ecol. Appl.* 27, 887–899. <https://doi.org/10.1002/eap.1491>
- Fornoff, F., Klein, A.-M., Hartig, F., Benadi, G., Venjakob, C., Schaefer, H.M., Ebeling, A., 2016. Functional flower traits and their diversity drive pollinator visitation. *Oikos* 126, 1020–1030. <https://doi.org/10.1111/oik.03869>
- Galbraith, S.M., Hall, T.E., Tavárez, H.S., Kooistra, C.M., Ordoñez, J.C., Bosque-Pérez, N.A., 2017. Local ecological knowledge reveals effects of policy-driven land use and cover change on beekeepers in Costa Rica. *Land Use Policy* 69, 112–122. <https://doi.org/10.1016/j.landusepol.2017.08.032>
- Gallai, N., Salles, J.-M., Settele, J., Vaissière, B.E., 2009. Economic valuation of the vulnerability of world agriculture confronted with pollinator decline. *Ecol. Econ.* 68, 810–821. <https://doi.org/10.1016/j.ecolecon.2008.06.014>
- Garibaldi, L.A., Bartomeus, I., Bommarco, R., Klein, A.M., Cunningham, S.A., Aizen, M.A., Boreux, V., Garratt, M.P.D., Carvalheiro, L.G., Kremen, C., Morales, C.L., Schüepp, C., Chacoff, N.P., Freitas, B.M., Gagic, V., Holzschuh, A., Klatt, B.K., Krewenka, K.M., Krishnan, S., Mayfield, M.M., Motzke, I., Otieno, M., Petersen, J., Potts, S.G., Ricketts, T.H., Rundlöf, M., Sciligo, A., Sinu, P.A., Steffan-Dewenter, I., Taki, H., Tschardtke, T., Vergara, C.H., Viana, B.F., Woyciechowski, M., 2015. EDITOR'S CHOICE: REVIEW: Trait matching of flower visitors and crops predicts fruit set better than trait diversity. *J. Appl. Ecol.* 52, 1436–1444. <https://doi.org/10.1111/1365-2664.12530>
- Garibaldi, L.A., Carvalheiro, L.G., Leonhardt, S.D., Aizen, M.A., Blaauw, B.R., Isaacs, R., Kuhlmann, M., Kleijn, D., Klein, A.M., Kremen, C., Morandin, L., Scheper, J., Winfree, R., 2014. From research to action: enhancing crop yield through wild pollinators. *Front. Ecol. Environ.*
- Garibaldi, L.A., Carvalheiro, L.G., Vaissière, B.E., Gemmill-Herren, B., Hipólito, J., Freitas, B.M., Ngo, H.T., Azzu, N., Sáez, A., Åström, J., An, J., Blochtein, B., Buchori, D., García, F.J.C., Silva, F.O. da, Devkota, K., Ribeiro, M. de F., Freitas, L., Gaglianone, M.C., Goss, M., Irshad, M., Kasina, M., Filho, A.J.S.P., Kiill, L.H.P., Kwapong, P., Parra, G.N., Pires, C., Pires, V., Rawal, R.S., Rizali, A., Saraiva, A.M., Veldtman, R., Viana, B.F., Witter, S., Zhang, H., 2016. Mutually beneficial pollinator diversity and crop yield outcomes in small and large farms. *Science* 351, 388–391. <https://doi.org/10.1126/science.aac7287>
- Garibaldi, L.A., Requier, F., Rollin, O., Andersson, G.K., 2017. Towards an integrated species and habitat management of crop pollination. *Curr. Opin. Insect Sci., Pests and resistance \* Behavioural ecology* 21, 105–114. <https://doi.org/10.1016/j.cois.2017.05.016>
- Garratt, M.P.D., Coston, D.J., Truslove, C.L., Lappage, M.G., Polce, C., Dean, R., Biesmeijer, J.C., Potts, S.G., 2014. The identity of crop pollinators helps target conservation for improved ecosystem services. *Biol. Conserv.* 169, 128–135. <https://doi.org/10.1016/j.biocon.2013.11.001>
- Garratt, M.P.D., Senapathi, D., Coston, D.J., Mortimer, S.R., Potts, S.G., 2017. The benefits of hedgerows for pollinators and natural enemies depends on hedge quality and landscape context. *Agric. Ecosyst. Environ.* 247, 363–370. <https://doi.org/10.1016/j.agee.2017.06.048>
- Geldmann, J., González-Varo, J.P., 2018. Conserving honey bees does not help wildlife. *Science* 359, 392–393. <https://doi.org/10.1126/science.aar2269>
- Geslin, B., Aizen, M.A., Garcia, N., Pereira, A.-J., Vaissière, B.E., Garibaldi, L.A., 2017. The impact of honey bee colony quality on crop yield and farmers' profit in apples and pears. *Agric. Ecosyst. Environ.* 248, 153–161. <https://doi.org/10.1016/j.agee.2017.07.035>

- Geslin, B., Gauzens, B., Thébault, E., Dajoz, I., 2013. Plant Pollinator Networks along a Gradient of Urbanisation. *PLoS ONE* 8, e63421. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0063421>
- Gezon, Z.J., Wyman, E.S., Ascher, J.S., Inouye, D.W., Irwin, R.E., 2015. The effect of repeated, lethal sampling on wild bee abundance and diversity. *Methods Ecol. Evol.* 6, 1044–1054. <https://doi.org/10.1111/2041-210X.12375>
- Greenleaf, S.S., Kremen, C., 2006. Wild bee species increase tomato production and respond differently to surrounding land use in Northern California. *Biol. Conserv.* 133, 81–87. <https://doi.org/10.1016/j.biocon.2006.05.025>
- Gutiérrez-Chacón, C., Dormann, C.F., Klein, A.-M., 2018. Forest-edge associated bees benefit from the proportion of tropical forest regardless of its edge length. *Biol. Conserv.* 220, 149–160. <https://doi.org/10.1016/j.biocon.2018.02.009>
- Hass, A.L., Kormann, U.G., Tscharrntke, T., Clough, Y., Baillod, A.B., Sirami, C., Fahrig, L., Martin, J.-L., Baudry, J., Bertrand, C., Bosch, J., Brotons, L., Burel, F., Georges, R., Giralt, D., Marcos-García, M.Á., Ricarte, A., Siriwardena, G., Batáry, P., 2018a. Landscape configurational heterogeneity by small-scale agriculture, not crop diversity, maintains pollinators and plant reproduction in western Europe. *Proc R Soc B* 285, 20172242. <https://doi.org/10.1098/rspb.2017.2242>
- Hass, A.L., Liese, B., Heong, K.L., Settele, J., Tscharrntke, T., Westphal, C., 2018b. Plant-pollinator interactions and bee functional diversity are driven by agroforests in rice-dominated landscapes. *Agric. Ecosyst. Environ.* 253, 140–147. <https://doi.org/10.1016/j.agee.2017.10.019>
- Herbertsson, L., Jönsson, A.M., Andersson, G.K.S., Seibel, K., Rundlöf, M., Ekroos, J., Stjernman, M., Olsson, O., Smith, H.G., 2018. The impact of sown flower strips on plant reproductive success in Southern Sweden varies with landscape context. *Agric. Ecosyst. Environ.* 259, 127–134. <https://doi.org/10.1016/j.agee.2018.03.006>
- Hevia, V., Bosch, J., Azcárate, F.M., Fernández, E., Rodrigo, A., Barril-Graells, H., González, J.A., 2016. Bee diversity and abundance in a livestock drove road and its impact on pollination and seed set in adjacent sunflower fields. *Agric. Ecosyst. Environ.* 232, 336–344. <https://doi.org/10.1016/j.agee.2016.08.021>
- Hipólito, J., Boscolo, D., Viana, B.F., 2018. Landscape and crop management strategies to conserve pollination services and increase yields in tropical coffee farms. *Agric. Ecosyst. Environ.* 256, 218–225. <https://doi.org/10.1016/j.agee.2017.09.038>
- Hipólito, J., Viana, B.F., Garibaldi, L.A., 2016. The value of pollinator-friendly practices: Synergies between natural and anthropogenic assets. *Basic Appl. Ecol.* 17, 659–667. <https://doi.org/10.1016/j.baae.2016.09.003>
- Holland, J.M., Douma, J.C., Crowley, L., James, L., Kor, L., Stevenson, D.R.W., Smith, B.M., 2017. Semi-natural habitats support biological control, pollination and soil conservation in Europe. A review. *Agron. Sustain. Dev.* 37, 31. <https://doi.org/10.1007/s13593-017-0434-x>
- Holzschuh, A., Dainese, M., González-Varo, J.P., Mudri-Stojnić, S., Riedinger, V., Rundlöf, M., Scheper, J., Wickens, J.B., Wickens, V.J., Bommarco, R., Kleijn, D., Potts, S.G., Roberts, S.P.M., Smith, H.G., Vilà, M., Vujić, A., Steffan-Dewenter, I., 2016. Mass-flowering crops dilute pollinator abundance in agricultural landscapes across Europe. *Ecol. Lett.* 19, 1228–1236. <https://doi.org/10.1111/ele.12657>
- Howlett, B.G., Evans, L.J., Pattemore, D.E., Nelson, W.R., 2017. Stigmatic pollen delivery by flies and bees: Methods comparing multiple species within a pollinator community. *Basic Appl. Ecol.* 19, 19–25. <https://doi.org/10.1016/j.baae.2016.12.002>
- Ibanez, S., 2012. Optimizing size thresholds in a plant-pollinator interaction web: towards a mechanistic understanding of ecological networks. *Oecologia* 170, 233–242. <https://doi.org/10.1007/s00442-012-2290-3>
- Ibarra-Isassi, J., Oliveira, P.S., 2018. Indirect effects of mutualism: ant–treehopper associations deter pollinators and reduce reproduction in a tropical shrub. *Oecologia* 186, 691–701. <https://doi.org/10.1007/s00442-017-4045-7>

- IPBES, 2016. Summary for policymakers of the assessment report of the Intergovernmental Science-Policy Platform on Biodiversity and Ecosystem Services on pollinators, pollination and food production (Report). Intergovernmental Science-Policy Platform on Biodiversity and Ecosystem Services, Bonn, Germany.
- Junqueira, C.N., Augusto, S.C., 2017. Bigger and sweeter passion fruits: effect of pollinator enhancement on fruit production and quality. *Apidologie* 48, 131–140. <https://doi.org/10.1007/s13592-016-0458-2>
- Kallioniemi, E., Åström, J., Rusch, G.M., Dahle, S., Åström, S., Gjershaug, J.O., 2017. Local resources, linear elements and mass-flowering crops determine bumblebee occurrences in moderately intensified farmlands. *Agric. Ecosyst. Environ.* 239, 90–100. <https://doi.org/10.1016/j.agee.2016.12.039>
- Kennedy, C.M., Lonsdorf, E., Neel, M.C., Williams, N.M., Ricketts, T.H., Winfree, R., Bommarco, R., Brittain, C., Burley, A.L., Cariveau, D., Carneiro, L.G., Chacoff, N.P., Cunningham, S.A., Danforth, B.N., Dudenhöffer, J.-H., Elle, E., Gaines, H.R., Garibaldi, L.A., Gratton, C., Holzschuh, A., Isaacs, R., Javorek, S.K., Jha, S., Klein, A.M., Kremen, C., Mandelik, Y., Mayfield, M.M., Morandin, L., Neame, L.A., Otieno, M., Park, M., Potts, S.G., Rundlöf, M., Saez, A., Steffan-Dewenter, I., Taki, H., Viana, B.F., Westphal, C., Wilson, J.K., Greenleaf, S.S., Kremen, C., 2013. A global quantitative synthesis of local and landscape effects on wild bee pollinators in agroecosystems. *Ecol. Lett.* 16, 584–599. <https://doi.org/10.1111/ele.12082>
- King, C., Ballantyne, G., Willmer, P.G., 2013. Why flower visitation is a poor proxy for pollination: measuring single-visit pollen deposition, with implications for pollination networks and conservation. *Methods Ecol. Evol.* 4, 811–818. <https://doi.org/10.1111/2041-210X.12074>
- Klein, A.-M., Vaissière, B.E., Cane, J.H., Steffan-Dewenter, I., Cunningham, S.A., Kremen, C., Tscharntke, T., 2007. Importance of pollinators in changing landscapes for world crops. *Proc. R. Soc. Lond. B Biol. Sci.* 274, 303–313. <https://doi.org/10.1098/rspb.2006.3721>
- Knop, E., Zoller, L., Ryser, R., Gerpe, C., Hörler, M., Fontaine, C., 2017. Artificial light at night as a new threat to pollination. *Nature* 548, 206–209. <https://doi.org/10.1038/nature23288>
- Koh, I., Lonsdorf, E.V., Williams, N.M., Brittain, C., Isaacs, R., Gibbs, J., Ricketts, T.H., 2016. Modeling the status, trends, and impacts of wild bee abundance in the United States. *Proc. Natl. Acad. Sci. U. S. A.* 113, 140–145. <https://doi.org/10.1073/pnas.1517685113>
- Kohler, F., Verhulst, J., Knop, E., Herzog, F., Kleijn, D., 2007. Indirect effects of grassland extensification schemes on pollinators in two contrasting European countries. *Biol. Conserv.* 135, 302–307. <https://doi.org/10.1016/j.biocon.2006.10.037>
- Kral, K., Harmon, J., Limb, R., Hovick, T., 2018. Improving our science: the evolution of butterfly sampling and surveying methods over time. *J. Insect Conserv.* 22, 1–14. <https://doi.org/10.1007/s10841-018-0046-z>
- Kremen, C., Williams, N.M., Thorp, R.W., 2002. Crop pollination from native bees at risk from agricultural intensification. *Proc. Natl. Acad. Sci.* 99, 16812–16816. <https://doi.org/10.1073/pnas.262413599>
- Kumar, S., Reddy, M.S., 2011. Traditional Honey Harvesting from Rock Bees (*Apis dorsata*) in Karnataka, India. *Korean J. Apic.* 26, 241–248.
- Landaverde-González, P., Quezada-Euán, J.J.G., Theodorou, P., Murray, T.E., Husemann, M., Ayala, R., Moo-Valle, H., Vandame, R., Paxton, R.J., 2017. Sweat bees on hot chillies: provision of pollination services by native bees in traditional slash-and-burn agriculture in the Yucatán Peninsula of tropical Mexico. *J. Appl. Ecol.* 54, 1814–1824. <https://doi.org/10.1111/1365-2664.12860>
- Leza, M., Watrous, K.M., Bratu, J., Woodard, S.H., 2018. Effects of neonicotinoid insecticide exposure and monofloral diet on nest-founding bumblebee queens. *Proc R Soc B* 285, 20180761. <https://doi.org/10.1098/rspb.2018.0761>
- Liss, K.N., Mitchell, M.G., MacDonald, G.K., Mahajan, S.L., Méthot, J., Jacob, A.L., Maguire, D.Y., Metson, G.S., Ziter, C., Dancose, K., Martins, K., Terrado, M., Bennett, E.M., 2013. Variability

- in ecosystem service measurement: a pollination service case study. *Front. Ecol. Environ.* 11, 414–422. <https://doi.org/10.1890/120189>
- Liu, X.W., Chesters, D., Dai, Q.Y., Niu, Z.Q., Beckschäfer, P., Martin, K., Zhu, C.D., 2017. Integrative Profiling of Bee Communities from Habitats of Tropical Southern Yunnan (China). *Sci. Rep.* 7, 5336. <https://doi.org/10.1038/s41598-017-05262-8>
- Lonsdorf, E., Kremen, C., Ricketts, T., Winfree, R., Williams, N., Greenleaf, S., 2009. Modelling pollination services across agricultural landscapes. *Ann. Bot.* 103, 1589–1600. <https://doi.org/10.1093/aob/mcp069>
- Lucas, A., Bull, J.C., de Vere, N., Neyland, P.J., Forman, D.W., 2017. Flower resource and land management drives hoverfly communities and bee abundance in seminatural and agricultural grasslands. *Ecol. Evol.* 7, 8073–8086. <https://doi.org/10.1002/ece3.3303>
- Luck, G.W., Harrington, R., Harrison, P.A., Kremen, C., Berry, P.M., Bugter, R., Dawson, T.P., de Bello, F., Díaz, S., Feld, C.K., Haslett, J.R., Hering, D., Kontogianni, A., Lavorel, S., Rounsevell, M., Samways, M.J., Sandin, L., Settele, J., Sykes, M.T., van den Hove, S., Vandewalle, M., Zobel, M., 2009. Quantifying the Contribution of Organisms to the Provision of Ecosystem Services. *BioScience* 59, 223–235. <https://doi.org/10.1525/bio.2009.59.3.7>
- Mallinger, R.E., Gratton, C., 2015. Species richness of wild bees, but not the use of managed honeybees, increases fruit set of a pollinator-dependent crop. *J. Appl. Ecol.* 52, 323–330. <https://doi.org/10.1111/1365-2664.12377>
- Marja, R., Viik, E., Mänd, M., Phillips, J., Klein, A.-M., Batáry, P., 2018. Crop rotation and agri-environment schemes determine bumblebee communities via flower resources. *J. Appl. Ecol.* 0. <https://doi.org/10.1111/1365-2664.13119>
- Marrero, H.J., Torretta, J.P., Vázquez, D.P., Hodara, K., Medan, D., 2017. Exotic plants promote pollination niche overlap in an agroecosystem. *Agric. Ecosyst. Environ.* 239, 304–309. <https://doi.org/10.1016/j.agee.2017.01.027>
- Martín-López, B., Gómez-Baggethun, E., García-Llorente, M., Montes, C., 2014. Trade-offs across value-domains in ecosystem services assessment. *Ecol. Indic.* 37, 220–228. <https://doi.org/10.1016/j.ecolind.2013.03.003>
- Martins, K.T., Gonzalez, A., Lechowicz, M.J., 2015. Pollination services are mediated by bee functional diversity and landscape context. *Agric. Ecosyst. Environ.* 200, 12–20. <https://doi.org/10.1016/j.agee.2014.10.018>
- Moreira, E.F., Boscolo, D., Viana, B.F., 2015. Spatial Heterogeneity Regulates Plant-Pollinator Networks across Multiple Landscape Scales. *PLOS ONE* 10, e0123628. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0123628>
- Mwebaze, P., Marris, G.C., Brown, M., MacLeod, A., Jones, G., Budge, G.E., 2018. Measuring public perception and preferences for ecosystem services: A case study of bee pollination in the UK. *Land Use Policy* 71, 355–362. <https://doi.org/10.1016/j.landusepol.2017.11.045>
- Narjes, M.E., Lippert, C., 2016. Longan fruit farmers' demand for policies aimed at conserving native pollinating bees in Northern Thailand. *Ecosyst. Serv.* 18, 58–67. <https://doi.org/10.1016/j.ecoser.2015.10.010>
- Nicholson, C.C., Koh, I., Richardson, L.L., Beauchemin, A., Ricketts, T.H., 2017. Farm and landscape factors interact to affect the supply of pollination services. *Agric. Ecosyst. Environ.* 250, 113–122. <https://doi.org/10.1016/j.agee.2017.08.030>
- Nicodemo, D., Jong, D.D., Reis, L.G., Almeida, J.M.V. de, Santos, A.A. dos, Lisboa, L.A.M., 2018. Transgenic corn decreased total and key storage and lipid transport protein levels in honey bee hemolymph while seed treatment with imidacloprid reduced lipophorin levels. *J. Apic. Res.* 57, 321–328. <https://doi.org/10.1080/00218839.2017.1391530>
- Nogué, S., Long, P.R., Eycott, A.E., de Nascimento, L., Fernández-Palacios, J.M., Petrokofsky, G., Vandvik, V., Willis, K.J., 2016. Pollination service delivery for European crops: Challenges and opportunities. *Ecol. Econ.* 128, 1–7. <https://doi.org/10.1016/j.ecolecon.2016.03.023>



- Obrist, M.K., Duelli, P., 2010. Rapid biodiversity assessment of arthropods for monitoring average local species richness and related ecosystem services. *Biodivers. Conserv.* 19, 2201–2220. <https://doi.org/10.1007/s10531-010-9832-y>
- Olito, C., Fox, J.W., 2015. Species traits and abundances predict metrics of plant–pollinator network structure, but not pairwise interactions. *Oikos* 124, 428–436. <https://doi.org/10.1111/oik.01439>
- Ollerton, J., Winfree, R., Tarrant, S., 2011. How many flowering plants are pollinated by animals? *Oikos* 120, 321–326. <https://doi.org/10.1111/j.1600-0706.2010.18644.x>
- Orford, K.A., Murray, P.J., Vaughan, I.P., Memmott, J., 2016. Modest enhancements to conventional grassland diversity improve the provision of pollination services. *J. Appl. Ecol.* 53, 906–915. <https://doi.org/10.1111/1365-2664.12608>
- Orford, K.A., Vaughan, I.P., Memmott, J., 2015. The forgotten flies: the importance of non-syrphid Diptera as pollinators. *Proc. R. Soc. B Biol. Sci.* 282. <https://doi.org/10.1098/rspb.2014.2934>
- Ouvrard, P., Transon, J., Jacquemart, A.-L., 2018. Flower-strip agri-environment schemes provide diverse and valuable summer flower resources for pollinating insects. *Biodivers. Conserv.* 27, 2193–2216. <https://doi.org/10.1007/s10531-018-1531-0>
- Pan, C.-C., Qu, H., Feng, Q., Liu, L.-D., Zhao, H.-L., Li, Y.-L., Li, Y.-Q., Zhang, T.-H., Liu, X.-P., 2017. Increased pollinator service and reduced pollen limitation in the fixed dune populations of a desert shrub. *Sci. Rep.* 7, 16903. <https://doi.org/10.1038/s41598-017-17253-w>
- Pascual, U., Balvanera, P., Díaz, S., Pataki, G., Roth, E., Stenseke, M., Watson, R.T., Başak Dessane, E., Islar, M., Kelemen, E., Maris, V., Quaas, M., Subramanian, S.M., Wittmer, H., Adlan, A., Ahn, S., Al-Hafedh, Y.S., Amankwah, E., Asah, S.T., Berry, P., Bilgin, A., Breslow, S.J., Bullock, C., Cáceres, D., Daly-Hassen, H., Figueroa, E., Golden, C.D., Gómez-Baggethun, E., González-Jiménez, D., Houdet, J., Keune, H., Kumar, R., Ma, K., May, P.H., Mead, A., O’Farrell, P., Pandit, R., Pengue, W., Pichis-Madruga, R., Popa, F., Preston, S., Pacheco-Balanza, D., Saarikoski, H., Strassburg, B.B., van den Belt, M., Verma, M., Wickson, F., Yagi, N., 2017. Valuing nature’s contributions to people: the IPBES approach. *Curr. Opin. Environ. Sustain.*, Open issue, part II 26–27, 7–16. <https://doi.org/10.1016/j.cosust.2016.12.006>
- Pellissier, V., Maurel, N., Machon, N., 2013. Multi-scale assessment of pollination of *Lotus corniculatus* (L.) in a peri-urban fringe. *Plant Ecol. Divers.* 6, 195–203. <https://doi.org/10.1080/17550874.2012.755227>
- Phillips, B.W., Gardiner, M.M., 2015. Use of video surveillance to measure the influences of habitat management and landscape composition on pollinator visitation and pollen deposition in pumpkin (*Cucurbita pepo*) agroecosystems. *PeerJ* 3, e1342. <https://doi.org/10.7717/peerj.1342>
- Pisanty, G., Mandelik, Y., 2015. Profiling crop pollinators: life history traits predict habitat use and crop visitation by Mediterranean wild bees. *Ecol. Appl.* 25, 742–752. <https://doi.org/10.1890/14-0910.1>
- Popic, T.J., Davila, Y.C., Wardle, G.M., 2013. Evaluation of Common Methods for Sampling Invertebrate Pollinator Assemblages: Net Sampling Out-Perform Pan Traps. *PLOS ONE* 8, e66665. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0066665>
- Potts, S.G., Biesmeijer, J.C., Kremen, C., Neumann, P., Schweiger, O., Kunin, W.E., 2010. Global pollinator declines: trends, impacts and drivers. *Trends Ecol. Evol.* 25, 345–353. <https://doi.org/10.1016/j.tree.2010.01.007>
- Potts, S.G., Imperatriz-Fonseca, V., Ngo, H.T., Aizen, M.A., Biesmeijer, J.C., Breeze, T.D., Dicks, L.V., Garibaldi, L.A., Hill, R., Settele, J., Vanbergen, A.J., 2016. Safeguarding pollinators and their values to human well-being. *Nature* 540, 220–229. <https://doi.org/10.1038/nature20588>
- Potts, S.G., Petanidou, T., Roberts, S., O’Toole, C., Hulbert, A., Willmer, P., 2006. Plant-pollinator biodiversity and pollination services in a complex Mediterranean landscape. *Biol. Conserv.* 129, 519–529. <https://doi.org/10.1016/j.biocon.2005.11.019>

- Potts, S.G., Vulliamy, B., Dafni, A., Ne'eman, G., Willmer, P., 2003. Linking bees and flowers: how do floral communities structure pollinator communities? *Ecology* 84, 2628–2642. <https://doi.org/10.1890/02-0136>
- Prado, S.G., Ngo, H.T., Florez, J.A., Collazo, J.A., 2017. Sampling bees in tropical forests and agroecosystems: a review. *J. Insect Conserv.* 21, 753–770. <https://doi.org/10.1007/s10841-017-0018-8>
- Pywell, R.F., Meek, W.R., Loxton, R.G., Nowakowski, M., Carvell, C., Woodcock, B.A., 2011. Ecological restoration on farmland can drive beneficial functional responses in plant and invertebrate communities. *Agric. Ecosyst. Environ.* 140, 62–67. <https://doi.org/10.1016/j.agee.2010.11.012>
- Rader, R., Howlett, B.G., Cunningham, S.A., Westcott, D.A., Edwards, W., 2012. Spatial and temporal variation in pollinator effectiveness: do unmanaged insects provide consistent pollination services to mass flowering crops? *J. Appl. Ecol.* 49, 126–134. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2664.2011.02066.x>
- Ricketts, T.H., Regetz, J., Steffan-Dewenter, I., Cunningham, S.A., Kremen, C., Bogdanski, A., Gemmill-Herren, B., Greenleaf, S.S., Klein, A.M., Mayfield, M.M., Morandin, L.A., Ochieng', A., Viana, B.F., 2008. Landscape effects on crop pollination services: are there general patterns? *Ecol. Lett.* 11, 499–515. <https://doi.org/10.1111/j.1461-0248.2008.01157.x>
- Ricou, C., Schneller, C., Amiaud, B., Plantureux, S., Bockstaller, C., 2014. A vegetation-based indicator to assess the pollination value of field margin flora. *Ecol. Indic.* 45, 320–331. <https://doi.org/10.1016/j.ecolind.2014.03.022>
- Rodríguez, A., Kouki, J., 2015. Emulating natural disturbance in forest management enhances pollination services for dominant *Vaccinium* shrubs in boreal pine-dominated forests. *For. Ecol. Manag.* 350, 1–12. <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2015.04.029>
- Rogers, S.R., Tarpy, D.R., Burrack, H.J., 2014. Bee Species Diversity Enhances Productivity and Stability in a Perennial Crop. *PLOS ONE* 9, e97307. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0097307>
- Scheper, J., Holzschuh, A., Kuussaari, M., Potts, S.G., Rundlöf, M., Smith, H.G., Kleijn, D., 2013. Environmental factors driving the effectiveness of European agri-environmental measures in mitigating pollinator loss – a meta-analysis. *Ecol. Lett.* 16, 912–920. <https://doi.org/10.1111/ele.12128>
- Schirmel, J., Albrecht, M., Bauer, P.-M., Sutter, L., Pfister, S.C., Entling, M.H., 2018. Landscape complexity promotes hoverflies across different types of semi-natural habitats in farmland. *J. Appl. Ecol.* 55, 1747–1758. <https://doi.org/10.1111/1365-2664.13095>
- Schröter, M., Barton, D.N., Remme, R.P., Hein, L., 2014. Accounting for capacity and flow of ecosystem services: A conceptual model and a case study for Telemark, Norway. *Ecol. Indic.* 36, 539–551. <https://doi.org/10.1016/j.ecolind.2013.09.018>
- Schulp, C.J.E., Lautenbach, S., Verburg, P.H., 2014. Quantifying and mapping ecosystem services: Demand and supply of pollination in the European Union. *Ecol. Indic.* 36, 131–141. <https://doi.org/10.1016/j.ecolind.2013.07.014>
- Stavert, J.R., Liñán-Cembrano, G., Beggs, J.R., Howlett, B.G., Pattemore, D.E., Bartomeus, I., 2016. Hairiness: the missing link between pollinators and pollination. *PeerJ* 4, e2779. <https://doi.org/10.7717/peerj.2779>
- Steen, R., 2017. Diel activity, frequency and visit duration of pollinators in focal plants: in situ automatic camera monitoring and data processing. *Methods Ecol. Evol.* 8, 203–213. <https://doi.org/10.1111/2041-210X.12654>
- Stein, K., Coulibaly, D., Stenchly, K., Goetze, D., Porembski, S., Lindner, A., Konaté, S., Linsenmair, E.K., 2017. Bee pollination increases yield quantity and quality of cash crops in Burkina Faso, West Africa., Bee pollination increases yield quantity and quality of cash crops in Burkina Faso, West Africa. *Sci. Rep. Sci. Rep.* 7, 7, 17691–17691. <https://doi.org/10.1038/s41598-017-17970-2>, 10.1038/s41598-017-17970-2

- Stewart, R.I.A., Andersson, G.K.S., Brönmark, C., Klatt, B.K., Hansson, L.-A., Zülsdorff, V., Smith, H.G., 2017. Ecosystem services across the aquatic–terrestrial boundary: Linking ponds to pollination. *Basic Appl. Ecol.* 18, 13–20. <https://doi.org/10.1016/j.baae.2016.09.006>
- Tomlinson, S., Dixon, K.W., Didham, R.K., Bradshaw, S.D., 2017. Landscape context alters cost of living in honeybee metabolism and feeding. *Proc. R. Soc. B Biol. Sci.* 284. <https://doi.org/10.1098/rspb.2016.2676>
- Tonietto, R.K., Larkin, D.J., 2018. Habitat restoration benefits wild bees: A meta-analysis. *J. Appl. Ecol.* 55, 582–590. <https://doi.org/10.1111/1365-2664.13012>
- Tur, C., Sáez, A., Traveset, A., Aizen, M.A., 2016. Evaluating the effects of pollinator-mediated interactions using pollen transfer networks: evidence of widespread facilitation in south Andean plant communities. *Ecol. Lett.* 19, 576–586. <https://doi.org/10.1111/ele.12594>
- Valdovinos, F.S., Brosi, B.J., Briggs, H.M., Espanés, P.M. de, Ramos-Jiliberto, R., Martinez, N.D., 2016. Niche partitioning due to adaptive foraging reverses effects of nestedness and connectance on pollination network stability. *Ecol. Lett.* 19, 1277–1286. <https://doi.org/10.1111/ele.12664>
- Villamagna, A.M., Angermeier, P.L., Bennett, E.M., 2013. Capacity, pressure, demand, and flow: A conceptual framework for analyzing ecosystem service provision and delivery. *Ecol. Complex.* 15, 114–121. <https://doi.org/10.1016/j.ecocom.2013.07.004>
- Westphal, C., Steffan-Dewenter, I., Tschardt, T., 2003. Mass flowering crops enhance pollinator densities at a landscape scale. *Ecol. Lett.* 6, 961–965. <https://doi.org/10.1046/j.1461-0248.2003.00523.x>
- Winfrey, R., Gross, B.J., Kremen, C., 2011. Valuing pollination services to agriculture. *Ecol. Econ.* 71, 80–88. <https://doi.org/10.1016/j.ecolecon.2011.08.001>
- Wood, T.J., Holland, J.M., Goulson, D., 2017. Providing foraging resources for solitary bees on farmland: current schemes for pollinators benefit a limited suite of species. *J. Appl. Ecol.* 54, 323–333. <https://doi.org/10.1111/1365-2664.12718>
- Woodcock, B.A., Bullock, J.M., Shore, R.F., Heard, M.S., Pereira, M.G., Redhead, J., Ridding, L., Dean, H., Sleep, D., Henrys, P., Peyton, J., Hulmes, S., Hulmes, L., Sárospataki, M., Saure, C., Edwards, M., Genersch, E., Knäbe, S., Pywell, R.F., 2017. Country-specific effects of neonicotinoid pesticides on honey bees and wild bees. *Science* 356, 1393–1395. <https://doi.org/10.1126/science.aaa1190>
- Woodcock, B.A., Harrower, C., Redhead, J., Edwards, M., Vanbergen, A.J., Heard, M.S., Roy, D.B., Pywell, R.F., 2014. National patterns of functional diversity and redundancy in predatory ground beetles and bees associated with key UK arable crops. *J. Appl. Ecol.* 51, 142–151. <https://doi.org/10.1111/1365-2664.12171>
- Woodcock, T.S., Pekkola, L.J., Dawson, C., Gadallah, F.L., Kevan, P.G., 2014. Development of a Pollination Service Measurement (PSM) method using potted plant phytometry. *Environ. Monit. Assess.* 186, 5041–5057. <https://doi.org/10.1007/s10661-014-3758-x>
- Zulian, G., Maes, J., Paracchini, M., Zulian, G., Maes, J., Paracchini, M.L., 2013. Linking Land Cover Data and Crop Yields for Mapping and Assessment of Pollination Services in Europe. *Land* 2, 472–492. <https://doi.org/10.3390/land2030472>

## Appendix 1: Details of the literature review

**Table A1:** Key-word sets of the systematic bibliographic review and their respective results.

Key-words sets	Number of results	First selection	Second selection
<b>Bibliography on the modeling of the pollination service</b>			
<i>Ecosystem servic*</i> <i>AND pollinat*</i> <i>AND model*</i>	175	51	37
<i>Ecosystem servic*</i> <i>AND pollinat*</i> <i>AND map*</i>	40	13	6 (of which 1 also present in the other set of key-words or in the Kennedy synthesis)
<b>Bibliography on the direct quantification of the pollination service</b>			
<i>Ecosystem servic*</i> <i>AND pollinat*</i> <i>AND quantif*</i>	94	45	37 (of which 2 also present in the other set of key-words or in the Kennedy synthesis)
<i>Ecosystem servic*</i> <i>AND pollinat*</i> <i>AND measur*</i>	165	86	53 (of which 17 also present in the other set of key-words or in the Kennedy synthesis)
<b>Other source</b>			
<i>Kennedy et al. (2013)</i>		26	24 (of which 6 also present in the set of key-words)

**Table A2:** Considered variables for each selected article.

<b>Category</b>	<b>Definition</b>	<b>Modalities</b>
<b>Field</b>	Field of study	<ul style="list-style-type: none"> <li>- <i>Ecosystem Service (ES)</i> if the study aimed to explicitly estimate/measure pollination service</li> <li>- <i>Ecology</i> if the study dealt with ecological questions, without explicitly deal with the estimation of an ecosystem service.</li> <li>- <i>ES-Ecology</i> if the study mixed the two types of approach</li> </ul>
<b>Scale</b>	According to the scale of the study	<ul style="list-style-type: none"> <li>- <i>plot</i> level if the study concerned only the plots where the modelling/the field measures were done</li> <li>- <i>landscape</i> level if the study concerned a larger scale than just the sampled plots, or including various land uses</li> <li>- <i>regional</i> scale if the study concerned a wider scale, including across different countries or continents</li> </ul> <p>When two scales were studied together</p>
<b>Location</b>	The country where the study was done.	
<b>Climate zone</b>	According to the study location	<i>boreal, temperate, Mediterranean, subtropical, tropical, alpine</i>
<b>Land use</b>	According to the land use(s) considered	<i>forest, grassland, farmland, urban area, patchwork (i.e. studies gathering different land uses on small areas)</i>
<b>Focal plant(s)</b>	Studied for the carbon storage Variables linked to carbon sequestration	<i>aboveground biomass, belowground biomass, soil carbon, dead organic matter primary production, CO<sub>2</sub> fluxes, carbon sequestration rate, etc.</i>
<b>Pollinators</b>	Variables estimated/measured either by modelling, proxy or field measure	
<b>Pollination variables</b>	The field methods or the models used to measure/estimate the carbon variables	
<b>Method of pollination estimation/measure</b>	Other variables taken into account in the study – usually dealing with the context	Soil type, climatic conditions, land covers, future scenarios, etc.
<b>Other variables Associated methods with the other variables Method category</b>		

## Appendix 2: List of the articles retained in the literature review

- Affek, A.N., 2017. Indicators of ecosystem potential for pollination and honey production. *Ecol. Indic.* <https://doi.org/10.1016/j.ecolind.2017.04.001>
- Alaux, C., Allier, F., Decourtye, A., Odoux, J.-F., Tamic, T., Chabirand, M., Delestra, E., Decugis, F., Conte, Y.L., Henry, M., 2017. A “Landscape physiology” approach for assessing bee health highlights the benefits of floral landscape enrichment and semi-natural habitats. *Sci. Rep.* 7, 40568. <https://doi.org/10.1038/srep40568>
- Albert, C., Galler, C., Hermes, J., Neuendorf, F., von Haaren, C., Lovett, A., 2016. Applying ecosystem services indicators in landscape planning and management: The ES-in-Planning framework. *Ecol. Indic.* 61, 100–113. <https://doi.org/10.1016/j.ecolind.2015.03.029>
- Albrecht, M., Schmid, B., Hautier, Y., Müller, C.B., 2012. Diverse pollinator communities enhance plant reproductive success. *Proc. Biol. Sci.* 279, 4845–4852. <https://doi.org/10.1098/rspb.2012.1621>
- Arthur, A.D., Li, J., Henry, S., Cunningham, S.A., 2010. Influence of woody vegetation on pollinator densities in oilseed Brassica fields in an Australian temperate landscape. *Basic Appl. Ecol.* 11, 406–414. <https://doi.org/10.1016/j.baae.2010.05.001>
- Azeez, F., Akankuku, A., Ojo, O., 2012. ASSESSMENT OF HONEY PRODUCTION AS A MEANS OF SUSTAINABLE LIVELIHOOD IN IBADAN METROPOLIS. *Cont. J Agric. Econ.* 6, 46–51. <https://doi.org/10.5281/zenodo.810271>
- Bahlai, C.A., Landis, D.A., 2016. Predicting plant attractiveness to pollinators with passive crowdsourcing. *R. Soc. Open Sci.* 3, 150677. <https://doi.org/10.1098/rsos.150677>
- Ballantyne, G., Baldock, K.C.R., Rendell, L., Willmer, P.G., 2017. Pollinator importance networks illustrate the crucial value of bees in a highly speciose plant community. *Sci. Rep.* 7, 8389. <https://doi.org/10.1038/s41598-017-08798-x>
- Bartomeus, I., Cariveau, D.P., Harrison, T., Winfree, R., 2018. On the inconsistency of pollinator species traits for predicting either response to land-use change or functional contribution. *Oikos* 127, 306–315. <https://doi.org/10.1111/oik.04507>
- Bartomeus, I., Gravel, D., Tylianakis, J.M., Aizen, M.A., Dickie, I.A., Bernard-Verdier, M., 2016. A common framework for identifying linkage rules across different types of interactions. *Funct. Ecol.* 30, 1894–1903. <https://doi.org/10.1111/1365-2435.12666>
- Bartomeus Ignasi, Park Mia G., Gibbs Jason, Danforth Bryan N., Lakso Alan N., Winfree Rachael, Eubanks Micky, 2013. Biodiversity ensures plant–pollinator phenological synchrony against climate change. *Ecol. Lett.* 16, 1331–1338. <https://doi.org/10.1111/ele.12170>
- Benjamin, F.E., Reilly, J.R., Winfree, R., 2014. Pollinator body size mediates the scale at which land use drives crop pollination services. *J. Appl. Ecol.* 51, 440–449. <https://doi.org/10.1111/1365-2664.12198>
- Bennett, A.B., Isaacs, R., 2014. Landscape composition influences pollinators and pollination services in perennial biofuel plantings. *Agric. Ecosyst. Environ.* 193, 1–8. <https://doi.org/10.1016/j.agee.2014.04.016>
- Berecha, G., Aerts, R., Muys, B., Honnay, O., 2015. Fragmentation and management of Ethiopian moist evergreen forest drive compositional shifts of insect communities visiting wild Arabica coffee flowers. *Environ. Manage.* 55, 373–382. <https://doi.org/10.1007/s00267-014-0393-9>
- Birkin, L., Goulson, D., 2015. Using citizen science to monitor pollination services. *Ecol. Entomol.* 40, 3–11. <https://doi.org/10.1111/een.12227>
- Blaauw, B.R., Isaacs, R., 2014. Flower plantings increase wild bee abundance and the pollination services provided to a pollination-dependent crop. *J. Appl. Ecol.* 51, 890–898. <https://doi.org/10.1111/1365-2664.12257>
- Bommarco, R., Kleijn, D., Potts, S.G., 2013. Ecological intensification: harnessing ecosystem services for food security. *Trends Ecol. Evol.* 28, 230–238. <https://doi.org/10.1016/j.tree.2012.10.012>

- Bommarco, R., Marini, L., Vaissière, B.E., 2012. Insect pollination enhances seed yield, quality, and market value in oilseed rape. *Oecologia* 169, 1025–1032. <https://doi.org/10.1007/s00442-012-2271-6>
- Breeze, T.D., Bailey, A.P., Balcombe, K.G., Potts, S.G., 2011. Pollination services in the UK: How important are honeybees? *Agric. Ecosyst. Environ.* 142, 137–143. <https://doi.org/10.1016/j.agee.2011.03.020>
- Brown, J., York, A., Christie, F., McCarthy, M., 2016. Effects of fire on pollinators and pollination. *J. Appl. Ecol.* 54, 313–322. <https://doi.org/10.1111/1365-2664.12670>
- Buri, P., Humbert, J.-Y., Arlettaz, R., 2014. Promoting Pollinating Insects in Intensive Agricultural Matrices: Field-Scale Experimental Manipulation of Hay-Meadow Mowing Regimes and Its Effects on Bees. *PLOS ONE* 9, e85635. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0085635>
- Cariveau, D.P., Williams, N.M., Benjamin, F.E., Winfree, R., 2013. Response diversity to land use occurs but does not consistently stabilise ecosystem services provided by native pollinators. *Ecol. Lett.* 16, 903–911. <https://doi.org/10.1111/ele.12126>
- Carrié, R., Andrieu, E., Cunningham, S.A., Lentini, P.E., Loreau, M., Ouin, A., 2017. Relationships among ecological traits of wild bee communities along gradients of habitat amount and fragmentation. *Ecography* 40, 85–97. <https://doi.org/10.1111/ecog.02632>
- Carvalho, L.G., Seymour, C.L., Nicolson, S.W., Veldtman, R., 2012. Creating patches of native flowers facilitates crop pollination in large agricultural fields: mango as a case study. *J. Appl. Ecol.* 49, 1373–1383. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2664.2012.02217.x>
- Carvalho, L.G., Seymour, C.L., Veldtman, R., Nicolson, S.W., 2010. Pollination services decline with distance from natural habitat even in biodiversity-rich areas. *J. Appl. Ecol.* 47, 810–820. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2664.2010.01829.x>
- Caudill, S.A., Brokaw, J.N., Doublet, D., Rice, R.A., 2017. Forest and trees: Shade management, forest proximity and pollinator communities in southern Costa Rica coffee agriculture. *Renew. Agric. Food Syst.* 32, 417–427. <https://doi.org/10.1017/S1742170516000351>
- Cayenne Engel, E., Irwin, R.E., 2003. Linking pollinator visitation rate and pollen receipt. *Am. J. Bot.* 90, 1612–1618. <https://doi.org/10.3732/ajb.90.11.1612>
- Clec'h, S.L., Jégou, N., Decaens, T., Dufour, S., Grimaldi, M., Oszwald, J., 2018. From Field Data to Ecosystem Services Maps: Using Regressions for the Case of Deforested Areas Within the Amazon. *Ecosystems* 21, 216–236. <https://doi.org/10.1007/s10021-017-0145-9>
- Comín, F.A., Miranda, B., Sorando, R., Felipe-Lucia, M.R., Jiménez, J.J., Navarro, E., 2018. Prioritizing sites for ecological restoration based on ecosystem services. *J. Appl. Ecol.* 55, 1155–1163. <https://doi.org/10.1111/1365-2664.13061>
- Connelly, H., Poveda, K., Loeb, G., 2015. Landscape simplification decreases wild bee pollination services to strawberry. *Agric. Ecosyst. Environ.* 211, 51–56. <https://doi.org/10.1016/j.agee.2015.05.004>
- Dainese, M., Montecchiari, S., Sitzia, T., Sigura, M., Marini, L., 2017. High cover of hedgerows in the landscape supports multiple ecosystem services in Mediterranean cereal fields. *J. Appl. Ecol.* 54, 380–388. <https://doi.org/10.1111/1365-2664.12747>
- Dainese, M., Riedinger, V., Holzschuh, A., Kleijn, D., Scheper, J., Steffan-Dewenter, I., 2018. Managing trap-nesting bees as crop pollinators: Spatiotemporal effects of floral resources and antagonists. *J. Appl. Ecol.* 55, 195–204. <https://doi.org/10.1111/1365-2664.12930>
- Davis, A.Y., Lonsdorf, E.V., Shierk, C.R., Matteson, K.C., Taylor, J.R., Lovell, S.T., Minor, E.S., 2017. Enhancing pollination supply in an urban ecosystem through landscape modifications. *Landsc. Urban Plan.* 162, 157–166. <https://doi.org/10.1016/j.landurbplan.2017.02.011>
- Deguines, N., Julliard, R., Flores, M. de, Fontaine, C., 2016. Functional homogenization of flower visitor communities with urbanization. *Ecol. Evol.* 6, 1967–1976. <https://doi.org/10.1002/ece3.2009>
- Deguines, N., Julliard, R., Flores, M. de, Fontaine, C., 2012. The Whereabouts of Flower Visitors: Contrasting Land-Use Preferences Revealed by a Country-Wide Survey Based on Citizen Science. *PLOS ONE* 7, e45822. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0045822>

- Diehl, K., Burkhard, B., Jacob, K., 2016. Should the ecosystem services concept be used in European Commission impact assessment? *Ecol. Indic.* 61, 6–17. <https://doi.org/10.1016/j.ecolind.2015.07.013>
- Duthie, A.B., Nason, J.D., 2016. Plant connectivity underlies plant-pollinator-exploiter distributions in *Ficus petiolaris* and associated pollinating and non-pollinating fig wasps. *Oikos* 125, 1597–1606. <https://doi.org/10.1111/oik.02905>
- Elias, M.A.S., Borges, F.J.A., Bergamini, L.L., Franceschinelli, E.V., Sujii, E.R., 2017. Climate change threatens pollination services in tomato crops in Brazil. *Agric. Ecosyst. Environ.* 239, 257–264. <https://doi.org/10.1016/j.agee.2017.01.026>
- Fahrig, L., Baudry, J., Brotons, L., Burel, F.G., Crist, T.O., Fuller, R.J., Sirami, C., Siriwardena, G.M., Martin, J.-L., 2011. Functional landscape heterogeneity and animal biodiversity in agricultural landscapes. *Ecol. Lett.* 14, 101–112. <https://doi.org/10.1111/j.1461-0248.2010.01559.x>
- Feilhauer, H., Doktor, D., Schmidlein, S., Skidmore, A.K., 2016. Mapping pollination types with remote sensing. *J. Veg. Sci.* 27, 999–1011. <https://doi.org/10.1111/jvs.12421>
- Feltham, H., Park, K., Minderman, J., Goulson, D., 2015. Experimental evidence that wildflower strips increase pollinator visits to crops. *Ecol. Evol.* 5, 3523–3530. <https://doi.org/10.1002/ece3.1444>
- Forbes, S.J., Northfield, T.D., 2016. Increased pollinator habitat enhances cacao fruit set and predator conservation. *Ecol. Appl.* 27, 887–899. <https://doi.org/10.1002/eap.1491>
- Fornoff, F., Klein, A.-M., Hartig, F., Benadi, G., Venjakob, C., Schaefer, H.M., Ebeling, A., 2016. Functional flower traits and their diversity drive pollinator visitation. *Oikos* 126, 1020–1030. <https://doi.org/10.1111/oik.03869>
- Galbraith, S.M., Hall, T.E., Tavárez, H.S., Kooistra, C.M., Ordoñez, J.C., Bosque-Pérez, N.A., 2017. Local ecological knowledge reveals effects of policy-driven land use and cover change on beekeepers in Costa Rica. *Land Use Policy* 69, 112–122. <https://doi.org/10.1016/j.landusepol.2017.08.032>
- Garibaldi, L.A., Bartomeus, I., Bommarco, R., Klein, A.M., Cunningham, S.A., Aizen, M.A., Boreux, V., Garratt, M.P.D., Carvalheiro, L.G., Kremen, C., Morales, C.L., Schüepp, C., Chacoff, N.P., Freitas, B.M., Gagic, V., Holzschuh, A., Klatt, B.K., Krewenka, K.M., Krishnan, S., Mayfield, M.M., Motzke, I., Otieno, M., Petersen, J., Potts, S.G., Ricketts, T.H., Rundlöf, M., Sciligo, A., Sinu, P.A., Steffan-Dewenter, I., Taki, H., Tscharntke, T., Vergara, C.H., Viana, B.F., Woyciechowski, M., 2015. EDITOR'S CHOICE: REVIEW: Trait matching of flower visitors and crops predicts fruit set better than trait diversity. *J. Appl. Ecol.* 52, 1436–1444. <https://doi.org/10.1111/1365-2664.12530>
- Garibaldi, L.A., Carvalheiro, L.G., Leonhardt, S.D., Aizen, M.A., Blaauw, B.R., Isaacs, R., Kuhlmann, M., Kleijn, D., Klein, A.M., Kremen, C., Morandin, L., Scheper, J., Winfree, R., 2014. From research to action: enhancing crop yield through wild pollinators. *Front. Ecol. Environ.*
- Garibaldi, L.A., Carvalheiro, L.G., Vaissière, B.E., Gemmill-Herren, B., Hipólito, J., Freitas, B.M., Ngo, H.T., Azzu, N., Sáez, A., Åström, J., An, J., Blochtein, B., Buchori, D., García, F.J.C., Silva, F.O. da, Devkota, K., Ribeiro, M. de F., Freitas, L., Gaglianone, M.C., Goss, M., Irshad, M., Kasina, M., Filho, A.J.S.P., Kiill, L.H.P., Kwapon, P., Parra, G.N., Pires, C., Pires, V., Rawal, R.S., Rizali, A., Saraiva, A.M., Veldtman, R., Viana, B.F., Witter, S., Zhang, H., 2016. Mutually beneficial pollinator diversity and crop yield outcomes in small and large farms. *Science* 351, 388–391. <https://doi.org/10.1126/science.aac7287>
- Garibaldi, L.A., Requier, F., Rollin, O., Andersson, G.K., 2017. Towards an integrated species and habitat management of crop pollination. *Curr. Opin. Insect Sci., Pests and resistance \* Behavioural ecology* 21, 105–114. <https://doi.org/10.1016/j.cois.2017.05.016>
- Garratt, M.P.D., Coston, D.J., Truslove, C.L., Lappage, M.G., Polce, C., Dean, R., Biesmeijer, J.C., Potts, S.G., 2014. The identity of crop pollinators helps target conservation for improved ecosystem services. *Biol. Conserv.* 169, 128–135. <https://doi.org/10.1016/j.biocon.2013.11.001>



- Garratt, M.P.D., Senapathi, D., Coston, D.J., Mortimer, S.R., Potts, S.G., 2017. The benefits of hedgerows for pollinators and natural enemies depends on hedge quality and landscape context. *Agric. Ecosyst. Environ.* 247, 363–370. <https://doi.org/10.1016/j.agee.2017.06.048>
- Geldmann, J., González-Varo, J.P., 2018. Conserving honey bees does not help wildlife. *Science* 359, 392–393. <https://doi.org/10.1126/science.aar2269>
- Geslin, B., Gauzens, B., Thébault, E., Dajoz, I., 2013. Plant Pollinator Networks along a Gradient of Urbanisation. *PLoS ONE* 8, e63421. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0063421>
- Gezon, Z.J., Wyman, E.S., Ascher, J.S., Inouye, D.W., Irwin, R.E., 2015. The effect of repeated, lethal sampling on wild bee abundance and diversity. *Methods Ecol. Evol.* 6, 1044–1054. <https://doi.org/10.1111/2041-210X.12375>
- Greenleaf, S.S., Kremen, C., 2006. Wild bee species increase tomato production and respond differently to surrounding land use in Northern California. *Biol. Conserv.* 133, 81–87. <https://doi.org/10.1016/j.biocon.2006.05.025>
- Gutiérrez-Chacón, C., Dormann, C.F., Klein, A.-M., 2018. Forest-edge associated bees benefit from the proportion of tropical forest regardless of its edge length. *Biol. Conserv.* 220, 149–160. <https://doi.org/10.1016/j.biocon.2018.02.009>
- Hass, A.L., Kormann, U.G., Tschardt, T., Clough, Y., Baillod, A.B., Sirami, C., Fahrig, L., Martin, J.-L., Baudry, J., Bertrand, C., Bosch, J., Brotons, L., Burel, F., Georges, R., Giralt, D., Marcos-García, M.Á., Ricarte, A., Siriwardena, G., Batáry, P., 2018a. Landscape configurational heterogeneity by small-scale agriculture, not crop diversity, maintains pollinators and plant reproduction in western Europe. *Proc R Soc B* 285, 20172242. <https://doi.org/10.1098/rspb.2017.2242>
- Hass, A.L., Liese, B., Heong, K.L., Settele, J., Tschardt, T., Westphal, C., 2018b. Plant-pollinator interactions and bee functional diversity are driven by agroforests in rice-dominated landscapes. *Agric. Ecosyst. Environ.* 253, 140–147. <https://doi.org/10.1016/j.agee.2017.10.019>
- Herbertsson, L., Jönsson, A.M., Andersson, G.K.S., Seibel, K., Rundlöf, M., Ekroos, J., Stjernman, M., Olsson, O., Smith, H.G., 2018. The impact of sown flower strips on plant reproductive success in Southern Sweden varies with landscape context. *Agric. Ecosyst. Environ.* 259, 127–134. <https://doi.org/10.1016/j.agee.2018.03.006>
- Hevia, V., Bosch, J., Azcárate, F.M., Fernández, E., Rodrigo, A., Barril-Graells, H., González, J.A., 2016. Bee diversity and abundance in a livestock drove road and its impact on pollination and seed set in adjacent sunflower fields. *Agric. Ecosyst. Environ.* 232, 336–344. <https://doi.org/10.1016/j.agee.2016.08.021>
- Hipólito, J., Boscolo, D., Viana, B.F., 2018. Landscape and crop management strategies to conserve pollination services and increase yields in tropical coffee farms. *Agric. Ecosyst. Environ.* 256, 218–225. <https://doi.org/10.1016/j.agee.2017.09.038>
- Hipólito, J., Viana, B.F., Garibaldi, L.A., 2016. The value of pollinator-friendly practices: Synergies between natural and anthropogenic assets. *Basic Appl. Ecol.* 17, 659–667. <https://doi.org/10.1016/j.baae.2016.09.003>
- Holland, J.M., Douma, J.C., Crowley, L., James, L., Kor, L., Stevenson, D.R.W., Smith, B.M., 2017. Semi-natural habitats support biological control, pollination and soil conservation in Europe. A review. *Agron. Sustain. Dev.* 37, 31. <https://doi.org/10.1007/s13593-017-0434-x>
- Howlett, B.G., Evans, L.J., Pattemore, D.E., Nelson, W.R., 2017. Stigmatic pollen delivery by flies and bees: Methods comparing multiple species within a pollinator community. *Basic Appl. Ecol.* 19, 19–25. <https://doi.org/10.1016/j.baae.2016.12.002>
- Ibanez, S., 2012. Optimizing size thresholds in a plant-pollinator interaction web: towards a mechanistic understanding of ecological networks. *Oecologia* 170, 233–242. <https://doi.org/10.1007/s00442-012-2290-3>
- Ibarra-Isassi, J., Oliveira, P.S., 2018. Indirect effects of mutualism: ant–treehopper associations deter pollinators and reduce reproduction in a tropical shrub. *Oecologia* 186, 691–701. <https://doi.org/10.1007/s00442-017-4045-7>

- IPBES, 2016. Summary for policymakers of the assessment report of the Intergovernmental Science-Policy Platform on Biodiversity and Ecosystem Services on pollinators, pollination and food production (Report). Intergovernmental Science-Policy Platform on Biodiversity and Ecosystem Services, Bonn, Germany.
- Junqueira, C.N., Augusto, S.C., 2017. Bigger and sweeter passion fruits: effect of pollinator enhancement on fruit production and quality. *Apidologie* 48, 131–140. <https://doi.org/10.1007/s13592-016-0458-2>
- Kallioniemi, E., Åström, J., Rusch, G.M., Dahle, S., Åström, S., Gjershaug, J.O., 2017. Local resources, linear elements and mass-flowering crops determine bumblebee occurrences in moderately intensified farmlands. *Agric. Ecosyst. Environ.* 239, 90–100. <https://doi.org/10.1016/j.agee.2016.12.039>
- Kennedy, C.M., Lonsdorf, E., Neel, M.C., Williams, N.M., Ricketts, T.H., Winfree, R., Bommarco, R., Brittain, C., Burley, A.L., Cariveau, D., Carneiro, L.G., Chacoff, N.P., Cunningham, S.A., Danforth, B.N., Dudenhöffer, J.-H., Elle, E., Gaines, H.R., Garibaldi, L.A., Gratton, C., Holzschuh, A., Isaacs, R., Javorek, S.K., Jha, S., Klein, A.M., Kremen, C., Mandelik, Y., Mayfield, M.M., Morandin, L., Neame, L.A., Otieno, M., Park, M., Potts, S.G., Rundlöf, M., Saez, A., Steffan-Dewenter, I., Taki, H., Viana, B.F., Westphal, C., Wilson, J.K., Greenleaf, S.S., Kremen, C., 2013. A global quantitative synthesis of local and landscape effects on wild bee pollinators in agroecosystems. *Ecol. Lett.* 16, 584–599. <https://doi.org/10.1111/ele.12082>
- King, C., Ballantyne, G., Willmer, P.G., 2013. Why flower visitation is a poor proxy for pollination: measuring single-visit pollen deposition, with implications for pollination networks and conservation. *Methods Ecol. Evol.* 4, 811–818. <https://doi.org/10.1111/2041-210X.12074>
- Klein, A.-M., Vaissière, B.E., Cane, J.H., Steffan-Dewenter, I., Cunningham, S.A., Kremen, C., Tscharntke, T., 2007. Importance of pollinators in changing landscapes for world crops. *Proc. R. Soc. Lond. B Biol. Sci.* 274, 303–313. <https://doi.org/10.1098/rspb.2006.3721>
- Knop, E., Zoller, L., Ryser, R., Gerpe, C., Hörler, M., Fontaine, C., 2017. Artificial light at night as a new threat to pollination. *Nature* 548, 206–209. <https://doi.org/10.1038/nature23288>
- Koh, I., Lonsdorf, E.V., Williams, N.M., Brittain, C., Isaacs, R., Gibbs, J., Ricketts, T.H., 2016. Modeling the status, trends, and impacts of wild bee abundance in the United States. *Proc. Natl. Acad. Sci. U. S. A.* 113, 140–145. <https://doi.org/10.1073/pnas.1517685113>
- Kohler, F., Verhulst, J., Knop, E., Herzog, F., Kleijn, D., 2007. Indirect effects of grassland extensification schemes on pollinators in two contrasting European countries. *Biol. Conserv.* 135, 302–307. <https://doi.org/10.1016/j.biocon.2006.10.037>
- Kral, K., Harmon, J., Limb, R., Hovick, T., 2018. Improving our science: the evolution of butterfly sampling and surveying methods over time. *J. Insect Conserv.* 22, 1–14. <https://doi.org/10.1007/s10841-018-0046-z>
- Kremen, C., Williams, N.M., Thorp, R.W., 2002. Crop pollination from native bees at risk from agricultural intensification. *Proc. Natl. Acad. Sci.* 99, 16812–16816. <https://doi.org/10.1073/pnas.262413599>
- Kumar, S., Reddy, M.S., 2011. Traditional Honey Harvesting from Rock Bees (*Apis dorsata*) in Karnataka, India. *Korean J. Apic.*
- Kütt, L., Löhmus, K., Rammi, I.-J., Paal, T., Paal, J., Liira, J., 2016. The quality of flower-based ecosystem services in field margins and road verges from human and insect pollinator perspectives. *Ecol. Indic., Navigating Urban Complexity: Advancing Understanding of Urban Social – Ecological Systems for Transformation and Resilience* 70, 409–419. <https://doi.org/10.1016/j.ecolind.2016.06.009>
- Landaverde-González, P., Quezada-Euán, J.J.G., Theodorou, P., Murray, T.E., Husemann, M., Ayala, R., Moo-Valle, H., Vandame, R., Paxton, R.J., 2017. Sweat bees on hot chillies: provision of pollination services by native bees in traditional slash-and-burn agriculture in the Yucatán Peninsula of tropical Mexico. *J. Appl. Ecol.* 54, 1814–1824. <https://doi.org/10.1111/1365-2664.12860>

- Lázaro, A., Tscheulin, T., Devalez, J., Nakas, G., Petanidou, T., 2016. Effects of grazing intensity on pollinator abundance and diversity, and on pollination services. *Ecol. Entomol.* 41, 400–412. <https://doi.org/http://dx.doi.org/10.13039/501100000780>
- Leza, M., Watrous, K.M., Bratu, J., Woodard, S.H., 2018. Effects of neonicotinoid insecticide exposure and monofloral diet on nest-founding bumblebee queens. *Proc R Soc B* 285, 20180761. <https://doi.org/10.1098/rspb.2018.0761>
- Lichtenberg, E.M., Kennedy, C.M., Kremen, C., Batáry, P., Berendse, F., Bommarco, R., Bosque-Pérez, N.A., Carvalheiro, L.G., Snyder, W.E., Williams, N.M., Winfree, R., Klatt, B.K., Åström, S., Benjamin, F., Brittain, C., Chaplin-Kramer, R., Clough, Y., Danforth, B., Diekötter, T., Eigenbrode, S.D., Ekroos, J., Elle, E., Freitas, B.M., Fukuda, Y., Gaines-Day, H.R., Grab, H., Gratton, C., Holzschuh, A., Isaacs, R., Isaia, M., Jha, S., Jonason, D., Jones, V.P., Klein, A.-M., Krauss, J., Letourneau, D.K., Macfadyen, S., Mallinger, R.E., Martin, E.A., Martinez, E., Memmott, J., Morandin, L., Neame, L., Otieno, M., Park, M.G., Pfiffner, L., Pocock, M.J.O., Ponce, C., Potts, S.G., Poveda, K., Ramos, M., Rosenheim, J.A., Rundlöf, M., Sardiñas, H., Saunders, M.E., Schon, N.L., Sciligo, A.R., Sidhu, C.S., Steffan-Dewenter, I., Tscharrntke, T., Veselý, M., Weisser, W.W., Wilson, J.K., Crowder, D.W., 2017. A global synthesis of the effects of diversified farming systems on arthropod diversity within fields and across agricultural landscapes. *Glob. Change Biol.* 23, 4946–4957. <https://doi.org/10.1111/gcb.13714>
- Liss, K.N., Mitchell, M.G., MacDonald, G.K., Mahajan, S.L., Méthot, J., Jacob, A.L., Maguire, D.Y., Metson, G.S., Ziter, C., Dancose, K., Martins, K., Terrado, M., Bennett, E.M., 2013. Variability in ecosystem service measurement: a pollination service case study. *Front. Ecol. Environ.* 11, 414–422. <https://doi.org/10.1890/120189>
- Liu, X.W., Chesters, D., Dai, Q.Y., Niu, Z.Q., Beckschäfer, P., Martin, K., Zhu, C.D., 2017. Integrative Profiling of Bee Communities from Habitats of Tropical Southern Yunnan (China). *Sci. Rep.* 7, 5336. <https://doi.org/10.1038/s41598-017-05262-8>
- Lonsdorf, E., Kremen, C., Ricketts, T., Winfree, R., Williams, N., Greenleaf, S., 2009. Modelling pollination services across agricultural landscapes. *Ann. Bot.* 103, 1589–1600. <https://doi.org/10.1093/aob/mcp069>
- Lucas, A., Bull, J.C., de Vere, N., Neyland, P.J., Forman, D.W., 2017. Flower resource and land management drives hoverfly communities and bee abundance in seminatural and agricultural grasslands. *Ecol. Evol.* 7, 8073–8086. <https://doi.org/10.1002/ece3.3303>
- Mallinger, R.E., Gratton, C., 2015. Species richness of wild bees, but not the use of managed honeybees, increases fruit set of a pollinator-dependent crop. *J. Appl. Ecol.* 52, 323–330. <https://doi.org/10.1111/1365-2664.12377>
- Marja, R., Viik, E., Mänd, M., Phillips, J., Klein, A.-M., Batáry, P., 2018. Crop rotation and agri-environment schemes determine bumblebee communities via flower resources. *J. Appl. Ecol.* 0. <https://doi.org/10.1111/1365-2664.13119>
- Marrero, H.J., Torretta, J.P., Vázquez, D.P., Hodara, K., Medan, D., 2017. Exotic plants promote pollination niche overlap in an agroecosystem. *Agric. Ecosyst. Environ.* 239, 304–309. <https://doi.org/10.1016/j.agee.2017.01.027>
- Martins, K.T., Gonzalez, A., Lechowicz, M.J., 2015. Pollination services are mediated by bee functional diversity and landscape context. *Agric. Ecosyst. Environ.* 200, 12–20. <https://doi.org/10.1016/j.agee.2014.10.018>
- Moreira, E.F., Boscolo, D., Viana, B.F., 2015. Spatial Heterogeneity Regulates Plant-Pollinator Networks across Multiple Landscape Scales. *PLOS ONE* 10, e0123628. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0123628>
- Mu, J., Zeng, Y., Wu, Q., Niklas, K.J., Niu, K., 2016. Traditional grazing regimes promote biodiversity and increase nectar production in Tibetan alpine meadows. *Agric. Ecosyst. Environ.* 233, 336–342. <https://doi.org/10.1016/j.agee.2016.09.030>

- Mwebaze, P., Marris, G.C., Brown, M., MacLeod, A., Jones, G., Budge, G.E., 2018. Measuring public perception and preferences for ecosystem services: A case study of bee pollination in the UK. *Land Use Policy* 71, 355–362. <https://doi.org/10.1016/j.landusepol.2017.11.045>
- Narjes, M.E., Lippert, C., 2016. Longan fruit farmers' demand for policies aimed at conserving native pollinating bees in Northern Thailand. *Ecosyst. Serv.* 18, 58–67. <https://doi.org/10.1016/j.ecoser.2015.10.010>
- Nicholson, C.C., Koh, I., Richardson, L.L., Beauchemin, A., Ricketts, T.H., 2017. Farm and landscape factors interact to affect the supply of pollination services. *Agric. Ecosyst. Environ.* 250, 113–122. <https://doi.org/10.1016/j.agee.2017.08.030>
- Nicodemo, D., Jong, D.D., Reis, L.G., Almeida, J.M.V. de, Santos, A.A. dos, Lisboa, L.A.M., 2018. Transgenic corn decreased total and key storage and lipid transport protein levels in honey bee hemolymph while seed treatment with imidacloprid reduced lipophorin levels. *J. Apic. Res.* 57, 321–328. <https://doi.org/10.1080/00218839.2017.1391530>
- Nogué, S., Long, P.R., Eycott, A.E., de Nascimento, L., Fernández-Palacios, J.M., Petrokofsky, G., Vandvik, V., Willis, K.J., 2016. Pollination service delivery for European crops: Challenges and opportunities. *Ecol. Econ.* 128, 1–7. <https://doi.org/10.1016/j.ecolecon.2016.03.023>
- Obrist, M.K., Duelli, P., 2010. Rapid biodiversity assessment of arthropods for monitoring average local species richness and related ecosystem services. *Biodivers. Conserv.* 19, 2201–2220. <https://doi.org/10.1007/s10531-010-9832-y>
- Olito, C., Fox, J.W., 2015. Species traits and abundances predict metrics of plant–pollinator network structure, but not pairwise interactions. *Oikos* 124, 428–436. <https://doi.org/10.1111/oik.01439>
- Ollerton, J., Winfree, R., Tarrant, S., 2011. How many flowering plants are pollinated by animals? *Oikos* 120, 321–326. <https://doi.org/10.1111/j.1600-0706.2010.18644.x>
- Orford, K.A., Murray, P.J., Vaughan, I.P., Memmott, J., 2016. Modest enhancements to conventional grassland diversity improve the provision of pollination services. *J. Appl. Ecol.* 53, 906–915. <https://doi.org/10.1111/1365-2664.12608>
- Ouvrard, P., Transon, J., Jacquemart, A.-L., 2018. Flower-strip agri-environment schemes provide diverse and valuable summer flower resources for pollinating insects. *Biodivers. Conserv.* 27, 2193–2216. <https://doi.org/10.1007/s10531-018-1531-0>
- Pan, C.-C., Qu, H., Feng, Q., Liu, L.-D., Zhao, H.-L., Li, Y.-L., Li, Y.-Q., Zhang, T.-H., Liu, X.-P., 2017. Increased pollinator service and reduced pollen limitation in the fixed dune populations of a desert shrub. *Sci. Rep.* 7, 16903. <https://doi.org/10.1038/s41598-017-17253-w>
- Papanikolaou, A.D., Kühn, I., Frenzel, M., Schweiger, O., 2016. Semi-natural habitats mitigate the effects of temperature rise on wild bees. *J. Appl. Ecol.* 54, 527–536. <https://doi.org/10.1111/1365-2664.12763>
- Pascual, U., Balvanera, P., Díaz, S., Pataki, G., Roth, E., Stenseke, M., Watson, R.T., Başak Dessane, E., Islar, M., Kelemen, E., Maris, V., Quaas, M., Subramanian, S.M., Wittmer, H., Adlan, A., Ahn, S., Al-Hafedh, Y.S., Amankwah, E., Asah, S.T., Berry, P., Bilgin, A., Breslow, S.J., Bullock, C., Cáceres, D., Daly-Hassen, H., Figueroa, E., Golden, C.D., Gómez-Baggethun, E., González-Jiménez, D., Houdet, J., Keune, H., Kumar, R., Ma, K., May, P.H., Mead, A., O'Farrell, P., Pandit, R., Pengue, W., Pichis-Madruga, R., Popa, F., Preston, S., Pacheco-Balanza, D., Saarikoski, H., Strassburg, B.B., van den Belt, M., Verma, M., Wickson, F., Yagi, N., 2017. Valuing nature's contributions to people: the IPBES approach. *Curr. Opin. Environ. Sustain.*, Open issue, part II 26–27, 7–16. <https://doi.org/10.1016/j.cosust.2016.12.006>
- Pellissier, V., Maurel, N., Machon, N., 2013. Multi-scale assessment of pollination of *Lotus corniculatus* (L.) in a peri-urban fringe. *Plant Ecol. Divers.* 6, 195–203. <https://doi.org/10.1080/17550874.2012.755227>
- Phillips, B.W., Gardiner, M.M., 2015. Use of video surveillance to measure the influences of habitat management and landscape composition on pollinator visitation and pollen deposition in pumpkin (*Cucurbita pepo*) agroecosystems. *PeerJ* 3, e1342. <https://doi.org/10.7717/peerj.1342>

- Pisanty, G., Mandelik, Y., 2015. Profiling crop pollinators: life history traits predict habitat use and crop visitation by Mediterranean wild bees. *Ecol. Appl.* 25, 742–752. <https://doi.org/10.1890/14-0910.1>
- Popic, T.J., Davila, Y.C., Wardle, G.M., 2013. Evaluation of Common Methods for Sampling Invertebrate Pollinator Assemblages: Net Sampling Out-Perform Pan Traps. *PLOS ONE* 8, e66665. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0066665>
- Potts, S.G., Imperatriz-Fonseca, V., Ngo, H.T., Aizen, M.A., Biesmeijer, J.C., Breeze, T.D., Dicks, L.V., Garibaldi, L.A., Hill, R., Settele, J., Vanbergen, A.J., 2016. Safeguarding pollinators and their values to human well-being. *Nature* 540, 220–229. <https://doi.org/10.1038/nature20588>
- Potts, S.G., Petanidou, T., Roberts, S., O’Toole, C., Hulbert, A., Willmer, P., 2006. Plant-pollinator biodiversity and pollination services in a complex Mediterranean landscape. *Biol. Conserv.* 129, 519–529. <https://doi.org/10.1016/j.biocon.2005.11.019>
- Potts, S.G., Vulliamy, B., Dafni, A., Ne’eman, G., Willmer, P., 2003. Linking bees and flowers: how do floral communities structure pollinator communities? *Ecology* 84, 2628–2642. <https://doi.org/10.1890/02-0136>
- Prado, S.G., Ngo, H.T., Florez, J.A., Collazo, J.A., 2017. Sampling bees in tropical forests and agroecosystems: a review. *J. Insect Conserv.* 21, 753–770. <https://doi.org/10.1007/s10841-017-0018-8>
- Pywell, R.F., Meek, W.R., Loxton, R.G., Nowakowski, M., Carvell, C., Woodcock, B.A., 2011. Ecological restoration on farmland can drive beneficial functional responses in plant and invertebrate communities. *Agric. Ecosyst. Environ.* 140, 62–67. <https://doi.org/10.1016/j.agee.2010.11.012>
- Rader, R., Howlett, B.G., Cunningham, S.A., Westcott, D.A., Edwards, W., 2012. Spatial and temporal variation in pollinator effectiveness: do unmanaged insects provide consistent pollination services to mass flowering crops? *J. Appl. Ecol.* 49, 126–134. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2664.2011.02066.x>
- Ricketts, T.H., Regetz, J., Steffan-Dewenter, I., Cunningham, S.A., Kremen, C., Bogdanski, A., Gemmill-Herren, B., Greenleaf, S.S., Klein, A.M., Mayfield, M.M., Morandin, L.A., Ochieng’, A., Viana, B.F., 2008. Landscape effects on crop pollination services: are there general patterns? *Ecol. Lett.* 11, 499–515. <https://doi.org/10.1111/j.1461-0248.2008.01157.x>
- Ricou, C., Schneller, C., Amiaud, B., Plantureux, S., Bockstaller, C., 2014. A vegetation-based indicator to assess the pollination value of field margin flora. *Ecol. Indic.* 45, 320–331. <https://doi.org/10.1016/j.ecolind.2014.03.022>
- Rodríguez, A., Kouki, J., 2015. Emulating natural disturbance in forest management enhances pollination services for dominant *Vaccinium* shrubs in boreal pine-dominated forests. *For. Ecol. Manag.* 350, 1–12. <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2015.04.029>
- Rogers, S.R., Tarpy, D.R., Burrack, H.J., 2014. Bee Species Diversity Enhances Productivity and Stability in a Perennial Crop. *PLOS ONE* 9, e97307. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0097307>
- Sardiñas, H.S., Tom, K., Ponisio, L.C., Rominger, A., Kremen, C., 2016. Sunflower (*Helianthus annuus*) pollination in California’s Central Valley is limited by native bee nest site location. *Ecol. Appl.* 26, 438–447. <https://doi.org/10.1890/15-0033>
- Scheper, J., Holzschuh, A., Kuussaari, M., Potts, S.G., Rundlöf, M., Smith, H.G., Kleijn, D., 2013. Environmental factors driving the effectiveness of European agri-environmental measures in mitigating pollinator loss – a meta-analysis. *Ecol. Lett.* 16, 912–920. <https://doi.org/10.1111/ele.12128>
- Schirmel, J., Albrecht, M., Bauer, P.-M., Sutter, L., Pfister, S.C., Entling, M.H., 2018. Landscape complexity promotes hoverflies across different types of semi-natural habitats in farmland. *J. Appl. Ecol.* 55, 1747–1758. <https://doi.org/10.1111/1365-2664.13095>
- Schröter, M., Barton, D.N., Remme, R.P., Hein, L., 2014. Accounting for capacity and flow of ecosystem services: A conceptual model and a case study for Telemark, Norway. *Ecol. Indic.* 36, 539–551. <https://doi.org/10.1016/j.ecolind.2013.09.018>

- Schulp, C.J.E., Lautenbach, S., Verburg, P.H., 2014. Quantifying and mapping ecosystem services: Demand and supply of pollination in the European Union. *Ecol. Indic.* 36, 131–141. <https://doi.org/10.1016/j.ecolind.2013.07.014>
- Stavert, J.R., Liñán-Cembrano, G., Beggs, J.R., Howlett, B.G., Pattemore, D.E., Bartomeus, I., 2016. Hairiness: the missing link between pollinators and pollination. *PeerJ* 4, e2779. <https://doi.org/10.7717/peerj.2779>
- Steen, R., 2017. Diel activity, frequency and visit duration of pollinators in focal plants: in situ automatic camera monitoring and data processing. *Methods Ecol. Evol.* 8, 203–213. <https://doi.org/10.1111/2041-210X.12654>
- Stein, K., Coulibaly, D., Stenchly, K., Goetze, D., Porembski, S., Lindner, A., Konaté, S., Linsenmair, E.K., 2017. Bee pollination increases yield quantity and quality of cash crops in Burkina Faso, West Africa., Bee pollination increases yield quantity and quality of cash crops in Burkina Faso, West Africa. *Sci. Rep. Sci. Rep.* 7, 7, 17691–17691. <https://doi.org/10.1038/s41598-017-17970-2>
- Stewart, R.I.A., Andersson, G.K.S., Brönmark, C., Klatt, B.K., Hansson, L.-A., Zülsdorff, V., Smith, H.G., 2017. Ecosystem services across the aquatic–terrestrial boundary: Linking ponds to pollination. *Basic Appl. Ecol.* 18, 13–20. <https://doi.org/10.1016/j.baae.2016.09.006>
- Sutter, L., Jeanneret, P., Bartual, A.M., Bocci, G., Albrecht, M., 2017. Enhancing plant diversity in agricultural landscapes promotes both rare bees and dominant crop-pollinating bees through complementary increase in key floral resources. *J. Appl. Ecol.* 54, 1856–1864. <https://doi.org/10.1111/1365-2664.12907>
- Tomlinson, S., Dixon, K.W., Didham, R.K., Bradshaw, S.D., 2017. Landscape context alters cost of living in honeybee metabolism and feeding. *Proc. R. Soc. B Biol. Sci.* 284. <https://doi.org/10.1098/rspb.2016.2676>
- Tonietto, R.K., Larkin, D.J., 2018. Habitat restoration benefits wild bees: A meta-analysis. *J. Appl. Ecol.* 55, 582–590. <https://doi.org/10.1111/1365-2664.13012>
- Tscharntke, T., Tylianakis, J.M., Rand, T.A., Didham, R.K., Fahrig, L., Batáry, P., Bengtsson, J., Clough, Y., Crist, T.O., Dormann, C.F., Ewers, R.M., Fründ, J., Holt, R.D., Holzschuh, A., Klein, A.M., Kleijn, D., Kremen, C., Landis, D.A., Laurance, W., Lindenmayer, D., Scherber, C., Sodhi, N., Steffan-Dewenter, I., Thies, C., Putten, W.H. van der, Westphal, C., 2012. Landscape moderation of biodiversity patterns and processes - eight hypotheses. *Biol. Rev.* 87, 661–685. <https://doi.org/10.1111/j.1469-185X.2011.00216.x>
- Tuck, S.L., Winqvist, C., Mota, F., Ahnström, J., Turnbull, L.A., Bengtsson, J., 2014. Land-use intensity and the effects of organic farming on biodiversity: a hierarchical meta-analysis. *J. Appl. Ecol.* 51, 746–755. <https://doi.org/10.1111/1365-2664.12219>
- Tur, C., Sáez, A., Traveset, A., Aizen, M.A., 2016. Evaluating the effects of pollinator-mediated interactions using pollen transfer networks: evidence of widespread facilitation in south Andean plant communities. *Ecol. Lett.* 19, 576–586. <https://doi.org/10.1111/ele.12594>
- Valdovinos, F.S., Brosi, B.J., Briggs, H.M., Españés, P.M. de, Ramos-Jiliberto, R., Martinez, N.D., 2016. Niche partitioning due to adaptive foraging reverses effects of nestedness and connectance on pollination network stability. *Ecol. Lett.* 19, 1277–1286. <https://doi.org/10.1111/ele.12664>
- Villamagna, A.M., Angermeier, P.L., Bennett, E.M., 2013. Capacity, pressure, demand, and flow: A conceptual framework for analyzing ecosystem service provision and delivery. *Ecol. Complex.* 15, 114–121. <https://doi.org/10.1016/j.ecocom.2013.07.004>
- Westphal, C., Steffan-Dewenter, I., Tscharntke, T., 2003. Mass flowering crops enhance pollinator densities at a landscape scale. *Ecol. Lett.* 6, 961–965. <https://doi.org/10.1046/j.1461-0248.2003.00523.x>
- Wood, T.J., Holland, J.M., Goulson, D., 2017. Providing foraging resources for solitary bees on farmland: current schemes for pollinators benefit a limited suite of species. *J. Appl. Ecol.* 54, 323–333. <https://doi.org/10.1111/1365-2664.12718>

- Woodcock, B.A., Bullock, J.M., Shore, R.F., Heard, M.S., Pereira, M.G., Redhead, J., Ridding, L., Dean, H., Sleep, D., Henrys, P., Peyton, J., Hulmes, S., Hulmes, L., Sárospataki, M., Saure, C., Edwards, M., Genersch, E., Knäbe, S., Pywell, R.F., 2017. Country-specific effects of neonicotinoid pesticides on honey bees and wild bees. *Science* 356, 1393–1395. <https://doi.org/10.1126/science.aaa1190>
- Woodcock, B.A., Harrower, C., Redhead, J., Edwards, M., Vanbergen, A.J., Heard, M.S., Roy, D.B., Pywell, R.F., 2014. National patterns of functional diversity and redundancy in predatory ground beetles and bees associated with key UK arable crops. *J. Appl. Ecol.* 51, 142–151. <https://doi.org/10.1111/1365-2664.12171>
- Woodcock, T.S., Pekkola, L.J., Dawson, C., Gadallah, F.L., Kevan, P.G., 2014. Development of a Pollination Service Measurement (PSM) method using potted plant phytometry. *Environ. Monit. Assess.* 186, 5041–5057. <https://doi.org/10.1007/s10661-014-3758-x>

### 2.3. Discussion

Cette revue bibliographique a permis de mettre en avant que la plupart des études sur la pollinisation se base sur des mesures de terrain, alors que seule une minorité utilise des méthodes de modélisation. Elles sont réalisées principalement dans des zones de climat tempéré, avec des échelles d'étude allant du local (échelle de la parcelle) au régional, et souvent des études inter-échelles, dû au caractère mobile des insectes pollinisateurs. En effet, pour survivre les pollinisateurs ont besoin de ressources d'alimentation et de nidification/de reproduction. Etant capables de se déplacer dans le paysage, ces ressources peuvent être situées localement (par ex. sur la parcelle d'étude) ou dans le paysage environnant, à des distances différentes selon les distances de vol des insectes étudiés. En effet, l'inclusion de plusieurs échelles peut permettre de prendre en compte des pollinisateurs avec des capacités de vol distinctes. La majeure partie des études se focalisant sur une parcelle et son paysage environnant travaillent sur une gamme de distance inférieure à 3 km, incluant la distance de vol maximale de nombreuses abeilles sauvages (Greenleaf et al., 2007 ; Zurbuchen et al., 2010). La plupart des études se concentre sur des groupes d'hyménoptères (abeilles domestiques, abeilles sauvages et bourdons) alors qu'une attention réduite est prêtée aux syrphes et autres diptères qui assurent pourtant une part non négligeable du service de pollinisation (Orford et al., 2015 ; Rader et al., 2016). Sur ce point il est intéressant de mentionner la distinction possible à faire entre les pollinisateurs sauvages et les pollinisateurs gérés par les humains. Les études sur les abeilles portent tant sur les abeilles sauvages que sur les abeilles domestiques. Cependant, la distinction entre ces deux groupes est importante si l'on considère que la pollinisation réalisée par des pollinisateurs gérés relève d'une intervention anthropique. Dans le cas de l'étude de la co-production des SE, l'action des pollinisateurs sauvages fait partie intégrante du capital dit « naturel » alors que l'action des pollinisateurs gérés tient du capital dit « humain » (Palomo et al., 2016). La distinction n'est pas nécessaire, mais dans un contexte où les deux capitaux sont séparés, il serait préférable d'étudier les pollinisateurs sauvages et gérés de manière séparée.

Chaque définition du SE de pollinisation possède ses propres indicateurs directs. Ainsi *la présence de pollinisateurs* est essentiellement estimée par des indicateurs liés à l'abondance et la diversité des pollinisateurs présents sur la parcelle d'étude. En effet, il s'agit des organismes sous-tendant la fonction écologique de pollinisation et assurant donc la fourniture du SE de pollinisation. *Le transfert de pollen* est essentiellement quantifié par la fréquence de visites des fleurs par des pollinisateurs, qui correspond à la fonction écologique elle-même, avec la visite effective de pollinisateurs transportant potentiellement du pollen d'une fleur à l'autre. Ces deux définitions se focalisent donc sur les organismes fournisseurs du SE de pollinisation (Luck et al., 2009) et partagent des méthodes de mesure telles que les observations et les captures de pollinisateurs. Les méthodes d'observation peuvent être statiques (pièges, observations/captures en un point) ou en mouvement (observations/captures le long d'un transect). Dans les deux autres définitions – *le succès de reproduction* et *la récolte pour la consommation humaine* – le SE de pollinisation est estimé par une caractérisation de la production par les plantes (nombre/poids de graines/fruits) à l'échelle d'un individu ou à l'échelle d'une parcelle. Ces définitions correspondent aux conséquences de la fonction écologique de pollinisation : il s'agit des produits issus de la fécondation du pistil d'une fleur par du pollen déposé par un pollinisateur. Ces deux définitions liées au flux du SE de pollinisation se concentrent sur les acteurs « plantes » de la pollinisation et partagent des méthodes d'estimation telles que les comptages et/ou pesées des graines/fruits. Si ces méthodes sont simples bien que fastidieuses, ces définitions impliquent généralement une estimation de la part de production



imputable à la pollinisation animale de la culture. Ceci nécessite la mise en place en amont de systèmes d'isolation de fleurs/d'inflorescences afin de comparer la production de fruits et/ou de graines avec et sans pollinisation d'origine animale.

La *présence de pollinisateurs* est la définition de la pollinisation la plus répandue dans les études de cette synthèse, sûrement à cause des nombreux indicateurs directs qui lui sont liés et la rapidité de la mise en œuvre des méthodes associées. De plus, elle permet d'allier l'estimation de la capacité de l'écosystème à fournir un SE de pollinisation avec une étude portant sur le suivi des communautés d'insectes pollinisateurs.

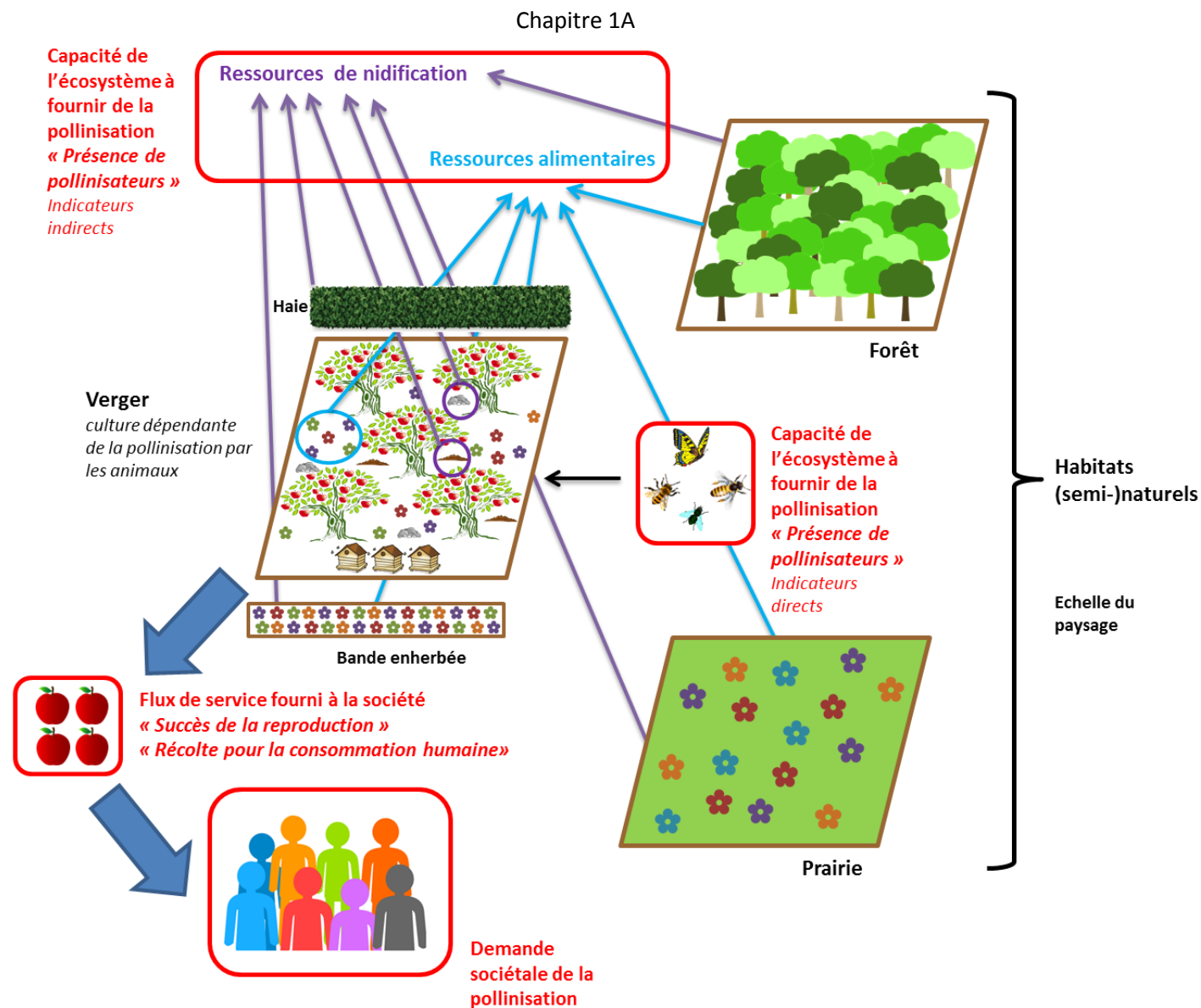
Si les indicateurs directs d'estimation du SE de pollinisation concernent les organismes fournisseurs de SE et les produits issus de la pollinisation, les indicateurs indirects se réfèrent principalement aux ressources disponibles pour les pollinisateurs. En effet, afin d'accomplir leur cycle de vie, les insectes pollinisateurs ont besoin de ressources alimentaires autres que les cultures dépendantes de la pollinisation animale, qui ne vont fleurir que sur une courte période. Ils nécessitent également des ressources de nidification afin de pouvoir se reposer, éventuellement hiverner, et se reproduire. Ces variables peuvent être présentes localement et à plus ou moins grande distance dans le paysage environnant. Comme les pollinisateurs dépendent de ces ressources, une caractérisation des ressources disponibles pour eux peut permettre d'estimer indirectement l'abondance et/ou la diversité des pollinisateurs présents dans un paysage. La modélisation de la capacité du SE de pollinisation est souvent faite à partir de la caractérisation des habitats semi-naturels et de leur potentielle disponibilité en ressources d'alimentation et/ou de nidification (par ex. Lonsdorf et al. (2009), Schulp et al. (2014)).

Les co-variables les plus fréquentes sont des caractéristiques du paysage et des pratiques humaines (souvent liées à la gestion agricole) ainsi que leurs impacts sur la pollinisation. En effet, les insectes pollinisateurs dépendent des ressources disponibles tant localement que dans le paysage, des caractéristiques du paysage qui ne sont pas directement reliées à la caractérisation des ressources peuvent influencer les communautés de pollinisateurs. Il peut s'agir de la proportion de sol artificialisé (*i.e.* recouvert par des constructions humaines : habitations, infrastructures routières et ferroviaires, et tous types de bâtiments) qui vont limiter voire supprimer la disponibilité de ressources. De même, de grandes surfaces de cultures anémophiles telles que le blé ou l'orge, qui ne possèdent pas de ressources alimentaires pour les pollinisateurs, représentent un élément limitant de la disponibilité en ressources. La configuration spatiale du paysage peut affecter le SE de pollinisation. Par exemple si les habitats semi-naturels d'un paysage sont concentrés sur une parcelle, les insectes pollinisateurs ne rayonneront qu'autour de cette parcelle alors que si la même surface d'habitats semi-naturels est dispersée dans ce même paysage, les insectes se répartiront partout dans le paysage grâce à une répartition plus homogène des ressources. Les actions de gestion humaine portent essentiellement sur la gestion agricole. Il va s'agir du type d'agriculture (conventionnelle, raisonnée ou biologique), dont les pratiques associées vont plus ou moins (dé)favoriser les pollinisateurs telles que l'application de pesticides qui peuvent menacer la santé des pollinisateurs ou la conservation de bandes fleuries qui peuvent servir d'habitat aux pollinisateurs. Ces actions de gestion incluent la présence de pollinisateurs gérés (présence de ruches) qui vont participer au flux du SE de pollinisation et potentiellement limiter la disponibilité en ressources pour les pollinisateurs sauvages *via* une compétition pour les ressources alimentaires.

## 2.4. Conclusions

Cette synthèse bibliographique a permis de replacer les différentes définitions dans le cadre conceptuel des services écosystémiques adopté pour la thèse en faisant la distinction entre la capacité d'un écosystème à fournir le service de pollinisation et le flux de service délivré à la société (**Figure 2.2**). Également, elle a permis de fournir des recommandations sur le choix de la définition, des indicateurs correspondant ainsi que leurs méthodes d'estimation en fonction du contexte de l'étude, de ses contraintes et des ressources – humaines, financières, de temps, de connaissances et compétences – mobilisables, et de l'équipement disponible. Le choix de la définition détermine si l'étude se centre sur les insectes pollinisateurs (étude de la capacité à fournir le SE de pollinisation) ou sur les plantes (étude du flux du SE de pollinisation). Le choix des indicateurs et des méthodes est à ajuster au cas par cas.

Dans le contexte de cette thèse qui vise à développer des méthodes d'estimation de SE rapides et faciles à mettre en œuvre, nous préconisons de se placer dans le cadre de la définition *présence d'insectes pollinisateurs*. En effet, selon cette définition, le SE de pollinisation peut être estimé par des indicateurs directs : l'abondance et la diversité des pollinisateurs présents sur la parcelle d'étude, quantifiables lors d'une unique visite sur le terrain. Toutefois ces méthodes nécessitent des conditions météorologiques favorables à l'activité des pollinisateurs ainsi que de travailler au moment de la floraison des plantes cibles étudiées. Des indicateurs indirects existent également et caractérisent la quantité et la qualité des ressources d'alimentation et de nidification disponibles pour les pollinisateurs sur la parcelle et dans le paysage environnant à différentes distances correspondant aux gammes de vol de divers groupes de pollinisateurs (**Figure 2.2**). Ainsi, le protocole élaboré se place dans le contexte de la définition *présence d'insectes pollinisateurs*, et comporte deux volets : un premier portant sur l'estimation des indicateurs directs donc sur la caractérisation des communautés de pollinisateurs, et un second volet visant l'estimation des indicateurs indirects. La présentation du protocole et la comparaison de ces deux volets fait l'objet de la seconde partie de ce chapitre.



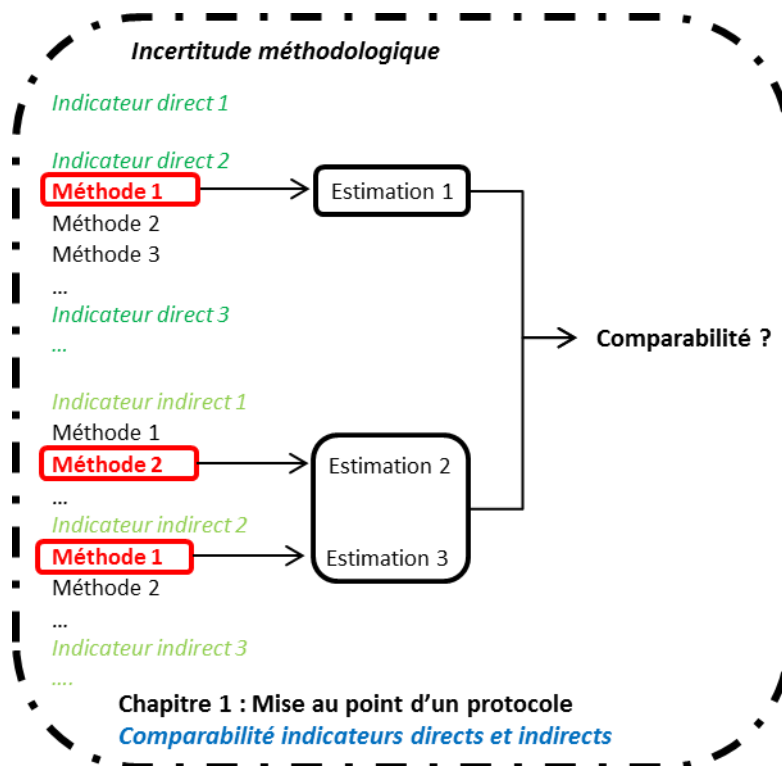
**Figure 2.2 :** Illustration de trois des définitions du service de pollinisation : la présence de pollinisateurs, le succès de la reproduction et la récolte pour la consommation humaine, qui sont replacés dans le paysage ainsi que dans la distinction conceptuelle entre capacité à fournir un SE et son flux réel. Etant donné la décision de concentrer le protocole sur la présence de pollinisateurs, les indicateurs directs et indirects à différentes échelles de cette définition sont représentés sur ce schéma.

## 2.5. Références

- Greenleaf, S.S., Williams, N.M., Winfree, R., Kremen, C., 2007. Bee foraging ranges and their relationship to body size. *Oecologia* 153, 589–596. <https://doi.org/10.1007/s00442-007-0752-9>
- Kremen, C., Williams, N.M., Aizen, M.A., Gemmill-Herren, B., LeBuhn, G., Minckley, R., Packer, L., Potts, S.G., Roulston, T., 'ai, Steffan-Dewenter, I., Vázquez, D.P., Winfree, R., Adams, L., Crone, E.E., Greenleaf, S.S., Keitt, T.H., Klein, A.-M., Regetz, J., Ricketts, T.H., 2007. Pollination and other ecosystem services produced by mobile organisms: a conceptual framework for the effects of land-use change. *Ecol. Lett.* 10, 299–314. <https://doi.org/10.1111/j.1461-0248.2007.01018.x>
- Lonsdorf, E., Kremen, C., Ricketts, T., Winfree, R., Williams, N., Greenleaf, S., 2009. Modelling pollination services across agricultural landscapes. *Ann. Bot.* 103, 1589–1600. <https://doi.org/10.1093/aob/mcp069>
- Luck, G.W., Harrington, R., Harrison, P.A., Kremen, C., Berry, P.M., Bugter, R., Dawson, T.P., de Bello, F., Díaz, S., Feld, C.K., Haslett, J.R., Hering, D., Kontogianni, A., Lavorel, S., Rounsevell, M., Samways, M.J., Sandin, L., Settele, J., Sykes, M.T., van den Hove, S., Vandewalle, M., Zobel, M., 2009. Quantifying the Contribution of Organisms to the Provision of Ecosystem Services. *BioScience* 59, 223–235. <https://doi.org/10.1525/bio.2009.59.3.7>
- Orford, K.A., Vaughan, I.P., Memmott, J., 2015. The forgotten flies: the importance of non-syrphid Diptera as pollinators. *Proc. R. Soc. B Biol. Sci.* 282. <https://doi.org/10.1098/rspb.2014.2934>
- Palomo, I., Felipe-Lucia, M.R., Bennett, E.M., Martín-López, B., Pascual, U., 2016. Chapter Six - Disentangling the Pathways and Effects of Ecosystem Service Co-Production, in: Woodward, G., Bohan, D.A. (Eds.), *Advances in Ecological Research, Ecosystem Services: From Biodiversity to Society, Part 2.* Academic Press, pp. 245–283. <https://doi.org/10.1016/bs.aecr.2015.09.003>
- Rader, R., Bartomeus, I., Garibaldi, L.A., Garratt, M.P.D., Howlett, B.G., Winfree, R., Cunningham, S.A., Mayfield, M.M., Arthur, A.D., Andersson, G.K.S., Bommarco, R., Brittain, C., Carvalheiro, L.G., Chacoff, N.P., Entling, M.H., Foully, B., Freitas, B.M., Gemmill-Herren, B., Ghazoul, J., Griffin, S.R., Gross, C.L., Herbertsson, L., Herzog, F., Hipólito, J., Jaggar, S., Jauker, F., Klein, A.-M., Kleijn, D., Krishnan, S., Lemos, C.Q., Lindström, S.A.M., Mandelik, Y., Monteiro, V.M., Nelson, W., Nilsson, L., Pattermore, D.E., de O. Pereira, N., Pisanty, G., Potts, S.G., Reemer, M., Rundlöf, M., Sheffield, C.S., Scheper, J., Schüepp, C., Smith, H.G., Stanley, D.A., Stout, J.C., Szentgyörgyi, H., Taki, H., Vergara, C.H., Viana, B.F., Woyciechowski, M., 2016. Non-bee insects are important contributors to global crop pollination. *Proc. Natl. Acad. Sci. U. S. A.* 113, 146–151. <https://doi.org/10.1073/pnas.1517092112>
- Regan, H.M., Colyvan, M., Burgman, M.A., 2002. A Taxonomy and Treatment of Uncertainty for Ecology and Conservation Biology. *Ecol. Appl.* 12, 618–628. [https://doi.org/10.1890/1051-0761\(2002\)012\[0618:ATATOU\]2.0.CO;2](https://doi.org/10.1890/1051-0761(2002)012[0618:ATATOU]2.0.CO;2)
- Schulp, C.J.E., Lautenbach, S., Verburg, P.H., 2014. Quantifying and mapping ecosystem services: Demand and supply of pollination in the European Union. *Ecol. Indic.* 36, 131–141. <https://doi.org/10.1016/j.ecolind.2013.07.014>
- Zurbuchen, A., Landert, L., Klaiber, J., Müller, A., Hein, S., Dorn, S., 2010. Maximum foraging ranges in solitary bees: only few individuals have the capability to cover long foraging distances. *Biol. Conserv.* 143, 669–676. <https://doi.org/10.1016/j.biocon.2009.12.003>



# 3. Chapitre 1B





### 3. Chapitre 1B : Est-ce que l'estimation par des indicateurs indirects peut se substituer à l'estimation par des indicateurs directs ? - Cas du service de pollinisation en vergers et en prairies

#### 3.1. Introduction

Comme vu dans la première partie de ce chapitre, le service écosystémique (SE) de pollinisation peut être défini de quatre manières différentes. Dans le cadre du développement d'une méthode facile et rapide à mettre en œuvre, nous avons choisi de définir le service de pollinisation par la **présence de pollinisateurs**, *i.e.* la capacité potentielle de l'écosystème à fournir un service de pollinisation. Cette définition a l'avantage de permettre une estimation à partir d'indicateurs directs – la caractérisation des (insectes) pollinisateurs effectivement présents sur les parcelles d'étude (composition de la communauté, diversité, abondance, etc.) – et d'indicateurs indirects – les ressources attractives pour les pollinisateurs pouvant expliquer leur présence ou permettre de supposer leur présence éventuelle. En effet, les insectes pollinisateurs dépendent de ressources d'alimentation et de nidification afin de survivre et accomplir leur cycle de vie. Les indicateurs caractérisant ces ressources servent de support à la modélisation de la capacité d'un écosystème à fournir un SE de pollinisation (voir par exemple Lonsdorf et al. (2009)). L'estimation des indicateurs directs de la présence de pollinisateurs implique des méthodes de terrain contraignantes tant par les éventuelles connaissances naturalistes nécessaires que par les contraintes météorologiques inhérentes à l'observation des insectes (Vaissière et al., 2011) et les contraintes saisonnières – l'observation des pollinisateurs se faisant au moment de la floraison des plantes présentes sur les parcelles d'étude. L'estimation des indicateurs indirects liés aux ressources peut être plus aisée car elle se base sur des méthodes de terrain s'affranchissant d'une partie des contraintes météorologiques, ou des méthodes de cartographie ne nécessitant aucun travail de terrain. Le service de pollinisation est fourni essentiellement par des « agents mobiles » (Kremen et al., 2007). En effet, la plupart des insectes pollinisateurs sont capables de se déplacer dans le paysage, ce qui leur permet d'exploiter des ressources tant situées localement qu'à une distance dépendante de leur capacité de vol. Une dimension spatiale s'ajoute donc au SE de pollinisation avec la prise en considération des ressources disponibles localement (sur les parcelles d'étude et leurs alentours immédiats) mais aussi présentes dans le paysage à des échelles dépendantes des gammes de vol des pollinisateurs. Dans l'objectif du développement d'une méthode facile et rapide à mettre en œuvre, il est pertinent de tester si un protocole estimant uniquement les ressources disponibles pour les pollinisateurs suffit à estimer leur présence de manière fiable.

Cette section s'articule donc autour de deux objectifs visant à répondre à la question : ***Est-ce que l'estimation par des indicateurs indirects peut se substituer à l'estimation par des indicateurs directs ?***

Il s'agissait de:

- 1) Déterminer les variables environnementales ayant une influence sur les insectes pollinisateurs à l'échelle de la parcelle et dans le paysage.
- 2) Déterminer les combinaisons de variables permettant d'expliquer au mieux la présence des insectes pollinisateurs afin de, si possible, construire un protocole simplifié d'estimation du SE pollinisation.



Nous supposons qu'à l'échelle de la parcelle, les ressources florales et les ressources de nidification ont un effet positif sur la diversité et l'abondance des insectes pollinisateurs, ainsi que la présence de haies sur les contours immédiats de la parcelle. A l'échelle de la parcelle, nous supposons que les habitats semi-naturels ont un effet positif – *i.e.* les prairies, les forêts et les lisières forestières – alors que l'anthropisation des terres a un effet négatif – *i.e.* la distance aux habitats semi-naturels les plus proches et la proportion de couverts de sol anthropisé. Nous supposons que des différences d'effets pour les différents groupes d'insectes sont possibles.

Pour répondre à notre question, nous avons choisi de travailler sur des parcelles nécessitant une pollinisation animale afin d'être « utile » à l'Homme. Nous avons donc principalement travaillé en **vergers fruitiers** dont les cultures entomophiles dépendent de la pollinisation animale (Klein et al., 2007) pour assurer la production de fruits destinés à la consommation humaine. Les résultats du travail mené en verger sont détaillés dans l'article au cœur de cette partie du manuscrit de thèse. Ils ne seront donc que brièvement rappelés ici. D'autre part, nous avons mené une étude exploratoire de la même approche en **prairie**. Les prairies de fauche ou de pâturage fournissent du fourrage pour les bêtes d'élevage. Ces résultats sont présentés en détails, et sont suivis par une comparaison des résultats des deux types d'écosystème. Cette section se termine par une discussion de l'estimation du service de pollinisation par des indicateurs indirects, sur les limites du protocole et avec une comparaison avec le protocole d'estimation du SE de la pollinisation développé par la boîte à outils TESSA (Peh et al., 2017).

## 3.2. Matériel et méthodes

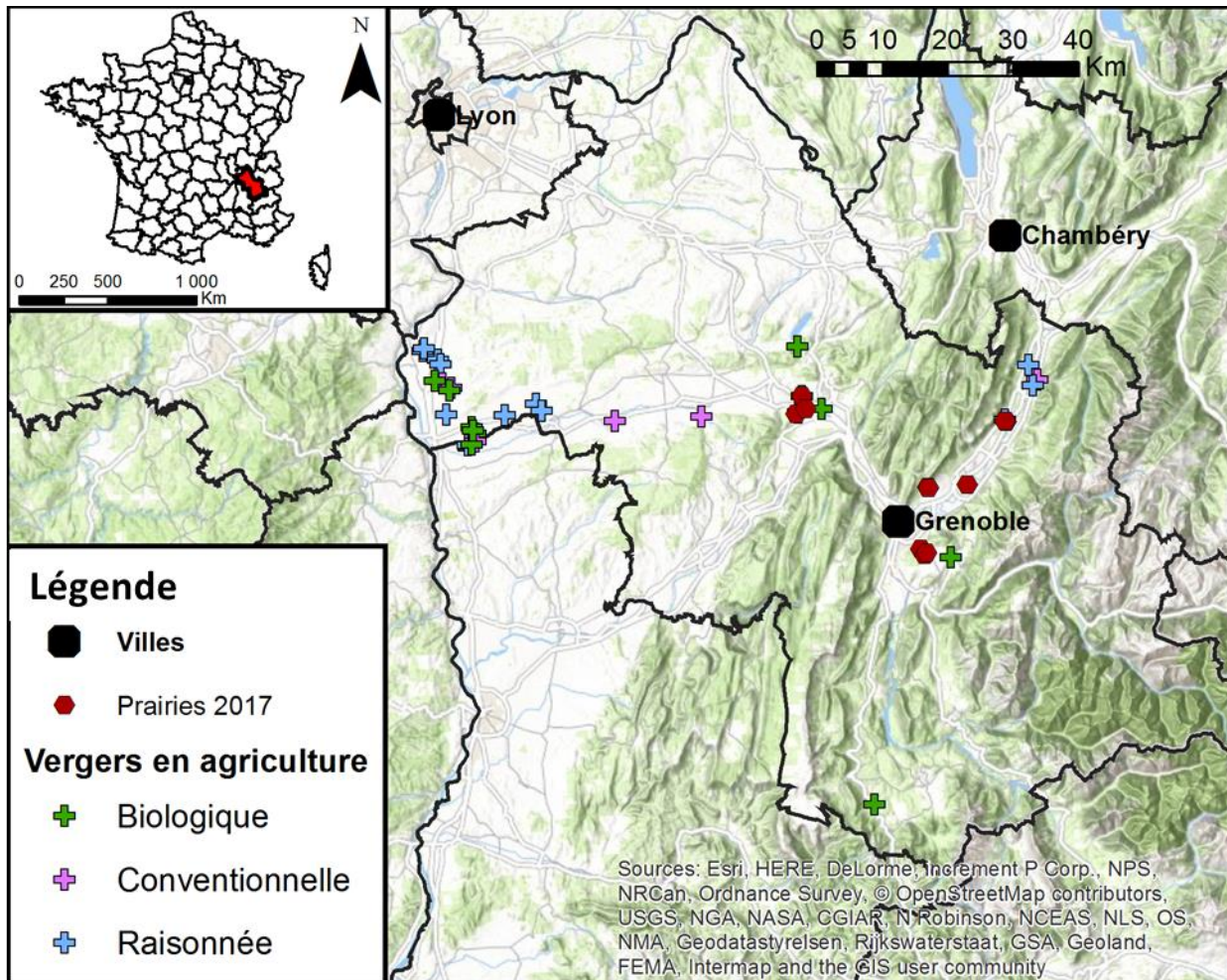
### 3.2.1. Sites d'étude

Nous avons travaillé dans le département de l'Isère (38) marqué par les reliefs de trois massifs montagneux – Belledonne, la Chartreuse et le Vercors. Ses vallées alluviales sont dues à la confluence de trois rivières : l'Isère, le Drac et la Romanche (Vannier et al., 2016). Ces paysages contrastés permettent le développement d'activités agricoles aussi diverses que l'élevage, la culture de céréales, la production horticole et l'arboriculture, avec principalement des vergers de noyers, mais aussi des vergers d'arbres fruitiers à noyaux et à pépins. Le climat est tempéré avec des étés chauds. La température moyenne annuelle de la station de Grenoble est de 11,2°C. Les précipitations tombent tout au long de l'année pour un total annuel de 900 mm à Grenoble (Météo France).

Au printemps 2017, nous avons travaillé sur 11 parcelles de prairie de fauche ou de pâturage. Elles étaient localisées dans la Trame Verte et Bleue de la métropole grenobloise ou appartenaient à des agriculteurs ; une parcelle était située dans l'Espace Naturel Sensible du bois de la Batie. Durant le printemps 2018, nous avons travaillé sur 31 parcelles de vergers localisées majoritairement à l'ouest de l'Isère, dans la vallée du Rhône (**Figure 3.1**). Il s'agissait majoritairement de vergers de pommiers, avec quelques parcelles d'autres arbres fruitiers (cerisiers, poiriers, multi-variétés, etc.). Douze de ces parcelles étaient en agriculture biologique, 13 en agriculture raisonnée et 6 en agriculture conventionnelle. Toutes ces parcelles étaient localisées dans des paysages contrastés afin d'analyser les effets de différentes utilisations des sols selon différentes proportions sur les pollinisateurs (**Tableau 3.1**).

**Tableau 3.1 :** Composition du paysage dans un rayon de 500 m et de 3 km pour les 11 parcelles de prairie et les 31 parcelles de verger.

Couverture des sols	Proportion dans un rayon de 500m moyenne (min-max)		Proportion dans un rayon de 3 km moyenne (min-max)	
	Prairies	Vergers	Prairies	Vergers
Cultures (d'été et d'hiver)	11,0 (0-49,6)	38,4 (4,3-92,2)	11,2 (1,5-28,2)	37,9 (3,3-73,1)
Forêt	35,8 (4,8-68,9)	16,5 (0-47,2)	32,7 (20,4-45,6)	21,3 (5,5-50,6)
Prairie	35,4 (2,7-58,4)	19,5 (0,8-63,3)	27,0 (14,1-39,1)	17,7 (4,8-42,4)
Surface artificialisée	15,75 (1,8-33,5)	14,4 (0,8-45,6)	27,4 (14,1-39,1)	16,9 (2,7-35,8)
Verger	0,7 (0-4,9)	10,7 (0-45,5)	0,5 (0-2,65)	4,6 (0-13,3)
Vigne	0,02 (0-0,2)	0,5 (0-4,6)	0,04 (0-0,2)	0,6 (0-2,6)



**Figure 3.1 :** Localisation des parcelles de prairie et de verger dans le département de l'Isère (38).

### 3.2.2. Indicateurs directs : les communautés d'insectes pollinisateurs

Nous avons choisi d'estimer l'abondance et la richesse d'insectes pollinisateurs à partir d'observations focales, qui ne nécessitent pas d'équipement spécifique (ni filet ni piège), ne demandent que le temps passé sur le terrain et excluent de tuer les insectes observés.

Les observations ont été faites entre 10h et 17h, dans les conditions météorologiques optimales, *i.e.* des jours ensoleillés et sans vent, avec des températures supérieures à 15°C et sur de la végétation sèche (Vaissière et al., 2011). Les observations focales représentaient un total d'une heure d'observation par parcelle. Les insectes observés étaient catégorisés en huit groupes (ainsi que présentés dans l'Article 2 (section 3.3) de cette thèse).

En verger, les observations focales représentaient 2 h d'observation par parcelles

### 3.2.3. Indicateurs indirects : Ressources alimentaires et de nidification

#### 3.2.3.1. A l'échelle de la parcelle

Les ressources de nidification et les ressources florales étaient caractérisées de la même manière que sur les parcelles de verger (Article 2 (section 3.3)).

#### 3.2.3.2. A l'échelle du paysage

Les ressources à l'échelle du paysage étaient caractérisées de la même manière que pour les parcelles de verger (Article 2 (section 3.3)).

### 3.2.4. Analyses

Toutes les analyses statistiques ont été réalisées avec le logiciel libre R (<https://www.r-project.org/>) avec les packages MuMIn (Bartoń, 2018) et hier.part (Walsh and Nally, 2013). La validité des modèles linéaires a été vérifiée par la normalité de la distribution des résidus, l'homoscédasticité de leur variance et leur indépendance.

#### 3.2.4.1. Variables réponses

Les variables réponses considérées étaient : l'abondance par quadrat (ou par arbre) avec et sans l'abeille domestique, la richesse par quadrat (ou par arbre) avec et sans l'abeille domestique (**Tableau 3.2**). Ces variables incluaient tous les insectes observés. Il s'agissait donc de « pollinisateurs » dans un sens large car incluant les « autres insectes », qui sont susceptibles de participer marginalement à la pollinisation en transportant accidentellement du pollen d'une fleur à l'autre. Nous nous sommes également concentrés sur les groupes de pollinisateurs dans un sens plus strict. Les résultats pour le groupe d'« autres insectes » ne sont donc pas présentés. L'abondance avec l'abeille domestique, les abondances d'hyménoptères sauvages et de syrphes ont été transformées avec une fonction logarithme afin de remplir l'hypothèse d'une distribution normale. Les variables explicatives étaient les variables environnementales caractérisant les ressources d'alimentation et de nidification à l'échelle de la parcelle, et des deux échelles paysagères étudiées.

**Tableau 3.2 :** Description des variables réponses, qui sont les indicateurs directs d'estimation du SE de pollinisation.

Variable réponse	Définition
Abondance avec l'abeille domestique	Nombre moyen « d'agents pollinisateurs » par arbre/quadrat d'observation avec l'abeille domestique. Inclut les « autres insectes ».
Abondance sans l'abeille domestique	Nombre moyen « d'agents pollinisateurs » par arbre/quadrat d'observation sans l'abeille domestique. Inclut les « autres insectes ».
Richesse avec l'abeille domestique	Nombre moyen de groupes « d'agents pollinisateurs » par arbre/quadrat d'observation avec l'abeille domestique. Inclut les « autres insectes ».
Richesse sans l'abeille domestique	Nombre moyen de groupes « d'agents pollinisateurs » par arbre/quadrat d'observation sans l'abeille domestique. Inclut les « autres insectes ».
Abondance d'abeilles domestiques	Nombre d'abeilles domestiques par parcelle.
Abondance d'hyménoptères sauvages	Nombre d'hyménoptères sauvages par parcelle. Ce groupe inclut les bourdons, les abeilles sauvages mais aussi les guêpes, trop peu nombreuses que pour être étudiés seuls.
Abondance de diptères/de syrphes/de diptères autres que les syrphes	Nombre de diptères (syrphes et autres diptères)/syrphes/diptères autres que les syrphes par parcelle.
Abondance de papillons	Nombre de papillons par parcelle.

#### 3.2.4.2. Analyses

La première étape a été le calcul de corrélations de Spearman entre les variables réponses et les variables explicatives afin de sélectionner les variables environnementales significativement corrélées avec au moins une des variables réponses.

Ces variables étaient sélectionnées afin de construire des modèles linéaires (ML) simples entre chaque variable réponse et les variables explicatives qui lui étaient corrélées. Cette seconde étape permettait de déterminer quelles variables environnementales avaient un impact significatif sur les insectes pollinisateurs. Les variables environnementales dont le ML simple était significatif étaient sélectionnées pour la troisième étape.

Afin de déterminer la combinaison de variables environnementales expliquant la plus grande part de la variabilité observée pour chacune des variables réponses, des modèles linéaires multiples ont été construits pour chaque variable réponse avec les variables environnementales précédemment sélectionnées. Pour chaque variable réponse, les meilleurs modèles avec moins de 2 unités du critère d'information d'Akaike (AIC) de différence étaient sélectionnées avec la fonction *dredge* du package MuMIn (Bartoń, 2018). La sélection du(des) meilleur(s) modèle(s) parmi les modèles équivalents était un compromis entre la parcimonie du modèle et la variance expliquée par le modèle. Les modèles avec des variables non-significatives étaient ignorés. Les autres modèles équivalents (*i.e.* avec des variables non significatives et/ou moins parcimonieux) sont présentés dans l'**Annexe 3.1**. Pour déterminer la participation relative de l'échelle de la parcelle et de l'échelle du paysage, une partition hiérarchique de la variance a été faite (comme dans Exeler et al. (2009)) avec le package hier.part (Walsh and Nally, 2013).

### **3.3. Article 2 : Bartholomé, O., Aullo, A., Becquet, J., Vannier, C., Lavorel, S. *En prép.* Pollinator presence in orchards depends on landscape-scale habitats more than in-field flower resources**



# Article 2

---



# Pollinator presence in orchards depends on landscape-scale habitats more than in-field flower resources

Bartholomée Océane<sup>a,\*</sup>, Aullo Amandine<sup>a</sup>, Becquet Juliette<sup>a</sup>, Vannier Clémence<sup>b</sup>, and Lavorel Sandra<sup>a</sup>

<sup>a</sup>Laboratoire d'Ecologie Alpine, LECA, UMR UGA-USMB-CNRS 5553, Université Grenoble Alpes, CS 40700, 38058 Grenoble cedex 9, France

<sup>b</sup>Department of Geography, College of Science, University of Canterbury - Te Whare Wananga O Waitaha, Christchurch, New Zealand

\*Corresponding author at: *e-mail address*: oceane.bartholomee@univ-grenoble-alpes.fr

## Abstract

Pollination is a critical ecosystem service given its essential role in sustaining food production, while pollinating insects are declining worldwide. However estimating the pollination service is complicated by the lack of consensus on indicators. Here, we focused on indicators of pollination capacity of orchards from pollinator presence. Pollination capacity can be estimated through direct indicators characterizing pollinator communities. Pollinators need feeding and nesting resources, so their presence can be estimated through indirect indicators characterising these resources. As pollinators under temperate climate are mainly flying insects, their resources are determined by their flying range. Indicators can thus be estimated at the plot and landscape scale. Here, we aimed to identify the subset of resource indicators accounting of insect presence to target the most relevant environmental variables for managing pollinator presence. We tested a two-part protocol: the first part measured direct indicators of pollinator abundance and richness; the second part quantified indirect indicators of landscape and plot feeding and nesting resources. These indicators were quantified in 31 orchards of the Grenoble region (France). We selected indicators significantly correlated with insect presence using simple linear models between resource indicators and measures of insect taxonomic richness and abundance. Multiple linear regressions including resource indicators at both plot and landscape scales showed that landscape composition and presence of beehives explained between 19 and 63 % of the observed variance of pollinator community indicators. Total pollinator abundance was explained (63% variance) by distance to the closest grassland patch and the abundance of beehives. Pollinator richness was explained by grassland cover within a 3 km radius (25% variance). Location of beehives and isolation from the closest grassland patch explained 45 % of the observed variance of domestic honeybee abundance. Wild hymenopteran abundance was explained by a combination of grassland cover within 3 km and forest cover at 500 m (26 % variance). Dipteran abundance was explained by the location of beehives (25 % variance). This study highlights the essential role of landscape-scale resources for pollinators which appeared to supersede in-field flower resources for pollinator communities. Thus, in order to favour pollinators, management should focus mainly on the landscape scale, necessitating cooperation between farmers. However, as indirect indicators explained less than half of the observed variance for most community variables, inferring pollinator community characteristics from environmental



variables does not yet seem possible. Further work could explore potential influences of orchard management practices.

**Keywords:** ecosystem service, pollination, orchard, landscape scale, indicators.

## 1. Introduction

Ecosystem services (ES) are the benefits supplied to human well-being by ecosystems at a global scale (MEA, 2005). Among ES, regulating services moderate the environment in favour of humans. They include buffering climate warming, protection from natural hazards and ensuring plant reproduction with the pollination service ('pollination' henceforth). Pollination plays a key role for biodiversity conservation with 87.5 % of flowering plants species being pollinated by animals (Ollerton et al., 2011). Pollination is essential for human food production: with numerous major crops depending on animal pollination (Klein et al., 2007), it supported up to 5 to 8 % of global crop production in 2015 (IPBES 2016). Pollination contributes to human nutrition as pollinator-dependent crops contain micro-nutrients essential for human health (Chaplin-Kramer et al., 2014). Besides, pollination has non-material values, as it is involved in spiritual traditions, is a source of artistic inspiration and supports aesthetic value by promoting floral diversity (IPBES, 2016).

Pollination as an actor of human food production has numerous definitions (Bartholomé, 2018; Liss et al., 2013) that can be separated between the flow and capacity facets of ES (Villamagna et al., 2013). The presence of pollinating animals, *e.g.* pollinating insects, determines ecosystem pollination capacity. The final pollination flow results from the combination between this capacity and human demand. Pollination capacity is considered as an indicator of the pollination ES in most models (*e.g.* Schulp et al. 2014, InVEST - Davis et al., 2017). It can be estimated using direct indicators based on insect observations or insect captures within target crops or ecosystems (Bartholomé, 2018): pollinating insect abundance (Saunders et al., 2013; Winfree and Kremen, 2009), richness (Lowenstein et al., 2015; Russo et al., 2015), diversity indices (Berecha et al., 2015; Kimoto et al., 2012) or pollinator community composition (Lowenstein et al., 2015; Potts et al., 2006). Pollination capacity can also be estimated through indirect indicators, usually environmental variables influencing pollinating insects feeding and nesting functions. Because pollinating insects are mobile organisms able to move through landscapes, these indicators are considered both at local and landscape scales (Kremen et al., 2007).

At the local, *i.e.* plot, scale, indirect indicators for pollinator feeding resources characterise quantity and quality of flower resources. Flower resources can be in-field, with flower diversity positively related to pollinating insect diversity and/or abundance in grasslands, orchards, gardens and cereal fields (Hegland and Boeke, 2006; Holzschuh et al., 2007; Pellissier et al., 2013). Flower resources in the immediate surroundings of target crops are also considered as indirect indicators for estimating pollination, with more abundant and diverse pollinators found in fields adjacent to flower strips (Carvalho et al., 2011; Feltham et al., 2015; Pywell et al., 2011). Locally available nesting resources are indirect indicators, as ground nesting bees have been observed nesting in field and orchard interior (Pisanty and Mandelik, 2015; Sardiñas et al., 2016). Abundance and richness of pollinating insects are linked to abundance of nesting substrates such as bare ground, dead wood, and soil burrows and cavities (Caudill et al., 2017; Potts et al., 2003, 2005; Rodríguez and Kouki, 2015).

At landscape scale, *i.e.* in the landscape around the studied plot, (semi-)natural habitats supporting feeding and nesting resources are mostly grassland, woodland and hedgerows (Holland et al., 2017). Proximity and proportion of favourable (semi-)natural habitats are attributes of landscape

composition favouring pollinator abundance and richness (Holzschuh et al., 2012; Morandin and Winston, 2005; Shackelford et al., 2013). Hedgerows are considered in terms of amount (Dainese et al., 2017), quality (Kremen and M'Gonigle, 2015), continuity and plant species diversity (Garratt et al., 2017). High grassland prevalence in landscapes favours wild pollinator abundance and diversity (Bennett and Isaacs, 2014; Lucas et al., 2017; Petersen and Nault, 2014; Sárospataki et al., 2016; Woodcock et al., 2013). Conversely grassland scarcity promotes dominance of pollinator communities by the domestic honeybee *Apis mellifera* (Bennett and Isaacs, 2014). Forest cover has been observed to favour diverse and abundant pollinator communities at both small (200 m) and large (3 km) landscape extents (Arthur et al., 2010; Gutiérrez-Chacón et al., 2018; Landaverde-González et al., 2017; Moroñ et al., 2014; Sárospataki et al., 2016; Somme et al., 2014). Forest edge length, which quantifies the interface between habitats, increases pollinator abundance (Gutiérrez-Chacón et al., 2018; Somme et al., 2014). Conversely land use intensification has negative impacts on pollinating insect communities. Their abundance and richness often decline with isolation, *i.e.* an increasing distance from (semi-)natural habitats (Blanche et al., 2006; Carvalheiro et al., 2010, 2012; Chacoff and Aizen, 2006; Ricketts et al., 2008). Land use intensification such as the increase of croplands area has been observed to be associated with lower pollinator abundance and richness (Connelly et al., 2015) as well as more particularly wild bee abundance and diversity (Benjamin et al., 2014; Landaverde-González et al., 2017)

Lastly, crop pollination involves managed pollinators with the introduction of beehives, mostly for the domestic honeybee *Apis mellifera*. Honeybees can interfere with other pollinators. Negative relationships have been observed between abundances of *Apis mellifera* and *Apis cerana* and between bumblebee abundance and honeybee distribution patterns (Taki et al., 2010; Xie et al., 2016). In particular, honeybees compete directly with native bees for floral resources (Cane and Tepedino, 2017). Indeed, managed pollinators can be in direct and in indirect competition with wild bees and alter plant-pollinator interaction networks (Geslin et al., 2017).

The consideration of landscape-scale indirect indicators requires defining relevant spatial extents. As various pollinator groups might respond differently to different scales, partly because of their differing flight ranges, landscape indicators are often studied across multiple extents (Bartholomé, 2018). For example small and large bees can respond differently to agricultural land cover at various scales (Benjamin et al., 2014); semi-natural habitats within radii from 250 to 2,500 m increased diversity of all wild bee guilds whereas aboveground nesting bees were only sensitive to smaller extents (< 100 m) (Pisanty and Mandelik, 2015).

Lastly, plot and landscape scale indirect indicators influencing pollinating insect communities interact, with plot effects often determined by landscape context. For example, landscape proportion of arable land enhances differences in bee diversity between organic and conventional farming (Holzschuh et al., 2007). Also, landscape context determines the efficiency of agri-environmental schemes (AES) such as sown flower strips, extensive grasslands or uncropped farmland habitats, with more positive effects in simpler landscapes (Herbertsson et al., 2018; Scheper et al., 2013).

Given such diversity of indirect indicators for pollinator communities and management impacts across scales this study addressed the following questions:

- (i) Which environmental variables at plot and landscape scales influence most pollinator richness and abundance?
- (ii) Which combination of plot and landscape indicators best accounts for pollinator richness and abundance, and what is the relative importance of plot and landscape scales?
- (iii) Which variable(s) should be managed to enhance pollinator communities?

We hypothesised: positive effects on pollinator richness and abundance of (1) in-field feeding and nesting resources such as flower and ground-nesting resources and (2) landscape-scale feeding and nesting habitats; (3) conversely negative effects of isolation from semi-natural areas and of intensively used land covers (*i.e.* cropland); (4) positive effects of presence of beehives on honeybee number and on average insect abundance (including the domestic honeybees), but a negative effect on wild insects.

We addressed these questions in a field study for temperate fruit trees with a strong dependence to insect pollination including apples, cherries and pears (Klein et al., 2007). For example, apple trees depend on pollinators for fruit quality characteristics such as shape, weight and firmness (Garratt et al., 2014).

## 2. Material and methods

### 2.1. Study location

The French department of Isère is located in the foothills of the Alps. Arable lands are located in fertile floodplains along three rivers – the Isère, the Drac and Romanche, while hilly piedmonts support grassland and crop mosaics (Vannier et al., 2016). Agriculture land represented 37 % of Isère in 2017 (Agreste, 2018). The climate is temperate with warm summers and year-round precipitations. Grenoble city has an average annual temperature of 11.2°C and over 900 mm annual rainfall (Météo France). This climate favours horticulture and orchards (mainly walnuts but also fruit trees), alongside cereal production (Lasseur et al., 2018).

Our study focused on 31 orchard plots across the region, with a majority in the Rhône valley in the western part of Isère (Figure 1). They were selected to represent contrasted landscapes (Table 1). Plot size ranged from 0.13 to 7.97 ha, given variation from family farming to large intensive farms for regional export. Twenty one orchards were apple, three pear, two cherries, one peach and four a multi-species mix (apple, pear, peach, apricot, plum, quince, persimmon, etc.). Twelve orchards were under organic farming, 13 under integrated management and six under conventional farming. However, the high variability amongst each agriculture type forbade studying its impacts on pollinator communities (agriculture type did not have significant effects in any of the pollinator community characteristics).

**Table 3:** Landscape composition around the studied orchard plots for buffer zones of 500 m and 3 km of radius.

Land use category	Cover (in %) in a 500 m radius average (min-max)	Cover (in %) in a 3 km radius average (min-max)
<b>Cropland (winter and summer crops)</b>	38.4 (4.3-92.2)	37.9 (3.3-73.1)
<b>Forest</b>	16.5 (0-47.2)	21.3 (5.5-50.6)
<b>Grassland</b>	19.5 (0.8-63.3)	17.7 (4.8-42.4)
<b>Built-up areas</b>	14.4 (0.8-45.6)	16.9 (2.7-35.8)
<b>Orchard</b>	10.7 (0-45.5)	4.6 (0-13.3)
<b>Vineyard</b>	0.5 (0-4.6)	0.6 (0-2.6)

## 2.2. Direct estimation of the pollination service: pollinator observations

Following the method selection for estimating pollination capacity by Bartholomé (2018), we estimated pollinator abundance and richness from focal observations. During April and early May 2018 we randomly located ten trees at their blossom peak in each orchard (Figure 2). Each tree was observed during 12 min, 3 min per cardinal point to avoid a possible influence of day time on insect presence. During each 3 min session, around a hundred open flowers were observed. We counted the number of insects visiting the focal flowers. If an insect visited more than one flower it was counted only once. This represented 2h of cumulated focal observation per orchard. Observations took place during tree blossom peak, sunny and non-windy days, between 10 am and 4 pm with temperatures above 15°C and on dry vegetation (Vaissière et al., 2011). Counted insects were classified into eight categories (inspired from Geslin et al. (2013)) domestic honeybees (*Apis mellifera*), bumblebees, wild bees, wasps, hoverflies, other dipteran, butterflies and other insects (such as coleopteran, ants, etc.).

## 2.3. Indirect estimation of the pollination service: nesting and feeding resources

### 2.3.1. Plot level

In-field feeding resources were quantified using a rapid estimation method of permanent grassland plant diversity (Orth and Balay, 2010). In twenty 50-by-50 cm quadrats randomly located in the orchard, we counted the numbers of floral entities (*i.e.* the extremity of a reproductive stem), flower colours and shapes (details in Tables A1 and A2, Appendix A) (Figure 2). For in-field nesting resources, percentage of bare ground was estimated visually in the same quadrats (Caudill et al., 2017; Rodríguez and Kouki, 2015). Within 2 m on either side of three 30-m transects we counted the number of earth mounds, natural cavities and burrows (Potts et al., 2003, 2005). Immediate plot surroundings were characterized for both nesting and feeding resources by calculating scores for the diversity and abundance of semi-natural elements: bare ground, open water and potential habitats (*i.e.* elements which could host pollinators such as old buildings/walls, unpaved ways, embankment, micro-relief), woody vegetation, herbaceous vegetation around and within the plot (Table A3, Appendix A) (Figure 2).

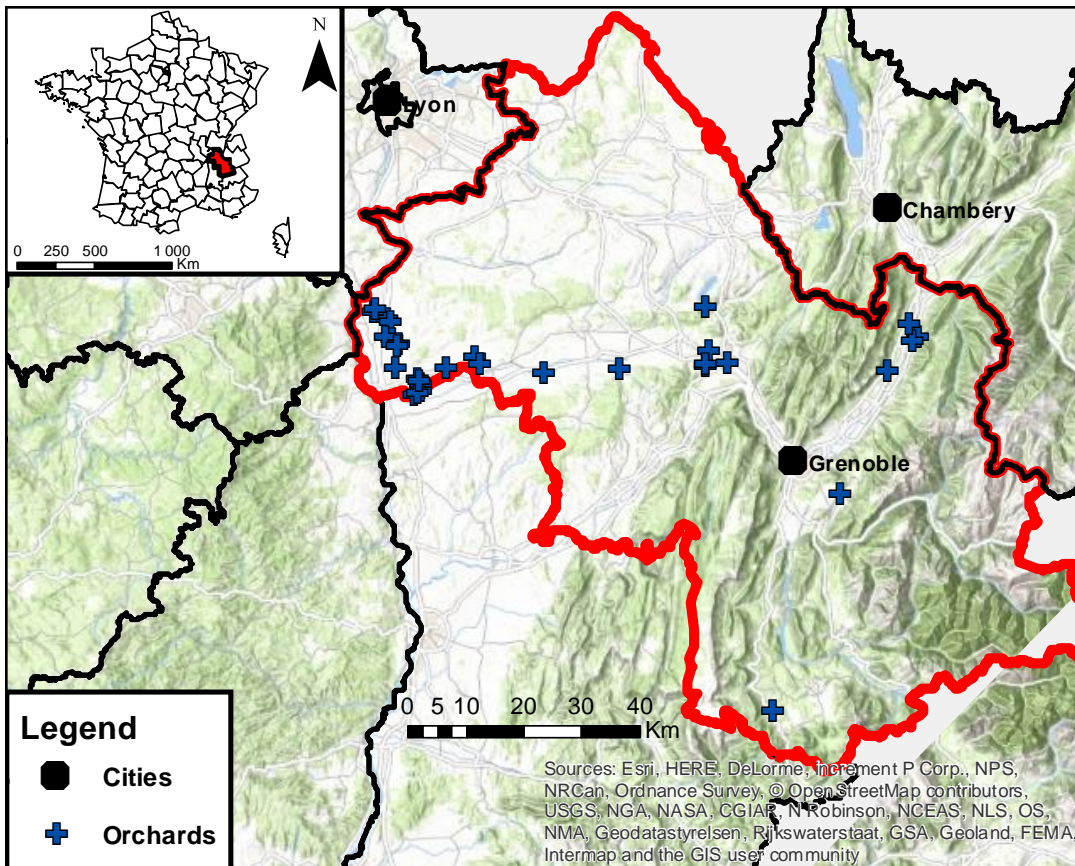


Figure 1 : Study plots location and orchard agriculture type.

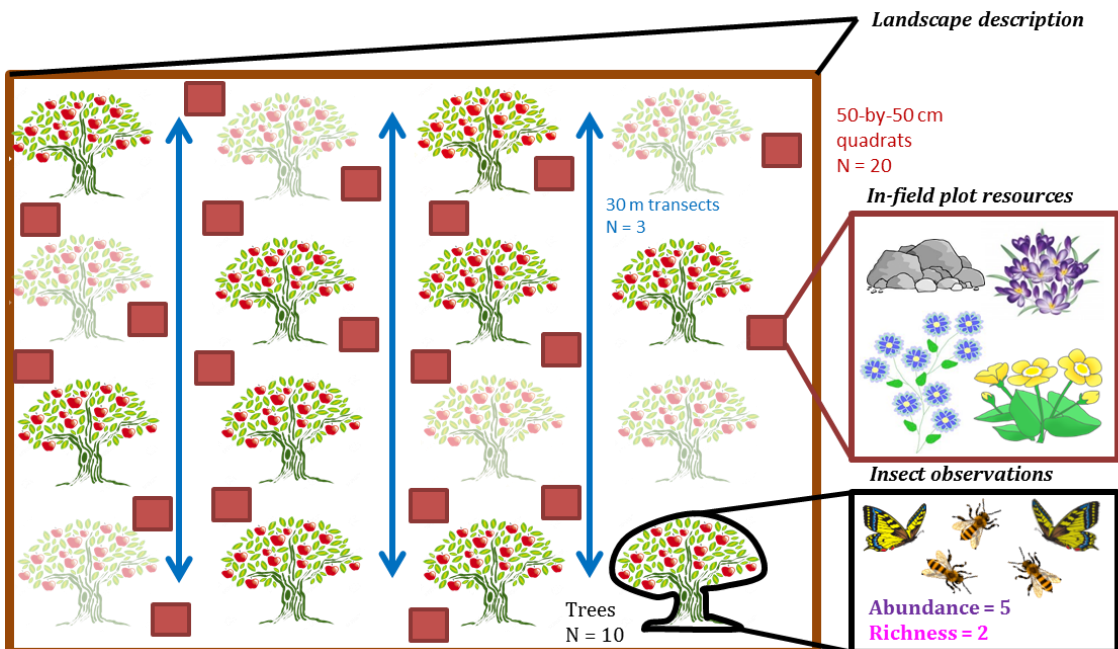


Figure 2: Plot-level field method for insect observations and report of in-field plot nesting and feeding resources. N is the number of replicates.

### 2.3.2. Management variables

Based on exchanges with farmers, we created two indices summarizing the presence of managed pollinators. A first three-level index described beehive abundance with: 0 for absence of beehive in the landscape, 1 for between 1 and 100 beehives and 2 more than 100 beehives. The second three-level index described beehive location: 0 for absence of beehive both in the studied plot and the landscape (*i.e.* 2 to 3 km around the studied plot), 1 for presence of beehives in the plot and potentially in the landscape, and 2 for beehives in the landscape but no directly within the orchard. These indices were considered as management variables.

### 2.3.3. Landscape level

When ecologically relevant spatial scales for effects of landscape composition and environmental variables are uncertain it is common practice to test varying extents (Holland et al., 2004). To estimate landscape feeding and nesting resources we conducted preliminary analyses with buffers of varying radii: 0.5, 1, 1.5, 2 and 3 km, which are most commonly considered in pollination studies (Bartholomé, 2018) 3 km has previously been considered as a relevant maximal extent (Carré et al., 2009; Mogren et al., 2016) as it spans the foraging ranges of most wild bees (Greenleaf et al., 2007; Zurbuchen et al., 2010), and is the radius with a prevalent influence on eusocial bees (Winfree et al., 2008). These preliminary analyses showed that radii with the strongest influence on pollinator richness and abundance were 500 m and 3 km. Subsequent analyses thus focused on these two scales. For both radii, landscape composition was described using the freely available Land Cover CES map (<https://www.theia-land.fr/fr/ces-occupation-sols>; Scientific Expertise Centres, ©CESBIO-Theia (Inglada et al., 2017)), based on Sentinel 2 and Landsat 8 satellite images. The downloaded land cover map has 10-m resolution and a nomenclature of 17 classes. We grouped the 17 available classes into 6 classes of interest: cropland, forest, grassland, built-up area (urban areas or impervious surfaces), orchard and vineyard (Table 1). Isolation of the studied plots was calculated as the distance to the closest patch of forest and grassland. Forest edge length and hedgerow areas within the different radii were calculated from the BD Vegetation (IGN-IFN) of 2017. All spatial analyses were performed using ArcGIS 10.3.1 (ESRI Inc, Redlands, CA, USA).

## 2.1. Statistical analyses

All statistical analyses were run using the free software R (<https://www.r-project.org/>) with the packages MuMIn (Bartoń, 2018) and hier.part (Walsh and Nally, 2013). The validity of all linear models was checked for normality of residual distribution, homoscedasticity of their variance and their independence.

### 2.1.1. Variable selection

A first set of five response variables considered all observed insects, where ‘pollinator’ was used in a broad sense, *i.e.* as “flower-visiting insects”, including other insects (such as ants) which are likely to marginally participate to flower pollination by transporting accidentally pollen from one flower to another. Response variables were for each orchard: pollinator abundance and richness per tree, both with and without the domestic honeybee, and total richness. We subsequently analysed the response of specific pollinator (in a narrower sense) groups, *i.e.* abundance per plot of honeybees, of wild hymenopteran including bumblebees and the 5 observed wasps, and of dipteran (Table 2). Results for the ‘other insect’ group are not presented as they are not pollinators in a narrower sense (Rostás et al., 2018).

To pre-select relevant environmental variables we first calculated Spearman correlations between each of the continuous explanatory variables and individual response variables. Kruskal-Wallis tests were run for categorical explanatory variables. Non-parametric tests were chosen for non-normally distributed variables and for categorical and capped variables. Explanatory variables with significant relationships with one or more response variables were retained for subsequent analyses.

**Table 4 :** Response variables considered as direct indicators of pollination supply capacity.

Response variable	Definition
<b>Overall variables</b>	
Abundance with the domestic honeybee	Mean number of flower-visiting insects per tree including the domestic honeybee. It includes the 'other insects'.
Abundance without the domestic honeybee	Mean number of flower-visiting insects per tree without the domestic honeybee. It includes the 'other insects'.
Richness with the domestic honeybee	Number of groups of 'flower-visiting insects per tree including the domestic honeybee. It includes the 'other insects'.
Richness without the domestic honeybee	Number of groups of flower-visiting insects per tree without the domestic honeybee. It includes the 'other insects'.
Total richness	Total number of groups of flower-visiting insects observed in the plot. It includes the 'other insects'.
<b>Group specific variables</b>	
Domestic honeybee abundance	Number of domestic honeybees per plot.
Wild hymenopteran abundance	Number of wild hymenopteran per plot. It includes bumblebees, wild bees but also wasps which were too few to be considered by themselves.
Dipteran abundance	Number of dipteran per plot. It includes hoverflies, bee flies and other dipteran; hoverfly number was too low to be considered alone.
Other insect abundance	Number of other insects per plot. It includes ants, beetles, etc. The results for this group are showed in the Appendix B.

### 2.1.2. Single variable effects - Which environmental variables at plot and landscape scales influence most pollinator richness and abundance?

Because we aimed to understand specific plot and landscape resources relevant to pollinator communities we chose to first identify single significant variables. We built simple linear models for each response variable with the previously selected explanatory variables. Non-normally distributed response variables (abundance without the domestic honeybee, abundances of domestic honeybee, wild hymenopteran and dipteran) were log-transformed.

### 2.1.3. Scale interaction - Which combination of plot and landscape indicators best accounts for pollinator richness and abundance, and what is the relative importance of plot and landscape scales?

For each response variable we built full multiple linear models with explanatory variables at both plot and landscape scales for which simple linear models had a coefficient of determination larger than 0.10 (*i.e.*  $R^2_{adj} \geq 0.10$ ). For each response variable equivalent best models with less than 2 units of difference in the Aikake criterion (AICc) were selected using the *dredge* function of the MuMIn package (Bartoń, 2018). The selection of the best model amongst statistically equivalent models was based on a compromise between model parsimony and variance explained by the full model. Models with non-significant variables were discarded.

To determine the relative importance of each variable and thus of each scale in the selected models, we used variance hierarchical partitioning analysis (Exeler et al., 2009) with the hier.part package (Walsh and Nally, 2013).

In order to disentangle potential correlations among both explanatory and response variables, we conducted a redundancy analysis (RDA) including the response variables identified as significantly correlated with at least one of the response variables. We completed this RDA with a variance partitioning to determine which set of explanatory variables (plot scale, management or landscape scale) participated more to the RDA. For these analyses we used the VEGAN package (Oksanen et al., 2018). The results are presented in Appendix C.

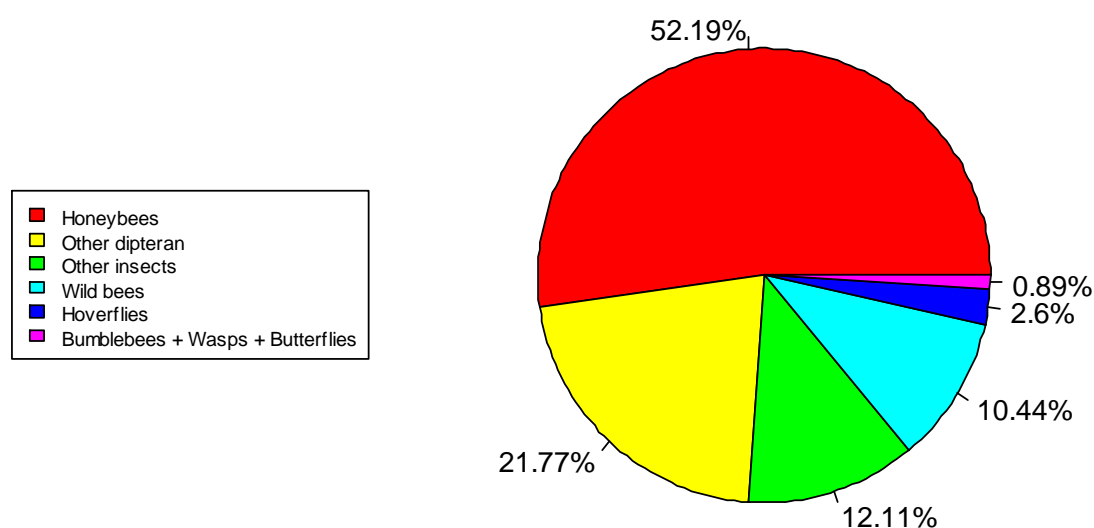
#### 2.1.4. Which variable(s) should be managed to enhance pollinator communities?

Given the operational ambition of ecosystem service assessments it is essential to distinguish drivers that can be managed (Spake et al., 2019). To determine which environmental variables may be managed in order to promote pollinator presence, we selected the more frequent significant variables that could be modified through management. To select variables to selectively promote abundance of specific pollinator groups, or mean richness and abundance we built new linear models for each response variable with these variables as explanatory variables.

### 3. Results

#### 3.1. Pollinator communities

We observed a total of 3583 insects for 62 hours of focal observation. The majority of them were honeybees which represented between 25 and 89 % of observed insects per orchard plot. Only one tenth was wild bees (Figure 3). The other more abundant pollinator groups were other dipteran and other insects with respectively more than 20 % and 10 % of the counted individuals. Insect groups of pollination interest such as hoverflies and bumblebees represented only a small minority of observed insects.



**Figure 3:** Pollinator community composition across the total 3583 observed insects. Due to their low number bumblebees (24 individuals), wasps (5 individuals) and butterflies (3 individuals) were pooled.



### 3.2. Plot-level resources

Few plot parameters affected pollinator presence significantly. In-field understory flower resources had only limited effects. Abundance including the domestic honeybee increased with both total number of flower shapes and flower Shannon diversity (Appendix D, Figure 4A). Abundance of wild hymenopteran increased marginally with average number of flower colours ( $R^2_{\text{adj}} = 0.09$ ,  $p = 0.05$ ). From the in-field nesting resources, only average number of earth mounds per transect decreased abundance without the domestic honeybee (Figure 4B). Abundance both with and without the domestic honeybee and dipteran abundance decreased with potential habitat score plot immediate surrounding (Figure 4, Appendix D).

We were unable to detect any significant effects on total richness among the tested variables.

### 3.3. Management variables

Effects of managed pollinators were strong. The index of beehive location had the greatest impact on various response variables. Presence of beehives in the landscape but not in the plot itself increased abundance and richness both with and without the domestic honeybee, but also abundances of honeybees and of dipteran. The index of beehive abundance significantly increased both abundance with the domestic honeybee and of honeybee abundance (Table 3, Appendices D and E). As said in the Material and Method section, we did not observe any effect of agriculture type on pollinator community characteristics, neither alone nor in interaction with landscape components

### 3.4. Landscape resources

A larger number of landscape scale variables influenced pollinating insects. Abundance including the domestic honeybee decreased exponentially with a longer distance to the closest grassland patch (Appendix D, Figure 4A). Grassland cover and hedgerow area at both 500 m and 3 km, forest edge length at 3 km and marginally forest cover at 3 km favoured pollinator abundance including the domestic honeybee. Conversely orchard and cropland covers at both distances had negative effects. Abundance without the domestic honeybee increased with grassland and hedgerow cover at both 500 m and 3 km (Appendix D, Figure 4B) and decreased with a longer distance to the closest grassland patch (exponential relation) and with orchard and cropland covers at 3 km. Richness both with or without the domestic honeybee increased with grassland cover at 3 km and 500 m, hedgerow area at 3 km and forest cover at 500 m (Figure 4C, Appendix D). They decreased with isolation from the closest grassland patch (exponential relation) and with orchard cover at 3 km.

Domestic honeybee abundance increased with grassland cover at 500 m and 3 km and forest edge length at 3 km and decreased with a longer distance to the closest grassland patch and crop cover at 3 km (Appendices D and E). Wild hymenopteran abundance increased with grassland cover and forest edge length at 3 km and forest cover at 500 m and decreased with orchard at 3 km and isolation from the closest grassland patch. Dipteran abundance increased with grassland cover at 500 m and 3 km and with hedgerow area at 3 km. It decreased with orchard cover at both distances and distance from the closest grassland patch.

Total group richness did not respond to any of the analysed landscape variables.

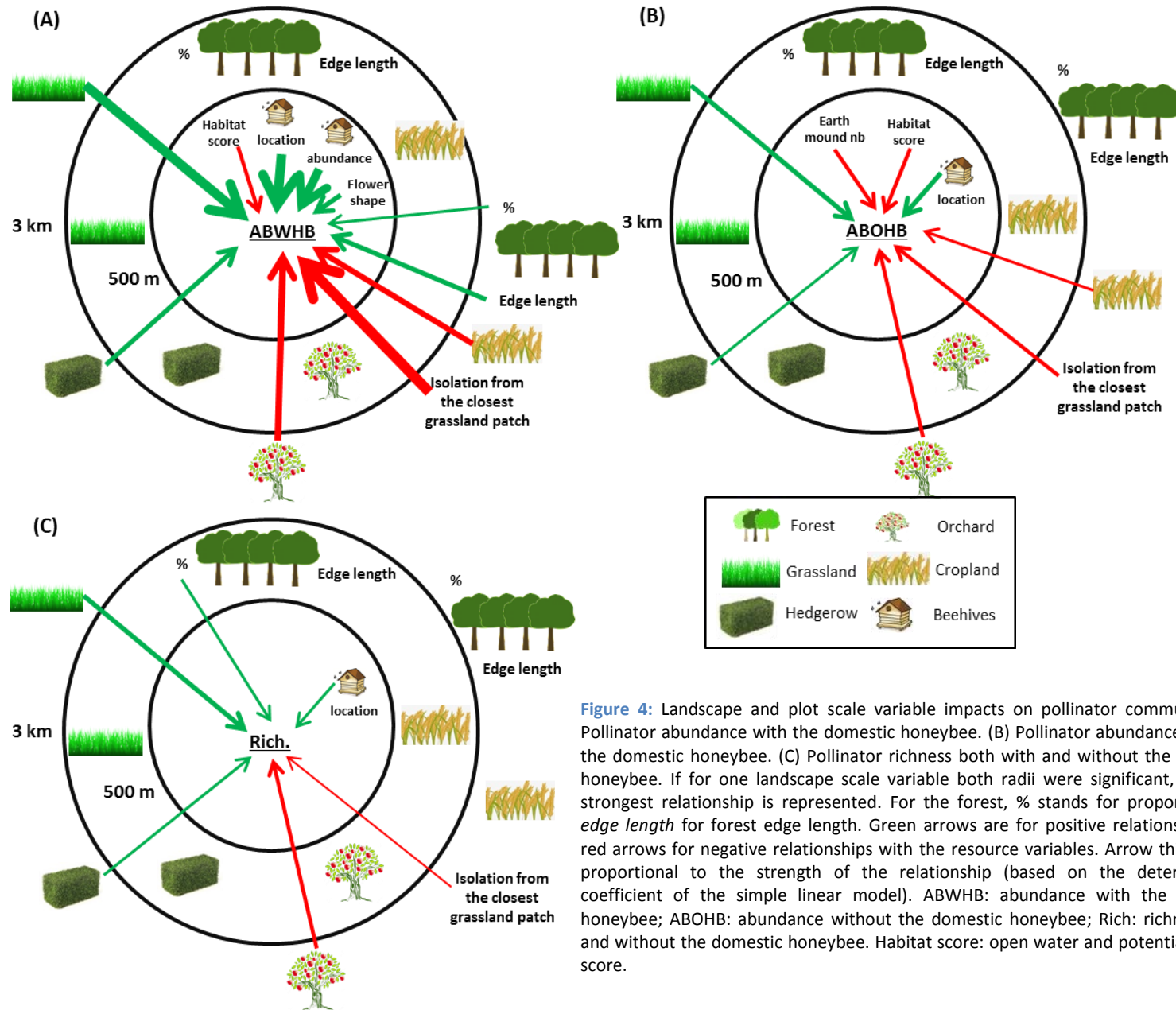
### 3.5. Combined landscape analyses

Equivalent best models are presented on Appendix F.

The best model for the abundance with the domestic honeybee included a positive effect of the index of beehive abundance and a negative effect of isolation from the closest grassland patch, explaining 60 % of the total observed variance (Table 3). An equivalent model included a positive effect of beehive presence in the landscape but not in the studied plot, and a positive effect of grassland cover within 3 km. In both cases, landscape-scale variables explained a greater proportion of the variance (57% and 55% respectively) than plot-scale or management variables. Abundance without the domestic honeybee was best explained by a positive effect of beehives located in the landscape, combined with a negative effect of average earth mound number per transect. This model explained 46 % of the observed variance, with the beehive location index (a management variable) explaining a greater proportion (60%) of the variance than earth mounds (a plot-scale variable).

Grassland cover within 3 km was selected as the single better variable explaining variations in richness with or without the domestic honeybee, explaining more than 20 % of the observed variance (Table 3).

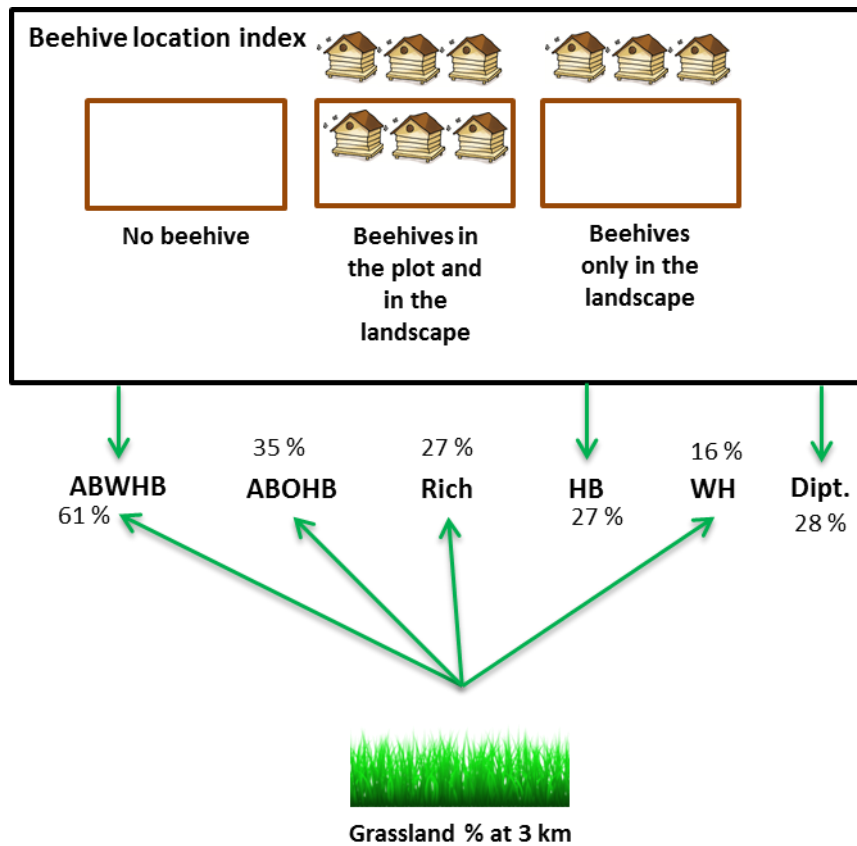
While the beehive location index (a management variable) explained 40 % of observed variance in domestic honeybee abundance, the inclusion of the isolation from the closest grassland patch improved the model with a total of 45 % of observed variance (Table 3). Wild hymenopteran abundance was better explained by two equivalent parsimonious models including either forest cover at 500 m or grassland cover at 3 km, which both explained 21 % of the observed variance. Both landscape variables considered together explained 26 % of the observed variance. Dipteran abundance was better explained either by a positive effect of beehive presence on the landscape but not on the studied plot, or by a negative impact of orchard cover at 3 km, explaining respectively 25 and 19 % of the observed variance.



**Figure 4:** Landscape and plot scale variable impacts on pollinator community. (A) Pollinator abundance with the domestic honeybee. (B) Pollinator abundance without the domestic honeybee. (C) Pollinator richness both with and without the domestic honeybee. If for one landscape scale variable both radii were significant, only the strongest relationship is represented. For the forest, % stands for proportion and *edge length* for forest edge length. Green arrows are for positive relationships and red arrows for negative relationships with the resource variables. Arrow thickness is proportional to the strength of the relationship (based on the determination coefficient of the simple linear model). ABWHB: abundance with the domestic honeybee; ABOHB: abundance without the domestic honeybee; Rich: richness with and without the domestic honeybee. Habitat score: open water and potential habitat score.

### 3.6. Manageable variables to favour pollination

Based on the full data analysis, we selected two recurrent significant variables that could be managed for favouring pollinators: grassland cover within 3 km and the beehive location index (Figure 5, Appendix G). Together they explained 61 % of the variation in average abundance with the domestic honeybee ( $R^2_{adj} = 0.61$ ). Grassland cover at 3 km alone explained respectively 35 % of the observed variance of abundance without the domestic honeybee ( $R^2_{adj} = 0.35$ ), 27 % of the richness with the domestic honeybee ( $R^2_{adj} = 0.27$ ), 28 % for the richness without the domestic honeybee ( $R^2_{adj} = 0.28$ ) and 16 % for wild hymenopteran abundance (LM,  $R^2_{adj} = 0.16$ ). The beehive location index alone explained 30 % of the explained variance of domestic honeybee abundance ( $R^2_{adj} = 0.30$ ) and 28 % of dipteran abundance ( $R^2_{adj} = 0.28$ ). However while placing beehives within the orchard alone or in both the orchard and the landscape increased domestic honeybee abundance compared to their absence, dipteran abundance was promoted by beehives in the landscape rather than within the orchard.



**Figure 5 :** Impacts of manageable variable on pollinator community. Green arrows represent significant relationships. Percentages indicate the proportion of explained variance by the significant variable(s). ABWHB: abundance including the domestic honeybee; ABOHB: abundance without the domestic honeybee; Rich.: richness with and without the domestic honeybee; HB: domestic honeybee abundance; WH: wild hymenopteran abundance; Dipt.: dipteran abundance.

**Table 3:** Selected multiple linear models maximizing the variation explained of the response variables. Significance level is (NS):  $p \geq 0.10$ ; (.):  $0.10 > p \geq 0.05$ ; (\*):  $0.05 > p \geq 0.01$ ; (\*\*):  $0.01 > p \geq 0.001$ ; (\*\*\*):  $p > 0.001$ . 57.5 % vce is the result of the variance hierarchical partitioning analyses and indicates the proportion of variance explained in the model by the variable. (log) indicates log-transformed response variables. nb: number. Habitat score: open water and potential habitats score.

Response variable	Grassland 3 km	Orchard 3 km	Forest 500 m	Cropland 500 m	Log (isolation)	Index of beehive abundance	Index of beehive location	Mean nb of earth mounds	Model informations
Abundance with the domestic honeybee					-1.22 (0.30) *** 57.5 % vce	1/0: 2.44 (1.37) . 2/0: 5.31 (1.73) ** 2/1: 2.87 (1.33) *			R <sup>2</sup> adj = 0.63 F <sub>3,27</sub> = 17.99 ***
	0.16 (0.05) ** 44.6 % vce						1/0: 1.12 (1.61) NS 2/0: 5.11 (1.50) ** 2/1: 3.99 (1.47) * 55.4 % vce		R <sup>2</sup> adj = 0.61 F <sub>3,27</sub> = 16.83 ***
Abundance without the domestic honeybee (log)							1/0: -0.07 (0.25) NS 2/0: 0.64 (0.19) ** 2/1: 0.70 (0.22) ** 59.6 % vce	-0.04 (0.01) ** 40.4 % vce	R <sup>2</sup> adj = 0.46 F <sub>3,27</sub> = 9.53 ***
Richness with the domestic honeybee	0.03 (0.009) **								R <sup>2</sup> adj = 0.25 F <sub>1,29</sub> = 10.9 **
Richness without the domestic honeybee	0.03 (0.008) **								R <sup>2</sup> adj = 0.23 F <sub>1,29</sub> = 9.91 **
Domestic honeybee abundance (log)							1/0: 0.61 (0.18) ** 2/0: 0.99 (0.22) *** 2/1: 0.38 (0.19) .		R <sup>2</sup> adj = 0.40 F <sub>2,28</sub> = 10.92 ***
					-0.08 (0.04) . 37.3 % vce		1/0: 0.46 (0.19) * 2/0: 0.86 (0.24) ** 2/1: 0.30 (0.19) NS 62.7 % vce		R <sup>2</sup> adj = 0.45 F <sub>3,27</sub> = 9.06 ***
Wild hymenopteran abundance (log)			0.02 (0.007) **						R <sup>2</sup> adj = 0.21 F <sub>1,29</sub> = 8.83 **
	0.02 (0.008) **								R <sup>2</sup> adj = 0.21 F <sub>1,29</sub> = 8.83 **
	0.016 (0.009) . 48 % vce		0.015 (0.008) . 52 % vce						R <sup>2</sup> adj = 0.26 F <sub>2,28</sub> = 6.22 **
Dipteran abundance (log)							1/0: -0.53 (0.37) NS 2/0: 0.57(0.30) . 2/1: 1.10 (0.33) **		R <sup>2</sup> adj = 0.25 F <sub>2,28</sub> = 6.11 **
			-0.08 (0.03) **						R <sup>2</sup> adj = 0.19 F <sub>1,29</sub> = 7.60 *

## 4. Discussion

In this study we observed mainly domestic honeybees, dipteran - of which only a small minority of hoverflies, probably due to their lower efficiency as apple tree pollinators, and wild hymenopteran. Pollinator abundance and richness were only marginally impacted by plot-scale floral and nesting resources. Conversely, semi-natural habitat within 3 km had major positive impacts on pollinator communities, while isolation from the closest grassland patch was detrimental to average and specific group abundances and richness. Presence of managed beehives in the landscape, though not in the studied orchards themselves, enhanced total and specific group abundances, as well as richness besides for wild hymenopterans. To refine analyses, more precise pollinator groups could be considered, especially functional groups based on body size, sociality or nesting guild – as distinct functional groups are known to respond differently to landscape variation (Gutiérrez-Chacón et al., 2018), as do different bee species (Cariveau et al., 2013). Moreover apple fruit and seed sets can increase with bee functional diversity (Martins et al., 2015). A wild bee classification based on flower handling behaviour predictive of apple seed set (Russo et al., 2017), would be relevant and compatible with static flower observations.

### 4.1. Limited impact of plot-scale variables on pollinating insect communities

As we expected in-site flower resources had positive effects on pollinator communities. Consistent with previous observations of increased abundance and richness of pollinating insects with more abundant flower resources in orchards (Saunders et al., 2013), more numerous flower shapes favoured pollinator abundance including the domestic honeybee and more flower colours favoured wild hymenopteran abundance. Richness of flowering plants has also been associated with greater bee abundance in grasslands (Kearns and Oliveras, 2009). Indeed diversity of in-field plant improves pollinator habitat (Nicholls and Altieri, 2013) and enhances pollinator diversity (WebTable 1 in Garibaldi et al., 2014). Floral traits linked to reflectance or morphology are involved in pollinator attraction (Fornoff et al., 2016). Including other floral traits linked to nectar availability and diversity but also flower size and accessibility (Potts et al., 2003; Ricou et al., 2014) could allow to detect relationships between plot flower resources and pollinator community. Contrary to our hypothesis, average earth mound number, a plot nesting resource, decreased pollinator abundance without the domestic honeybee, and wild hymenopteran abundance. In some plots, earth mounds resulted from ploughing at the base of fruit trees. Tillage is thought to be harmful for ground-nesting bees (Roulston and Goodell, 2011). Our analyses could be refined by differentiating different wild bee groups (*e.g.* in Gutiérrez-Chacón et al., 2018; Jha and Vandermeer, 2010). Nevertheless the observed prominent effect of feeding resources is in line with the absence of evidence for pollinator dependence on nesting resources independently from floral resources (Roulston and Goodell, 2011). The lack of effects of immediate plot surroundings on pollinator abundance and richness might reflect our imprecise description of feeding and nesting resources found in hedgerows, grass strips and other important semi-natural features. Negative effects of the open water and potential habitats score on pollinator abundances with or without the domestic honeybee, and on dipteran abundance could reflect the contribution in our scoring of dirt tracks, possibly reflecting disturbance of pollinator habitat by farm traffic, especially through soil compaction, as observed for ground-nesting bees (Sardiñas and Kremen, 2014) or dipterans (Frouz, 1999).

## 4.2. The major role of landscape composition

As expected, semi-natural elements favoured pollinator communities. Congruent with previous studies, grassland cover within 3 km increased abundance and richness of all considered groups (Lucas et al., 2017; Petersen and Nault, 2014; Woodcock et al., 2013). In apple orchards, Martins et al. (2015) similarly found that the presence of meadows enhanced bee functional diversity. In addition, isolation from the closest grassland patch had a strong negative impact on overall abundance and richness and all groups, indicating a management possibility for favouring pollinating community with grassland establishment for example instead of cropland. The negative exponential response of pollinator abundance including the domestic honeybee reflects previously observed negative relationships between richness or abundance and distance to natural habitat (Carvalho et al., 2010; Ricketts et al., 2008). Also, consistent with benefits of forests for pollinators at small (200-300 m) or larger scales (3 km) (Arthur et al., 2010; Moroń et al., 2014; Taki et al., 2010), forest cover at 500 m promoted pollinator most of all wild hymenopteran abundance and slightly average pollinator richness while forest cover at 3 km promoted average abundance including the domestic honeybee, though isolation from the closest forest patch was not relevant. Forest habitat promotes bee abundance (Arthur et al., 2010; Gutiérrez-Chacón et al., 2018; Somme et al., 2014) and bee and hoverfly species richness (Landaverde-González et al., 2017; Moroń et al., 2014). The lower effects of forest compared to grassland could be due that contrary to whole grassland patches, only forest edges are attractive for pollinators (Schulp et al., 2014), as reflected by positive effects of forest edge length (Somme et al., 2014), as we observed that forest edge length favoured moderately average pollinator abundance but also domestic and wild bee abundances. Similarly hedgerow area at 3 km enhanced to some extent pollinator abundance and richness as well as dipteran abundance, consistent with observed positive effects of both landscape scale hedgerow abundance and hedgerow quality on bees and hoverflies (Dainese et al., 2017; Garratt et al., 2017; Kremen and M'Gonigle, 2015), highlighting another landscape element easily manageable to favour pollinators. Regarding land covers known as detrimental to pollinators, as we expected we observed negative impacts of crops on pollinator communities are common and reflect the loss of resources and habitat due to landscape simplification (Benjamin et al., 2014; Bommarco et al., 2012; Cariveau et al., 2013; Connelly et al., 2015). Despite its potential as supplementary floral resource, orchard cover had strong negative effects on pollinators other than honeybees for whom managed beehives present in orchards would be beneficial. Wild pollinators are suffering from an increase in intensive orchards in landscapes (Eeraerts et al., 2017), due to detrimental effects of intensive management, and/or to a dilution effect from abundant flower resources, as observed with mass-flowering crops (Holzschuh et al., 2016; Kovács-Hostyánszki et al., 2013; Riedinger et al., 2015). Varying radii of forest influence could reflect smaller flying ranges of some wild bees compared to the domestic honeybee (Greenleaf et al., 2007; Zurbuchen et al., 2010). Contrary to our expectations though, we did not observe many differences between insect groups in relevant extents for effects of favourable semi-natural elements.. The lack of differences might result from a too low taxonomic resolution. Differences between groups of wild bees could be expected, for example depending on body size (Benjamin et al., 2014; Greenleaf et al., 2007) or species group (Cariveau et al., 2013). Solitary bees respond to shorter extents (750 m), while honeybees are sensitive to landscape variation at larger extent (3 km) (Steffan-Dewenter et al., 2002).

### 4.3. The role of pollinator management with beehives

As expected both indices of beehive abundance and location enhanced pollinator abundance including the domestic honeybee and domestic honeybee abundance. Logically, honeybees are more abundant closer to managed beehives (Steckel et al., 2014; Taki et al., 2010; Woodcock et al., 2013). There was no effect of the beehive abundance index on richness of other groups, neither of presence of beehives in orchard plots. In Northern Greece introduction of honeybees did not change wild bee visit frequency to *Cistus creticus* even though they caused longer visits (Goras et al., 2016). Interaction between honeybees and wild bees even increased honeybee pollination efficiency of sunflower in California (Greenleaf and Kremen, 2006). Beehive presence in the landscape but not in the plot also increased pollinator richness and dipteran abundance. The presence of beehives on the landscape could reflect the presence of favourable habitat for pollinators, such as grasslands or entomophilous crops for which farmers are likely to promote pollination by installing beehives, and which may also provide feeding resources for pollinators other than honeybees.

### 4.4. The relative importance of plot and landscape scales on pollinator communities

The combined analysis of local and landscape scale factors highlighted the prevalent roles of both semi-natural habitats (33-100% of explained variance in pollinator communities) and managed pollinating insects (42-100 % of explained variance). Pollinator abundance without the domestic honeybee was an exception to this pattern, with number of earth mounds being an unexpected major explanatory variable. Complete models explained between 19 and 63 % of the observed variance, similar or even better than previous similar studies (19-42 % in Winfree et al., 2008; 19-39 % in Steckel et al., 2014; 4-32 % in Saunders et al., 2013; 23-48 % in Pellissier et al., 2013; 43-53 % in Holzschuh et al., 2012; 4-72% in Moroń et al., 2014). The prevalent role of landscape factors for most of our response variables was consistent with previous observations (Holzschuh et al., 2012 in sweet cherry orchards for wild bee visitation and fruit sets; Neokosmidis et al., 2016 for wild bee demography in scrublands). The main role of landscape variables and thus the interplay of both plot and landscape scales have been highlighted on numerous occasions. Landscape context has been found to have greater impact on pollinator communities than plot management, including agriculture type (Brittain et al., 2010) or local land-use intensity (Steckel et al., 2014). Even if we did not detect any significant interactions between landscape composition and agriculture type – *i.e.* plot management, such interactions are common, with greater benefits of favourable landscape elements and configuration for intensively managed crops (Batáry et al., 2011; Holzschuh et al., 2007; Kennedy et al., 2013; Scheper et al., 2013; Tschardt et al., 2012), underlying the role of landscape scale for local variables. Indeed, combined effects of landscape and plot factors can enhance pollination, for example with a combination of proportion of garden flower cover, proportion of gardens at 200 m and distance to the closest forest patch leading producing nine-fold differences in cucumber yield (Mutzke et al., 2016).

However, plot scale variables can dominate: in a literature synthesis, local structural complexity of vegetation explained more variation in bee richness and abundance than did landscape scale (Coutinho et al., 2018); for example in apple orchards understory flower richness was found to compensate for isolation from natural habitat (Saunders and Luck, 2018). Ultimately, distinct responses to landscape and local parameters depend on bee ecological and life-history traits (Williams et al., 2010), highlighting the importance of studying both scales in order to better promote management for pollination.



#### 4.5. Managing to preserve and favour pollinating insects

While organic farming can promote pollinator abundance and richness (Lichtenberg et al., 2017), in this study we were unable to investigate potential effects of agriculture type, probably due to the wide range of conditions amongst each agriculture type. Our results and their consistency across pollinator community components suggest that grassland cover within a 3 km radius from target orchards and the location of managed beehives would be the most strategic variables to be managed in order to maximize pollinator presence. Together they explained 60 % of the pollinator abundance and favoured all pollinator groups. These findings support Garibaldi et al. (2017) who proposed an integrated approach combining two interventions usually studied separately: pollinator species management and habitat management. For greatest benefits for pollinator richness and dipteran abundance beehives should be located within the landscape (*i.e.* in a 3 km radius) but not within orchard plots. Promoting pollination by managing the landscape is essential to reduce pollinator foraging distance (Redhead et al., 2015). Moreover, managing the landscape scale could help to orientate local management decisions as landscape context can determine the effects of agrienvironmental interventions on pollinator communities. For example landscape composition and organisation influence the success of flower strips with flower strips more efficient for plots located in cleared or homogeneous landscapes than in complex or heterogeneous landscapes (for both pollinator diversity and abundance (Scheper et al., 2013) for strawberry reproductive success (Herbertsson et al., 2018)).

Besides management of the domestic honeybee *Apis mellifera*, appropriate management of location and density of nesting boxes for the recently commercially managed bee *Osmia lignaria* (present in one of our plots) enhanced almond yield (Artz et al., 2013). Grassland benefits for abundance and species richness of wild bees, besides increasing area, can be enhanced by preserving uncut parts which serve as refuges, or by delaying harvest (Buri et al., 2014).

Integrated pollinator management could identify potential trade-offs and synergies between pollinator and landscape management and thereby optimise pollination enhancement strategies. However, while managing semi-natural habitats in landscapes is now well known and commonly applied, it incurs high costs of implementation and requires stakeholder coordination (ref Garibaldi). Thus although we detected limited effects of plot-level resources, they may be an easy first step, especially providing in-field flower resources in orchards (Campbell et al., 2017; Saunders et al., 2013; Saunders and Luck, 2018).

### 5. Conclusion

In this study, we confirmed the benefits of semi-natural habitats in landscapes to enhance pollinator communities as well as the negative impact of isolation from the closest grassland patch. Landscape-scale variables predicted the abundance and richness of pollinators better than plot-level resource indicators. We also highlighted the importance of locating beehives in the landscape but not within orchards themselves. We conclude on the importance of analysing and managing both plot and landscape scales for better understanding their interplay and for enhancing pollinator communities. Our conclusions may be refined by accounting for management practices, including pesticide applications or soil management. To refine analyses, more precise pollinator groups could be considered, especially functional groups based on body size, sociality or nesting guild. Nevertheless we suggest promoting both increasing grassland cover and proximity from pollinator-dependant crops in order to enhance pollinator communities. If combined with the presence of beehives in the

landscape, these management actions would even promote more strongly pollinator communities present in the cultivated plots thanks to the presence of domestic honeybees. Conversely, grassland cover and proximity combined with information on the location and abundance of beehives – potentially together with information on other semi-natural habitats – can give first clues on pollinator communities. Lastly, comparing pollination capacity, *i.e.* pollinator community characteristics, with pollination flow, *i.e.* fruit or seed set (plant reproductive success), would be necessary for definitive conclusions on the pollination service (Bartholomé, 2018)).

## Acknowledgments

We thank Sébastien Ibanez for supporting our method development, Julien Renaud for GIS assistance and Gabin Piton for statistical guidance. We thank the farmers that allowed us to work on their land. This work was funded by Egis Environnement contract 'Evaluation des services rendus par les écosystèmes à l'échelle locale'.

## Supplementary materials

### Appendix A: Plot resource estimation

Table A1: Flower colours

Table A2: Flower shapes

Table A3: Immediate surrounding scores

### Appendix B: Table B1: Results of simple linear models for other insects

### Appendix C: Results of multivariate analysis

Figure C1: Results of the redundancy analysis

Figure C2: Results of variance partitioning analysis

### Appendix D: Results of simple linear models between resource variables and pollinator communities

Table D1: Results of simple linear models between resource variables and pollinator communities

### Appendix E: Relationships between resource variables and specific group abundance

Figure E1: Landscape and plot scale variable impacts on honeybee, wild hymenopteran and dipteran abundances

### Appendix F: Equivalent best linear models with variables of plot and landscape scales

Table F1: Equivalent best linear models for the response variable "abundance with the domestic honeybee"

Table F2: Equivalent best linear models for the response variable "richness with the domestic honeybee"

Table F3: Equivalent best linear models for the response variable "abundance without the domestic honeybee"

Table F4: Equivalent best linear models for the response variable "richness without the domestic honeybee"

Table F5: Equivalent best linear models for the response variable "abundance of domestic honeybees"

Table F6: Equivalent best linear models for the response variable "abundance of wild bees"

Table F7: Equivalent best linear models for the response variable “abundance of dipteran”

**Appendix G:** Manageable variables to maximise pollination

Table G1: Manageable variables to maximise pollination and their relationships with pollinator community characteristics

## References

- Arthur, A.D., Li, J., Henry, S., Cunningham, S.A., 2010. Influence of woody vegetation on pollinator densities in oilseed Brassica fields in an Australian temperate landscape. *Basic Appl. Ecol.* 11, 406–414. <https://doi.org/10.1016/j.baae.2010.05.001>
- Artz, D.R., Allan, M.J., Wardell, G.I., Pitts-Singer, T.L., 2013. Nesting site density and distribution affect *Osmia lignaria* (Hymenoptera: Megachilidae) reproductive success and almond yield in a commercial orchard. *Insect Conserv. Divers.* 6, 715–724. <https://doi.org/10.1111/icad.12026>
- Bartholomé, O., 2018. Quantification de services écosystémiques de régulation à l'échelle locale - Indicateurs, protocoles de terrain et incertitudes – Cas des services de pollinisation et de régulation du climat global. Université Grenoble-Alpes.
- Bartoń, K., 2018. MuMIn: Multi-Model Inference.
- Batáry, P., Báldi, A., Kleijn, D., Tschardtke, T., 2011. Landscape-moderated biodiversity effects of agri-environmental management: a meta-analysis. *Proc. Biol. Sci.* 278, 1894–1902. <https://doi.org/10.1098/rspb.2010.1923>
- Benjamin, F.E., Reilly, J.R., Winfree, R., 2014. Pollinator body size mediates the scale at which land use drives crop pollination services. *J. Appl. Ecol.* 51, 440–449. <https://doi.org/10.1111/1365-2664.12198>
- Bennett, A.B., Isaacs, R., 2014. Landscape composition influences pollinators and pollination services in perennial biofuel plantings. *Agric. Ecosyst. Environ.* 193, 1–8. <https://doi.org/10.1016/j.agee.2014.04.016>
- Berecha, G., Aerts, R., Muys, B., Honnay, O., 2015. Fragmentation and management of Ethiopian moist evergreen forest drive compositional shifts of insect communities visiting wild Arabica coffee flowers. *Environ. Manage.* 55, 373–382. <https://doi.org/10.1007/s00267-014-0393-9>
- Blanche, K.R., Ludwig, J.A., Cunningham, S.A., 2006. Proximity to rainforest enhances pollination and fruit set in orchards. *J. Appl. Ecol.* 43, 1182–1187. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2664.2006.01230.x>
- Bommarco, R., Marini, L., Vaissière, B.E., 2012. Insect pollination enhances seed yield, quality, and market value in oilseed rape. *Oecologia* 169, 1025–1032. <https://doi.org/10.1007/s00442-012-2271-6>
- Brittain, C., Bommarco, R., Vighi, M., Settele, J., Potts, S.G., 2010. Organic farming in isolated landscapes does not benefit flower-visiting insects and pollination. *Biol. Conserv.* 143, 1860–1867. <https://doi.org/10.1016/j.biocon.2010.04.029>
- Buri, P., Humbert, J.-Y., Arlettaz, R., 2014. Promoting Pollinating Insects in Intensive Agricultural Matrices: Field-Scale Experimental Manipulation of Hay-Meadow Mowing Regimes and Its Effects on Bees. *PLOS ONE* 9, e85635. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0085635>
- Campbell, A.J., Wilby, A., Sutton, P., Wäckers, F.L., 2017. Do sown flower strips boost wild pollinator abundance and pollination services in a spring-flowering crop? A case study from UK cider apple orchards. *Agric. Ecosyst. Environ.* 239, 20–29. <https://doi.org/10.1016/j.agee.2017.01.005>
- Cane, J.H., Tepedino, V.J., 2017. Gauging the Effect of Honey Bee Pollen Collection on Native Bee Communities. *Conserv. Lett.* 10, 205–210. <https://doi.org/10.1111/conl.12263>
- Cariveau, D.P., Williams, N.M., Benjamin, F.E., Winfree, R., 2013. Response diversity to land use occurs but does not consistently stabilise ecosystem services provided by native pollinators. *Ecol. Lett.* 16, 903–911. <https://doi.org/10.1111/ele.12126>

- Carré, G., Roche, P., Chifflet, R., Morison, N., Bommarco, R., Harrison-Cripps, J., Krewenka, K., Potts, S.G., Roberts, S.P.M., Rodet, G., Settele, J., Steffan-Dewenter, I., Szentgyörgyi, H., Tscheulin, T., Westphal, C., Woyciechowski, M., Vaissière, B.E., 2009. Landscape context and habitat type as drivers of bee diversity in European annual crops. *Agric. Ecosyst. Environ.* 133, 40–47. <https://doi.org/10.1016/j.agee.2009.05.001>
- Carvalho, L.G., Seymour, C.L., Nicolson, S.W., Veldtman, R., 2012. Creating patches of native flowers facilitates crop pollination in large agricultural fields: mango as a case study. *J. Appl. Ecol.* 49, 1373–1383. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2664.2012.02217.x>
- Carvalho, L.G., Seymour, C.L., Veldtman, R., Nicolson, S.W., 2010. Pollination services decline with distance from natural habitat even in biodiversity-rich areas. *J. Appl. Ecol.* 47, 810–820. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2664.2010.01829.x>
- Carvalho, L.G., Veldtman, R., Shenkute, A.G., Tesfay, G.B., Pirk, C.W.W., Donaldson, J.S., Nicolson, S.W., 2011. Natural and within-farmland biodiversity enhances crop productivity. *Ecol. Lett.* 14, 251–259. <https://doi.org/10.1111/j.1461-0248.2010.01579.x>
- Caudill, S.A., Brokaw, J.N., Doublet, D., Rice, R.A., 2017. Forest and trees: Shade management, forest proximity and pollinator communities in southern Costa Rica coffee agriculture. *Renew. Agric. Food Syst.* 32, 417–427. <https://doi.org/10.1017/S1742170516000351>
- Chacoff, N.P., Aizen, M.A., 2006. Edge effects on flower-visiting insects in grapefruit plantations bordering premontane subtropical forest. *J. Appl. Ecol.* 43, 18–27. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2664.2005.01116.x>
- Chaplin-Kramer, R., Dombeck, E., Gerber, J., Knuth, K.A., Mueller, N.D., Mueller, M., Ziv, G., Klein, A.-M., 2014. Global malnutrition overlaps with pollinator-dependent micronutrient production. *Proc R Soc B* 281, 20141799. <https://doi.org/10.1098/rspb.2014.1799>
- Connelly, H., Poveda, K., Loeb, G., 2015. Landscape simplification decreases wild bee pollination services to strawberry. *Agric. Ecosyst. Environ.* 211, 51–56. <https://doi.org/10.1016/j.agee.2015.05.004>
- Coutinho, J.G. da E., Garibaldi, L.A., Viana, B.F., 2018. The influence of local and landscape scale on single response traits in bees: A meta-analysis. *Agric. Ecosyst. Environ.* 256, 61–73. <https://doi.org/10.1016/j.agee.2017.12.025>
- Dainese, M., Montecchiari, S., Sitzia, T., Sigura, M., Marini, L., 2017. High cover of hedgerows in the landscape supports multiple ecosystem services in Mediterranean cereal fields. *J. Appl. Ecol.* 54, 380–388. <https://doi.org/10.1111/1365-2664.12747>
- Davis, A.Y., Lonsdorf, E.V., Shierk, C.R., Matteson, K.C., Taylor, J.R., Lovell, S.T., Minor, E.S., 2017. Enhancing pollination supply in an urban ecosystem through landscape modifications. *Landsc. Urban Plan.* 162, 157–166. <https://doi.org/10.1016/j.landurbplan.2017.02.011>
- Eeraerts, M., Meeus, I., Van Den Berge, S., Smaghe, G., 2017. Landscapes with high intensive fruit cultivation reduce wild pollinator services to sweet cherry. *Agric. Ecosyst. Environ.* 239, 342–348. <https://doi.org/10.1016/j.agee.2017.01.031>
- Exeler, N., Kratochwil, A., Hochkirch, A., 2009. Restoration of riverine inland sand dune complexes: implications for the conservation of wild bees. *J. Appl. Ecol.* 46, 1097–1105. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2664.2009.01701.x>
- Feltham, H., Park, K., Minderman, J., Goulson, D., 2015. Experimental evidence that wildflower strips increase pollinator visits to crops. *Ecol. Evol.* 5, 3523–3530. <https://doi.org/10.1002/ece3.1444>
- Fornoff, F., Klein, A.-M., Hartig, F., Benadi, G., Venjakob, C., Schaefer, H.M., Ebeling, A., 2016. Functional flower traits and their diversity drive pollinator visitation. *Oikos* 126, 1020–1030. <https://doi.org/10.1111/oik.03869>
- Frouz, J., 1999. Use of soil dwelling Diptera (Insecta, Diptera) as bioindicators: a review of ecological requirements and response to disturbance. *Agric. Ecosyst. Environ.* 74, 167–186. [https://doi.org/10.1016/S0167-8809\(99\)00036-5](https://doi.org/10.1016/S0167-8809(99)00036-5)
- Garibaldi, L.A., Carvalho, L.G., Leonhardt, S.D., Aizen, M.A., Blaauw, B.R., Isaacs, R., Kuhlmann, M., Kleijn, D., Klein, A.M., Kremen, C., Morandin, L., Scheper, J., Winfree, R., 2014. From research

- to action: enhancing crop yield through wild pollinators. *Front. Ecol. Environ.* 12, 439–447. <https://doi.org/10.1890/130330>
- Garibaldi, L.A., Requier, F., Rollin, O., Andersson, G.K., 2017. Towards an integrated species and habitat management of crop pollination. *Curr. Opin. Insect Sci., Pests and resistance \* Behavioural ecology* 21, 105–114. <https://doi.org/10.1016/j.cois.2017.05.016>
- Garratt, M.P.D., Breeze, T.D., Jenner, N., Polce, C., Biesmeijer, J.C., Potts, S.G., 2014. Avoiding a bad apple: Insect pollination enhances fruit quality and economic value. *Agric. Ecosyst. Environ.* 184, 34–40. <https://doi.org/10.1016/j.agee.2013.10.032>
- Garratt, M.P.D., Senapathi, D., Coston, D.J., Mortimer, S.R., Potts, S.G., 2017. The benefits of hedgerows for pollinators and natural enemies depends on hedge quality and landscape context. *Agric. Ecosyst. Environ.* 247, 363–370. <https://doi.org/10.1016/j.agee.2017.06.048>
- Geslin, B., Gauzens, B., Baude, M., Dajoz, I., Fontaine, C., Henry, M., Ropars, L., Rollin, O., Thébault, E., Vereecken, N.J., 2017. Chapter Four - Massively Introduced Managed Species and Their Consequences for Plant–Pollinator Interactions, in: Bohan, D.A., Dumbrell, A.J., Massol, F. (Eds.), *Advances in Ecological Research, Networks of Invasion: Empirical Evidence and Case Studies*. Academic Press, pp. 147–199. <https://doi.org/10.1016/bs.aecr.2016.10.007>
- Geslin, B., Gauzens, B., Thébault, E., Dajoz, I., 2013. Plant Pollinator Networks along a Gradient of Urbanisation. *PLoS ONE* 8, e63421. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0063421>
- Goras, G., Tananaki, C., Dimou, M., Tscheulin, T., Petanidou, T., Thrasylvoulou, A., 2016. Impact of honeybee (*Apis mellifera* L.) density on wild bee foraging behaviour. *J. Apic. Sci.* 60, 49–62. <https://doi.org/10.1515/jas-2016-0007>
- Greenleaf, S.S., Kremen, C., 2006. Wild bees enhance honey bees' pollination of hybrid sunflower. *Proc. Natl. Acad. Sci.* 103, 13890–13895. <https://doi.org/10.1073/pnas.0600929103>
- Greenleaf, S.S., Williams, N.M., Winfree, R., Kremen, C., 2007. Bee foraging ranges and their relationship to body size. *Oecologia* 153, 589–596. <https://doi.org/10.1007/s00442-007-0752-9>
- Gutiérrez-Chacón, C., Dormann, C.F., Klein, A.-M., 2018. Forest-edge associated bees benefit from the proportion of tropical forest regardless of its edge length. *Biol. Conserv.* 220, 149–160. <https://doi.org/10.1016/j.biocon.2018.02.009>
- Hegland, S.J., Boeke, L., 2006. Relationships between the density and diversity of floral resources and flower visitor activity in a temperate grassland community. *Ecol. Entomol.* 31, 532–538. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2311.2006.00812.x>
- Herbertsson, L., Jönsson, A.M., Andersson, G.K.S., Seibel, K., Rundlöf, M., Ekroos, J., Stjernman, M., Olsson, O., Smith, H.G., 2018. The impact of sown flower strips on plant reproductive success in Southern Sweden varies with landscape context. *Agric. Ecosyst. Environ.* 259, 127–134. <https://doi.org/10.1016/j.agee.2018.03.006>
- Holland, J.D., Bert, D.G., Fahrig, L., 2004. Determining the Spatial Scale of Species' Response to Habitat. *BioScience* 54, 227–233. [https://doi.org/10.1641/0006-3568\(2004\)054\[0227:DTSSOS\]2.0.CO;2](https://doi.org/10.1641/0006-3568(2004)054[0227:DTSSOS]2.0.CO;2)
- Holland, J.M., Douma, J.C., Crowley, L., James, L., Kor, L., Stevenson, D.R.W., Smith, B.M., 2017. Semi-natural habitats support biological control, pollination and soil conservation in Europe. A review. *Agron. Sustain. Dev.* 37, 31. <https://doi.org/10.1007/s13593-017-0434-x>
- Holzschuh, A., Dudenhöffer, J.-H., Tschardtke, T., 2012. Landscapes with wild bee habitats enhance pollination, fruit set and yield of sweet cherry. *Biol. Conserv.* 153, 101–107. <https://doi.org/10.1016/j.biocon.2012.04.032>
- Holzschuh, A., Steffan-Dewenter, I., Kleijn, D., Tschardtke, T., 2007. Diversity of flower-visiting bees in cereal fields: effects of farming system, landscape composition and regional context. *J. Appl. Ecol.* 44, 41–49. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2664.2006.01259.x>
- Inglada, J., Vincent, A., Arias, M., Tardy, B., Morin, D., Rodes, I., 2017. Operational High Resolution Land Cover Map Production at the Country Scale Using Satellite Image Time Series. *Remote Sens.* 9, 95. <https://doi.org/10.3390/rs9010095>

- IPBES, 2016. Summary for policymakers of the assessment report of the Intergovernmental Science-Policy Platform on Biodiversity and Ecosystem Services on pollinators, pollination and food production (Report). Intergovernmental Science-Policy Platform on Biodiversity and Ecosystem Services, Bonn, Germany.
- Kearns, C.A., Oliveras, D.M., 2009. Environmental factors affecting bee diversity in urban and remote grassland plots in Boulder, Colorado. *J. Insect Conserv.* 13, 655–665. <https://doi.org/10.1007/s10841-009-9215-4>
- Kennedy, C.M., Lonsdorf, E., Neel, M.C., Williams, N.M., Ricketts, T.H., Winfree, R., Bommarco, R., Brittain, C., Burley, A.L., Cariveau, D., Carvalheiro, L.G., Chacoff, N.P., Cunningham, S.A., Danforth, B.N., Dudenhöffer, J.-H., Elle, E., Gaines, H.R., Garibaldi, L.A., Gratton, C., Holzschuh, A., Isaacs, R., Javorek, S.K., Jha, S., Klein, A.M., Krewenka, K., Mandelik, Y., Mayfield, M.M., Morandin, L., Neame, L.A., Otieno, M., Park, M., Potts, S.G., Rundlöf, M., Saez, A., Steffan-Dewenter, I., Taki, H., Viana, B.F., Westphal, C., Wilson, J.K., Greenleaf, S.S., Kremen, C., 2013. A global quantitative synthesis of local and landscape effects on wild bee pollinators in agroecosystems. *Ecol. Lett.* 16, 584–599. <https://doi.org/10.1111/ele.12082>
- Kimoto, C., DeBano, S., Thorp, R.W., Taylor, R.V., Schmalz, H., DelCurto, T., Johnson, T., Kennedy, P.L., Rao, S., 2012. Short-term responses of native bees to livestock and implications for managing ecosystem services in grasslands. *Ecosphere* 3, art88. <https://doi.org/10.1890/ES12-00118.1>
- Klein, A.-M., Vaissière, B.E., Cane, J.H., Steffan-Dewenter, I., Cunningham, S.A., Kremen, C., Tscharntke, T., 2007. Importance of pollinators in changing landscapes for world crops. *Proc. R. Soc. Lond. B Biol. Sci.* 274, 303–313. <https://doi.org/10.1098/rspb.2006.3721>
- Kovács-Hostyánszki, A., Haenke, S., Batáry, P., Jauker, B., Báldi, A., Tscharntke, T., Holzschuh, A., 2013. Contrasting effects of mass-flowering crops on bee pollination of hedge plants at different spatial and temporal scales. *Ecol. Appl.* 23, 1938–1946. <https://doi.org/10.1890/12-2012.1>
- Kremen, C., M’Gonigle, L.K., 2015. EDITOR’S CHOICE: Small-scale restoration in intensive agricultural landscapes supports more specialized and less mobile pollinator species. *J. Appl. Ecol.* 52, 602–610. <https://doi.org/10.1111/1365-2664.12418>
- Kremen, C., Williams, N.M., Aizen, M.A., Gemmill-Herren, B., LeBuhn, G., Minckley, R., Packer, L., Potts, S.G., Roulston, T. ‘ai, Steffan-Dewenter, I., Vázquez, D.P., Winfree, R., Adams, L., Crone, E.E., Greenleaf, S.S., Keitt, T.H., Klein, A.-M., Regetz, J., Ricketts, T.H., 2007. Pollination and other ecosystem services produced by mobile organisms: a conceptual framework for the effects of land-use change. *Ecol. Lett.* 10, 299–314. <https://doi.org/10.1111/j.1461-0248.2007.01018.x>
- Landaverde-González, P., Quezada-Euán, J.J.G., Theodorou, P., Murray, T.E., Husemann, M., Ayala, R., Moo-Valle, H., Vandame, R., Paxton, R.J., 2017. Sweat bees on hot chillies: provision of pollination services by native bees in traditional slash-and-burn agriculture in the Yucatán Peninsula of tropical Mexico. *J. Appl. Ecol.* 54, 1814–1824. <https://doi.org/10.1111/1365-2664.12860>
- Lasseur, R., Vannier, C., Lefebvre, J., Longaretti, P.-Y., Lavorel, S., 2018. Landscape-scale modeling of agricultural land use for the quantification of ecosystem services. *J. Appl. Remote Sens.* 12, 046024. <https://doi.org/10.1117/1.JRS.12.046024>
- Lichtenberg, E.M., Kennedy, C.M., Kremen, C., Batáry, P., Berendse, F., Bommarco, R., Bosque-Pérez, N.A., Carvalheiro, L.G., Snyder, W.E., Williams, N.M., Winfree, R., Klatt, B.K., Åström, S., Benjamin, F., Brittain, C., Chaplin-Kramer, R., Clough, Y., Danforth, B., Diekötter, T., Eigenbrode, S.D., Ekroos, J., Elle, E., Freitas, B.M., Fukuda, Y., Gaines-Day, H.R., Grab, H., Gratton, C., Holzschuh, A., Isaacs, R., Isaia, M., Jha, S., Jonason, D., Jones, V.P., Klein, A.-M., Krauss, J., Letourneau, D.K., Macfadyen, S., Mallinger, R.E., Martin, E.A., Martinez, E., Memmott, J., Morandin, L., Neame, L., Otieno, M., Park, M.G., Pfiffner, L., Pocock, M.J.O., Ponce, C., Potts, S.G., Poveda, K., Ramos, M., Rosenheim, J.A., Rundlöf, M., Sardiñas, H., Saunders, M.E., Schon, N.L., Sciligo, A.R., Sidhu, C.S., Steffan-Dewenter, I., Tscharntke, T., Veselý, M., Weisser, W.W., Wilson, J.K., Crowder, D.W., 2017. A global synthesis of the

- effects of diversified farming systems on arthropod diversity within fields and across agricultural landscapes. *Glob. Change Biol.* 23, 4946–4957. <https://doi.org/10.1111/gcb.13714>
- Liss, K.N., Mitchell, M.G., MacDonald, G.K., Mahajan, S.L., Méthot, J., Jacob, A.L., Maguire, D.Y., Metson, G.S., Ziter, C., Dancose, K., Martins, K., Terrado, M., Bennett, E.M., 2013. Variability in ecosystem service measurement: a pollination service case study. *Front. Ecol. Environ.* 11, 414–422. <https://doi.org/10.1890/120189>
- Lowenstein, D.M., Matteson, K.C., Minor, E.S., 2015. Diversity of wild bees supports pollination services in an urbanized landscape. *Oecologia* 179, 811–821. <https://doi.org/10.1007/s00442-015-3389-0>
- Lucas, A., Bull, J.C., de Vere, N., Neyland, P.J., Forman, D.W., 2017. Flower resource and land management drives hoverfly communities and bee abundance in seminatural and agricultural grasslands. *Ecol. Evol.* 7, 8073–8086. <https://doi.org/10.1002/ece3.3303>
- Martins, K.T., Gonzalez, A., Lechowicz, M.J., 2015. Pollination services are mediated by bee functional diversity and landscape context. *Agric. Ecosyst. Environ.* 200, 12–20. <https://doi.org/10.1016/j.agee.2014.10.018>
- MEA, 2005. Millennium Ecosystem Assessment: Ecosystems and Human Well-being: Synthesis. Island Press, Washington DC.
- Mogren, C.L., Rand, T.A., Fausti, S.W., Lundgren, J.G., 2016. The Effects of Crop Intensification on the Diversity of Native Pollinator Communities. *Environ. Entomol.* 45, 865–872. <https://doi.org/10.1093/ee/nvw066>
- Morandin, L.A., Winston, M.L., 2005. Wild bee abundance and seed production in conventional, organic, and genetically modified canola. *Ecol. Appl.* 15, 871–881. <https://doi.org/10.1890/03-5271>
- Moroń, D., Skórka, P., Lenda, M., Rozej-Pabijan, E., Wantuch, M., Kajzer-Bonk, J., Celary, W., Mielczarek, Ł.E., Tryjanowski, P., 2014. Railway Embankments as New Habitat for Pollinators in an Agricultural Landscape. *PLOS ONE* 9, e101297. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0101297>
- Motzke, I., Klein, A.-M., Saleh, S., Wanger, T.C., Tschardtke, T., 2016. Habitat management on multiple spatial scales can enhance bee pollination and crop yield in tropical homegardens. *Agric. Ecosyst. Environ.* 223, 144–151. <https://doi.org/10.1016/j.agee.2016.03.001>
- Neokosmidis, L., Tscheulin, T., Devalez, J., Petanidou, T., 2016. Landscape spatial configuration is a key driver of wild bee demographics. *Insect Sci.* 25, 172–182. <https://doi.org/10.1111/1744-7917.12383>
- Nicholls, C.I., Altieri, M.A., 2013. Plant biodiversity enhances bees and other insect pollinators in agroecosystems. A review. *Agron. Sustain. Dev.* 33, 257–274. <https://doi.org/10.1007/s13593-012-0092-y>
- Oksanen, J., Blanchet, F.G., Friendly, M., Kindt, R., Legendre, P., McGlenn, D., Minchin, P.R., O’Hara, R.B., Simpson, G.L., Solymos, P., Stevens, M.H.H., Szoecs, E., Wagner, H., 2018. *vegan: Community Ecology Package*.
- Ollerton, J., Winfree, R., Tarrant, S., 2011. How many flowering plants are pollinated by animals? *Oikos* 120, 321–326. <https://doi.org/10.1111/j.1600-0706.2010.18644.x>
- Orth, D., Balay, C., 2010. *Biodiversité des prairies permanentes: une méthode simple de diagnostic*. Educagri Editions.
- Pellissier, V., Maurel, N., Machon, N., 2013. Multi-scale assessment of pollination of *Lotus corniculatus* (L.) in a peri-urban fringe. *Plant Ecol. Divers.* 6, 195–203. <https://doi.org/10.1080/17550874.2012.755227>
- Petersen, J.D., Nault, B.A., 2014. Landscape diversity moderates the effects of bee visitation frequency to flowers on crop production. *J. Appl. Ecol.* 51, 1347–1356. <https://doi.org/10.1111/1365-2664.12287>

- Pisanty, G., Mandelik, Y., 2015. Profiling crop pollinators: life history traits predict habitat use and crop visitation by Mediterranean wild bees. *Ecol. Appl.* 25, 742–752. <https://doi.org/10.1890/14-0910.1>
- Potts, S.G., Petanidou, T., Roberts, S., O’Toole, C., Hulbert, A., Willmer, P., 2006. Plant-pollinator biodiversity and pollination services in a complex Mediterranean landscape. *Biol. Conserv.* 129, 519–529. <https://doi.org/10.1016/j.biocon.2005.11.019>
- Potts, S.G., Vulliamy, B., Dafni, A., Ne’eman, G., Willmer, P., 2003. Linking bees and flowers: how do floral communities structure pollinator communities? *Ecology* 84, 2628–2642. <https://doi.org/10.1890/02-0136>
- Potts, S.G., Vulliamy, B., Roberts, S., O’Toole, C., Dafni, A., Ne’eman, G., Willmer, P., 2005. Role of nesting resources in organising diverse bee communities in a Mediterranean landscape. *Ecol. Entomol.* 30, 78–85. <https://doi.org/10.1111/j.0307-6946.2005.00662.x>
- Pywell, R.F., Meek, W.R., Loxton, R.G., Nowakowski, M., Carvell, C., Woodcock, B.A., 2011. Ecological restoration on farmland can drive beneficial functional responses in plant and invertebrate communities. *Agric. Ecosyst. Environ.* 140, 62–67. <https://doi.org/10.1016/j.agee.2010.11.012>
- Redhead, J.W., Dreier, S., Bourke, A.F.G., Heard, M.S., Jordan, W.C., Sumner, S., Wang, J., Carvell, C., 2015. Effects of habitat composition and landscape structure on worker foraging distances of five bumble bee species. *Ecol. Appl.* 26, 726–739. <https://doi.org/10.1890/15-0546>
- Ricketts, T.H., Regetz, J., Steffan-Dewenter, I., Cunningham, S.A., Kremen, C., Bogdanski, A., Gemmill-Herren, B., Greenleaf, S.S., Klein, A.M., Mayfield, M.M., Morandin, L.A., Ochieng’, A., Viana, B.F., 2008. Landscape effects on crop pollination services: are there general patterns? *Ecol. Lett.* 11, 499–515. <https://doi.org/10.1111/j.1461-0248.2008.01157.x>
- Ricou, C., Schneller, C., Amiaud, B., Plantureux, S., Bockstaller, C., 2014. A vegetation-based indicator to assess the pollination value of field margin flora. *Ecol. Indic.* 45, 320–331. <https://doi.org/10.1016/j.ecolind.2014.03.022>
- Riedinger, V., Mitesser, O., Hovestadt, T., Steffan-Dewenter, I., Holzschuh, A., 2015. Annual dynamics of wild bee densities: attractiveness and productivity effects of oilseed rape. *Ecology* 96, 1351–1360. <https://doi.org/10.1890/14-1124.1>
- Rodríguez, A., Kouki, J., 2015. Emulating natural disturbance in forest management enhances pollination services for dominant *Vaccinium* shrubs in boreal pine-dominated forests. *For. Ecol. Manag.* 350, 1–12. <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2015.04.029>
- Rostás, M., Bollmann, F., Saville, D., Riedel, M., 2018. Ants contribute to pollination but not to reproduction in a rare calcareous grassland forb. *PeerJ* 6, e4369. <https://doi.org/10.7717/peerj.4369>
- Roulston, T.H., Goodell, K., 2011. The role of resources and risks in regulating wild bee populations. *Annu. Rev. Entomol.* 56, 293–312. <https://doi.org/10.1146/annurev-ento-120709-144802>
- Russo, L., Park, M., Gibbs, J., Danforth, B., 2015. The challenge of accurately documenting bee species richness in agroecosystems: bee diversity in eastern apple orchards. *Ecol. Evol.* 5, 3531–3540. <https://doi.org/10.1002/ece3.1582>
- Russo, L., Park, M.G., Blitzer, E.J., Danforth, B.N., 2017. Flower handling behavior and abundance determine the relative contribution of pollinators to seed set in apple orchards. *Agric. Ecosyst. Environ.* 246, 102–108. <https://doi.org/10.1016/j.agee.2017.05.033>
- Sardiñas, H.S., Kremen, C., 2014. Evaluating nesting microhabitat for ground-nesting bees using emergence traps. *Basic Appl. Ecol.* 15, 161–168. <https://doi.org/10.1016/j.baee.2014.02.004>
- Sardiñas, H.S., Tom, K., Ponisio, L.C., Rominger, A., Kremen, C., 2016. Sunflower (*Helianthus annuus*) pollination in California’s Central Valley is limited by native bee nest site location. *Ecol. Appl.* 26, 438–447. <https://doi.org/10.1890/15-0033>
- Sárospataki, M.G., Bakos, R., Horváth, A., Neidert, D., Horváth, V., 2016. The role of local and landscape level factors in determining bumblebee abundance and richness. *ACTA Zool. Acad. Sci. Hung.* 62, 387–407.



- Saunders, M.E., Luck, G.W., 2018. Interaction effects between local flower richness and distance to natural woodland on pest and beneficial insects in apple orchards. *Agric. For. Entomol.* 20, 279–287. <https://doi.org/10.1111/afe.12258>
- Saunders, M.E., Luck, G.W., Mayfield, M.M., 2013. Almond orchards with living ground cover host more wild insect pollinators. *J. Insect Conserv.* 17, 1011–1025. <https://doi.org/10.1007/s10841-013-9584-6>
- Scheper, J., Holzschuh, A., Kuussaari, M., Potts, S.G., Rundlöf, M., Smith, H.G., Kleijn, D., 2013. Environmental factors driving the effectiveness of European agri-environmental measures in mitigating pollinator loss – a meta-analysis. *Ecol. Lett.* 16, 912–920. <https://doi.org/10.1111/ele.12128>
- Schulp, C.J.E., Lautenbach, S., Verburg, P.H., 2014. Quantifying and mapping ecosystem services: Demand and supply of pollination in the European Union. *Ecol. Indic.* 36, 131–141. <https://doi.org/10.1016/j.ecolind.2013.07.014>
- Shackelford, G., Steward, P.R., Benton, T.G., Kunin, W.E., Potts, S.G., Biesmeijer, J.C., Sait, S.M., 2013. Comparison of pollinators and natural enemies: a meta-analysis of landscape and local effects on abundance and richness in crops. *Biol. Rev. Camb. Philos. Soc.* 88, 1002–1021. <https://doi.org/10.1111/brv.12040>
- Somme, L., Mayer, C., Jacquemart, A.-L., 2014. Multilevel Spatial Structure Impacts on the Pollination Services of *Comarum palustre* (Rosaceae). *PLOS ONE* 9, e99295. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0099295>
- Spake, R., Bellamy, C., Graham, L.J., Watts, K., Wilson, T., Norton, L.R., Wood, C.M., Schmucki, R., Bullock, J.M., Eigenbrod, F., 2019. An analytical framework for spatially targeted management of natural capital. *Nat. Sustain.* 2, 90. <https://doi.org/10.1038/s41893-019-0223-4>
- Steckel, J., Westphal, C., Peters, M.K., Bellach, M., Rothenwoehrer, C., Erasmí, S., Scherber, C., Tschardtke, T., Steffan-Dewenter, I., 2014. Landscape composition and configuration differently affect trap-nesting bees, wasps and their antagonists. *Biol. Conserv.* 172, 56–64. <https://doi.org/10.1016/j.biocon.2014.02.015>
- Steffan-Dewenter, I., Münzenberg, U., Bürger, C., Thies, C., Tschardtke, T., 2002. Scale-Dependent Effects of Landscape Context on Three Pollinator Guilds. *Ecology* 83, 1421–1432. [https://doi.org/10.1890/0012-9658\(2002\)083\[1421:SDEOLC\]2.0.CO;2](https://doi.org/10.1890/0012-9658(2002)083[1421:SDEOLC]2.0.CO;2)
- Taki, H., Okabe, K., Yamaura, Y., Matsuura, T., Sueyoshi, M., Makino, S., Maeto, K., 2010. Effects of landscape metrics on Apis and non-Apis pollinators and seed set in common buckwheat. *Basic Appl. Ecol.* 11, 594–602. <https://doi.org/10.1016/j.baae.2010.08.004>
- Tschardtke, T., Tylianakis, J.M., Rand, T.A., Didham, R.K., Fahrig, L., Batáry, P., Bengtsson, J., Clough, Y., Crist, T.O., Dormann, C.F., Ewers, R.M., Fründ, J., Holt, R.D., Holzschuh, A., Klein, A.M., Kleijn, D., Kremen, C., Landis, D.A., Laurance, W., Lindenmayer, D., Scherber, C., Sodhi, N., Steffan-Dewenter, I., Thies, C., Putten, W.H. van der, Westphal, C., 2012. Landscape moderation of biodiversity patterns and processes - eight hypotheses. *Biol. Rev.* 87, 661–685. <https://doi.org/10.1111/j.1469-185X.2011.00216.x>
- Vaissière, B.E., Freitas, B.M., Gemmill-Herren, B., 2011. Protocol to detect and assess pollination deficits in crops: a handbook for its use, FAO. ed. Rome, Italy.
- Vannier, C., Lefebvre, J., Longaretti, P.-Y., Lavorel, S., 2016. Patterns of landscape change in a rapidly urbanizing mountain region. *Cybergeo Eur. J. Geogr.* <https://doi.org/10.4000/cybergeo.27800>
- Villamagna, A.M., Angermeier, P.L., Bennett, E.M., 2013. Capacity, pressure, demand, and flow: A conceptual framework for analyzing ecosystem service provision and delivery. *Ecol. Complex.* 15, 114–121. <https://doi.org/10.1016/j.ecocom.2013.07.004>
- Walsh, C., Nally, R.M., 2013. hier.part: Hierarchical Partitioning.
- Williams, N.M., Crone, E.E., Roulston, T.H., Minckley, R.L., Packer, L., Potts, S.G., 2010. Ecological and life-history traits predict bee species responses to environmental disturbances. *Biol.*

- Conserv., Conserving complexity: Global change and community-scale interactions 143, 2280–2291. <https://doi.org/10.1016/j.biocon.2010.03.024>
- Winfree, R., Kremen, C., 2009. Are ecosystem services stabilized by differences among species? A test using crop pollination. *Proc. R. Soc. B Biol. Sci.* 276, 229–237. <https://doi.org/10.1098/rspb.2008.0709>
- Winfree, R., Williams, N.M., Gaines, H., Ascher, J.S., Kremen, C., 2008. Wild bee pollinators provide the majority of crop visitation across land-use gradients in New Jersey and Pennsylvania, USA. *J. Appl. Ecol.* 45, 793–802. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2664.2007.01418.x>
- Woodcock, B.A., Edwards, M., Redhead, J., Meek, W.R., Nuttall, P., Falk, S., Nowakowski, M., Pywell, R.F., 2013. Crop flower visitation by honeybees, bumblebees and solitary bees: Behavioural differences and diversity responses to landscape. *Agric. Ecosyst. Environ.* 171, 1–8. <https://doi.org/10.1016/j.agee.2013.03.005>
- Xie, Z., Pan, D., Teichroew, J., An, J., 2016. The Potential Influence of Bumble Bee Visitation on Foraging Behaviors and Assemblages of Honey Bees on Squash Flowers in Highland Agricultural Ecosystems. *PLOS ONE* 11, e0144590. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0144590>
- Zurbuchen, A., Landert, L., Klaiber, J., Müller, A., Hein, S., Dorn, S., 2010. Maximum foraging ranges in solitary bees: only few individuals have the capability to cover long foraging distances. *Biol. Conserv.* 143, 669–676. <https://doi.org/10.1016/j.biocon.2009.12.003>



## Appendix A: Plot resource estimation

**Table A1:** Flower colours of in-field flower resources estimated in 50-by-50 cm quadrats.

Flower colours	
-	White
-	White and yellow
-	White and yellow and pink
-	Yellow
-	Yellow and pink or yellow and red
-	Pink
-	Red
-	Blue
-	Blue and white or blue and yellow
-	Purple
-	Black-brown
-	Green or green-yellow
-	Green and pink

**Table A2:** Flower shapes of in-field flower resources estimated in 50-by-50 cm quadrats.

Flower shapes			
-	Bedstraw	-	Pansy
-	Buttercup	-	Plantain
-	<i>Campanula</i>	-	Primrose
-	Carnation	-	Rush
-	Clover	-	<i>Salvia</i>
-	Daisy	-	<i>Scabiosa</i>
-	Dandelion	-	<i>Stellaria</i>
-	Dock	-	Thistle
-	Geranium	-	<i>Veronica</i> (speedwell)
-	Gillyflower	-	Vetch
-	Marjoram	-	Wild carrot
-	<i>Myosotis</i>	-	Others
-	Orchid		

**Table A3:** Immediate surrounding scores of studied plot.

Category	Elements			
<b>Bare ground</b>	Rocky outcrop, rocks Pebble and stone Bareground Dead wood	Qualitative estimation: absence (0)/weak presence (1)/significant presence (2)		
<b>Open water and potential habitats</b>	Backwater Running water Unpaved road Low wall, old building Embankment Micro-relief	Qualitative estimation: absence (0)/weak presence (1)/significant presence (2)		
<b>Vegetation</b>	<b>Woody</b>	<i>Tree cover rate</i>	5 categories (1 to 5)	
		<i>Trees</i> (absence: 0)	Placement	Qualitative characterisation (0-1 or 1-2)
			Location	
		<i>Shrub and bush</i> (absence: 0)	Placement	Qualitative characterisation (0-1, 1-2 or 0-2)
			Location	
			Height	
		<i>Hedgerows</i> (absence: 0)	Varieties	Qualitative characterisation (0-1 or 0-2)
	Length			
	Width			
	<b>Herbaceous</b>	Height	Qualitative characterisation (0-1, 0-2 or 0-3)	
Cover heterogeneity				
Vegetation type				
Tall leguminous plants				
Flowering plants				
Grassed strip				
Forest edge				

## Appendix B: Results of the analyses for the other insect group

**Table B1:** Results of simple linear models with one explicative variable for the other insect groups. Significance level is (NS):  $p \geq 0.10$ ; (.):  $0.10 > p \geq 0.05$ ; (\*):  $0.05 > p \geq 0.01$ ; (\*\*):  $0.01 > p \geq 0.001$ ; (\*\*\*):  $p > 0.001$ . (log): log-transformed variable. (sqrt): square-root transformed variable.

Response variable	Grassland 3 km	Grassland 500 m	Cropland 500 m	Hedgerow 3 km	Mean number of earth mounds (log)
Other insect abundance (sqrt)	0.06 (0.03) * $R^2_{adj} = 0.12$	0.04 (0.02) * $R^2_{adj} = 0.10$	-0.03 (0.01) * $R^2_{adj} = 0.15$	0.03 (0.02) * $R^2_{adj} = 0.12$	-0.18 (0.05) ** $R^2_{adj} = 0.28$

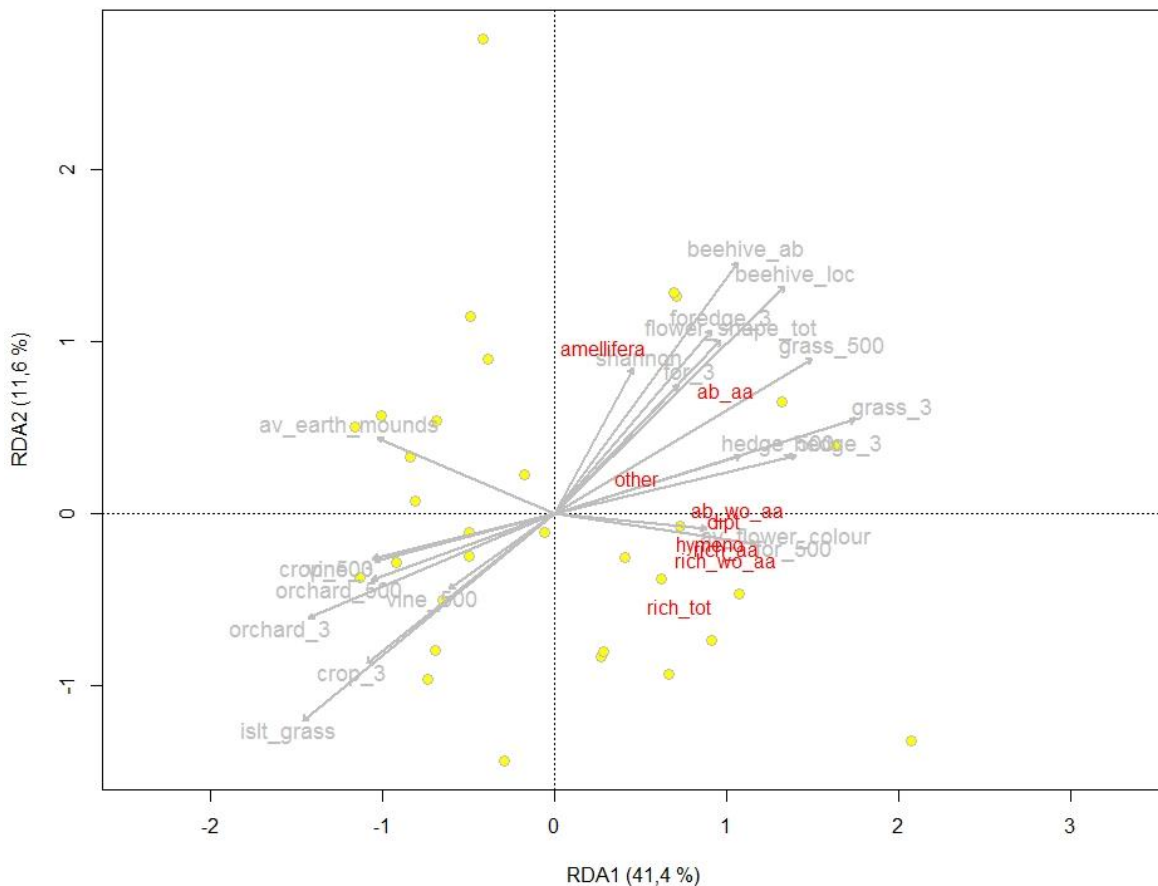
**Table B2:** Equivalent best linear models with less than 2 units of difference in the Aikaike criterion (AICc) for the response variable “abundance of other insects”. (log) indicates log- transformed variables.

Intercept	Cropland 500 m	Hedgerow 3 km	Mean number of earth mounds (log)	Grassland 3 km	$R^2_{adj}$	df	AICc
5.12	-0.02		-1.03		0.40	4	122.0
4.41			-1.18		0.34	3	123.3
2.94		0.02	-1.05		0.37	4	123.6
3.63			-1.05	0.01	0.37	4	123.7

## Appendix C: Results of multivariate analysis

### A. Redundancy analysis (RDA)

The two first axes of the RDA explained 53 % of the variance (Figure C1). Pollinator community characteristics were highly correlated with each other, besides the abundance of domestic honeybees, the average abundance of pollinators with the domestic honeybees and total group richness. Environmental and management variables were mainly grouped into two groups negatively correlated, defining an axis of environmental variation: first, variables linked to variables favourable for pollinator communities (semi-natural habitats – forest, grassland and hedgerows – and beehive characteristics, located in the upper right quarter); second variables linked to habitat detrimental land uses for pollinators (cropland, orchard, vineyard and isolation from the closest grassland patch; located in the lower left quarter).



**Figure C1:** Redundancy analysis between the pollinator community characteristics (in red) and the management and environmental variables (in grey). The yellow points represent the different orchard plots.

Pollinator community characteristics: ab\_aa: average pollinator abundance with the domestic honeybee (individual number per 12 min of observation). ab\_wo\_aa: average pollinator abundance without the domestic honeybee (individual number per 12 min of observation). rich\_aa: average pollinator richness with the domestic honeybee (group number per 12 min of observation). rich\_wo\_aa: average pollinator richness without the domestic honeybee (group number per 12 min of observation). rich\_tot: total richness of pollinators (group number for 2 hours of observation). amellifera: abundance of domestic honeybees (individual number for 2 h of observation). hymeno: abundance of wild hymenopteran (wild bees, bumblebees, wasps) (individual number for 2 h of observation). dipt: abundance of dipteran (hoverflies and other dipteran) (individual number for 2 h of observation). other: abundance of other insects (individual number for 2 h of observation).

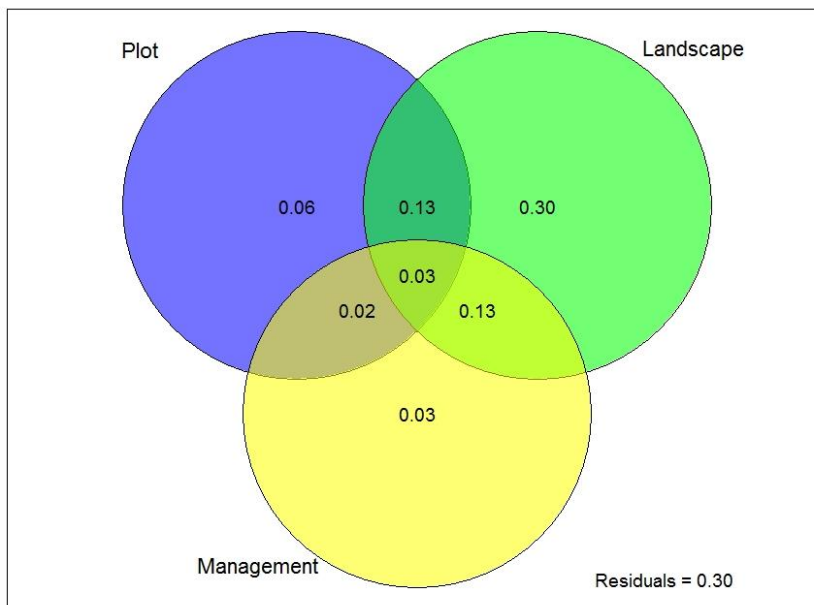
Management and environmental variables: beehive\_ab. : beehive abundance index. beehive\_loc: beehive location index. grass\_3/grass\_500: proportion of grassland cover at 3 km and 500 m. for\_3/for\_500: proportion of forest cover at 3 km and 500 m. Orchard\_3/orchard\_500: proportion of orchard cover at 3 km and 500 m. crop\_3/crop\_500: proportion of cropland

cover at 3 km and 500 m. vine\_3/vine\_500: proportion of vineyard cover at 3 km and 500 m. hedge\_3/hedge\_500: area of hedge row at 3 km and 500 m. foredge\_3: forest edge length at 3 km. islt\_grass: isolation (distance) from the closest grassland patch. av\_earth\_nb : average earth mound number per transect. flower\_shape\_tot: total number of flower shapes observed on the orchard plot. av\_flower\_colour: average number of flower colours (per quadrat (0.25 m<sup>2</sup>)). shannon: Shannon index of flower shape diversity.

This RDA was congruent with the results of the linear models, pollinator communities were positively correlated mainly with landscape semi-natural habitats and beehive location and abundance, besides the total richness of pollinator groups. Conversely, they were negatively correlated with intensive land uses and isolation from semi-natural habitat. This representation allows a summary of the observed relationships between environmental variables and pollinator communities, reinforcing the overall importance of landscape-scale variables compared to plot scale variables. It highlighted the high correlations between explanatory variables.

### B. Variance partitioning analysis

The variance partitioning analysis highlighted the major role of landscape-scale variables compared to plot-scale variables, with 30 % of the variance in pollinator communities explained by the landscape variables alone while plot-scale variables explained 6 % of the variance and management 3 % (Figure C2). Landscape and plot variables shared 13 % of the explained variance, as well as landscape and management variables. Plot and management variables shared only 2 % of the explained variance. The three variable sets shared 3 % of the explained variance. This analysis was congruent with the linear model analysis and pointed out the importance of managing semi-natural habitats at a landscape scale but also emphasized that variables contributing to pollinator communities were not considered (30 % of unexplained variance), what could be management practices such as pesticide application.



**Figure C2:** Variance partitioning determining the variance of pollinator community variations explained by different sets of explanatory variables: plot scale variables (blue circle), landscape scale variables (green circle) and management variables (yellow circle). Each number is a fraction of the variance explained by a set of variables (e.g. 6 % for the plot variables) or the part of variance explained common to two sets of variables (for example 13 % for the plot and landscape variable sets) or by the three sets of variables (3 %). 30 % of residual variance is not explained by any of the variable sets.

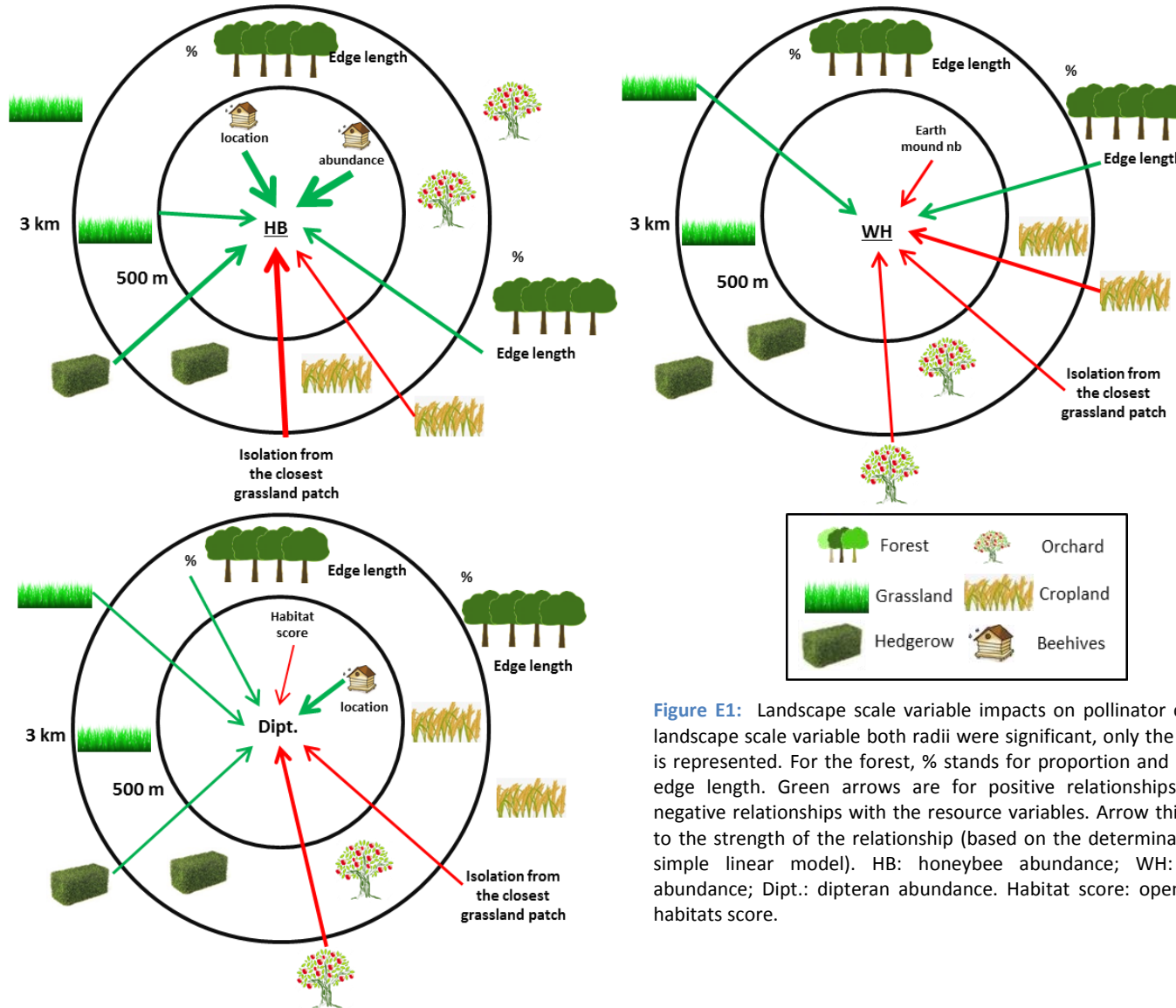


## Appendix D: Results of simple linear models between resource variables and pollinator communities

**Table D1:** Results of simple linear models with a single explanatory variable for each response variable. Significance level is (NS):  $p \geq 0.10$ ; (.):  $0.10 > p \geq 0.05$ ; (\*):  $0.05 > p \geq 0.01$ ; (\*\*):  $0.01 > p \geq 0.001$ ; (\*\*\*):  $p > 0.001$ . Bold indicates selected variables included in more complex models. (log): log-transformed response variables. DHB : domestic honeybee. Wild hym. ab. : Wild hymenopteran abundance. wo: without. nb: number. Habitat score: open water and potential habitat score.

Response variable	Grassland 3 km	Grassland 500 m	Cropland 3 km	Cropland 500 m	Orchard 3 km	Orchard 500 m	Forest 3 km	Forest 500 m	Forest Edge 3 km
Abundance with DHB	<b>0.26 (0.05) ***</b> R <sup>2</sup> <sub>adj</sub> = <b>0.46</b>	0.18 (0.03) *** R <sup>2</sup> <sub>adj</sub> = 0.46	<b>-0.11 (0.03) **</b> R <sup>2</sup> <sub>adj</sub> = <b>0.27</b>	-0.07 (0.03) * R <sup>2</sup> <sub>adj</sub> = 0.12	<b>-0.60 (0.15) ***</b> R <sup>2</sup> <sub>adj</sub> = <b>0.34</b>	-0.15 (0.06) * R <sup>2</sup> <sub>adj</sub> = 0.15	<b>0.14 (0.06) *</b> R <sup>2</sup> <sub>adj</sub> = <b>0.13</b>	NS	<b>0.04 (0.01) **</b> R <sup>2</sup> <sub>adj</sub> = <b>0.26</b>
Abundance wo DHB (log)	<b>0.03 (0.008) **</b> R <sup>2</sup> <sub>adj</sub> = <b>0.25</b>	0.02 (0.006) ** R <sup>2</sup> <sub>adj</sub> = 0.18	<b>-0.008 (0.005) *</b> R <sup>2</sup> <sub>adj</sub> = <b>0.13</b>	NS	<b>-0.06 (0.02) *</b> R <sup>2</sup> <sub>adj</sub> = <b>0.17</b>	NS	NS	NS	NS
Richness with DHB	<b>0.03 (0.009) **</b> R <sup>2</sup> <sub>adj</sub> = <b>0.25</b>	0.02 (0.006) * R <sup>2</sup> <sub>adj</sub> = 0.14	NS	NS	<b>-0.06 (0.02) *</b> R <sup>2</sup> <sub>adj</sub> = <b>0.17</b>	NS	NS	<b>0.02 (0.008) *</b> R <sup>2</sup> <sub>adj</sub> = <b>0.11</b>	NS
Richness wo DHB	<b>0.03 (0.008) **</b> R <sup>2</sup> <sub>adj</sub> = <b>0.23</b>	0.01 (0.006) * R <sup>2</sup> <sub>adj</sub> = 0.13	NS	NS	<b>-0.06 (0.02) *</b> R <sup>2</sup> <sub>adj</sub> = <b>0.17</b>	NS	NS	<b>0.02 (0.008) *</b> R <sup>2</sup> <sub>adj</sub> = <b>0.13</b>	NS
DHB abundance (log)	0.02 (0.008) ** R <sup>2</sup> <sub>adj</sub> = 0.11	<b>0.01 (0.005) **</b> R <sup>2</sup> <sub>adj</sub> = <b>0.19</b>	<b>-0.01 (0.004) **</b> R <sup>2</sup> <sub>adj</sub> = <b>0.14</b>	NS	NS	NS	NS	NS	<b>0.004 (0.002) **</b> R <sup>2</sup> <sub>adj</sub> = <b>0.19</b>
Wild hym. ab. (log)	<b>0.02 (0.008) **</b> R <sup>2</sup> <sub>adj</sub> = <b>0.19</b>	NS	<b>-0.01 (0.004) **</b> R <sup>2</sup> <sub>adj</sub> = <b>0.19</b>	-0.01 (0.004) * R <sup>2</sup> <sub>adj</sub> = 0.12	<b>-0.05 (0.02) *</b> R <sup>2</sup> <sub>adj</sub> = <b>0.12</b>	NS	0.02 (0.008) * R <sup>2</sup> <sub>adj</sub> = 0.10	<b>0.02 (0.008) **</b> R <sup>2</sup> <sub>adj</sub> = <b>0.21</b>	<b>0.004 (0.001) *</b> R <sup>2</sup> <sub>adj</sub> = <b>0.11</b>
Dipteran abundance (log)	<b>0.03 (0.01) *</b> R <sup>2</sup> <sub>adj</sub> = <b>0.14</b>	0.02 (0.008) * R <sup>2</sup> <sub>adj</sub> = 0.11	NS	NS	<b>-0.08 (0.03) **</b> R <sup>2</sup> <sub>adj</sub> = <b>0.18</b>	-0.02 (0.01) * R <sup>2</sup> <sub>adj</sub> = 0.13	NS	NS	NS
Response variable	Hedgerow 3 km	Hedgerow 500 m	Log (isolation)	Shannon Index	Total nb of flower shapes	Mean nb of earth mounds	Habitat score	Index of beehive abundance	Index of beehive location
Abundance with DHB	<b>0.11 (0.03) **</b> R <sup>2</sup> <sub>adj</sub> = <b>0.25</b>	2.15 (0.81) * R <sup>2</sup> <sub>adj</sub> = 0.17	<b>-1.69 (0.28) ***</b> R <sup>2</sup> <sub>adj</sub> = <b>0.53</b>	<b>3.83 (1.82) *</b> R <sup>2</sup> <sub>adj</sub> = <b>0.10</b>	<b>1.17 (0.34) **</b> R <sup>2</sup> <sub>adj</sub> = <b>0.26</b>	NS	<b>-1.38 (0.60) *</b> R <sup>2</sup> <sub>adj</sub> = <b>0.12</b>	1/0: <b>4.87 (1.45)**</b> 2/0: <b>8.99 (1.85)***</b> 2/1: <b>4.11 (1.62) *</b> R <sup>2</sup> <sub>adj</sub> = <b>0.42 ***</b>	1/0: <b>2.09 (1.79) NS</b> 2/0: <b>7.55 (1.42) ***</b> 2/1: <b>5.46 (1.6) **</b> R <sup>2</sup> <sub>adj</sub> = <b>0.50 ***</b>
Abundance wo DHB (log)	<b>0.01 (0.005) *</b> R <sup>2</sup> <sub>adj</sub> = <b>0.15</b>	0.23 (0.11) * R <sup>2</sup> <sub>adj</sub> = 0.10	<b>-0.13 (0.05) *</b> R <sup>2</sup> <sub>adj</sub> = <b>0.17</b>	NS	NS	<b>-0.05 (0.02) **</b> R <sup>2</sup> <sub>adj</sub> = <b>0.19</b>	<b>-0.22 (0.08) **</b> R <sup>2</sup> <sub>adj</sub> = <b>0.19</b>	NS	1/0: <b>-0.25 (0.28) NS</b> 2/0: <b>0.57 (0.23) *</b> 2/1: <b>0.79 (0.25) **</b> R <sup>2</sup> <sub>adj</sub> = <b>0.26 **</b>
Richness with DHB	<b>0.01 (0.005) *</b> R <sup>2</sup> <sub>adj</sub> = <b>0.15</b>	NS	<b>-0.12 (0.05) *</b> R <sup>2</sup> <sub>adj</sub> = <b>0.11</b>	NS	NS	NS	NS	NS	1/0: <b>-0.25 (0.33) NS</b> 2/0: <b>0.46 (0.26) .</b> 2/1: <b>0.71 (0.29) *</b> R <sup>2</sup> <sub>adj</sub> = <b>0.15</b>
Richness wo DHB	<b>0.01 (0.005) *</b> R <sup>2</sup> <sub>adj</sub> = <b>0.16</b>	NS	<b>-0.12 (0.06) *</b> R <sup>2</sup> <sub>adj</sub> = <b>0.10</b>	NS	NS	NS	NS	NS	1/0: <b>-0.37 (0.33) NS</b> 2/0: <b>0.40 (0.26) NS</b> 2/1: <b>0.77 (0.29) *</b> R <sup>2</sup> <sub>adj</sub> = <b>0.16 *</b>
DHB abundance (log)	NS	NS	<b>-0.15 (0.04) ***</b> R <sup>2</sup> <sub>adj</sub> = <b>0.30</b>	NS	NS	NS	NS	1/0: <b>0.61 (0.18) **</b> 2/0: <b>0.99 (0.22) ***</b> 2/1: <b>0.38 (0.19) .</b> R <sup>2</sup> <sub>adj</sub> = <b>0.40 ***</b>	1/0: <b>0.67 (0.24) **</b> 2/0: <b>0.75 (0.19) ***</b> 2/1: <b>0.08 (0.21) NS</b> R <sup>2</sup> <sub>adj</sub> = <b>0.32 **</b>
Wild hym. ab. (log)	NS	NS	<b>-0.12 (0.05) *</b> R <sup>2</sup> <sub>adj</sub> = <b>0.12</b>	NS	NS	<b>-0.01 (0.004) *</b> R <sup>2</sup> <sub>adj</sub> = <b>0.12</b>	NS	NS	NS
Dipteran abundance (log)	<b>0.01 (0.006) *</b> R <sup>2</sup> <sub>adj</sub> = <b>0.13</b>	NS	<b>-0.16 (0.07) *</b> R <sup>2</sup> <sub>adj</sub> = <b>0.13</b>	NS	NS	NS	<b>-0.21 (0.10) **</b> R <sup>2</sup> <sub>adj</sub> = <b>0.10</b>	NS	1/0: <b>-0.53 (0.37) NS</b> 2/0: <b>0.57 (0.30) .</b> 2/1: <b>1.10 (0.33) **</b> R <sup>2</sup> <sub>adj</sub> = <b>0.25 **</b>

## Appendix E: Relationships between resource variables and specific group abundance



**Figure E1:** Landscape scale variable impacts on pollinator community. If for one landscape scale variable both radii were significant, only the strongest relationship is represented. For the forest, % stands for proportion and *edge length* for forest edge length. Green arrows are for positive relationships and red arrows for negative relationships with the resource variables. Arrow thickness is proportional to the strength of the relationship (based on the determination coefficient of the simple linear model). HB: honeybee abundance; WH: wild hymenopteran abundance; Dipt.: dipteran abundance. Habitat score: open water and potential habitats score.

## Appendix F: Equivalent best linear models with variables of plot and landscape scales

**Table F1:** Equivalent best linear models with less than 2 units of difference in the Aikaike criterion (AICc) for the response variable “abundance with the domestic honeybee”. Bold row indicates the selected model. (log): log-transformed response variable.

Intercept	Cropland 3 km	Hedgerow 500 m	Isolation grassland (log)	Grassland 3 km	Grassland 500 m	Flower shape number	Beehive abundance index	Beehive location index	R <sup>2</sup> <sub>adj</sub>	df	AICc
<b>11.65</b>			-0.85	0.11			+		0.66	6	160.0
<b>13.02</b>		1.04	-1.10				+		0.66	6	160.3
<b>11.74</b>			-1.04			0.47	+		0.66	6	160.8
<b>14.67</b>			<b>-1.22</b>				+		<b>0.63</b>	<b>5</b>	<b>161.2</b>
<b>10.19</b>			-0.80	0.09		0.34	+		0.67	7	161.6
<b>8.45</b>	0.05		-0.74	0.18			+		0.67	7	161.7
<b>11.28</b>		0.80	-0.99			0.34	+		0.67	7	161.9
<b>10.18</b>			-0.68	0.11			+	+	0.67	7	161.9
<b>11.46</b>		0.69	-0.88	0.08			+		0.67	7	161.9
<b>12.66</b>			-1.15		0.09				0.60	4	162.0

**Table F2:** Equivalent best linear models with less than 2 units of difference in the Aikaike criterion (AICc) for the response variable “richness with the domestic honeybee”. Bold row indicates the selected model.

Intercept	Grassland 3 km	Orchard 3 km	Forest 500 m	R <sup>2</sup> <sub>adj</sub>	df	AICc
<b>2.60</b>	<b>0.03</b>			<b>0.25</b>	<b>3</b>	<b>58.6</b>
<b>2.54</b>	0.02		0.008	0.24	4	60.3
<b>2.82</b>	0.02	-0.02		0.24	4	60.4

**Table F3:** Equivalent best linear models with less than 2 units of difference in the Aikaike criterion (AICc) for the response variable “abundance without the domestic honeybee”. Bold row indicates the selected model. (log): log-transformed response variable. Habitat score: open water and potential habitats score.

Intercept	Grassland 3 km	Habitat score	Mean number of earth mounds (log)	Beehive location index	R <sup>2</sup> <sub>adj</sub>	df	AICc
<b>11.65</b>			<b>-0.04</b>	+	<b>0.46</b>	<b>5</b>	<b>46.8</b>
<b>13.02</b>		-0.10	-0.04	+	0.49	6	47.1
<b>11.74</b>	0.01		-0.04	+	0.47	6	48.3

**Table F4:** Equivalent best linear models with less than 2 units of difference in the Aikaike criterion (AICc) for the response variable “richness without the domestic honeybee”. Bold row indicates the selected model.

Intercept	Grassland 3 km	Orchard 3 km	Forest 500 m	Beehive location index	R <sup>2</sup> <sub>adj</sub>	df	AICc
<b>1.68</b>	<b>0.03</b>				<b>0.23</b>	<b>3</b>	<b>59.7</b>
<b>1.30</b>	0.02			+	0.29	5	60.7
<b>1.61</b>	0.02		0.01		0.23	4	61.1
<b>1.95</b>	0.02	-0.03			0.23	4	61.3
<b>2.17</b>		-0.05	0.01		0.22	4	61.5

**Table F5:** Equivalent best linear models with less than 2 units of difference in the Aikaike criterion (AICc) for the response variable “abundance of domestic honeybees”. Bold rows indicate the selected models. (log): log-transformed response variable.

Intercept	Isolation grassland (log)	Beehive abundance index	Beehive location index	R <sup>2</sup> <sub>adj</sub>	df	AICc
<b>4.21</b>	<b>-0.08</b>	+		<b>0.45</b>	<b>5</b>	<b>39.7</b>
4.53	-0.11	+	+	0.48	6	39.9
<b>4.03</b>		+		<b>0.40</b>	<b>4</b>	<b>40.6</b>
4.54	-0.12		+	0.41	5	41.6

**Table F6:** Equivalent best linear models with less than 2 units of difference in the Aikaike criterion (AICc) for the response variable “abundance of wild bees”. Bold rows indicate the selected models. (log): log-transformed response variable.

Intercept	Isolation grassland (log)	Forest 500 m	Grassland 3 km	Orchard 3 km	Cropland 3 km	R <sup>2</sup> <sub>adj</sub>	df	AICc
<b>1.84</b>		<b>0.01</b>	<b>0.02</b>			<b>0.26</b>	<b>4</b>	<b>55.2</b>
2.23		0.02		-0.04		0.25	4	55.3
<b>2.00</b>		<b>0.02</b>				<b>0.21</b>	<b>3</b>	<b>55.7</b>
<b>1.95</b>			<b>0.02</b>			<b>0.19</b>	<b>3</b>	<b>56.2</b>
2.26	-0.07	0.02				0.23	4	56.2
2.86					-0.01	0.19	3	56.3
2.41		0.01			-0.01	0.23	4	56.5
2.90				-0.3	-0.01	0.21	4	56.9

**Table F7:** Equivalent best linear models with less than 2 units of difference in the Aikaike criterion (AICc) for the response variable “abundance of dipteran”. Bold rows indicate the selected models. Habitat score: open water and potential habitats score.

Intercept	Hedgerow 3 km	Grassland 3 km	Orchard 3 km	Beehive location index	Habitat score	R <sup>2</sup> <sub>adj</sub>	df	AICc
<b>2.31</b>				+		<b>0.25</b>	<b>4</b>	<b>71.3</b>
1.76	0.001			+		0.29	5	71.3
2.07		0.02		+		0.28	5	72.1
2.62				+	-0.12	0.26	5	72.6
3.41			-0.08			<b>0.18</b>	<b>3</b>	<b>72.8</b>
2.74	0.001		-0.06			0.20	4	73.3

## Appendix G: Manageable variables to maximise pollination

**Table G1:** Identification of manageable variables to maximize pollination, selected from most frequently significant variables in Table D1. Bold indicates significant variables. (log) indicates log-transformed response variables.

Response variable	Explicative variable	Estimate (SE)	Variable p-value	Model
Abundance with the domestic honeybee	% of grassland in a 3 km radius	<b>0.16 (0.05)</b>	<b>0.006</b>	R <sup>2</sup> adj = 0.61
	Beehive location	1/0: <b>1.12 (1.61)</b>	<b>0.50</b>	F <sub>3,27</sub> = 16.83
	SS: <b>1.17</b> ; MS = 58.55 ; F = <b>6.85</b> ; p = <b>0.004</b>	2/0: <b>5.11 (1.50)</b> 2/1: <b>3.99 (1.47)</b>	<b>0.002</b> <b>0.01</b>	p < 0.001
Richness with the domestic honeybee	% of grassland in a 3 km radius	<b>0.02 (0.01)</b>	<b>0.02</b>	R <sup>2</sup> adj = 0.27
	Beehive location	1/0: - 0.40 (0.31)	0.21	F <sub>3,27</sub> = 4.80
	SS: 0.98 ; MS = 0.49 ; F = 1.54 ; p = 0.23	2/0: 0.08 (0.29) 2/1: 0.48 (0.28)	0.78 0.10	p = 0.008
Abundance without the domestic honeybee(log)	% of grassland in a 3 km radius	<b>0.02</b>	<b>0.04</b>	R <sup>2</sup> adj = 0.35
	Beehive location	1/0: - 0.33 (0.27)	0.23	F <sub>3,27</sub> = 6.36
	SS: 1.45 ; MS = 0.72 ; F = 2.94 ; p = 0.07	2/0: 0.27 (0.25) 2/1: 0.60 (0.25)	0.29 0.02	p = 0.002
Richness without the domestic honeybee	% of grassland in a 3 km radius	<b>0.02 (0.01)</b>	<b>0.02</b>	R <sup>2</sup> adj = 0.28
	Beehive location	1/0: - 0.53 (0.31)	0.10	F <sub>3,27</sub> = 4.98
	SS: 1.34 ; MS = 0.68 ; F = 2.13 ; p = 0.14	2/0: 0.01 (0.29) 2/1: 0.54 (0.28)	0.96 0.07	p = 0.007
Domestic honeybee abundance (log)	% of grassland in a 3 km radius	0.004 (0.008)	0.58	R <sup>2</sup> adj = 0.30
	Beehive location	1/0: <b>0.64 (0.25)</b>	<b>0.02</b>	F <sub>3,27</sub> = 5.26
	SS: <b>2.02</b> ; MS = <b>1.01</b> ; F = <b>5.92</b> ; p = <b>0.01</b>	2/0: <b>0.68 (0.23)</b> 2/1: <b>0.04 (0.23)</b>	<b>0.007</b> <b>0.87</b>	p = 0.005
Wild hymenopteran abundance (log)	% of grassland in a 3 km radius	0.02 (0.01)	0.07	R <sup>2</sup> adj = 0.16
	Beehive location	1/0: - 0.07 (0.31)	0.81	F <sub>3,27</sub> = 2.93
	SS: 0.28 ; MS = 0.14 ; F = 0.44 ; p = 0.65	2/0: 0.18 (0.29) 2/1: 0.25 (0.28)	0.54 0.38	p = 0.05
Dipteran abundance (log)	% of grassland in a 3 km radius	0.02 (0.01)	0.17	R <sup>2</sup> adj = 0.28
	Beehive location	1/0: - <b>0.63 (0.37)</b>	<b>0.10</b>	F <sub>3,27</sub> = 4.85
	SS: <b>3.5</b> ; MS = <b>1.75</b> ; F = <b>3.80</b> ; p = <b>0.03</b>	2/0: <b>0.30 (0.35)</b> 2/1: <b>0.94 (0.34)</b>	<b>0.39</b> <b>0.01</b>	p = 0.008

## Chapitre 1B

**Tableau 3.3 :** Modèles linéaires multiples sélectionnés qui maximisaient la variance expliquée par les variables explicatives (avec un compromis sur le sens écologique et la parcimonie du modèle). Les niveaux de significativité sont : (NS):  $p \geq 0.10$  ; (.) :  $0.10 > p \geq 0.05$  ; (\*) :  $0.05 > p \geq 0.01$  ; (\*\*):  $0.01 > p \geq 0.001$  ; (\*\*\*) :  $p > 0.001$ . 57.5 % vce est le résultat d'une analyse de partition hiérarchique de la variance et indique la proportion de variance expliquée dans le modèle par chaque variable. (log) indique les variables réponses qui ont été transformées par une fonction logarithmique.

Variable réponse	Prairie 3 km	Verger 3 km	Forêt 500 m	Culture 500 m	Log (isol.)	Indice d'abondance de ruches	Indice de localisation des ruches	Nombre moyen de tas de terre	Informations sur le modèle
Abondance avec l'abeille domestique					-1,22 (0,30) *** 57,5 % vce	1/0 : 2,44 (1,37) . 2/0 : 5,31 (1,73) ** 2/1 : 2,87 (1,33) *			R <sup>2</sup> adj = 0,63 $F_{3,27} = 17,99$ ***
	0,16 (0,05) ** 44,6 % vce						1/0 : 1,12 (1,61) NS 2/0 : 5,11 (1,50) ** 2/1 : 3,99 (1,47) * 55,4 % vce		R <sup>2</sup> adj = 0,61 $F_{3,27} = 16,83$ ***
Abondance sans l'abeille domestique (log)							1/0 : -0,07 (0,25) NS 2/0 : 0,64 (0,19) ** 2/1 : 0,70 (0,22) ** 59,6 % vce	-0,04 (0,01) ** 40,6 % vce	R <sup>2</sup> adj = 0,46 $F_{3,27} = 9,53$ ***
Richesse avec l'abeille domestique	0,03 (0,009) **								R <sup>2</sup> adj = 0,25 $F_{1,29} = 10,9$ ** $p = 0,002$
Richesse sans l'abeille domestique	0,03 (0,008) **								R <sup>2</sup> adj = 0,23 $F_{1,29} = 9,91$ **
Abondance de l'abeille domestique (log)							1/0 : 0,61 (0,18) ** 2/0 : 0,99 (0,22) *** 2/1 : 0,38 (0,19) .		R <sup>2</sup> adj = 0,40 $F_{2,28} = 10,92$ ***
					-0,08 (0,04) . 37,3 % vce		1/0 : 0,46 (0,19) * 2/0 : 0,86 (0,24) ** 2/1 : 0,30 (0,19) NS 62,7 % vce		R <sup>2</sup> adj = 0,45 $F_{3,27} = 9,06$ ***
Abondance des hyménoptères sauvages (log)			0,02 (0,007) **						R <sup>2</sup> adj = 0,21 $F_{1,29} = 8,83$ **
	0,02 (0,008) **								R <sup>2</sup> adj = 0,21 $F_{1,29} = 8,83$ **
	0,016 (0,009) . 48 % vce		0,015 (0,008) . 52 % vce						R <sup>2</sup> adj = 0,26 $F_{2,28} = 6,22$ **
Abondance des diptères (log)							1/0 : -0,53 (0,37) NS 2/0 : 0,57 (0,30) ., 2/1 : 1,10 (0,33) **		R <sup>2</sup> adj = 0,25 $F_{2,28} = 6,11$ **
			-0,08 (0,03) **						R <sup>2</sup> adj = 0,19 $F_{1,29} = 7,60$ *

### 3.4. Résumé des résultats de la pollinisation en vergers en 2018

Dans cette section, je ne présente que les résultats des modèles linéaires avec comme variables explicatives des indicateurs des ressources tant à l'échelle de la parcelle qu'à l'échelle du paysage (**Tableau 3.3**). Les résultats plus détaillés (une variable explicative à la fois) sont présentés dans l'article au cœur de ce chapitre (voir 3.3).

**L'abondance avec l'abeille domestique** était expliquée par un modèle incluant un effet positif de l'indice d'abondance des ruches dans le paysage et un effet négatif de l'isolation par rapport à la parcelle de prairie la plus proche ( $R^2_{\text{adj}} = 0,60$ ). Un modèle équivalent incluait un effet positif de la présence de ruches dans le paysage et un effet positif du couvert de prairie dans un rayon de 3 km (**Tableau 3.3**). Dans les deux cas, la variable à l'échelle du paysage expliquait une plus grande proportion de la variance. Le meilleur modèle pour **l'abondance sans l'abeille domestique** impliquait un effet positif des ruches localisées dans le paysage et un effet négatif du nombre moyen de tas de terre par transect ( $R^2_{\text{adj}} = 0,46$ ). Le couvert de prairie dans un rayon de 3 km expliquait le mieux la variation observée pour **les richesses avec ou sans l'abeille domestique** ( $R^2_{\text{adj}} > 0,20$ ) (**Tableau 3.3**).

L'indice de localisation des ruches (une variable de l'échelle locale) expliquait 40 % des variations observées de **l'abondance d'abeilles domestiques**. L'inclusion de l'isolation par rapport à la parcelle de prairie la plus proche améliorait le modèle qui expliquait alors 45 % de la variance observée (**Tableau 3.3**). **L'abondance d'hyménoptères sauvages** était expliquée au mieux par deux modèles parcimonieux équivalents incluant le couvert forestier à 500 m ou le couvert de prairie à 3 km. Ces deux modèles expliquaient 21 % de la variance observée. La combinaison de ces deux variables paysagères formait un modèle expliquant 26 % de la variance observée de l'abondance d'hyménoptères sauvages. **L'abondance de diptères** était expliquée par un effet positif de la présence de ruches dans le paysage ou un effet négatif du couvert de verger dans un rayon de 3 km, expliquant respectivement 25 et 19 % de la variance observée.

### 3.5. Résultats et discussion de la pollinisation en prairie en 2017

La richesse totale, l'abondance sans l'abeille domestique et l'abondance d'abeilles domestiques n'étaient expliquées par aucune des variables environnementales considérées ici.

#### 3.5.1. Communauté de pollinisateurs

Sur ces 10 parcelles, un total de 977 insectes a été observé. Les groupes d'insectes les plus présents étaient les abeilles domestiques et les diptères autres que les syrphes qui représentaient chacun un quart du total des observations (**Figure 3.2**). Les communautés étaient composées d'un cinquième d'hyménoptères « sauvages » (*i.e.* bourdons, abeilles sauvages, guêpes, Ichneumonidae et Tenthredinidae). Les insectes « autres » représentaient également une partie importante des observations. Deux groupes moins abondants étaient les syrphes (5 %) et les lépidoptères (8 %).

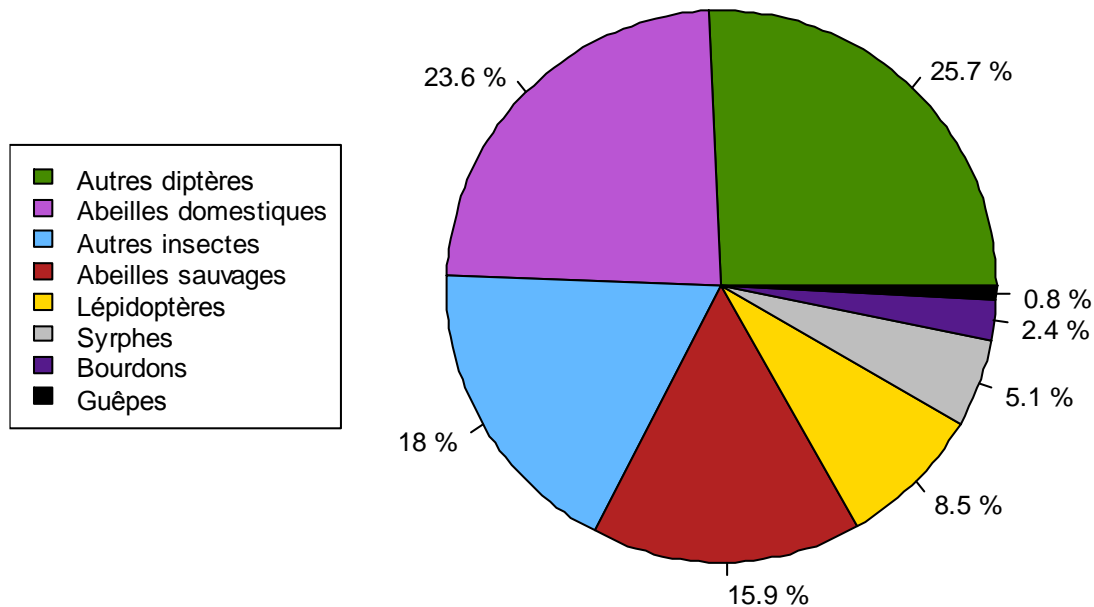


Figure 3.2 : Composition des communautés de pollinisateurs observés en prairie.

### 3.5.2. Ressources de la parcelle

Les **ressources alimentaires** présentes sur la parcelle avaient peu d'effet. Le nombre moyen des formes florales n'ayant un effet positif que sur l'abondance avec l'abeille domestique (Tableau 3.4). La richesse spécifique des ressources florales des parcelles améliore la diversité des pollinisateurs (informations supplémentaires en ligne de Garibaldi et al. (2014). Elle était corrélée avec l'abondance d'abeilles en prairie (Kearns and Oliveras, 2009) et avec des traits de la morphologie florale tels que la hauteur et la surface des fleurs participant à l'attractivité des fleurs (Fornoff et al., 2016). De plus, une plus grande densité d'entités florales en prairie assurait une plus grande abondance de syrphes (Lucas et al., 2017). L'activité des syrphes a également été reliée à la richesse de plantes en prairie (Hegland and Boeke, 2006).

Les **ressources de nidification** jouaient un rôle plus important comme l'indiquait le nombre plus grand d'indicateurs caractérisant les ressources de nidification corrélés avec les indicateurs directs. L'abondance d'hyménoptères sauvages augmentait avec le nombre moyen de tas de terre par transect, et l'abondance de syrphes avec le nombre moyen de cavités par transect (Tableau 3.2). Ce résultat est cohérent avec les observations de Potts et al. (2005, 2003) dans une mosaïque d'habitats méditerranéens en régénération post-incendie. Contrairement à nos hypothèses, le nombre moyen de terriers par transect avait un effet significativement négatif sur l'abondance d'hyménoptères sauvages et d'autres diptères et un effet marginalement significatif sur la richesse avec et sans l'abeille domestique (Tableau 3.2). Ce phénomène pourrait être dû au fait qu'une densité élevée de terriers traduit une forte présence de campagnols et autres rongeurs pouvant avoir un effet néfaste sur la productivité et la diversité de la prairie.

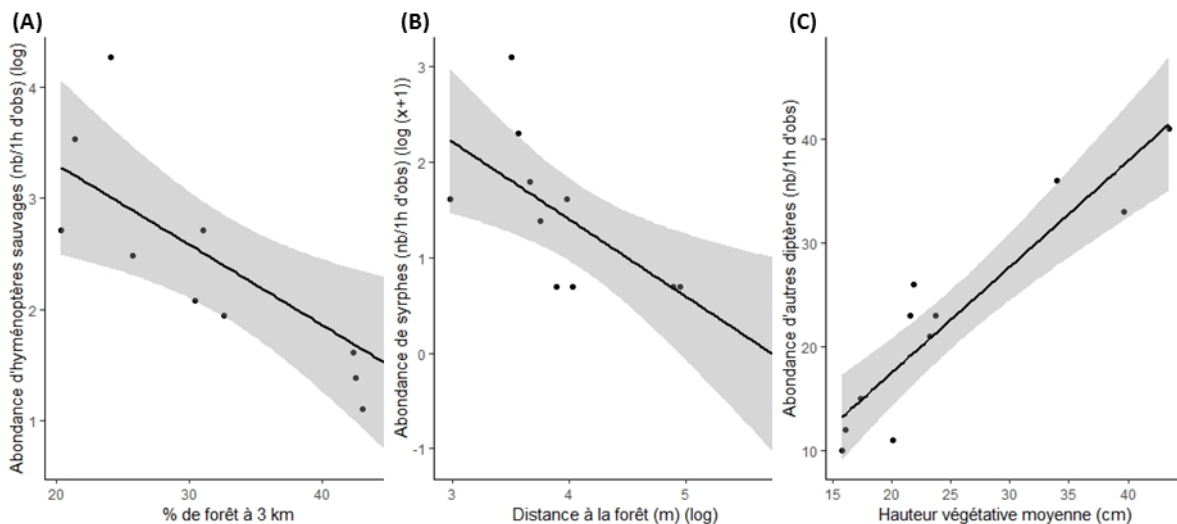


## Chapitre 1B

**Tableau 3.4 :** Résultats des modèles linéaires simples entre les variables environnementales à l'échelle de la parcelle et l'échelle du paysage et les variables réponses. Les « log » indiquent une transformation logarithmique des données. -0,48 (0,23) correspond à la pente de la droite de régression et à son écart-type. Les variables en gras correspondent aux variables sélectionnées lors de la réalisation de modèles linéaires multiples dans le cas où une seule variable était retenue. Degré de significativité des ML : (\*\*\*) :  $p < 0,001$  ; (\*\*) :  $0,001 \leq p < 0,01$  ; (\*) :  $0,01 \leq p < 0,05$  ; (.) :  $0,05 \leq p < 0,10$ .

Variable réponse	Variables à l'échelle du paysage	Variables à l'échelle de la parcelle
<b>Abondance avec l'abeille domestique (log)</b>	X	<ul style="list-style-type: none"> <li>• <b>Nb. moyen de formes de fleur par quadrat</b> <b>0,22 (0,09) *</b> <b>R<sup>2</sup><sub>adj</sub> = 0,39</b></li> <li>• Présence de haies sur le contour Présence/absence : 0,33 (0,17) . R<sup>2</sup><sub>adj</sub> = 0,22</li> </ul>
<b>Richesse avec l'abeille domestique</b>	<ul style="list-style-type: none"> <li>• Log(distance à la parcelle de forêt la plus proche) -0,48 (0,23) . R<sup>2</sup><sub>adj</sub> = 0,24</li> </ul>	<ul style="list-style-type: none"> <li>• Log(Nb. moyen de terriers par transect + 1) -0,54 (0,26) . R<sup>2</sup><sub>adj</sub> = 0,24</li> <li>• Présence de haies sur le contour Présence/absence : 1,02 (0,27) ** R<sup>2</sup><sub>adj</sub> = 0,57</li> </ul>
<b>Richesse sans l'abeille domestique</b>	<ul style="list-style-type: none"> <li>• % de forêt à 3 km -0,05 (0,02) * R<sup>2</sup><sub>adj</sub> = 0,47</li> </ul>	<ul style="list-style-type: none"> <li>• Log(Nb. moyen de terriers par transect + 1) -0,59 (0,26) . R<sup>2</sup><sub>adj</sub> = 0,29</li> <li>• Présence de haies sur le contour Présence/absence : 0,99 (0,30) ** R<sup>2</sup><sub>adj</sub> = 0,50</li> </ul>
<b>Abondance d'hyménoptères sauvages (log)</b>	<ul style="list-style-type: none"> <li>• % de forêt à 3 km -0,07 (0,02) * R<sup>2</sup><sub>adj</sub> = 0,48</li> </ul>	<ul style="list-style-type: none"> <li>• Nb. moyen de tas de terre par transect 0,06 (0,02) * R<sup>2</sup><sub>adj</sub> = 0,41</li> <li>• Log(Nb. moyen de terriers par transect + 1) -0,79 (0,34) * R<sup>2</sup><sub>adj</sub> = 0,30</li> <li>• Présence de haies sur le contour Présence/absence : 1,26 (0,42) * R<sup>2</sup><sub>adj</sub> = 0,44</li> </ul>
<b>Abondance de syrphes (log x + 1)</b>	<ul style="list-style-type: none"> <li>• Log(distance à la parcelle de forêt la plus proche) -0,81 (0,25) ** R<sup>2</sup><sub>adj</sub> = 0,50</li> <li>• % de sol artificialisé à 3 km 0,07 (0,02) * R<sup>2</sup><sub>adj</sub> = 0,38</li> <li>• % de prairie à 500 m -0,03 (0,01) . R<sup>2</sup><sub>adj</sub> = 0,23</li> </ul>	<ul style="list-style-type: none"> <li>• Nb. moyen de cavités par transect 0,39 (0,13) * R<sup>2</sup><sub>adj</sub> = 0,42</li> </ul>
<b>Abondance d'autres diptères</b>	<ul style="list-style-type: none"> <li>• % de forêt à 3 km -0,93 (0,21) ** R<sup>2</sup><sub>adj</sub> = 0,65</li> <li>• % de prairie à 3 km 0,39 (0,13) *. R<sup>2</sup><sub>adj</sub> = 0,33</li> </ul>	<ul style="list-style-type: none"> <li>• Log(Nb. moyen de terriers par transect + 1) -11,00 (3,30) ** R<sup>2</sup><sub>adj</sub> = 0,50</li> <li>• <b>Hauteur végétative moyenne de la prairie</b> <b>1,02 (0,14) ***</b> <b>R<sup>2</sup><sub>adj</sub> = 0,84</b></li> </ul>
<b>Abondance de lépidoptères</b>	<ul style="list-style-type: none"> <li>• % de prairie à 500 m 0,17 (0,08) . R<sup>2</sup><sub>adj</sub> = 0,23</li> </ul>	

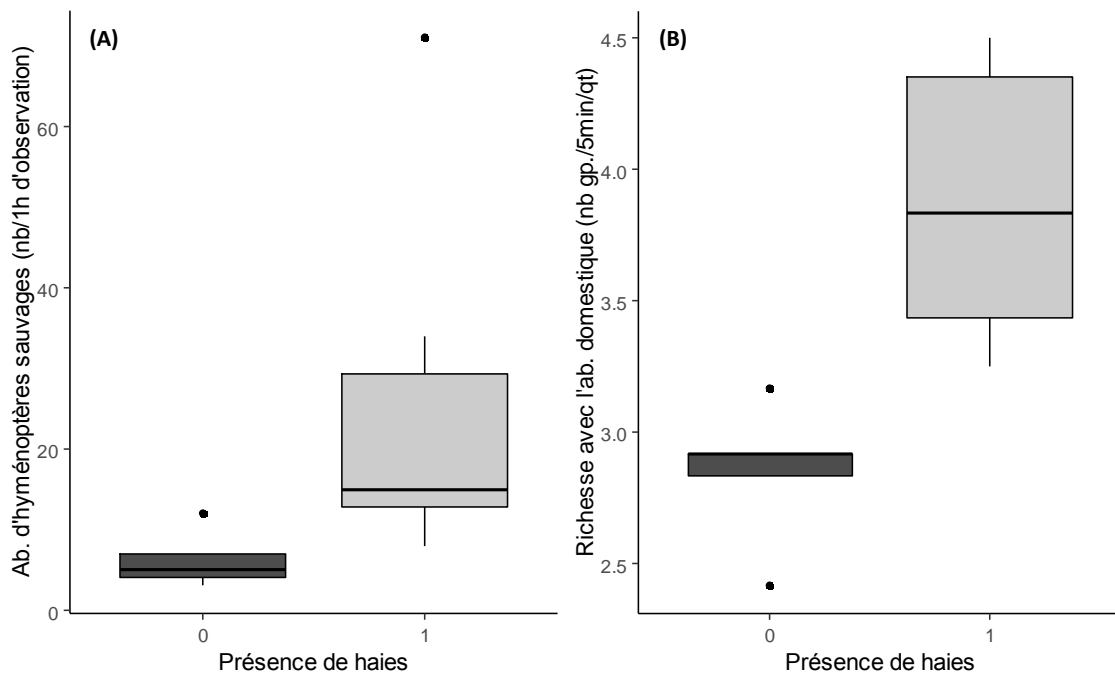
La **hauteur végétative moyenne** de la prairie influençait positivement l'abondance d'autres diptères (**Figure 3.3**). L'augmentation de la hauteur végétative en prairie s'accompagnait d'une augmentation de la richesse spécifique de papillons et d'abeilles sauvages en prairie et dans des jardins (Milberg et al., 2016 ; Öckinger and Smith, 2007 ; Pardee and Philpott, 2014). L'hétérogénéité de la hauteur végétative en prairie favorisait aussi la richesse spécifique des papillons et des abeilles sauvages (Jerrentrup et al., 2014 ; Milberg et al., 2016). Ces relations pourraient être dues au fait qu'une végétation plus haute et/ou plus hétérogène permettrait la coexistence de davantage de micro-climats. Cette diversité de niches écologiques pourrait favoriser la coexistence d'une plus grande richesse spécifique et donc peut-être d'un plus grand nombre d'individus. La **présence de haies** sur les contours de la prairie était associée significativement avec la richesse (avec et sans l'abeille domestique), l'abondance d'hyménoptères sauvages (**Figure 3.4, Tableau 3.4**) et, marginalement, avec l'abondance avec l'abeille domestique. Les haies ont un effet positif sur la richesse et la diversité d'abeilles et de syrphes, avec un effet plus marqué lié à leur vieillissement et leur qualité, et d'autant plus marqué dans des paysages de cultures intensives (Garratt et al., 2017 ; Kremen and M'Gonigle, 2015).



**Figure 3.3 :** (A) Relation entre le couvert de forêt dans un rayon de 3 km et l'abondance d'hyménoptères sauvages (log-transformée) par parcelle de prairie (ML :  $F_{1,9} = 10,08$  ;  $p = 0,01$  ;  $R^2_{adj} = 0,48$ ). (B) Relation entre la distance à la forêt la plus proche (log-transformée) et l'abondance de syrphes par parcelle de prairie (log-transformée + 1) (ML :  $F_{1,9} = 10,83$  ;  $p = 0,009$  ;  $R^2_{adj} = 0,50$ ). (C) Relation entre la hauteur végétative moyenne de la végétation de la prairie et l'abondance d'autres diptères par parcelle de prairie (ML :  $F_{1,9} = 54,22$  ;  $p < 0,001$ ,  $R^2_{adj} = 0,84$ ). La zone grisée autour des droites de régression correspond à l'intervalle de confiance de 95 %.

### 3.5.3. Influence du paysage

L'échelle qui revient le plus est 3 km, comme dans l'étude des vergers. Conformément à nos hypothèses, la proportion de prairie dans un rayon de 3 km favorisait le nombre d'autres diptères et dans un rayon à 500 m l'abondance de lépidoptères (**Tableau 3.4**). Les prairies, qui sont considérées comme des habitats semi-naturels, augmentaient la fréquence de visites et la richesse spécifique des bourdons dans des prairies et des cultures de citrouilles (Petersen and Nault, 2014 ; Sárospataki et al., 2016), l'abondance et la richesse spécifique d'abeilles sauvages dans des cultures de soja et de colza (Bennett and Isaacs, 2014 ; Woodcock et al., 2013).



**Figure 3.4 :** Influence de la présence de haies sur les contours immédiats des parcelles de prairie sur : (A) l'abondance d'hyménoptères sauvages par parcelle de prairie (ML :  $F_{1,9} = 9,03$  ;  $p = 0,01$ ,  $R^2_{adj} = 0,44$ ) ; (B) la richesse avec l'abeille domestique (ML :  $F_{1,9} = 14,27$  ;  $p = 0,004$ ,  $R^2_{adj} = 0,57$ ).

L'augmentation de la proportion de forêt à 3 km s'accompagnait d'une diminution de la richesse sans l'abeille domestique et de l'abondance d'hyménoptères sauvages (Tableau 3.4, Figure 3.4). En effet, contrairement aux prairies, la totalité de la forêt ne fournit pas des ressources d'alimentation et de nidification, seules les lisières sont attrayantes pour les pollinisateurs. Ce résultat a été pris en compte par Schulp et al. (2014) pour modéliser le service de pollinisation sur la base de la qualité des habitats pour les pollinisateurs. La diversité et la richesse spécifique de bourdons étaient négativement corrélées avec l'aire de la forêt et des autres utilisations des sols avec peu de ressources florales, telles que les pelouses et les champs de céréales (Kallioniemi et al., 2017). De même, les abeilles étaient plus abondantes et les réseaux de pollinisateurs plus grands et plus divers en bordure de forêt ou dans des terres agricoles que dans les sous-bois d'une forêt tropicale, à cause de ressources florales moins abondantes (Hagen and Kraemer, 2010).

Comme attendu, l'isolement par rapport à la parcelle de forêt la plus proche avait un effet négatif significatif sur l'abondance de syrphes (Figure 3.4), et marginal sur la richesse avec l'abeille domestique (Tableau 3.4). La baisse du service de pollinisation avec la distance d'un habitat (semi-)naturel est connue (Ricketts et al., 2008, 2004). En effet, dans des vergers de pamplemousses la fréquence de visites de pollinisateurs sauvages diminuait avec l'éloignement de la forêt (Chacoff and Aizen, 2006). Dans des bruyères en Belgique, l'abondance de syrphes diminuait avec l'augmentation de la distance à la forêt (Moquet et al., 2018). Dans des jardins domestiques, l'abondance d'abeilles augmentait avec la proximité de la forêt (Motzke et al., 2016). La proportion de sol artificialisé à 500 m avait un effet positif sur le nombre de syrphes (Tableau 3.4). Il a déjà été observé que les zones urbaines favorisaient une plus grande diversité d'abeilles grâce à une plus grande diversité de plantes à fleurs dans les jardins (Baldock et al., 2015 ; Theodorou et al., 2016). Les espaces urbains causaient

le déclin de l'abondance et de la richesse de syrphes (Verboven et al., 2014), dans un autre cas l'abondance de syrphes n'était pas différente entre des habitats urbains, suburbains et ruraux, avec certaines espèces montrant une préférence pour les habitats avec une forte proportion d'espaces construits (Bates et al., 2011). L'effet positif de l'artificialisation des sols pourrait donc être dû à une plus grande prévalence d'espèces favorisées par les espaces urbains et leur diversité florale.

**Tableau 3.5 :** Modèles linéaires multiples sélectionnés sur la base de l'AICc pour chacune des variables réponses. Si deux modèles étaient équivalents y compris au niveau de la parcimonie et du coefficient de détermination, les deux sont présentés dans ce tableau. Les « log » indiquent une transformation logarithmique des données. Les 'est.' correspondent à la pente de régression pour la variable explicative considérée, le nombre entre parenthèses à l'écart-type de cette pente. Les pourcentages sont les résultats de l'analyse de la partition hiérarchique de la variance et correspondent à la part de variance expliquée par chaque variable explicative dans le modèle.

Response variable	Variables explicatives		Modèle
<b>Richesse avec l'abeille domestique</b>	<b>Haies sur le contour</b> Est. = <b>0,90 (0,23)</b> <b>t = 3,83, p = 0,005</b> (70 % de la variance)	<b>Log(Nb. moyen de terriers/transect + 1)</b> Est. = -0,38 (0,17) <b>t = -2,21, p = 0,06</b> (30 % de la variance)	<b>R<sup>2</sup><sub>adj</sub> = 0,70</b> <b>F<sub>2,8</sub> = 12,63</b> <b>p = 0,003</b>
<b>Richesse sans l'abeille domestique</b>	<b>Haies sur le contour</b> Est. = <b>0,85 (0,28)</b> <b>t = 3,39, p = 0,01</b> (64 % de la variance)	<b>Log(Nb. moyen de terriers/transect + 1)</b> Est. = -0,43 (0,18) <b>t = -2,30, p = 0,04</b> (36 % de la variance)	<b>R<sup>2</sup><sub>adj</sub> = 0,67</b> <b>F<sub>2,8</sub> = 11,18</b> <b>p = 0,005</b>
	<b>Haies sur le contour</b> Est. = 0,69 (0,28) <b>t = 2,49, p = 0,04</b> (52 % de la variance)	<b>% de forêt à 3 km</b> Est. = -0,06 (0,02) <b>t = -2,98, p = 0,02</b> (48 % de la variance)	<b>R<sup>2</sup><sub>adj</sub> = 0,66</b> <b>F<sub>2,8</sub> = 10,84</b> <b>p = 0,005</b>
<b>Abondance des hyménoptères sauvages (log)</b>	<b>Haies sur le contour</b> Est. = <b>0,88 (0,25)</b> <b>t = 3,59, p = 0,009</b> (40 % de la variance)	<b>Nb. moyen de tas de terre/ transect</b> Est. = 0,04 (0,01) <b>t = 3,20, p = 0,01</b> (34,5 % de la variance)	<b>Log(Nb. moyen de terriers/transect + 1)</b> Est. = -0,47 (0,18) <b>t = -2,61, p = 0,03</b> (25,5 % de la variance)
	<b>% de forêt à 3 km</b> Est. = -0,04 (0,02) <b>t = -2,46, p = 0,04</b> (33 % de la variance)	<b>Haies sur le contour</b> Est. = 0,72 (0,27) <b>t = 2,62, p = 0,03</b> (33 % de la variance)	<b>Nb. moyen de tas de terre/ transect</b> Est. = 0,04 (0,01) <b>t = 3,08, p = 0,02</b> (34 % de la variance)
<b>Abondance des syrphes (log x + 1)</b>	<b>Log(distance à la parcelle de forêt la plus proche)</b> Est. = -0,63 (0,19) <b>t = -3,31, p = 0,01</b> (48 % de la variance)	<b>Nombre moyen de cavités par transect</b> Est. = 0,29 (0,10) <b>t = 2,63, p = 0,02</b> (52 % de la variance)	<b>R<sup>2</sup><sub>adj</sub> = 0,82</b> <b>F<sub>3,7</sub> = 15,92</b> <b>p = 0,002</b>
			<b>R<sup>2</sup><sub>adj</sub> = 0,73</b> <b>F<sub>2,8</sub> = 14,29</b> <b>p = 0,002</b>

### 3.5.4. Combinaison des échelles

L'analyse simultanée de paramètres issus de l'échelle de la parcelle et du paysage permettait d'expliquer une plus grande part de la variance observée qu'étudiés séparément, entre 23 et 84 % de la variabilité expliquée, soit plus que pour les vergers (entre 19 et 63 %) et autant, voire plus, que dans des études similaires (dans des cultures maraichères : 19-42 % dans Winfree et al. (2008) ; dans des prairies : 19-39 % dans Steckel et al. (2014) ; dans des vergers : 4-32 % dans Saunders et al. (2013) et 43-53 % dans Holzschuh et al. (2012) ; dans des jardins domestiques : 23-48 % dans Pellissier et al. (2013) ; sur les talus de voie ferrée : 4-72% dans Morón et al. (2014)).

La richesse avec l'abeille domestique était ainsi expliquée à 70 % par la présence de haie sur bordure de parcelle et à 30 % par le nombre de terriers (**Tableau 3.3**). La richesse sans l'abeille domestique était expliquée à 67 % par le même modèle. Dans les deux cas, la présence de haies était la variable expliquant la plus grande partie de la variance expliquée. Un modèle équivalent incluant l'effet positif de haies sur le contour et l'effet négatif de la proportion de forêt dans un rayon de 3 km

expliquait 66 % de la variabilité observée. Les deux variables participent de manière équilibrée au modèle (**Tableau 3.3**).

L'abondance d'hyménoptères sauvages peut être expliquée par deux modèles équivalents (**Tableau 3.5**). Le premier comprenait l'effet positif de la présence de haies et du nombre de tas de terre ainsi que l'effet négatif du nombre de terriers. La présence de haies participait le plus à expliquer la variance expliquée. Le second incluait les effets positifs de la présence de haies et du nombre de tas de terre, et l'effet négatif de la proportion de forêt à 3 km. Les trois variables explicatives participaient de manière équilibrée à expliquer la variance expliquée par le modèle. L'abondance de syrphes était expliquée à 73 % par l'effet négatif de l'isolement de la parcelle de forêt la plus proche et par l'effet positif du nombre moyen de cavités dans le sol. La variable de l'échelle du paysage et la variable à l'échelle de la parcelle participaient de manière équilibrée à l'explication du nombre de syrphes (**Tableau 3.5**).

Les variables du paysage et de la parcelle participaient de manière assez équilibrée à expliquer la variabilité observée dans les communautés d'insectes, avec toutefois une dominance de la présence de haies sur les contours immédiats des prairies. Cela pourrait être dû au fait que la complexité structurelle locale permet d'expliquer davantage la variabilité observée dans la richesse spécifique et l'abondance d'abeilles sauvages que l'échelle du paysage (Coutinho et al., 2018). Il faut noter que souvent, comme pour les vergers, l'échelle du paysage conditionne les effets de la gestion locale (programmes agro-environnementaux (Herbertsson et al., 2018 ; Scheper et al., 2013), type d'agriculture (Brittain et al., 2010 ; Holzschuh et al., 2007)). Enfin, des abeilles avec des traits écologiques différents répondaient distinctement au contexte local et paysager, confirmant la nécessité d'étudier les deux échelles afin de mieux mettre en avant le service de pollinisation dans les pratiques de gestion (Williams et al., 2010).

### **3.6. Points communs et différences entre les vergers et les prairies**

#### **3.6.1. A l'échelle de la parcelle**

Nous avons constaté que, contrairement à notre hypothèse de l'importance du rôle des ressources florales, celles-ci avaient un effet peu marqué : la diversité moyenne de fleurs favorisait la présence d'abeilles domestiques dans les vergers et la présence de plus nombreux insectes en prairies. Conformément au rôle attendu des ressources de nidification, nous avons observé que l'abondance d'hyménoptères sauvages augmentait avec le nombre de tas de terre moyen en prairie. De la même manière, l'abondance de syrphes augmentait avec le nombre de cavités. Cependant, contrairement à nos hypothèses sur le rôle des tas de terre et des terriers en tant que ressources de nidification, l'abondance sans l'abeille domestique diminuait avec l'augmentation du nombre de tas de terre en verger. Similairement, en prairie, la richesse (avec et sans l'abeille domestique) et les abondances d'hyménoptères sauvages et de diptères autres que des syrphes diminuaient avec l'augmentation du nombre de terriers. Cette hétérogénéité des résultats liés aux ressources de nidification pourrait être liée au fait qu'aucune étude n'a encore montré une dépendance des pollinisateurs par rapport à des ressources de nidification indépendamment des ressources florales (Roulston and Goodell, 2011). Nous avons observé que, contrairement à l'hypothèse que des alentours immédiats divers favoriseraient les pollinisateurs en offrant une plus grande gamme de ressources d'alimentation et de nidification, l'abondance avec et sans l'abeille domestique diminuait avec l'augmentation du score des habitats des alentours immédiats en verger. Ces effets n'ont pas été retrouvés en prairie. Selon

nos hypothèses sur le rôle des haies dans la fourniture de ressources d'alimentation et de nidification, la présence de haies sur les contours immédiats des prairies favorisait la richesse des groupes de pollinisateurs, l'abondance avec l'abeille domestique et l'abondance d'hyménoptères sauvages.

### 3.6.2. A l'échelle du paysage

Nous avons constaté que, conformément à nos hypothèses sur le rôle de la proximité des ressources, l'isolement de la parcelle d'étude par rapport à la parcelle d'habitat semi-naturel la plus proche est une variable paysagère commune aux vergers et aux prairies. L'augmentation de la distance à un habitat semi-naturel correspond à des ressources (d'alimentation et/ou de nidification) plus éloignées et donc potentiellement hors d'atteinte selon la capacité de vol des pollinisateurs. Pour les parcelles de verger, il s'agissait de l'isolation par rapport à la parcelle de prairie la plus proche alors que pour les parcelles de prairie il s'agissait de l'isolation par rapport à la parcelle de forêt la plus proche. Cette différence pourrait être expliquée par les différences des écosystèmes étudiés. En effet, les vergers sont des parcelles de culture alors que les prairies sont des habitats semi-naturels. Les prairies sont des habitats plus favorables aux pollinisateurs, riches en ressources d'alimentation et de nidification sur toute leur surface, alors qu'en forêts ce sont principalement les lisières qui sont favorables aux pollinisateurs, l'intérieur des forêts étant pauvre en ressources florales (voir la classification des habitats favorables aux pollinisateurs faite par Schulp et al. (2014)). Dans ce cadre, pour des parcelles de cultures, les habitats les plus propices à fournir des ressources aux pollinisateurs seraient les prairies. Pour des parcelles de prairies, des habitats déjà riches en ressources, les parcelles de forêts apporteraient des ressources différentes, telles que la végétation ligneuse et le bois mort qui peuvent servir de substrats de nidification à certaines espèces d'abeilles sauvages (Rodríguez and Kouki, 2015). Nous avons en effet observé que le couvert de prairie était favorable aux pollinisateurs tant pour les parcelles de verger que pour les parcelles de prairie, soulignant son rôle essentiel dans la fourniture de ressources d'alimentation et de nidification. La disponibilité plus faible de ressources de la forêt (par rapport aux prairies) se retrouvait dans les effets contrastés de cet habitat naturel. En effet, selon notre hypothèse que la forêt est un habitat favorable aux pollinisateurs, nous avons constaté un effet positif de la proportion de forêt dans le paysage dans le cadre des vergers (abondance, richesse et abondance d'abeilles sauvages). Cependant, pour les parcelles de prairie, la richesse et les abondances d'hyménoptères sauvages et d'autres diptères déclinaient avec l'augmentation du couvert forestier. Cette différence pourrait aussi être due au fait que par rapport à une parcelle de culture (les vergers), les forêts sont des habitats favorables pour les pollinisateurs grâce à leur disponibilité en ressources, alors que, par rapport à une parcelle de prairie riche en ressources forales, la forêt (surtout l'intérieur de la forêt) offre moins de ressources alimentaires aux pollinisateurs.

### 3.6.3. Combinaison des échelles de la parcelle et du paysage

Dans les sélections de variables expliquant le mieux la variabilité observée, les variables de l'échelle du paysage et de gestion dominaient pour les vergers. En particulier les variables liées à l'abondance et la localisation des insectes pollinisateurs gérés (*i.e.* les ruches) expliquaient entre 33,5 et 100 % de la variance expliquée par les modèles et étaient présentes dans tous les modèles sélectionnés sauf un (Figure 3.5). Pour les prairies, les variables des deux échelles jouaient globalement un rôle plus équilibré. La part de variabilité expliquée par les modèles combinant les variables des deux échelles était généralement plus élevée pour les parcelles de prairie (entre 23 et 84 % de la variabilité

expliquée vs. entre 19 et 63 %), avec cependant des nuances à apporter selon les groupes d'insectes considérés (Figure 3.5). Cependant, grâce au plus grand nombre de parcelles de verger les modèles étaient plus robustes. L'absence d'un modèle significatif pour l'abeille domestique en prairie pourrait vraisemblablement être due à la non-prise en compte de données sur l'éventuelle présence et localisation de ruches.

### 3.7. Discussion générale

#### 3.7.1. Réponses aux objectifs

Dans cette seconde partie du chapitre 1, nous avons vu qu'une fois que le choix de la définition du service de pollinisation est faite, il est nécessaire de choisir entre, ou de combiner, une estimation par des indicateurs directs – ici la caractérisation des communautés de pollinisateurs – et des indicateurs indirects – ici la caractérisation des ressources alimentaires et de nidification disponibles à l'échelle locale et paysagère. Le remplacement des observations d'insectes par des observations des ressources et des analyses cartographiques, s'affranchissant des contraintes météorologiques et des connaissances entomologiques requises, n'est pas évident. En effet, les résultats sont très hétérogènes d'un groupe de pollinisateurs à l'autre – par exemple il n'y avait pas de relation entre les variables liées aux ressources et l'abondance d'abeilles domestiques mais une explication de 84 % de la variabilité observée de l'abondance de diptères autres que des syrphes en prairie –, et d'un écosystème étudié à l'autre – par exemple un modèle basé sur les ressources locales expliquant 70 % de la variabilité de la richesse avec l'abeille domestique en prairie et un modèle avec une unique variable paysagère expliquant 25 % de la même variable en verger.

En l'absence de consensus sur une valeur-seuil d'acceptabilité des incertitudes, nous avons décidé de considérer qu'un ensemble d'indicateurs indirects reflète de manière fiable les indicateurs directs à partir d'une explication de 50% de la variabilité observée. Au-delà de cette valeur-seuil un protocole simplifié basé uniquement sur les indicateurs indirects peut être envisagé. Ainsi, en verger, un protocole n'estimant que des indicateurs environnementaux pourrait être envisagé seulement pour l'abondance de pollinisateurs avec l'abeille domestique. Par contre, cinq protocoles basés sur l'estimation des ressources disponibles pourraient être appliqués en prairie : pour la richesse avec et sans l'abeille domestique, l'abondance d'hyménoptères sauvages, l'abondance de syrphes et l'abondance d'autres diptères. Il y aurait donc une variable caractérisant l'ensemble de la communauté de pollinisateurs (l'abondance de pollinisateurs avec l'abeille domestique) estimable indirectement en verger et deux variables caractérisant la communauté (la richesse avec et sans l'abeille domestique) et trois variables caractérisant des groupes spécifiques de pollinisateurs en prairie. Ces protocoles « simplifiés » comporteraient essentiellement des variables à l'échelle de la parcelle, les variables paysagères étant plus présentes pour les modèles en verger mais ne permettant pas d'expliquer une part suffisante de la variabilité observée dans les communautés d'insectes pollinisateurs.

## Chapitre 1B

Variable réponse	Prairie	Verger
ABAA	$R^2_{adj}=0,39^*$	<span style="border: 1px solid red; padding: 2px;">Isolation prairie</span> $R^2_{adj}=0,63^{***}$ Nb 57,5% 42,5%
		<span style="border: 1px solid green; padding: 2px;">3 km</span> $R^2_{adj}=0,61^{***}$ ? 45% 55%
ABSA	X	? $R^2_{adj}=0,46^{***}$ <span style="border: 1px solid red; padding: 2px;">Nb tas</span> 60% 40%
RICHAA	$R^2_{adj}=0,70^*$ <span style="border: 1px solid red; padding: 2px;">Nb terriers</span> 70% 30%	<span style="border: 1px solid green; padding: 2px;">3 km</span> $R^2_{adj}=0,25^{**}$
RICHSA	$R^2_{adj}=0,67^{**}$ <span style="border: 1px solid red; padding: 2px;">Nb terriers</span> 64% 36%	<span style="border: 1px solid green; padding: 2px;">3 km</span> $R^2_{adj}=0,23^{**}$
	$R^2_{adj}=0,66^{**}$ <span style="border: 1px solid red; padding: 2px;">3 km</span> 52% 48%	
Nb. Am	X	? $R^2_{adj}=0,40^{***}$ <span style="border: 1px solid red; padding: 2px;">Isolation prairie</span> $R^2_{adj}=0,45^{***}$ ? 38% 62%
Nb. Hyméno	<span style="border: 1px solid green; padding: 2px;">Nb tas</span> <span style="border: 1px solid red; padding: 2px;">Nb terriers</span> 40% 34,5% 25,5%	<span style="border: 1px solid green; padding: 2px;">500 m</span> $R^2_{adj}=0,21^{**}$
	$R^2_{adj}=0,83^{**}$	<span style="border: 1px solid green; padding: 2px;">3 km</span> $R^2_{adj}=0,21^{**}$
	$R^2_{adj}=0,82^{**}$ <span style="border: 1px solid red; padding: 2px;">3 km</span>	500 m <span style="border: 1px solid green; padding: 2px;">3 km</span> 52%  3 km 48%
Nb. Syrphes	<span style="border: 1px solid red; padding: 2px;">Isolation forêt</span> <span style="border: 1px solid green; padding: 2px;">Nb cavités</span> 48% $R^2_{adj}=0,73^{**}$ 52%	? $R^2_{adj}=0,25^{**}$ <span style="border: 1px solid red; padding: 2px;">3 km</span> $R^2_{adj}=0,19^{**}$
Nb. Dipt.	$R^2_{adj}=0,84^{***}$	
Nb. Lépido	<span style="border: 1px solid green; padding: 2px;">500 m</span> $R^2_{adj}=0,23.$	
Nb. Autres	<span style="border: 1px solid red; padding: 2px;">3 km</span> $R^2_{adj}=0,28.$	<span style="border: 1px solid red; padding: 2px;">Nb tas</span> $R^2_{adj}=0,34^{***}$ <span style="border: 1px solid red; padding: 2px;">Nb tas</span> 66,5% 33,5% $R^2_{adj}=0,40^{***}$
% de forêt     Présence/absence de haie     Hauteur moyenne     Nb    Indice abondance ruches % de prairie     % de verger     % artificialisation     ?    Indice localisation ruches % de culture     Nb. moyen de formes florales		

**Figure 3.5 :** Comparaison des modèles linéaires multiples permettant d'expliquer la plus grande partie de la variabilité observée pour chacune des variables réponses pour les prairies et les vergers. Les pourcentages indiquent la part de la variance expliquée totale par chacune des variables explicatives d'un modèle multiple. Les variables encadrées en vert ont un effet positif sur la variable réponse ; celles encadrées en rouge ont un effet négatif. Les indices sur les ruches ne sont pas encadrés étant donné les effets contrastés de leurs différents états. Les distances à côté des pictogrammes correspondent à l'échelle du paysage considérée. L'isolement (forêt ou prairie) correspond à la distance à la plus proche parcelle de forêt ou de prairie. Les "nb" sont les nombres moyens de terriers, cavités et tas de terre le long des transects. ABAA (ABSA) : abondance moyenne avec (sans) l'abeille domestique. RICHAA (RICHSA) : richesse moyenne avec (sans) l'abeille domestique. Am : abeille domestique. Hyméno : hyménoptères sauvages. Dipt. : diptères autres que les syrphes. Lépido : lépidoptères. Degré de significativité des ML : (\*\*\*) :  $p < 0,001$  ; (\*\*):  $0,001 \leq p < 0,01$  ; (\*) :  $0,01 \leq p < 0,05$  ; (.) :  $0,05 \leq p < 0,10$ .



Envisager un protocole basé uniquement sur des indicateurs indirects n'est pas à promouvoir pour tous les indicateurs caractérisant les communautés d'insectes dans l'état actuel des connaissances. Il serait d'abord nécessaire de multiplier les tests sur davantage de parcelles de prairie mais aussi d'investiguer les relations entre ces indicateurs directs et indirects pour d'autres cultures entomophiles (par ex. des cultures maraîchères (tomates, fraises) ou de plantes oléagineuses (colza, tournesols)) afin de rechercher des tendances plus générales. Une méthode basée uniquement sur de la cartographie n'est pas envisageable à ce stade, une majorité des variables permettant d'expliquer une grande partie de la variabilité observée étant des variables environnementales locales pour les parcelles de prairies ou liées à la gestion (la présence de ruches).

Il est nécessaire de noter que la comparaison des résultats des deux études est à considérer avec précaution étant donné que dans un cas on considère un habitat (semi-)naturel (les prairies), avec des pratiques de gestion extensives, et dans l'autre cas on considère une culture dépendante de la pollinisation animale (les vergers) avec des pratiques de gestion plus intensives dans certains cas. Le comportement des insectes pollinisateurs n'est sans doute pas le même face à ces deux habitats, les prairies jouant un rôle majeur dans la présence de pollinisateurs dans les parcelles de vergers.

### 3.7.2. Limites et améliorations du protocole

Certaines différences d'effet des variables paysagères pourraient être liées à la différence de composition des paysages environnant les deux types d'écosystèmes cible. Cette différence est surtout marquée pour l'importante proportion de cultures d'hiver et d'été autour des vergers ainsi que pour la proportion de vergers. Les prairies étaient localisées dans des paysages avec de plus grandes proportions d'habitats (semi-)naturels (forêts et prairies), avec des valeurs minimales avoisinant les valeurs moyennes des paysages où ont été analysés les vergers ([Tableau 3.1](#)). La différence observée pourrait être due à un « effet seuil », *i.e.* qu'à partir d'une certaine proportion couverte par des habitats (semi-)naturels, un changement de proportion ne cause plus une modification de l'abondance et de la richesse des communautés d'insectes pollinisateurs. Par ailleurs, dans l'étude sur les prairies, le nombre des éventuelles ruches et leur localisation n'ont pas été pris en compte. Or, il s'agit de variables majeures dans le cas des vergers. Afin de pouvoir les comparer, il serait nécessaire d'intégrer ces informations en vue d'une autre campagne de terrain. De même, les analyses paysagères complémentaires qui ont été faites pour les vergers – *i.e.* la mesure de la surface de haie et des longueurs de lisière forestière sur une cartographie plus précise de la végétation que Theia (qui ne possède que deux classes – forêt feuillue et forêt de conifères – et une troisième si on inclut les landes ligneuses) – seraient à mener à bien pour les prairies. De plus, les observations n'ont pas été faites la même année, or même pour un même site la variation inter-annuelle est plus grande que la variation inter-sites (observation faite dans des parcelles de verger (Russo et al., 2015)). Egalement, afin de couvrir une plus grande gamme de paysages, il serait intéressant de travailler sur des parcelles plus dispersées géographiquement. Lors de l'étude de parcelles agricoles sous un type d'agriculture, il serait intéressant de prendre en compte les pratiques agricoles sur les parcelles voisines, par exemple afin de ne pas atténuer les bénéfices potentiels de pratiques d'une agriculture biologique à cause de pratiques conventionnelles sur des parcelles adjacentes à la parcelle d'étude.

Enfin, augmenter le niveau d'identification des insectes pollinisateurs permettrait sans doute de déterminer plus finement les effets des variables environnementales sur les deux groupes majeurs

de pollinisateurs que sont les abeilles sauvages et les syrphes. En effet, les abeilles sauvages montrent des différences de réponses à leur environnement selon leur taille (Benjamin et al., 2014 ; Greenleaf et al., 2007), selon des groupes d'espèces (Cariveau et al., 2013), ou selon des différences de traits d'histoire de vie pouvant mener à des différences de préférences d'habitats et de nourriture (Pisanty and Mandelik, 2015). De même, des espèces de syrphes avec des traits écologiques distincts, tels que les habitudes alimentaires et/ou les habitats de leurs larves, ont des préférences d'habitats et de ressources qui varient (Moquet et al., 2018).

### 3.7.3. Comparaison avec le protocole d'estimation de TESSA

Dans cette section, je propose une comparaison du protocole d'estimation du SE de pollinisation développé dans le cadre de cette thèse (protocole LECA-EGIS par la suite) avec le protocole proposé par la boîte à outils TESSA (protocole TESSA par la suite) (Peh et al., 2013, 2017). Cette boîte à outils vise également à développer des protocoles d'estimation rapides de SE.

#### 3.7.3.1. Présentation du protocole TESSA d'estimation du SE de pollinisation

Dans la boîte à outils TESSA, le SE de pollinisation est *in fine* estimé en termes de valeur économique à partir de l'estimation de la part de production due à l'action des pollinisateurs. Les méthodes d'estimation du SE de pollinisation se déclinent en quatre niveaux de complexité allant de pair avec des besoins plus ou moins importants de temps, de moyens humains et de moyens financiers. Chaque niveau comprend des indicateurs à deux échelles : la parcelle d'étude et une zone tampon d'un rayon d'un kilomètre autour de la parcelle d'étude. Les deux protocoles les plus simples sont des protocoles « de bureau » basés sur l'utilisation de données existantes :

- *Niveau 0* : estimation de la part de la valeur commerciale dépendante de la pollinisation animale des biens cultivés et sauvages récoltés uniquement sur le site d'étude. L'estimation se base sur la multiplication de la valeur économique totale et du ratio de dépendance vis-à-vis de la pollinisation animale de la culture étudiée (*Méthode 0* dans Peh et al. (2017)).
- *Niveau 1 (standard rouge)* : estimation du flux du SE de pollinisation sur le site et sa zone tampon à partir d'une méthode de bureau basée sur la surface de la culture dépendante de la pollinisation animale, le rendement maximal possible dans la région étudiée, le ratio de dépendance vis-à-vis de la pollinisation animale et le prix de commercialisation des récoltes. Cette estimation utilise essentiellement des données de référence fournies par TESSA (*Méthode 1* dans Peh et al. (2017)).

Les deux niveaux suivants se basent sur des mesures de terrain :

- *Niveau 2 (standard d'ambre)* : La première phase porte sur l'estimation de la capacité du SE de pollinisation sur le site et sa zone tampon avec comme indicateurs les fréquences de visites des fleurs par des insectes pollinisateurs. La seconde phase porte sur l'estimation du flux du SE qui se fait à partir des données de terrain, et sur des données bibliographiques concernant la récolte maximale possible dans la région étudiée, le ratio de dépendance vis-à-vis de la pollinisation animale et le prix de commercialisation des récoltes. Je n'ai retenu que la première phase pour la comparaison avec le protocole LECA-EGIS. (*Méthodes 2 et 3* dans Peh et al. (2017)).
- *Niveau 3 (standard vert)* : estimation du flux du SE sur le site et sa zone tampon à partir d'expériences d'exclusion des pollinisateurs et de comparaison des récoltes/du succès reproducteur des plantes avec et sans la participation de la pollinisation animale (*Méthodes 4 et 5* dans Peh et al. (2017)).

Par souci d'application dans les zones tempérées et de comparabilité avec le protocole LECA-EGIS, les sections de protocoles portant sur la pollinisation par les vertébrés n'ont pas été prises en compte.

### *3.7.3.2. Comparaison des protocoles : convergences et divergences de protocoles d'estimation de SE*

La comparaison des protocoles de terrain est présentée en détails dans le [Tableau 3.6](#).

#### *3.7.3.2.1. Différences conceptuelles*

Le protocole LECA-EGIS vise à estimer le service de pollinisation d'un point de vue purement biophysique, par le biais de la présence d'insectes pollinisateurs et une estimation des ressources alimentaires et de nidification, sans se référer à la valeur économique du SE, contrairement au protocole TESSA visant une évaluation économique. Cependant la principale différence dans la conception des deux méthodes réside dans la nature de la parcelle d'étude. En effet, la parcelle focale dans le cadre de la méthode de TESSA est une parcelle d'habitat (semi-)naturel et la parcelle étudiée pour le service de pollinisation est une parcelle de culture entomophile adjacente à la parcelle d'habitat (semi-)naturel ([Figure 3.6](#)). Les parcelles étudiées dans la zone tampon sont des parcelles de la même culture entomophile localisées à différentes distances de la parcelle d'habitat (semi-)naturel. L'objectif de la méthode est donc d'estimer la contribution de la parcelle d'habitat (semi-)naturel à la fourniture du SE de pollinisation dans des cultures dépendantes de la pollinisation animale à destination de la consommation humaine ou du bétail, afin de pouvoir lui rattacher une valeur économique liée à sa destruction ou sa modification. Dans le protocole LECA-EGIS, nous travaillons sur une parcelle de culture dépendante de la pollinisation animale en considérant le SE de pollinisation qu'elle reçoit de la matrice paysagère environnante – *i.e.* les insectes pollinisateurs provenant de la parcelle elle-même et du paysage l'entourant.

Le protocole de TESSA s'articule donc autour de l'étude d'une parcelle d'habitat (semi-)naturel et suppose que la pollinisation reçue par la parcelle de culture entomophile localisée à côté de la parcelle focale provient uniquement d'elle. Le protocole vise, si possible, à construire une courbe de déclin de la pollinisation fournie aux parcelles de culture entomophile avec l'augmentation de la distance par rapport à la parcelle focale ([Figure 3.6](#)). Si cette courbe peut être construite, le déclin serait dû à l'éloignement de la parcelle focale. Si elle ne peut pas être construite, cela pourrait être dû à la présence d'autres parcelles d'habitat (semi-)naturel dans la matrice paysagère. L'estimation de la pollinisation **fournie par** une parcelle d'habitat (semi-)naturel et – non pas la pollinisation potentiellement **reçue par** une parcelle de culture entomophile – est une approche peu commune.

#### *3.7.3.2.2. Différences et limites des indicateurs et de l'application des protocoles*

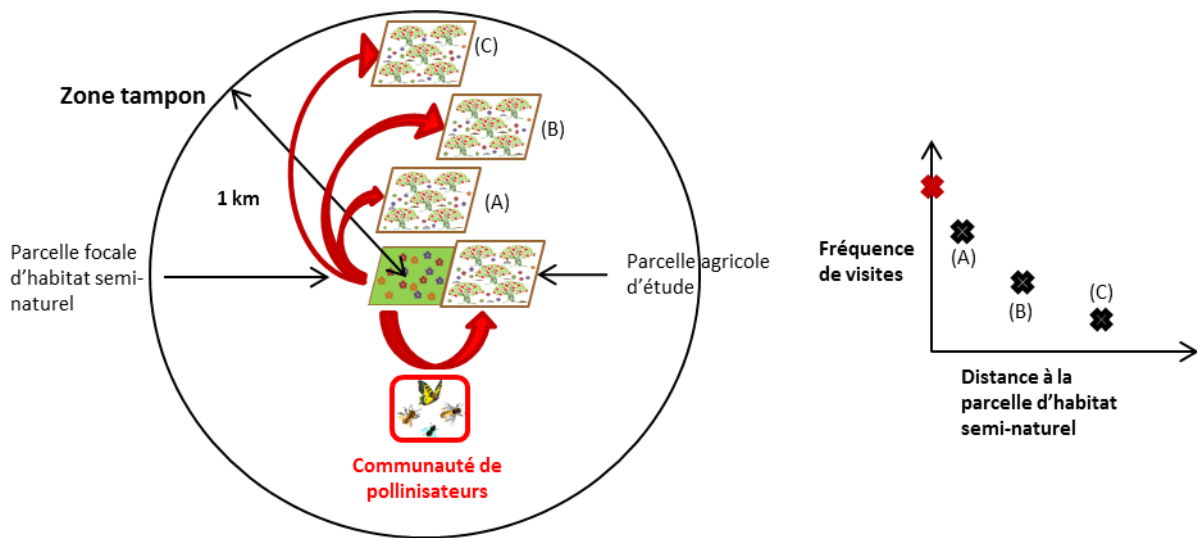
##### *Limites de la conception du protocole TESSA*

Une faille du protocole TESSA est d'assumer que le seul SE de pollinisation fourni à la parcelle de culture étudiée et aux parcelles de culture de la zone tampon provient de la parcelle focale d'habitat semi-naturel. En effet, une parcelle d'habitat (semi-)naturel est rarement complètement isolée dans une matrice agricole qui va être composée d'une mosaïque de cultures, de prairies, de bois et de haies. Par conséquent, isoler la part de pollinisation due à des insectes provenant de la parcelle focale de ceux provenant d'autres parcelles d'habitat semi-naturel est impossible. Également, il faut supposer une matrice agricole assez régulière pour trouver des parcelles d'une même culture à des

distances régulières d'un habitat (semi-)naturel, ce qui est rare. Il est donc possible que la construction de cette courbe de déclin soit difficile à obtenir. Le protocole TESSA ignore la pollinisation qui pourrait être fournie par d'éventuels pollinisateurs vivant dans les parcelles agricoles, par exemple des abeilles sauvages ayant leur nid dans le sol de champs et de vergers ont été observées (Pisanty and Mandelik, 2015 ; Sardiñas et al., 2016). Le protocole TESSA ne prend pas non plus en compte les éventuels insectes provenant de parcelles agricoles qui se rendraient sur des parcelles d'habitat (semi-)naturels (Blitzer et al., 2012). Également, le choix d'un rayon d'un kilomètre pour la zone tampon pourrait sembler faible vu que certains insectes pollinisateurs ont des distances de vol pouvant aller jusque 3 km.

*Différences d'indicateurs entre les protocoles TESSA et LECA-EGIS*

Les deux protocoles reposent sur des observations et des comptages des insectes visitant les fleurs ouvertes. Cependant, une remarque peut être faite sur l'indicateur utilisé pour l'estimation du transfert du pollen par le protocole TESSA. Il estime la fréquence de visites des fleurs. Or, il a été avancé que le nombre de grains de pollen déposés lors d'une seule visite, en tant que mesure de l'efficacité de pollinisation par différents groupes d'insectes, est plus pertinent que d'autres mesures telles que la fréquence de visites (King et al., 2013). Il faut reconnaître que la méthode d'estimation de cet indicateur est plus technique et plus difficile à mettre en place, ce qui enlèverait au protocole son caractère rapide et facile à mettre en œuvre. Le protocole LECA-EGIS utilise comme indicateurs l'abondance et la richesse des pollinisateurs, c'est-à-dire une caractérisation de la biodiversité sous-jacente au SE de pollinisation. Si ces indicateurs estiment la capacité du SE de pollinisation, ils ne permettent pas de se faire une idée de la fréquence de visites des fleurs ni de l'efficacité de la pollinisation.



**Figure 3.6 :** Organisation de la méthode TESSA d'estimation du SE de pollinisation. La parcelle focale est la parcelle centrale d'habitat semi-naturel (ici la parcelle de prairie) qui est considérée comme la seule source d'insectes pollinisateurs du paysage. Le service de pollinisation est estimé dans une parcelle de culture dépendante de la pollinisation animale (ici un verger), à partir par exemple de la fréquence de visites qui est considérée comme étant maximale (croix rouge sur le graphique de droite). Le SE de pollinisation est aussi estimé dans 3 parcelles de la même culture situées à une distance faible (A), moyenne (B) ou élevée (C) dans la zone tampon de rayon 1 km. La pollinisation y est estimée de la même manière (croix noires sur le graphique de droite). Selon les hypothèses de TESSA, comme ces parcelles sont situées à distance croissante de la parcelle d'habitat semi-naturel, le SE de pollinisation doit décroître de manière exponentielle avec la distance, selon le modèle de Ricketts et al. (2008), afin de construire un graphique à partir des 4 points tel que présenté à droite du graphique.

L'utilisation de la fréquence de visites se retrouve dans la section de calcul de la valeur économique associée au service de pollinisation fourni. Ce calcul considère que la fréquence de visites est maximale sur la parcelle focale et correspond à la récolte maximale possible et que la récolte décroîtra donc avec la distance à la parcelle d'étude (celle d'habitat (semi-)naturel). Ainsi que mentionné plus haut, ce point est contestable en cas de présence d'autres parcelles d'habitats (semi-)naturels dans la zone tampon et/ou de pollinisateurs vivant sur des parcelles agricoles. Également, même si la fréquence de visites s'avérait être plus élevée sur la parcelle adjacente à la parcelle d'habitat (semi-)naturel, elle ne serait pas nécessairement associée à une pollinisation plus élevée, par exemple si sur d'autres parcelles la fréquence de visites est plus faible mais assurée par des insectes avec une efficacité de pollinisation plus élevée.

### *Différences de mise œuvre et d'application*

Le protocole TESSA nécessite davantage de main d'œuvre que le protocole LECA-EGIS complet (*i.e.* avec les observations des insectes pollinisateurs et des ressources d'alimentation et de nidification) ou, tout du moins, davantage de temps passé pour chaque parcelle d'étude avec 6h45 d'observation contre 2h pour notre protocole en verger ([Tableau 3.6](#)).

Le protocole TESSA a son intérêt dans le cadre d'une étude d'impact avec une comparaison de la fourniture du SE de pollinisation de la parcelle d'habitat (semi-)naturel avant et après l'intervention objet de l'étude d'impact. Dans le cas d'une destruction de la parcelle focale, sa part de pollinisation pour les cultures étudiées aurait été préalablement estimée. Le protocole LECA-EGIS serait plus approprié dans le cadre de l'estimation de la pollinisation reçue par une parcelle de culture entomophile selon les changements des abords de la parcelle et du paysage qui l'entoure. Ses indicateurs liés à l'estimation de la biodiversité peuvent s'intégrer dans un suivi de communautés de pollinisateurs.

## 3.8. Conclusions

Ainsi, nous avons vu que si le service de pollinisation défini en tant que *présence d'insectes pollinisateurs* peut être estimé tant par des indicateurs directs qu'indirects, la substitution des premiers par les seconds n'est pas systématiquement possible. Les réponses diffèrent selon les écosystèmes étudiés et les groupes de pollinisateurs considérés. La comparaison avec les méthodes développées par la boîte à outils TESSA a permis de mettre en avant que les protocoles sont complémentaires et pourraient être utilisés dans des contextes différents. Dans le cas d'une étude d'impact environnemental visant à estimer les conséquences de la modification ou de la destruction d'un habitat (semi-)naturel, le protocole TESSA est plus pertinent. Dans le contexte de l'estimation du service de pollinisation fourni à une parcelle de culture dépendante de la pollinisation animale, le protocole présenté ici est plus pertinent. Cette approche pourrait être étendue à d'autres écosystèmes tels que des vergers de petits fruits (buissons tels que framboisiers, cassissiers, groseilliers, etc.) et de grandes cultures entomophiles souvent étudiées telles que le colza ou le tournesol. Le protocole pourrait être couplé à des mesures de télédétection qui, mises en lien avec les observations des insectes pollinisateurs, permettraient sans doute une simplification du protocole avec des indicateurs indirects non mesurés ici. Les mesures faites dans le département pourraient servir à valider ou invalider la modélisation du service de pollinisation faite à partir d'InVEST sur le bassin d'emploi de la métropole grenobloise dans le cadre du projet ESNET (Vannier et al., 2016). Enfin, il serait intéressant d'investiguer sur les potentiels indicateurs communs avec l'estimation du

service de lutte biologique assuré par les prédateurs des ravageurs de culture, qui partagent sans doute des préférences d'habitat et alimentaires avec les insectes pollinisateurs, les deux étant parfois étudiés en parallèle (Cong et al., 2016 ; Garratt et al., 2017 ; Holland et al., 2017 ; Sutter et al., 2018 ; Sutter and Albrecht, 2016).

### 3.9. Références

- Baldock, K.C.R., Goddard, M.A., Hicks, D.M., Kunin, W.E., Mitschunas, N., Osgathorpe, L.M., Potts, S.G., Robertson, K.M., Scott, A.V., Stone, G.N., Vaughan, I.P., Memmott, J., 2015. Where is the UK's pollinator biodiversity? The importance of urban areas for flower-visiting insects. *Proc R Soc B* 282, 20142849. <https://doi.org/10.1098/rspb.2014.2849>
- Bartoń, K., 2018. MuMIn: Multi-Model Inference.
- Bates, A.J., Sadler, J.P., Fairbrass, A.J., Falk, S.J., Hale, J.D., Matthews, T.J., 2011. Changing Bee and Hoverfly Pollinator Assemblages along an Urban-Rural Gradient. *PLOS ONE* 6, e23459. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0023459>
- Benjamin, F.E., Reilly, J.R., Winfree, R., 2014. Pollinator body size mediates the scale at which land use drives crop pollination services. *J. Appl. Ecol.* 51, 440–449. <https://doi.org/10.1111/1365-2664.12198>
- Bennett, A.B., Isaacs, R., 2014. Landscape composition influences pollinators and pollination services in perennial biofuel plantings. *Agric. Ecosyst. Environ.* 193, 1–8. <https://doi.org/10.1016/j.agee.2014.04.016>
- Blitzer, E.J., Dormann, C.F., Holzschuh, A., Klein, A.-M., Rand, T.A., Tschardtke, T., 2012. Spillover of functionally important organisms between managed and natural habitats. *Agric. Ecosyst. Environ.* 146, 34–43. <https://doi.org/10.1016/j.agee.2011.09.005>
- Brittain, C., Bommarco, R., Vighi, M., Settele, J., Potts, S.G., 2010. Organic farming in isolated landscapes does not benefit flower-visiting insects and pollination. *Biol. Conserv.* 143, 1860–1867. <https://doi.org/10.1016/j.biocon.2010.04.029>
- Cariveau, D.P., Williams, N.M., Benjamin, F.E., Winfree, R., 2013. Response diversity to land use occurs but does not consistently stabilise ecosystem services provided by native pollinators. *Ecol. Lett.* 16, 903–911. <https://doi.org/10.1111/ele.12126>
- Chacoff, N.P., Aizen, M.A., 2006. Edge effects on flower-visiting insects in grapefruit plantations bordering premontane subtropical forest. *J. Appl. Ecol.* 43, 18–27. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2664.2005.01116.x>
- Cong, R.-G., Ekroos, J., Smith, H.G., Brady, M.V., 2016. Optimizing intermediate ecosystem services in agriculture using rules based on landscape composition and configuration indices. *Ecol. Econ.* 128, 214–223. <https://doi.org/10.1016/j.ecolecon.2016.05.006>
- Coutinho, J.G. da E., Garibaldi, L.A., Viana, B.F., 2018. The influence of local and landscape scale on single response traits in bees: A meta-analysis. *Agric. Ecosyst. Environ.* 256, 61–73. <https://doi.org/10.1016/j.agee.2017.12.025>
- Exeler, N., Kratochwil, A., Hochkirch, A., 2009. Restoration of riverine inland sand dune complexes: implications for the conservation of wild bees. *J. Appl. Ecol.* 46, 1097–1105. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2664.2009.01701.x>
- Fornoff, F., Klein, A.-M., Hartig, F., Benadi, G., Venjakob, C., Schaefer, H.M., Ebeling, A., 2016. Functional flower traits and their diversity drive pollinator visitation. *Oikos* 126, 1020–1030. <https://doi.org/10.1111/oik.03869>
- Garibaldi, L.A., Carvalheiro, L.G., Leonhardt, S.D., Aizen, M.A., Blaauw, B.R., Isaacs, R., Kuhlmann, M., Kleijn, D., Klein, A.M., Kremen, C., Morandin, L., Scheper, J., Winfree, R., 2014. From research to action: enhancing crop yield through wild pollinators. *Front. Ecol. Environ.* 12, 439–447. <https://doi.org/10.1890/130330>
- Garratt, M.P.D., Senapathi, D., Coston, D.J., Mortimer, S.R., Potts, S.G., 2017. The benefits of hedgerows for pollinators and natural enemies depends on hedge quality and landscape context. *Agric. Ecosyst. Environ.* 247, 363–370. <https://doi.org/10.1016/j.agee.2017.06.048>

- Greenleaf, S.S., Williams, N.M., Winfree, R., Kremen, C., 2007. Bee foraging ranges and their relationship to body size. *Oecologia* 153, 589–596. <https://doi.org/10.1007/s00442-007-0752-9>
- Hagen, M., Kraemer, M., 2010. Agricultural surroundings support flower–visitor networks in an Afrotropical rain forest. *Biol. Conserv.* 143, 1654–1663. <https://doi.org/10.1016/j.biocon.2010.03.036>
- Hegland, S.J., Boeke, L., 2006. Relationships between the density and diversity of floral resources and flower visitor activity in a temperate grassland community. *Ecol. Entomol.* 31, 532–538. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2311.2006.00812.x>
- Herbertsson, L., Jönsson, A.M., Andersson, G.K.S., Seibel, K., Rundlöf, M., Ekroos, J., Stjernman, M., Olsson, O., Smith, H.G., 2018. The impact of sown flower strips on plant reproductive success in Southern Sweden varies with landscape context. *Agric. Ecosyst. Environ.* 259, 127–134. <https://doi.org/10.1016/j.agee.2018.03.006>
- Holland, J.M., Douma, J.C., Crowley, L., James, L., Kor, L., Stevenson, D.R.W., Smith, B.M., 2017. Semi-natural habitats support biological control, pollination and soil conservation in Europe. A review. *Agron. Sustain. Dev.* 37, 31. <https://doi.org/10.1007/s13593-017-0434-x>
- Holzschuh, A., Dudenhöffer, J.-H., Tschardt, T., 2012. Landscapes with wild bee habitats enhance pollination, fruit set and yield of sweet cherry. *Biol. Conserv.* 153, 101–107. <https://doi.org/10.1016/j.biocon.2012.04.032>
- Holzschuh, A., Steffan-Dewenter, I., Kleijn, D., Tschardt, T., 2007. Diversity of flower-visiting bees in cereal fields: effects of farming system, landscape composition and regional context. *J. Appl. Ecol.* 44, 41–49. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2664.2006.01259.x>
- Jerrentrup, J.S., Wrage-Mönnig, N., Röver, K.-U., Isselstein, J., 2014. Grazing intensity affects insect diversity via sward structure and heterogeneity in a long-term experiment. *J. Appl. Ecol.* 51, 968–977. <https://doi.org/10.1111/1365-2664.12244>
- Kallioniemi, E., Åström, J., Rusch, G.M., Dahle, S., Åström, S., Gjershaug, J.O., 2017. Local resources, linear elements and mass-flowering crops determine bumblebee occurrences in moderately intensified farmlands. *Agric. Ecosyst. Environ.* 239, 90–100. <https://doi.org/10.1016/j.agee.2016.12.039>
- Kearns, C.A., Oliveras, D.M., 2009. Environmental factors affecting bee diversity in urban and remote grassland plots in Boulder, Colorado. *J. Insect Conserv.* 13, 655–665. <https://doi.org/10.1007/s10841-009-9215-4>
- King, C., Ballantyne, G., Willmer, P.G., 2013. Why flower visitation is a poor proxy for pollination: measuring single-visit pollen deposition, with implications for pollination networks and conservation. *Methods Ecol. Evol.* 4, 811–818. <https://doi.org/10.1111/2041-210X.12074>
- Klein, A.-M., Vaissière, B.E., Cane, J.H., Steffan-Dewenter, I., Cunningham, S.A., Kremen, C., Tschardt, T., 2007. Importance of pollinators in changing landscapes for world crops. *Proc. R. Soc. Lond. B Biol. Sci.* 274, 303–313. <https://doi.org/10.1098/rspb.2006.3721>
- Kremen, C., M'Gonigle, L.K., 2015. EDITOR'S CHOICE: Small-scale restoration in intensive agricultural landscapes supports more specialized and less mobile pollinator species. *J. Appl. Ecol.* 52, 602–610. <https://doi.org/10.1111/1365-2664.12418>
- Kremen, C., Williams, N.M., Aizen, M.A., Gemmill-Herren, B., LeBuhn, G., Minckley, R., Packer, L., Potts, S.G., Roulston, T., 'ai, Steffan-Dewenter, I., Vázquez, D.P., Winfree, R., Adams, L., Crone, E.E., Greenleaf, S.S., Keitt, T.H., Klein, A.-M., Regetz, J., Ricketts, T.H., 2007. Pollination and other ecosystem services produced by mobile organisms: a conceptual framework for the effects of land-use change. *Ecol. Lett.* 10, 299–314. <https://doi.org/10.1111/j.1461-0248.2007.01018.x>
- Lonsdorf, E., Kremen, C., Ricketts, T., Winfree, R., Williams, N., Greenleaf, S., 2009. Modelling pollination services across agricultural landscapes. *Ann. Bot.* 103, 1589–1600. <https://doi.org/10.1093/aob/mcp069>

- Lucas, A., Bull, J.C., de Vere, N., Neyland, P.J., Forman, D.W., 2017. Flower resource and land management drives hoverfly communities and bee abundance in seminatural and agricultural grasslands. *Ecol. Evol.* 7, 8073–8086. <https://doi.org/10.1002/ece3.3303>
- winfree et al. Milberg, P., Bergman, K.-O., Cronvall, E., Eriksson, Å.I., Glimskär, A., Islamovic, A., Jonason, D., Löfqvist, Z., Westerberg, L., 2016. Flower abundance and vegetation height as predictors for nectar-feeding insect occurrence in Swedish semi-natural grasslands. *Agric. Ecosyst. Environ.* 230, 47–54. <https://doi.org/10.1016/j.agee.2016.05.029>
- Moquet, L., Laurent, E., Bacchetta, R., Jacquemart, A.-L., 2018. Conservation of hoverflies (Diptera, Syrphidae) requires complementary resources at the landscape and local scales. *Insect Conserv. Divers.* 11, 72–87. <https://doi.org/10.1111/icad.12245>
- Moroń, D., Skórka, P., Lenda, M., Rozej-Pabijan, E., Wantuch, M., Kajzer-Bonk, J., Celary, W., Mielczarek, Ł.E., Tryjanowski, P., 2014. Railway Embankments as New Habitat for Pollinators in an Agricultural Landscape. *PLOS ONE* 9, e101297. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0101297>
- Motzke, I., Klein, A.-M., Saleh, S., Wanger, T.C., Tschardt, T., 2016. Habitat management on multiple spatial scales can enhance bee pollination and crop yield in tropical homegardens. *Agric. Ecosyst. Environ.* 223, 144–151. <https://doi.org/10.1016/j.agee.2016.03.001>
- Öckinger, E., Smith, H.G., 2007. Semi-natural grasslands as population sources for pollinating insects in agricultural landscapes. *J. Appl. Ecol.* 44, 50–59. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2664.2006.01250.x>
- Orford, K.A., Murray, P.J., Vaughan, I.P., Memmott, J., 2016. Modest enhancements to conventional grassland diversity improve the provision of pollination services. *J. Appl. Ecol.* 53, 906–915. <https://doi.org/10.1111/1365-2664.12608>
- Palomo, I., Felipe-Lucia, M.R., Bennett, E.M., Martín-López, B., Pascual, U., 2016. Chapter Six - Disentangling the Pathways and Effects of Ecosystem Service Co-Production, in: Woodward, G., Bohan, D.A. (Eds.), *Advances in Ecological Research, Ecosystem Services: From Biodiversity to Society, Part 2*. Academic Press, pp. 245–283. <https://doi.org/10.1016/bs.aecr.2015.09.003>
- Pardee, G.L., Philpott, S.M., 2014. Native plants are the bee’s knees: local and landscape predictors of bee richness and abundance in backyard gardens. *Urban Ecosyst.* 17, 641–659. <https://doi.org/10.1007/s11252-014-0349-0>
- Peh, K.S.-H., Balmford, A., Bradbury, R.B., Brown, C., Butchart, S.H.M., Hughes, F.M.R., MacDonald, M.A., Stattersfield, A., Thomas, D.H.L., Trevelyan, R.J., Walpole, M., Merriman, J.C., 2017. *Toolkit for Ecosystem Service Site-based Assessment (TESSA)*. Version 2.0. Cambridge, UK.
- Peh, K.S.-H., Balmford, A., Bradbury, R.B., Brown, C., Butchart, S.H.M., Hughes, F.M.R., Stattersfield, A., Thomas, D.H.L., Walpole, M., Bayliss, J., Gowing, D., Jones, J.P.G., Lewis, S.L., Mulligan, M., Pandeya, B., Stratford, C., Thompson, J.R., Turner, K., Vira, B., Willcock, S., Birch, J.C., 2013. TESSA: A toolkit for rapid assessment of ecosystem services at sites of biodiversity conservation importance. *Ecosyst. Serv.* 5, 51–57. <https://doi.org/10.1016/j.ecoser.2013.06.003>
- Pellissier, V., Maurel, N., Machon, N., 2013. Multi-scale assessment of pollination of *Lotus corniculatus* (L.) in a peri-urban fringe. *Plant Ecol. Divers.* 6, 195–203. <https://doi.org/10.1080/17550874.2012.755227>
- Petersen, J.D., Nault, B.A., 2014. Landscape diversity moderates the effects of bee visitation frequency to flowers on crop production. *J. Appl. Ecol.* 51, 1347–1356. <https://doi.org/10.1111/1365-2664.12287>
- Pisanty, G., Mandelik, Y., 2015. Profiling crop pollinators: life history traits predict habitat use and crop visitation by Mediterranean wild bees. *Ecol. Appl.* 25, 742–752. <https://doi.org/10.1890/14-0910.1>
- Potts, S.G., Vulliamy, B., Dafni, A., Ne’eman, G., Willmer, P., 2003. Linking bees and flowers: how do floral communities structure pollinator communities? *Ecology* 84, 2628–2642. <https://doi.org/10.1890/02-0136>



- Potts, S.G., Vulliamy, B., Roberts, S., O'Toole, C., Dafni, A., Ne'eman, G., Willmer, P., 2005. Role of nesting resources in organising diverse bee communities in a Mediterranean landscape. *Ecol. Entomol.* 30, 78–85. <https://doi.org/10.1111/j.0307-6946.2005.00662.x>
- Rader, R., Howlett, B.G., Cunningham, S.A., Westcott, D.A., Edwards, W., 2012. Spatial and temporal variation in pollinator effectiveness: do unmanaged insects provide consistent pollination services to mass flowering crops? *J. Appl. Ecol.* 49, 126–134. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2664.2011.02066.x>
- Ricketts, T.H., Daily, G.C., Ehrlich, P.R., Michener, C.D., 2004. Economic value of tropical forest to coffee production. *Proc. Natl. Acad. Sci.* 101, 12579–12582. <https://doi.org/10.1073/pnas.0405147101>
- Ricketts, T.H., Regetz, J., Steffan-Dewenter, I., Cunningham, S.A., Kremen, C., Bogdanski, A., Gemmill-Herren, B., Greenleaf, S.S., Klein, A.M., Mayfield, M.M., Morandin, L.A., Ochieng', A., Viana, B.F., 2008. Landscape effects on crop pollination services: are there general patterns? *Ecol. Lett.* 11, 499–515. <https://doi.org/10.1111/j.1461-0248.2008.01157.x>
- Rodríguez, A., Kouki, J., 2015. Emulating natural disturbance in forest management enhances pollination services for dominant *Vaccinium* shrubs in boreal pine-dominated forests. *For. Ecol. Manag.* 350, 1–12. <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2015.04.029>
- Roulston, T.H., Goodell, K., 2011. The role of resources and risks in regulating wild bee populations. *Annu. Rev. Entomol.* 56, 293–312. <https://doi.org/10.1146/annurev-ento-120709-144802>
- Sardiñas, H.S., Tom, K., Ponisio, L.C., Rominger, A., Kremen, C., 2016. Sunflower (*Helianthus annuus*) pollination in California's Central Valley is limited by native bee nest site location. *Ecol. Appl.* 26, 438–447. <https://doi.org/10.1890/15-0033>
- Sárospataki, M.G., Bakos, R., Horváth, A., Neidert, D., Horváth, V., 2016. The role of local and landscape level factors in determining bumblebee abundance and richness. *ACTA Zool. Acad. Sci. Hung.* 62, 387–407.
- Saunders, M.E., Luck, G.W., Mayfield, M.M., 2013. Almond orchards with living ground cover host more wild insect pollinators. *J. Insect Conserv.* 17, 1011–1025. <https://doi.org/10.1007/s10841-013-9584-6>
- Scheper, J., Holzschuh, A., Kuussaari, M., Potts, S.G., Rundlöf, M., Smith, H.G., Kleijn, D., 2013. Environmental factors driving the effectiveness of European agri-environmental measures in mitigating pollinator loss – a meta-analysis. *Ecol. Lett.* 16, 912–920. <https://doi.org/10.1111/ele.12128>
- Schulp, C.J.E., Lautenbach, S., Verburg, P.H., 2014. Quantifying and mapping ecosystem services: Demand and supply of pollination in the European Union. *Ecol. Indic.* 36, 131–141. <https://doi.org/10.1016/j.ecolind.2013.07.014>
- Steckel, J., Westphal, C., Peters, M.K., Bellach, M., Rothenwoehrer, C., Erasmí, S., Scherber, C., Tschardtke, T., Steffan-Dewenter, I., 2014. Landscape composition and configuration differently affect trap-nesting bees, wasps and their antagonists. *Biol. Conserv.* 172, 56–64. <https://doi.org/10.1016/j.biocon.2014.02.015>
- Sutter, L., Albrecht, M., 2016. Synergistic interactions of ecosystem services: florivorous pest control boosts crop yield increase through insect pollination. *Proc. Biol. Sci.* 283. <https://doi.org/10.1098/rspb.2015.2529>
- Sutter, L., Albrecht, M., Jeanneret, P., 2018. Landscape greening and local creation of wildflower strips and hedgerows promote multiple ecosystem services. *J. Appl. Ecol.* 55, 612–620. <https://doi.org/10.1111/1365-2664.12977>
- Theodorou, P., Albig, K., Radzevičiūtė, R., Settele, J., Schweiger, O., Murray, T.E., Paxton, R.J., 2016. The structure of flower visitor networks in relation to pollination across an agricultural to urban gradient. *Funct. Ecol.* 31, 838–847. <https://doi.org/10.1111/1365-2435.12803>
- Vaissière, B.E., Freitas, B.M., Gemmill-Herren, B., 2011. Protocol to detect and assess pollination deficits in crops: a handbook for its use, FAO. ed. Rome, Italy.

- Vannier, C., Lefebvre, J., Longaretti, P.-Y., Lavorel, S., 2016. Patterns of landscape change in a rapidly urbanizing mountain region. *Cybergeo Eur. J. Geogr.* <https://doi.org/10.4000/cybergeo.27800>
- Verboven, H.A.F., Uyttenbroeck, R., Brys, R., Hermy, M., 2014. Different responses of bees and hoverflies to land use in an urban–rural gradient show the importance of the nature of the rural land use. *Landsc. Urban Plan.* 126, 31–41. <https://doi.org/10.1016/j.landurbplan.2014.02.017>
- Walsh, C., Nally, R.M., 2013. hier.part: Hierarchical Partitioning.
- Williams, N.M., Crone, E.E., Roulston, T.H., Minckley, R.L., Packer, L., Potts, S.G., 2010. Ecological and life-history traits predict bee species responses to environmental disturbances. *Biol. Conserv., Conserving complexity: Global change and community-scale interactions* 143, 2280–2291. <https://doi.org/10.1016/j.biocon.2010.03.024>
- Winfree, R., Williams, N.M., Gaines, H., Ascher, J.S., Kremen, C., 2008. Wild bee pollinators provide the majority of crop visitation across land-use gradients in New Jersey and Pennsylvania, USA. *J. Appl. Ecol.* 45, 793–802. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2664.2007.01418.x>
- Woodcock, B.A., Edwards, M., Redhead, J., Meek, W.R., Nuttall, P., Falk, S., Nowakowski, M., Pywell, R.F., 2013. Crop flower visitation by honeybees, bumblebees and solitary bees: Behavioural differences and diversity responses to landscape. *Agric. Ecosyst. Environ.* 171, 1–8. <https://doi.org/10.1016/j.agee.2013.03.005>



### Annexe 3.1 : Modèles linéaires équivalents entre les indicateurs directs et indirects du service de pollinisation en prairie

**Tableau A3.1.1:** Modèles linéaires équivalents au(x) modèle(s) sélectionné(s) (moins de deux unités de différence du critère d'Akaike (AICc)) pour la variable réponse « richesse avec l'abeille domestique ». La ligne en gras indique le modèle sélectionné (sur critères de réalité écologique et de parcimonie). + : variable catégorielle incluse dans le modèle ; dl : degrés de liberté ;  $R^2_{adj}$  : coefficient de détermination du modèle ;  $\log(x+1)$  : variable explicative transformée par une fonction logarithmique.

Ordonnée	Présence de haies sur le contour de la parcelle	Nombre moyen de terriers ( $\log(x+1)$ )	$R^2_{adj}$	dl	AICc
<b>2,85</b>	+		<b>0,57</b>	<b>3</b>	<b>20,8</b>
3,25	+	-0,38	0,70	4	20,8

**Tableau A3.1.2:** Modèles linéaires équivalents au(x) modèle(s) sélectionné(s) (moins de deux unités de différence du critère d'Akaike (AICc)) pour la variable réponse « richesse sans l'abeille domestique ». Les lignes en gras indiquent le modèle sélectionné (sur critères de réalité écologique et de parcimonie). + : variable catégorielle incluse dans le modèle ; dl : degrés de liberté ;  $R^2_{adj}$  : coefficient de détermination du modèle ;  $\log(x+1)$  : variable explicative transformée par une fonction logarithmique.

Ordonnée	Forêt à 3 km	Nombre moyen de terriers ( $\log(x+1)$ )	Présence de haies sur le contour de la parcelle	$R^2_{adj}$	dl	AICc
<b>2,76</b>		<b>-0,43</b>	+	<b>0,67</b>	<b>4</b>	<b>22,2</b>
<b>3,63</b>	<b>-0,04</b>		+	<b>0,66</b>	<b>4</b>	<b>22,5</b>
2,30			+	0,50	3	22,8
4,60	-0,05			0,47	3	23,5

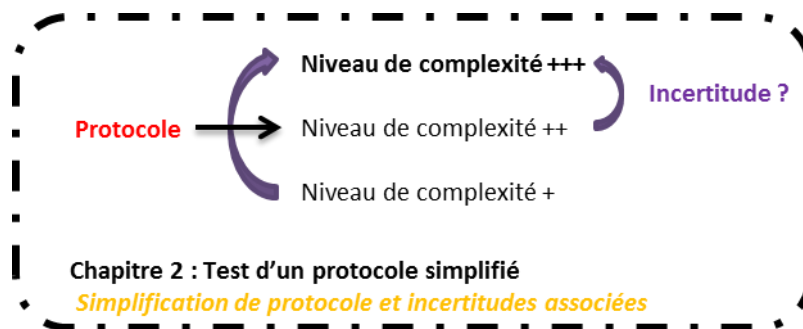
**Tableau A3.1.3:** Modèles linéaires équivalents au(x) modèle(s) sélectionné(s) (moins de deux unités de différence du critère d'Akaike (AICc)) pour la variable réponse « abondance des hyménoptères sauvages ». Les lignes en gras indiquent le modèle sélectionné (sur critères de réalité écologique et de parcimonie). + : variable catégorielle incluse dans le modèle ; dl : degrés de liberté ;  $R^2_{adj}$  : coefficient de détermination du modèle ;  $\log(x+1)$  : variable explicative transformée par une fonction logarithmique.

Ordonnée	Forêt à 3 km	Nombre moyen de terriers ( $\log(x+1)$ )	Nombre moyen de tas de terre	Présence de haies sur le contour de la parcelle	$R^2_{adj}$	dl	AICc
<b>2,17</b>		<b>-0,47</b>	<b>0,04</b>	+	<b>0,83</b>	<b>5</b>	<b>27,2</b>
1,67			0,05	+	0,70	4	27,4
<b>3,11</b>	<b>-0,04</b>		<b>0,04</b>	+	<b>0,82</b>	<b>5</b>	<b>27,9</b>
4,05	-0,06		0,05		0,68	4	28,1



# 4. Chapitre 2

---





## 4. Chapitre 2 : Test d'un protocole simplifié – Régulation du climat global – Quantification d'incertitudes liées à la simplification d'un protocole

### 4.1. Introduction

Comme nous l'avons vu en introduction, les changements climatiques sont en partie causés par les émissions anthropiques de gaz à effets de serre dont le méthane et le dioxyde de carbone. Le service écosystémique de régulation du climat global est principalement assuré par la séquestration de carbone (C) par les écosystèmes que cela soit via la photosynthèse réalisée par la végétation ou via les activités des micro-organismes du sol. Une recherche bibliographique systématique a permis de mettre en avant les indicateurs et les méthodes associées à son estimation. La séquestration du carbone *per se* est un processus s'inscrivant dans une dynamique temporelle, ce qui rend son estimation complexe, que cela soit par des équipements coûteux et lourds à mettre en place, de la modélisation ou des mesures de terrain à au moins deux dates différentes afin d'estimer la séquestration de carbone entre ces deux dates. Un proxy souvent employé par souci de simplicité est le stockage de carbone à un instant  $t$  qui donne une estimation de la quantité de carbone stockée dans un écosystème. Les quatre compartiments de stockage carbone étudiés sont :

- La *biomasse aérienne* qui comprend les parties aériennes des arbres (tronc, branches, feuillage), des buissons et des plantes herbacées. Elle peut se décliner entre la biomasse aérienne vivante et morte, ce qui désigne essentiellement les arbres morts.
- La *biomasse souterraine* qui comprend les racines (fines et épaisses) des arbres mais aussi celles des buissons et des herbacées.
- La *matière organique morte* qui comprend la litière – *i.e.* la matière organique morte à la surface du sol (feuilles sénescentes, brindilles, etc.) – et le bois mort au sol.
- Le *C organique du sol* qui correspond à la fraction de carbone organique compris dans le sol.

Les biomasses aérienne et souterraine peuvent être converties en masse de carbone avec le facteur de conversion pour la biomasse végétale 0,47 (IPCC, 2006).

Au vu de l'importance des écosystèmes forestiers pour les stocks de carbone à l'échelle planétaire et les stocks de carbone non-négligeables du sol des écosystèmes prairiaux, nous avons décidé de travailler sur ces deux types d'écosystèmes. Un protocole de terrain « complet » pour chacun des compartiments a été élaboré à partir des articles sélectionnés lors de la recherche bibliographique (**Tableau 4.1**). Afin de tester les protocoles, nous les avons appliqués dans différentes forêts et prairies de la région grenobloise :

- des **forêts** morainiques, alluviales et de coteaux
- des **prairies** mésophiles et humides

Le but du projet était de développer une méthode rapide, fiable et facile à mettre en œuvre, après l'application des protocoles « complets », nous les avons, si possible, simplifiés *a posteriori* afin de répondre à la question : **Quelles sont les incertitudes liées à la simplification d'un protocole ?** Pour la *biomasse aérienne en forêt* nous avons considéré des équations allométriques plus générales que les équations spécifiques aux espèces observées ; pour la *biomasse aérienne en prairie* nous avons considéré une équation de régression générale et non pas des équations spécifiques aux types de prairie ; pour le *bois mort au sol* nous avons considéré un diamètre-seuil de mesure plus grand ; pour



le *carbone organique du sol* nous avons extrapolé le stock de carbone dans les 45 premiers cm du sol à partir des mesures des 15 ou 30 premiers centimètres de surface.

**Tableau 4.1 :** Protocoles de terrain pour chacun des quatre compartiments de stock de carbone pour les écosystèmes forestiers et prairiaux.

Compartiment de stockage de C	Type d'écosystème	Protocole « complet »
<b>Biomasse aérienne</b>	<i>Forestier</i>	<ul style="list-style-type: none"> <li>- Mesure du diamètre à hauteur de poitrine des arbres avec un diamètre <math>\geq 5</math> cm</li> <li>- Calcul de leur biomasse sèche à partir d'équations allométriques spécifiques à l'espèce</li> <li>- Conversion en stock de carbone</li> </ul>
	<i>Prairial</i>	<ul style="list-style-type: none"> <li>- Calibration d'équations de régression entre la hauteur végétative et la biomasse sèche</li> <li>- Calcul de la biomasse sèche à partir de la mesure de hauteurs végétatives</li> <li>- Conversion en stock de carbone</li> </ul>
<b>Biomasse souterraine</b>	<i>Forestier</i> <i>Prairial</i>	<ul style="list-style-type: none"> <li>- Estimation de la biomasse aérienne</li> <li>- Conversion en biomasse souterraine par des ratios biomasse souterraine-sur-biomasse aérienne</li> <li>- Conversion en stock de carbone</li> </ul>
<b>Matière organique morte</b>	<i>Forestier</i>	<p><b>Bois mort au sol</b></p> <ul style="list-style-type: none"> <li>- Mesure des diamètres à intersection avec le transect d'observation pour les bois morts avec un diamètre <math>\geq 5</math> cm</li> <li>- Calcul du volume de bois mort par unité de surface grâce à une équation</li> <li>- Conversion en biomasse sèche et en stock de carbone</li> </ul>
		<p><b>Litière</b></p> <ul style="list-style-type: none"> <li>- Mesure de l'épaisseur de la litière</li> <li>- Conversion en biomasse par unité de surface avec une équation</li> <li>- Conversion en stock de carbone</li> </ul>
<b>Carbone total du sol</b>	<i>Forestier</i> <i>Prairial</i>	<p><b>Mesure et calcul de la densité apparente du sol</b></p> <ul style="list-style-type: none"> <li>- Prélèvement de 5 anneaux de densité de sol</li> <li>- Séchage, broyage et tamisage</li> <li>- Pesée du sol avec un diamètre <math>&lt; 2</math> mm</li> <li>- Calcul de la densité apparente</li> </ul> <p><b>Mesure de la teneur en carbone du sol</b></p> <ul style="list-style-type: none"> <li>- Échantillon composite à partir de 9 prélèvements pour les profondeurs 0-15, 15-30 et 30-45 cm</li> <li>- Séchage, broyage et tamisage du sol</li> <li>- Calcul de la teneur en carbone du sol</li> </ul> <p><b>Calcul du stock de carbone total du sol</b></p> <ul style="list-style-type: none"> <li>- Calcul du stock par couche de profondeur en multipliant le volume par la densité apparente et la teneur en carbone du sol</li> <li>- Somme des 3 valeurs obtenues</li> </ul>

**Remarque :** La mesure de la teneur en carbone totale du sol comprend les fractions de carbone organique et inorganique. A part dans les sols calcaires et les sols récemment traités à la chaux, le carbone organique du sol peut être assimilé au carbone total du sol (Nelson and Sommers, 1996). Ayant principalement travaillé sur des sols organiques, nous avons décidé de considérer notre estimation du stock total de carbone du sol comme étant le stock de carbone organique du sol. Cette décision est renforcée par le fait que nous avons considéré les horizons supérieurs du sol, où se concentre une grande proportion du carbone organique du sol (Jobbágy and Jackson, 2000).

Pour un compartiment donné, nous avons estimé si la(les) méthode(s) simplifiée(s) étai(en)t fiable(s) par rapport à la méthode « complète » à trois niveaux :

- la **comparabilité** en termes de stocks de carbone (pente et coefficient de détermination de la régression linéaire simple entre les deux méthodes comparées)
- la **cohérence** des méthodes (coefficient de détermination de la régression linéaire simple entre les deux méthodes comparées)
- les **incertitudes** liées à la simplification de la méthode par rapport à la méthode « complète » avec le calcul de *l'erreur relative*, une mesure normalisée de la **justesse** (*accuracy* en anglais). La valeur seuil de l'erreur relative acceptable par rapport à la méthode « complète » a été fixée à 20 %.

**4.2. Article 3 : Bartholomé, O., Grigulis, K., Colace, M.-P., Arnoldi, C., Lavorel, S., 2018. Methodological uncertainties in estimating carbon storage in temperate forests and grasslands. Ecol. Indic. 95, 331-342. <https://doi.org/10.1016/j.ecolind.2018.07.054>**




# Article 3

---



Ecological Indicators 95 (2018) 331–342

---




ELSEVIER

Contents lists available at ScienceDirect

## Ecological Indicators

journal homepage: [www.elsevier.com/locate/ecolind](http://www.elsevier.com/locate/ecolind)




---

### Methodological uncertainties in estimating carbon storage in temperate forests and grasslands

Océane Bartholomé\*, Karl Grigulis, Marie-Pascale Colace, Cindy Arnoldi, Sandra Lavorel

*Laboratoire d'Ecologie Alpine, LECA, UMR UGA-USMB-CNRS 5553, Université Grenoble Alpes, CS 40700, 38058 Grenoble Cedex 9, France*



---

**ARTICLE INFO**

**Keywords:**  
 Global climate regulation service  
 Field indicators  
 Comparative analysis  
 Method simplification

**ABSTRACT**

Carbon sequestration is an essential ecosystem service (ES) for climate change mitigation. For reasons of simplicity this ES is often quantified considering carbon storage in four carbon pools: aboveground biomass, belowground biomass, dead organic matter and soil organic carbon. Indicators of these four pools are estimated by modelling, reference values, or field methods and data processing of different complexity levels which requires comparing estimations. In order to facilitate the assessment of carbon pools, e.g. in environmental impact assessment, a fast, reliable and easily applicable method is required. First, using a systematic literature review we identified frequently used field methods for estimating carbon pools for forests and grasslands, two ecosystems playing a key role in global climate regulation. Second, from this review we developed field methods for indicators of each carbon pool – aboveground biomass, belowground biomass, soil organic carbon and dead organic matter – in both ecosystem types. We applied these methods in a set of forest and grassland plots in the Grenoble region (France) and asked i) how comparable and consistent are alternative methods for each carbon pool? ii) what is the variability of estimates between these methods? and iii) which level of simplicity has an acceptable level of uncertainty? Thereby, we conducted for the first time method comparisons for all four carbon pools. We based our method comparisons on the quality of the linear relationships between methods and their level of accuracy relatively to the chosen reference methods (the method assumed to be the closest to the actual carbon stock). For most carbon pools – e.g. aboveground biomass and soil organic carbon, both major carbon stocks – selected alternative methods were comparable and consistent with the reference method. Third, we built on these results to suggest easy and quick field methods for each carbon pool in each ecosystem type with accuracy levels between 10 and 20%. We provide guidelines together with associated uncertainty levels to scientists and practitioners aiming to estimate the ecosystem service of global climate regulation from carbon stocks in terrestrial ecosystems. The guidelines also allow adjusting method selection to human, knowledge and financial resources available in the study context.

#### Highlights

- Simple field methods for carbon stock estimation in grasslands and forests.
- These methods were accurate to within at least 20 % of the assumed stock value.
- Methods are applicable with limited human and time resources.
- We provide guidelines for the choice of methods for the different carbon pools.

## Acknowledgements

This work was funded by Egis Environnement. We thank Robin Marsac, Melvin Hameau, Violette Silve, Sandie Rosuel, Axelle Favro, Baptiste Serre, and Cyril Decorps for their help in the field, Gabin Piton for his statistical guidance and Stéphanie Gaucherand for comments on the manuscript and scientific enlightenments.

The study has been supported by the TRY initiative on plant traits (<http://www.try-db.org>). The TRY initiative and database is hosted, developed and maintained by J. Kattge and G. Bönisch (Max Planck Institute for Biogeochemistry, Jena, Germany). TRY is currently supported by DIVERSITAS/Future Earth and the German Centre for Integrative Biodiversity Research (iDiv) Halle-Jena-Leipzig.



## 1. Introduction

In the face of accelerating climate change (Smith et al., 2015) and of its observed and projected impacts on ecosystems and biodiversity (Scheffers et al., 2016), global climate regulation by ecosystems is an essential ecosystem service to society (Díaz et al., 2018). Quantifying terrestrial, aquatic and marine ecosystems ability to reduce atmospheric greenhouse gases concentrations is therefore essential, especially if international political and economic mechanisms for regulating carbon emissions and sequestration are to be operational (Díaz et al., 2018). Carbon sequestration in ecosystems supports the essential ecosystem service(ES) of climate regulation which benefits to human well-being at global scale (MEA, 2005) and is one of Nature's eighteen essential Contributions to People (Díaz et al., 2018). The global climate regulation service is a regulating ecosystem service mitigating climate change induced by anthropogenic emissions, and is mainly supported by plant photosynthesis and the activity of soil microorganisms (Dignac et al., 2017). Given international accounting and trading mechanisms, this ES is often estimated by monetary valuation (*e.g.* in Luisetti et al., 2013; Tardieu et al., 2013). Economic (or instrumental), and specifically monetary valuation, is one of the values that can be attributed to an ES, but is only one of the three pillars of integrated valuation which also includes biophysical (or intrinsic) and social (or relational) values (Jacobs et al., 2018; Pascual et al., 2017).

To quantify the biophysical value of global climate regulation carbon sequestration is commonly quantified by measuring or estimating carbon fluxes between the atmosphere and ecosystems. Its direct measurement requires significant equipment (flux towers (Gilmanov et al., 2006); eddy covariance systems (Sándor et al., 2016)), resources, and knowledge. Alternatively, it is often estimated through the measurement or modeling of ecosystem carbon fixation, or calculated as the difference of carbon stocks, the carbon actually stored in ecosystems, between two dates. Carbon storage is thus a proxy often used to simplify the estimation of the ecosystem service of global climate regulation. Carbon storage is the amount of carbon present in one or more carbon pools of an ecosystem at a specific time. However, care should be taken as carbon stock estimation is a rough proxy for climate regulation which does not reflect the variations of carbon flux speed, another consequence of climate change (Ziegler et al., 2017). For a more comprehensive estimation of the ES of global climate regulation, carbon stock estimation should be combined with flux measurements.

The estimation of terrestrial carbon storage usually considers four carbon pools. First aboveground biomass (AGB) includes aboveground parts of trees (stem, branches, and leaves), shrubs and herbaceous plants. The belowground biomass pool (BGB) covers coarse and thin tree roots but also shrub and herbaceous roots. The dead organic matter pool (DOM) includes dead organic matter on the soil surface as well as litter and dead wood. Lastly the soil organic carbon pool (SOC) is considered across soil layers. These carbon pools are used for field estimation of carbon storage using dedicated indicators in tools for practitioners such as the Toolkit for Ecosystem Service Site-based Assessment (TESSA) (Peh et al., 2013). They are also often used for modeling the global climate regulation service, for instance in the free and open source ES model InVEST ([www.naturalcapitalproject.org](http://www.naturalcapitalproject.org)), which has been applied to Mediterranean forest (Bottalico et al., 2016), tropical forest in Brazil (Chaplin-Kramer et al., 2015), and across different land cover types of the Spanish Basque Country (Palacios-Agundez et al., 2015).

Different methods are available for estimating each of the four carbon pools. These include modeling, field measurements coupled with potential laboratory and mathematical analyses, and use



of values from literature reviews. For instance for AGB, carbon storage can be estimated using forest growth models (*e.g.* CenW, (Dymond et al., 2012)), tree measurements in the field coupled with allometric equations (Conti and Díaz, 2013), or through data analysis from national forest inventories or forest studies (Cademus et al., 2014; Poorter et al., 2016). For SOC, carbon storage can be estimated using a soil carbon model (Bandaranayake et al., 2003), the IPCC (Intergovernmental Panel on Climate Change) standard value (Zandersen et al., 2016) or using direct field measurements (Preger et al., 2010).

At local scales there is increasing demand for the inclusion of ecosystem services in environmental impact assessment and land planning (Albert et al., 2016; Diehl et al., 2016). This requires the development of easily applicable, consensus methods that enable comparability between studies and some consistency across carbon storage estimates. In addition, there is a need to assess uncertainties associated with common methods for quantifying the four carbon pools, so that different methods of varying complexity applied in different studies may be compared.

In this study, we assessed methodological uncertainties associated with methods for field measurement of indicators of each carbon pool. Rather than identifying the “best” universal method, we aimed to provide an assessment of existing methods to help guide researchers and practitioners in method selection and highlight their associated risks. Specifically, we asked: i) how comparable and consistent are the different methods for each carbon pool?, ii) what is the variability of estimates between these methods?, iii) which level of simplicity has an acceptable level of uncertainty?

To answer these questions we first identified existing methods for each carbon pool based on a systematic literature review. Second we assessed field protocols for both tree-dominated and grass-dominated ecosystems. Forest ecosystems store significant carbon in their AGB pool under temperate, tropical and boreal climatic conditions (Bonan, 2008). The importance of grassland ecosystems for carbon storage, especially in their soil pools has also been repeatedly emphasized (Lal, 2004; Minasny et al., 2017). Protocols were tested in the Grenoble region (France), which comprises a broad range of temperate forest and grassland ecosystems. Third, we compared the carbon stock estimations measured with the different field methods to the selected reference method, providing a first comprehensive comparison of field methods for the four major carbon pools. Based on the analysis of these results we discuss for each carbon pool the relative merits of the methods in balancing simplicity and/or rapidity, and the reduction of uncertainty. We expected estimation methods of major and well-studied carbon pools – *i.e.* forest AGB and SOC – to be more numerous and more easily simplified thanks to greater knowledge of their characteristics and functioning and to abundant data. Conversely, for overlooked carbon pools such as BGB and dead organic matter, we supposed that fewer methods would be available and that they would be less accurate due to both fundamental knowledge and data gaps.

## 2. Methods

### 2.1. Literature review

We reviewed the literature to determine the current range of indicators and methods used to estimate carbon storage. *ISI Web of Knowledge* was searched in a three stage process using sets of key-words for which all results were systematically checked between 20/03/2016 and 13/04/2016. The first step focused on carbon sequestration/storage modeling to identify variables considered for this service. The second step focused on literature specific to ecosystem services and the underlying ecological functions/processes to find field methods for estimating carbon sequestration/storage.

The third step broadened the search to ecological literature not referring explicitly to the ecosystem service concept and dealing with carbon storage estimation in the field. Ultimately, focusing on modeling was sufficient, as these sets of key-words produced 360 papers addressing carbon storage modeling, biophysical measures and their combination, with biophysical measures being used for the model calibration (Table A in [Appendix A](#)).

A first selection of paper titles and abstracts yielded 243 papers. Papers were discarded if carbon sequestration or storage was not estimated explicitly or was considered only from an economic perspective. A second selection was done after reading the methods section. Papers which did not detail the model or method used were discarded, leaving 157 papers for detailed analysis ([Appendix B](#)). A synthetic table was filled with information from the selected papers (Table A2 in [Appendix A](#)). The Methods sections of the selected papers were reviewed. The more common indicators and field methods for each carbon pool were retained and considered in depth in order to be tested in the field as presented below.

## 2.2. Study area

The urban area of Grenoble (45°11' N/5°43' E) is a basin surrounded by three mountain ranges: Belledonne, Chartreuse, and Vercors. It also comprises plateaus and valleys, and is shaped by the confluence of three rivers: the Isère, the Drac and the Romanche, supporting fertile floodplains with arable lands and numerous wetlands (Vannier et al., 2016). Overall, this richness of physical and natural features shapes a high diversity and heterogeneity of landscapes which allowed us to work on a wide range of ecosystems, representative of variation in similar temperate regions. This study focused on an array of typical forest (10 sites: 4 on valley moraine soil, 3 on alluvial soil and 3 forests on slopes) and grasslands (11 grassland plots: 8 humid grasslands for AGB of which 3 were considered for SOC -, and 3 mesophilic grasslands) (Table C1 in [Appendix C](#)). All sites were located within the regional ecological corridors network, or within the regional “Sensitive Natural Areas” network (*Espaces Naturels Sensibles*) ([Figure 1](#), Table C1 in [Appendix C](#)). Field work was conducted in summer 2016, besides AGB of 5 humid grasslands sampled in summer 2017.

## 2.3. Field methods

Based on the literature synthesis, field methods were developed separately for tree- and grass-dominated ecosystems. We defined specific protocols within each ecosystem type for the carbon pools of AGB, BGB, DOM. The same protocol was applied for the SOC of both ecosystems.

### 2.3.1. Forest

A 20-by-20 m representative plot within each forest site was delimited, representing a compromise between areas usually applied for forest inventories in European and northern American temperate forests (200 m<sup>2</sup> in Laflower et al., 2016; between 28 and 700 m<sup>2</sup> in Lecomte and Rondeux, 2002; 600 m<sup>2</sup> in Timilsina et al., 2014). While this sampling design may not be ideal for capturing spatial heterogeneity, it reflects practice in forest studies.

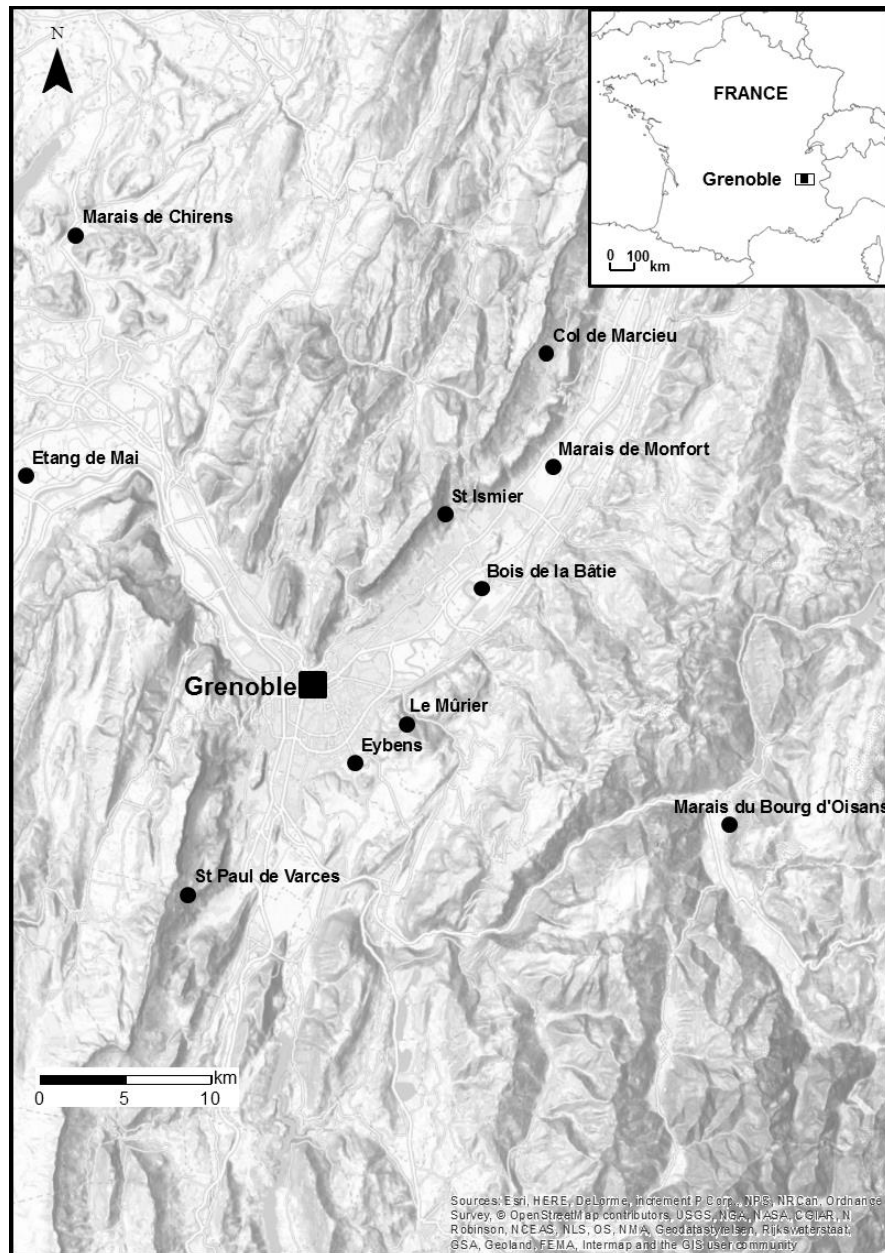


Figure 15: Location of the field sampling plots in the Grenoble urban area.

### 2.3.1.1. Aboveground biomass

Field estimation of tree AGB was based on methods applied in national forest inventories in which allometric equations are used to link tree measurements from the field such as tree size, and sometimes wood density to tree biomass. Here, given large uncertainties associated with the measurement of height or wood density (Zianis, 2008) (see also Appendix D (Kattge et al., 2011)), we chose to consider only the diameter at breast height (DBH), *i.e.* the diameter measured at 1.3 m above the ground, of all trees with a dbh  $\geq 5$  cm. For multi-stemmed trees, all stems with a dbh  $\geq 5$  cm were measured. If possible, trees were identified to species level. All standing trees – dead and alive – were measured.

Based on Sileshi (2014); Zianis et al. (2005); Zianis and Mencuccini (2004), we focused our choice on power law allometric equations, the typical form for allometric equations, *i.e.*  $B = \alpha \cdot D^\beta$ , or, in its

logarithmic form:  $\ln(B) = \ln(\alpha) + \beta \cdot \ln(D)$ , where  $B$  is the total AGB and  $D$  the diameter at breast height. In some cases, we considered polynomial functions of dbh, but only of second degree functions as a third degree polynomial is biologically implausible (Sileshi, 2014).

We compared four different allometric methods – which of some have already been compared in the above cited studies - for estimating total AGB, including the stem, branches and leaves:

- a “universal” allometric equation, *i.e.* an equation that can be used for any tree species. We considered the universal theoretical model of West et al. (1999) to estimate the scaling exponents of allometric equations (see Zianis and Radoglou (2006)) for a presentation of this model). According to this model,  $b$  equals  $8/3$  (*i.e.*  $\approx 2.67$ ). For  $a$  we chose the value of 0.10 used by Zianis (2008) and Chambers et al. (2001). This model has been used in numerous studies comparing different allometric methods (Zianis, 2008; Zianis and Mencuccini, 2004; Zianis and Radoglou, 2006).
- a variant of this “universal” model by Zianis (2008), which uses the  $b$  value of Zianis and Mencuccini (2004), obtained by averaging  $b$  values from compiled studies (Table 1 of Zianis and Mencuccini (2004)) with  $b = 0.3679$ . The  $a$  value was obtained from the same data set in Zianis (2005), with  $a = 0.1424$ .
- allometric equations for different species groups defined by Jenkins et al. (2003). We considered this method as valuable for providing multi-species equations, although these equations were first established for American tree species. Each observed tree species was allocated to one of the 8 species groups (Table E1 and E2 in [Appendix E](#)).
- species-specific equations, mainly from Zianis *et al.* (2005) and the online platform GlobAllomeTree ([www.globallometree.org](http://www.globallometree.org)) which shares and provides access to tree allometric equations (Table E3 in [Appendix E](#)). This fourth method was our reference method as it would be expected to be the most precise and accurate.

In the case of multi-stemmed trees, the two available approaches encountered during the literature review were applied to the four allometric methods. The approach of Doughty et al. (2016) considers a tree with several main stems as individual trees. The approach of Perring et al. (2015) deals with multi-stemmed trees by transforming measures into an equivalent unique stem, calculating the square root of the sum of the squared diameters of the individual stems.

The results of the four allometric methods were compared with the average values for different forest types by climatic zones as defined by the IPCC Tier 1 (IPCC, 2006).

To convert dry AGB to carbon storage, we used the carbon content value of 0.47 for temperate climate trees (IPCC, 2006), which is not significantly different from the stem carbon content of European tree and shrub species (Wilcoxon rank sum test  $W = 5$ ,  $P = 0.56$ ; [Appendix D](#) (Kattge et al., 2011)). For simplicity, we considered the same carbon content for stem and branches as well as for leaves as recommended for temperate and boreal zones (IPCC, 2006).

### **2.3.1.2. Belowground biomass**

Given the prohibitive amount of field work involved, we chose to estimate BGB from AGB, as is often done using root-to-shoot ratios and relationships between above- and belowground biomass (Cairns et al., 1997; Mokany et al., 2006). Three generic methods were considered, as species-specific root-to-stem ratios are scarce:

- belowground-to-aboveground biomass ratios of Mokany et al. (2006), used by the IPCC (2006) and thus our reference method.
- the average root-to-stem ratios compiled by Cairns et al. (1997) by latitudinal zone. We did not consider root-to-stem ratios based on soil texture or tree type to keep a single method practicable for all plots.
- a regression equation predicting root biomass density from aboveground biomass density (Cairns et al., 1997).

To focus on the variation resulting from the choice of the BGB estimation approach, we used only one of the methods to estimate AGB. We focused on the “universal” model from Zianis (2008) as it is an easy method based on empirical data, combined with the Doughty et al. (2016) approach for multi-stemmed trees. BGB was converted into carbon stock with the same conversion factor as AGB (IPCC, 2006).

### 2.3.1.3. Dead organic matter

#### 2.3.1.3.1. Litter

We considered a single method for estimating litter dry mass based on Chojnacky et al. (2009). Ten litter depth measurements were made at random locations within a plot. A regression equation between litter depth and litter dry biomass per unit area developed for the US Forest Inventory and Analysis was used to estimate litter mass from these depth measurements. Litter biomass was converted into carbon stock using a conversion factor of 0.44 (Chojnacky et al., 2009).

#### 2.3.1.3.2. Dead wood debris

The diagonals of the 20-by-20 m plot were used as linear transects to estimate dead wood biomass. The diameter of all fallen dead wood debris with a diameter  $\geq 5$  cm was measured at their intersection with the transect. We compared the loss of accuracy across two threshold diameters: 5 cm and 7.5 cm. The 5 cm threshold diameter was our reference method as it included more dead wood debris. The dead wood debris volume was estimated with the following equation:

$$V = \frac{\pi^2}{8 \cdot L} \cdot \sum_1^n d_i^2$$

where  $V$  is the volume in  $\text{m}^3/\text{ha}$ ;  $L$  is the transect length;  $n$  is the number of dead wood debris measured across the transect; and  $d_i$  the diameter at transect intersection of the  $i$ -th dead wood debris (p 260 in de Vries (1986)).

The volume was then converted to dry biomass with the expected wood density of fallen dead wood of a decay class 3 – the median of 5 classes across tree species:  $0.26 \text{ g/cm}^3$  (Harmon et al., 2011). The conversion factor of 0.47 was used to convert dry biomass to a carbon stock (IPCC, 2006).

## 2.3.2. Grasslands

In grasslands all measurements were taken along two linear 30-m transects.

### 2.3.2.1. Aboveground biomass

We quantified grassland AGB using a relationship between average sward height and dry biomass production, as established for mountain grasslands (Lavorel et al., 2011) and validated for mesophilic grasslands (Gos et al., 2016). For the 8 humid grasslands we calibrated regression models between the vegetative sward height and production (biomass per hectare) by sampling eight 50-by-50 cm quadrats located randomly along the two 30-m transects. Vegetative height was measured at four

points within each quadrat, and vegetation of the entire quadrat was cut to ground level. Green biomass and litter were sorted in the laboratory, and weighed. Subsamples of at least 150 g were oven-dried at 70°C for 48h and then weighed, in order to estimate dry biomass weight for total biomass, green biomass and litter mass. Regression models were developed between the mean sward height (across the 4 sampling points) and both total and green biomass for each quadrat. Specific equations were developed for humid grasslands. The humid grassland data was then pooled with mountain grasslands (from Lavorel et al. 2011) to obtain general equations applicable to both types. Biomass values were log-transformed. All analyses were carried out with the software R ([www.r-project.org](http://www.r-project.org)).

The quality of the regressions was assessed with the adjusted R<sup>2</sup>. The uncertainty of the regressions was quantified through the relative error calculated as the average variation of fitted values (*Fit*) compared to the measured values (*Meas*):

$$\frac{100}{n} \times \sum_{j=1}^n \frac{|Meas_j - Fit_j|}{Meas_j} \text{ where } n \text{ is the number of data points.}$$

The relative error is a scaled measure, expressed in percentage, of the absolute deviation from the fitted values compared to actual values and thus can be compared with other measures of deviation. It is considered as an individual calculation of the mean absolute percentage error, an accuracy measure (Hyndman and Koehler 2006), but adapted for comparing methods by comparing pairs of values rather than comparing estimated values to a reference value (van Breugel et al. 2011).

We used three different estimations:

- The actual cut and weighed biomass of the sampled quadrats. As the most precise method, it was our reference method.
- Type-specific equations: an equation for wet grasslands and an equation for mountain grasslands.
- A generic equation combining the data from both grassland types.

Dry biomass was converted to carbon stock with the factor 0.47 (IPCC, 2006).

#### 2.3.2.2. Belowground biomass

Considering the high variability of BGB-to-AGB ratios, in order to estimate the BGB in grasslands, we considered two common methods:

- generic values of belowground-to-aboveground biomass ratios of the Tier 1 of the IPCC (2006), using the measured total AGB: the ratio 4.0 was applied to humid grasslands and the ratio 2.8 to mesophilic grasslands. It was our reference method based on the IPCC report.
- a ratio of 1:1 between the AGB and the BGB (Dukes et al., 2005; Weigelt et al., 2005).

Dry BGB was converted to carbon stock with the 0.47 factor (IPCC, 2006).

#### 2.3.3. Soil organic carbon

Soil carbon is usually calculated as the product between bulk density and carbon content (*e.g.* Wang et al. (2011)).

Bulk density was estimated for the first 5 first centimeters of soil depth using 8-cm diameter metal rings. Five samples were taken at regular distance along a 30-m linear transect within each forest or grassland plot. They were weighed and then oven-dried at 70°C until weight stabilization. Then they were sieved at 2 mm and the dry soil was weighed.

For carbon content analysis, a composite sample was made with an auger at nine sampling points regularly located along two 30-m transects within each plot. At each point, one sample for each of three soil layers: 0-15 cm, 15-30 cm and 30-45 cm, was collected. The soil was air-dried and then sieved at 2 mm. A subsample was ground and oven-dried at 70°C for at least 48h. Around 10 mg were put in a tin capsule and analyzed by an elementary analyzer Flash EA which measured total carbon and nitrogen content (%). We discarded three plots from the analyses whose soil layer was less than 45 cm – two dry forests on mountain slopes and one mesophilic grassland -.

We considered three alternative methods for a 45 cm depth:

- The estimation of carbon stored in the first 45 cm which was our reference for quantifying more exhaustively the soil carbon content
- The estimation of carbon stored in the first 30 cm multiplied by 1.5 in order to extrapolate the C stored in the 45 cm
- The estimation of carbon stored in the first 15 cm multiplied by 3 in order to extrapolate the C stored in the 45 cm.

## 2.4. Data analysis

We explored three dimensions of method comparisons. First we assessed the comparability of methods in terms of stock estimation; second we tested the consistency across methods and third we compared the associated uncertainties based on the relative error of each method. We also compared our estimates with external references. Data analysis was conducted separately for forests and grasslands. All analyses were carried out with the software R ([www.r-project.org](http://www.r-project.org)).

### 2.4.1. Comparability and consistency

To test the comparability of carbon stock estimates by different alternative methods for each carbon pool, we constructed linear models with the reference method as the response variable and an alternative method as the explanatory variable. Comparability was assessed using first the adjusted R<sup>2</sup> of the linear model which indicated the quality of the relationship – if any – between two methods, and second the estimate value of the linear model. Consistency was assessed using the adjusted R<sup>2</sup>.

BGB of both forest and grassland ecosystems were estimated through constant ratios applied to the AGB, so the data were not independent. Thus these methods consistency was assessed through the comparisons of the overall estimations with t-tests for both the forest and grasslands BGB estimations (data normally distributed). The comparability of methods was not applicable as it was a comparison of ratios.

### 2.4.2. Uncertainty: relative error

We quantified accuracy of an alternative method compared to the reference method with the relative error (RE) between each alternative method and the reference method, so a derivation from the mean absolute percentage error (Hyndman and Koehler, 2006). As applied by van Breugel et al. (2011) for comparing an alternative method with a reference method across plots:

$$RE = \frac{100}{n} \times \sum_{j=1}^n \frac{|Var_{alt,j} - Var_{ref,j}|}{Var_{ref,j}}$$

where  $Var_{alt,j}$  is the variable of the  $j$ -th plot estimated with an alternative method,  $Var_{ref,j}$  the variable of the  $j$ -th plot estimated with the reference method and  $n$  is the total number of plots.

RE is a measure of the average variation of the alternative method compared to the reference.

### 2.4.3. Realism of carbon stock estimates

To test whether estimates of carbon stocks obtained with our methods are realistic we used t-tests to compare both reference and selected methods with reference value(s) from the (IPCC, 2006, 2003).

## 3. Results

### 3.1. Forests

#### 3.1.1. Aboveground biomass

The Doughty and the Perring approaches for multi-stemmed trees were equivalent for all four allometric methods with linear model estimates close to 1 (between 0.97 and 1.07) and with  $R^2_{adj} \geq 0.98$  (Table 1). The relative errors were 11 % or less.

For the Doughty multi-stemmed tree approaches, the Jenkins and Zianis allometric methods did not differ from the reference method with slope estimates close to one (respectively 0.94 and 1.09), with closer slope estimates and smaller standard errors for the Perring approach. Also the adjusted  $R^2$  had with values above 0.80 ( $p < 0.001$ ) and mean relative errors around 15 %. Thus these two methods were comparable and consistent with the reference method.

For both multi-stemmed tree approaches, the West allometric method overestimated by a factor 2 (RE of 104 and 88 %) AGB compared to the reference method. Even if it is consistent with the reference method ( $R^2_{adj} > 0.75$ ), the two methods were thus not comparable (slope estimates of 0.33 and 0.35) (Figure 2B).

As the results for both multi-stemmed approaches were similar, the more straightforward Doughty approach was retained. Considering its easy application we retained the Zianis allometric method which does not require tree identification.

**Table 1:** Results of the statistical analyses performed on the forest AGB data (n = 10) comparing alternative methods (Jenkins, Zianis, West) to the reference method (Sp.) for two multi-stemmed tree approaches: Perring and Doughty.

	Perring			Doughty		
	<i>Jenkins vs. Sp.</i>	<i>Zianis vs. Sp.</i>	<i>West vs. Sp.</i>	<i>Jenkins vs. Sp.</i>	<i>Zianis vs. Sp.</i>	<i>West vs. Sp.</i>
<b>Relative error</b>	12.28	11.92	103.76	15.61	17.06	87.91
<b>Linear regression</b>	Estimate : 1.04 (0.07) $p < 0.001$ , $F_{1,8} = 247.7$ , $R^2_{adj} = 0.96$	Estimate : 0.96 (0.12) $p < 0.001$ , $F_{1,8} = 59.39$ , $R^2_{adj} = 0.87$	Estimate : 0.35 (0.06) $p < 0.001$ , $F_{1,8} = 32.69$ , $R^2_{adj} = 0.77$	Estimate : 1.09 (0.11) $p < 0.001$ , $F_{1,8} = 97.4$ , $R^2_{adj} = 0.91$	Estimate : 0.94 (0.16) $p < 0.001$ , $F_{1,8} = 36.07$ , $R^2_{adj} = 0.80$	Estimate : 0.33 (0.08) $p < 0.01$ , $F_{1,8} = 17.85$ , $R^2_{adj} = 0.65$

For the three remaining allometric methods – besides the West method – aboveground biomass estimates were within the IPCC value interval for temperate mountain forests (unilateral t-tests,  $p < 0.05$ ), even if our estimates were different from the average values (Appendix F and Table G1 in Appendix G). Our estimations exceeded the upper value for temperate continental forests ( $p > 0.05$ ).

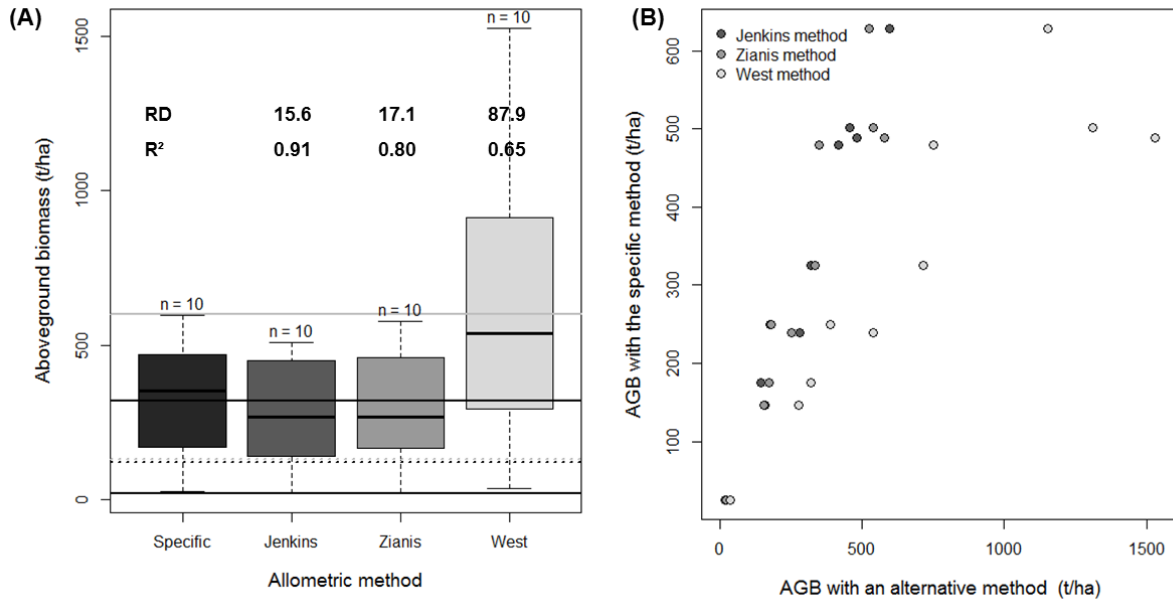
#### 3.1.2. Belowground biomass

The application of the average root-to-shoot ratio of Cairns et al. (1997) resulted in an estimation quite close to the IPCC ratio ( $t = -0.33$ ,  $df = 15.90$ ,  $p = 0.74$ ), with a relative error of 8.33 %. This was not the case for the regression equation predicting root biomass density from AGB density ( $t = -3.40$ ,



df = 11.05,  $p < 0.01$ ) which overestimated BGB compared to the IPCC, and had a high dispersion with a relative error of 145 %. We retained the IPCC (2006) method which is widespread and thus enables comparison with other studies.

For the three methods, BGB estimates were within the IPCC value interval for both temperate continental broadleaf and mountain forests with plots having an AGB either between 75 and 150 t/ha or an AGB higher than 150 t/ha ([Appendix F](#) and Table G1 in [Appendix G](#)).



**Figure 16:** (A) Forest AGB (in tons/ha) estimated by four different allometric methods. The continuous red line is the upper value of the IPCC (2006) value interval of carbon stocks of temperate continental forests. The dotted red line is the IPCC average value of temperate continental forests. The continuous grey line is the upper value of the IPCC value interval of carbon stocks of temperate mountain systems. The dotted grey line is the IPCC average value of temperate mountain systems. The continuous black line is the lower value of the IPCC value intervals of carbon stocks for both temperate continental forests and temperate mountain systems. (B) Linear regressions between both the AGB estimations by alternative methods and the reference method.  $n$  is the number of plots. RE is the average relative error compared to the reference method with the Doughty approach for multi-stemmed trees.  $R^2$  is the adjusted correlation coefficient between the estimations of an alternative method and the reference method.

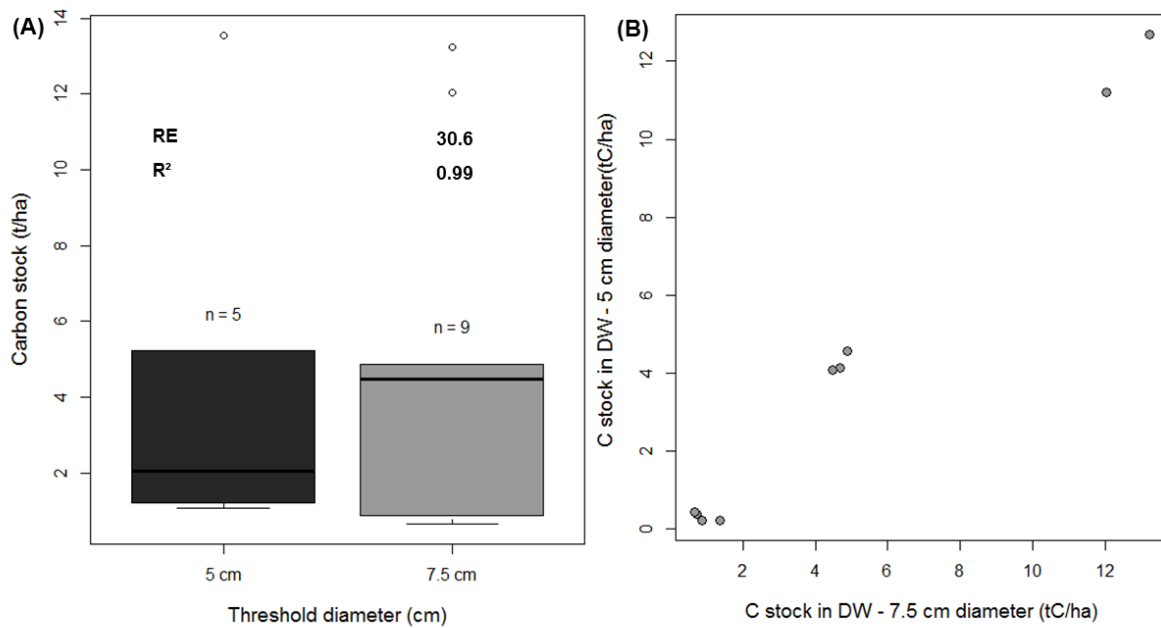
### 3.1.3. Dead wood

The alternative threshold diameter of 7.5 cm was comparable and consistent with the reference method (5 cm) with a slope estimate of  $1.01 (\pm 0.2)$  and a  $R^2_{adj}$  of 1 ( $p < 0.001$ ,  $F_{1,7} = 1931$ ) ([Figure 3B](#)). However, dead wood volume estimations for the 7.5 cm diameter threshold were quite spread around the reference method estimates with a mean relative error of 31 %. Thus, we retained a threshold diameter of 5 cm, consistent with the dbh measure threshold.

The results for both diameters were lower than the IPCC reference for deciduous forest ([Appendix F](#) and Table G1 in [Appendix G](#)).

### 3.1.4. Litter

Our litter carbon estimates ([Appendix F](#)) were located within the IPCC value interval for cold temperate moist forests and did not differ from the lower interval value for warm temperate moist forests (Table G1 in [Appendix G](#)).



**Figure 3:** (A) Dead wood carbon stock (in tons/ha) estimated with two different threshold diameters. (B) Linear regressions between the carbon stock estimations with both threshold diameters.  $n$  is the number of plots. RE is the average relative error compared to the reference method.  $R^2$  is the adjusted correlation coefficient between the estimations of an alternative method and the reference method.

## 3.2. Grasslands

### 3.2.1. Aboveground biomass

#### 3.2.1.1. Green biomass

Equations for green dry biomass production for both grassland types had correlation coefficients of 0.64 and 0.65 for the mountain and the humid grasslands respectively, with an average variation around 20 % of the fitted values compared to the actual values (Table 2). The relationship for both types considered together has a lower  $R^2$  of 0.54 and an average variation of 25 %.

#### 3.2.1.2. Total biomass

Equations for total biomass had higher correlation coefficients than for green biomass with a value of 0.65 for the mountain grasslands, 0.71 for humid grasslands and 0.73 for both types together. The average variations were also lower: between 11 and 13 % (Table 2).

Thus we retained the generic equation across grassland types for the total biomass given its higher correlation coefficient and the preference for a single model across grassland types. Moreover, considering total AGB is more relevant when aiming to estimate carbon stock.

Green biomass measures and estimations were higher than IPCC reference values for the peak aboveground live biomass (Appendix F and Table G1 in Appendix G).

**Table 2:** Linear equations with the vegetative height (in cm) as explanatory variables and the green or total dry biomass production (t/ha) as response variables. These equations are of the form  $\ln(\text{biomass production}) = a \cdot \text{height} + b$ . SE is the estimate standard error and the associated  $P$ -value is the degree of significance of the intercept ( $b$ ) and the slope estimate ( $a$ ).  $R^2$  is the adjusted correlation coefficient of the linear equations,  $P$  the  $P$ -value of the model and  $F$  the value of the  $F$ -statistics.  $n$  is the number of studied quadrats. The average RE (Relative Error) is the average variation of the fitted values compared to the actual values.

Grassland type	Regression coefficients ( $\pm$ SE)	$P$ -value	$R^2_{\text{adj}}$ , $P$ $F$	$n$	Average RE (%)
<b>Green biomass</b>					
<b>Mountain grasslands</b>	$a = 0.0269 (\pm 0.0018)$	< 0.001	0.64, < 0.001	119	20.30
	$b = 0.5413 (\pm 0.0511)$	< 0.001	$F_{1,117} = 215.7$		
<b>Humid grasslands</b>	$a = 0.0174 (\pm 0.0016)$	< 0.001	0.65, < 0.001	64	19.51
	$b = 0.5242 (\pm 0.0862)$	< 0.001	$F_{1,62} = 211.3$		
<b>Both types</b>	$a = 0.0155 (\pm 0.0011)$	< 0.001	0.54, < 0.001	183	24.10
	$b = 0.7560 (\pm 0.0420)$	< 0.001	$F_{1,181} = 211.3$		
<b>Total biomass</b>					
<b>Mountain grasslands</b>	$a = 0.0254 (\pm 0.0017)$	< 0.001	0.65, < 0.001	119	13.20
	$b = 0.8057 (\pm 0.0472)$	< 0.001	$F_{1,117} = 224.7$		
<b>Humid grasslands</b>	$a = 0.0185 (\pm 0.0015)$	< 0.001	0.71, < 0.001	64	11.20
	$b = 0.9377 (\pm 0.0807)$	< 0.001	$F_{1,62} = 156.3$		
<b>Both types</b>	$a = 0.0193 (\pm 0.0009)$	< 0.001	0.73, < 0.001	183	13.31
	$b = 0.9375 (\pm 0.0345)$	< 0.001	$F_{1,181} = 484$		

### 3.2.2. Belowground biomass

The alternative method was not consistent with our reference method with a relative error of 70 % (t-tests,  $t = -6.27$ ,  $p < 0.001$ ). We thus retained the application of the relevant IPCC ratio value for each grassland type.

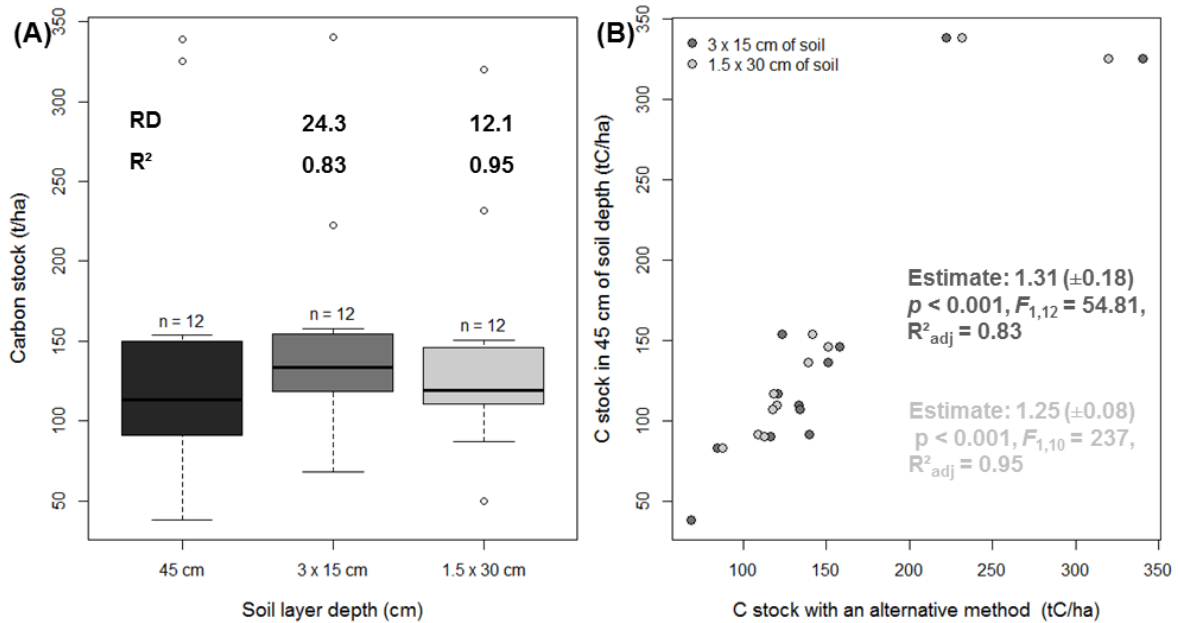
All our biomass estimations were higher than the IPCC reference value for temperate grasslands (**Appendix F** and Table G1 in **Appendix G**).

### 3.3. Soil

The two alternative methods underestimated the carbon stocks with a slope of 1.31 when considering 3 times the C stock of the first 15 cm of soil and a slope of 1.25 when considering 1.5 times the first 30 cm of soil, with respectively a relative difference of 24 and 12 % (**Figure 4**). Both methods were consistent and comparable to the reference method with high  $R^2$  of 0.85 and 0.95 ( $p < 0.001$ ).

The retained method is the consideration of 30 cm because of its better  $R^2$  and lower relative difference; it is also the usual standard depth (e.g. in InVEST). The slight underestimation from this method should however be kept in mind when used.

Our SOC estimations for the 30 first centimeters did not differ from all reference values besides the LAC (soil with low activity clay minerals) warm temperate moist value of the IPCC (**Appendix F** and Table G1 in **Appendix G**).



**Figure 4:** (A) SOC stock (in tons/ha) estimated with three different methods: the stock of 45 cm soil depth, the stock of 30 cm of soil multiplied by 1.5 and the stock of 15 cm of soil multiplied by 3. (B) Linear regression between the carbon stock estimations of the two alternative methods and the reference method. *n* is the number of plots. RE is the average relative error compared to the reference method. R<sup>2</sup> is the adjusted correlation coefficient between the estimations of an alternative method and the reference method. The estimate is the slope value (± standard error) of the linear regression between the estimations of an alternative method and the reference method (blue for the 3 x 15 cm of soil and green for the 1.5 x 30 cm of soil), *P* the *P*-value of the model and *F* the value of the *F*-statistics of the model.

## 4. Discussion

We compared alternative methods for quantifying each of the carbon pools in forests and grasslands in terms of comparability, consistency and accuracy. As expected, more numerous methods were available for the forest AGB. Also, alternative methods for forest AGB and SOC provided estimates comparable to and coherent with a more detailed reference method, as attested by the high quality of linear relationships between their estimates. Moreover, the accuracy quantification supported protocol simplifications when an alternative method gave estimates which varied by less than 20% from the reference method and were comparable to reference values (IPCC, 2006). Only one method was available for the estimation of the litter carbon pool. Method simplification was not conceivable for grassland BGB because of too low accuracy. In the following we discuss the main sources of uncertainty for each carbon pool and consider their implications for possible method simplifications.

### 4.1. Forest carbon stocks

#### 4.1.1. Biomass

The multi-species models from Jenkins et al. (2003) and the universal model of Zianis (2008) gave comparable and consistent estimates of AGB as compared to the species-specific method, and had equivalent accuracy. Consistent with previous analyses (Zianis and Mencuccini, 2004; Zianis and Radoglou, 2006), the universal theoretical model of West et al. (1999) was rejected due to consistent overestimates. For two complementary data sets in the same region the multi-species method tended to be more accurate (Appendix H). Specifically, the universal model produced a high mean error (~ 30 %) for mountain forest plots, which may reflect the lack of equations calibrated in mountain areas in the model compilation (Zianis and Mencuccini, 2004). Nevertheless the benefits of

the universal method, minimizing field time, and year-round practicability for non-expert practitioners should be considered for mountain forests for which species-level equations did not improve significantly the diameter – biomass relationship from the functional group level.

Consistent with discrepancies with IPCC values already reported for temperate moist forest (Keith et al., 2009), possibly due to diversity of forest ecosystems included in the “temperate” biome, our aboveground carbon stock estimates were significantly higher than IPCC average values. We suspect this to reflect the influence of mountain plots, which consistent with complementary analyses for plots across the Alps (Appendix H), have higher IPCC reference values. Also the inclusion of forest plots from higher altitudes could drive this overestimation. Indeed, wood specific density has been reported to increase with altitude (Culmsee Heike et al., 2010; Girardin et al., 2014), but this is not reflected in the allometric equations we used, which only depend on diameter at breast height.

Lastly, the increasing availability of remote sensing technology, for ES quantification (de Araujo Barbosa et al., 2015) offers alternative approaches for quantifying forest aboveground carbon stocks. For example, Zhang and Kondragunta (2006) combined MODIS images with allometric models based on foliage characteristics to estimate tree biomass. Radar data can identify individual trees and estimate their height and crown size to which then allometric relationships can be applied (Jucker et al., 2017).

BGB estimation in forests usually applies root-to-shoot ratios or other functions linking BGB to AGB. The often used IPCC standard value enables comparability across studies. The BGB carbon pool is however prone to high uncertainty as it cumulates uncertainties stemming from AGB estimation methods with those of a unique root- shoot ratio. For example, the IPCC ratio for temperate broadleaf forest with an AGB < 75 t/ha is 0.46 with a range from 0.12 to 0.93, and such ranges of as much as 5-fold are reported for forests with 75 < AGB < 150 t/ha (0.13-0.37; average: 0.23) or AGB > 150 t/ha (0.17-0.44; average: 0.24) (IPCC, 2006).

#### 4.1.2. Dead organic matter

Our underestimation for dead wood carbon stock compared to the IPCC values for deciduous forests could be due to the inclusion of standing dead trees and stumps additionally to the fallen dead wood debris (Harmon et al., 2001). But our estimates for carbon stocks of litter biomass were congruent with the low value of the IPCC confidence intervals for warm and cold temperate moist climate zones (IPCC, 2006).

Linking litter depth to its biomass avoided time-consuming field sampling as done for the US Forest Inventory and Analysis program (Domke et al., 2016). This fast approach allowed us however to include within-plot variability as the litter carbon pool varies according to tree species (Woodall et al., 2012) and thus varies at fine scale (Smit, 1999). Thus local litter depth measurements might be more relevant than default values from the IPCC or country-specific models (Domke et al., 2016)

Estimates of fallen dead wood are highly sensitive to threshold diameter (Rondeux and Sanchez, 2010). The selection of 5 cm provided greater accuracy, as with a 7.5 cm threshold diameter one third of the dead wood carbon stock was ignored. Similar to the Swiss national forest inventory and to the Canadian protocol (Cros and Lopez, 2009), we applied transect sampling which is less time consuming and provides greater precision with respect to sampling effort than working in a fixed area (Ligot et al., 2012; Woldendorp et al., 2004). However, the transect method might not be relevant for dispersed dead wood debris (Woldendorp et al., 2004). Lastly, other methods may

consider additional stocks such as standing dead trees (Anderson-Teixeira and DeLUCIA, 2011) or stumps (Cros and Lopez, 2009).

#### 4.2. Grasslands

A simple measure of vegetative height provided an easy estimation of grassland aboveground carbon stock using the generic equation for total biomass across mountain and humid grasslands. Our overestimations of the green biomass compared to the IPCC reference value might be due to a selection of more productive grasslands compared to average grasslands considered in the IPCC, though the range of considered grasslands and associated productivity for the IPCC was not available. Moreover, a high error of 75 % was reported for this standard value (IPCC, 2006). Still, our biomass estimations were comparable to published measures of average production of French grasslands (Smit et al., 2008), and French permanent grasslands (Michaud et al., 2015).

The relevance of estimating the AGB grassland carbon stock is debatable since for numerous herbaceous species, this stock exists only for one growing season in alpine grasslands as in humid grasslands. The main utility for its measurement is deriving belowground carbon stocks. Grasslands have very significant belowground carbon pools (Hui and Jackson, 2006), as confirmed by BGB-to-AGB ratios greater than one. Using a reference ratio greatly simplifies estimates by bypassing field sampling, but propagates uncertainties associated with the AGB estimation. Also the IPCC and other ratios have high errors: 150 % for the ratio of prairie grasslands and 95 % for semi-arid grasslands (IPCC, 2006). Our overestimation of this carbon stock using the IPCC ratio compared to the IPCC reference value is due, as mentioned above, to the overestimations of green biomass compared to the IPCC peak aboveground live biomass. Moreover, the variation of , BGB-to-AGB ratios as much as between 2 and 25 is another source of variation, as observed across grassland types in an alpine valley (Tappeiner et al., 2008), with a median ratio of 4, so a value comparable to the IPCC reference. The use of IPCC reference values allows comparability with other studies. However, if local BGB-to-AGB ratios are available, we recommend their use instead of IPCC values.

Lastly, new technological tools, such as field spectrometry, based on the measurement of various vegetation indices, may provide alternative methods for estimating AGB in grasslands. AGB is highly correlated to water absorption measures (Numata et al., 2008) and to the normalized difference vegetation index (NDVI) (Raynolds et al., 2012) while plant height is correlated to the enhanced vegetation index (EVI) (Cunha et al., 2010). These parameters can be reliably measured with a field spectrometer (Cunha et al., 2010; Mašková et al., 2008), thus substituting equipment for manpower.

#### 4.3. Soil organic carbon

For the SOC stock, which has an essential role in mitigating global climate change (Lal, 2004), we validated the validity of sampling at 30 cm soil depth (IPCC, 2006) as used by models such as InVEST (Nelson et al., 2009), for extrapolating stocks to 45 cm, when relevant. However, in grassland ecosystems most of the carbon can be stored deeper than 30 cm (Ward et al., 2016). Deep SOC is also important in forests (Jobbágy and Jackson, 2000), as we observed for alluvial forest sites. Uncertainty across tested methods was low (12 %), however, efforts should be invested into grassland SOC pools given their significance. Further methodological refinements may thus consider deeper layers and/or measure bulk density of different layers (Ward et al., 2016). With the improvements of new technologies, it will be soon possible to estimate SOC stocks using visible and near (or mid-) infrared reflectance spectrometry in the laboratory (Winowiecki et al., 2016) or even directly in the field (Cambou et al., 2016).

#### 4.4. Estimating carbon pools for environmental assessment

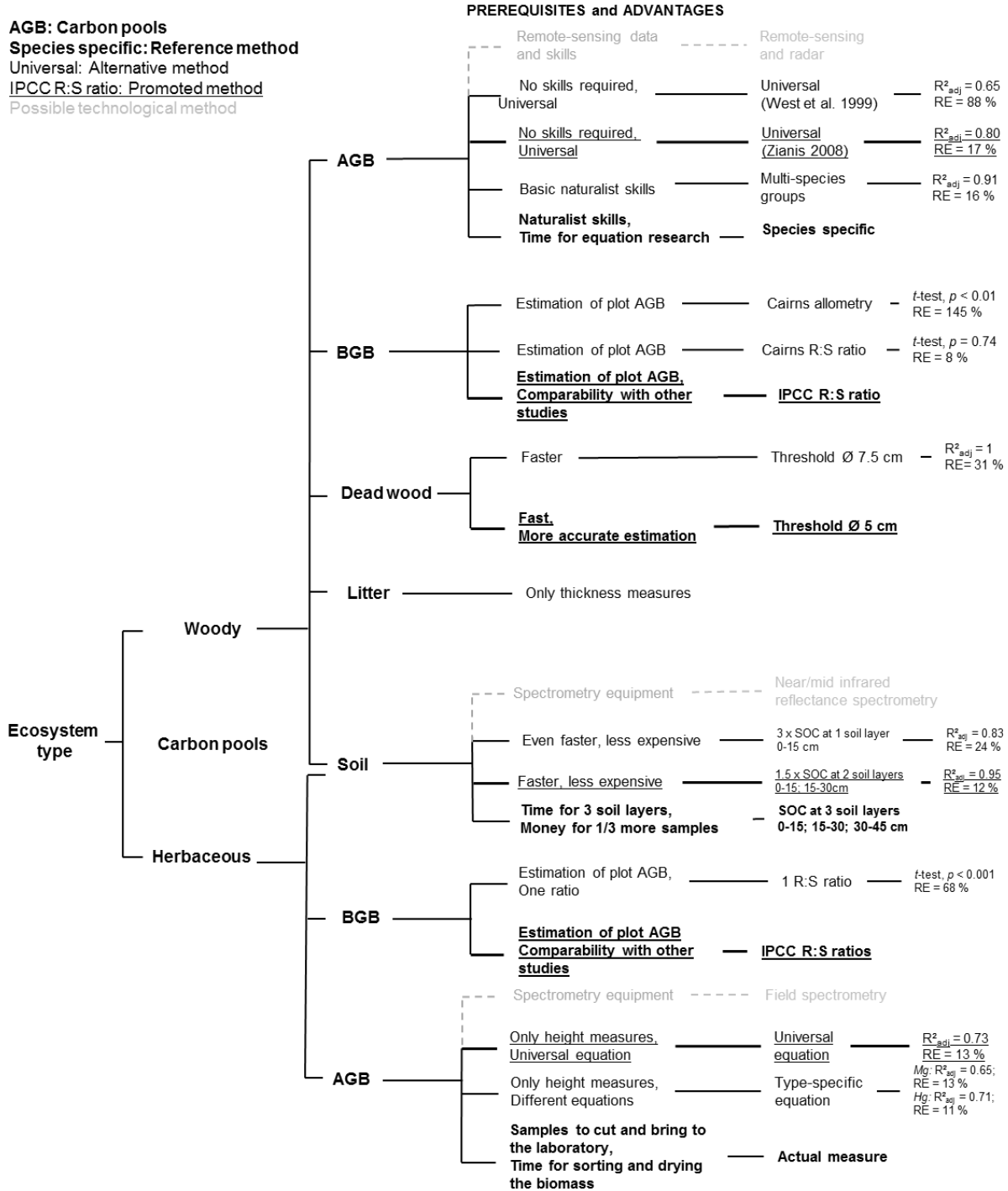
The proposed set of easy methods for quick estimation of carbon stocks at plot scale was developed in response to the necessity of integrating ES assessment into land management and land planning (Albert et al., 2016). Given that the accuracy level of selected indicators was 10 to 20 % compared to the reference methods assumed to be the closest to actual carbon stocks, their application is appropriate for estimating impacts of land use change or new ecosystem management if greater than 20%. Such impacts include, for example, severe thinning management practices in the USA which reduced AGB by 40 % in US forests 6 years after treatment (Burton et al., 2013) and selective logging in Malaysian forests which reduced forest AGB by more than 50 % (Pinard and Cropper, 2000). Fertilisation is the most common practice to increase grassland AGB (*e.g.* +32 % in Lee et al., 2010), but it can have undetectable impact in BGB (+6 % in Lee et al., 2010). Other practices like sowing of native and non-native grassland species had substantial effects on both AGB (increase of more than 200 % of the biomass at the vegetation peak) and BGB (increase between 60 and 250 % of root biomass). In the same experiment, perturbations like litter removal and soil raking would not be detectable with our simplified methods (- 3% AGB and + 13 % BGB) (Foster et al., 2007)

Fertilization has been shown to have highly variable effects on SOC (Conant et al., 2001; Paustian et al., 1992) in the medium term due to floristic changes and possible increases in SOC mineralisation resulting from increased grazing intensities (Klumpp et al., 2009). Changes in grassland management can lead to detectable SOC increases by 15 % in case of fertilizer use reduction in short duration leys or decreases by 26 % in case of fertilization of a permanent grassland (Soussana et al., 2004). Other management changes leading to smaller changes such as intensified use of permanent grasslands (+ 7 %) or the conversion of permanent grassland to medium duration leys (- 4 %) (Soussana et al., 2004) would be unlikely to be detected with a simplified method.

Our methods also apply to comparisons of ecosystems before/after restoration when degradation released of at least 20% of initial carbon stocks. For, example, less than 15 years after restoration or creation of wetlands, SOC was still only 33 to 74 % of a reference wetland value (Moreno-Mateos et al., 2015). In riparian forest restoration, our simplified methods would have detected deficits of 50% for AGB and 30 % for SOC between an old restoration site and intact remnant forest (Matzek et al., 2016). In Australian degraded semiarid ecosystems our simplified method would barely detect the 17% deficit in SOC after top soil restoration compared to a natural soil, but would definitely detect the 82% deficit when waste soil was used instead (Muñoz-Rojas et al., 2016).

#### 4.5. Decision tree for method selection

Based on our quantitative comparison of methods, our uncertainty assessment and the different points discussed above, we propose a decision tree to guide practitioners and scientists in their method selection for each of carbon pool of both woody and herbaceous ecosystems (**Figure 5**). This decision tree represents best possible compromises between precision, manpower and financial resources. We encourage practitioners to test it and assess benefits of recommended rapid methods.



**Figure 5:** Different methods for each considered carbon pool with the associated uncertainty compared to the reference method: the relative error (RE), the correlation coefficient ( $R^2$ ) and, when relevant, the results of the  $t$ -tests. The method prerequisites and/or advantages are also presented.

AGB stands for aboveground biomass BGB stands for belowground biomass,  $\varnothing$  for diameter,  $Mg$  for mountain grasslands and  $Hg$  for humid grasslands. The bold branches are the reference methods, the green branches are the promoted methods and the black non-bold branches are alternative non-promoted methods. The grey branches are possible future technological methods.

## 5. Conclusions

We compared for the first time different methods of carbon stock estimation of varying complexity for each of the four main carbon pools. With this, we aimed to provide guidelines to scientists and



practitioners aiming to estimate the ES of global climate regulation by estimating ecosystem carbon stocks. We identified fast, replicable and simple methods for each pool, thereby addressing our operational objective. In spite of their relative simplicity, the recommended methods were comparable with our more detailed reference methods, and are compromises between the necessary sampling effort and the associated precision in carbon stock estimation. These methods could be soon supplemented by new technologies linked to remote sensing and reflectance spectrometry. Given the uncertainties associated with different pools, we strongly recommend considering them separately, as each pool has its own source of estimation variability; for example, the compound uncertainty from the belowground biomass pool.

## References

- Albert, C., Galler, C., Hermes, J., Neuendorf, F., von Haaren, C., Lovett, A., 2016. Applying ecosystem services indicators in landscape planning and management: The ES-in-Planning framework. *Ecol. Indic.* 61, 100–113. <https://doi.org/10.1016/j.ecolind.2015.03.029>
- Anderson-Teixeira, K.J., DeLUCIA, E.H., 2011. The greenhouse gas value of ecosystems: GREENHOUSE GAS VALUE OF ECOSYSTEMS. *Glob. Change Biol.* 17, 425–438. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2486.2010.02220.x>
- Andrew, M.E., Wulder, M.A., Nelson, T.A., 2014. Potential contributions of remote sensing to ecosystem service assessments. *Prog. Phys. Geogr.* 38, 328–353. <https://doi.org/10.1177/0309133314528942>
- Ayanu, Y.Z., Conrad, C., Nauss, T., Wegmann, M., Koellner, T., 2012. Quantifying and Mapping Ecosystem Services Supplies and Demands: A Review of Remote Sensing Applications. *Environ. Sci. Technol.* 46, 8529–8541. <https://doi.org/10.1021/es300157u>
- Bandaranayake, W., Qian, Y.L., Parton, W.J., Ojima, D.S., Follett, R.F., 2003. Estimation of Soil Organic Carbon Changes in Turfgrass Systems Using the CENTURY Model. *Agron. J.* 95, 558–563. <https://doi.org/10.2134/agronj2003.5580>
- Bonan, G.B., 2008. Forests and Climate Change: Forcings, Feedbacks, and the Climate Benefits of Forests. *Science* 320, 1444–1449. <https://doi.org/10.1126/science.1155121>
- Bottalico, F., Pesola, L., Vizzarri, M., Antonello, L., Barbati, A., Chirici, G., Corona, P., Cullotta, S., Garfi, V., Giannico, V., Laforteza, R., Lombardi, F., Marchetti, M., Nocentini, S., Riccioli, F., Travaglini, D., Sallustio, L., 2016. Modeling the influence of alternative forest management scenarios on wood production and carbon storage: A case study in the Mediterranean region. *Environ. Res., The Provision of Ecosystem Services in Response to Global Change* 144, Part B, 72–87. <https://doi.org/10.1016/j.envres.2015.10.025>
- Burton, J.I., Ares, A., Olson, D.H., Puettmann, K.J., 2013. Management trade-off between aboveground carbon storage and understory plant species richness in temperate forests. *Ecol. Appl.* 23, 1297–1310. <https://doi.org/10.1890/12-1472.1>
- Cademus, R., Escobedo, F., McLaughlin, D., Abd-Elrahman, A., 2014. Analyzing Trade-Offs, Synergies, and Drivers among Timber Production, Carbon Sequestration, and Water Yield in *Pinus elliotii* Forests in Southeastern USA. *Forests* 5, 1409–1431. <https://doi.org/10.3390/f5061409>
- Cairns, M.A., Brown, S., Helmer, E.H., Baumgardner, G.A., 1997. Root biomass allocation in the world's upland forests. *Oecologia* 111, 1–11. <https://doi.org/10.1007/s004420050201>
- Cambou, A., Cardinael, R., Kouakoua, E., Villeneuve, M., Durand, C., Barthès, B.G., 2016. Prediction of soil organic carbon stock using visible and near infrared reflectance spectroscopy (VNIRS) in the field. *Geoderma* 261, 151–159. <https://doi.org/10.1016/j.geoderma.2015.07.007>
- Chambers, J.Q., Santos, J. dos, Ribeiro, R.J., Higuchi, N., 2001. Tree damage, allometric relationships, and above-ground net primary production in central Amazon forest. *For. Ecol. Manag.* 152, 73–84. [https://doi.org/10.1016/S0378-1127\(00\)00591-0](https://doi.org/10.1016/S0378-1127(00)00591-0)

- Chaplin-Kramer, R., Sharp, R.P., Mandle, L., Sim, S., Johnson, J., Butnar, I., Canals, L.M. i, Eichelberger, B.A., Ramler, I., Mueller, C., McLachlan, N., Yousefi, A., King, H., Kareiva, P.M., 2015. Spatial patterns of agricultural expansion determine impacts on biodiversity and carbon storage. *Proc. Natl. Acad. Sci.* 112, 7402–7407. <https://doi.org/10.1073/pnas.1406485112>
- Chojnacky, D., Amacher, M., Gavazzi, M., 2009. Separating duff and litter for improved mass and carbon estimates. *South. J. Appl. For.* 33, 29–34.
- Conant, R.T., Paustian, K., Elliott, E.T., 2001. Grassland Management and Conversion into Grassland: Effects on Soil Carbon. *Ecol. Appl.* 11, 343–355. [https://doi.org/10.1890/1051-0761\(2001\)011\[0343:GMACIG\]2.0.CO;2](https://doi.org/10.1890/1051-0761(2001)011[0343:GMACIG]2.0.CO;2)
- Conti, G., Díaz, S., 2013. Plant functional diversity and carbon storage - an empirical test in semi-arid forest ecosystems. *J. Ecol.* 101, 18–28. <https://doi.org/10.1111/1365-2745.12012>
- Cros, R.T. du, Lopez, S., 2009. Preliminary study on the assessment of deadwood volume by the French national forest inventory. *Ann. For. Sci.* 66, 302–302. <https://doi.org/10.1051/forest/2009007>
- Culmsee Heike, Leuschner Christoph, Moser Gerald, Pitopang Ramadhanil, 2010. Forest aboveground biomass along an elevational transect in Sulawesi, Indonesia, and the role of Fagaceae in tropical montane rain forests. *J. Biogeogr.* 37, 960–974. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2699.2009.02269.x>
- Cunha, M., Poças, I., Marcal, A.R.S., Rodrigues, A., Pereira, L.S., 2010. Evaluating MODIS vegetation indices using ground based measurements in mountain semi-natural meadows of Northeast Portugal, in: 2010 IEEE International Geoscience and Remote Sensing Symposium. Presented at the 2010 IEEE International Geoscience and Remote Sensing Symposium, pp. 1525–1528. <https://doi.org/10.1109/IGARSS.2010.5652770>
- de Araujo Barbosa, C.C., Atkinson, P.M., Dearing, J.A., 2015. Remote sensing of ecosystem services: A systematic review. *Ecol. Indic.* 52, 430–443. <https://doi.org/10.1016/j.ecolind.2015.01.007>
- de Vries, P.G., 1986. *Sampling Theory for Forest Inventory*. Springer Berlin Heidelberg, Berlin, Heidelberg. <https://doi.org/10.1007/978-3-642-71581-5>
- Díaz, S., Pascual, U., Stenseke, M., Martín-López, B., Watson, R.T., Molnár, Z., Hill, R., Chan, K.M.A., Baste, I.A., Brauman, K.A., Polasky, S., Church, A., Lonsdale, M., Larigauderie, A., Leadley, P.W., Oudenhoven, A.P.E. van, Plaat, F. van der, Schröter, M., Lavorel, S., Aumeeruddy-Thomas, Y., Bukvareva, E., Davies, K., Demissew, S., Erpul, G., Failler, P., Guerra, C.A., Hewitt, C.L., Keune, H., Lindley, S., Shirayama, Y., 2018. Assessing nature’s contributions to people. *Science* 359, 270–272. <https://doi.org/10.1126/science.aap8826>
- Diehl, K., Burkhard, B., Jacob, K., 2016. Should the ecosystem services concept be used in European Commission impact assessment? *Ecol. Indic.* 61, 6–17. <https://doi.org/10.1016/j.ecolind.2015.07.013>
- Dignac, M.-F., Derrien, D., Barré, P., Barot, S., Cécillon, L., Chenu, C., Chevallier, T., Freschet, G.T., Garnier, P., Guenet, B., Hedde, M., Klumpp, K., Lashermes, G., Maron, P.-A., Nunan, N., Roumet, C., Basile-Doelsch, I., 2017. Increasing soil carbon storage: mechanisms, effects of agricultural practices and proxies. A review. *Agron. Sustain. Dev.* 37, 14. <https://doi.org/10.1007/s13593-017-0421-2>
- Domke, G.M., Perry, C.H., Walters, B.F., Woodall, C.W., Russell, M.B., Smith, J.E., 2016. Estimating litter carbon stocks on forest land in the United States. *Sci. Total Environ.* 557–558, 469–478. <https://doi.org/10.1016/j.scitotenv.2016.03.090>
- Doughty, C.L., Langley, J.A., Walker, W.S., Feller, I.C., Schaub, R., Chapman, S.K., 2016. Mangrove Range Expansion Rapidly Increases Coastal Wetland Carbon Storage. *Estuaries Coasts* 39, 385–396. <https://doi.org/10.1007/s12237-015-9993-8>
- Dukes, J.S., Chiariello, N.R., Cleland, E.E., Moore, L.A., Shaw, M.R., Thayer, S., Tobeck, T., Mooney, H.A., Field, C.B., 2005. Responses of Grassland Production to Single and Multiple Global Environmental Changes. *PLoS Biol.* 3, e319. <https://doi.org/10.1371/journal.pbio.0030319>

- Dymond, J.R., Ausseil, A.-G.E., Ekanayake, J.C., Kirschbaum, M.U.F., 2012. Tradeoffs between soil, water, and carbon – A national scale analysis from New Zealand. *J. Environ. Manage.* 95, 124–131. <https://doi.org/10.1016/j.jenvman.2011.09.019>
- Edmondson, J.L., Davies, Z.G., McCormack, S.A., Gaston, K.J., Leake, J.R., 2014. Land-cover effects on soil organic carbon stocks in a European city. *Sci. Total Environ.* 472, 444–453. <https://doi.org/10.1016/j.scitotenv.2013.11.025>
- Foster, B.L., Murphy, C.A., Keller, K.R., Aschenbach, T.A., Questad, E.J., Kindscher, K., 2007. Restoration of Prairie Community Structure and Ecosystem Function in an Abandoned Hayfield: A Sowing Experiment. *Restor. Ecol.* 15, 652–661. <https://doi.org/10.1111/j.1526-100X.2007.00277.x>
- Gilmanov, T.G., Svejcar, T.J., Johnson, D.A., Angell, R.F., Saliendra, N.Z., Wylie, B.K., 2006. Long-Term Dynamics of Production, Respiration, and Net CO<sub>2</sub> Exchange in Two Sagebrush-Steppe Ecosystems. *Rangel. Ecol. Manag.* 59, 585–599. <https://doi.org/10.2111/05-198R1.1>
- Girardin, C.A.J., Farfan-Rios, W., Garcia, K., Feeley, K.J., Jørgensen, P.M., Murakami, A.A., Pérez, L.C., Seidel, R., Paniagua, N., Claros, A.F.F., Maldonado, C., Silman, M., Salinas, N., Reynel, C., Neill, D.A., Serrano, M., Caballero, C.J., Cuadros, M. de los A.L.T., Macía, M.J., Killeen, T.J., Malhi, Y., 2014. Spatial patterns of above-ground structure, biomass and composition in a network of six Andean elevation transects. *Plant Ecol. Divers.* 7, 161–171. <https://doi.org/10.1080/17550874.2013.820806>
- Gos, P., Loucougaray, G., Colace, M.-P., Arnoldi, C., Gaucherand, S., Dumazel, D., Girard, L., Delorme, S., Lavorel, S., 2016. Relative contribution of soil, management and traits to co-variations of multiple ecosystem properties in grasslands. *Oecologia* 180, 1001–1013. <https://doi.org/10.1007/s00442-016-3551-3>
- Harmon, M.E., Krankina, O.N., Yatskov, M., Matthews, E., 2001. Predicting broad-scale carbon stores of woody detritus from plot-level data, in: *Assessment Methods for Soil Carbon*. R. Lal, J. Kimble, R.F. Follet, B. A. Stewart, New York, pp. 533–552.
- Harmon, M.E., Woodall, C.W., Fasth, B., Sexton, J., Yatkov, M., 2011. Differences between standing and downed dead tree wood density reduction factors: A comparison across decay classes and tree species.
- Hui, D., Jackson, R.B., 2006. Geographical and interannual variability in biomass partitioning in grassland ecosystems: a synthesis of field data. *New Phytol.* 169, 85–93. <https://doi.org/10.1111/j.1469-8137.2005.01569.x>
- Hyndman, R.J., Koehler, A.B., 2006. Another look at measures of forecast accuracy. *Int. J. Forecast.* 22, 679–688. <https://doi.org/10.1016/j.ijforecast.2006.03.001>
- IPCC, 2006. IPCC Guidelines for National Greenhouse Gas Inventories, Agriculture, forestry and other land use. Chapter 4.
- Jacobs, S., Martín-López, B., Barton, D.N., Dunford, R., Harrison, P.A., Kelemen, E., Saarikoski, H., Termansen, M., García-Llorente, M., Gómez-Baggethun, E., Kopperoinen, L., Luque, S., Palomo, I., Priess, J.A., Rusch, G.M., Tenerelli, P., Turkelboom, F., Demeyer, R., Hauck, J., Keune, H., Smith, R., 2018. The means determine the end – Pursuing integrated valuation in practice. *Ecosyst. Serv., SI: Synthesizing OpenNESS* 29, 515–528. <https://doi.org/10.1016/j.ecoser.2017.07.011>
- Jenkins, J.C., Chojnacky, D.C., Heath, L.S., Birdsey, R.A., 2003. National scale biomass estimators for United States tree species. *For. Sci.* 49, 12–35.
- Jobbágy, E.G., Jackson, R.B., 2000. THE VERTICAL DISTRIBUTION OF SOIL ORGANIC CARBON AND ITS RELATION TO CLIMATE AND VEGETATION. *Ecol. Appl.* 10, 423–436. [https://doi.org/10.1890/1051-0761\(2000\)010\[0423:TVDOSO\]2.0.CO;2](https://doi.org/10.1890/1051-0761(2000)010[0423:TVDOSO]2.0.CO;2)
- Jucker, T., Caspersen, J., Chave, J., Antin, C., Barbier, N., Bongers, F., Dalponte, M., van Ewijk, K.Y., Forrester, D.I., Haeni, M., Higgins, S.I., Holdaway, R.J., Iida, Y., Lorimer, C., Marshall, P.L., Momo, S., Moncrieff, G.R., Ploton, P., Poorter, L., Rahman, K.A., Schlund, M., Sonké, B., Sterck, F.J., Trugman, A.T., Usoltsev, V.A., Vanderwel, M.C., Waldner, P., Wedeux, B.M.M.,

- Wirth, C., Wöll, H., Woods, M., Xiang, W., Zimmermann, N.E., Coomes, D.A., 2017. Allometric equations for integrating remote sensing imagery into forest monitoring programmes. *Glob. Change Biol.* 23, 177–190. <https://doi.org/10.1111/gcb.13388>
- Kattge, J., Díaz, S., Lavorel, S., Prentice, I.C., Leadley, P., Bönisch, G., Garnier, E., Westoby, M., Reich, P.B., Wright, I.J., Cornelissen, J.H.C., Violle, C., Harrison, S.P., Van BODEGOM, P.M., Reichstein, M., Enquist, B.J., Soudzilovskaia, N.A., Ackerly, D.D., Anand, M., Atkin, O., Bahn, M., Baker, T.R., Baldocchi, D., Bekker, R., Blanco, C.C., Blonder, B., Bond, W.J., Bradstock, R., Bunker, D.E., Casanoves, F., Cavender-Bares, J., Chambers, J.Q., Chapin Iii, F.S., Chave, J., Coomes, D., Cornwell, W.K., Craine, J.M., Dobrin, B.H., Duarte, L., Durka, W., Elser, J., Esser, G., Estiarte, M., Fagan, W.F., Fang, J., Fernández-Méndez, F., Fidelis, A., Finegan, B., Flores, O., Ford, H., Frank, D., Freschet, G.T., Fyllas, N.M., Gallagher, R.V., Green, W.A., Gutierrez, A.G., Hickler, T., Higgins, S.I., Hodgson, J.G., Jalili, A., Jansen, S., Joly, C.A., Kerckhoff, A.J., Kirkup, D., Kitajima, K., Kleyer, M., Klotz, S., Knops, J.M.H., Kramer, K., Kühn, I., Kurokawa, H., Laughlin, D., Lee, T.D., Leishman, M., Lens, F., Lenz, T., Lewis, S.L., Lloyd, J., Llusià, J., Louault, F., Ma, S., Mahecha, M.D., Manning, P., Massad, T., Medlyn, B.E., Messier, J., Moles, A.T., Müller, S.C., Nadrowski, K., Naeem, S., Niinemets, Ü., Nöllert, S., Nüske, A., Ogaya, R., Oleksyn, J., Onipchenko, V.G., Onoda, Y., Ordoñez, J., Overbeck, G., Ozinga, W.A., Patiño, S., Paula, S., Pausas, J.G., Peñuelas, J., Phillips, O.L., Pillar, V., Poorter, H., Poorter, L., Poschlod, P., Prinzing, A., Proulx, R., Rammig, A., Reinsch, S., Reu, B., Sack, L., Salgado-Negret, B., Sardans, J., Shiodera, S., Shipley, B., Siefert, A., Sosinski, E., Soussana, J.-F., Swaine, E., Swenson, N., Thompson, K., Thornton, P., Waldram, M., Weiher, E., White, M., White, S., Wright, S.J., Yguel, B., Zaehle, S., Zanne, A.E., Wirth, C., 2011. TRY – a global database of plant traits. *Glob. Change Biol.* 17, 2905–2935. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2486.2011.02451.x>
- Keith, H., Mackey, B.G., Lindenmayer, D.B., 2009. Re-evaluation of forest biomass carbon stocks and lessons from the world’s most carbon-dense forests. *Proc. Natl. Acad. Sci.* 106, 11635–11640. <https://doi.org/10.1073/pnas.0901970106>
- Klump, K., Fontaine, S., Attard, E., Le Roux, X., Gleixner, G., Soussana, J.-F., 2009. Grazing triggers soil carbon loss by altering plant roots and their control on soil microbial community. *J. Ecol.* 97, 876–885. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2745.2009.01549.x>
- Lafleur, D.M., Hurteau, M.D., Koch, G.W., North, M.P., Hungate, B.A., 2016. Climate-driven changes in forest succession and the influence of management on forest carbon dynamics in the Puget Lowlands of Washington State, USA. *For. Ecol. Manag.* 362, 194–204. <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2015.12.015>
- Lal, R., 2004. Soil carbon sequestration to mitigate climate change. *Geoderma* 123, 1–22. <https://doi.org/10.1016/j.geoderma.2004.01.032>
- 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. *J. Ecol.* 99, 135–147. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2745.2010.01753.x>
- Lecomte, H., Rondeux, J., 2002. Les inventaires forestiers nationaux en Europe : Tentative de synthèse. *Cah. For. Gembloux* 3–24.
- Lee, M., Manning, P., Rist, J., Power, S.A., Marsh, C., 2010. A global comparison of grassland biomass responses to CO<sub>2</sub> and nitrogen enrichment. *Philos. Trans. R. Soc. B Biol. Sci.* 365, 2047–2056. <https://doi.org/10.1098/rstb.2010.0028>
- Ligot, G., Lejeune, P., Rondeux, J., Hebert, J., 2012. Assessing and Harmonizing Lying Deadwood Volume with Regional Forest Inventory Data in Wallonia (Southern Region of Belgium). *Open For. Sci. J.* 5, 15–22. <https://doi.org/10.2174/1874398601205010015>
- Luisetti, T., Jackson, E.L., Turner, R.K., 2013. Valuing the European “coastal blue carbon” storage benefit. *Mar. Pollut. Bull.* 71, 101–106. <https://doi.org/10.1016/j.marpolbul.2013.03.029>
- Mašková, Z., Zemek, F., Květ, J., 2008. Normalized difference vegetation index (NDVI) in the management of mountain meadows. *Boreal Environ. Res.* 13, 417–432.

- Matzek, V., Warren, S., Fisher, C., 2016. Incomplete recovery of ecosystem processes after two decades of riparian forest restoration. *Restor. Ecol.* 24, 637–645. <https://doi.org/10.1111/rec.12361>
- MEA, 2005. Millennium Ecosystem Assessment: Ecosystems and Human Well-being: Synthesis. Island Press, Washington DC.
- Michaud, A., Plantureux, S., Pottier, E., Baumont, R., 2015. Links between functional composition, biomass production and forage quality in permanent grasslands over a broad gradient of conditions. *J. Agric. Sci.* 153, 891–906. <https://doi.org/10.1017/S0021859614000653>
- Minasny, B., Malone, B.P., McBratney, A.B., Angers, D.A., Arrouays, D., Chambers, A., Chaplot, V., Chen, Z.-S., Cheng, K., Das, B.S., Field, D.J., Gimona, A., Hedley, C.B., Hong, S.Y., Mandal, B., Marchant, B.P., Martin, M., McConkey, B.G., Mulder, V.L., O'Rourke, S., Richer-de-Forges, A.C., Odeh, I., Padarian, J., Paustian, K., Pan, G., Poggio, L., Savin, I., Stolbovoy, V., Stockmann, U., Sulaeman, Y., Tsui, C.-C., Vågen, T.-G., van Wesemael, B., Winowiecki, L., 2017. Soil carbon 4 per mille. *Geoderma* 292, 59–86. <https://doi.org/10.1016/j.geoderma.2017.01.002>
- Mokany, K., Raison, R.J., Prokushkin, A.S., 2006. Critical analysis of root : shoot ratios in terrestrial biomes. *Glob. Change Biol.* 12, 84–96. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2486.2005.001043.x>
- Moreno-Mateos, D., Meli, P., Vara-Rodríguez, M.I., Aronson, J., 2015. Ecosystem response to interventions: lessons from restored and created wetland ecosystems. *J. Appl. Ecol.* 52, 1528–1537. <https://doi.org/10.1111/1365-2664.12518>
- Muñoz-Rojas, M., Erickson, T.E., Dixon, K.W., Merritt, D.J., 2016. Soil quality indicators to assess functionality of restored soils in degraded semiarid ecosystems. *Restor. Ecol.* 24, S43–S52. <https://doi.org/10.1111/rec.12368>
- Nelson, E., Mendoza, G., Regetz, J., Polasky, S., Tallis, H., Cameron, Dr., Chan, K.M., Daily, G.C., Goldstein, J., Kareiva, P.M., Lonsdorf, E., Naidoo, R., Ricketts, T.H., Shaw, Mr., 2009. Modeling multiple ecosystem services, biodiversity conservation, commodity production, and tradeoffs at landscape scales. *Front. Ecol. Environ.* 7, 4–11. <https://doi.org/10.1890/080023>
- Numata, I., Roberts, D.A., Chadwick, O.A., Schimel, J.P., Galvão, L.S., Soares, J.V., 2008. Evaluation of hyperspectral data for pasture estimate in the Brazilian Amazon using field and imaging spectrometers. *Remote Sens. Environ., Remote Sensing Data Assimilation Special Issue* 112, 1569–1583. <https://doi.org/10.1016/j.rse.2007.08.014>
- Palacios-Agundez, I., Onaindia, M., Potschin, M., Tratalos, J.A., Madariaga, I., Haines-Young, R., 2015. Relevance for decision making of spatially explicit, participatory scenarios for ecosystem services in an area of a high current demand. *Environ. Sci. Policy* 54, 199–209. <https://doi.org/10.1016/j.envsci.2015.07.002>
- Pascual, U., Balvanera, P., Díaz, S., Pataki, G., Roth, E., Stenseke, M., Watson, R.T., Başak Dessane, E., Islar, M., Kelemen, E., Maris, V., Quaas, M., Subramanian, S.M., Wittmer, H., Adlan, A., Ahn, S., Al-Hafedh, Y.S., Amankwah, E., Asah, S.T., Berry, P., Bilgin, A., Breslow, S.J., Bullock, C., Cáceres, D., Daly-Hassen, H., Figueroa, E., Golden, C.D., Gómez-Baggethun, E., González-Jiménez, D., Houdet, J., Keune, H., Kumar, R., Ma, K., May, P.H., Mead, A., O'Farrell, P., Pandit, R., Pengue, W., Pichis-Madruga, R., Popa, F., Preston, S., Pacheco-Balanza, D., Saarikoski, H., Strassburg, B.B., van den Belt, M., Verma, M., Wickson, F., Yagi, N., 2017. Valuing nature's contributions to people: the IPBES approach. *Curr. Opin. Environ. Sustain., Open issue, part II* 26–27, 7–16. <https://doi.org/10.1016/j.cosust.2016.12.006>
- Paustian, K., Parton, W.J., Persson, J., 1992. Modeling Soil Organic Matter in Organic-Amended and Nitrogen-Fertilized Long-Term Plots. *Soil Sci. Soc. Am. J.* 56, 476–488. <https://doi.org/10.2136/sssaj1992.03615995005600020023x>
- Peh, K.S.-H., Balmford, A., Bradbury, R.B., Brown, C., Butchart, S.H.M., Hughes, F.M.R., Stattersfield, A., Thomas, D.H.L., Walpole, M., Bayliss, J., Gowing, D., Jones, J.P.G., Lewis, S.L., Mulligan, M., Pandeya, B., Stratford, C., Thompson, J.R., Turner, K., Vira, B., Willcock, S., Birch, J.C., 2013. TESSA: A toolkit for rapid assessment of ecosystem services at sites of biodiversity

- conservation importance. *Ecosyst. Serv.* 5, 51–57.  
<https://doi.org/10.1016/j.ecoser.2013.06.003>
- Perring, M.P., Jonson, J., Freudenberger, D., Campbell, R., Rooney, M., Hobbs, R.J., Standish, R.J., 2015. Soil-vegetation type, stem density and species richness influence biomass of restored woodland in south-western Australia. *For. Ecol. Manag.* 344, 53–62.  
<https://doi.org/10.1016/j.foreco.2015.02.012>
- Pinard, M.A., Cropper, W.P., 2000. Simulated Effects of Logging on Carbon Storage in Dipterocarp Forest. *J. Appl. Ecol.* 37, 267–283.
- Poorter, L., Bongers, F., Aide, T.M., Almeyda Zambrano, A.M., Balvanera, P., Becknell, J.M., Boukili, V., Brancalion, P.H.S., Broadbent, E.N., Chazdon, R.L., Craven, D., de Almeida-Cortez, J.S., Cabral, G.A.L., de Jong, B.H.J., Denslow, J.S., Dent, D.H., DeWalt, S.J., Dupuy, J.M., Durán, S.M., Espírito-Santo, M.M., Fandino, M.C., César, R.G., Hall, J.S., Hernandez-Stefanoni, J.L., Jakovac, C.C., Junqueira, A.B., Kennard, D., Letcher, S.G., Licona, J.-C., Lohbeck, M., Marín-Spiotta, E., Martínez-Ramos, M., Massoca, P., Meave, J.A., Mesquita, R., Mora, F., Muñoz, R., Muscarella, R., Nunes, Y.R.F., Ochoa-Gaona, S., de Oliveira, A.A., Orihuela-Belmonte, E., Peña-Claros, M., Pérez-García, E.A., Piotto, D., Powers, J.S., Rodríguez-Velázquez, J., Romero-Pérez, I.E., Ruíz, J., Saldarriaga, J.G., Sanchez-Azofeifa, A., Schwartz, N.B., Steininger, M.K., Swenson, N.G., Toledo, M., Uriarte, M., van Breugel, M., van der Wal, H., Veloso, M.D.M., Vester, H.F.M., Vicentini, A., Vieira, I.C.G., Bentos, T.V., Williamson, G.B., Rozendaal, D.M.A., 2016. Biomass resilience of Neotropical secondary forests. *Nature* 530, 211–214.  
<https://doi.org/10.1038/nature16512>
- Preger, A.C., Kösters, R., Du Preez, C.C., Brodowski, S., Amelung, W., 2010. Carbon sequestration in secondary pasture soils: a chronosequence study in the South African Highveld. *Eur. J. Soil Sci.* 61, 551–562. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2389.2010.01248.x>
- Raynolds, M.K., Walker, D.A., Epstein, H.E., Pinzon, J.E., Tucker, C.J., 2012. A new estimate of tundra-biome phytomass from trans-Arctic field data and AVHRR NDVI. *Remote Sens. Lett.* 3, 403–411. <https://doi.org/10.1080/01431161.2011.609188>
- Rondeux, J., Sanchez, C., 2010. Review of indicators and field methods for monitoring biodiversity within national forest inventories. Core variable: Deadwood. *Environ. Monit. Assess.* 164, 617–630. <https://doi.org/10.1007/s10661-009-0917-6>
- Sándor, R., Barcza, Z., Hidy, D., Lellei-Kovács, E., Ma, S., Bellocchi, G., 2016. Modelling of grassland fluxes in Europe: Evaluation of two biogeochemical models. *Agric. Ecosyst. Environ.* 215, 1–19. <https://doi.org/10.1016/j.agee.2015.09.001>
- Scheffers, B.R., Meester, L.D., Bridge, T.C.L., Hoffmann, A.A., Pandolfi, J.M., Corlett, R.T., Butchart, S.H.M., Pearce-Kelly, P., Kovacs, K.M., Dudgeon, D., Pacifici, M., Rondinini, C., Foden, W.B., Martin, T.G., Mora, C., Bickford, D., Watson, J.E.M., 2016. The broad footprint of climate change from genes to biomes to people. *Science* 354, aaf7671.  
<https://doi.org/10.1126/science.aaf7671>
- Sileshi, G.W., 2014. A critical review of forest biomass estimation models, common mistakes and corrective measures. *For. Ecol. Manag.* 329, 237–254.  
<https://doi.org/10.1016/j.foreco.2014.06.026>
- Smit, A., 1999. The impact of grazing on spatial variability of humus profile properties in a grass-encroached Scots pine ecosystem. *CATENA* 36, 85–98. [https://doi.org/10.1016/S0341-8162\(99\)00003-X](https://doi.org/10.1016/S0341-8162(99)00003-X)
- Smit, H.J., Metzger, M.J., Ewert, F., 2008. Spatial distribution of grassland productivity and land use in Europe. *Agric. Syst.* 98, 208–219. <https://doi.org/10.1016/j.agsy.2008.07.004>
- Smith, S.J., Edmonds, J., Hartin, C.A., Mundra, A., Calvin, K., 2015. Near-term acceleration in the rate of temperature change. *Nat. Clim. Change* 5, 333–336.  
<https://doi.org/10.1038/nclimate2552>

- Soussana, J.-F., Loiseau, P., Vuichard, N., Ceschia, E., Balesdent, J., Chevallier, T., Arrouays, D., 2004. Carbon cycling and sequestration opportunities in temperate grasslands. *Soil Use Manag.* 20, 219–230. <https://doi.org/10.1111/j.1475-2743.2004.tb00362.x>
- Tappeiner, U., Tasser, E., Leitinger, G., Cernusca, A., Tappeiner, G., 2008. Effects of Historical and Likely Future Scenarios of Land Use on Above- and Belowground Vegetation Carbon Stocks of an Alpine Valley. *Ecosystems* 11, 1383–1400. <https://doi.org/10.1007/s10021-008-9195-3>
- Tardieu, L., Roussel, S., Salles, J.-M., 2013. Assessing and mapping global climate regulation service loss induced by Terrestrial Transport Infrastructure construction. *Ecosyst. Serv., Special Issue on Mapping and Modelling Ecosystem Services* 4, 73–81. <https://doi.org/10.1016/j.ecoser.2013.02.007>
- Timilsina, N., Escobedo, F.J., Staudhammer, C.L., Brandeis, T., 2014. Analyzing the causal factors of carbon stores in a subtropical urban forest. *Ecol. Complex.* 20, 23–32. <https://doi.org/10.1016/j.ecocom.2014.07.001>
- van Breugel, M., Ransijn, J., Craven, D., Bongers, F., Hall, J.S., 2011. Estimating carbon stock in secondary forests: Decisions and uncertainties associated with allometric biomass models. *For. Ecol. Manag.* 262, 1648–1657. <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2011.07.018>
- Vannier, C., Lefebvre, J., Longaretti, P.-Y., Lavorel, S., 2016. Patterns of landscape change in a rapidly urbanizing mountain region. *Cybergeo Eur. J. Geogr.* <https://doi.org/10.4000/cybergeo.27800>
- Wang, Y., Fu, B., Lü, Y., Chen, L., 2011. Effects of vegetation restoration on soil organic carbon sequestration at multiple scales in semi-arid Loess Plateau, China. *CATENA* 85, 58–66. <https://doi.org/10.1016/j.catena.2010.12.003>
- Ward, S.E., Smart, S.M., Quirk, H., Tallwin, J.R.B., Mortimer, S.R., Shiel, R.S., Wilby, A., Bardgett, R.D., 2016. Legacy effects of grassland management on soil carbon to depth. *Glob. Change Biol.* 22, 2929–2938. <https://doi.org/10.1111/gcb.13246>
- Weigelt, A., Bol, R., Bardgett, R.D., 2005. Preferential uptake of soil nitrogen forms by grassland plant species. *Oecologia* 142, 627–635. <https://doi.org/10.1007/s00442-004-1765-2>
- West, G.B., Brown, J.H., Enquist, B.J., 1999. A general model for the structure and allometry of plant vascular systems. *Nature* 400, 664–667. <https://doi.org/10.1038/23251>
- Winowiecki, L., Vågen, T.-G., Huising, J., 2016. Effects of land cover on ecosystem services in Tanzania: A spatial assessment of soil organic carbon. *Geoderma* 263, 274–283. <https://doi.org/10.1016/j.geoderma.2015.03.010>
- Woldendorp, G., Keenan, R.J., Barry, S., Spencer, R.D., 2004. Analysis of sampling methods for coarse woody debris. *For. Ecol. Manag.* 198, 133–148. <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2004.03.042>
- Woodall, C.W., Perry, C.H., Westfall, J.A., 2012. An empirical assessment of forest floor carbon stock components across the United States. *For. Ecol. Manag.* 269, 1–9. <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2011.12.041>
- Zandersen, M., Jørgensen, S.L., Nainggolan, D., Gyldenkerne, S., Winding, A., Greve, M.H., Termansen, M., 2016. Potential and economic efficiency of using reduced tillage to mitigate climate effects in Danish agriculture. *Ecol. Econ.* 123, 14–22. <https://doi.org/10.1016/j.ecolecon.2015.12.002>
- Zhang, X., Kondragunta, S., 2006. Estimating forest biomass in the USA using generalized allometric models and MODIS land products. *Geophys. Res. Lett.* 33, L09402. <https://doi.org/10.1029/2006GL025879>
- Zianis, D., 2008. Predicting mean aboveground forest biomass and its associated variance. *For. Ecol. Manag.* 256, 1400–1407. <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2008.07.002>
- Zianis, D., Mencuccini, M., 2004. On simplifying allometric analyses of forest biomass. *For. Ecol. Manag.* 187, 311–332. <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2003.07.007>
- Zianis, D., Muukkonen, P., Mäkipää, R., Mencuccini, M., 2005. Biomass and stem volume equations for tree species in Europe. *Fl.*

- Zianis, D., Radoglou, K., 2006. Comparison between empirical and theoretical biomass allometric models and statistical implications for stem volume predictions. *For. Int. J. For. Res.* 79, 477–487. <https://doi.org/10.1093/forestry/cpl028>
- Ziegler, S.E., Benner, R., Billings, S.A., Edwards, K.A., Philben, M., Zhu, X., Laganière, J., 2017. Climate Warming Can Accelerate Carbon Fluxes without Changing Soil Carbon Stocks. *Front. Earth Sci.* 5. <https://doi.org/10.3389/feart.2017.00002>





## Appendix A: Key-word sets and literature review variables

**Table A1:** Key-words and results of the bibliographic review.

Key-words sets		Number of results	First selection	Second selection
<b><i>Ecosystem servic*</i></b> <b><i>AND carbon sequestrat*</i></b> <b><i>AND map*</i></b>		87	67	48
<b><i>Ecosystem servic*</i></b> <b><i>AND carbon sequestrat*</i></b> <b><i>AND model*</i></b>	<i>Ecosystem servic* AND carbon sequestrat* AND model* AND grass*</i>	58	39	32 (of which 5 also present in the 1 <sup>st</sup> set of key-words)
⇒ 328 results so addition of a mode in the ecosystem type	<i>Ecosystem servic* AND carbon sequestrat* AND model* AND forest*</i>	185	122	88 (of which 19 also present in the first sets of key-words)
<b><i>PaSim*</i></b> <b><i>AND grassland*</i></b>		30	15	12
Added as the first sets of key-words did not bring out articles dealing with this model				

**Table A2:** Variables reported –when available–for each selected article from the literature review.

Category	Definition	Modalities
<i>Scale</i>	Spatial scale of the study	<ul style="list-style-type: none"> <li>- <i>plot</i> level if the study concerned only the plots where the modelling/the field measures were done</li> <li>- <i>landscape</i> level if the study concerned a larger scale than just the sampled plots, or including various land uses</li> <li>- <i>regional</i> scale if the study concerned a wider scale, including across different countries or continents</li> </ul>
<i>Climate zone</i>	Climate type of study location	<i>boreal, temperate, Mediterranean, subtropical, tropical, alpine</i>
<i>Land use</i>	Considered and use(s)	<i>forest, grassland, farmland, urban area, patchwork (i.e. studies gathering different land uses on small areas)</i>
<i>Carbon pool</i>	Variables studied for carbon storage	<i>aboveground biomass, belowground biomass, soil carbon, dead organic matter</i>
	Variables linked to carbon sequestration	<i>primary production, CO<sub>2</sub> fluxes, carbon sequestration rate, etc.</i>
<i>Carbon variables</i>	Variables estimated/measured either by modelling, proxy or field measure	
<i>Method/model</i>	The field methods or the models used to measure/estimate the carbon variables	
<i>Other variables</i>	Other variables taken into account in the study – usually dealing with the context	Soil type, climatic conditions, land covers, future scenarios, etc.

## Appendix B: List of the articles retained in the literature review

- Ai, J., Sun, X., Feng, L., Li, Y., Zhu, X., 2015. Analyzing the spatial patterns and drivers of ecosystem services in rapidly urbanizing Taihu Lake Basin of China. *Front. Earth Sci.* 9, 531–545. <https://doi.org/10.1007/s11707-014-0484-1>
- Álvarez, S., Rubio Sánchez, A., 2013. Carbon baseline in a mixed pine-oak forest in the Juarez mountain range (Oaxaca, Mexico) using the co2fix v.3.2 model = Línea base de carbono en bosque mixto de pino-encino de la sierra Juárez (Oaxaca, México). *Aplicación del modelo co2fix v.3.2L. Rev. Chapingo Ser. Cienc. For. Ambiente* 19, 125–137.
- Aulagnier, C., Le Dizès, S., Maro, D., Hébert, D., Lardy, R., Martin, R., 2013. The TOCATA- $\chi$  model for assessing <sup>14</sup>C transfers to grass: an evaluation for atmospheric operational releases from nuclear facilities. *J. Environ. Radioact.* 120, 81–93. <https://doi.org/10.1016/j.jenvrad.2012.12.012>
- Aulagnier, C., Le Dizès, S., Maro, D., Hébert, D., Lardy, R., Martin, R., Gonze, M.-A., 2012. Modelling the transfer of <sup>14</sup>C from the atmosphere to grass: A case study in a grass field near AREVA-NC La Hague. *J. Environ. Radioact.* 112, 52–59. <https://doi.org/10.1016/j.jenvrad.2012.03.015>
- Ausseil, A.-G.E., Dymond, J.R., Kirschbaum, M.U.F., Andrew, R.M., Parfitt, R.L., 2013. Assessment of multiple ecosystem services in New Zealand at the catchment scale. *Environ. Model. Softw.* 43, 37–48. <https://doi.org/10.1016/j.envsoft.2013.01.006>
- Bagstad, K., Villa, F., Batker, D., Harrison-Cox, J., Voigt, B., Johnson, G., 2014. From theoretical to actual ecosystem services: mapping beneficiaries and spatial flows in ecosystem service assessments. *Ecol. Soc.* 19. <https://doi.org/10.5751/ES-06523-190264>
- Bandaranayake, W., Qian, Y.L., Parton, W.J., Ojima, D.S., Follett, R.F., 2003. Estimation of Soil Organic Carbon Changes in Turfgrass Systems Using the CENTURY Model. *Agron. J.* 95, 558–563. <https://doi.org/10.2134/agronj2003.5580>
- Baral, H., Keenan, R.J., Fox, J.C., Stork, N.E., Kasel, S., 2013. Spatial assessment of ecosystem goods and services in complex production landscapes: A case study from south-eastern Australia. *Ecol. Complex.* 13, 35–45. <https://doi.org/10.1016/j.ecocom.2012.11.001>
- Baró, F., Chaparro, L., Gómez-Baggethun, E., Langemeyer, J., Nowak, D.J., Terradas, J., 2014. Contribution of Ecosystem Services to Air Quality and Climate Change Mitigation Policies: The Case of Urban Forests in Barcelona, Spain. *AMBIO* 43, 466–479. <https://doi.org/10.1007/s13280-014-0507-x>
- Bartlett, M.D., James, I.T., 2011. A model of greenhouse gas emissions from the management of turf on two golf courses. *Sci. Total Environ.* 409, 1357–1367. <https://doi.org/10.1016/j.scitotenv.2010.12.041>
- Başkent, E.Z., Keleş, S., Kadioğulları, A.İ., Bingöl, Ö., 2011. Quantifying the Effects of Forest Management Strategies on the Production of Forest Values: Timber, Carbon, Oxygen, Water, and Soil. *Environ. Model. Assess.* 16, 145–152. <https://doi.org/10.1007/s10666-010-9238-y>
- Baskent, E.Z., Keles, S., Yolasigmaz, H.A., 2008. Comparing multipurpose forest management with timber management, incorporating timber, carbon and oxygen values: A case study. *Scand. J. For. Res.* 23, 105–120. <https://doi.org/10.1080/02827580701803536>
- Bayer, A.D., Pugh, T.A.M., Krause, A., Arneth, A., 2015. Historical and future quantification of terrestrial carbon sequestration from a Greenhouse-Gas-Value perspective. *Glob. Environ. Change* 32, 153–164. <https://doi.org/10.1016/j.gloenvcha.2015.03.004>
- Beier, C., Emmett, B.A., Tietema, A., Schmidt, I.K., Peñuelas, J., Láng, E.K., Duce, P., De Angelis, P., Gorissen, A., Estiarte, M., de Dato, G.D., Sowerby, A., Kröel-Dulay, G., Lellei-Kovács, E., Kull, O., Mand, P., Petersen, H., Gjelstrup, P., Spano, D., 2009. Carbon and nitrogen balances for six shrublands across Europe. *Glob. Biogeochem. Cycles* 23, GB4008. <https://doi.org/10.1029/2008GB003381>

- Bélangier, N., Pinno, B.D., 2008. Carbon sequestration, vegetation dynamics and soil development in the Boreal Transition ecoregion of Saskatchewan during the Holocene. *CATENA* 74, 65–72. <https://doi.org/10.1016/j.catena.2008.03.005>
- Ben Touhami, H., Lardy, R., Barra, V., Bellocchi, G., 2013. Screening parameters in the Pasture Simulation model using the Morris method. *Ecol. Model.* 266, 42–57. <https://doi.org/10.1016/j.ecolmodel.2013.07.005>
- Boisvenue, C., Bergeron, Y., Bernier, P., Peng, C., 2012. Simulations show potential for reduced emissions and carbon stocks increase in boreal forests under ecosystem management. <https://doi.org/10.4155/cmt.12.57>
- Booker, K., Huntsinger, L., Bartolome, J.W., Sayre, N.F., Stewart, W., 2013. What can ecological science tell us about opportunities for carbon sequestration on arid rangelands in the United States? *Glob. Environ. Change* 23, 240–251. <https://doi.org/10.1016/j.gloenvcha.2012.10.001>
- Botkin, D.B., Ngugi, M.R., Doley, D., 2014. Estimates and forecasts of forest biomass and carbon sequestration in North America and Australia: a forty-five year quest. *Drew. Pr. Nauk. Doniesienia Komun.* 57. <https://doi.org/10.12841/wood.1644-3985.S05.01>
- Bottalico, F., Pesola, L., Vizzarri, M., Antonello, L., Barbati, A., Chirici, G., Corona, P., Cullotta, S., Garfi, V., Giannico, V., Laforteza, R., Lombardi, F., Marchetti, M., Nocentini, S., Riccioli, F., Travaglini, D., Sallustio, L., 2016. Modeling the influence of alternative forest management scenarios on wood production and carbon storage: A case study in the Mediterranean region. *Environ. Res., The Provision of Ecosystem Services in Response to Global Change* 144, Part B, 72–87. <https://doi.org/10.1016/j.envres.2015.10.025>
- Bournazel, J., Kumara, M.P., Jayatissa, L.P., Viergever, K., Morel, V., Huxham, M., 2015. The impacts of shrimp farming on land-use and carbon storage around Puttalam lagoon, Sri Lanka. *Ocean Coast. Manag.* 113, 18–28. <https://doi.org/10.1016/j.ocecoaman.2015.05.009>
- Breithaupt, J.L., Smoak, J.M., Smith, T.J., Sanders, C.J., 2014. Temporal variability of carbon and nutrient burial, sediment accretion, and mass accumulation over the past century in a carbonate platform mangrove forest of the Florida Everglades. *J. Geophys. Res. Biogeosciences* 119, 2014JG002715. <https://doi.org/10.1002/2014JG002715>
- Briner, S., Huber, R., Bebi, P., Elkin, C., Schmatz, D., Grêt-Regamey, A., 2013. Trade-Offs between Ecosystem Services in a Mountain Region. *Ecol. Soc.* 18. <https://doi.org/10.5751/ES-05576-180335>
- Bryan, B.A., Nolan, M., Harwood, T.D., Connor, J.D., Navarro-Garcia, J., King, D., Summers, D.M., Newth, D., Cai, Y., Grigg, N., Harman, I., Crossman, N.D., Grundy, M.J., Finnigan, J.J., Ferrier, S., Williams, K.J., Wilson, K.A., Law, E.A., Hatfield-Dodds, S., 2014. Supply of carbon sequestration and biodiversity services from Australia’s agricultural land under global change. *Glob. Environ. Change* 28, 166–181. <https://doi.org/10.1016/j.gloenvcha.2014.06.013>
- Buma, B., Wessman, C.A., 2013. Forest resilience, climate change, and opportunities for adaptation: A specific case of a general problem. *For. Ecol. Manag.* 306, 216–225. <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2013.06.044>
- Byrd, K.B., Flint, L.E., Alvarez, P., Casey, C.F., Sleeter, B.M., Soulard, C.E., Flint, A.L., Sohl, T.L., 2015. Integrated climate and land use change scenarios for California rangeland ecosystem services: wildlife habitat, soil carbon, and water supply. *Landsc. Ecol.* 30, 729–750. <https://doi.org/10.1007/s10980-015-0159-7>
- Cademus, R., Escobedo, F., McLaughlin, D., Abd-Elrahman, A., 2014. Analyzing Trade-Offs, Synergies, and Drivers among Timber Production, Carbon Sequestration, and Water Yield in *Pinus elliotii* Forests in Southeastern USA. *Forests* 5, 1409–1431. <https://doi.org/10.3390/f5061409>

- Cadotte, M.W., 2013. Experimental evidence that evolutionarily diverse assemblages result in higher productivity. *Proc. Natl. Acad. Sci.* 110, 8996–9000. <https://doi.org/10.1073/pnas.1301685110>
- Calanca, P., Vuichard, N., Campbell, C., Viovy, N., Cozic, A., Fuhrer, J., Soussana, J.-F., 2007. Simulating the fluxes of CO<sub>2</sub> and N<sub>2</sub>O in European grasslands with the Pasture Simulation Model (PaSim). *Agric. Ecosyst. Environ., The Greenhouse Gas Balance of Grasslands in Europe* 121, 164–174. <https://doi.org/10.1016/j.agee.2006.12.010>
- Chan, K.M.A., Hoshizaki, L., Klinkenberg, B., 2011. Ecosystem Services in Conservation Planning: Targeted Benefits vs. Co-Benefits or Costs? *PLOS ONE* 6, e24378. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0024378>
- Chang, J.F., Viovy, N., Vuichard, N., Ciais, P., Wang, T., Cozic, A., Lardy, R., Graux, A.-I., Klumpp, K., Martin, R., Soussana, J.-F., 2013. Incorporating grassland management in ORCHIDEE: model description and evaluation at 11 eddy-covariance sites in Europe. *Geosci Model Dev* 6, 2165–2181. <https://doi.org/10.5194/gmd-6-2165-2013>
- Chaplin-Kramer, R., Sharp, R.P., Mandle, L., Sim, S., Johnson, J., Butnar, I., Canals, L.M. i, Eichelberger, B.A., Ramler, I., Mueller, C., McLachlan, N., Yousefi, A., King, H., Kareiva, P.M., 2015. Spatial patterns of agricultural expansion determine impacts on biodiversity and carbon storage. *Proc. Natl. Acad. Sci.* 112, 7402–7407. <https://doi.org/10.1073/pnas.1406485112>
- Chisholm, R.A., 2010. Trade-offs between ecosystem services: Water and carbon in a biodiversity hotspot. *Ecol. Econ.* 69, 1973–1987. <https://doi.org/10.1016/j.ecolecon.2010.05.013>
- Conti, G., Díaz, S., 2013. Plant functional diversity and carbon storage - an empirical test in semi-arid forest ecosystems. *J. Ecol.* 101, 18–28. <https://doi.org/10.1111/1365-2745.12012>
- Czerepowicz, L., Case, B.S., Doscher, C., 2012. Using satellite image data to estimate aboveground shelterbelt carbon stocks across an agricultural landscape. *Agric. Ecosyst. Environ.* 156, 142–150. <https://doi.org/10.1016/j.agee.2012.05.014>
- Dai, L., Jia, J., Yu, D., Lewis, B.J., Zhou, L., Zhou, W., Zhao, W., Jiang, L., 2013. Effects of climate change on biomass carbon sequestration in old-growth forest ecosystems on Changbai Mountain in Northeast China. *For. Ecol. Manag., Shaping Forest Management to Climate Change* 300, 106–116. <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2012.06.046>
- De Deyn, G.B., Quirk, H., Yi, Z., Oakley, S., Ostle, N.J., Bardgett, R.D., 2009. Vegetation composition promotes carbon and nitrogen storage in model grassland communities of contrasting soil fertility. *J. Ecol.* 97, 864–875. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2745.2009.01536.x>
- Deng, S., Shi, Y., Jin, Y., Wang, L., 2011. A GIS-based approach for quantifying and mapping carbon sink and stock values of forest ecosystem: A case study. *Energy Procedia, 2010 International Conference on Energy, Environment and Development - ICEED2010* 5, 1535–1545. <https://doi.org/10.1016/j.egypro.2011.03.263>
- Diaz-Gustavo, N., Martínez-Salvador, M., García-Hernández, J.L., Norzagaray-Campos, M., Luna-González, A., González-Ocampo, H.A., 2015. Carbon Sequestration of *Caesalpinia platyloba* S. Watt (Leguminosae) (Lott 1985) in the Tropical Deciduous Forest. *PLOS ONE* 10, e0125478. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0125478>
- Ditt, E.H., Mourato, S., Ghazoul, J., Knight, J., 2010. Forest conversion and provision of ecosystem services in the Brazilian Atlantic Forest. *Land Degrad. Dev.* 21, 591–603. <https://doi.org/10.1002/ldr.1010>
- Dorji, T., Odeh, I.O.A., Field, D.J., 2015. Elucidating the complex interrelationships of soil organic carbon fractions with land use/land cover types and landform attributes in a montane ecosystem. *J. Soils Sediments* 15, 1039–1054. <https://doi.org/10.1007/s11368-015-1088-4>
- Doughty, C.L., Langley, J.A., Walker, W.S., Feller, I.C., Schaub, R., Chapman, S.K., 2016. Mangrove Range Expansion Rapidly Increases Coastal Wetland Carbon Storage. *Estuaries Coasts* 39, 385–396. <https://doi.org/10.1007/s12237-015-9993-8>

- Dymond, J.R., Ausseil, A.-G., Kirschbaum, M.U.F., Carswell, F.E., Mason, N.W.H., 2013. Opportunities for restoring indigenous forest in New Zealand. *J. R. Soc. N. Z.* 43, 141–153. <https://doi.org/10.1080/03036758.2012.736393>
- Dymond, J.R., Ausseil, A.-G.E., Ekanayake, J.C., Kirschbaum, M.U.F., 2012. Tradeoffs between soil, water, and carbon – A national scale analysis from New Zealand. *J. Environ. Manage.* 95, 124–131. <https://doi.org/10.1016/j.jenvman.2011.09.019>
- Edmondson, J.L., Davies, Z.G., McCormack, S.A., Gaston, K.J., Leake, J.R., 2014. Land-cover effects on soil organic carbon stocks in a European city. *Sci. Total Environ.* 472, 444–453. <https://doi.org/10.1016/j.scitotenv.2013.11.025>
- Feng, X., Fu, B., Lu, N., Zeng, Y., Wu, B., 2013. How ecological restoration alters ecosystem services: an analysis of carbon sequestration in China’s Loess Plateau. *Sci. Rep.* 3, 2846. <https://doi.org/10.1038/srep02846>
- Ferraro, P.J., Hanauer, M.M., Miteva, D.A., Nelson, J.L., Pattanayak, S.K., Nolte, C., Sims, K.R.E., 2015. Estimating the impacts of conservation on ecosystem services and poverty by integrating modeling and evaluation. *Proc. Natl. Acad. Sci.* 112, 7420–7425. <https://doi.org/10.1073/pnas.1406487112>
- Ford, H., Garbutt, A., Jones, D.L., Jones, L., 2012. Impacts of grazing abandonment on ecosystem service provision: Coastal grassland as a model system. *Agric. Ecosyst. Environ.* 162, 108–115. <https://doi.org/10.1016/j.agee.2012.09.003>
- Gallardo-Cruz, J.A., Meave, J.A., González, E.J., Lebrija-Trejos, E.E., Romero-Romero, M.A., Pérez-García, E.A., Gallardo-Cruz, R., Hernández-Stefanoni, J.L., Martorell, C., 2012. Predicting Tropical Dry Forest Successional Attributes from Space: Is the Key Hidden in Image Texture? *PLOS ONE* 7, e30506. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0030506>
- Garrastazú, M.C., Mendonça, S.D., Horokoski, T.T., Cardoso, D.J., Rosot, M.A.D., Nimmo, E.R., Lacerda, A.E.B., 2015. Carbon sequestration and riparian zones: Assessing the impacts of changing regulatory practices in Southern Brazil. *Land Use Policy* 42, 329–339. <https://doi.org/10.1016/j.landusepol.2014.08.003>
- Gascoigne, W.R., Hoag, D., Koontz, L., Tangen, B.A., Shaffer, T.L., Gleason, R.A., 2011. Valuing ecosystem and economic services across land-use scenarios in the Prairie Pothole Region of the Dakotas, USA. *Ecol. Econ.* 70, 1715–1725. <https://doi.org/10.1016/j.ecolecon.2011.04.010>
- Geneletti, D., 2013. Assessing the impact of alternative land-use zoning policies on future ecosystem services. *Environ. Impact Assess. Rev., Ecosystem services in EIA and SEA* 40, 25–35. <https://doi.org/10.1016/j.eiar.2012.12.003>
- Ghosh, S., Mishra, D.R., Gitelson, A.A., 2016. Long-term monitoring of biophysical characteristics of tidal wetlands in the northern Gulf of Mexico — A methodological approach using MODIS. *Remote Sens. Environ.* 173, 39–58. <https://doi.org/10.1016/j.rse.2015.11.015>
- Gilmanov, T.G., Svejcar, T.J., Johnson, D.A., Angell, R.F., Saliendra, N.Z., Wylie, B.K., 2006. Long-Term Dynamics of Production, Respiration, and Net CO<sub>2</sub> Exchange in Two Sagebrush-Steppe Ecosystems. *Rangel. Ecol. Manag.* 59, 585–599. <https://doi.org/10.2111/05-198R1.1>
- Gilroy, J.J., Woodcock, P., Edwards, F.A., Wheeler, C., Medina Uribe, C.A., Haugaasen, T., Edwards, D.P., 2014. Optimizing carbon storage and biodiversity protection in tropical agricultural landscapes. *Glob. Change Biol.* 20, 2162–2172. <https://doi.org/10.1111/gcb.12482>
- Gottschalk, P., Wattenbach, M., Neftel, A., Fuhrer, J., Jones, M., Lanigan, G., Davis, P., Campbell, C., Soussana, J.-F., Smith, P., 2007. The role of measurement uncertainties for the simulation of grassland net ecosystem exchange (NEE) in Europe. *Agric. Ecosyst. Environ., The Greenhouse Gas Balance of Grasslands in Europe* 121, 175–185. <https://doi.org/10.1016/j.agee.2006.12.026>
- Graux, A.-I., Lardy, R., Bellocchi, G., Soussana, J.-F., 2012. Global warming potential of French grassland-based dairy livestock systems under climate change. *Reg. Environ. Change* 12, 751–763. <https://doi.org/10.1007/s10113-012-0289-2>

- Grêt-Regamey, A., Weibel, B., Bagstad, K.J., Ferrari, M., Geneletti, D., Klug, H., Schirpke, U., Tappeiner, U., 2014. On the Effects of Scale for Ecosystem Services Mapping. *PLOS ONE* 9, e112601. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0112601>
- Häyhä, T., Franzese, P.P., Paletto, A., Fath, B.D., 2015. Assessing, valuing, and mapping ecosystem services in Alpine forests. *Ecosyst. Serv.* 14, 12–23. <https://doi.org/10.1016/j.ecoser.2015.03.001>
- Henry, M., Tiftonell, P., Manlay, R.J., Bernoux, M., Albrecht, A., Vanlauwe, B., 2009. Biodiversity, carbon stocks and sequestration potential in aboveground biomass in smallholder farming systems of western Kenya. *Agric. Ecosyst. Environ.* 129, 238–252. <https://doi.org/10.1016/j.agee.2008.09.006>
- Hudiburg, T.W., Luyssaert, S., Thornton, P.E., Law, B.E., 2013. Interactive Effects of Environmental Change and Management Strategies on Regional Forest Carbon Emissions. *Environ. Sci. Technol.* 47, 13132–13140. <https://doi.org/10.1021/es402903u>
- Jackson, B., Pagella, T., Sinclair, F., Orellana, B., Henshaw, A., Reynolds, B., McIntyre, N., Wheeler, H., Eycott, A., 2013. Polyscape: A GIS mapping framework providing efficient and spatially explicit landscape-scale valuation of multiple ecosystem services. *Landsc. Urban Plan.* 112, 74–88. <https://doi.org/10.1016/j.landurbplan.2012.12.014>
- Jiang, M., Bullock, J.M., Hooftman, D.A.P., 2013. Mapping ecosystem service and biodiversity changes over 70 years in a rural English county. *J. Appl. Ecol.* 50, 841–850. <https://doi.org/10.1111/1365-2664.12093>
- Karu, H., Szava-Kovats, R., Pensa, M., Kull, O., 2009. Carbon sequestration in a chronosequence of Scots pine stands in a reclaimed opencast oil shale mine. *Can. J. For. Res.* 39, 1507–1517. <https://doi.org/10.1139/X09-069>
- Keleş, S., 2010. Forest optimisation models including timber production and carbon sequestration values of forest ecosystems: a case study. *Int. J. Sustain. Dev. World Ecol.* 17, 468–474. <https://doi.org/10.1080/13504509.2010.519574>
- Khatun, K., 2011. Reconciling timber provision with carbon sequestration opportunities in the tropical forests of Central America. *Environ. Sci. Policy* 14, 1091–1102. <https://doi.org/10.1016/j.envsci.2011.05.018>
- Kilpeläinen, A., Kellomäki, S., Strandman, H., 2012. Net atmospheric impacts of forest bioenergy production and utilization in Finnish boreal conditions. *GCB Bioenergy* 4, 811–817. <https://doi.org/10.1111/j.1757-1707.2012.01161.x>
- Kim Phat, N., Knorr, W., Kim, S., 2004. Appropriate measures for conservation of terrestrial carbon stocks—Analysis of trends of forest management in Southeast Asia. *For. Ecol. Manag.* 191, 283–299. <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2003.12.019>
- Kiss, M., Takács, Á., Pogácsás, R., Gulyás, Á., 2015. The role of ecosystem services in climate and air quality in urban areas: Evaluating carbon sequestration and air pollution removal by street and park trees in Szeged (Hungary). *Morav. Geogr. Rep.* 23, 36–46. <https://doi.org/10.1515/mgr-2015-0016>
- Klumpp, K., Soussana, J.-F., 2009. Using functional traits to predict grassland ecosystem change: a mathematical test of the response-and-effect trait approach. *Glob. Change Biol.* 15, 2921–2934. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2486.2009.01905.x>
- Kokkinidis, I., Hodges, S.C., 2013. Calculating Ecosystem Services provided by agricultural land using GIS and Remote Sensing methods, in: 2013 Second International Conference on Agro-Geoinformatics (Agro-Geoinformatics). Presented at the 2013 Second International Conference on Agro-Geoinformatics (Agro-Geoinformatics), pp. 164–169. <https://doi.org/10.1109/Argo-Geoinformatics.2013.6621901>
- Krishnaswamy, J., Bawa, K.S., Ganeshiah, K.N., Kiran, M.C., 2009. Quantifying and mapping biodiversity and ecosystem services: Utility of a multi-season NDVI based Mahalanobis distance surrogate. *Remote Sens. Environ.* 113, 857–867. <https://doi.org/10.1016/j.rse.2008.12.011>

- Kundhlande, G., Adamowicz, W.L., Mapaure, I., 2000. Valuing ecological services in a savanna ecosystem: a case study from Zimbabwe. *Ecol. Econ. Amst.* 33, 401–412.
- Laflower, D.M., Hurteau, M.D., Koch, G.W., North, M.P., Hungate, B.A., 2016. Climate-driven changes in forest succession and the influence of management on forest carbon dynamics in the Puget Lowlands of Washington State, USA. *For. Ecol. Manag.* 362, 194–204. <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2015.12.015>
- Laliberté, E., Tylianakis, J.M., 2012. Cascading effects of long-term land-use changes on plant traits and ecosystem functioning. *Ecology* 93, 145–155. <https://doi.org/10.1890/11-0338.1>
- Lawton, D., Leahy, P., Kiely, G., Byrne, K.A., Calanca, P., 2006. Modeling of net ecosystem exchange and its components for a humid grassland ecosystem. *J. Geophys. Res. Biogeosciences* 111, G04013. <https://doi.org/10.1029/2006JG000160>
- Lu, N., Akujärvi, A., Wu, X., Liski, J., Wen, Z., Holmberg, M., Feng, X., Zeng, Y., Fu, B., 2015. Changes in soil carbon stock predicted by a process-based soil carbon model (Yasso07) in the Yanhe watershed of the Loess Plateau. *Landsc. Ecol.* 30, 399–413. <https://doi.org/10.1007/s10980-014-0132-x>
- Lu, X., Kicklighter, D.W., Melillo, J.M., Yang, P., Rosenzweig, B., Vörösmarty, C.J., Gross, B., Stewart, R.J., 2013. A contemporary carbon balance for the Northeast region of the United States. *Environ. Sci. Technol.* 47, 13230–13238. <https://doi.org/10.1021/es403097z>
- Lu, X., Zhuang, Q., 2010. Evaluating climate impacts on carbon balance of the terrestrial ecosystems in the Midwest of the United States with a process-based ecosystem model. *Mitig. Adapt. Strateg. Glob. Change* 15, 467–487. <https://doi.org/10.1007/s11027-010-9228-z>
- Lü, Y., Fu, B., Feng, X., Zeng, Y., Liu, Y., Chang, R., Sun, G., Wu, B., 2012. A Policy-Driven Large Scale Ecological Restoration: Quantifying Ecosystem Services Changes in the Loess Plateau of China. *PLOS ONE* 7, e31782. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0031782>
- Ma, S., Lardy, R., Graux, A.-I., Ben Touhami, H., Klumpp, K., Martin, R., Bellocchi, G., 2015. Regional-scale analysis of carbon and water cycles on managed grassland systems. *Environ. Model. Softw.* 72, 356–371. <https://doi.org/10.1016/j.envsoft.2015.03.007>
- Manning, P., de Vries, F.T., Tallowin, J.R.B., Smith, R., Mortimer, S.R., Pilgrim, E.S., Harrison, K.A., Wright, D.G., Quirk, H., Benson, J., Shipley, B., Cornelissen, J.H.C., Kattge, J., Bönisch, G., Wirth, C., Bardgett, R.D., 2015. Simple measures of climate, soil properties and plant traits predict national-scale grassland soil carbon stocks. *J. Appl. Ecol.* 52, 1188–1196. <https://doi.org/10.1111/1365-2664.12478>
- Matsushita, K., Tomotsune, M., Sakamaki, Y., Koizumi, H., 2015. Effects of management treatments on the carbon cycle of a cool-temperate broad-leaved deciduous forest and its potential as a bioenergy source. *Ecol. Res.* 30, 293–302. <https://doi.org/10.1007/s11284-014-1234-2>
- Matzek, V., Puleston, C., Gunn, J., 2015. Can carbon credits fund riparian forest restoration? *Restor. Ecol.* 23, 7–14. <https://doi.org/10.1111/rec.12153>
- McHugh, N., Edmondson, J.L., Gaston, K.J., Leake, J.R., O’Sullivan, O.S., 2015. Modelling short-rotation coppice and tree planting for urban carbon management – a citywide analysis. *J. Appl. Ecol.* 52, 1237–1245. <https://doi.org/10.1111/1365-2664.12491>
- McPherson, E.G., Xiao, Q., Aguaron, E., 2013. A new approach to quantify and map carbon stored, sequestered and emissions avoided by urban forests. *Landsc. Urban Plan.* 120, 70–84. <https://doi.org/10.1016/j.landurbplan.2013.08.005>
- Melillo, J.M., Lu, X., Kicklighter, D.W., Reilly, J.M., Cai, Y., Sokolov, A.P., 2016. Protected areas’ role in climate-change mitigation. *Ambio* 45, 133–145. <https://doi.org/10.1007/s13280-015-0693-1>
- Mickler, R.A., Earnhardt, T.S., Moore, J.A., 2002. Modeling and spatially distributing forest net primary production at the regional scale. *J. Air Waste Manag. Assoc.* 1995 52, 407–415.
- Miehle, P., Grote, R., Battaglia, M., Feikema, P.M., Arndt, S.K., 2010. Evaluation of a process-based ecosystem model for long-term biomass and stand development of <Emphasis



- Type="Italic">*Eucalyptus globulus*</Emphasis> plantations. *Eur. J. For. Res.* 129, 377–391. <https://doi.org/10.1007/s10342-009-0343-x>
- Mitchell, S.R., Harmon, M.E., O’Connell, K.E.B., 2012. Carbon debt and carbon sequestration parity in forest bioenergy production. *GCB Bioenergy* 4, 818–827. <https://doi.org/10.1111/j.1757-1707.2012.01173.x>
- Mokria, M., Gebrekirstos, A., Aynekulu, E., Bräuning, A., 2015. Tree dieback affects climate change mitigation potential of a dry afro-montane forest in northern Ethiopia. *For. Ecol. Manag.* 344, 73–83. <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2015.02.008>
- Nair, P.K.R., 2012. Carbon sequestration studies in agroforestry systems: a reality-check. *Agrofor. Syst.* 86, 243–253. <https://doi.org/10.1007/s10457-011-9434-z>
- Nelson, E., Mendoza, G., Regetz, J., Polasky, S., Tallis, H., Cameron, Dr., Chan, K.M., Daily, G.C., Goldstein, J., Kareiva, P.M., Lonsdorf, E., Naidoo, R., Ricketts, T.H., Shaw, Mr., 2009. Modeling multiple ecosystem services, biodiversity conservation, commodity production, and tradeoffs at landscape scales. *Front. Ecol. Environ.* 7, 4–11. <https://doi.org/10.1890/080023>
- Nunery, J.S., Keeton, W.S., 2010. Forest carbon storage in the northeastern United States: Net effects of harvesting frequency, post-harvest retention, and wood products. *For. Ecol. Manag.* 259, 1363–1375. <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2009.12.029>
- Onaindia, M., Fernández de Manuel, B., Madariaga, I., Rodríguez-Loinaz, G., 2013. Co-benefits and trade-offs between biodiversity, carbon storage and water flow regulation. *For. Ecol. Manag.* 289, 1–9. <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2012.10.010>
- Ooba, M., Fujita, T., Mizuochi, M., Murakami, S., Wang, Q., Kohata, K., 2012. Biogeochemical forest model for evaluation of ecosystem services (BGC-ES) and its application in the Ise Bay basin. *Procedia Environ. Sci.*, 18th Biennial ISEM Conference on Ecological Modelling for Global Change and Coupled Human and Natural System 13, 274–287. <https://doi.org/10.1016/j.proenv.2012.01.026>
- Ooba, M., Hayashi, K., Machimura, T., Matsui, T., 2014. Assessments of regional carbon circulation from multiple aspects by a biogeochemical model: A case study of forests in Toyota, Japan. *J. Agric. Meteorol.* 70, 41–54. <https://doi.org/10.2480/agrmet.D-13-00006>
- Ottoy, S., Beckers, V., Jacxsens, P., Hermy, M., Van Orshoven, J., 2015. Multi-level statistical soil profiles for assessing regional soil organic carbon stocks. *Geoderma* 253–254, 12–20. <https://doi.org/10.1016/j.geoderma.2015.04.001>
- Palacios-Agundez, I., Onaindia, M., Potschin, M., Tratalos, J.A., Madariaga, I., Haines-Young, R., 2015. Relevance for decision making of spatially explicit, participatory scenarios for ecosystem services in an area of a high current demand. *Environ. Sci. Policy* 54, 199–209. <https://doi.org/10.1016/j.envsci.2015.07.002>
- Paudyal, K., Baral, H., Burkhard, B., Bhandari, S.P., Keenan, R.J., 2015. Participatory assessment and mapping of ecosystem services in a data-poor region: Case study of community-managed forests in central Nepal. *Ecosyst. Serv., Best Practices for Mapping Ecosystem Services* 13, 81–92. <https://doi.org/10.1016/j.ecoser.2015.01.007>
- Peckham, S.D., Gower, S.T., Buongiorno, J., 2012. Estimating the carbon budget and maximizing future carbon uptake for a temperate forest region in the U.S. *Carbon Balance Manag.* 7, 6. <https://doi.org/10.1186/1750-0680-7-6>
- Peng, S., Zhao, C., Xu, Z., 2015. Modeling stem volume growth of Qinghai spruce (*Picea crassifolia* Kom.) in Qilian Mountains of Northwest China. *Scand. J. For. Res.* 30, 449–457. <https://doi.org/10.1080/02827581.2015.1004362>
- Perring, M.P., Jonson, J., Freudenberger, D., Campbell, R., Rooney, M., Hobbs, R.J., Standish, R.J., 2015. Soil-vegetation type, stem density and species richness influence biomass of restored woodland in south-western Australia. *For. Ecol. Manag.* 344, 53–62. <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2015.02.012>

- Petz, K., Alkemade, R., Bakkenes, M., Schulp, C.J.E., van der Velde, M., Leemans, R., 2014. Mapping and modelling trade-offs and synergies between grazing intensity and ecosystem services in rangelands using global-scale datasets and models. *Glob. Environ. Change* 29, 223–234. <https://doi.org/10.1016/j.gloenvcha.2014.08.007>
- Polasky, S., Nelson, E., Pennington, D., Johnson, K.A., 2011. The Impact of Land-Use Change on Ecosystem Services, Biodiversity and Returns to Landowners: A Case Study in the State of Minnesota. *Environ. Resour. Econ.* 48, 219–242. <https://doi.org/10.1007/s10640-010-9407-0>
- Poorter, L., Bongers, F., Aide, T.M., Almeyda Zambrano, A.M., Balvanera, P., Becknell, J.M., Boukili, V., Brancalion, P.H.S., Broadbent, E.N., Chazdon, R.L., Craven, D., de Almeida-Cortez, J.S., Cabral, G.A.L., de Jong, B.H.J., Denslow, J.S., Dent, D.H., DeWalt, S.J., Dupuy, J.M., Durán, S.M., Espírito-Santo, M.M., Fandino, M.C., César, R.G., Hall, J.S., Hernandez-Stefanoni, J.L., Jakovac, C.C., Junqueira, A.B., Kennard, D., Letcher, S.G., Licona, J.-C., Lohbeck, M., Marín-Spiotta, E., Martínez-Ramos, M., Massoca, P., Meave, J.A., Mesquita, R., Mora, F., Muñoz, R., Muscarella, R., Nunes, Y.R.F., Ochoa-Gaona, S., de Oliveira, A.A., Orihuela-Belmonte, E., Peña-Claros, M., Pérez-García, E.A., Piotta, D., Powers, J.S., Rodríguez-Velázquez, J., Romero-Pérez, I.E., Ruíz, J., Saldarriaga, J.G., Sanchez-Azofeifa, A., Schwartz, N.B., Steininger, M.K., Swenson, N.G., Toledo, M., Uriarte, M., van Breugel, M., van der Wal, H., Veloso, M.D.M., Vester, H.F.M., Vicentini, A., Vieira, I.C.G., Bentos, T.V., Williamson, G.B., Rozendaal, D.M.A., 2016. Biomass resilience of Neotropical secondary forests. *Nature* 530, 211–214. <https://doi.org/10.1038/nature16512>
- Portela, R., Rademacher, I., 2001. A dynamic model of patterns of deforestation and their effect on the ability of the Brazilian Amazonia to provide ecosystem services. *Ecol. Model.* 143, 115–146. [https://doi.org/10.1016/S0304-3800\(01\)00359-3](https://doi.org/10.1016/S0304-3800(01)00359-3)
- Preger, A.C., Kösters, R., Du Preez, C.C., Brodowski, S., Amelung, W., 2010. Carbon sequestration in secondary pasture soils: a chronosequence study in the South African Highveld. *Eur. J. Soil Sci.* 61, 551–562. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2389.2010.01248.x>
- Qin, K., Li, J., Yang, X., 2015. Trade-Off and Synergy among Ecosystem Services in the Guanzhong-Tianshui Economic Region of China. *Int. J. Environ. Res. Public Health* 12, 14094–14113. <https://doi.org/10.3390/ijerph121114094>
- Rau, B.M., Tausch, R., Reiner, A., Johnson, D.W., Chambers, J.C., Blank, R.R., 2012. Developing a model framework for predicting effects of woody expansion and fire on ecosystem carbon and nitrogen in a pinyon-juniper woodland. *J. Arid Environ.* 76 97–104 97–104.
- Remme, R.P., Edens, B., Schröter, M., Hein, L., 2015. Monetary accounting of ecosystem services: A test case for Limburg province, the Netherlands. *Ecol. Econ.* 112, 116–128. <https://doi.org/10.1016/j.ecolecon.2015.02.015>
- Remme, R.P., Schröter, M., Hein, L., 2014. Developing spatial biophysical accounting for multiple ecosystem services. *Ecosyst. Serv.* 10, 6–18. <https://doi.org/10.1016/j.ecoser.2014.07.006>
- Riedo, M., Gyalistras, D., Fuhrer, J., 2001. Pasture responses to elevated temperature and doubled CO<sub>2</sub> concentration:: assessing the spatial pattern across an alpine landscape. *Clim. Res.* 17, 19–31.
- Riedo, M., Gyalistras, D., Fuhrer, J., 2000. Net primary production and carbon stocks in differently managed grasslands: simulation of site-specific sensitivity to an increase in atmospheric CO<sub>2</sub> and to climate change. *Ecol. Model.* 134, 207–227. [https://doi.org/10.1016/S0304-3800\(00\)00356-2](https://doi.org/10.1016/S0304-3800(00)00356-2)
- Rieger, I., Lang, F., Kleinschmit, B., Kowarik, I., Cierjacks, A., 2013. Fine root and aboveground carbon stocks in riparian forests: the roles of diking and environmental gradients. *Plant Soil* 370, 497–509. <https://doi.org/10.1007/s11104-013-1638-8>
- Rodríguez-Loinaz, G., Amezcaga, I., Onaindia, M., 2013. Use of native species to improve carbon sequestration and contribute towards solving the environmental problems of the

- timberlands in Biscay, northern Spain. *J. Environ. Manage.* 120, 18–26. <https://doi.org/10.1016/j.jenvman.2013.01.032>
- Sabatia, C.O., Fox, T.R., Burkhart, H.E., 2013. Extending a Model System to Predict Biomass in Mixed-Species Southern Appalachian Hardwood Forests. *South. J. Appl. For.* 37, 122–126. <https://doi.org/10.5849/sjaf.12-005>
- Sándor, R., Barcza, Z., Hidy, D., Lellei-Kovács, E., Ma, S., Bellocchi, G., 2016. Modelling of grassland fluxes in Europe: Evaluation of two biogeochemical models. *Agric. Ecosyst. Environ.* 215, 1–19. <https://doi.org/10.1016/j.agee.2015.09.001>
- Schmidt, J.P., Moore, R., Alber, M., 2014. Integrating ecosystem services and local government finances into land use planning: A case study from coastal Georgia. *Landsc. Urban Plan.* 122, 56–67. <https://doi.org/10.1016/j.landurbplan.2013.11.008>
- Schröter, M., Barton, D.N., Remme, R.P., Hein, L., 2014. Accounting for capacity and flow of ecosystem services: A conceptual model and a case study for Telemark, Norway. *Ecol. Indic.* 36, 539–551. <https://doi.org/10.1016/j.ecolind.2013.09.018>
- Schwenk, W.S., Donovan, T.M., Keeton, W.S., Nunery, J.S., 2012. Carbon storage, timber production, and biodiversity: comparing ecosystem services with multi-criteria decision analysis. *Ecol. Appl.* 22, 1612–1627. <https://doi.org/10.1890/11-0864.1>
- Seidl, R., Rammer, W., Jäger, D., Currie, W.S., Lexer, M.J., 2007. Assessing trade-offs between carbon sequestration and timber production within a framework of multi-purpose forestry in Austria. *For. Ecol. Manag., Meeting the challenges of process-oriented management.* 248, 64–79. <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2007.02.035>
- Shimamoto, C.Y., Botosso, P.C., Marques, M.C.M., 2014. How much carbon is sequestered during the restoration of tropical forests? Estimates from tree species in the Brazilian Atlantic forest. *For. Ecol. Manag.* 329, 1–9. <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2014.06.002>
- Shrestha, R., Wynne, R.H., 2012. Estimating Biophysical Parameters of Individual Trees in an Urban Environment Using Small Footprint Discrete-Return Imaging Lidar. *Remote Sens.* 4, 484–508. <https://doi.org/10.3390/rs4020484>
- Simonit, S., Perrings, C., 2013. Bundling ecosystem services in the Panama Canal watershed. *Proc. Natl. Acad. Sci.* 110, 9326–9331. <https://doi.org/10.1073/pnas.1112242110>
- Su, C., Fu, B., Wei, Y., Lü, Y., Liu, G., Wang, D., Mao, K., Feng, X., 2012. Ecosystem management based on ecosystem services and human activities: a case study in the Yanhe watershed. *Sustain. Sci.* 7, 17–32. <https://doi.org/10.1007/s11625-011-0145-1>
- Summers, D.M., Bryan, B.A., Meyer, W.S., Lyle, G., Wells, S., McLean, J., Moon, T., van Gaans, G., Siebentritt, M., 2015. Simple models for managing complex social–ecological systems: The Landscape Futures Analysis Tool (LFAT). *Environ. Model. Softw.* 63, 217–229. <https://doi.org/10.1016/j.envsoft.2014.10.002>
- Sun, S., Sun, G., Caldwell, P., McNulty, S., Cohen, E., Xiao, J., Zhang, Y., 2015. Drought impacts on ecosystem functions of the U.S. National Forests and Grasslands: Part II assessment results and management implications. *For. Ecol. Manag.* 353, 269–279. <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2015.04.002>
- Thomas, S.C., Malczewski, G., Sapruff, M., 2007. Assessing the potential of native tree species for carbon sequestration forestry in Northeast China. *J. Environ. Manage.* 85, 663–671. <https://doi.org/10.1016/j.jenvman.2006.04.027>
- Thompson, B.S., Clubbe, C.P., Primavera, J.H., Curnick, D., Koldewey, H.J., 2014. Locally assessing the economic viability of blue carbon: A case study from Panay Island, the Philippines. *Ecosyst. Serv.* 8, 128–140. <https://doi.org/10.1016/j.ecoser.2014.03.004>
- Timilsina, N., Escobedo, F.J., Cropper, W.P., Abd-Elrahman, A., Brandeis, T.J., Delphin, S., Lambert, S., 2013. A framework for identifying carbon hotspots and forest management drivers. *J. Environ. Manage.* 114, 293–302. <https://doi.org/10.1016/j.jenvman.2012.10.020>

- Timilsina, N., Escobedo, F.J., Staudhammer, C.L., Brandeis, T., 2014a. Analyzing the causal factors of carbon stores in a subtropical urban forest. *Ecol. Complex.* 20, 23–32. <https://doi.org/10.1016/j.ecocom.2014.07.001>
- Timilsina, N., Staudhammer, C.L., Escobedo, F.J., Lawrence, A., 2014b. Tree biomass, wood waste yield, and carbon storage changes in an urban forest. *Landsc. Urban Plan.* 127, 18–27. <https://doi.org/10.1016/j.landurbplan.2014.04.003>
- Toma, Y., Clifton-Brown, J., Sugiyama, S., Nakaboh, M., Hatano, R., Fernández, F.G., Ryan Stewart, J., Nishiwaki, A., Yamada, T., 2013. Soil carbon stocks and carbon sequestration rates in seminatural grassland in Aso region, Kumamoto, Southern Japan. *Glob. Change Biol.* 19, 1676–1687. <https://doi.org/10.1111/gcb.12189>
- Tóth, S.F., Ettl, G.J., Könnnyű, N., Rabotyagov, S.S., Rogers, L.W., Cornnick, J.M., 2013. ECOSEL: Multi-objective optimization to sell forest ecosystem services. *For. Policy Econ., New Frontiers of Forest Economics* 35, 73–82. <https://doi.org/10.1016/j.forpol.2013.06.011>
- Trlica, A., Brown, S., 2013. Greenhouse gas emissions and the interrelation of urban and forest sectors in reclaiming one hectare of land in the Pacific Northwest. *Environ. Sci. Technol.* 47, 7250–7259. <https://doi.org/10.1021/es3033007>
- Turner, D.P., Ritts, W.D., Yang, Z., Kennedy, R.E., Cohen, W.B., Duane, M.V., Thornton, P.E., Law, B.E., 2011. Decadal trends in net ecosystem production and net ecosystem carbon balance for a regional socioecological system. *For. Ecol. Manag.* 262 1318–1325 262, 1318–1325.
- Van Oijen, M., Balkovi, J., Beer, C., Cameron, D.R., Ciais, P., Cramer, W., Kato, T., Kuhnert, M., Martin, R., Myneni, R., Rammig, A., Rolinski, S., Soussana, J.-F., Thonicke, K., Van der Velde, M., Xu, L., 2014. Impact of droughts on the carbon cycle in European vegetation: a probabilistic risk analysis using six vegetation models. *Biogeosciences* 11, 6357–6375. <https://doi.org/10.5194/bg-11-6357-2014>
- Velasco, E., Roth, M., Tan, S.H., Quak, M., Nabarro, S.D.A., Norford, L., 2013. The role of vegetation in the CO<sub>2</sub> flux from a tropical urban neighbourhood. *Atmos Chem Phys* 13, 10185–10202. <https://doi.org/10.5194/acp-13-10185-2013>
- Venn, T.J., 2005. Financial and economic performance of long-rotation hardwood plantation investments in Queensland, Australia. *For. Policy Econ.* 7, 437–454. <https://doi.org/10.1016/j.forpol.2003.08.003>
- Veum, K.S., Goynes, K.W., Holan, S.H., Motavalli, P.P., 2011. Assessment of soil organic carbon and total nitrogen under conservation management practices in the Central Claypan Region, Missouri, USA. *Geoderma* 167–168, 188–196. <https://doi.org/10.1016/j.geoderma.2011.09.003>
- Vicente, J.R., Pinto, A.T., Araújo, M.B., Verburg, P.H., Lomba, A., Randin, C.F., Guisan, A., Honrado, J.P., 2013. Using Life Strategies to Explore the Vulnerability of Ecosystem Services to Invasion by Alien Plants. *Ecosystems* 16, 678–693. <https://doi.org/10.1007/s10021-013-9640-9>
- Vuichard, N., Ciais, P., Viovy, N., Calanca, P., Soussana, J.-F., 2007a. Estimating the greenhouse gas fluxes of European grasslands with a process-based model: 2. Simulations at the continental level. *Glob. Biogeochem. Cycles* 21, GB1005. <https://doi.org/10.1029/2005GB002612>
- Vuichard, N., Soussana, J.-F., Ciais, P., Viovy, N., Ammann, C., Calanca, P., Clifton-Brown, J., Fuhrer, J., Jones, M., Martin, C., 2007b. Estimating the greenhouse gas fluxes of European grasslands with a process-based model: 1. Model evaluation from in situ measurements. *Glob. Biogeochem. Cycles* 21, GB1004. <https://doi.org/10.1029/2005GB002611>
- Wang, Y., Fu, B., Lü, Y., Chen, L., 2011. Effects of vegetation restoration on soil organic carbon sequestration at multiple scales in semi-arid Loess Plateau, China. *CATENA* 85, 58–66. <https://doi.org/10.1016/j.catena.2010.12.003>
- Ward, A., Dargusch, P., Thomas, S., Liu, Y., Fulton, E.A., 2014. A global estimate of carbon stored in the world's mountain grasslands and shrublands, and the implications for climate policy. *Glob. Environ. Change* 28, 14–24. <https://doi.org/10.1016/j.gloenvcha.2014.05.008>

- Weslien, J., Finér, L., Jónsson, J.Á., Koivusalo, H., Laurén, A., Ranius, T., Sigurdsson, B.D., 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. *Scand. J. For. Res.* 24, 333–347. <https://doi.org/10.1080/02827580903085171>
- Wicaksono, P., Danoedoro, P., Hartono, H., Nehren, U., Ribbe, L., 2011. Preliminary work of mangrove ecosystem carbon stock mapping in small island using remote sensing: above and below ground carbon stock mapping on medium resolution satellite image, in: *Remote Sensing for Agriculture, Ecosystems, and Hydrology XIII*. Presented at the Remote Sensing for Agriculture, Ecosystems, and Hydrology XIII, International Society for Optics and Photonics, p. 81741B. <https://doi.org/10.1117/12.897926>
- Willcock, S., Phillips, O.L., Platts, P.J., Balmford, A., Burgess, N.D., Lovett, J.C., Ahrends, A., Bayliss, J., Doggart, N., Doody, K., Fanning, E., Green, J.M., Hall, J., Howell, K.L., Marchant, R., Marshall, A.R., Mbilinyi, B., Munishi, P.K., Owen, N., Swetnam, R.D., Topp-Jorgensen, E.J., Lewis, S.L., 2014. Quantifying and understanding carbon storage and sequestration within the Eastern Arc Mountains of Tanzania, a tropical biodiversity hotspot. *Carbon Balance Manag.* 9, 2. <https://doi.org/10.1186/1750-0680-9-2>
- Winowiecki, L., Vågen, T.-G., Huising, J., 2016. Effects of land cover on ecosystem services in Tanzania: A spatial assessment of soil organic carbon. *Geoderma* 263, 274–283. <https://doi.org/10.1016/j.geoderma.2015.03.010>
- Wu, C., Chen, J.M., 2013. Deriving a new phenological indicator of interannual net carbon exchange in contrasting boreal deciduous and evergreen forests. *Ecol. Indic.* 24, 113–119. <https://doi.org/10.1016/j.ecolind.2012.06.006>
- Yadav, V., Malanson, G., 2008. Spatially explicit historical land use land cover and soil organic carbon transformations in Southern Illinois. *Agric. Ecosyst. Environ.* 123, 280–292. <https://doi.org/10.1016/j.agee.2007.07.010>
- Yi, Z.-F., Wong, G., Cannon, C.H., Xu, J., Beckschäfer, P., Swetnam, R.D., 2014. Can carbon-trading schemes help to protect China's most diverse forest ecosystems? A case study from Xishuangbanna, Yunnan. *Land Use Policy* 38, 646–656. <https://doi.org/10.1016/j.landusepol.2013.12.013>
- Yoon, T.K., Park, C.-W., Lee, S.J., Ko, S., Kim, K.N., Son, Yeongmo, Lee, K.H., Oh, S., Lee, W.-K., Son, Yowhan, 2013. Allometric equations for estimating the aboveground volume of five common urban street tree species in Daegu, Korea. *Urban For. Urban Green.* 12, 344–349. <https://doi.org/10.1016/j.ufug.2013.03.006>
- Zandersen, M., Jørgensen, S.L., Nainggolan, D., Gyldenkerne, S., Winding, A., Greve, M.H., Termansen, M., 2016. Potential and economic efficiency of using reduced tillage to mitigate climate effects in Danish agriculture. *Ecol. Econ.* 123, 14–22. <https://doi.org/10.1016/j.ecolecon.2015.12.002>
- Zhao, C., Sander, H.A., 2015. Quantifying and Mapping the Supply of and Demand for Carbon Storage and Sequestration Service from Urban Trees. *PLOS ONE* 10, e0136392. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0136392>
- Zheng, D., Heath, L.S., Ducey, M.J., Smith, J.E., 2011. Carbon changes in conterminous US forests associated with growth and major disturbances: 1992–2001. *Environ. Res. Lett.* 6, 014012. <https://doi.org/10.1088/1748-9326/6/1/014012>

## Appendix C: Studied ecosystems and the plot locations

**Table C1:** The different studied ecosystems: the three forest types and the two grassland types, number of sampled plots and locations of plots between regional ecological corridors network (*Trame Verte et Bleue* in French, “TVB”) composed of forests, grasslands, wetlands and rivers, and the regional “Sensitive Natural Areas” network (*Espace Naturel Sensible* in French, “ENS”).

<b>Ecosystem</b>	<b>Plot number</b>	<b>Plot location</b>
<b>Alluvial forest</b>	3	Bâtie woods (ENS) Marsh of Bourg d’Oisans (ENS) Marsh of Chirens (ENS)
<b>Dry forest of mountain slope</b>	3	Col of Marcieu (TVB) Saint Ismier (TVB) Saint-Paul de Varcès (TVB)
<b>Forest on moraine</b>	3	Eybens 1 (TVB) Eybens 2 (TVB) Les Muriers (TVB)
<b>Mesophilic grassland</b>	3	Bâtie woods (ENS) Marsh of Bourg d’Oisans (ENS) Marsh of Chirens (ENS)
<b>Humid grassland</b>	8	Marsh of Chirens (ENS) Marsh of Montfort (ENS) Pond of Mai (ENS)

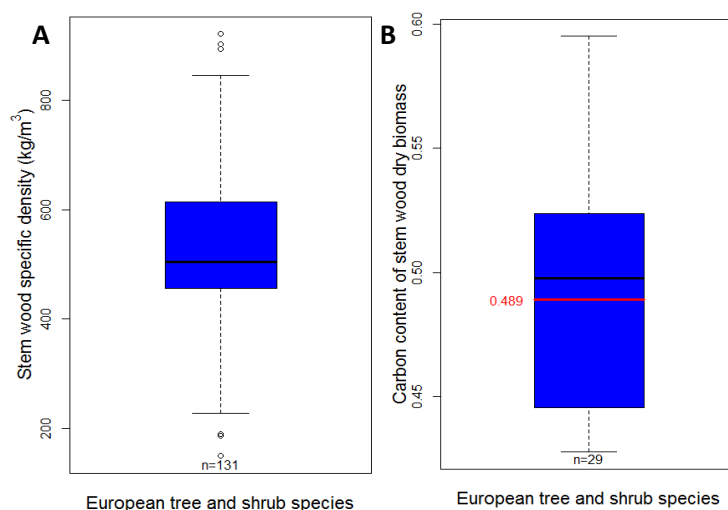
## Appendix D: Average wood specific density and wood stem carbon content

### Wood specific density

An analysis of wood specific density was carried out from data for European tree and shrub species (TRY database). Data were drawn from fifteen sources (Table B1). Interspecific variation was large with a coefficient of variation of 28.06% (mean ( $\pm$  standard deviation) of  $504.68(\pm 147.24)$  kg/m<sup>3</sup>) for 131 species. A fourfold amount of variation existed between the first and third quartiles (**Erreur ! Source du renvoi introuvable.**).

### Carbon content

The carbon content of wood stems from European tree and shrub species was studied from data drawn from the TRY database. Data were sourced from five sources (Table B1). The species-specific average carbon content was not significantly different from the (IPCC, 2006) value of 0.47 (mean ( $\pm$  sd) of  $0.489 (\pm 0.052)$ : Wilcoxon rank sum test:  $W = 5, P = 0.56$ ). Also the interspecific variation was low, with a coefficient of variation of 4.15 %.



**Figure D1:** (A) Stem wood specific density of European tree and shrub species, data from the TRY database. (B) Carbon content of wood dry biomass of European tree and shrub species, data from the TRY database. n is the number of species

**Table D1 :** References of data used for the analyses of both wood specific density and carbon content.

Sources for the wood specific density	Sources for carbon content
Anand, unpub.	Bahn et al., 1999
Castro-Díez et al., 1998	García-Palacios et al., 2013
Chave et al., 2000	Medlyn et al., 1999
Choat B et al., 2012	Ogaya and Peñuelas, 2003
Cornelissen et al., 2003	Quested et al., 2003
Kleyer et al., 2008	
Laughlin et al., 2011	
Medlyn et al., 1999	
Ogaya and Peñuelas, 2003	
Ordoñez et al., 2010	
Preston et al., 2006	
Reich et al., 2009	
Scherer-Lorenzen et al., 2007	
Weiherr, unpub.	
Wirth and Lichstein, 2009	

## References

- Anand, M. Unpub. Plant Traits in Pollution Gradients Database, University of Guelph.
- Bahn, M., Wohlfahrt, G., Haubner, E., Horak, I., Michaeler, W., Rottmar, K., Tappeiner, U., Cernusca, A., 1999. Leaf photosynthesis, nitrogen contents and specific leaf area of 30 grassland species in differently managed mountain ecosystems in the Eastern Alps, in: *Land-Use Changes in European Mountain Ecosystems. ECOMONT- Concept and Results*. A. Cernusca, U. Tappeiner, and N. Bayfield, editors, Blackwell Wissenschaft, Berlin, pp. 247–255.
- Castro-Díez, P., Puyravaud, J.P., Cornelissen, J.H.C., Villar-Salvador, P., 1998. Stem anatomy and relative growth rate in seedlings of a wide range of woody plant species and types. *Oecologia* 116, 57–66. <https://doi.org/10.1007/s004420050563>
- Chave, J., Coomes, D., Jansen, S., Lewis, S.L., Swenson, N.G., Zanne, A.E., 2009. Towards a worldwide wood economics spectrum. *Ecol. Lett.* 12, 351–366. <https://doi.org/10.1111/j.1461-0248.2009.01285.x>
- Choat B, Jansen S, Brodribb TJ, Cochard H, Delzon S, Bhaskar R, Bucci SJ, Feild TS, Gleason SM, Hacke UG, Jacobsen AL, Lens F, Maherali H, Martinez-Vilalta J, Mayr S, Mencuccini M, Mitchell PJ, Nardini A, Pittermann J, Pratt RB, Sperry JS, Westoby M, Wright IJ, Zanne AE, 2012. Global convergence in the vulnerability of forests to drought. *Nature* 491, 752–752. <https://doi.org/10.1038/nature11688>
- Cornelissen, J.H.C., Cerabolini, B., Castro-Díez, P., Villar-Salvador, P., Montserrat-Martí, G., Puyravaud, J.P., Maestro, M., Werger, M.J.A., Aerts, R., Lepš, J., 2003. Functional traits of woody plants: correspondence of species rankings between field adults and laboratory-grown seedlings? *J. Veg. Sci.* 14, 311–322. [https://doi.org/10.1658/1100-9233\(2003\)014\[0311:FTOWPC\]2.0.CO;2](https://doi.org/10.1658/1100-9233(2003)014[0311:FTOWPC]2.0.CO;2)
- García-Palacios, P., Maestre, F.T., Kattge, J., Wall, D.H., 2013. Climate and litter quality differently modulate the effects of soil fauna on litter decomposition across biomes. *Ecol. Lett.* 16, 1045–1053. <https://doi.org/10.1111/ele.12137>
- Kattge, J., Díaz, S., Lavorel, S., Prentice, I.C., Leadley, P., Bönsch, G., Garnier, E., Westoby, M., Reich, P.B., Wright, I.J., Cornelissen, J.H.C., Violle, C., Harrison, S.P., Van BODEGOM, P.M., Reichstein, M., Enquist, B.J., Soudzilovskaia, N.A., Ackerly, D.D., Anand, M., Atkin, O., Bahn, M., Baker, T.R., Baldocchi, D., Bekker, R., Blanco, C.C., Blonder, B., Bond, W.J., Bradstock, R., Bunker, D.E., Casanoves, F., Cavender-Bares, J., Chambers, J.Q., Chapin iii, F.S., Chave, J., Coomes, D., Cornwell, W.K., Craine, J.M., Dobrin, B.H., Duarte, L., Durka, W., Elser, J., Esser, G., Estiarte, M., Fagan, W.F., Fang, J., Fernández-Méndez, F., Fidelis, A., Finegan, B., Flores, O., Ford, H., Frank, D., Freschet, G.T., Fyllas, N.M., Gallagher, R.V., Green, W.A., Gutierrez, A.G., Hickler, T., Higgins, S.I., Hodgson, J.G., Jalili, A., Jansen, S., Joly, C.A., Kerkhoff, A.J., Kirkup, D., Kitajima, K., Kleyer, M., Klotz, S., Knops, J.M.H., Kramer, K., Kühn, I., Kurokawa, H., Laughlin, D., Lee, T.D., Leishman, M., Lens, F., Lenz, T., Lewis, S.L., Lloyd, J., Llusià, J., Louault, F., Ma, S., Mahecha, M.D., Manning, P., Massad, T., Medlyn, B.E., Messier, J., Moles, A.T., Müller, S.C., Nadrowski, K., Naeem, S., Niinemets, Ü., Nöllert, S., Nüske, A., Ogaya, R., Oleksyn, J., Onipchenko, V.G., Onoda, Y., Ordoñez, J., Overbeck, G., Ozinga, W.A., Patiño, S., Paula, S., Pausas, J.G., Peñuelas, J., Phillips, O.L., Pillar, V., Poorter, H., Poorter, L., Poschlod, P., Prinzing, A., Proulx, R., Rammig, A., Reinsch, S., Reu, B., Sack, L., Salgado-Negret, B., Sardans, J., Shiodera, S., Shipley, B., Siefert, A., Sosinski, E., Soussana, J.-F., Swaine, E., Swenson, N., Thompson, K., Thornton, P., Waldram, M., Weiher, E., White, M., White, S., Wright, S.J., Yguel, B., Zaehle, S., Zanne, A.E., Wirth, C., 2011. TRY – a global database of plant traits. *Glob. Change Biol.* 17, 2905–2935. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2486.2011.02451.x>
- Kleyer, M., Bekker, R. m., Knevel, I. c., Bakker, J. p., Thompson, K., Sonnenschein, M., Poschlod, P., Van Groenendael, J. m., Klimeš, L., Klimešová, J., Klotz, S., Rusch, G. m., Hermy, M., Adriaens, D., Boedeltje, G., Bossuyt, B., Dannemann, A., Endels, P., Götzenberger, L., Hodgson, J. g., Jackel, A.-K., Kühn, I., Kunzmann, D., Ozinga, W. a., Römermann, C., Stadler, M., Schlegelmilch, J., Steendam, H. j., Tackenberg, O., Wilmann, B., Cornelissen, J. h. c., Eriksson,



- O., Garnier, E., Peco, B., 2008. The LEDA Traitbase: a database of life-history traits of the Northwest European flora. *J. Ecol.* 96, 1266–1274. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2745.2008.01430.x>
- Laughlin, D.C., Fulé, P.Z., Huffman, D.W., Crouse, J., Laliberté, E., 2011. Climatic constraints on trait-based forest assembly. *J. Ecol.* 99, 1489–1499. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2745.2011.01885.x>
- Medlyn, B.E., Badeck, F.-W., De Pury, D.G.G., Barton, C.V.M., Broadmeadow, M., Ceulemans, R., De Angelis, P., Forstreuter, M., Jach, M.E., Kellomäki, S., Laitat, E., Marek, M., Philippot, S., Rey, A., Strassemeier, J., Laitinen, K., Liozon, R., Portier, B., Roberntz, P., Wang, K., Jstbid, P.G., 1999. Effects of elevated [CO<sub>2</sub>] on photosynthesis in European forest species: a meta-analysis of model parameters. *Plant Cell Environ.* 22, 1475–1495. <https://doi.org/10.1046/j.1365-3040.1999.00523.x>
- Ogaya, R., Peñuelas, J., 2003. Comparative field study of *Quercus ilex* and *Phillyrea latifolia*: photosynthetic response to experimental drought conditions. *Environ. Exp. Bot.* 50, 137–148. [https://doi.org/10.1016/s0098-8472\(03\)00019-4](https://doi.org/10.1016/s0098-8472(03)00019-4)
- Ordoñez, J.C., van Bodegom, P.M., Witte, J.-P.M., Bartholomeus, R.P., van Hal, J.R., Aerts, R., 2010. Plant strategies in relation to resource supply in mesic to wet environments: does theory mirror nature? *Am. Nat.* 175, 225–239. <https://doi.org/10.1086/649582>
- Preston, K.A., Cornwell, W.K., DeNoyer, J.L., 2006. Wood density and vessel traits as distinct correlates of ecological strategy in 51 California coast range angiosperms. *New Phytol.* 170, 807–818. <https://doi.org/10.1111/j.1469-8137.2006.01712.x>
- Quested, H.M., Cornelissen, J.H.C., Press, M.C., Callaghan, T.V., Aerts, R., Trosien, F., Riemann, P., Gwynn-Jones, D., Kondratchuk, A., Jonasson, S.E., 2003. Decomposition of Sub-Arctic Plants with Differing Nitrogen Economies: A Functional Role for Hemiparasites. *Ecology* 84, 3209–3221. <https://doi.org/10.1890/02-0426>
- Reich, P.B., Oleksyn, J., Wright, I.J., 2009. Leaf phosphorus influences the photosynthesis–nitrogen relation: a cross-biome analysis of 314 species. *Oecologia* 160, 207–212. <https://doi.org/10.1007/s00442-009-1291-3>
- Scherer-Lorenzen, M., Schulze, E.-D., Don, A., Schumacher, J., Weller, E., 2007. Exploring the functional significance of forest diversity: A new long-term experiment with temperate tree species (BIOTREE). *Perspect. Plant Ecol. Evol. Syst.* 9, 53–70. <https://doi.org/10.1016/j.ppees.2007.08.002>
- Weihner E. Unpub. Midwestern and Southern US Herbaceous Species Trait Database, University of Wisconsin-Eau Claire
- Wirth, C., Lichstein, J.W., 2009. The Imprint of Species Turnover on Old-Growth Forest Carbon Balances - Insights From a Trait-Based Model of Forest Dynamics, in: *Old-Growth Forests, Ecological Studies*. Springer, Berlin, Heidelberg, pp. 81–113. [https://doi.org/10.1007/978-3-540-92706-8\\_5](https://doi.org/10.1007/978-3-540-92706-8_5)

## Appendix E: Tree aboveground biomass: allometric equations

### 1. Multi-species models

**Table E1:** Multi-species groups as defined in (Jenkins et al., 2003) with the species encountered in this study classified into each of these groups. A cross was made when we did not encounter any of the group species during our field work.

Wood type	Jenkins species group	Species classified in the group	
Hardwood	<i>Aspen/alder/cottonwood/willow</i>	<i>Alnus</i> sp.	
		<i>Alnus incana</i>	
		<i>Carpinus</i> sp.	
		<i>Populus alba</i>	
		<i>Populus tremula</i>	
	<i>Soft maple/birch</i>	<i>Populus</i> sp.	
		<i>Salix caprea</i>	
	<i>Mixed hardwood</i>	<i>Soft maple/birch</i>	<i>Acer</i> sp.
			<i>Acer campestre</i>
			<i>Acer pseudo-platanus</i>
<i>Betula pendula</i>			
<i>Corylus avellabna</i>			
<i>Hard maple/oak/hickory/beechn</i>		<i>Crataegus</i> sp.	
		<i>Euonymus europaeus</i>	
		<i>Fraxinus excelsior</i>	
		<i>Hedera helix</i>	
		<i>Prunus avium</i>	
Softwood	<i>Cedar/larch</i>	<i>Sambucus nigra</i>	
		<i>Sorbus</i> sp.	
		<i>Tilia cordata</i>	
		Unknown species	
	<i>Douglas-fir</i>	<i>Castaneus sativa</i>	
		<i>Fagus sylvatica</i>	
		<i>Quercus robur</i>	
		<i>Abies</i> sp.	
		X	
		X	
Woodland	<i>Pine</i>	X	
	<i>Spruce</i>	<i>Picea abies</i>	
	<i>Juniper/oak/mesquite</i>	X	

**Table E2:** Parameters and allometric equations for the species groups present in the study sites. The equations are of the form:  $AGB = \exp(\beta_0 + \beta_1 \ln(DBH))$  where: AGB is the total aboveground biomass (kg) for tree with  $DBH \geq 2.5$  cm and DBH the diameter at breast height (cm);  $\exp$  is the exponential function and  $\ln$  is the natural log base “e” (2.718282). The *Data points* correspond to the number of data points generated from published equations for parameter estimation. The *Max dbh* is the highest diameter at breast height that was measured in published equations.

	Species group	Parameters		Data points	Max dbh (cm)	R <sup>2</sup>
		$\beta_0$	$\beta_1$			
Hardwood	<i>Aspen/alder/cottonwood/willow</i>	-2.2094	2.3867	230	70	0.953
	<i>Soft maple/birch</i>	-1.9123	2.3651	316	66	0.958
	<i>Mixed hardwood</i>	-2.4800	2.4835	289	56	0.980
	<i>Hard maple/oak/hickory/beechn</i>	-2.0127	2.4342	485	73	0.988
Softwood	<i>Cedar/larch</i>	-2.0336	2.2592	196	250	0.981
	<i>Spruce</i>	-2.0773	2.3323	212	250	0.988

## 2. Species-specific allometric equations

If several equations were available for one species, we selected a species-specific equation following several complementary criteria, these being: the form  $AGB = a \cdot DBH^b$  where AGB is the total aboveground biomass and DBH the diameter of breast height as it is the more usual allometric approach (Sileshi, 2014) - or its logarithm equivalent  $\ln(AGB) = a' + b \cdot \ln(DBH)$  where  $\ln$  is the natural log base “e” (2.718282); and/or a model built with a higher number of trees or a wider range of diameters; and/or a model from a close geographic location or a similar latitude (importance of considering local model (van Breugel et al., 2011)). For species for which no equation was available we either applied an equation from a species from the same genus or phylogenetically close species with an available allometric equation, or by default applied the “universal” model of (Zianis, 2008).

**Table E3:** Species-specific allometric equations for all the species present in the study (“Species”). The “Equation species” is the species described by the allometric equation. The source is from where the equation was sourced: on the website GlobAllomeTree (<http://www.globalometree.org/>) or through specific bibliographic research (“Research”). The AGB (Aboveground biomass) and the DBH (diameter at breast height) units correspond to the units used in the equation. For *Sorbus aucuparia*, the equation used as explanatory variable the circumference of the tree at 1.30 m height, *i.e.* the height of measure of the DBH. The equation form is the form of the relationship between the AGB and the DBH where  $\exp$  is the exponential function and  $\ln$  is the natural log base “e” (2.718282), and  $\log_{10}$  the logarithm of base 10. The CF in the parameter values is a correction factor to compensate the logarithm effect. The tree number corresponds to the number of trees used to calibrate the allometric equations. The DBH range is the interval between the lower and upper DBH measured for the equation calibration. It is expressed by the DBH value. Cor. is the correlation of the allometric equation. The “Reasons” are the choice justification of one equation versus another. Ref. is the reference of where the equation was published.

Chapitre 2 – Article 3 – Annexes

Species	Equation species	Source	AGB unit	DBH unit	Equation form	Parameter values	Tree number	DBH range	Cor.	Reason	Reference
<b><i>Abies alba</i></b>	<i>Abies balsamea</i>	GlobAllomeTree	kg	cm	$\ln(\text{AGB})=a+b.\ln(\text{DBH})$	a = -1.8337 b = 2.1283 CF = 1.03	50	2.0 - 32	0.97	Species phylogenetically closer (Xiang et al., 2015), wide range of diameters	(Ker, 1980)
<b><i>Acer campestre</i></b>	<i>Acer pensylvanicum</i>	GlobAllomeTree	g	in	$\ln(\text{AGB})=a+b.\ln(\text{DBH})$	a = 7.227 b = 1.6478	12	0.1 - 1.0	/	Species phylogenetically closer (Li et al., 2006)	(Young et al., 1980)
<b><i>Acer pseudo-platanus</i></b>	<i>Acer rubrum</i>	GlobAllomeTree	kg	cm	$\ln(\text{AGB})=a+b.\ln(\text{DBH})$	a = -1.721 b = 2.334 CF = 1.0007	150	10 - 52	0.98	Species phylogenetically closer (Li et al., 2006), wide range of diameters, numerous trees sampled, coherent latitude of study	(Crow, 1983)
<b><i>Alnus incana/sp.</i></b>	<i>Alnus incana</i>	GlobAllomeTree	kg	mm	$\text{AGB}=a.\text{DBH}^b$	a = 0.000499 b = 2.337592	/	89 - 246	0.92	Wider and appropriate diameter range	(Johansson, 1999)
<b><i>Betula pendula/sp.</i></b>	<i>Betula papyrifera</i>	GlobAllomeTree	kg	cm	$\ln(\text{AGB})=a+b.\ln(\text{DBH})$	a = -2.2308 b = 2.4313	45	3.0 – 33	0.99	Species phylogenetically closer (Järvinen et al., 2004), wide range of diameters, coherent latitude of study	(Ker, 1980)
<b><i>Castaneus sativa</i></b>	<i>Lithocarpus glaber</i>	GlobAllomeTree	kg	cm	$\text{AGB}=\exp(a+b.\ln(\text{DBH}))$	a = 1.8805 b = -0.2881	16	3.5 - 27.4	0.96	Species phylogenetically closer (Manos et al., 2001), coherent latitude of study and equation implying only the DBH	(Zhang et al., 2010)
<b><i>Cornus sanguinea</i></b>	<i>Cornus florida</i>	GlobAllomeTree	lb	in <sup>2</sup>	$\text{AGB}=a.(\text{DBH}^2)^b$	a = 3.08355 b = 1.14915	48	1.0 - 24	0.98	Species phylogenetically closer (Xiang et al., 2006), higher number of sampled trees	(Phillips, 1981)
<b><i>Corylus avellana</i></b>	<i>Carpinus betulus</i>	Research	kg	cm	$\text{AGB}=a.\text{DBH}^b$	a = 4.046 b = 1.599	30	25 - 75	0.94	Species phylogenetically closer (Li et al., 2005), closer latitude	(Shahrokhzadeh et al., 2015)
<b><i>Crataegus sp.</i></b>	Zianis & Mencuccini 2004		kg	cm	$\text{AGB}=a.\text{DBH}^b$	a = 0.1424 b = 2.3679				Not found species, neither a close relative.	(Zianis and Mencuccini, 2004)
<b><i>Euonymus europaeus</i></b>	<i>Wimmeria concolor</i>	GlobAllomeTree	kg	cm	$\text{AGB}=a.\text{DBH}^b$	a = 0.346847 b = 1.99059	24	/	0.97	Species phylogenetically closer (Simmons et al., 2001)	(Rodríguez-Laguna et al., 2010)

Chapitre 2 – Article 3 – Annexes

<b><i>Fagus sylvatica</i></b>	<i>Fagus sylvatica</i>	GlobAllomeTree	kg	cm	AGB=a.DBH <sup>a</sup>	a = 0.453 b = 2.139	20	6.0 – 62	0.974	Closer climatic conditions.	(Cienciala et al., 2005)
<b><i>Fraxinus excelsior</i></b>	<i>Fraxinus excelsior</i>	Research	kg	cm	AGB=a.DBH <sup>a</sup>	a = 0.17 b = 2.46	40	5.0 – 25	0.97	Closer climatic conditions, good equation form.	(Alberti et al., 2005)
<b><i>Hedera helix</i></b>	<i>Dendropanax arboreus</i>	GlobAllomeTree	kg	cm	AGB=a.DBH <sup>a</sup>	a = 0.037241 b = 2.99585	10	/	0.95	Species phylogenetically closer (Wen et al., 2001)	(Rodríguez Laguna, 2008)
<i>Picea abies</i>	<i>Picea abies</i>	Research	kg	cm	AGB=a.DBH <sup>a</sup>	a = 0.255 b = 2.174	144	/	0.98	Generalized equation made from compiled data from published studies	(Muukkonen, 2007)
<i>Populus sp./alba/tremula</i>	<i>Populus tremoides</i>	GlobAllomeTree	kg	cm	ln(AGB)=a+b.ln(DBH)	a = -2.6224 b = 2.827 CF = 1.01	46	2.0 - 33	0.99	Species phylogenetically closer (Hamzeh and Dayanandan, 2004), wide range of diameters, coherent latitude of study	(Ker, 1980)
<i>Prunus avium</i>	<i>Prunus pensylvanica</i>	Research	lb	in	ln(AGB)=a+b.ln(DBH)	a = 0.9758 b = 2.1948	/	/	/	Species phylogenetically closer (Chin et al., 2014), good equation form	(Young et al., 1980)
<i>Quercus robur</i>	<i>Quercus</i> spp.	GlobAllomeTree	kg	cm	ln(AGB)=a+b.ln(DBH)	a = -0.883 b = 2.14	33	/	/	Good tree part, good equation form, coherent latitude of study	(Hochbichler, 2002)
<b><i>Sambucus nigra</i></b>	Zianis & Mencuccini 2004		kg	cm	AGB=a.DBH <sup>a</sup>	a = 0.1424 b = 2.3679				Not found species, neither a close relative.	(Zianis and Mencuccini, 2004)
<b><i>Salix sp./caprea</i></b>	<i>Salix</i> spp.	GlobAllomeTree	lb	in	ln(AGB)=a+b.ln(DBH)	a = 0.8856 b = 2.0552	30	1.0 – 91	/	Good tree part , good equation form, coherent latitude of study	(Young et al., 1980)
<b><i>Sorbus sp./aria</i></b>	<b><i>Sorbus aucuparia</i></b>	GlobAllomeTree	g	mm (C130)	ln(AGB)=a+b.ln(C130)	a = -4.415 b = 2.373	14	/	0.974	Good tree part , good equation form, coherent latitude of study	(Ranger et al., 1981)
<b><i>Tilia cordata</i></b>	<i>Tilia amurensis rupr.</i>	GlobAllomeTree	g	cm	Log10(AGB)=a+b.log10(DBH)	a = 1.606 b = 2.668 CF = 1.027	10	1.3 – 43.5	0.988	Species phylogenetically closer (Phuekvilai, 2014)	(Wang, 2006)
<b><i>Unknown species</i></b>	Zianis & Mencuccini 2004		g	cm	AGB=a.DBH <sup>a</sup>	a = 0.1424 b = 2.3679				Not identified species	(Zianis and Mencuccini, 2004)

## Appendix F: Carbon stocks of the different carbon pools

Green highlighted columns correspond to the reference method.

**Table F1:** Aboveground biomass of trees with a diameter-at-breast-height greater than 5 cm, in tons of dry matter by hectare.

Plot	Forest type	Perring multi-stemmed tree approach				Doughty multi-stemmed tree approach			
		West	Zianis	Jenkins	Species-Specific	West	Zianis	Jenkins	Species-Specific
Eybens P	moraine	538.97551	251.59995	281.87663	239.8341	454.09522	227.91	250.05797	248.92554
Eybens S	moraine	388.69248	181.00266	178.18787	249.9209	379.9026	178.42	174.87106	250.77325
FABA	alluvial	1309.01234	538.17691	456.31168	501.6809	1274.71893	529.95	449.09571	461.90403
FABO	alluvial	320.14734	174.08235	145.83483	174.859	294.75185	166.02	138.78989	169.48978
FACHI	alluvial	278.47293	156.78544	159.03301	145.8261	217.23096	136.49	138.29709	124.65392
FSCM	dry	1150.75691	524.50729	597.21316	628.9463	912.40399	460.96	508.16861	595.74994
FSI	dry	750.85905	350.59349	417.69662	479.6064	692.57487	334.87	395.87769	469.77502
FSPV	dry	1529.61323	579.21643	482.73034	489.1238	1526.7898	578.28	481.47679	502.59436
Murier 1	moraine	37.46673	23.09488	19.63916	24.8489	36.73215	22.30	19.00892	24.54602
Murier 2	moraine	715.19177	334.25829	320.54195	326.0492	618.97235	308.83	286.72052	450.75788

**Table F2:** Belowground biomass of trees with a diameter-at-breast-height greater than 5 cm, in tons of dry matter per hectare.

Plot	AGB estimated with Zianis	AGB IPCC Classification	IPCC Root:Stem ratio	IPCC BGB	Temperate Cairns Root:Stem ratio	Cairns R BGB	Cairns AGB:BGB allometric equation	Cairns allometry BGB
Eybens P	227.91	>150 t/ha	0.24	54.70	0,26	59.25	$\exp(-0.1085 + 0.9256 \cdot \ln(\text{AGB}))$	136.53
Eybens S	178.42	>150 t/ha	0.24	42.82	0,26	46.39	$\exp(-0.1085 + 0.9256 \cdot \ln(\text{AGB}))$	108.85
FABA	529.95	>150 t/ha	0.24	127.19	0,26	137.79	$\exp(-0.1085 + 0.9256 \cdot \ln(\text{AGB}))$	298.15
FABO	166.02	>150 t/ha	0.24	39.84	0,26	43.16	$\exp(-0.1085 + 0.9256 \cdot \ln(\text{AGB}))$	101.83
FACHI	136.49	>150 t/ha	0.24	32.76	0,26	35.49	$\exp(-0.1085 + 0.9256 \cdot \ln(\text{AGB}))$	84.94
FSCM	460.96	>150 t/ha	0.24	110.63	0,26	119.85	$\exp(-0.1085 + 0.9256 \cdot \ln(\text{AGB}))$	262.04
FSI	334.87	>150 t/ha	0.24	80.37	0,26	87.07	$\exp(-0.1085 + 0.9256 \cdot \ln(\text{AGB}))$	194.94
FSPV	578.28	>150 t/ha	0.24	138.79	0,26	150.35	$\exp(-0.1085 + 0.9256 \cdot \ln(\text{AGB}))$	323.23
Murier 1	22.30	<75 t/ha	0.46	10.26	0,26	5.80	$\exp(-0.1085 + 0.9256 \cdot \ln(\text{AGB}))$	15.88
Murier 2	308.83	>150 t/ha	0.24	74.12	0,26	80.30	$\exp(-0.1085 + 0.9256 \cdot \ln(\text{AGB}))$	180.87

**Table F3:** Downed dead wood of forest in tons of carbon per hectare.

Plot	Forest type	7.5 cm threshold diameter	5 cm threshold diameter
Eybens P	moraine	0.22	0.87
Eybens S	moraine	0.44	0.65
FABA	alluvial	12.69	13.23
FABO	alluvial	4.13	4.68
FACHI	alluvial	0.39	0.72
FSCM	dry	4.57	4.88
FSI	dry	4.07	4.47
FSPV	dry	0.22	1.36
Le Murier 1	moraine	11.21	12.03

**Table F4:** Forest litter in tons of carbon per hectare.

Plot	Litter depth	Chojnacky equation	Litter biomass (t/ha)	Carbon stock (tC/ha)
Eybens P	2.0	$\exp(1.0533 + \ln(\text{depth})) \cdot \exp(0.096/2)$	6.02	2.65
Eybens S	0.7	$\exp(1.0533 + \ln(\text{depth})) \cdot \exp(0.096/2)$	2.11	0.93
FABA	2.4	$\exp(1.0533 + \ln(\text{depth})) \cdot \exp(0.096/2)$	7.22	3.18
FABO	2.7	$\exp(1.0533 + \ln(\text{depth})) \cdot \exp(0.096/2)$	8.12	3.57
FACHI	2.0	$\exp(1.0533 + \ln(\text{depth})) \cdot \exp(0.096/2)$	6.02	2.65
FSCM	3.5	$\exp(1.0533 + \ln(\text{depth})) \cdot \exp(0.096/2)$	10.53	4.63
FSI	5.7	$\exp(1.0533 + \ln(\text{depth})) \cdot \exp(0.096/2)$	17.15	7.54
FSPV	6.0	$\exp(1.0533 + \ln(\text{depth})) \cdot \exp(0.096/2)$	18.05	7.94
Le Murier 2	1.25	$\exp(1.0533 + \ln(\text{depth})) \cdot \exp(0.096/2)$	3.76	1.65

**Table F5:** Aboveground biomass in grassland in tons of dry matter per hectare.

Site	Grassland type	Average quadrat sward height (cm)	log of green biomass	log of green biomass	log of total biomass	log of total biomass
			Type equation (t/ha)	Generic equation (t/ha)	Type equation (t/ha)	Generic equation (t/ha)
PHCHI	humid	37.33	1.17	1.33	1.63	1.66
PHMONF	humid	45.87	1.32	1.47	1.79	1.82
PHEDM	humid	52.46	1.44	1.57	1.91	1.95
PMBA	mesophilic	53.60	1.98	1.59	2.17	1.97
PMBO	mesophilic	34.35	1.46	1.29	1.68	1.60
PMCHI	mesophilic	56.73	2.07	1.63	2.25	2.03

**Table F6:** Belowground biomass in grassland in tons of dry matter per hectare.

Site	Grassland type	Green biomass (t/ha)	BGB with BGB:AGB ratio of 1 (t/ha)	IPCC BGB:AGB ratio	BGB with IPCC BGB:AGB ratio (t/ha)
PHCHI	humid	3.23425950283597	3.23425950283597	4	12.9370380113439
PHMONF	humid	3.75251018983197	3.75251018983197	4	15.0100407593279
PHEDM	humid	4.20794750369526	4.20794750369526	4	16.831790014781
PMBA	mesophilic	7.26633533025401	7.26633533025401	2.8	20.3457389247112
PMBO	mesophilic	4.3293918566215	4.3293918566215	2.8	12.1222971985402
PMCHI	mesophilic	7.90357021499025	7.90357021499025	2.8	22.1299966019727

Chapitre 2 – Article 3 – Annexes

Table F7: Soil organic carbon stocks in tons per hectare.

Plot	Ecosystem type	Sub-ecosystem type	Soil depth (cm)	SOC on 0-15 cm depth (t/ha)	SOC on 15 - 30 cm depth (t/ha)	SOC on 30 - 45 cm depth (t/ha)	SOC on 0-30 cm depth (t/ha)	SOC on 0-45 cm depth (t/ha)	SOC with 1.5*SOC on 0-30 cm (t/ha)	SOC with 3*SOC on 0-15 cm (t/ha)
FABA	forest	alluvial	> 45	52.55	47.99	45.44	100.54	145.98	150.81	157.64
FABO	forest	alluvial	> 45	46.57	25.89	19.08	72.46	91.54	108.69	139.70
FACHI	forest	alluvial	> 45	41.15	53.29	59.05	94.45	153.50	141.68	123.46
Eybens P	forest	moraine	> 45	40.31	38.55	37.80	78.86	116.66	118.30	120.94
Eybens S	forest	moraine	> 45	28.16	29.88	24.96	58.04	83.00	87.06	84.49
Le Murier 1	forest	moraine	> 45	50.43	42.39	43.17	92.82	135.99	139.23	151.29
FSCM	forest	dry	30	29.36	18.92	0.00	48.29	48.29	/	/
FSI	forest	dry	30	53.66	56.46	0.00	110.12	110.12	/	/
FSPV	forest	dry	> 45	22.72	10.26	4.96	32.98	37.94	49.46	68.15
PHCHI	grassland	wet	> 45	74.14	80.44	184.10	154.58	338.68	231.87	222.42
PHEDM	grassland	wet	> 45	38.83	36.02	15.25	74.84	90.10	112.27	116.49
PHMONF	grassland	wet	> 45	113.50	99.68	112.16	213.18	325.34	319.77	340.49
PMBA	grassland	mesophilic	> 45	44.49	35.38	29.97	79.88	109.84	119.82	133.48
PMBO	grassland	mesophilic	> 45	44.68	33.71	28.87	78.37	107.24	117.55	133.97
PMCHI	grassland	mesophilic	15	61.13	0.00	0.00	61.13	61.13	/	/



## Appendix G: Comparison of carbon estimations with reference values

**Table G1:** Comparison of carbon stock estimations with the chosen reference values (IPCC, 2006; Peh et al., 2017). The central t-values and P-values correspond to a two-sided t-test with the average reference value. The lateral t-values and P-values between parentheses correspond to one-sided t-tests testing if the obtained values are superior or inferior to respectively the low and high interval reference values. A unique value is written only if an average reference value was available. For the soil reference values: HAC corresponds to soil with high activity clay minerals and LAC to soil with low activity clay minerals.

Ecosystem	Carbon pool	Method	Value to compare to	t-value	P-value (n)	
Forest	<b>AGB</b> <i>n</i> = 10	Zianis	IPCC Temperate continental forest	(4.91) 3.22 (2.47)	(< 0.001) < 0.05 (0.98)	
			IPCC Temperate mountain systems	(4.91) 3.05 (-4.86)	(< 0.001) < 0.05 (< 0.001)	
		Per species	IPCC Temperate continental forest	(5.04) 3.39 (0.10)	(< 0.001) < 0.01 (0.54)	
			IPCC Temperate mountain systems	(5.04) 3.23 (-4.51)	(< 0.001) < 0.05 (< 0.001)	
		Jenkins	IPCC Temperate continental forest	(4.97) 3.23 (-0.24)	(< 0.001) < 0.05 (0.41)	
			IPCC Temperate mountain systems	(4.97) 3.06 (4.91)	(< 0.001) < 0.05 (< 0.001)	
		West	IPCC Temperate continental forest	(4.41) 3.77 (2.47)	(< 0.001) < 0.01 (0.98)	
			IPCC Temperate mountain systems	(4.41) 3.70 (0.66)	(< 0.001) < 0.01 (0.74)	
		<b>BGB</b> <i>n</i> = 9	IPCC - Zianis	IPCC Temperate broadleaf forest	(4.40) -3.20	(< 0.01) < 0.01 (< 0.001)
				AGB > 150 t/ha - continental	(-18.38)	
			IPCC Temperate broadleaf forest	(4.40) -3.96	(< 0.01) < 0.01 (< 0.001)	
			AGB > 150 t/ha - mountain	(-39.65)		
			IPCC Temperate broadleaf forest	(4.40) -3.20	(< 0.01) < 0.01 (< 0.001)	
			AGB 75 - 150 t/ha - continental	(-18.38)		
			IPCC Temperate broadleaf forest	(4.40) -3.96	(< 0.01) < 0.01 (< 0.001)	
			AGB 75 - 150 t/ha - mountain	(-39.65)		
	RS of Cairns - Zianis		IPCC Temperate broadleaf forest	(4.51) -2.49	(< 0.001) < 0.05 (< 0.001)	
			AGB > 150 t/ha - continental	(-16.52)		
		IPCC Temperate broadleaf forest	(4.51) -3.20	(< 0.001) < 0.05 (< 0.001)		
		AGB > 150 t/ha - mountain	(-36.15)			
	IPCC Temperate broadleaf forest	(4.51) -2.49	(< 0.001) < 0.05 (< 0.001)			
	AGB 75 - 150 t/ha - continental	(-16.51)				
	IPCC Temperate broadleaf forest	(4.51) -3.20	(< 0.001) < 0.05 (< 0.001)			
	AGB 75 - 150 t/ha - mountain	(-36.15)				
Allo. Cairns - Zianis	IPCC Temperate broadleaf forest	(5.68) 2.30	(< 0.001) 0.05 (< 0.01)			
	AGB > 150 t/ha - continental	(-4.47)				
	IPCC Temperate broadleaf forest	(5.68) 1.96	(< 0.001) 0.09 (< 0.001)			
	AGB > 150 t/ha - mountain	(-13.93)				
	IPCC Temperate broadleaf forest	(5.68) 2.30	(< 0.001) 0.05 (< 0.01)			
	AGB 75 - 150 t/ha - continental	(-4.47)				
	IPCC Temperate broadleaf forest	(5.68) 1.96	(< 0.001) 0.09 (< 0.001)			
	AGB 75 - 150 t/ha - mountain	(-13.93)				
<b>Dead</b>	7.5 cm	IPCC deciduous forest	-15.75	< 0.001		

Chapitre 2 – Article 3 – Annexes

	<b>wood</b> <i>n = 9</i>	diameter			
		5 cm	IPCC deciduous forest	-5.83	< 0.001
	<b>Litter</b> <i>n = 9</i>	Chojnacky	IPCC Warm Temperate moist	(2.28) -11.22	(0.03) <0.001 (< 0.001)
			IPCC Cold Temperate moist	(-1.40) -14.90	(0.90) <0.001 (< 0.001)
<b>Grassland</b>	<b>AGB</b> <i>n = 6</i>	Green AGB	IPCC peak aboveground live	8.09	< 0.001
		grl. eq.	biomass for cold temperate wet grasslands		
	<b>BGB</b>	IPCC	IPCC cold temperate grasslands	Estimations higher than reference value	
		Ratio 1:1	IPCC cold temperate grasslands	Estimations higher than reference value	
	<b>humid grassland</b> <i>n = 3</i>	IPCC	IPCC cold temperate grasslands	Estimations higher than reference value	
		Ratio 1:1	IPCC cold temperate grasslands	Estimations higher than reference value	
	<b>mesophilic grassland</b> <i>n = 3</i>	IPCC	IPCC cold temperate grasslands	Estimations higher than reference value	
		Ratio 1:1	IPCC cold temperate grasslands	Estimations higher than reference value	
<b>Soil</b> <i>n = 15</i>	30 cm	HAC Cold temperate moist	-0.88	0.39	
	30 cm	HAC Warm temperate moist	-0.22	0.83	
	30 cm	LAC Cold temperate moist	0.07	0.95	
	30 cm	LAC Warm temperate moist	2.38	0.03	

**References**

- IPCC, 2006. IPCC Guidelines for National Greenhouse Gas Inventories,. Agriculture, forestry and other land use. Chapter 4.
- IPCC, 2003. Good Practice Guidance for Land Use, Land-Use Change and Forestry.

## Appendix H: Complementary allometry analyses

### Data presentation

#### Grand Lemps data

This data was gathered from forest inventories in 20-by-20 m plots in the watershed of the natural reserve of the Grand Lemps peatland. 212 temporary plots were studied over a 212 ha total area. The main objective was to establish a reference state regarding the state of forest conservation in this watershed using 20 criteria. From this data, we used tree identification to the species level with a diameter at breast height (dbh) above 15 cm (Duconte and Maillet, 2012).

We compared the alternative allometry methods: the Jenkins, the Zianis and the West methods to the reference method: being species-specific allometry. We also tested whether the different allometric methods allowed for differentiation between the different wood types and between different forest management regimes: “coppice” (forest in which trees regenerate from stump suckers), “mature forest” (forest in which trees regrow from seeds or plants coming from seeds) and “coppice under mature forest” (forest in which trees regenerate from seeds as well as from suckers).

#### Alps data

This data was sourced from Fuhr et al., 2017 from 63 permanent forest plots located in the French Alps with an altitude comprised between 800 et 1942 m. These plots were established between 1994 and 2004 and were measured between 2 and 5 times. We considered the more recent inventories which included tree identification to the species level for trees with a dbh higher or equal to 7.5 cm. The analyses focused on the 23 plots which were not managed for at least the last 40 years. All plots had an area of 0.25 ha except one of 1.875 ha and two of 0.31 ha. Plots were classified into two forest types: mixed forests for plots dominated by hardwood species and coniferous for plots dominated by softwood species.

### Analyses

#### Allometric methods

Dry aboveground biomass of the different plots was estimated using four allometric methods:

- a species specific method based on the application of species-specific equations for one species/one genera when it was available or, when no equation was found, the universal equation of (Zianis, 2008) (Table G10 in Supplement 2). This is considered as the reference method as it is supposed to be the most precise
- a method based on multi-species allometric models according to grouping of Jenkins et al., 2003. Each tree was attributed to its most similar group
- a method based on the universal model of Zianis, 2008 based on calculating average values for a and b coefficients from 279 allometric equations from different continents. There were 33 hardwood species from 15 genera drawn from 122 studies and 21 coniferous species from 8 genera drawn from 67 studies
- a method based on the theoretical model presented by (West et al., 1999).

We considered the dry biomass in tons per hectare.

#### Comparability and consistency

To test the comparability of carbon stock estimates between the alternative methods for each carbon pool, we constructed linear models with the reference method as response variable and an

alternative method as explanatory variable. Comparability was assessed using first the adjusted R<sup>2</sup> of the linear model which indicated the quality of the relationship – if any – between two methods, and secondly using the estimated effect value of the linear model. Consistency was assessed using the adjusted R<sup>2</sup>.

### Uncertainty: the relative error

We quantified accuracy of an alternative method compared to the reference method with the relative error between each alternative method and the reference method. As applied by van Breugel *et al.* (2011) who compared a multispecific allometric method with species-specific allometric method across plots:

$$RE = \frac{100}{n} \times \sum_{j=1}^n \frac{|AGB_{ms,j} - AGB_{ss,j}|}{AGB_{ss,j}}$$

where  $AGB_{ms,j}$  is the biomass of the  $j$ -th plot estimated with the multi-species method,  $AGB_{ss,j}$  the biomass of the  $j$ -th plot estimated with a species-specific method and  $n$  is the total number of plots.

RE is a measure of the average variation of the alternative method compared to the reference.

### Costs

The time spent for tree identification, researching the species-specific allometry equations and required knowledge to apply the different allometry equations were taken into consideration for the method selection.

### Results for the Grand Lemps data

The three alternative methods (Jenkins, Zianis and West) were comparable and consistent with the reference method as shown by high correlation coefficients (Table H1, see Figure H1 in Supplement 1). Jenkins was the closest to the reference method with an R<sup>2</sup> close to 1 and a low distance between the AGB estimations of both methods: 16 %. The Zianis method performed equally well with an estimate of 1.15 and a variation of 22 % compared to the reference method estimations. The West method was the furthest from the reference method with an estimate of 0.55 and an average relative error of 60 %.

The Jenkins and Zianis methods were quite close even if the Zianis method underestimated the biomass compared to the Jenkins method with an estimate of 1.14 and a relative error of 11.5 %.

**Table H1:** Results of the statistical analyses performed on the forest AGB data ( $n = 153$ ) comparing alternative methods (Jenkins, Zianis, West) to the reference method (Sp.). The last column is the comparison of the Zianis method compared to the Jenkins method, here considered as the reference method.

	Specific vs. Jenkins	Specific vs. Zianis	Specific vs. West	Jenkins vs. Zianis
<b>Relative error</b>	15.89	22.14	60.11	11.56
<b>Linear regression</b>	Estimate : 0.99 (0.02) $p < 0.001$ , $F_{1,154} = 2015$ , $R^2_{adj} = 0.93$	Estimate : 1.15 (0.02) $p < 0.001$ , $F_{1,154} = 2386$ , $R^2_{adj} = 0.94$	Estimate : 0.55 (0.01) $p < 0.001$ , $F_{1,154} = 1480$ , $R^2_{adj} = 0.91$	Estimate : 1.14 (0.01) $p < 0.001$ , $F_{1,154} = 8771$ , $R^2_{adj} = 0.98$

## Application of allometric methods based on habitats and management types

### Data classification and analyses

The 40 Corine-Land Cover habitats of plots were grouped into 10 levels in order to ensure that the replicate number of plots was high enough (*i.e.*  $n \geq 5$ , see Table G9 in Supplement 2). The group ‘Coppice’ was discarded as it was composed of only 3 plots has lower biomass.

To test whether the different allometric methods were able to discriminate between the different habitats and management types we built linear model with the aboveground dry biomass as response variable and the allometric method and the habitat type (or the management type) as explanatory variables.

### Results

From the linear models (Table H2), the allometric methods were able to discriminate between the habitat types as the habitat type variable was significant and for four of the individual habitats the effect was significant. The model confirmed that the Jenkins and the Zianis methods were not different from the species-specific method ( $p > 0.05$ ) while the West method was significantly different. The same pattern appeared in the linear model with the different management types: the four methods were able to discriminate between the different managements as the variable was significant, also at the individual level, while both the Jenkins and the Zianis were not different from the reference method (Table H3, Figure H2 in Supplement 1). In both cases the models only explained around 22% of the observed variation.

Thus habitat and management types could be differentiated even when the tree species were not taken into account.

**Table H2:** Results of the linear model with the aboveground dry biomass as response variable and the allometric method and the habitat type as explanatory variables. The different categories of each variable are compared to the first level of the variable. Here “Other” for the habitat type and ‘Specific’ for the allometric method variable.  $F_{11,600} = 16.36$ ,  $p < 0.001$ ,  $R^2_{adj} = 0.22$ . The anova of the model sorted both variables as significant: habitat type  $F = 9.72$ ,  $p < 0.001$ ; allometric method:  $F = 34.07$ ,  $p < 0.001$ .

	Estimate ( $\pm$ SE)	t-value	P-value
(Intercept)	72.95 ( $\pm$ 26.48)	2.75	<0.01
<b>Habitat</b>			<0.05
Chestnut tree wood	67.40 ( $\pm$ 26.29)	2.56	0.42
Woods	27.88 ( $\pm$ 34.22)	0.81	0.90
Alluvial wood	4.06 ( $\pm$ 33.09)	0.12	<0.01
Mixed chestnut grove	96.21 ( $\pm$ 35.74)	2.69	<0.01
Oak-hornbeam-chestnut grove	85.01 ( $\pm$ 29.74)	2.86	<0.01
Neutrophile ash-oak grove	106.08 ( $\pm$ 35.74)	2.97	<0.001
Beech-oak-chestnut grove	136.70 ( $\pm$ 26.77)	5.11	0.16
Neutrophile beech-oak grove	43.43 ( $\pm$ 30.95)	1.40	0.39
<b>Method</b>			
Jenkins	-11.48 ( $\pm$ 12.92)	-0.86	0.39
Zianis	-24.79 ( $\pm$ 12.92)	-1.92	0.05
West	92.73 ( $\pm$ 12.92)	7.18	<0.001

**Table H3:** Results of the linear model with the aboveground dry biomass as response variable and the allometric method and the management type as explanatory variables. The different categories of each variable are compared to the first level of the variable. Here “Mature forest” for the management type and ‘Specific’ for the allometric method variable.  $F_{5, 618} = 36.31$ ,  $p < 0.001$ ,  $R^2_{adj} = 0.22$ . The anova of the model sorted both variables as significant: management type  $F = 40.84$ ,  $p < 0.001$ ; allometric method:  $F = 33.29$ ,  $p < 0.001$ .

	Estimate ( $\pm$ SE)	t-value	P-value
(Intercept)	238.76 ( $\pm$ 26.53)	9.00	<0.001
<b>Treatment</b>			
Coppice	-130.32 ( $\pm$ 26.21)	-4.97	<0.001
Coppice under mature forest	-53.38 ( $\pm$ 26.13)	-2.043	<0.01
<b>Method</b>			
Jenkins	-11.01 ( $\pm$ 12.83)	-0.86	0.39
Zianis	-24.35 ( $\pm$ 12.83)	-1.90	0.06
West	91.00 ( $\pm$ 12.83)	7.09	<0.001

**Table H4:** Mean relative error for the different forest types for the alternative allometric methods (Jenkins, Zianis and West) compared to the reference method (the species-specific method). The last column is the comparison of the Zianis method compared to the Jenkins method, here considered as the reference method.

Forest type	Specific vs. Jenkins	Specific vs. Zianis	Specific vs. West	Jenkins vs. Zianis
<b>Other</b>	28.49	29.64	98.67	20.03
<b>Chestnut tree wood</b>	10.98	17.77	52.92	10.48
<b>Woods</b>	24.73	22.21	51.17	10.89
<b>Alluvial wood</b>	11.95	34.69	151.34	20.21
<b>Mixed chestnut grove</b>	24.57	22.95	64.59	6.86
<b>Oak-hornbeam-chestnut grove</b>	17.61	20.85	48.57	8.64
<b>Neutrophile ash-oak grove</b>	30.41	31.74	43.71	12.21
<b>Beech-oak-chestnut grove</b>	11.90	20.27	57.26	12.40
<b>Neutrophile beech-oak grove</b>	36.51	16.91	59.43	10.29

The different allometric methods did not behave the same way for the different habitat types. For example, the Jenkins method estimations were close to the reference method for the chestnut tree woods, the alluvial wood, the beech-oak-chestnut groves and the oak-hornbeam-chestnut groves (Table H4). The Zianis method estimations were close to the reference method estimations for chestnut tree woods, the woods, the mixed chestnut grove, the oak-hornbeam-chestnut groves and the neutrophile beech-oak groves. The West method estimations were far from the reference method estimations for all habitat types. The Jenkins and Zianis methods were especially close for most habitat types with the higher variation occurring for the other and the alluvial wood types.

**Table H5:** Mean relative error for the different management types for the alternative allometric methods (Jenkins, Zianis and West) compared to the reference method (the species-specific method). The last column is the comparison of the Zianis method compared to the Jenkins method, here considered as the reference method.

Management type	Specific vs. Jenkins	Specific vs. Zianis	Specific vs. West	Jenkins vs. Zianis
<b>Mature forest</b>	13.83	29.60	55.52	12.55
<b>Coppice</b>	14.52	21.97	47.98	11.56
<b>Coppice under mature forest</b>	16.83	22.34	71.48	11.45

The Jenkins method estimations were closer to the reference method than the Zianis method which appeared to be more sensitive to the management type than to the habitat type (Table H5). The Jenkins and Zianis methods were close for the three management types.

## Comparison to reference values

### Analyses

The chosen reference values were the aboveground dry biomass for continental temperate forests (IPCC, 2006) with an average of 120 t/ha, a low interval value of 20 t/ha and a high interval value of 320 t/ha. Comparisons were carried out separately for the 4 allometric methods with *t*-tests: a two-sided test to compare to the average value and one-sided tests to determine whether the biomass estimations were included between the two interval boundaries.

### Results

The biomass estimations from the four allometric methods were all within the high and low values from the IPCC ( $P < 0.001$  for the 8 tests). They did however differ from the average values of the IPCC ( $P < 0.05$  for the 6 tests) other than the biomass estimations from the Zianis method, which did not differ from the IPCC average value ( $P = 0.42$ ).

## Discussion

All four allometric methods resulted in biomass estimations which were in agreement with reference values for temperate continental forests.

The three alternative methods were comparable and consistent with the reference methods but with biomass estimations which varied more or less according to the method considered. While the Jenkins method estimations were highly similar to the species-specific estimations, the Zianis method tended to underestimate the biomass while the West allometric method to overestimate by almost a 2 fold factor. The mean relative error showed that the Jenkins method performed the best, even if the Zianis method had an acceptable level of uncertainty.

The four methods were able to significantly discriminate between different habitat and management types which makes them therefore applicable in highly diverse situations. The differences in relative errors between the different habitat types could be due to the fact that they are made up of different tree species whose species-specific equations are distinct and are thus more or less different from the general equations of the alternative methods. Except the West method, the biomass estimated by the Jenkins and the Zianis had an acceptable level of uncertainty, with less than 25% of variation compared to the reference method.

Despite the lower precision between the species-specific method and the Zianis method, if we consider the time needed for the identification to the species levels in the field – in particular by non-naturalists – and the tedious work of searching for species-specific allometric equations, the Zianis method is more appropriate for time and manpower limited situations, while remaining aware that this method underestimates aboveground biomass.

The Jenkins method requires information regarding the species or the genera of the measured individuals. Moreover, the multi-species models of Jenkins et al. (2003) are based on allometric equations derived from North America whereas the universal model of Zianis (2008) is based on allometric equations drawn from various climate zones and continents. With the greater geographic range covered by the species involved in this universal model, it appears a suitable method optimizing the time spent in the field and carrying out the mathematical analyses. Moreover, these

two methods are not different, with only a low under-estimation from the Zianis method compared to the Jenkins method.

## Results from the Alps data

### Allometric methods comparability and consistency

The three alternative methods are comparable and consistent as compared to the reference method, as shown by the high correlation coefficients (Table H6, Figure H3 in Supplement 1). The Jenkins method allowed biomass estimation quite close to the reference estimations with an average variation of 13% between both estimations with an  $R^2$  estimate close to 1. The biomass estimation uncertainty from the Zianis estimations was higher at 30%. The estimate (0.80) indicated a tendency to overestimate biomass as compared to the reference method. The West estimations were even more variable with a mean error of 188%, and a considerable overestimation of biomass as compared to the species-specific method (estimate of 0.31).

The Zianis method had an acceptable level of variation as compared to the Jenkins method (24%) to which it is comparable provided consistent results ( $R^2$  of 0.86). The Zianis method tended to overestimate biomass as compared to the Jenkins method, with respectively estimates of 0.80 and 0.97 as indicated by the estimate.

**Table H6:** Results of the statistical analyses performed on the forest AGB data (n = 23) comparing alternative methods (Jenkins, Zianis, West) to the reference method (Sp.). The last column is the comparison of the Zianis method compared to the Jenkins method, here considered as the reference method. The response variable is the estimation with the species-specific allometry model and the explanatory variable is the natural logarithm of the estimation with an alternative method. The log-transformation allowed respecting the normality of residuals. The estimate of the level-level regression was used only for the interpretation of the relation.

	<i>Jenkins vs. Sp.</i>	<i>Zianis vs. Sp.</i>	<i>West vs. Sp.</i>	<i>Jenkins vs. Zianis</i>
<b>Relative difference</b>	13.42	29.67	187.83	23.80
<b>Linear regression</b>	Estimate : 232.56 (20.21)	Estimate : 232.73 (17.91)	Estimate : 205.60 (17.56)	Estimate : 205.60 (17.56)
<b>Level-log</b>	p < 0.001, $F_{1,21} = 132.4$ , $R^2_{adj} = 0.86$	p < 0.001, $F_{1,21} = 168.9$ , $R^2_{adj} = 0.88$	p < 0.001, $F_{1,21} = 137$ , $R^2_{adj} = 0.86$	p < 0.001, $F_{1,21} = 137$ , $R^2_{adj} = 0.86$
<b>Estimate of level-level regression</b>	0.97 (0.07)	0.80 (0.04)	0.31 (0.02)	0.78 (0.04)

## Application of allometric methods to between mixed and coniferous forests

### Analyses

To test whether the different allometric methods were able to discriminate between the different forest types we used linear models with the aboveground dry biomass as the response variable and the allometric method and the forest type as explanatory variables.

### Results

The linear model showed that the allometric methods were able to discriminate between the different forest types, with the variable 'forest type' being marginally significant (Table H7). The mixed forests had generally 95 t/ha of biomass compared to the coniferous forests. The different allometric methods had a significant impact on the biomass estimation. More particularly, both the



Jenkins and the Zianis methods were not different from the species-specific method ( $p > 0.05$ ) while the West method was significantly different.

**Table H7:** Results of the linear model with the aboveground dry biomass as response variable and the allometric method and the habitat type as explanatory variables. The different categories of each variable are compared to the first level of the variable. Here “Coniferous” for the forest type and ‘Specific’ for the allometric method variable.  $F_{4, 87} = 16.42$ ,  $p < 0.001$ ,  $R^2_{adj} = 0.40$ . The anova of the model sorted both variables as (marginally) significant: forest type  $F = 0.08$ ,  $p < 0.001$ ; allometric method:  $F = 20.43$ ,  $p < 0.001$ .

	Estimate ( $\pm$ SE)	t-value	P-value
<b>(Intercept)</b>	300.38 ( $\pm$ 56.31)	5.33	<0.001
<b>Forest type</b>			
Mixed	-94.84 ( $\pm$ 26.29)	-1.77	0.08
<b>Method</b>			
<b>Jenkins</b>	6.51 ( $\pm$ 73.90)	0.09	0.93
<b>Zianis</b>	70.13 ( $\pm$ 73.90)	-0.95	0.35
<b>West</b>	498.97 ( $\pm$ 73.90)	6.75	<0.001

The different methods did not behave exactly the same way between the mixed and coniferous forests (Table H8). The mean error was higher for the coniferous forest for the three alternative methods as compared to the reference method. In the case of the comparison of Zianis to Jenkins, the tendency was the opposite, with the Zianis approach being less variable for the coniferous forest than for the mixed forests

Otherwise the method with estimates closest to the species-specific method was the Jenkins, with the lowest mean errors for both forest types.

**Table H8:** Mean relative error for the different forest types for the « alternative » allometric methods (Jenkins, Zianis and West) compared to the reference method (the species specific method). The last column is the comparison of the Zianis method compared to the Jenkins method, here considered as the reference method.

Management type	Specific vs. Jenkins	Specific vs. Zianis	Specific vs. West	Jenkins vs. Zianis
<b>Mixed</b>	9.47	27.39	183.02	29.21
<b>Coniferous</b>	19.57	33.21	195.30	15.37

## Comparison to reference values

### Analyses

The chosen reference values were the aboveground dry biomass for temperate mountain forests (IPCC, 2006) with an average of 130 t/ha, a low interval value of 20 t/ha and a high interval value of 600 t/ha. Comparisons were carried out separately for the 4 allometric methods with t-tests: a two-sided test to compare to the average value and one-sided tests to determine whether the biomass estimations were included between the two interval boundaries.

### Results

The biomass estimations from the species-specific, the Jenkins and the Zianis methods were all included between the high and low values from the IPCC ( $P < 0.001$  for the 6 tests), however were different from the average values of the IPCC ( $P < 0.001$  for the 6 tests). The dry biomass values for only the West method were above the high interval boundary ( $P = 0.96$ ), while the values of the other methods laid within the interval boundaries.

## Discussion

Three of the allometric methods – the species-specific, the Jenkins and the Zianis methods gave biomass estimations included between the boundaries of the IPCC intervals for temperate mountain forests, which was not the case for the West method which thus may be considered as not sufficiently accurate. The different methods were able to discriminate between the two forest types –*i.e.* forest dominated by both hardwood and softwood trees and dominated only by coniferous trees. The Jenkins method had smaller biomass estimation variations compared to the reference method.

The range of variation for coniferous plots is narrower than the variation range for mixed forests, which may be due to a smaller number of allometric equations – due to lower species richness – of the coniferous plots. This reduced number of species-specific allometric equations compared to the reference equation may reduce the source of variation in biomass comparisons.

The most appropriate allometric method appears to be the Jenkins method as it was the only method with an acceptable level of estimation variation compared to the reference method.

## General Discussion

The comparisons of alternative allometric methods with the species-specific method using two data sets revealed the unsuitability of the West method which overestimated biomass up to three-fold in some Alps plots and had a high degree of data variation –. These biomass estimations were higher than the upper value interval of the IPCC (IPCC, 2006)). Other results had also shown that the West model estimations were far from real measures (Zianis and Mencuccini, 2004).

The two other alternative methods –the multi-species models of (Jenkins et al., 2003) and the universal model of (Zianis, 2008), produced biomass estimations similar to bibliographic values. Both methods were able to discriminate between different habitat or management types and were not significantly different from the species-specific method, indicating a possible wide application of both approaches.

The small differences in the results of the methods between the two data sets can be explained by the fact that most of the Grand Lemps trees are chestnut trees with a diameter inferior to 25 cm (73% of trees are chestnuts, of which 88% have a dbh < 25 cm). For the dbh range studied (between 15 and 25 cm), the allometric curve of *Lithocarpus glaber* – the species used to estimate biomass for *Cataneus sativa* – is higher than the Zianis and the Jenkins group equations. However, for higher dbh, the species group equation is superior to the one of Zianis which is much higher than the species equation. These relationships can explain not only why species-specific estimations are higher than both Jenkins and Zianis, but also the difference between both methods.

Among the different wood types, the alluvial woods have a higher mean error, which could be due to the presence of ashes of high dbh, for which the species equation is much higher than its Jenkins group equation and the general Zianis equation. However this is partly counterbalanced by the presence of aspens and willows with smaller diameters and for which equations are inferior to the multi-species equations.

The diameter distribution is quite similar between the different habitat types, except for the “Ash-oak grove”, which may be due to older trees, or trees of larger final size (oaks, ashes).

For the Alps data, the difference between coniferous and mixed forests was a higher estimation with the specific methods compared with the Jenkins estimation. This may be a result of spruce being the

most abundant species (73% of the trees), for which the Zianis equation is higher than the species equation, which in turn is higher than the corresponding Jenkins group equation.

The variation in the Zianis approach which underestimates biomass for the Grand Lemps data set but does not differ for the Alps data makes it difficult to develop a correction factor to become closer from the value estimated with the reference method. Moreover it highlights the sensitivity of the different methods to trees with different diameters. For example, the equation of *Lithocarpus glaber* is superior to both multi-species methods for diameters smaller than 25 cm, but the relationship direction changes for larger diameters. Also, by comparing different allometric curves, we realize that in one multi-species group as defined by Jenkins, the species-specific equations will be more or less close to the group curve. Similarly, the different Jenkins groups are more or less close to the Zianis equation

If we consider only the performance of the Jenkins and the Zianis methods, both data set analyses indicate that the best method would be the Jenkins method which has a lower relative error than the Zianis method in both cases. Its accuracy was good with a relative error of 16 and 13 % for the Grand Lemps and Alps data sets respectively. The Zianis method had an acceptable level of accuracy – *i.e.* inferior to 25 % - for the Grand Lemps data, while its accuracy was insufficient for the Alps data – with a relative error of 30%-. This difference for the Zianis method could be due to the fact that the Zianis method might be less relevant for mountain forests. Zianis and Mencuccini (2004) did not explicitly compile allometric models from mountainous areas and the mountain forests seem to be different from low altitude forests with higher biomass values in temperate climate (IPCC, 2006). Also, in tropical montane rain forest, wood specific density had been observed to increase with altitude (Culmsee Heike et al., 2010; Girardin et al., 2014), what could cause the irrelevance of the Zianis method for mountain forests.

However, the statistical performance of these two alternative methods is not the only criteria of choice, it is also necessary to take into account field constraints implied by both. If the Jenkins method allows for estimations closer to the reference estimation, it requires the identification of some tree species in order to apply the most appropriate equations to each tree. This element can be a constraint for a non-naturalist observer or if the estimation is done in winter, *i.e.* when the deciduous trees do not have any leaves, and so will be more difficult to identify. One of the objectives of a simple method is to go beyond meteorological conditions or seasonal changes, in order to be applied at any moment of the year. In regards to this objective, the Zianis approach which applies a unique equation to all trees allows for an application by anybody at any season.

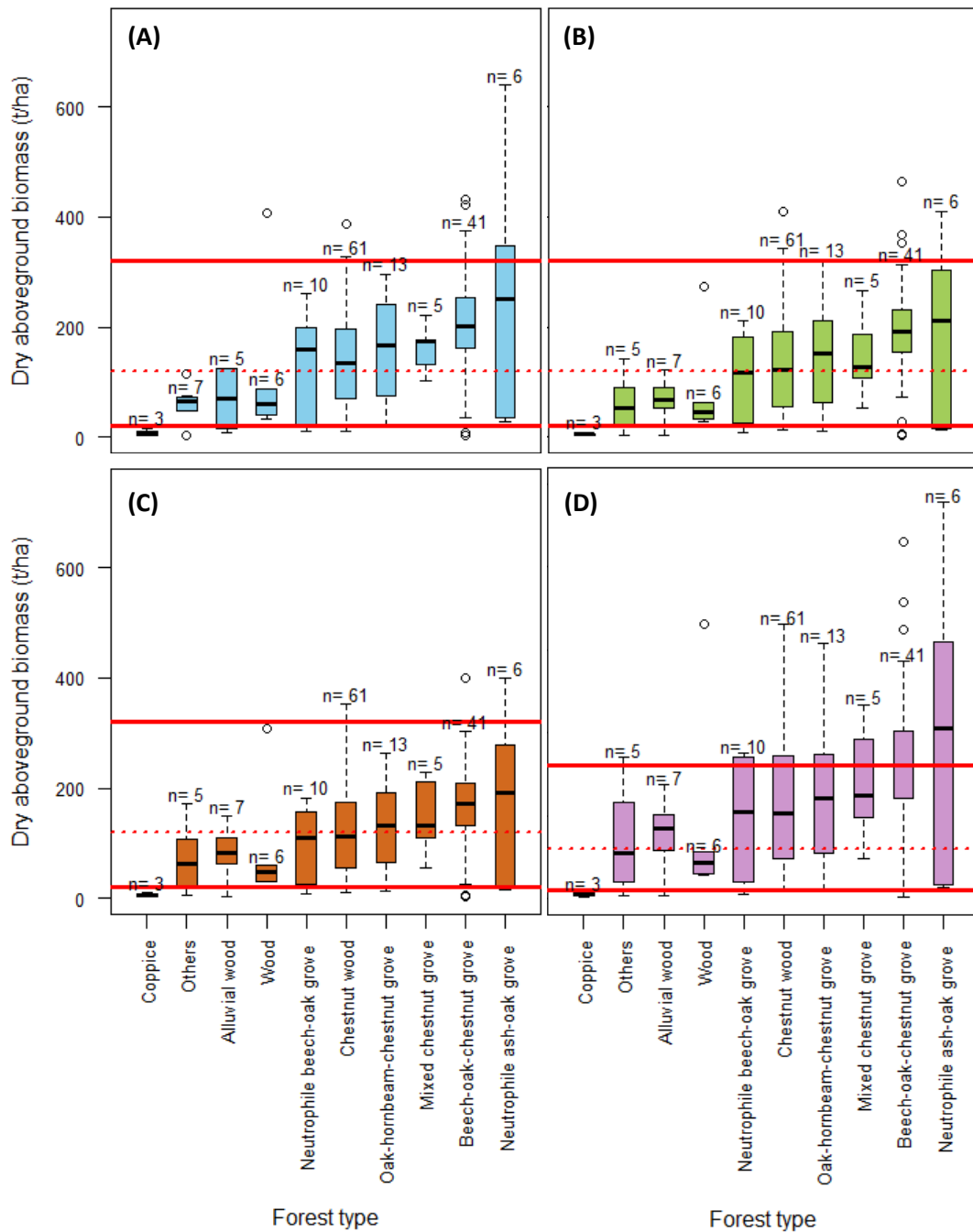
It is useful to consider two scenarios:

- In a case where trees have their leaves and that the person applying the method is able to ascribe each individual to its species group as defined in Jenkins et al. (2003), then the Jenkins method should be applied. It is also recommended that the Jenkins method be always preferred in the case of mountain forests.
- In the case where the person applying the is not able to identify trees to species or genus and/or the leaves have fallen/are non-visible, then the Zianis method should be applied, while accepting that the accuracy is lower than for the Jenkins method and that it tends to underestimate biomass.

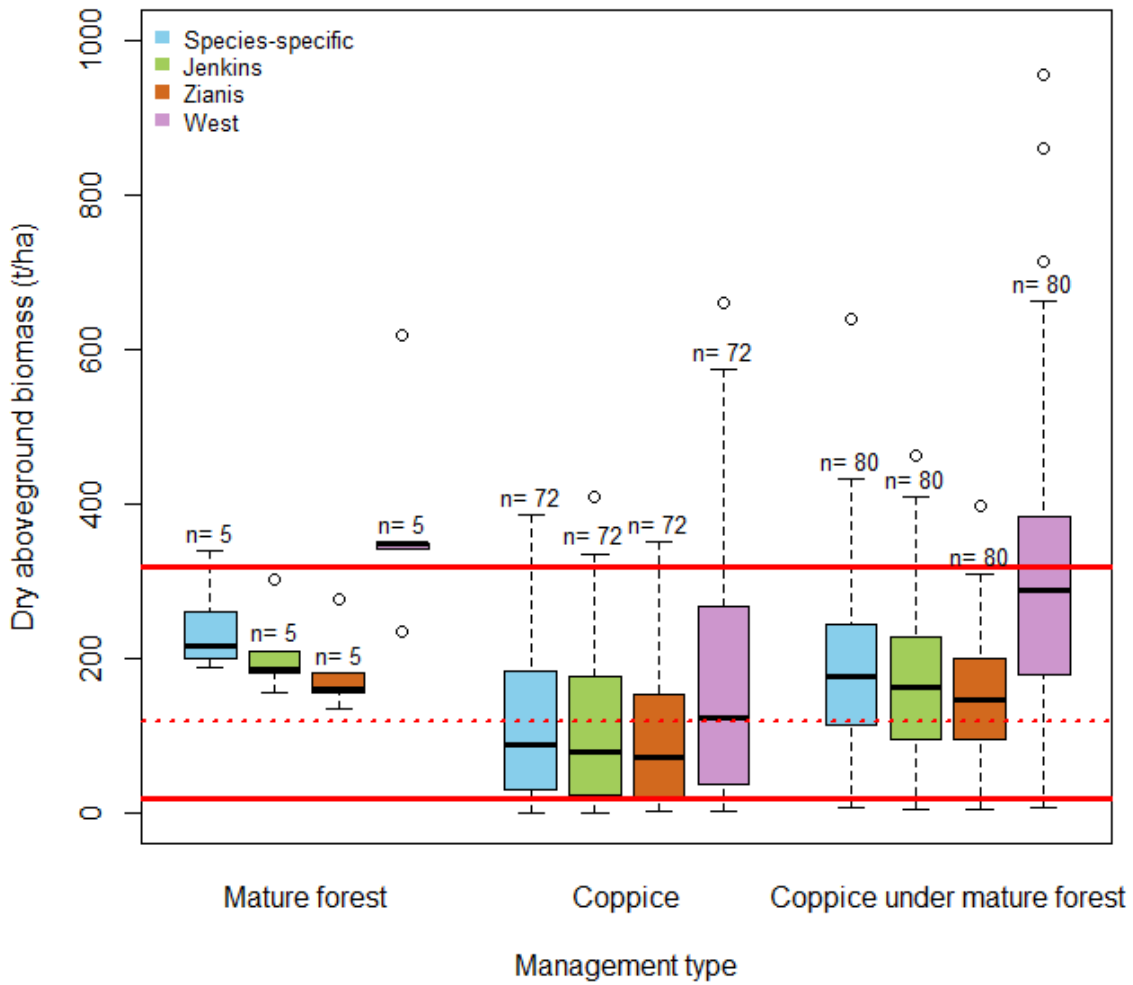
## References

- Culmsee Heike, Leuschner Christoph, Moser Gerald, Pitopang Ramadhanil, 2010. Forest aboveground biomass along an elevational transect in Sulawesi, Indonesia, and the role of Fagaceae in tropical montane rain forests. *J. Biogeogr.* 37, 960–974. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2699.2009.02269.x>
- Duconte, L., Maillet, G., 2012. Habitats naturels et protection juridique des boisements du bassin versant de la Tourbière du Grand Lemps. AVENIR.
- Fuhr, M., Cordonnier, T., Courbaud, B., Kunstler, G., Mermin, E., Riond, C., Tardif, P., 2017. Long-term tree inventory data from mountain forest plots in France. *Ecology* 98, 1180–1180. <https://doi.org/10.1002/ecy.1759>
- Girardin, C.A.J., Farfan-Rios, W., Garcia, K., Feeley, K.J., Jørgensen, P.M., Murakami, A.A., Pérez, L.C., Seidel, R., Paniagua, N., Claros, A.F.F., Maldonado, C., Silman, M., Salinas, N., Reynel, C., Neill, D.A., Serrano, M., Caballero, C.J., Cuadros, M. de los A.L.T., Macía, M.J., Killeen, T.J., Malhi, Y., 2014. Spatial patterns of above-ground structure, biomass and composition in a network of six Andean elevation transects. *Plant Ecol. Divers.* 7, 161–171. <https://doi.org/10.1080/17550874.2013.820806>
- IPCC, (Intergovernmental Panel on Climate Change), 2006. , in: IPCC Guidelines for National Greenhouse Inventories. Eggleston, S., Beundia, L., Miaw, K., Ngara, T., Tanabe, K., editors, Hayama, Japan.
- Jenkins, J.C., Chojnacky, D.C., Heath, L.S., Birdsey, R.A.,, 2003. National scale biomass estimators for United States tree species. *For. Sci.* 49, 12–35.
- West, G.B., Brown, J.H., Enquist, B.J., 1999. A general model for the structure and allometry of plant vascular systems. *Nature* 400, 664–667. <https://doi.org/10.1038/23251>
- Zianis, D., 2008. Predicting mean aboveground forest biomass and its associated variance. *For. Ecol. Manag.* 256, 1400–1407. <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2008.07.002>
- Zianis, D., Mencuccini, M., 2004. On simplifying allometric analyses of forest biomass. *For. Ecol. Manag.* 187, 311–332. <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2003.07.007>

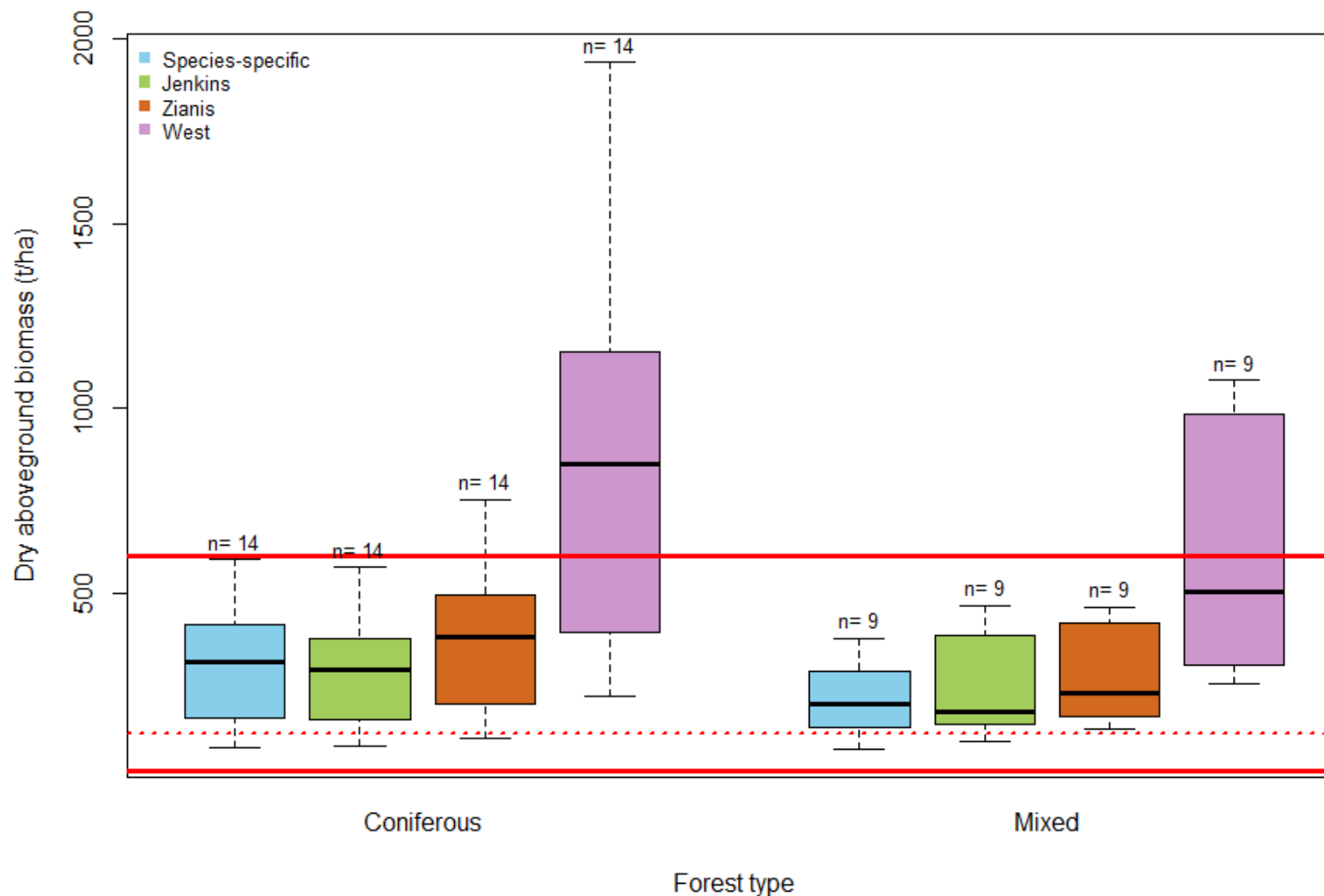
Supplement 1 – Graphs



**Figure H1:** Tree dry aboveground biomass (in tons/hectare) of the different forest types of the Grand Lemps watershed. (A) Species-specific allometric method. (B) Jenkins allometric method. (C) Zianis allometric approach. (D) West allometric method. The continuous red lines are the low and high values from the IPCC interval for the dry aboveground biomass of continental temperate forests (IPCC, 2006). The dashed red line is the IPCC average value of the IPCC for continental temperate forests. *n* is the number of plots of each forest types.



**Figure H2:** Tree dry aboveground biomass (in tons/hectare) of the different forest management types of the Grand Lemps watershed. (A) Species-specific allometric method. (B) Jenkins allometric method. (C) Zianis allometric approach. (D) West allometric method. The continuous red lines are the low and high values from the IPCC interval for the dry aboveground biomass of continental temperate forests (IPCC, 2006). The dashed red line is the IPCC average value of the IPCC for continental temperate forests. *n* is the number of plots of each forest types.



**Figure H3:** Tree dry aboveground biomass (in tons/hectare) of the two forest types of the French Alps data set according to the four allometric methods: species-specific (in light blue), Jenkins (in light green), Zianis (in orange) and West (in mallow). The continuous red lines are the low and high values from the IPCC interval for the dry aboveground biomass of temperate mountain forests (IPCC, 2006). The dashed red line is the IPCC average value of the IPCC for temperate mountain forests. *n* is the number of plots of each forest types

## Supplement 2 – Habitat type grouping of the Grand Lemps plots

**Table H9:** Habitat type grouping from the Corine Land Cover classification of the Grand Lemps plots.

<b>Grouped habitats (sample size in the analyses)</b>	<b>Habitats (total sample size)</b>
<i>Coppice (0)</i>	Medio-european thickets on fertile soil sur sol fertile, pioneer wood (1) Deciduous forest growing back (2) Coppice of ash and chestnut trees (1) Coppice of ash (2) Post-cultural coppice of ash and black locust (3) Coppice of chestnut tree (22) Coppice of chestnut tree and aspen (2)
<i>Pioneer wood (0)</i>	Pioneer wood with ash and aspen (6)
<i>Beech-oak-chest-nut tree grove (41)</i>	Beech-oak-chest-nut tree grove (42)
<i>Neutrophile ash-oak grove (6)</i>	Neutrophile ash-oak grove (6)
<i>Neutrophile beech-oak grove (10)</i>	Neutrophile beech-oak grove (9) Acidiphile beech-oak grove (1)
<i>Oak-hornbeam-chestnut grove (13)</i>	Ash-oak-chestnut grove (3) Oak-hornbeam-chestnut grove (11)
<i>Chestnut wood (61)</i>	Chestnut tree wood (69)
<i>Mixed chestnut grove (5)</i>	Chestnut-hornbeam grove (3) Chestnut and aspen woods (2)
<i>Alluvial wood (7)</i>	Forest of ash and alder from brooks and sources (3) Marshy alder wood (3) Marshy willow grove (1)
<i>Woods(6)</i>	Black locust wood (1) Pioneer black locust wood (4) Ash-oak selected or planted (1) Thicket of chestnut trees in coppice (1) Small wood of oak and ash (1)
<i>Others (5)</i>	Subatlantic ash grove (1) Lime wood (1) Pioneer wood with hornbeam, hazel tree and wild cherry (1) Mixed forest (2)

**Table H10:** The species-specific allometric equations were transformed to have the power form  $AGB = a \cdot DBH^b$  and adapted to have as units centimeters for the diameter at breast height (DBH) and kilograms for the dry biomass (AGB) in order to facilitate equation comparisons



Chapitre 2 – Article 3 – Annexes

Measured species	Species from the allometric equation	Parameters (AGB = a.DBH <sup>b</sup> )		Corresponding Jenkins groups	Parameters (AGB = a.DBH <sup>b</sup> )	
		a	b		a	b
<i>Larix decidua</i>	<i>Larix laricina</i>	0,095526683	2,3572	Cedar/Larch	0,13086356	2,2592
<i>Picea abies</i>	<i>Picea abies</i>	0,255	2,174	Spruce	0,12526798	2,3323
<i>Fagus sylvatica</i>	<i>Fagus sylvatica</i>	0,453	2,139	Sugar maple/oak/hickory/beechn	0,13362739	2,4342
<i>Castaneus sativa</i>	<i>Lithocarpus glaber</i>	0,753435053	1,8805	Sugar maple/oak/hickory/beechn	0,13362739	2,4342
<i>Quercus robur</i>	<i>Quercus spp.</i>	0,413540428	2,14	Sugar maple/oak/hickory/beechn	0,13362739	2,4342
<i>Acer campestris</i>	<i>Acer pensylvanicum</i>	0,29618401	1,6478	Red maple/birch	0,14774019	2,3651
<i>Acer pseudo-platanus</i>	<i>Acer rubrum</i>	0,180139381	2,334	Red maple/birch	0,14774019	2,3651
<i>Betula pendula</i>	<i>Betula papyrifera</i>	0,107442442	2,4313	Red maple/birch	0,14774019	2,3651
<i>Cornus sanguinea</i>	<i>Cornus florida</i>	0,164167653	2,2983	Mixed hardwood	0,08374323	2,4835
<i>Hedera helix</i>	<i>Dendropanax arboreus</i>	0,037241	2,99585	Mixed hardwood	0,08374323	2,4835
<i>Fraxinus excelsior</i>	<i>Fraxinus excelsior</i>	0,17	2,46	Mixed hardwood	0,08374323	2,4835
<i>Robinia pseudacacia</i>	<i>Olneya tesota</i>	0,293112914	2,663	Mixed hardwood	0,08374323	2,4835
<i>Prunus avium</i>	<i>Prunus pensylvanica</i>	0,155568411	2,1948	Mixed hardwood	0,08374323	2,4835
<i>Tilia cordata</i>	<i>Tilia Amurensis Rupr.</i>	0,041454382	2,668	Mixed hardwood	0,08374323	2,4835
<i>Ulmus glabra</i>	<i>Ulmus americana</i>	0,08248	2,468	Mixed hardwood	0,08374323	2,4835
<i>Euonymus europaeus</i>	<i>Wimmeria concolor</i>	0,346847	1,99059	Mixed hardwood	0,08374323	2,4835
<i>Pinus cembra</i>	<i>Pinus Koraiensis Sieb.</i>	0,172186857	2,144	Pine	0,07921418	2,4349
<i>Abies alba</i>	<i>Abies balsamea</i>	0,164615768	2,1283	True fir/hemlock	0,07899269	2,4814
<i>Alnus incana</i>	<i>Alnus incana</i>	0,108565677	2,337592	Aspen/alder/cotoonwood/willow	0,10976649	2,3867
<i>Corylus avellana</i>	<i>Carpinus betulus</i>	4,046	1,599	Aspen/alder/cotoonwood/willow	0,10976649	2,3867
<i>Populus ?</i>	<i>Populus tremuloides</i>	0,073354629	2,4827	Aspen/alder/cotoonwood/willow	0,10976649	2,3867
<i>Salix alba</i>	<i>Salix spp.</i>	0,161905949	2,0552	Aspen/alder/cotoonwood/willow	0,10976649	2,3867
<i>Sorbus aria</i>	<i>Sorbus aucuparia</i>	0,043184362	2,373	Aspen/alder/cotoonwood/willow	0,10976649	2,3867
<i>Laburnum anagyroides</i>	Zianis 2008	0,1424	2,3679	Mixed hardwood	0,08374323	2,4835
<i>indetermined species</i>	Zianis 2008	0,1424	2,3679	Juniper/oak/mesquite	0,48909428	1,7029
<i>Taxus baccata</i>	Zianis 2008	0,1424	2,3679			
<i>Crataegus</i>	Zianis 2008	0,1424	2,3679	Mixed hardwood	0,08374323	2,4835

## References

- Alberti, G., Candido, P., Peressotti, A., Turco, S., Piussi, P., Zerbi, G., 2005. Aboveground biomass relationships for mixed ash (*Fraxinus excelsior* L. and *Ulmus glabra* Hudson) stands in Eastern Prealps of Friuli Venezia Giulia (Italy). *Ann. For. Sci.* 62, 831–836. <https://doi.org/10.1051/forest:2005089>
- Chin, S.-W., Shaw, J., Haberle, R., Wen, J., Potter, D., 2014. Diversification of almonds, peaches, plums and cherries – Molecular systematics and biogeographic history of *Prunus* (Rosaceae). *Mol. Phylogenet. Evol.* 76, 34–48. <https://doi.org/10.1016/j.ympev.2014.02.024>
- Cienciala, E. (Ustav pro V.L.E., Cerny, M., Apltaufer, J., Exnerova, Z., n.d. Biomass functions applicable to European beech. *J. For. Sci. - UZPI Czech Repub.*
- Crow, T.R., 1983. Comparing biomass regressions by site and stand age for red maple. *Can. J. For. Res.* 13, 283–288. <https://doi.org/10.1139/x83-040>
- Fuhr, M., Cordonnier, T., Courbaud, B., Kunstler, G., Mermin, E., Rioud, C., Tardif, P., 2017. Long-term tree inventory data from mountain forest plots in France. *Ecology* 98, 1180–1180. <https://doi.org/10.1002/ecy.1759>
- Hamzeh, M., Dayanandan, S., 2004. Phylogeny of *Populus* (Salicaceae) based on nucleotide sequences of chloroplast TRNT-TRNF region and nuclear rDNA. *Am. J. Bot.* 91, 1398–1408. <https://doi.org/10.3732/ajb.91.9.1398>
- Hochbichler, E., 2002. Vorläufige Ergebnisse von Biomasse Inventuren in Buchen- und Mittelwald Beständen, in: *Inventur von Biomasse- Und Nährstoffvorräten in Waldbeständen*. Dietrich, H.-P., Raspe, S. and Preuhsler, T., Forstliche Forschungsberichte, Munchen, pp. 37–46.
- IPCC, (Intergovernmental Panel on Climate Change), 2006. , in: *IPCC Guidelines for National Greenhouse Inventories*. Eggleston, S., Beundia, L., Miaw, K., Ngara, T., Tanabe, K., editors, Hayama, Japan.
- Järvinen, P., Palmé, A., Morales, L.O., Lännenpää, M., Keinänen, M., Sopanen, T., Lascoux, M., 2004. Phylogenetic relationships of *Betula* species (Betulaceae) based on nuclear ADH and chloroplast matK sequences. *Am. J. Bot.* 91, 1834–1845. <https://doi.org/10.3732/ajb.91.11.1834>
- Jenkins, J.C., Chojnacky, D.C., Heath, L.S., Birdsey, R.A., 2003. National scale biomass estimators for United States tree species. *For. Sci.* 49, 12–35.
- Johansson, T., 1999. Dry matter amounts and increment in 21- to 91-year-old common alder and grey alder and some practical implications. *Can. J. For. Res.* 29, 1679–1690. <https://doi.org/10.1139/x99-126>
- Ker, M.F., 1980. Tree biomass equations for seven species in southwestern New Brunswick. *Tree Biomass Equ. Seven Species Southwest*. N. B.
- Li, J., Shoup, S., Chen, Z., 2005. Phylogenetics of *Betula* (Betulaceae) inferred from sequences of nuclear ribosomal DNA. *Rhodora* 107, 69–86. <https://doi.org/10.3119/04-14.1>
- Li, J., Yue, J., Shoup, S., 2006. PHYLOGENETICS OF ACER (ACEROIDEAE, SAPINDACEAE) BASED ON NUCLEOTIDE SEQUENCES OF TWO CHLOROPLAST NON-CODING REGIONS. *Harv. Pap. Bot.* 11, 101–115.
- Manos, P.S., Zhou, Z., Cannon, C.H., 2001. Systematics of Fagaceae: Phylogenetic Tests of Reproductive Trait Evolution. *Int. J. Plant Sci.* 162, 1361–1379. <https://doi.org/10.1086/322949>
- Muukkonen, P., 2007. Generalized allometric volume and biomass equations for some tree species in Europe. *Eur. J. For. Res.* 126, 157–166. <https://doi.org/10.1007/s10342-007-0168-4>
- Peh, K.S.-H., Balmford, A., Bradbury, R.B., Brown, C., Butchart, S.H.M., Hughes, F.M.R., MacDonald, M.A., Stattersfield, A., Thomas, D.H.L., Trevelyan, R.J., Walpole, M., Merriman, J.C., 2017. Toolkit for Ecosystem Service Site-based Assessment (TESSA). Version 2.0. Cambridge, UK.
- Phillips, D.R., 1981. Predicted total-tree biomass of understory hardwoods., Research paper SE;223. U.S. Dept. of Agriculture, Forest Service, Southeastern Forest Experiment Station, Asheville, N.C.

- Phuekvilai, P., 2014. Relicts, refugia and reticulation : a study of population history, hybrids and phylogeny in the long-lived flowering tree genus *Tilia* (Ph.D.). University of Newcastle Upon Tyne.
- Ranger, J., Nys, C., RANGER, D., 1981. Etude comparative de deux écosystèmes forestiers feuillus et résineux des Ardennes primaires françaises I. - Biomasse aérienne du taillis-sous-futaie. *Ann. Sci. For.* 38, 259–282.
- Rodríguez Laguna, R., 2008. Carbono contenido en un bosque tropical subcaducifolio en la reserva de la biosfera el cielo, Tamaulipas, México.
- Rodríguez-Laguna, R., Jiménez-Pérez, J., Aguirre-Calderón, Ó.A., Treviño-Garza, E.J., Razo-Zárate, R., 2010. Estimación de carbono almacenado en el bosque de pino-encino en la reserva de la biosfera el cielo, Tamaulipas, México. *Ra Ximhai* 5.
- Shahrokhzadeh, U., Sohrabi, H., Copenheaver, C.A., 2015. Aboveground biomass and leaf area equations for three common tree species of Hyrcanian temperate forests in northern Iran. *Botany* 93, 663–670. <https://doi.org/10.1139/cjb-2015-0078>
- Sileshi, G.W., 2014. A critical review of forest biomass estimation models, common mistakes and corrective measures. *For. Ecol. Manag.* 329, 237–254. <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2014.06.026>
- Simmons, M.P., Clevinger, C.C., Savolainen, V., Archer, R.H., Mathews, S., Doyle, J.J., 2001. Phylogeny of the Celastraceae inferred from phytochrome B gene sequence and morphology. *Am. J. Bot.* 88, 313–325.
- van Breugel, M., Ransijn, J., Craven, D., Bongers, F., Hall, J.S., 2011. Estimating carbon stock in secondary forests: Decisions and uncertainties associated with allometric biomass models. *For. Ecol. Manag.* 262, 1648–1657. <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2011.07.018>
- Wang, C., 2006. Biomass allometric equations for 10 co-occurring tree species in Chinese temperate forests. *For. Ecol. Manag.* 222, 9–16. <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2005.10.074>
- Wen, J., Plunkett, G.M., Mitchell, A.D., Wagstaff, S.J., 2001. The evolution of Araliaceae : a phylogenetic analysis based on ITS sequences of nuclear ribosomal DNA.
- West, G.B., Brown, J.H., Enquist, B.J., 1999. A general model for the structure and allometry of plant vascular systems. *Nature* 400, 664–667. <https://doi.org/10.1038/23251>
- Xiang, Q.-P., Wei, R., Shao, Y.-Z., Yang, Z.-Y., Wang, X.-Q., Zhang, X.-C., 2015. Phylogenetic relationships, possible ancient hybridization, and biogeographic history of *Abies* (Pinaceae) based on data from nuclear, plastid, and mitochondrial genomes. *Mol. Phylogenet. Evol.* 82 Pt A, 1–14. <https://doi.org/10.1016/j.ympev.2014.10.008>
- Xiang, Q.-Y. (Jenny), Thomas, D.T., Zhang, W., Manchester, S.R., Murrell, Z., 2006. Species Level Phylogeny of the Genus *Cornus* (Cornaceae) Based on Molecular and Morphological Evidence-Implications for Taxonomy and Tertiary Intercontinental Migration. *Taxon* 55, 9–30. <https://doi.org/10.2307/25065525>
- Young, H.E., Ribe, J.H., Wainwright, K., 1980. MR230: Weight Tables for Tree and Shrub Species in Maine 230.
- Zhang, K., Xu, X., Wang, Q., Liu, B., 2010. Biomass, and carbon and nitrogen pools in a subtropical evergreen broad-leaved forest in eastern China. *J. For. Res.* 15, 274–282. <https://doi.org/10.1007/s10310-009-0175-z>
- Zianis, D., 2008. Predicting mean aboveground forest biomass and its associated variance. *For. Ecol. Manag.* 256, 1400–1407. <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2008.07.002>
- Zianis, D., Mencuccini, M., 2004. On simplifying allometric analyses of forest biomass. *For. Ecol. Manag.* 187, 311–332. <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2003.07.007>

### 4.3. Discussion

#### 4.3.1. Résultats de la simplification des protocoles par compartiment de stockage

Les estimations de stock de carbone par compartiment étaient dans la plupart des cas comparables aux valeurs de référence présentées par les rapports de l'IPCC. La simplification des protocoles a permis de mettre en avant des méthodes simplifiées pour deux compartiments majeurs pour les stocks de carbone : la biomasse aérienne en forêt et le carbone organique du sol (**Tableau 4.2**). L'application d'une équation allométrique universelle aux diamètres à hauteur de poitrine mesurés en forêt permet une estimation assez juste de la biomasse aérienne en forêt par rapport à l'application d'équations spécifiques à chaque espèce d'arbre, avec une erreur relative de 17 %. L'estimation du stock de carbone organique du sol dans les 45 premiers cm du sol peut se baser sur l'estimation du stock dans les 30 premiers cm multiplié par 1,5 avec une erreur relative de 12 %. Pour l'estimation de la biomasse aérienne en prairie, l'équation générique (*i.e.* pour les deux types de prairies) pour la biomasse aérienne totale a été sélectionnée, permettant d'estimer une plus grande partie de la biomasse car prenant en compte la biomasse verte et la litière, et ayant une erreur relative plus basse (inférieure à 15 % contre des erreurs relatives supérieures à 20 % pour les équations liées à l'estimation de la biomasse verte seule). L'estimation du bois mort n'a pas été simplifiée au vu de la trop grande incertitude accompagnant l'augmentation de la valeur seuil de mesure des diamètres.

#### 4.3.2. Méthode préconisée pour chaque compartiment de stockage

A partir de ces analyses, il est possible de proposer un protocole de terrain simplifié afin d'estimer le stock de carbone d'une parcelle ainsi que présenté dans l'article 3 de cette thèse (section 4.2).

#### 4.3.4. Comparaison avec le protocole d'estimation de TESSA

Dans cette section, je propose une comparaison du protocole d'estimation du SE de régulation du climat global développé dans le cadre de cette thèse (protocole LECA-EGIS par la suite) avec le protocole proposé par la boîte à outils TESSA (protocole TESSA par la suite) (Peh et al., 2013, 2017). Cette boîte à outils vise également à développer des protocoles d'estimation rapides de SE.

##### 4.3.4.1. Présentation du protocole TESSA d'estimation du SE de régulation du climat global

Dans la boîte à outils TESSA, les objectifs la méthode d'estimation du SE de la régulation du climat global sont triples :

- l'estimation des stocks de carbone aériens et souterrains dans un écosystème,
- l'estimation de la séquestration de carbone par un écosystème,
- l'estimation des émissions de gaz à effet de serre (CO<sub>2</sub>, CH<sub>4</sub>, N<sub>2</sub>O) issues d'un écosystème.

Afin d'être cohérent avec le protocole LECA-EGIS d'estimation du SE de régulation du climat global, la comparaison a porté sur les protocoles liés à l'estimation des stocks de carbone. Ces protocoles ont deux niveaux de complexité. Le niveau le plus simple estime les stocks de carbone de la biomasse aérienne en se basant sur les valeurs de référence de l'IPCC (2006, 2014) et se base donc entièrement sur l'analyse du couvert/de l'utilisation des sols (*Méthode 2*). Ce protocole n'est pas inclus dans la comparaison. Le second niveau implique des mesures de terrain pour certains compartiments de stockage de carbone et est donc le niveau comparé au protocole LECA-EGIS.

## Chapitre 2

**Tableau 4.2 :** Présentation des différentes approches considérées pour chacun des compartiments de stockage de carbone pour les écosystèmes forestiers et prairiaux. La comparabilité et la cohérence d'une méthode alternative par rapport à la méthode « complète » de référence correspond au coefficient de détermination ajusté de la régression linéaire de l'une par rapport à l'autre. Pour les comparaisons de ratios pour les biomasses souterraines, la régression linéaire ne pouvant pas s'appliquer, il s'agit des résultats de tests de Student. L'erreur relative correspond à la mesure d'incertitude et est exprimée en pourcentage de variation moyen de l'estimation d'une méthode alternative par rapport à la méthode d'estimation « complète » de référence. Une valeur seuil de 20% correspond à une incertitude acceptable pouvant mener à une simplification de la méthode. **Equations allométriques spécifiques :** méthode « complète » de référence. **Equation allométrique « universelle » :** méthode préconisée pour un protocole simplifié. Toutes les régressions linéaires entre les méthodes simplifiées et la méthode « complète » avaient une  $p$ -valeur  $< 0,001$ .

Ecosystème	Compartiment	Méthodes alternative	Comparabilité Cohérence ( $R^2_{adj}$ )	Erreur relative (%)	
Forêt	Biomasse aérienne	<b>Equations allométriques spécifiques</b>			
		Equations allométriques par groupe d'espèces (Jenkins et al., 2003)	0,91	16	
		Equation allométrique « universelle » pour les espèces européenne (Zianis et al., 2005)	0,80	17	
			Equation allométrique « universelle » à partir d'un modèle théorique (West et al., 1999)	0,65	88
	Biomasse souterraine	<b>Ratio biomasse souterraine-sur-biomasse aérienne de (IPCC 2006)</b>			
		Ratio racine-sur-tige moyen de (Cairns et al., 1997)	$t = -0,33$ $p = 0,74$	8	
		Equation de la densité de racines à partir de la biomasse aérienne vivante (Cairns et al., 1997)	$t = -3,40$ $p < 0.01$	145	
Bois mort	<b>Diamètre seuil de mesure de 5 cm</b>				
	Diamètre seuil de mesure de 7,5 cm	1	31		
Prairie	Biomasse aérienne verte	<b>Pesée de la biomasse verte</b>			
		Régression entre hauteur végétative et productivité par type de prairie (prairie de montagne/humide)	0,64/0,65	20/20	
		Régression entre hauteur végétative et productivité générale	0,54	24	
	Biomasse aérienne totale	<b>Pesée de la biomasse totale</b>			
		Régression entre hauteur végétative et productivité par type de prairie (prairie de montagne/humide)	0,65/0,71	13/11	
		Régression entre hauteur végétative et productivité générale	0,73	13	
	Biomasse souterraine	<b>Ratio biomasse souterraine-sur-biomasse aérienne de l'IPCC</b>			
	Ratio biomasse souterraine-sur-biomasse aérienne de 1	$t = -6,27$ $p < 0.001$	70		
Sol	Carbone organique du sol	<b>45 cm de sol</b>			
		30 cm de sol x 1,5	0,95	12	
		15 cm de sol x 3	0,83	24	

TESSA se base sur une définition plus globale du SE de régulation du climat global. Elle prend en compte le fait que le changement climatique est causé en partie par un ensemble de gaz à effets de serre et que malgré l'emphase mise sur le dioxyde de carbone, la régulation du climat global passe par le contrôle d'autres gaz tels que le méthane et le monoxyde d'azote. Dans cette perspective, l'ensemble de protocoles proposé par TESSA estime le SE de régulation du climat global de manière plus complète que le protocole LECA-EGIS.

### *4.3.4.2. Comparaison des protocoles : convergences et divergences de protocoles d'estimation de SE*

Pour **la biomasse aérienne en forêt**, le protocole LECA-EGIS prévoit l'application d'une unique équation allométrique pour les arbres en forêt, ce qui permet une plus grande efficacité sur le terrain et dans le traitement de données. De plus, le diamètre seuil de mesure est plus petit que pour TESSA, ce qui permet la prise en compte d'un plus grand nombre d'arbres sur une même parcelle, et donc d'une plus grande part du stock de carbone. Cependant, TESSA propose un protocole spécifique pour les forêts très denses avec des tiges de faible diamètre. Pour **la biomasse aérienne en prairie**, TESSA est plus proche de la réalité avec des prélèvements systématiques de biomasse. Cependant, le protocole LECA-EGIS, qui utilise de relations de régression entre la hauteur végétative et la biomasse par unité de surface, permet une plus grande efficacité sur le terrain, et supprime les échantillons à rapporter en laboratoire, et ce pour une justesse acceptable (erreur relative < 20 %). Afin de compléter le protocole LECA-EGIS, il faudrait calibrer et tester des équations de régression pour davantage de types de prairie. Le protocole TESSA préconise des prélèvements de **biomasse souterraine** en milieu herbacé en cas de manque de données sur les ratios biomasse souterraine-sur-biomasse aérienne. Pour la biomasse souterraine en forêt, les approches sont les mêmes. Les valeurs de références conseillées pour la biomasse souterraine sont essentiellement les ratios de biomasse souterraine-sur-biomasse aérienne de l'IPCC (2006). Pour la **matière organique morte**, la litière et le bois mort, le protocole LECA-EGIS s'approche plus des conditions de chaque parcelle avec une estimation à partir de mesures sur le terrain et non pas uniquement l'utilisation de valeurs de référence de l'IPCC (2006) ou d'autres sources bibliographiques.

Pour le **carbone organique du sol**, les protocoles sont moins semblables. Alors que le protocole LECA-EGIS traite tous les sols de manière identique, TESSA prévoit deux protocoles pour les sols de type organique et de type minéral. La première étape du protocole TESSA est donc la détermination du type de sol à partir de mesure de la densité apparente et de la teneur en carbone organique du sol étudié. Pour la détermination du type de sol, la densité apparente n'est calculée que sur 3 échantillons alors qu'il est préconisé d'en considérer au moins 5 afin de pallier à l'hétérogénéité spatiale intrinsèque du sol (J.-C. Clément, communication personnelle).

Pour un sol minéral, le protocole LECA-EGIS est plus juste avec une mesure de la densité apparente en surface et de la teneur en carbone à deux profondeurs. En effet, le protocole TESSA considère seulement les valeurs de référence de l'IPCC, qui ne prend en compte que les 30 cm de sol en surface, alors que le protocole LECA-EGIS permet d'extrapoler sur 45 cm de profondeur. De plus, cette partie du protocole TESSA semble incohérente avec la première étape de détermination du type de sol (minéral ou organique) qui considère les 50 premiers centimètres de sol. Cependant en cas de sol organique, le protocole de TESSA est plus pertinent que le nôtre. En effet, il prend en compte l'épaisseur totale du sol organique, qui peut être supérieure à 1 m. Egalement, ce protocole

considère la densité apparente en profondeur : dans la partie supérieure, médiane et inférieure de la totalité de la couche organique alors que le protocole LECA-EGIS ne considère que celle des cinq premiers centimètres du sol. Pour les sols organiques, le protocole TESSA est donc plus coûteux avec davantage d'échantillons à traiter au niveau de la teneur en carbone organique et plus lourd à mettre en place avec la nécessité de prélever du sol plus en profondeur. Mais, en cas de sol organique, il est pertinent/nécessaire de considérer la totalité de l'épaisseur du sol, car il s'agit d'un compartiment majeur de stockage. Enfin, le protocole LECA-EGIS mesure la teneur en carbone total du sol, en estimant qu'en cas de sol non carbonaté la teneur en carbone organique et en carbone total sont identiques. Le protocole TESSA est plus exact en mesurant la teneur en matière organique qui est ensuite convertie en teneur de carbone organique.

#### 4.4. Conclusions

Ce chapitre a permis de mettre en avant qu'une fois un protocole de terrain développé, il peut être simplifié en vue d'une application plus rapide et moins coûteuse, facilitant une généralisation de son utilisation. Cette simplification a été possible notamment pour deux des compartiments de stockage de carbone principaux : la biomasse aérienne en forêt et le carbone organique du sol. Cependant cette simplification se fait à un coût au niveau de la justesse des estimations qu'il ne faut pas oublier de prendre en compte lors de la considération des résultats, notamment dans le cas de leur intégration dans une prise de décision ou de gestion environnementale. Cette intégration pourrait mettre du temps à se concrétiser, les difficultés associées à la mesure des incertitudes liées aux estimations de SE (Hamel and Bryant, 2017) se couplant à un manque de prise en compte des incertitudes dans la planification territoriale (Neuendorf et al., 2018).

La comparaison avec les protocoles développés par TESSA mettent en avant une possible complémentarité des protocoles issus des deux projets. En effet, les protocoles sont plus proches de la réalité pour des compartiments différents. Ainsi le protocole TESSA est plus proche de la réalité pour la biomasse aérienne et souterraine pour les écosystèmes herbacés ainsi que pour le stock de carbone organique des sols organiques. Le protocole LECA-EGIS est plus proche pour la biomasse aérienne, le bois mort et la litière en écosystème forestier et pour le stock de carbone organique des sols minéraux. Cette complémentarité met en avant l'intérêt d'un foisonnement de méthodes d'estimations afin de pouvoir les combiner en conservant les parties les plus pertinentes de chaque méthode.

Les protocoles ont été appliqués dans différents types de forêts et prairies sans rencontrer de problèmes majeurs si ce n'est quelques difficultés pour les prélèvements de sol pour les forêts de coteaux à cause de leur sol assez caillouteux. L'**adaptabilité** des protocoles a donc été testée et validée par la gamme d'écosystèmes échantillonnés. Cependant, la **sensibilité** des protocoles, *i.e.* leur capacité à discriminer entre différents écosystèmes, n'a pas été testée, le plan d'échantillonnage de ce chapitre visant à tester l'adaptabilité du protocole. La multiplication des types d'écosystèmes échantillonnés n'a pas permis d'atteindre un nombre de parcelles suffisant pour chaque type d'écosystème. Ces effectifs faibles ne permettent donc pas d'atteindre une puissance statistique suffisante pour être capable de comparer les estimations de stocks de carbone des différents écosystèmes. Tester la sensibilité des protocoles développés pourrait être fait par l'étude de types d'écosystèmes connus pour avoir des stocks de carbone différents afin de voir si les protocoles retrouveraient ces différences. Le plan d'échantillonnage pourrait alors prévoir un nombre suffisant de parcelles que pour permettre une comparaison avec une puissance statistique suffisante. Des protocoles sensibles seraient utiles pour la comparaison des stocks de carbone entre des écosystèmes différents, afin de tester si les différences entre les écosystèmes étudiés s'accompagnent de différences dans leurs stocks de carbone. Par exemple, les protocoles pourraient alors être appliqués dans le cadre d'un modèle d'états-et-transitions comparant des écosystèmes replacés le long de trajectoires de gestion afin de tester si les stocks de carbone de ces écosystèmes semblent affectés par les actions de gestion considérées. Le caractère rapide et facile à mettre en œuvre de ces protocoles pourrait permettre de mettre en place des mesures régulières des stocks de carbone, ce qui assurerait le suivi d'écosystèmes, par exemple après une intervention de gestion, et estimer si cette intervention est à l'origine de gains ou de pertes de stocks de carbone. De plus, ces



mesures régulières rendraient possibles une estimation de la séquestration de carbone par les écosystèmes étudiés, intégrant la dimension temporelle du service de régulation du climat global.

#### 4.5. Références

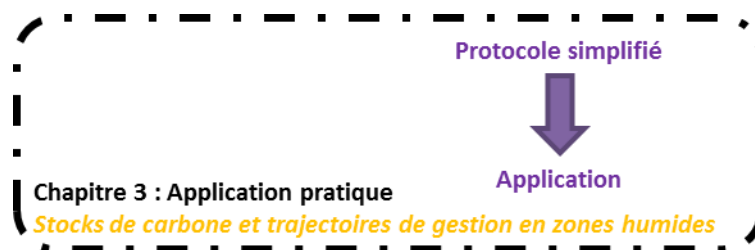
- Cairns, M.A., Brown, S., Helmer, E.H., Baumgardner, G.A., 1997. Root biomass allocation in the world's upland forests. *Oecologia* 111, 1–11. <https://doi.org/10.1007/s004420050201>
- Chojnacky, D., Amacher, M., Gavazzi, M., 2009. Separating duff and litter for improved mass and carbon estimates. *South. J. Appl. For.* 33, 29–34.
- de Vries, P.G., 1986. *Sampling Theory for Forest Inventory*. Springer Berlin Heidelberg, Berlin, Heidelberg. <https://doi.org/10.1007/978-3-642-71581-5>
- Hamel, P., Bryant, B.P., 2017. Uncertainty assessment in ecosystem services analyses: Seven challenges and practical responses. *Ecosyst. Serv.* 24, 1–15. <https://doi.org/10.1016/j.ecoser.2016.12.008>
- IPCC, 2006. *IPCC Guidelines for National Greenhouse Gas Inventories, Agriculture, forestry and other land use*. Chapter 4.
- Jenkins, J.C., Chojnacky, D.C., Heath, L.S., Birdsey, R.A., 2003. National scale biomass estimators for United States tree species. *For. Sci.* 49, 12–35.
- Jobbágy, E.G., Jackson, R.B., 2000. THE VERTICAL DISTRIBUTION OF SOIL ORGANIC CARBON AND ITS RELATION TO CLIMATE AND VEGETATION. *Ecol. Appl.* 10, 423–436. [https://doi.org/10.1890/1051-0761\(2000\)010\[0423:TVDOSO\]2.0.CO;2](https://doi.org/10.1890/1051-0761(2000)010[0423:TVDOSO]2.0.CO;2)
- Mokany, K., Raison, R.J., Prokushkin, A.S., 2006. Critical analysis of root : shoot ratios in terrestrial biomes. *Glob. Change Biol.* 12, 84–96. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2486.2005.001043.x>
- Nelson, D.W., Sommers, L.E., 1996. Total Carbon, Organic Carbon, and Organic Matter. *Methods Soil Anal. Part 3—Chemical Methods sssabookseries*, 961–1010. <https://doi.org/10.2136/sssabookser5.3.c34>
- Neuendorf, F., Haaren, C. von, Albert, C., 2018. Assessing and coping with uncertainties in landscape planning: an overview. *Landsc. Ecol.* 33, 861–878. <https://doi.org/10.1007/s10980-018-0643-y>
- Peh, K.S.-H., Balmford, A., Bradbury, R.B., Brown, C., Butchart, S.H.M., Hughes, F.M.R., Stattersfield, A., Thomas, D.H.L., Walpole, M., Bayliss, J., Gowing, D., Jones, J.P.G., Lewis, S.L., Mulligan, M., Pandeya, B., Stratford, C., Thompson, J.R., Turner, K., Vira, B., Willcock, S., Birch, J.C., 2013. TESSA: A toolkit for rapid assessment of ecosystem services at sites of biodiversity conservation importance. *Ecosyst. Serv.* 5, 51–57. <https://doi.org/10.1016/j.ecoser.2013.06.003>
- West, G.B., Brown, J.H., Enquist, B.J., 1999. A general model for the structure and allometry of plant vascular systems. *Nature* 400, 664–667. <https://doi.org/10.1038/23251>
- Zianis, D., Muukkonen, P., Mäkipää, R., Mencuccini, M., 2005. Biomass and stem volume equations for tree species in Europe. *Fl.*





# 5. Chapitre 3

---





## **5. Chapitre 3 : Cas d'application pratique d'une méthode de terrain rapide d'estimation du service écosystémique de régulation du climat global par l'estimation des stocks de carbone**

Dans ce chapitre, nous avons mis en œuvre le protocole résultant de la simplification du protocole « complet » présenté dans le chapitre précédent (Chapitre 2). L'application des protocoles préconisés a été faite sur des sites d'étude comptant plusieurs parcelles occupées par des écosystèmes forestiers et herbacés humides.

### **5.1. Introduction**

#### **5.1.1. Les modèles d'états-et-transitions**

En écologie, les analyses comparatives peuvent être diachroniques, consistant en une comparaison d'un même site à plusieurs dates, ou synchroniques, comparant plusieurs sites considérés à un instant  $t$  et variant selon un facteur environnemental connu (par exemple l'altitude), ou selon des trajectoires d'évolution. Cette seconde approche est la plus répandue car elle ne nécessite pas la mobilisation de données historiques ou la mise en place d'observations/d'expérimentations sur le long terme ou devant être répétées plusieurs fois. Les modèles d'états-et-transitions sont des outils conceptuels fréquents dans le cadre de ces analyses synchroniques.

Ce concept a été appliqué pour la première fois en 1989 sur des pâtures américaines. Westoby et al. (1989) l'ont introduit en solution alternative aux modèles « traditionnels » de succession utilisés pour décrire l'évolution des différents états de végétation des pâtures. Contrairement aux modèles de succession classiques, les modèles d'états-et-transitions ne sont pas linéaires. Ils permettent de prendre en compte des états alternatifs stables de la végétation dus à des facteurs de changement qui peuvent être des événements naturels (érosion, feu, événements climatiques, etc.) ou des actions de gestion (pâturage, fauche, etc.), rendant mieux compte des dynamiques végétales que les modèles de succession linéaires (Briske et al., 2005 ; Westoby et al., 1989). La délimitation des différents états étudiés doit être claire avant leur création (Bestelmeyer et al., 2003). Ces modèles peuvent inclure des transitions tant réversibles qu'irréversibles, dans les situations où un seuil écologique est dépassé et que le retour à l'état précédent n'est plus possible. Ces seuils écologiques sont difficiles à définir et à quantifier (Briske et al., 2005), dépendant de la résistance et de la résilience des communautés végétales (Stringham et al., 2003). Un guide pratique pour le développement de modèles d'états-et-transitions met en avant les étapes d'identification des états, de leurs définitions et de l'élaboration des transitions les reliant ainsi que les difficultés fréquemment rencontrées (Bestelmeyer et al., 2010). Par exemple, les modèles d'états-et-transitions ont servi pour décrire l'impact de différentes utilisations des sols sur la végétation herbacée et ses propriétés fonctionnelles par la quantification conjointe des paramètres des sols et des traits fonctionnels des plantes (McIntyre and Lavorel, 2007). Ils ont ensuite été appliqués pour décrire les bouquets de SE associés à chacun des états selon leur gestion (Lavorel et al. 2015).

**Définition (EFESE, 2017):**

« Un **modèle d'états-et-transitions** offre une représentation conceptuelle et opérationnelle des changements d'état des écosystèmes. Il décrit :

- Les **différents états** d'un écosystème (par ex. états de conservation ou états le long de trajectoires de restauration).
- Les **processus ou actions**, et éventuellement leurs pas de temps, permettant soit de rester dans un état donné, soit de passer à un état alternatif.
- Les **transitions** qui peuvent être réversibles ou non soit par dynamique naturelle, soit selon une intervention de gestion.

Les modèles d'états-et-transitions peuvent être utilisés pour caractériser la dynamique des écosystèmes et des services écosystémiques, ainsi que leur état. Ils sont particulièrement adaptés pour qualifier le degré de réversibilité des évolutions de l'état des écosystèmes et identifier les points d'interventions possibles. »

Cependant, un suivi à court terme de la végétation est insuffisant pour prévoir les conséquences à long terme d'actions de restauration. Il est pertinent de coupler les suivis de végétation avec des indicateurs de processus écologiques permettant d'estimer le succès de la restauration ou autres actions de gestion (Herrick et al., 2006). Il peut s'agir de caractéristiques du sol telles que sa teneur en carbone si le but de la restauration est d'améliorer le stock de carbone des écosystèmes. Des modèles d'états-et-transitions ont déjà porté sur les conditions biophysiques du sol en surface et leurs changements liés à différentes utilisations du sol. Les différents états correspondaient à différents états dégradés selon des changements de la charge en nutriments. L'étude incluait des mesures de la teneur en carbone, de l'infiltration, et des activités microbiennes (Prober et al., 2014).

Les modèles d'états-et-transitions peuvent aussi avoir vocation à étudier la variation de fourniture de services écosystémiques d'un état à l'autre. Des changements de végétation dans des prairies semi-arides associés à des changements d'états biophysiques pourraient servir à comparer des niveaux de fourniture de SE entre ces états. En effet, les indicateurs des données biophysiques utilisés pour la construction du modèle d'états-et-transitions permettraient d'estimer de potentielles synergies et compromis entre les services écosystémiques (SE) pour lesquels ils servent d'indicateurs (Miller et al., 2011).

Les modèles d'états-et-transitions ont aussi servi d'outil d'aide à la décision. Aux Galápagos, ils ont aidé à identifier les options de restauration de forêts tropicales humides et à soutenir les décisions permettant d'atteindre des objectifs de restauration à long terme (Wilkinson et al., 2005). Les gestionnaires les emploient afin d'estimer les efforts nécessaires à la restauration en milieu forestier (Yates and Hobbs, 1997). Ils sont également utilisés pour effectuer des choix de gestion. Dans le cadre de la restauration de sites forestiers anciennement exploités pour l'extraction de la bauxite, ils ont aidé à effectuer les choix de gestion visant à rétablir les sites forestiers dont la restauration n'avait pas évolué comme souhaité (Grant, 2006). Les modèles d'états-et-transitions servent également d'outil de justification d'actions de gestion avec l'inclusion de données spatiales (Bestelmeyer et al., 2011) et d'aide à la décision pour la restauration écologique avec une modélisation estimant la probabilité d'atteinte de l'état désiré selon différentes actions de gestion (Rumpff et al., 2011).

### 5.1.2. Les modèles d'états-et-transitions en zones humides

Les modèles d'états-et-transitions ont été appliqués en zones humides (ZH). Ils ont servi d'aide à la décision pour leur conservation en se basant sur des relevés de végétation et leurs changements potentiels sous différents régimes hydriques (Bino et al., 2015). Ils servent aussi d'aide pour déterminer les meilleures décisions de gestion permettant d'assurer la fourniture future de SE malgré les changements climatiques envisagés. Ces décisions se basent sur les compromis entre la fourniture actuelle et future de SE dans le bassin hydrographique du Murray en Australie. Les changements climatiques envisagés correspondent à une augmentation de la température causant des modifications du régime hydrique et d'inondation et donc impliquant des modifications dans la fourniture de SE dépendant du flux des rivières (Colloff et al., 2016). Les ZH sont menacées par le changement climatique qui pourrait altérer leurs régimes hydrologiques, rendant leur restauration et leur gestion plus complexes qu'actuellement (Erwin, 2008). Les ZH sont des zones prioritaires de conservation étant donné les nombreux services écosystémiques qu'elles fournissent (Keddy et al., 2009). En effet, les ZH possèdent une riche biodiversité tant faunistique que floristique et assurent de nombreuses fonctions écologiques telles que la régulation des flux d'eau, la purification de l'eau et la régulation du climat global par la séquestration de carbone (Gayet et al., 2016 ; Mitra et al., 2005).

### 5.1.3. Les zones humides et le service de régulation du climat global

Dans leur estimation économique de la valeur mondiale du capital naturel, Costanza et al. (1997) leur avaient attribué 14,7 % de la valeur économique totale des services écosystémiques pour seulement 0,6 % des surfaces considérées. Elles représentent une importante part du stock du carbone du sol mondial, avec des estimations variant entre 120 et 535 Gt de carbone selon les définitions faites des ZH et des tourbières ainsi que selon l'épaisseur de sol considérée (Mitra et al., 2005) (ou entre 82 et 169 Gt de carbone organique du sol selon différentes définitions des ZH (Köchy et al., 2015)). Ces réserves sont du même ordre de grandeur que le carbone contenu dans les réserves mondiales de pétrole (230 Gt) ou entre un cinquième et plus de la moitié du carbone de l'atmosphère (720 Gt) (Falkowski et al., 2000).

En plus de contenir d'importants stocks de carbone, les ZH peuvent agir comme des puits de carbone en séquestrant activement du carbone par la photosynthèse de leur végétation. Même en ne représentant qu'entre 5 et 8 % de la surface la terre, elles séquestrent ainsi environ 840 Mt de carbone par an (Mitsch et al., 2013), soit l'équivalent de 70 % du carbone fixé par la photosynthèse (1230 Mt/an) (Beer et al., 2010). Cependant ce stockage de carbone dépend de l'équilibre entre la séquestration de dioxyde de carbone (CO<sub>2</sub>) et les émissions de méthane (CH<sub>4</sub>) dues aux conditions anoxiques du sol. En l'espace d'un maximum de trois siècles les émissions de CH<sub>4</sub> deviendraient négligeables par rapport à la séquestration de CO<sub>2</sub>, avec des ZH devenant alors des puits de carbone (Mitsch et al., 2013). Actuellement, les ZH sont des puits pour le CO<sub>2</sub>, particulièrement dans les zones tempérées et tropicales alors que celles au Nord sont plus proches de leur « point de compensation » de gaz à effets de serre (Whiting and Chanton, 2001). Dans le contexte de changements climatiques et de mesures politiques visant à réduire les émissions de gaz à effets de serre, la démarche d'améliorer les réserves de carbone des ZH devient pertinente. Il s'agit notamment de limiter leurs émissions et de restaurer leurs stocks de carbone (Mitra et al., 2005). Cependant un délai de plus de 15 ans serait nécessaire pour se rendre compte de la réussite de la restauration ou de la création d'une zone humide (Mitsch and Wilson, 1996), avec des temps plus longs s'il s'agit de tourbières.



#### 5.1.4. Les zones humides, des écosystèmes protégés

Les ZH jouent donc un rôle central dans la réduction des gaz à effets de serre. Cependant, menacées par les actions anthropiques, elles font l'objet de nombreux projets de gestion. Par exemple, l'Union Européenne a placé les ZH au centre des préoccupations avec près de 170 millions d'euros investis sur 80 projets en 22 ans pour leur conservation, et ce malgré les difficultés posées par leur restauration (Andersen et al., 2017). En France, la surface potentielle des ZH représenterait près d'un quart du territoire, avec une surface des milieux humides qui a été divisée par deux en l'espace de trois décennies, entre 1960 et 1990 (EFESE, 2018). Les ZH sont globalement moins bien conservées que les autres écosystèmes terrestres, ce qui accentue la nécessité de les préserver. Leur protection est assurée par la Directive Cadre sur l'Eau qui vise notamment à limiter les impacts sur les zones humides. Ainsi, toute destruction de ZH (par drainage, etc.) entraîne des mesures de compensation visant à maintenir un certain niveau de fonction des ZH au sein du bassin versant concerné. Il peut s'agir de restauration de milieux dégradés ou de création de nouvelles zones humides. Leur évaluation fonctionnelle est facilitée par la mise en place récente de la *Méthode nationale d'évaluation des fonctions des zones humides* (Gayet et al., 2016). Les ZH font donc l'objet de mesures de protection, telles que leur incorporation dans des réserves naturelles départementales – les Espaces Naturels Sensibles. Elles y sont soumises à de nombreuses actions de gestion, notamment en vue de préserver leur biodiversité (faune et flore spécifiques à ces écosystèmes) mais aussi la diversité des paysages avec par exemple la mise en place de fauche ou de pâture extensive afin de conserver certains milieux ouverts.

Dans cette perspective, on peut se demander si ces actions de gestion, en sus de favoriser la biodiversité, favorisent certains services écosystémiques. Nous nous sommes donc posé la question suivante : ***Est-ce que des décisions de gestion sont susceptibles d'affecter les stocks de carbone en zones humides ?*** La réponse à cette question fait l'objet d'un article accepté dans la revue à comité de relecture de l'IRSTEA *Sciences, Eaux et Territoires* ([Annexe 5.1](#)).

Afin de répondre à cette question, nous avons mesuré les variations du SE de régulation du climat global avec comme proxy les stocks de carbone, dans des écosystèmes humides placés le long de trajectoires de gestion dans un modèle d'états-et-transitions construit dans le cadre de cette étude.

## 5.2. Matériels et méthodes

### 5.2.1. Sites d'étude

Nous avons choisi de travailler dans les Espaces Naturels Sensibles (ENS) du département de l'Isère. Ces réserves visent à préserver la qualité des écosystèmes naturels au niveau départemental. Des actions de restauration et des aménagements peuvent y être mis en place, notamment en vue d'accueillir du public. Les ENS sur lesquels nous avons travaillé étaient gérés par le Conservatoire des Espaces Naturels de l'Isère (CEN 38) ou le Conseil Départemental de l'Isère (CD 38). Une série d'écosystèmes communs à plusieurs ENS a été sélectionnée, afin d'avoir plusieurs réplicats de chaque écosystème. Ces différents écosystèmes ont été ensuite replacés le long de trajectoires de gestion grâce à des échanges avec Jean-Luc Grossi, chargé de projets au CEN 38, et à Stéphanie Gaucherand, chercheuse en écologie à l'IRSTEA ([Figure 5.1](#), [Tableau 5.1](#)). Un total de 24 parcelles a été échantillonné durant l'été 2017. Nous avons appliqué les protocoles simplifiés produits au Chapitre 2 pour 10 parcelles de forêt réparties sur 5 ENS, et 8 parcelles de prairies réparties sur 4

ENS ; un nouveau protocole pour l'estimation des stocks de carbone en phragmitaie a été développé et appliqué sur 6 parcelles réparties sur 5 ENS.

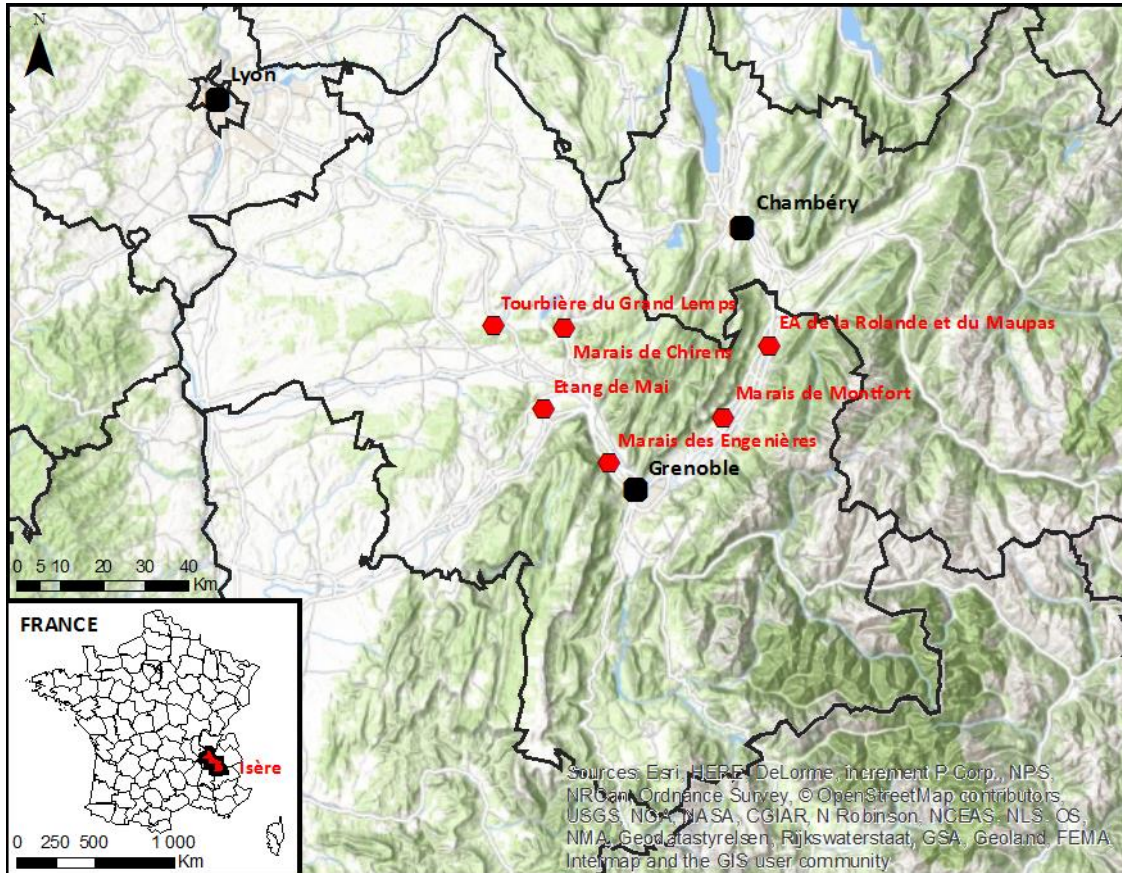


Figure 5.1 : Carte de localisation des Espaces Naturels Sensibles étudiés (hexagones rouges). Les carrés noirs indiquent les trois villes majeures situées à proximité.

### 5.2.2. Cadre conceptuel : construction du modèle d'états-et-transitions

Un premier modèle d'état-et-transitions a été élaboré à partir des écosystèmes sélectionnés dans les différents ENS (Figure 5.2). Les différents états ont été définis à partir de la végétation (Briske et al., 2005). Le modèle comporte des écosystèmes herbacés humides naturels tels que de la prairie à molinie ou du bas marais. Leur maintien est assuré par de la fauche ou du pâturage afin d'éviter leur fermeture par l'avancée du front de colonisation forestière en cas d'évolution naturelle du milieu. Les transitions entre états peuvent être motivées par des changements dans l'hydrologie des sites (Zweig and Kitchens, 2009). Ainsi, une augmentation du niveau de la nappe d'eau d'un milieu herbacé peut aboutir à une transition vers une phragmitaie humide (ou inondée). En cas d'assèchement modéré par drainage du milieu herbacé humide ou d'une phragmitaie humide, une plante invasive telle que le solidage (*Solidago canadensis*) peut alors dominer l'écosystème et former une mégaphorbiaie envahissante. Des actions de restauration impliquant une fauche ou une remise en eau peuvent permettre de revenir à un des deux états précédents, si l'intensité de ces actions est suffisante pour permettre de sortir de l'emprise de la plante envahissante. Le drainage de la phragmitaie humide peut aussi aboutir à une phragmitaie sèche. Les drainages considérés dans ce modèle étaient d'intensité modérée, menant à des ZH plus sèches mais insuffisants que pour aboutir sur un écosystème herbacé mésophile. L'évolution naturelle de la forêt peut mener à différents types de boisement au cours du temps. Etant donné la difficulté de définir et quantifier les seuils

écologiques, le choix a été fait de ne pas en inclure dans ce modèle. Les trajectoires considérées dans ce modèle d'états-et-transitions sont réversibles. Cependant la durée de ces transitions va varier : par exemple un écosystème herbacé peut rapidement évoluer en phragmitaie (moins d'une décennie) mais mettra plus de temps à se transformer en forêt (plusieurs décennies).

**Tableau 5.1 :** Espaces Naturels Sensibles intégrés dans l'étude et écosystèmes étudiés dans chacun d'entre eux.

<b>Espace Naturel Sensible</b>	<b>Ecosystèmes étudiés (nombre de parcelles)</b>
<i>Espace alluvial de la Rolande et du Maupas</i>	Aulnaie alluviale (1) Phragmitaie inondée (1)
<i>Etang de Mai</i>	Milieu ouvert humide (1) Phragmitaie inondée (1) Phragmitaie sèche (1) Aulnaie alluviale (1) Frênaie-aulnaie alluviale (1)
<i>Marais de Chirens</i>	Mégaphorbiaie envahissante à Solidage (3) Milieu ouvert humide (1) Phragmitaie sèche (1) Frênaie-aulnaie alluviale (2)
<i>Marais des Engenières</i>	Phragmitaie sèche (1)
<i>Marais de Montfort</i>	Milieu ouvert humide (3) Saulaie (1) Aulnaie alluviale (1) Frênaie-aulnaie alluviale (1)
<i>Tourbière du Grand Lemps</i>	Phragmitaie inondée (1) Saulaie (1) Aulnaie alluviale (1)

Cependant, étant donné le nombre limité de parcelles échantillonnées pour chaque type d'écosystème, le modèle a été simplifié à un modèle à 3 états : les zones humides herbacées drainées, les ZH herbacées non drainées et les ZH forestières (non drainées également). Les analyses de ce chapitre se placent dans le cadre de ce modèle simplifié (**Figure 5.3**). Dans ce modèle simplifié, nous n'avons pas intégré les actions de gestion permettant la persistance d'un état, étant donné que ces actions ne sont pas sensées causer de changement dans le stockage de carbone.

### 5.2.3. Méthodes d'estimation du stockage de carbone

#### 5.2.3.1. Les milieux forestiers

Les observations de terrain ont été faites sur des parcelles de 20 X 20 m (soit 400 m<sup>2</sup>) représentatives des sites étudiés ainsi qu'établi dans le Chapitre 2. Les stocks de carbone étaient estimés pour les quatre compartiments de stockage de carbone : la biomasse aérienne, la biomasse aérienne, la matière organique morte (litière et bois mort au sol) et carbone organique du sol. Les méthodes d'estimation étaient celles décrites dans l'Article 3 du Chapitre 2.

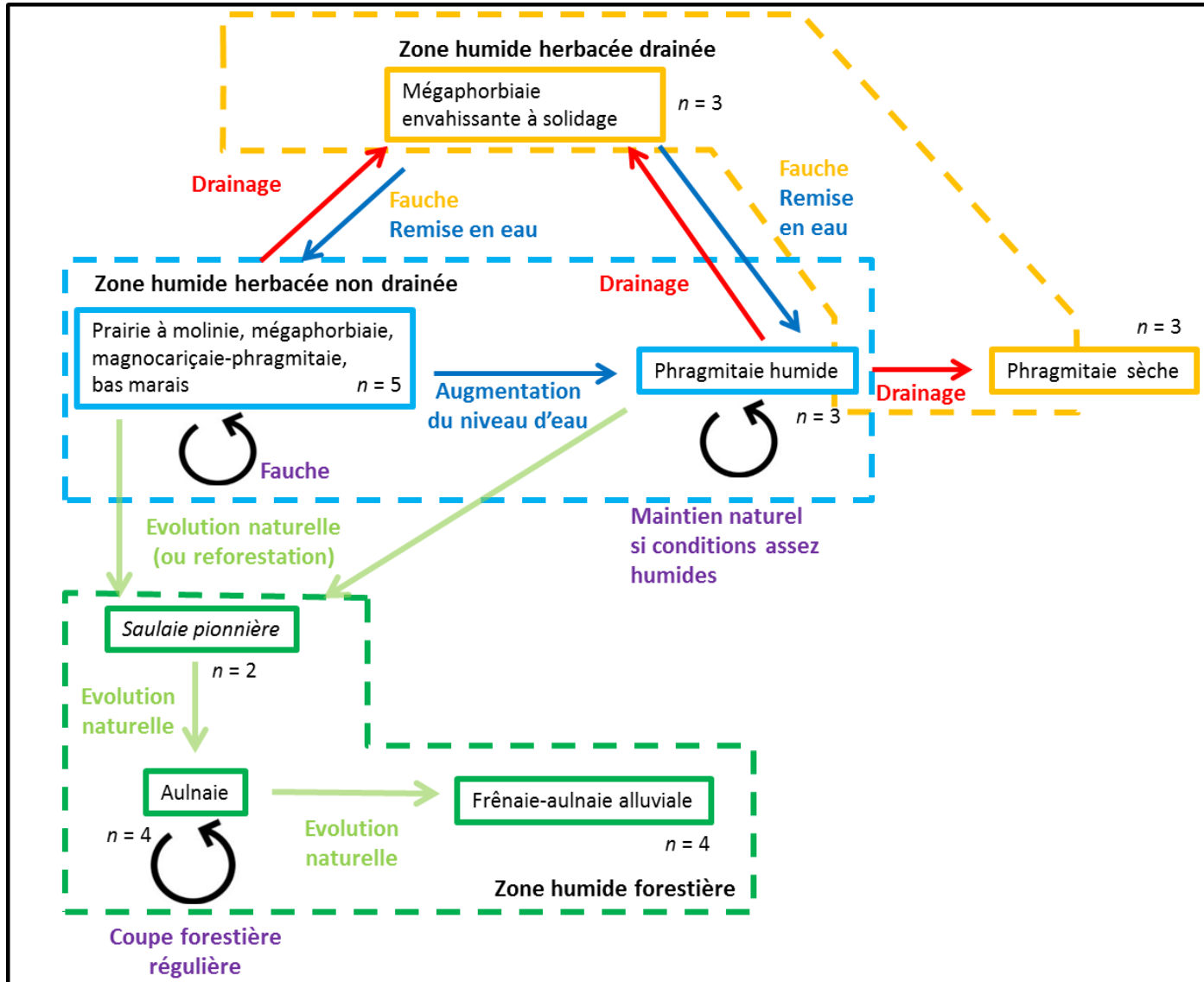


Figure 5.2 : Modèle d'états-et-transitions construit à partir des écosystèmes sélectionnés dans les différents Espaces Naturels Sensibles. Les flèches droites indiquent une transition. Les flèches en boucle représentent les actions de gestion (ou conditions naturelles) nécessaires au maintien de certains habitats. *n* est le nombre de parcelles étudiées pour chaque état.

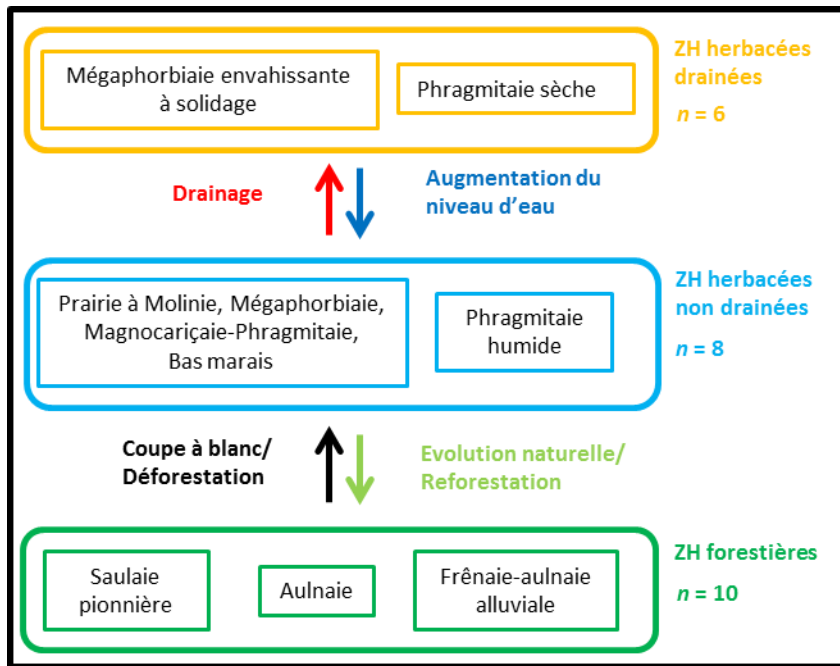


Figure 5.3 : Modèle d'états-et-transitions simplifié considéré dans le cadre des comparaisons des stocks de carbone d'un état à l'autre.  $n$  est le nombre de parcelles étudiées pour chaque état.

### 5.2.3.2. Les milieux prairiaux

Les milieux herbacés ouverts et les parcelles de solidage étaient étudiés sur deux transects de 30 m pour limiter le piétinement en cas de prairie de fauche. Les méthodes d'estimation des stocks de carbone de la biomasse aérienne et souterraine et du carbone organique du sol étaient celles présentées dans l'Article 3 du Chapitre 2.

### 5.2.3.3. Les phragmitaies

Les observations étaient faites le long d'un transect de 30 m afin de limiter l'impact sur l'écosystème du piétinement qui abîme le milieu mais aussi en raison de la difficulté à évoluer dans cet écosystème lorsqu'il est dense.

#### *Biomasse aérienne*

L'estimation de la biomasse aérienne a été faite à partir de mesures de la densité de phragmites par unité de surface et du développement d'équations allométriques à partir de prélèvements de biomasse.

#### *Biomasse souterraine*

La biomasse souterraine était obtenue à partir de l'estimation de la biomasse aérienne en utilisant un rapport de biomasse souterraine-sur-biomasse aérienne 2, valeur médiane issue d'une rapide synthèse bibliographique.

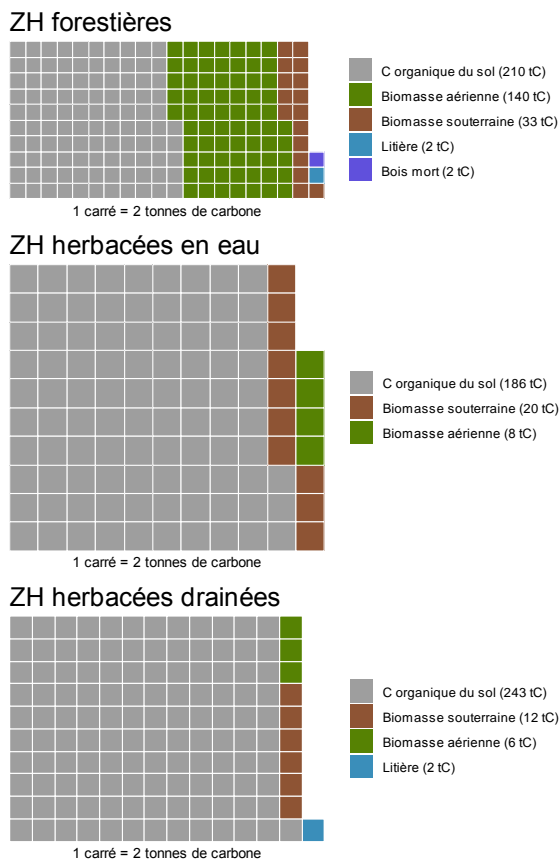
### 5.2.4. Analyse de données

Afin de détecter d'éventuelles différences de stocks de carbone entre les états du modèle d'états-et-transitions, les stocks de carbone pour chaque compartiment et le stock de carbone total ont été comparés entre deux états avec des tests de Student (les données étaient normalement distribuées). Pour déterminer les relations entre les stocks de carbone des quatre compartiments et le stock total de carbone, une analyse en composante principale (ACP) a aussi été réalisée. Toutes les analyses ont été faites avec le logiciel libre R (<https://www.r-project.org/>).

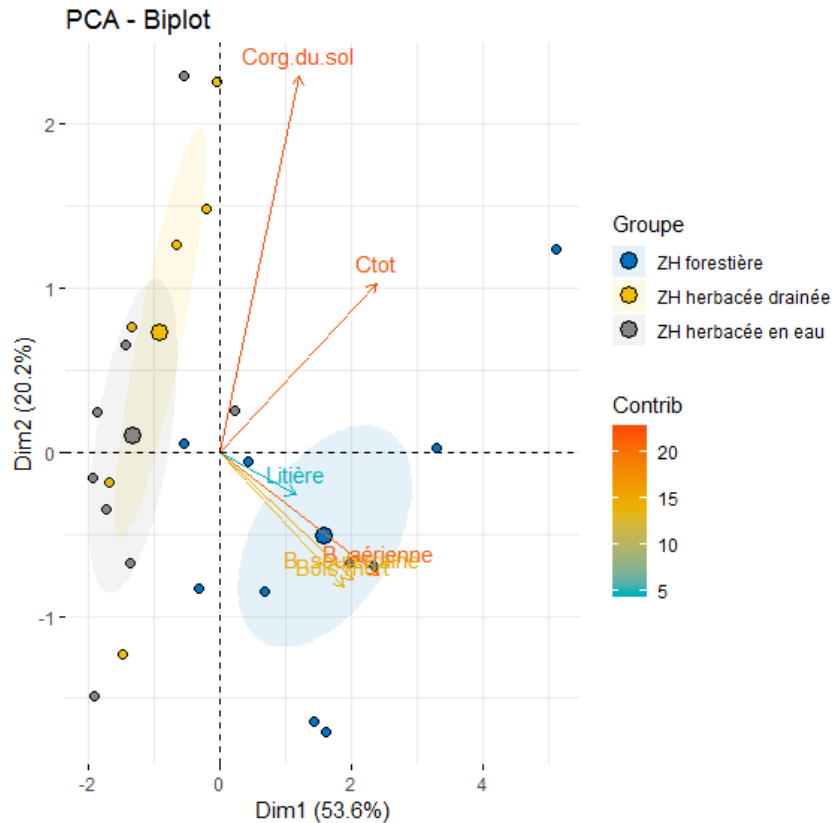
## 5.3. Résultats

### 5.3.1. Répartition des stocks de carbone

Pour les trois sortes d'écosystèmes, le principal stock de carbone était le stock de carbone du sol. Il représentait 54 % du sol en forêt, 87 % en milieu herbacé en eau (phragmitaie inondée et milieux herbacés humides) et 92 % des milieux herbacés drainés (Figure 5.4). Le rôle majeur du stock de carbone du sol est confirmé par l'importante contribution du stock de carbone du sol à l'explication des axes de l'ACP (Figure 5.5). Si la biomasse aérienne formait une part importante du stock de carbone des forêts – 36 % – elle ne constituait que respectivement 4 et 2 % des zones herbacées en eau et drainées. Quant à la biomasse souterraine, elle représentait une proportion similaire du stock total en milieux herbacés (5 % en milieu drainé, 9 % en milieu en eau) et en milieu forestier (9 %). Le stock de carbone total des ZH forestières était près de deux fois plus élevés que les stocks des ZH herbacées.



**Figure 5.4 :** Répartition des stocks de carbone dans les différents compartiments pour chaque type d'écosystème étudié. Les valeurs de litière des ZH drainées sont celles présentes dans les parcelles de mégaphorbiaies envahissantes à solidage. Chaque carré représente 2 tonnes de carbone (tC).

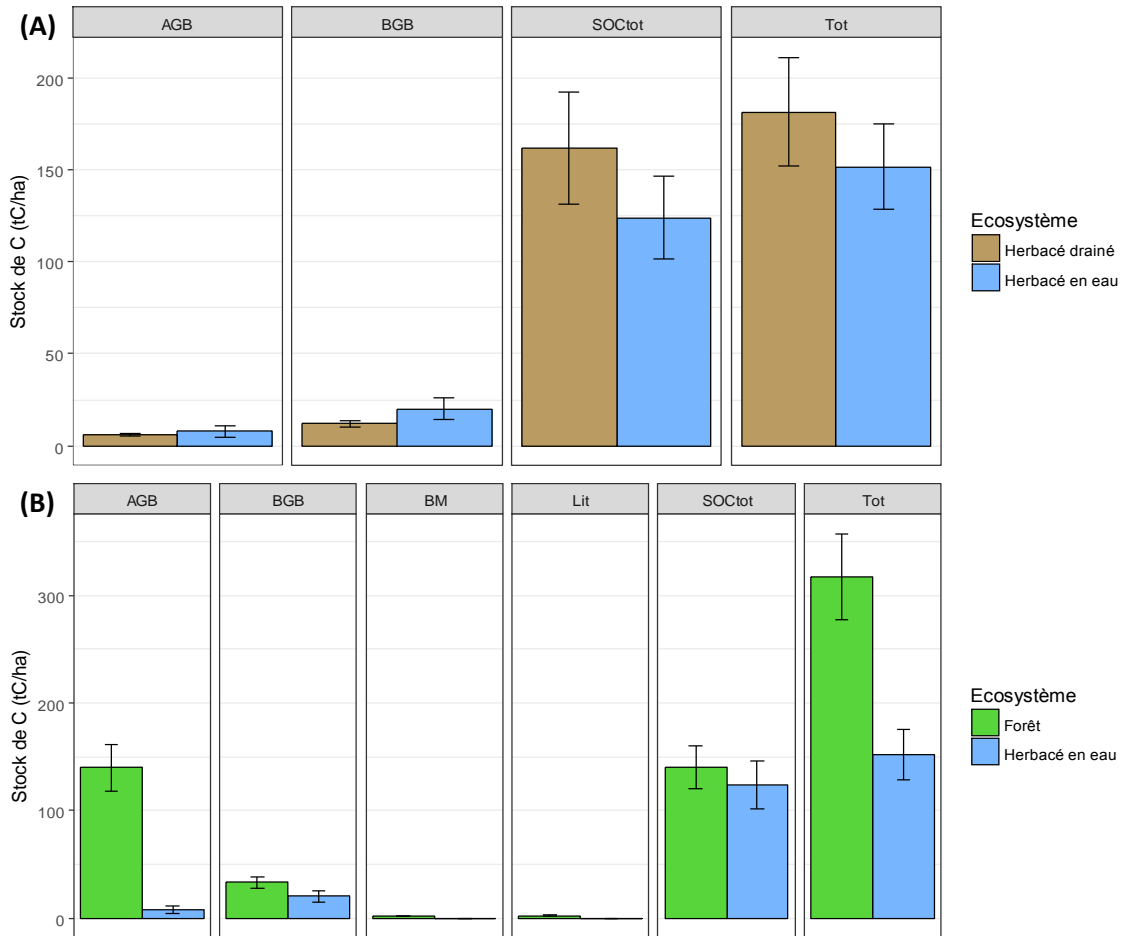


**Figure 5.5 :** Analyse en composante principale (ACP) des stocks de carbone des différents compartiments (biomasse aérienne et souterraine, matière organique morte (litière et bois mort), et carbone organique du sol) des écosystèmes étudiés. Les vecteurs représentent les stocks de carbone des différents compartiments de carbone. Leur couleur indique leur contribution à expliquer les axes de l'ACP. Les points représentent les différentes parcelles étudiées. Les ellipses représentent l'intervalle de confiance 95 % autour du barycentre de chaque groupe formé par les parcelles représentatives d'un type d'écosystème. Corg du sol : stock de carbone organique du sol ; Ctot : stock total de carbone ; B. aérienne : biomasse aérienne ; B. souterraine : biomasse souterraine ; ZH : zone humide.

### 5.3.2. Différences entre les écosystèmes étudiés

Les stocks de carbone des ZH herbacées en eau et drainées n'étaient pas significativement différents – que cela soit par compartiment ou au niveau du stock de carbone total (**Tableau 5.4, Figure 5.7**). La biomasse aérienne des ZH forestières était significativement plus élevée que la biomasse aérienne en milieu herbacé en eau (**Tableau 5.2**) alors que la biomasse souterraine n'était pas différente. Le stock total de carbone des zones humides forestières était également significativement supérieur à celui en zones humides herbacées en eau (**Tableau 5.2**). Cette différence se retrouve sur l'ACP, où, si les ellipses de confiance des ZH en eau et drainées sont confondues, l'ellipse des ZH forestières est distincte, reflétant sa corrélation avec les stocks de carbone de la biomasse aérienne : leur ellipse de confiance étant en effet dans la direction des vecteurs représentant les stocks de carbone associés à la biomasse (**Figure 5.5**).

Le stock de carbone organique du sol n'était pas différent d'un état à l'autre. L'indépendance de ce stock par rapport au type de végétation se retrouve sur le graphique de l'ACP où le vecteur représentant le stock de carbone organique du sol est orthogonal aux vecteurs représentant les stocks de carbone des compartiments liés à la végétation (**Figure 5.6**).



**Figure 5.6 :** Stocks de carbone moyens des différents compartiments des écosystèmes. Les barres d'erreur correspondent à l'erreur type. (A) Comparaison des stocks des ZH herbacées drainées (en brun) et des ZH herbacées en eau (en bleu). Le stock de la litière mesuré sur les parcelles de mégaphorbiaie envahissante à solidage n'est pas représenté au vu de l'absence de litière dans les autres écosystèmes herbacés. Aucune différence n'était significative. (B) Comparaison des stocks des ZH herbacées en eau et des ZH forestières. Les stocks de la biomasse aérienne et les stocks totaux étaient significativement différents (respectivement  $p < 0,001$  et  $p < 0,01$ ).

**Tableau 5.2 :** Résultats des comparaisons de stocks de carbone pour les différents compartiments des écosystèmes par des tests de Student. Les résultats en gras correspondent aux différences significatives.

	<b>Biomasse aérienne</b>	<b>Biomasse souterraine</b>	<b>Carbone organique du sol</b>	<b>Stock total de carbone</b>
<b>Ecosystème herbacé drainé vs. herbacé en eau</b>	$t = 0,57$ $p = 0,58$	$t = 1,40$ $p = 0,20$	$t = -1,00$ $p = 0,34$	$t = -0,86$ $p = 0,41$
<b>Ecosystème herbacé en eau vs. forestier</b>	<b><math>t = -5,30</math></b> <b><math>p = 0,0002</math></b>	$t = -1,25$ $p = 0,23$	$t = -1,01$ $p = 0,32$	<b><math>t = -3,24</math></b> <b><math>p = 0,005</math></b>

## 5.4. Discussion

### 5.4.1. Stocks de carbone et actions de gestion

L'obtention de stocks de carbone près de deux fois plus élevés pour les ZH forestières que pour les ZH herbacées est cohérent avec les valeurs de référence (IPCC, 2006, 2003). De même, la répartition des stocks de carbone entre les différents compartiments est cohérente avec la distribution observée dans ces mêmes valeurs de références, avec en milieu forestier le carbone organique du sol représentant 46 % du stock total (54 % dans cette étude), la biomasse aérienne 30 % (36 % ici), la biomasse souterraine 7 % (9 % ici). Les principales différences se situent au niveau de la litière et du



bois mort. Pour les prairies en climat tempéré humide, l'IPCC (2003) rapporte 86 % pour le carbone organique du sol (86 et 92 % ici), 3 % dans la biomasse aérienne (4 et 2 % ici) et 11 % pour la biomasse souterraine (9 et 5 % ici). Les plus grands stocks totaux de carbone en milieu forestier sont naturellement dus aux plus grands stocks en biomasse aérienne, mais aussi aux deux compartiments liés à la matière organique morte (litière et bois mort) présents en milieu forestier et absents en milieu herbacé. L'indépendance du stock de carbone contenu dans le sol par rapport à la nature de la végétation va dans le sens du peu de contraintes exercées par le type de sol sur les différentes communautés végétales telles qu'observées dans le désert de Sonora (Amérique du Nord) (Bagchi et al., 2012).

Il semblerait que les trajectoires les plus propices pour une augmentation des stocks de carbone dans les ZH étudiées soient de laisser les milieux herbacés naturellement évoluer vers des milieux forestiers, ou d'activement mettre en œuvre des actions de reforestation. En effet, les actions de gestion touchant la biomasse aérienne forestière peuvent avoir des conséquences marquées sur les stocks de carbone. Par exemple des pratiques d'éclaircissement en forêt peuvent réduire la biomasse aérienne de 40 % (Burton et al., 2013) alors que de l'abattage sélectif peut causer une réduction de plus de moitié de la biomasse aérienne en forêt (Pinard and Cropper, 2000). Laisser évoluer naturellement les écosystèmes herbacés pourrait susciter un intérêt nouveau pour certains écosystèmes délaissés jusqu'à présents, tels que les saussaies, fronts de colonisation forestière généralement fauchés afin de conserver les milieux humide ouverts mais qui stockeraient davantage de carbone que ces derniers. Cependant, la fermeture des milieux ouverts causerait la perte de services écosystémiques liés à ces espaces, tels que la production de fourrage pour le bétail en cas de milieu fauché (Kesting et al., 2009 ; Zarovali et al., 2007), ou à la qualité esthétique globale du paysage, qui passe par l'hétérogénéité du paysage, notamment par la coexistence de milieux ouverts et fermés (Dramstad et al., 2006 ; Schirpke et al., 2013). Ce point souligne la nécessité d'étudier des bouquets de services et non pas un unique service isolé, afin de prendre en compte les éventuels compromis et synergies entre services (EFESE, 2017) et donc de favoriser les actions de gestion maximisant un ensemble de services au lieu d'en privilégier un seul aux détriments de nombreux autres. Les actions de gestion peuvent concerner tant la biomasse aérienne que le sol.

### 5.4.2. L'importance du stock de carbone du sol

Le sol représentait la majeure partie du stock de carbone total estimé pour les trois types de ZH, conformément à ce qui a été établi dans la bibliographie (Mitra et al., 2005). Les stocks de carbone organique du sol n'étaient pas affectés par les actions de gestion considérées, avec des stocks similaires pour les ZH forestières, les ZH herbacées en eau et drainées. Cette absence de différence est sans doute liée à la complexité inhérente du sol où le carbone organique est stocké dans différentes fractions plus ou moins labiles. Leur temps de résidence va de quelques jours à plusieurs siècles, avec une stabilité dépendant d'une combinaison de facteurs biotiques et abiotiques (Dignac et al., 2017). Une méthode plus poussée prenant en compte ces différentes fractions (voir Saenger et al. (2015) pour une comparaison de deux méthodes de séparation) détecterait sans doute des différences de répartition de stocks entre les différents types d'écosystèmes. De plus, le service de régulation du climat global rendu par le sol repose sur une série de propriétés du sol. Si certaines d'entre elles sont gérables telles que la teneur en matière organique (ou en carbone) ainsi que sa porosité, il est difficile d'agir sur ses propriétés inhérentes telles que sa texture et sa structure (Dominati et al., 2014). Ces propriétés difficilement gérables reflètent la difficulté d'agir sur le sol, y

compris dans le cadre d'actions de gestion. Par exemple, 15 ans après la restauration ou la création de ZH, le carbone organique du sol représentait moins des trois quarts du stock d'une ZH de référence (Moreno-Mateos et al., 2015). De même, dans le cadre d'une opération de restauration de forêt riveraine, le stock de carbone organique du sol d'un site restauré depuis plus de 15 ans était 30 % inférieur à celui d'un site d'une forêt intacte (Matzek et al., 2016). Par ailleurs, la restauration des sols *per se* est difficile et nécessite des moyens importants. Par exemple, dans le cas d'un écosystème de steppe avec un sol très dégradé, la restauration a pu se faire par un transfert de sol. Si les horizons ont été retenus, trois ans plus tard le sol restauré contenait moins de matière organique que le sol originel de la steppe, possédant des propriétés et des fonctions altérées malgré l'action de restauration (Bulot et al., 2017). Toutefois, certaines propriétés du sol pouvant être modifiées, des projets de gestion se mettent en place, telle que l'initiative « 4 pour 1000 ». Dans la perspective de limiter le changement climatique par le stockage de carbone dans le sol, cette initiative a pour objectif l'augmentation de 4 ‰ de la teneur en carbone organique des sols agricoles (Minasny et al., 2017). Cette augmentation pourrait notamment se faire par des changements de pratiques agricoles, par exemple une conversion à l'agriculture biologique dont les sols semblent séquestrer davantage de carbone organique comparé à l'agriculture conventionnelle (Gattinger et al., 2012 ; Leifeld and Fuhrer, 2010).

Etonnamment, le drainage modéré des zones herbacées en eau n'a pas eu de conséquences sur le stock de carbone du sol. En effet, le drainage est le second paramètre environnemental déterminant le mieux le stockage de carbone organique dans les 30 premiers centimètres du sol, juste après le type de sol (Tan et al., 2004). Des sols mal drainés mènent par exemple à une plus grande accumulation nette de carbone dans le sol de forêts boréales au Canada (Wickland et al., 2010). Le drainage de tourbières est à l'origine d'une minéralisation du carbone organique causant de fortes émissions de CO<sub>2</sub> (Maltby and Immirzi, 1993). En effet, le drainage de zones humides entraîne une perte de carbone du sol étant donné que la matière organique stockée dans des conditions anoxiques se retrouve en conditions aérobies, ce qui cause une diminution des émissions de méthane mais une forte augmentation des émissions de CO<sub>2</sub> (Mitra et al., 2005). Cette perte de carbone associée au drainage est due au fait qu'en conditions aérobie les micro-organismes du sol décomposent la matière organique plus rapidement et donc le CO<sub>2</sub> est relâché sous forme de respiration (par exemple dans Davidson (1995)). L'activité aérobie du sol est maximale à des teneurs en eau du sol intermédiaires (Skopp et al., 1990).

### 5.4.3. Limites et améliorations de l'étude

Tout d'abord, cette étude a été menée à partir du protocole simplifié obtenu à partir du modèle « complet » élaboré dans le chapitre précédent. Bien que les incertitudes associées à cette simplification soient acceptables (erreur relative < 20 %), ce protocole est néanmoins moins juste que le protocole initial. En effet, le protocole simplifié pourrait manquer de sensibilité pour détecter des différences de stocks de carbone entre des parcelles peu différentes (par exemple entre les parcelles de ZH herbacées en eau et drainées, étant donné que le drainage considéré était d'intensité modéré). Également, le protocole estimant le stock de carbone du sol n'était pas le plus pertinent pour les sols organiques profonds étant donné qu'il ne considère que 45 cm de sol, alors que certains sols tourbeux peuvent faire plusieurs mètres d'épaisseur. Un protocole spécifique aux sols tourbeux aurait été plus approprié, tels que ceux présentés dans Chimner et al. (2014) qui considèrent notamment la profondeur totale de la couche de tourbe ou le protocole de la boîte à outils TESSA

pour les sols organiques, qui considère l'épaisseur totale de ce sol. Egalement, effectuer une mesure de la teneur en carbone organique du sol serait préférable à une assimilation de cette dernière à la teneur en carbone total du sol, afin de limiter les approximations et augmenter la justesse des estimations.

Également, nous n'avons pas pris en compte les propriétés du sol des différentes parcelles qui pourraient influencer le stockage de carbone organique, que ce soient leurs propriétés inhérentes telles que leur structure, leur texture ou leur teneur en argile, ou leurs propriétés gérables telles que la porosité, la teneur en eau ou la classe de drainage du sol de surface (Dominati et al., 2014). Par exemple, la teneur en carbone organique augmente avec la teneur en argile et en limon du sol (Burke et al., 1989 ; Plante et al., 2006) et est stabilisée par les macro-agrégats du sol (Beare et al., 1994). La minéralogie du sol, *i.e.* la quantité de minéraux (non)cristallins ou non issus du sous-sol, peut également participer à la stabilisation du carbone organique du sol, notamment dans les climats humides. En effet les minéraux non-cristallins issus des premiers processus d'érosion du sol ont un degré d'hydratation élevé et des charges variables. Cela leur permet de former des liaisons stables avec des molécules organiques qui se retrouvent fixées durablement dans le sol (Torn et al., 1997). La nature des minéraux provenant du sous-sol change avec l'âge qui peut donc influencer la teneur en carbone organique du sol mais aussi la capacité du sol à stabiliser la matière organique. Il semble donc important d'essayer de travailler sur des sols d'un âge similaire. Or les sols échantillonnés étaient issus de couches géologiques différentes, avec des sols issus du Crétacé (marais des Engenières), du Néogène (tourbière du Grand Lemps et marais de Chirens) et du Quaternaire (étang de Mai, marais de Montfort et espace alluvial de la Rolande et du Maupas). Ces différences n'étaient pas à l'origine de différences dans les stocks de carbone (anova entre les stocks de carbone organique des parcelles situées sur les différentes couches géologiques,  $p > 0,10$ ). Par ailleurs, le pH du sol peut influencer la dynamique du carbone organique du sol. En effet, à des pH extrêmes (très acide ou alcalins), l'activité des micro-organismes du sol diminue et donc la minéralisation du carbone organique du sol est ralentie, ce qui participe à la conservation d'un stock élevé de matière organique dans le sol (Jin and Kirk, 2018).

Même sans considérer leur origine géologique, les sols échantillonnés étaient très hétérogènes, y compris à l'intérieur d'un même ENS et d'un même « état » du modèle d'états-et-transitions avec tant des sols tourbeux que des sols formés de sédiments alluviaux. Afin de s'affranchir de cette hétérogénéité, un échantillonnage plus rigoureux pour le modèle d'états-et-transitions aurait dû porter sur des parcelles ayant en commun tant leurs communautés végétales que leur type de sol. Cependant, un tel échantillonnage était impossible. D'une part, les données sur les sols n'étaient pas disponibles, n'ayant pas accès à une cartographie des sols des zones d'étude. Le choix des parcelles a donc été fait de manière à maximiser le nombre de parcelles avec une végétation similaire (*i.e.* correspondant à un état du modèle états-et-transitions), de taille suffisante et présentes dans des ENS du département de l'Isère. D'autre part, la détection de possibles effets entre deux états/deux traitements dans un protocole nécessite une certaine puissance statistique, permise par exemple par l'échantillonnage d'un grand nombre de parcelles de chaque condition du protocole. En effet, le modèle états-et-transitions initial (Figure 5.2) a été simplifié à cause du faible nombre de réplicats pour chaque état du modèle. La simplification du modèle a rassemblé des écosystèmes différents (par ex. les prairies herbacées humides et les phragmitaies inondées) qui sont potentiellement différents en termes de stockage de carbone. Egalement, des distinctions entre les différents états

forestiers auraient pu être observées (Figure 5.7, entre les aulnaies et les frênaies-aulnaies). Afin de pouvoir travailler dans le cadre du modèle d'états-et-transitions initial, il aurait fallu échantillonner un nombre de parcelles suffisamment élevé pour chacun des sept états. Un tel effort d'échantillonnage n'était pas envisageable d'une part par manque de disponibilité de telles parcelles dans la zone d'étude (le département de l'Isère) et, d'autre part par manque de moyens humains.

De plus, les actions de gestion que nous avons considérées ne sont pas appliquées de la même manière selon les caractéristiques de chaque site. Par exemple le drainage d'une parcelle est généralement réalisé par rapport à des besoins spécifiques (utilisation agricole ou autre) mais aussi différemment selon les propriétés du site. Ceci reflète les limites propres à une approche synchronique. En effet, la comparaison de parcelles à un instant  $t$  sur un aspect (ici le stock de carbone) ne permet pas de prendre en compte les propriétés de chacune qui pourraient causer des différences de réponse à une même action de gestion. Dans ce cadre, l'adoption d'une approche diachronique, qui assurerait le suivi des mêmes parcelles avant et après la mise en place d'une action de gestion, permettrait d'intégrer les dynamiques post-gestion et de ne pas regrouper des sites avec des propriétés différentes. De plus, une approche diachronique rendrait possible une estimation plus exacte du SE de régulation du climat global avec une estimation de la séquestration de carbone entre deux dates. En effet, l'intégration de la dimension temporelle rendrait compte de la dynamique de ce service. Egalement, il serait plus exact de prendre en considération les autres gaz à effets de serre, surtout le méthane émis en grande quantité par les ZH, à un point que leur émission peut parfois surpasser la séquestration du CO<sub>2</sub> (Mitsch et al., 2013), et le protoxyde d'azote (N<sub>2</sub>O).

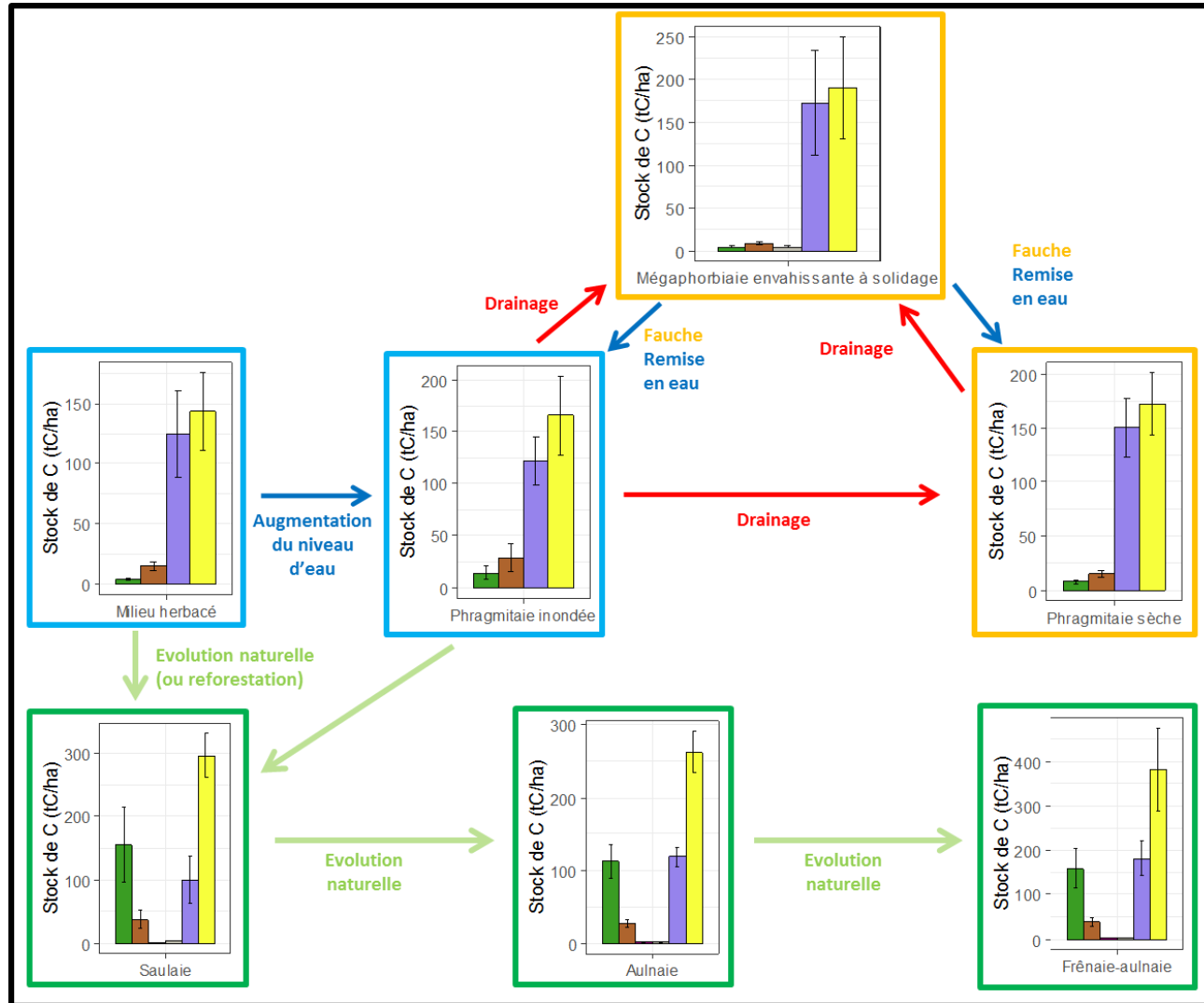


Figure 5.7: Evolution des stocks de carbone entre les différents états du modèle d'états-et-transitions complet construit à partir des différents écosystèmes échantillonnés.

#### 5.4.4. Intérêts et limites des modèles d'états-et-transitions

Ainsi les modèles d'états-et-transitions permettent de suivre l'évolution des stocks de carbone des différents compartiments d'un écosystème le long de trajectoires de gestion reliant différents états alternatifs d'un écosystème de ZH tempérée. La construction d'un modèle d'états-et-transitions local, spécifique aux zones étudiées – ici certains ENS du département de l'Isère, et donc considérant les actions de gestion envisageables/possibles à cette échelle est pertinente (Bestelmeyer et al., 2004). Un modèle d'états-et-transitions plus pertinent aurait pu être construit lors d'ateliers participatifs afin d'y intégrer le savoir des gestionnaires et des données de terrain (Knapp et al., 2011). Les modèles d'états-et-transitions peuvent être complétés par des données spatiales, permettant de prendre en compte différentes échelles, intégrant ainsi la variation spatiale des causes de changement ainsi que la dépendance spatiale des réponses à ces facteurs de changement (par exemple des variations spatiales dans la nature du sol ou la topographie) (Bestelmeyer et al., 2004, 2011). Comme vu en introduction, les modèles d'états-et-transitions servent d'outil d'aide à la décision pour la conservation ou pour la gestion, notamment en ZH (Bino et al., 2015 ; Colloff et al., 2016). Cependant les modèles d'états-et-transitions, même s'ils sont en passe de devenir un cadre majeur pour la gestion des écosystèmes terrestres, conservent des points d'amélioration possible, comme les rendre plus objectifs et plus cohérents dans leur structure et leur application (Twidwell et al., 2013). En effet, si de nombreux modèles d'états-et-transitions ont été construits, il n'existe pas réellement de définitions universelles, donc différentes interprétations de leurs éléments (états, transitions, seuils, etc.) ont été faites et un développement et un renforcement de la théorie serait nécessaire (Stringham et al., 2003). Des points d'amélioration mentionnés après 20 ans d'utilisation sont la détermination de l'importance relative des transitions liées à des événements écologiques et celles causées par des actions de gestion, ainsi que le choix du niveau approprié de modèle – comme par exemple la simplification du modèle initialement construit dans le cadre de ce modèle, et la définition des rôles des données écologiques et du savoir d'expert (Knapp et al., 2011).

### 5.5. Conclusions

Nous avons vu que les actions de gestion et les évolutions naturelles considérées ici n'affectent pas les stocks de carbone des écosystèmes humides étudiés tels qu'estimés par nos protocoles simplifiés. La seule exception est l'évolution/la transformation d'un milieu herbacé en eau en milieu humide forestier, grâce à l'augmentation de la biomasse aérienne. Le stock de carbone organique du sol est quant à lui indépendant des communautés végétales étudiées. Sa complexité rend son étude et sa gestion plus difficiles, malgré son rôle central en tant que stock de carbone pour tous les écosystèmes étudiés. Certaines améliorations du protocole ou du modèle d'états-et-transitions permettraient peut-être de détecter des différences non identifiées ici. La construction d'un modèle d'états-et-transitions, incluant différents écosystèmes humides reliés par les trajectoires de gestion permettant le passage de l'un à l'autre, associée à des mesures de terrain, permet de suivre l'évolution du niveau de fourniture d'un service écosystémique entre ces différents écosystèmes (Figure 5.7). L'estimation de plusieurs SE – *i.e.* d'un bouquet de SE – présente davantage d'intérêt avec la possibilité d'étudier les relations entre les SE entre les différents états du modèle d'états-et-transitions. La comparaison du niveau de SE entre deux ou plusieurs états permet de prédire les effets de décisions, d'actions de gestion ou d'aménagement territorial, notamment en anticipant les conséquences de changements d'utilisation des sols. Cette approche pourrait être utilisée dans le cadre de la séquence « Eviter, Réduire, Compenser » (ERC) qui est mise en place dans le cadre de projets d'aménagement.

## 5.6. Références

- Andersen, R., Farrell, C., Graf, M., Muller, F., Calvar, E., Frankard, P., Caporn, S., Anderson, P., 2017. An overview of the progress and challenges of peatland restoration in Western Europe. *Restor. Ecol.* 25, 271–282. <https://doi.org/10.1111/rec.12415>
- Bagchi, S., Briske, D.D., Wu, X.B., McClaran, M.P., Bestelmeyer, B.T., Fernández-Giménez, M.E., 2012. Empirical assessment of state-and-transition models with a long-term vegetation record from the Sonoran Desert. *Ecol. Appl. Publ. Ecol. Soc. Am.* 22, 400–411.
- Bartholomé, O., Grigulis, K., Colace, M.-P., Arnoldi, C., Lavorel, S., 2018. Methodological uncertainties in estimating carbon storage in temperate forests and grasslands. *Ecol. Indic.* 95, 331–342. <https://doi.org/10.1016/j.ecolind.2018.07.054>
- Beare, M.H., Hendrix, P.F., Cabrera, M.L., Coleman, D.C., 1994. Aggregate-Protected and Unprotected Organic Matter Pools in Conventional- and No-Tillage Soils. *Soil Sci. Soc. Am. J.* 58, 787–795. <https://doi.org/10.2136/sssaj1994.03615995005800030021x>
- Beer, C., Reichstein, M., Tomelleri, E., Ciais, P., Jung, M., Carvalhais, N., Rödenbeck, C., Arain, M.A., Baldocchi, D., Bonan, G.B., Bondeau, A., Cescatti, A., Lasslop, G., Lindroth, A., Lomas, M., Luysaert, S., Margolis, H., Oleson, K.W., Rouspard, O., Veenendaal, E., Viogy, N., Williams, C., Woodward, F.I., Papale, D., 2010. Terrestrial Gross Carbon Dioxide Uptake: Global Distribution and Covariation with Climate. *Science* 329, 834–838. <https://doi.org/10.1126/science.1184984>
- Bestelmeyer, B.T., Brown, J.R., Havstad, K.M., Alexander, R., Chavez, G., Herrick, J.E., 2003. Development and use of state-and-transition models for rangelands. *Rangel. Ecol. Manag. J. Range Manag. Arch.* 56, 114–126.
- Bestelmeyer, B.T., Goolsby, D.P., Archer, S.R., 2011. Spatial perspectives in state-and-transition models: a missing link to land management? *J. Appl. Ecol.* 48, 746–757. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2664.2011.01982.x>
- Bestelmeyer, B.T., Herrick, J.E., Brown, J.R., Trujillo, D.A., Havstad, K.M., 2004. Land Management in the American Southwest: A State-and-Transition Approach to Ecosystem Complexity. *Environ. Manage.* 34, 38–51. <https://doi.org/10.1007/s00267-004-0047-4>
- Bestelmeyer, B.T., Moseley, K., Shaver, P.L., Sanchez, H., Briske, D.D., Fernandez-Gimenez, M.E., 2010. Practical Guidance for Developing State-and-Transition Models. *Rangelands* 32, 23–30. <https://doi.org/10.2111/RANGELANDS-D-10-00077.1>
- Bino, G., Sisson, S.A., Kingsford, R.T., Thomas, R.F., Bowen, S., 2015. Developing state and transition models of floodplain vegetation dynamics as a tool for conservation decision-making: a case study of the Macquarie Marshes Ramsar wetland. *J. Appl. Ecol.* 52, 654–664. <https://doi.org/10.1111/1365-2664.12410>
- Briske, D.D., Fuhlendorf, S.D., Smeins, F.E., 2005. State-and-Transition Models, Thresholds, and Rangeland Health: A Synthesis of Ecological Concepts and Perspectives. *Rangel. Ecol. Manag.* 58, 1–10. [https://doi.org/10.2111/1551-5028\(2005\)58<1:SMTARH>2.0.CO;2](https://doi.org/10.2111/1551-5028(2005)58<1:SMTARH>2.0.CO;2)
- Bulot, A., Potard, K., Bureau, F., Bérard, A., Dutoit, T., 2017. Ecological restoration by soil transfer: impacts on restored soil profiles and topsoil functions. *Restor. Ecol.* 25, 354–366. <https://doi.org/10.1111/rec.12424>
- Burke, I.C., Yonker, C.M., Parton, W.J., Cole, C.V., Schimel, D.S., Flach, K., 1989. Texture, Climate, and Cultivation Effects on Soil Organic Matter Content in U.S. Grassland Soils. *Soil Sci. Soc. Am. J.* 53, 800–805. <https://doi.org/10.2136/sssaj1989.03615995005300030029x>
- Burton, J.I., Ares, A., Olson, D.H., Puettmann, K.J., 2013. Management trade-off between aboveground carbon storage and understory plant species richness in temperate forests. *Ecol. Appl.* 23, 1297–1310. <https://doi.org/10.1890/12-1472.1>
- Chimner, R.A., Ott, C.A., Perry, C.H., Kolka, R.K., 2014. Developing and evaluating rapid field methods to estimate peat carbon. *Wetl.* 346 1241-1246 34, 1241–1246. <https://doi.org/10.1007/s13157-014-0574-6>

- Colloff, M.J., Lavorel, S., Wise, R.M., Dunlop, M., Overton, I.C., Williams, K.J., 2016. Adaptation services of floodplains and wetlands under transformational climate change. *Ecol. Appl.* 26, 1003–1017. <https://doi.org/10.1890/15-0848>
- Costanza, R., d'Arge, R., Groot, R. de, Farber, S., Grasso, M., Hannon, B., Limburg, K., Naeem, S., O'Neill, R.V., Paruelo, J., Raskin, R.G., Sutton, P., Belt, M. van den, 1997. The value of the world's ecosystem services and natural capital. *Nature* 387, 253–260. <https://doi.org/10.1038/387253a0>
- Davidson, E.A., 1995. Spatial covariation of soil organic carbon, clay content, and drainage class at a regional scale. *Landsc. Ecol.* 10, 349–362. <https://doi.org/10.1007/BF00130212>
- Diehl, K., Burkhard, B., Jacob, K., 2016. Should the ecosystem services concept be used in European Commission impact assessment? *Ecol. Indic.* 61, 6–17. <https://doi.org/10.1016/j.ecolind.2015.07.013>
- Dignac, M.-F., Derrien, D., Barré, P., Barot, S., Cécillon, L., Chenu, C., Chevallier, T., Freschet, G.T., Garnier, P., Guenet, B., Hedde, M., Klumpp, K., Lashermes, G., Maron, P.-A., Nunan, N., Roumet, C., Basile-Doelsch, I., 2017. Increasing soil carbon storage: mechanisms, effects of agricultural practices and proxies. A review. *Agron. Sustain. Dev.* 37, 14. <https://doi.org/10.1007/s13593-017-0421-2>
- Dominati, E., Mackay, A., Green, S., Patterson, M., 2014. A soil change-based methodology for the quantification and valuation of ecosystem services from agro-ecosystems: A case study of pastoral agriculture in New Zealand. *Ecol. Econ.* 100, 119–129. <https://doi.org/10.1016/j.ecolecon.2014.02.008>
- Dramstad, W.E., Tveit, M.S., Fjellstad, W.J., Fry, G.L.A., 2006. Relationships between visual landscape preferences and map-based indicators of landscape structure. *Landsc. Urban Plan.* 78, 465–474. <https://doi.org/10.1016/j.landurbplan.2005.12.006>
- EFESE, 2018. L'Évaluation française des écosystèmes et des services écosystémiques - Les milieux humides et aquatiques continentaux, Théma. FRB.
- EFESE, 2017. L'Évaluation française des écosystèmes et des services écosystémiques (EFESE) -Cadre Conceptuel, Théma. FRB.
- Erwin, K.L., 2008. Wetlands and global climate change: the role of wetland restoration in a changing world. *Wetl. Ecol. Manag.* 17, 71. <https://doi.org/10.1007/s11273-008-9119-1>
- Falkowski, P., Scholes, R.J., Boyle, E., Canadell, J., Canfield, D., Elser, J., Gruber, N., Hibbard, K., Höglberg, P., Linder, S., Mackenzie, F.T., Iii, B.M., Pedersen, T., Rosenthal, Y., Seitzinger, S., Smetacek, V., Steffen, W., 2000. The Global Carbon Cycle: A Test of Our Knowledge of Earth as a System. *Science* 290, 291–296. <https://doi.org/10.1126/science.290.5490.291>
- Gattinger, A., Muller, A., Haeni, M., Skinner, C., Fliessbach, A., Buchmann, N., Mäder, P., Stolze, M., Smith, P., Scialabba, N.E.-H., Niggli, U., 2012. Enhanced top soil carbon stocks under organic farming. *Proc. Natl. Acad. Sci. U. S. A.* 109, 18226–18231. <https://doi.org/10.1073/pnas.1209429109>
- Grant, C.D., 2006. State-and-Transition Successional Model for Bauxite Mining Rehabilitation in the Jarrah Forest of Western Australia. *Restor. Ecol.* 14, 28–37. <https://doi.org/10.1111/j.1526-100X.2006.00102.x>
- Harmon, M.E., Woodall, C.W., Fasth, B., Sexton, J., Yatkov, M., 2011. Differences between standing and downed dead tree wood density reduction factors: A comparison across decay classes and tree species.
- Herrick, J.E., Schuman, G.E., Rango, A., 2006. Monitoring ecological processes for restoration projects. *J. Nat. Conserv.* 14, 161–171. <https://doi.org/10.1016/j.jnc.2006.05.001>
- IPCC, 2006. IPCC Guidelines for National Greenhouse Gas Inventories, Agriculture, forestry and other land use. Chapter 4.
- IPCC, 2003. Good Practice Guidance for Land Use, Land-Use Change and Forestry.
- Jin, Q., Kirk, M.F., 2018. pH as a Primary Control in Environmental Microbiology: 1. Thermodynamic Perspective. *Front. Environ. Sci.* 6. <https://doi.org/10.3389/fenvs.2018.00021>



- Kauppi, P., Selkänaho, J., Puttonen, P., 1983. A method for estimating above-ground biomass in Phragmites stands. *Ann. Bot. Fenn.* 20, 51–55.
- Keddy, P.A., Fraser, L.H., Solomeshch, A.I., Junk, W.J., Campbell, D.R., Arroyo, M.T.K., Alho, C.J.R., 2009. Wet and Wonderful: The World's Largest Wetlands Are Conservation Priorities. *BioScience* 59, 39–51. <https://doi.org/10.1525/bio.2009.59.1.8>
- Kesting, S., Wrage, N., Isselstein, J., 2009. Herbage mass and nutritive value of herbage of extensively managed temperate grasslands along a gradient of shrub encroachment. *Grass Forage Sci.* 64, 246–254. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2494.2009.00690.x>
- Knapp, Corrine Noel, Fernandez-Gimenez, M., Kachergis, E., Rudeen, A., 2011. Using Participatory Workshops to Integrate State-and-Transition Models Created With Local Knowledge and Ecological Data. *Rangel. Ecol. Manag.* 64, 158–170. <https://doi.org/10.2111/REM-D-10-00047.1>
- Knapp, Corrine N., Fernandez-Gimenez, M.E., Briske, D.D., Bestelmeyer, B.T., Wu, X.B., 2011. An Assessment of State-and-Transition Models: Perceptions Following Two Decades of Development and Implementation. *Rangel. Ecol. Manag.* 64, 598–606. <https://doi.org/10.2111/REM-D-10-00188.1>
- Köchy, M., Hiederer, R., Freibauer, A., 2015. Global distribution of soil organic carbon – Part 1: Masses and frequency distributions of SOC stocks for the tropics, permafrost regions, wetlands, and the world. *SOIL* 1, 351–365. <https://doi.org/https://doi.org/10.5194/soil-1-351-2015>
- Leifeld, J., Fuhrer, J., 2010. Organic farming and soil carbon sequestration: what do we really know about the benefits? *Ambio* 39, 585–599.
- Maltby, E., Immirzi, P., 1993. Carbon dynamics in peatlands and other wetland soils regional and global perspectives. *Chemosphere* 27, 999–1023. [https://doi.org/10.1016/0045-6535\(93\)90065-D](https://doi.org/10.1016/0045-6535(93)90065-D)
- Matzek, V., Warren, S., Fisher, C., 2016. Incomplete recovery of ecosystem processes after two decades of riparian forest restoration. *Restor. Ecol.* 24, 637–645. <https://doi.org/10.1111/rec.12361>
- McIntyre, S., Lavorel, S., 2007. A conceptual model of land use effects on the structure and function of herbaceous vegetation. *Agric. Ecosyst. Environ.* 119, 11–21. <https://doi.org/10.1016/j.agee.2006.06.013>
- Miller, M.E., Belote, R.T., Bowker, M.A., Garman, S.L., 2011. Alternative states of a semiarid grassland ecosystem: implications for ecosystem services. *Ecosphere* 2, art55. <https://doi.org/10.1890/ES11-00027.1>
- Minasny, B., Malone, B.P., McBratney, A.B., Angers, D.A., Arrouays, D., Chambers, A., Chaplot, V., Chen, Z.-S., Cheng, K., Das, B.S., Field, D.J., Gimona, A., Hedley, C.B., Hong, S.Y., Mandal, B., Marchant, B.P., Martin, M., McConkey, B.G., Mulder, V.L., O'Rourke, S., Richer-de-Forges, A.C., Odeh, I., Padarian, J., Paustian, K., Pan, G., Poggio, L., Savin, I., Stolbovoy, V., Stockmann, U., Sulaeman, Y., Tsui, C.-C., Vågen, T.-G., van Wesemael, B., Winowiecki, L., 2017. Soil carbon 4 per mille. *Geoderma* 292, 59–86. <https://doi.org/10.1016/j.geoderma.2017.01.002>
- Mitra, S., Wassmann, R., Vlek, P.L.G., 2005. An appraisal of global wetland area and its organic carbon stock. *Curr. Sci.* 88, 25–35.
- Mitsch, W.J., Bernal, B., Nahlik, A.M., Mander, Ü., Zhang, L., Anderson, C.J., Jørgensen, S.E., Brix, H., 2013. Wetlands, carbon, and climate change. *Landsc. Ecol.* 28, 583–597. <https://doi.org/10.1007/s10980-012-9758-8>
- Mitsch, W.J., Wilson, R.F., 1996. Improving the Success of Wetland Creation and Restoration with Know-How, Time, and Self-Design. *Ecol. Appl.* 6, 77–83. <https://doi.org/10.2307/2269554>
- Moreno-Mateos, D., Meli, P., Vara-Rodríguez, M.I., Aronson, J., 2015. Ecosystem response to interventions: lessons from restored and created wetland ecosystems. *J. Appl. Ecol.* 52, 1528–1537. <https://doi.org/10.1111/1365-2664.12518>

- Nelson, D.W., Sommers, L.E., 1996. Total Carbon, Organic Carbon, and Organic Matter. *Methods Soil Anal. Part 3—Chemical Methods* sssabookseries, 961–1010. <https://doi.org/10.2136/sssabookser5.3.c34>
- Pinard, M.A., Cropper, W.P., 2000. Simulated Effects of Logging on Carbon Storage in Dipterocarp Forest. *J. Appl. Ecol.* 37, 267–283.
- Plante, A.F., Conant, R.T., Stewart, C.E., Paustian, K., Six, J., 2006. Impact of Soil Texture on the Distribution of Soil Organic Matter in Physical and Chemical Fractions. *Soil Sci. Soc. Am. J.* 70, 287–296. <https://doi.org/10.2136/sssaj2004.0363>
- Prober, S.M., Stol, J., Piper, M., Gupta, V.V.S.R., Cunningham, S.A., 2014. Towards climate-resilient restoration in mesic eucalypt woodlands: characterizing topsoil biophysical condition in different degradation states. *Plant Soil* 383, 231–244. <https://doi.org/10.1007/s11104-014-2170-1>
- Rumpff, L., Duncan, D.H., Vesk, P.A., Keith, D.A., Wintle, B.A., 2011. State-and-transition modelling for Adaptive Management of native woodlands. *Biol. Conserv., Adaptive management for biodiversity conservation in an uncertain world* 144, 1224–1236. <https://doi.org/10.1016/j.biocon.2010.10.026>
- Saenger, A., Cécillon, L., Poulencard, J., Bureau, F., De Daniéli, S., Gonzalez, J.-M., Brun, J.-J., 2015. Surveying the carbon pools of mountain soils: A comparison of physical fractionation and Rock-Eval pyrolysis. *Geoderma* 241–242, 279–288. <https://doi.org/10.1016/j.geoderma.2014.12.001>
- Schirpke, U., Tasser, E., Tappeiner, U., 2013. Predicting scenic beauty of mountain regions. *Landsc. Urban Plan.* 111, 1–12. <https://doi.org/10.1016/j.landurbplan.2012.11.010>
- Skopp, J., Jawson, M.D., Doran, J.W., 1990. Steady-State Aerobic Microbial Activity as a Function of Soil Water Content. *Soil Sci. Soc. Am. J.* 54, 1619–1625. <https://doi.org/10.2136/sssaj1990.03615995005400060018x>
- Stringham, T.K., Krueger, W.C., Shaver, P.L., 2003. State and transition modeling: An ecological process approach. *Rangel. Ecol. Manag. J. Range Manag. Arch.* 56, 106–113.
- Tan, Z.X., Lal, R., Smeck, N.E., Calhoun, F.G., 2004. Relationships between surface soil organic carbon pool and site variables. *Geoderma* 121, 187–195. <https://doi.org/10.1016/j.geoderma.2003.11.003>
- Tappeiner, U., Tasser, E., Leitinger, G., Cernusca, A., Tappeiner, G., 2008. Effects of Historical and Likely Future Scenarios of Land Use on Above- and Belowground Vegetation Carbon Stocks of an Alpine Valley. *Ecosystems* 11, 1383–1400. <https://doi.org/10.1007/s10021-008-9195-3>
- Thursby, G.B., Chintala, M.M., Stetson, D., Wigand, C., Champlin, D.M., 2002. A rapid, non-destructive method for estimating aboveground biomass of salt marsh grasses. *Wetlands* 22, 626–630. [https://doi.org/10.1672/0277-5212\(2002\)022\[0626:ARNDMF\]2.0.CO;2](https://doi.org/10.1672/0277-5212(2002)022[0626:ARNDMF]2.0.CO;2)
- Torn, M.S., Trumbore, S.E., Chadwick, O.A., Vitousek, P.M., Hendricks, D.M., 1997. Mineral control of soil organic carbon storage and turnover. *Nature* 389, 170–173. <https://doi.org/10.1038/38260>
- Twidwell, D., Allred, B.W., Fuhlendorf, S.D., 2013. National-scale assessment of ecological content in the world's largest land management framework. *Ecosphere* 4, art94. <https://doi.org/10.1890/ES13-00124.1>
- Westoby, M., Walker, B., Noy-Meir, I., 1989. Opportunistic management for rangelands not at equilibrium. *Rangel. Ecol. Manag. J. Range Manag. Arch.* 42, 266–274.
- Whiting, G.J., Chanton, J.P., 2001. Greenhouse carbon balance of wetlands: methane emission versus carbon sequestration. *Tellus B* 53, 521–528. <https://doi.org/10.1034/j.1600-0889.2001.530501.x>
- Wickland, K.P., Neff, J.C., Harden, J.W., 2010. The role of soil drainage class in carbon dioxide exchange and decomposition in boreal black spruce (*Picea mariana*) forest stands. *Can. J. For. Res.* 40, 2123–2134. <https://doi.org/10.1139/X10-163>

### Chapitre 3

- Wilkinson, S., Naeth, M., Schmiegelow, F., 2005. Tropical Forest Restoration within Galapagos National Park: Application of a State-transition Model. *Ecol. Soc.* 10. <https://doi.org/10.5751/ES-01371-100128>
- Yates, C.J., Hobbs, R.J., 1997. Woodland Restoration in the Western Australian Wheatbelt: A Conceptual Framework Using a State and Transition Model. *Restor. Ecol.* 5, 28–35. <https://doi.org/10.1046/j.1526-100X.1997.09703.x>
- Zarovali, M.P., Yiakoulaki, M.D., Papanastasis, V.P., 2007. Effects of shrub encroachment on herbage production and nutritive value in semi-arid Mediterranean grasslands. *Grass Forage Sci.* 62, 355–363. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2494.2007.00590.x>
- Zweig, C.L., Kitchens, W.M., 2009. Multi-state succession in wetlands: a novel use of state and transition models. *Ecology* 90, 1900–1909.

## Annexe 5.1 : Article 4 – Evolution des stocks de carbone le long de trajectoire de gestion en zone humide

### Changes in carbon stocks along management trajectories in wetlands

Bartholomé Océane<sup>1,\*</sup>, Lavorel Sandra<sup>1,◊</sup>, Labarraque Dorothée<sup>2,□</sup>, Gaucherand Stéphanie<sup>3,♦</sup>

<sup>1</sup>Laboratoire d'Ecologie Alpine, LECA, UMR UGA-USMB-CNRS 5553, Université Grenoble Alpes, CS 40700, 38058 Grenoble cedex 9, France

<sup>2</sup>EGIS, HELIOPOLE 33-43 Avenue Georges Pompidou, BP 13115, 31131 Balma Cedex, France

<sup>3</sup>IRSTEA, 2 rue de la Papeterie, BP 76, 38402 Saint-Martin-d'Hères Cedex, France

\* [oceane.bartholomee@univ-grenoble-alpes.fr](mailto:oceane.bartholomee@univ-grenoble-alpes.fr), [sandra.lavorel@univ-grenoble-alpes.fr](mailto:sandra.lavorel@univ-grenoble-alpes.fr),

◊ [dorothee.labarraque@egis.fr](mailto:dorothee.labarraque@egis.fr), ♦ [stephanie.gaucherand@irstea.fr](mailto:stephanie.gaucherand@irstea.fr)

**Citation :** Bartholomé, O., Lavorel, S., Labarraque, D., Gaucherand, S. 2018. Évolution des stocks de carbone en fonction des trajectoires de gestion en zone humide, *Revue Science Eaux & Territoires*, article hors-série, 8 p., disponible en ligne sur <URL : <http://www.set-revue.fr/evolution-des-stocks-de-carbone-en-fonction-des-trajectoires-de-gestion-en-zone-humide>> (consulté le 14/03/2019), DOI : [10.14758/set-revue.2018.hs.07](https://doi.org/10.14758/set-revue.2018.hs.07).

### Résumé

Plans de gestion et études d'impact devraient dorénavant inclure les services écosystémiques (SE). Face au changement climatique, la régulation du climat global par le stockage de carbone par les écosystèmes est un SE au cœur des préoccupations. C'est un enjeu de la préservation et de la restauration des zones humides (ZH), écosystèmes susceptibles de stocker des quantités importantes de carbone, en particulier dans leur sol. Nous avons étudié 24 parcelles de ZH afin de déterminer par un modèle d'états-et-transitions si des actions de gestion permettraient d'agir sur leur stock de carbone. Les ZH forestières stockaient deux fois plus de carbone que les ZH herbacées. Cette différence repose essentiellement sur la biomasse aérienne. En effet, le stock de carbone organique du sol ne diffère pas entre les états considérés et apparaît indépendant de la végétation. Cette étude souligne l'importance du sol des ZH pour la régulation du climat global (> 50 % du stock de carbone pour les trois états) et la difficulté à agir sur ce compartiment complexe. Elle met en avant l'utilité des modèles d'états-et-transitions pour projeter l'effet d'actions de gestion sur des SE. Cette approche pourrait être appliquée dans le cadre de la séquence « Eviter, Réduire, Compenser ».

### Abstract

Ecosystem services (ES) are now taken into account in management schemes and impact studies. Given current climate change, global climate regulation by ecosystem carbon storage is an ES of great concern. This is especially the case for wetland protection and restoration, which as fragile ecosystems are already managed for conservation. We used a state-and-transition model for 24 wetland plots to determine whether such management actions can change their carbon stock. Aboveground biomass of forested wetlands stored twice as much carbon as herbaceous undrained wetlands. Soil organic carbon stock was unchanged across the three studied main states, and was thus independent of their vegetation. This study highlights the importance of the wetland soil carbon pool for global climate regulation, as it represented > 50 % of the total carbon stock for the three studied states, but also the difficulties to manage this complex pool. Also, it points out the advantage of state-and-transition models to follow and/or project management effects on ES. This approach could be used in the context of the mitigation hierarchy for No Net Loss of biodiversity and ecosystem services.



# Sciences Eaux & Territoires

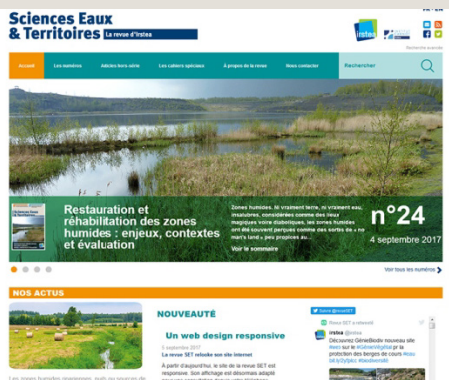
La revue d'Irstea

Article hors-série numéro 50

## Évolution des stocks de carbone en fonction des trajectoires de gestion en zone humide

Océane Bartholomée  
Sandra Lavorel  
Dorothée Labarraque  
Stéphanie Gaucherand

© Christian Schwier (AdobeStock)

[www.set-revue.fr](http://www.set-revue.fr)


### Sciences Eaux & Territoires, la revue d'Irstea

Article hors-série numéro 50 – 2018

Directeur de la publication : Marc Michel

Directrice éditoriale : Emmanuelle Jannès-Ober

Comité éditorial : Denis Cassard, Nicolas de Menthère, Véronique Gouy, Céline Granjou, Alain Hénaut, Ghislain Huyghe, Cédric Laize, Alette Maillard, Isabelle Méhault, Thierry Mougey et Michel Vallance.

Rédactrice en chef : Sabine Arbeille

Secrétariat de rédaction et mise en page : Valérie Pagneux

Infographie : Françoise Peyriguer

Conception de la maquette : C Bat

Contact édition et administration : Irstea-DRISE-IE

1 rue Pierre-Gilles de Gennes – CS 10030

92761 Antony Cedex

Tél. : 01 40 96 61 21 – Fax : 01 40 96 61 64

E-mail : set-revue@irstea.fr

Numéro paritaire : 0511 B 07860 – Dépôt légal : à parution – N°ISSN : 2109-3016

Photo de couverture : © Christian Schwier (AdobeStock)



## Évolution des stocks de carbone en fonction des trajectoires de gestion en zone humide

Les zones humides, et en particulier leur sol, sont de véritables puits de carbone, contribuant ainsi activement à la régulation du climat. Dans quelles mesures des actions de gestion peuvent augmenter la séquestration du carbone par les zones humides ? Et dans quelles proportions ? Dans cette étude, les scientifiques ont démontré la pertinence d'un modèle d'états-transitions, qui combiné à une méthode rapide et simple d'estimation des stocks de carbone dans les différents compartiments des écosystèmes, a permis de suivre la dynamique des stocks de carbone en fonction des pratiques de gestion des zones humides. Cette approche pourrait être appliquée dans le cadre de la séquence « Éviter, Réduire, Compenser » lors de projets d'aménagement du territoire.

### Contexte

#### Services écosystémiques, plans de gestion et méthodes d'estimation

Les services écosystémiques (SE) désignent les biens et les services fournis aux sociétés par les écosystèmes de manière durable. Ils se regroupent en trois grandes catégories : les services d'approvisionnement en matières premières et ressources alimentaires, les services de régulation et les services culturels (EFESE, 2017). Les SE sont des processus dynamiques dans le temps et dans l'espace, et sont en tant que tels des cibles pour la gestion des écosystèmes.

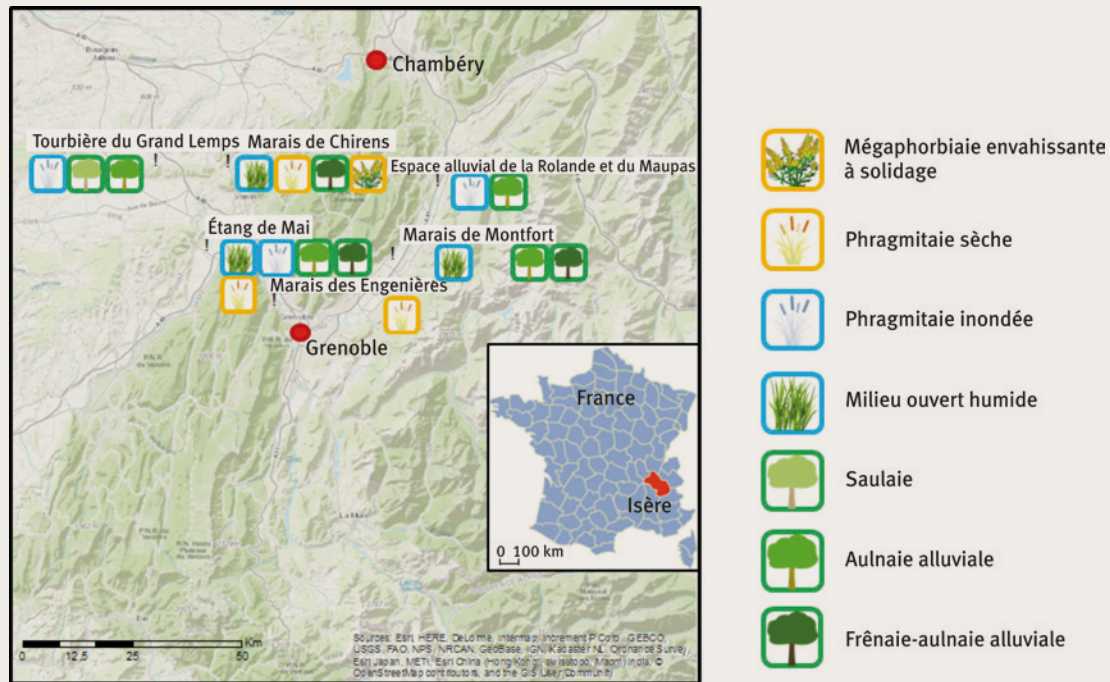
Dans le contexte actuel du changement climatique, en grande partie résultant des émissions anthropiques de gaz à effets de serre (GIEC, 2014), la régulation du climat global par le stockage de carbone est un SE au cœur des préoccupations. Ce SE est assuré par la végétation qui, par la photosynthèse, fixe une partie des gaz à effet de serre (CO<sub>2</sub>) présents dans l'atmosphère, participant ainsi à la limitation du réchauffement climatique, avec un rôle majeur des écosystèmes forestiers (Bonan, 2008). Le sol joue également un rôle essentiel dans la régulation du climat global. Le stock de carbone du sol provient essentiellement de la végétation – par la production de litière aérienne et souterraine, mais aussi des exsudats des racines et des symbioses avec les mycorhizes et les bactéries fixatrices d'azote. La durée du stockage du carbone organique dans le sol dépend de nombreux facteurs biotiques, dont les activités des micro-organismes du sol, et abiotiques. Elle peut aller de quelques jours à

plusieurs siècles (Dignac *et al.*, 2017). La régulation du climat global est un SE à considérer en priorité à l'échelle globale, mais qui doit se baser sur des décisions de gestion prises à l'échelle locale.

En effet, les SE ont été conceptualisés comme une interface entre les scientifiques, les politiques, et les décideurs. Ils devraient alors être considérés pour les démarches de gestion environnementale et de planification territoriale, notamment par le biais de leur intégration dans les études d'impact (Diehl *et al.*, 2016). La prise en compte des SE dans les plans de gestion et les études d'impact devrait se généraliser dans l'Union européenne et en France avec la loi pour la reconquête de la biodiversité, de la nature et des paysages promulguée en août 2016.

Cette prise en compte suppose des mesures de terrain fiables et comparables, qui nécessitent des méthodes simples, rapides et standardisées pour une estimation efficace des SE sur le terrain permettant des comparaisons entre sites et/ou entre études. Dans ce cadre, une collaboration s'est établie entre le Laboratoire d'écologie alpine (LECA, CNRS, Grenoble) et le bureau d'études EGIS afin de développer des méthodes d'estimation rapide de SE de régulation, dont la régulation du climat global estimé *via* le stock de carbone d'un écosystème (Bartholomé *et al.*, 2018). Cette méthode a été utilisée pour estimer le stock de carbone de milieux humides le long de trajectoires d'évolution dépendant de la gestion afin de répondre à la question suivante : la gestion conservatoire affecte-t-elle les stocks de carbone des zones humides étudiées ?

### 1 Localisation en Isère des espaces naturels sensibles et des écosystèmes échantillonnés.



### Les zones humides et leurs caractéristiques

Les zones humides (ZH) sont réputées pour la multiplicité des fonctions qu'elles remplissent, telles que d'être des lieux privilégiés de reproduction pour de nombreux oiseaux et amphibiens. Milieux d'interface entre écosystèmes aquatiques et terrestres, les ZH sont des écosystèmes essentiels pour la fourniture de différents SE tels que la régulation du régime hydrique, la purification de l'eau et la régulation du climat global (Barnaud et Fustec, 2007; EFSE, 2018; Gayet *et al.*, 2016).

Ces écosystèmes sensibles ont souvent été détruits, notamment par drainage ou comblement. Ainsi la surface des milieux humides en France a été divisée par deux entre 1960 et 1990 (EFSE, 2018) et leur état de conservation est globalement moins bon que pour d'autres écosystèmes terrestres. La réglementation française impose que toute destruction de zone humide par des aménagements soit compensée par la mise en œuvre de mesures telles que la restauration de milieux humides dégradés afin de maintenir un niveau similaire de fonctions des zones humides au sein du bassin versant concerné. Au niveau national, les mesures de conservation mises en œuvre aboutissent notamment à la création de nombreuses réserves telles que le réseau d'espaces naturels sensibles (ENS) faisant l'objet de plans de gestion.

### Sites d'étude et trajectoires de gestion

Le choix a été fait de travailler en collaboration avec le réseau d'espaces naturels sensibles (ENS) isérois, géré par le Conservatoire d'espaces naturels de l'Isère (CEN 38) et le conseil départemental de l'Isère (CD 38). Nous avons retenu 24 parcelles localisées dans cinq ENS (figure 1) et représentatives de différents états le long de trajectoires d'évolution dépendantes d'actions

de gestion. Nous avons identifié des actions de gestion permettant les transitions d'un écosystème à l'autre. Ceci a permis de construire un modèle d'états-et-transitions qui a été simplifié en vue des analyses (figures 2A et 2B, encadré 1). Les modèles « d'états-et-transitions » ont déjà été utilisés pour des études sur les zones humides parce qu'ils rendent compte de manière simple, robuste et intuitive des effets des changements environnementaux ou de la gestion sur les paramètres biotiques et abiotiques (Bino *et al.*, 2015; Colloff *et al.*, 2016). Ce sont des outils fréquemment utilisés dans le cadre d'études dites synchrones, qui se basent sur la comparaison instantanée d'écosystèmes différant selon un paramètre d'intérêt (par ex. la gestion, l'altitude...) pour en déduire leurs dynamiques en réponse à ce facteur de changement.

### 1 DÉFINITION DU MODÈLE D'ÉTATS ET TRANSITIONS

Source : EFSE, 2017.

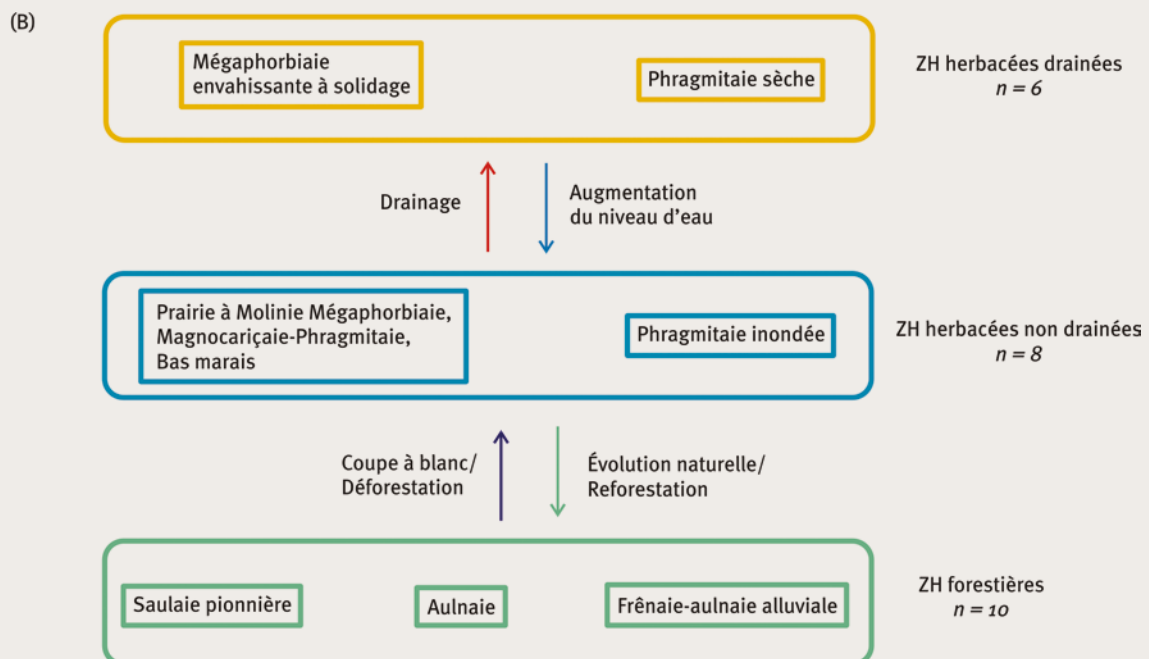
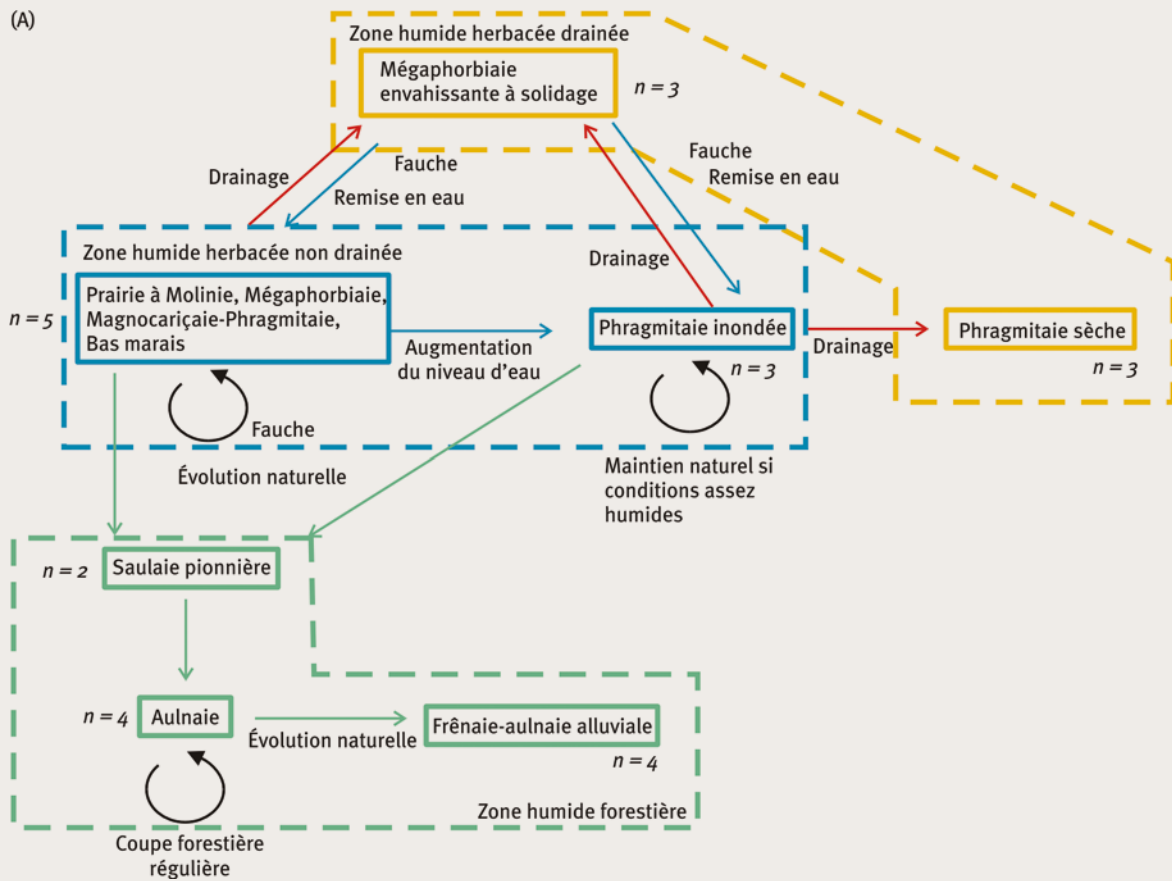
« Un modèle d'états et de transitions offre une représentation conceptuelle et opérationnelle des changements d'état des écosystèmes. Il décrit :

- les différents états d'un écosystème (par ex. états de conservation ou états le long de trajectoires de restauration) ;
- les processus ou actions, et éventuellement leurs pas de temps, permettant soit de rester dans un état donné, soit de passer à un état alternatif ;
- les transitions qui peuvent être réversibles ou non soit par dynamique naturelle, soit selon une intervention de gestion.

Les modèles d'états-et-transitions peuvent être utilisés pour caractériser la dynamique des écosystèmes et des services écosystémiques, ainsi que leur état. Ils sont particulièrement adaptés pour qualifier le degré de réversibilité des évolutions de l'état des écosystèmes et identifier les points d'intervention possibles. »



- 2 Modèles d'états-et-transitions des zones humides étudiées :  
 (A) modèle complet ;  
 (B) modèle simplifié pour les comparaisons entre les différents types de zones humides.  
 n est le nombre de parcelles par état.



Le modèle comporte des écosystèmes herbacés humides dont le maintien est assuré par de la fauche ou du pâturage. Ces ZH herbacées en eau ont été regroupées avec les phragmitaies inondées afin de former le groupe « ZH herbacées en eau » ou « ZH non drainées », c'est-à-dire avec un niveau de la nappe d'eau assez élevé (figures 2A et 2B). Si ces ZH herbacées en eau sont modérément drainées, une plante invasive telle que le solidage (*Solidago canadensis*) peut alors dominer l'écosystème et former une mégaphorbiaie envahissante, ou la phragmitaie inondée peut se transformer en phragmitaie sèche. Ces deux écosystèmes drainés ont été regroupés dans l'état « ZH herbacées drainées ». Une augmentation du niveau d'eau pourrait en théorie permettre un retour à l'état « ZH herbacées en eau ». Le drainage considéré est d'une intensité modérée et donc insuffisant pour aboutir à un écosystème herbacé mésophile. Une évolution sans intervention humaine des ZH herbacées en eau mène à la fermeture du milieu avec la formation de boisements humides, qui vont varier au cours du temps. Ces écosystèmes forestiers ont été inclus dans l'état « ZH forestières ». Nous n'avons pas étudié les actions de gestion permettant la persistance d'un écosystème dans son état initial, telles que la fauche pour maintenir un espace herbacé ouvert, étant donné qu'elles n'apportent *a priori* pas de changement dans les stocks de carbone de l'écosystème étudié.

### Estimation des stocks de carbone contenus dans les différents écosystèmes

L'estimation des stocks de carbone a été faite grâce à une méthode d'estimation rapide développée par le LECA et EGIS. Elle repose sur des indicateurs simples à mesurer sur le terrain pour chacun des quatre compartiments d'un écosystème stockant du carbone. En milieu forestiers, il s'agit de la biomasse aérienne, de la biomasse souterraine, de la matière organique morte (bois mort au sol et litière) et du carbone organique du sol (sur les 45 premiers centimètres). Pour les milieux herbacés et les phragmitaies, il s'agit des biomasse aérienne et souterraine ainsi que du carbone organique du sol. Les méthodes détaillées pour les différents compartiments, excepté la biomasse des phragmitaies, sont présentées dans l'article de Bartholomé *et al.* (2018).

### Résultats : les stocks de carbone dans les zones humides étudiées

Dans les ZH forestières, le stock de carbone (C), tous compartiments confondus, était deux fois supérieur au stock de C des ZH herbacées. Dans les premières, le stock de carbone était essentiellement réparti entre la fraction organique du sol (54% du stock total) et la biomasse aérienne (36%). La biomasse souterraine (9%), le bois mort (0,4%) et la litière (0,6%) ne représentaient qu'une part totale mineure (10% au total). Naturellement, l'importance du sol était encore plus marquée pour les ZH herbacées (prairies humides et roselières). Ainsi le sol des ZH herbacées non drainées contenait 87% de leur stock de carbone, la biomasse aérienne 4% et la biomasse souterraine 9%. Dans le cas des ZH herbacées drainées, 92% du stock total était contenu dans la fraction organique du sol alors que la biomasse aérienne ne contenait que 2% du stock total et la biomasse souterraine 5%.

La quantité de carbone stockée dans les trois compartiments des ZH herbacées n'était pas influencée significativement par le drainage ou la remise en eau (figure 3A). Le stock de carbone du sol n'était pas différent pour les trois types d'écosystèmes étudiés, c'est-à-dire que les changements de régime hydrique et les actions de gestion sur la biomasse aérienne (libre évolution/reforestation ou coupe à blanc/déforestation) ne paraissent pas affecter ce compartiment de stockage.

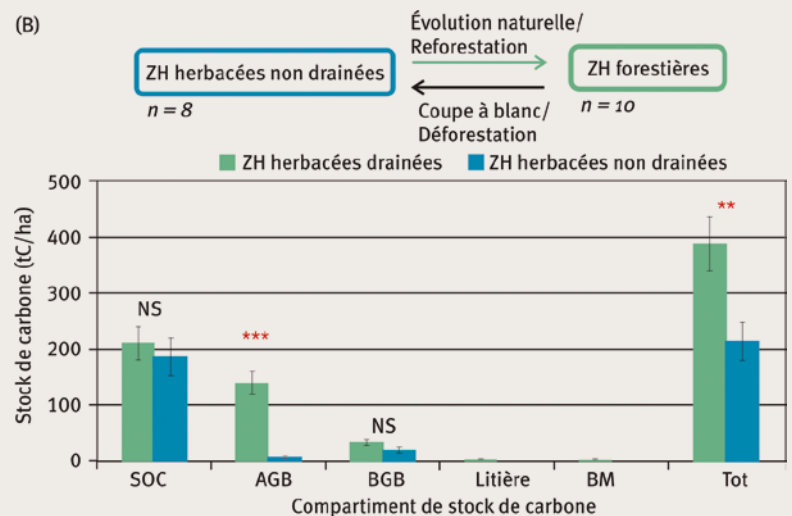
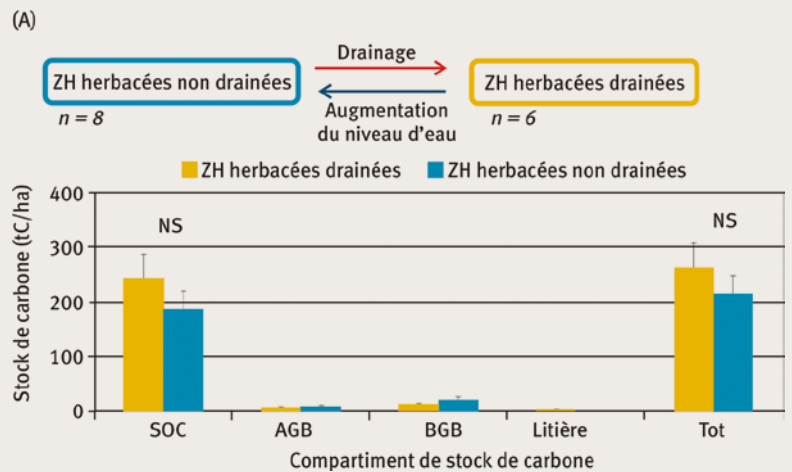
Par contre, la transition des ZH herbacées non drainées vers les ZH forestières favorisait le stockage de carbone dans la biomasse aérienne vivante (figure 3B). En outre, la présence des deux compartiments liés à la matière organique morte dans les ZH forestières (litière et bois

#### 3 Comparaison des stocks de C par compartiment :

(A) ZH herbacées non drainées et drainées ;

(B) ZH herbacées non drainées et forestières.

Les résultats des comparaisons des stocks de C par compartiment sont indiqués au-dessus des barres correspondantes : les différences non significatives sont indiquées par « NS », les différences significatives par des étoiles rouges.



SOC : carbone organique du sol  
 AGB : biomasse aérienne  
 BGB : biomasse souterraine  
 Lit : litière  
 BM : bois mort  
 Tot : stock de carbone total

► mort au sol), et donc absentes des ZH herbacées, pourrait participer à un stock de carbone total plus élevé dans les ZH forestières. La combinaison de ces deux facteurs explique que le stock de carbone était pratiquement le double dans les ZH forestières par rapport aux ZH herbacées étudiées (figure 5B), ce qui est cohérent avec les résultats de la littérature scientifique (GIECC, 2003, 2006).

## Actions de gestion et stocks de carbone

### L'importance du stock de carbone du sol

La comparaison des différents types de ZH souligne l'importance du carbone organique du sol qui représente plus de 50 % du stock de carbone pour les trois types de ZH étudiées, et ce seulement en considérant les 45 premiers centimètres du sol. Il s'agit d'un rôle connu, notamment dans les zones humides dont l'épaisseur des sols peut atteindre plusieurs mètres, et qui constitue ainsi un pôle majeur du stockage de carbone à l'échelle globale (Mitra *et al.*, 2005). Les stocks de carbone du sol des trois états comparés n'étaient pas différents, ce qui pourrait indiquer une absence d'effet des actions de gestion dont ils sont issus. En effet, contrairement à ce que l'on aurait pu attendre, les ZH herbacées drainées n'avaient pas un stock de carbone du sol inférieur à celles ne l'étant pas. Dans les ZH, la matière organique du sol est stockée dans des conditions anoxiques. Or, le drainage des ZH entraîne un passage du sol en conditions aérobie, les micro-organismes du sol décomposent alors la matière organique plus rapidement et donc le CO<sub>2</sub> est relâché sous forme de respiration (par exemple : voir Davidson, 1995). Ainsi, le drainage de tourbières est à l'origine d'une minéralisation du carbone organique du sol (Maltby et Immirzi, 1993). Également, le drainage considéré était d'intensité modérée. Il est possible qu'un drainage plus sévère, menant à une végétation non hydrophile, permette de détecter des différences dans les stocks de carbone organique du sol. La sensibilité de la méthode d'estimation des stocks de carbone n'était sans doute pas suffisante pour détecter des différences de stocks entre ces états peu différents. De plus, le temps de résidence du carbone organique dans le sol peut être de quelques jours dans sa fraction la plus labile jusqu'à plusieurs siècles dans sa fraction la plus stable. Les actions de gestion visent à augmenter la proportion de carbone organique stable du sol. Cette stabilité dépend de nombreux facteurs biotiques et abiotiques (Dignac *et al.*, 2017). Une méthode prenant en compte ces différentes fractions du sol qui peuvent être séparées selon différentes techniques (Saenger *et al.*, 2015) permettrait sans doute de détecter des différences de répartition de stocks entre les différents états des ZH. Enfin, intégrer une étude de la profondeur totale du sol organique, pouvant atteindre plusieurs mètres d'épaisseur, permettrait une estimation plus juste du stock du carbone organique du sol et, par conséquent, faciliterait sans doute la détection de différences entre les écosystèmes. Par ailleurs, les mesures ponctuelles ne permettent pas d'intégrer la dynamique temporelle du stockage du carbone, c'est-à-dire des flux de carbone entrant et sortant des différents états étudiés. Afin de détecter d'éventuels effets du drainage et des autres actions de gestion sur les stocks

de carbone d'un écosystème humide, il serait nécessaire de suivre les dynamiques du carbone après la mise en œuvre d'une action de gestion sur un même site, c'est-à-dire passer d'une étude synchronique à une étude diachronique. Une approche diachronique permettrait également de prendre en compte le fait que, la gestion étant souvent dépendante des types de sols, les parcelles drainées et les parcelles en eau puissent avoir des sols avec des propriétés différentes, par exemple la profondeur ou la texture.

Agir sur le compartiment du sol est assez complexe. En effet, le service de régulation du climat global repose à la fois sur des propriétés du sol sur lesquelles il est difficile d'agir, telles que sa texture et sa structure et sur des propriétés gérables telles que la teneur en matière organique ou en carbone ou la porosité du sol (Dominati *et al.*, 2014). Ceci permet des projets telle que l'initiative « 4 pour 1 000 » dont l'objectif serait d'augmenter le stockage de carbone de 4‰ (i.e. 0,4 %) dans les sols agricoles afin de limiter le changement climatique (Minasny *et al.*, 2017). Dans le cadre de cette démarche, il est question d'augmenter les entrées de carbone *via* des changements de pratiques agricoles. Cependant, constater les effets de telles mesures nécessite également un suivi à long terme avec des estimations régulières des stocks de carbone.

### Actions de gestion et biomasse aérienne

Le changement de stock de carbone le plus marqué était l'augmentation observée du stock de la biomasse aérienne entre une ZH herbacée et une ZH forestière. En effet, la biomasse aérienne est un compartiment où des actions de gestion peuvent être plus aisées. Dans la perspective de favoriser la régulation du climat global dans les ZH étudiées, les deux mesures à considérer seraient de limiter la déforestation et l'ouverture du milieu. Cela pourrait susciter de l'intérêt pour certains écosystèmes, telles que les saussaies qui sont généralement fauchées afin de laisser des milieux ouverts, mais qui semblent stocker significativement plus de carbone que les milieux herbacés. Ces décisions mèneraient surtout à la fermeture de milieux, entrant en conflit avec les avantages que présentent les espaces humides ouverts pour leur biodiversité caractéristique, leur valeur patrimoniale et le rôle des milieux ouverts dans l'esthétique d'un paysage. Ceci souligne l'importance de ne pas focaliser la gestion sur un SE donné, mais plutôt d'en considérer plusieurs en parallèle – ce qu'on appelle un bouquet de SE, avant de prendre des décisions de gestion favorisant un SE au détriment de plusieurs autres (EFESE, 2017 ; Lavorel *et al.*, 2017).

## Conclusion

Nous avons constaté que la principale action de gestion susceptible de fortement modifier à court terme les stocks de carbone dans les ZH étudiées était la libre évolution de milieux herbacés vers des milieux forestiers. Cette fermeture du milieu conduit en effet à une augmentation du carbone stocké dans la biomasse aérienne. L'utilisation de modèles d'états-et-transitions en combinaison avec des mesures de terrain semble une solution pertinente pour comprendre l'évolution d'un écosystème de long de trajectoires de gestion. La connaissance des



❶ À travers leur capacité à stocker le carbone, les zones humides – marais, tourbières, lacs... – et en particulier leur sol, contribuent activement à la régulation du climat.

© Richard (AdobeStock)

différents états et de la nature des transitions permet en effet de mesurer et suivre les changements du niveau de fourniture d'un ou plusieurs services écosystémiques. La comparaison du niveau de SE mesuré(s) sur des parcelles existantes permet de projeter ce que seraient les conséquences de décisions de gestion ou, plus largement, de changements d'utilisation des sols sur les écosystèmes étudiés. Cette approche pourrait trouver son utilité pour développer des plans de gestion ou d'aménagement du territoire, par exemple en cherchant à optimiser un bouquet de SE sélectionnés pour répondre à des normes environnementales et/ou à une forte demande locale pour ces SE. Cette approche trouverait également sa place dans le cadre de la restauration ou de la compensation dans l'application de la séquence ERC (« Éviter, Réduire, Compenser ») lors de la réalisation de projets d'aménagement. ■

### Les auteurs

#### Océane BARTHOLOMÉE et Sandra LAVOREL

Laboratoire d'écologie alpine, LECA,  
UMR UGA-USMB-CNRS 5553,  
Université Grenoble Alpes,  
CS 40700, 38058 Grenoble Cedex 9, France.  
✉ [oceane.bartholomee@univ-grenoble-alpes.fr](mailto:oceane.bartholomee@univ-grenoble-alpes.fr)  
✉ [sandra.lavorel@univ-grenoble-alpes.fr](mailto:sandra.lavorel@univ-grenoble-alpes.fr)

#### Dorothee LABARRAQUE

EGIS, HELIOPOLE,  
33-43 Avenue Georges Pompidou, BP 13115,  
31131 Balma Cedex, France.  
✉ [dorothee.labarraque@egis.fr](mailto:dorothee.labarraque@egis.fr)

#### Stéphanie GAUCHERAND

Université Grenoble Alpes, Irstea,  
UR LESSEM, Centre de Grenoble,  
2 rue de la Papeterie-BP 76,  
F-38402 St-Martin-d'Hères, France.  
✉ [stephanie.gaucherand@irstea.fr](mailto:stephanie.gaucherand@irstea.fr)

### EN SAVOIR PLUS...

📖 BARTHOLOMÉE, O., GRIGULIS, K., COLACE, M.P., ARNOLDI, C., LAVOREL, S., Methodological uncertainties in estimating carbon storage in temperate forests and grassland, *Ecological Indicators*, n° 95, p. 331-342, disponible sur : <https://doi.org/10.1016/j.ecolind.2018.07.054>

📖 DIGNAC, M.-F., DERRIEN, D., BARRE, P., BAROT, S., CECILLON, L., CHENU, C., CHEVALLIER, T., FRESCHET, G.T., GARNIER, P., GUENET, B., HEDDE, M., KLUMPP, K., LASHERMES, G., MARON, P.-A., NUNAN, N., ROUMET, C., BASILE-DOELSCH, I., 2017, Increasing soil carbon storage: mechanisms, effects of agricultural practices and proxies. A review, *Agronomy for sustainable development*, n° 37, 14, disponible sur : <https://link.springer.com/article/10.1007/s13593-017-0421-2#Notes> (consulté le 10/07/2018).

📖 GAYET, G., BAPTIST, F., BARAILLE, L., CAESSTEKER, P., CLEMENT, J.-C., GAILLARD J., GAUCHERAND, S., ISSELIN-NONDEDEU, F., POINSOT C., QUÉTIER, F., TOUROULT, J., BARNAUD, G., 2016, *Méthode nationale d'évaluation des fonctions des zones humides – version 1.0. Fondements théoriques, scientifiques et techniques*, Onema, MNHN, 310 p., Rapport SPN 2016 – 91, disponible sur : <http://www.onema.fr/node/3981> (consulté le 10/07/2018).

📖 PUYDARRIEUX, P., BEYOU, W., BEAUFARON, G., BRULEY, E., DARSSES, O., DEVAUX, J., DEGEORGES P., J., FLORINA, C., KERVINIO, Y., SAPIJANSKAS, 2017, *L'évaluation française des écosystèmes et des services écosystémiques (EFESE) – Cadre Conceptuel*, Théma, FRB, 88 p., disponible sur : <https://www.ecologique-solidaire.gouv.fr/levaluation-francaise-des-ecosystemes-et-des-services-ecosystemiques> (consulté le 10/07/2018).

## BIBLIOGRAPHIE COMPLÈTE

- BARNAUD, G., FUSTEC, É., 2007, *Conserver les milieux humides: pourquoi ? comment ?*, Éditions Quae, Éducagri, 230 p.
- BARTHOLOMÉE, O., GRIGULIS, K., COLACE, M.P., ARNOLDI, C., LAVOREL, S., Methodological uncertainties in estimating carbon storage in temperate forests and grassland, *Ecological Indicators*, n°95, p. 331-342, disponible sur : <https://doi.org/10.1016/j.ecolind.2018.07.054>
- BINO, G., SISSON, S.A., KINGSFORD, R.T., THOMAS, R.F., BOWEN, S., 2015, Developing state and transition models of floodplain vegetation dynamics as a tool for conservation decision-making: a case study of the Macquarie Marshes Ramsar wetland, *J. Appl. Ecol.*, n° 52, p. 654-664, disponible sur : <https://doi.org/10.1111/1365-2664.12410>
- COLLOFF, M.J., LAVOREL, S., WISE, R.M., DUNLOP, M., OVERTON, I.C., WILLIAMS, K.J., 2016, Adaptation services of floodplains and wetlands under transformational climate change, *Ecol. Appl.*, n° 26, p. 1003-1017, disponible sur : <https://doi.org/10.1890/15-0848>
- DAVIDSON, E.A., 1995, Spatial covariation of soil organic carbon, clay content, and drainage class at a regional scale, *Landsc. Ecol.*, n° 10, p. 349-362, disponible sur : <https://doi.org/10.1007/BF00130212>
- DEVAUX, J., HELIER, A., 2018, *Les milieux humides et aquatiques continentaux*, EFESÉ, Théma, FRB, 246 p.
- DIEHL, K., BURKHARD, B., JACOB, K., 2016, Should the ecosystem services concept be used in European Commission impact assessment?, *Ecol. Indic.*, n° 61, p. 6-17, disponible sur : <https://doi.org/10.1016/j.ecolind.2015.07.013>
- DIGNAC, M.-F., DERRIEN, D., BARRE, P., BAROT, S., CECILLON, L., CHENU, C., CHEVALLIER, T., FRESCHET, G.T., GARNIER, P., GUENET, B., HEDDE, M., KLUMPP, K., LASHERMES, G., MARON, P.-A., NUNAN, N., ROUMET, C., BASILE-DOELSCH, I., 2017, Increasing soil carbon storage: mechanisms, effects of agricultural practices and proxies. A review, *Agronomy for sustainable development*, n° 37, 14, disponible sur : <https://link.springer.com/article/10.1007/s13593-017-0421-2#Notes> (consulté le 10/07/2018).
- DOMINATI, E., MACKAY, A., GREEN, S., PATTERSON, M., 2014, A soil change-based methodology for the quantification and valuation of ecosystem services from agro-ecosystems: a case study of pastoral agriculture in New Zealand, *Ecological Economics*, n° 100, p. 119-129.
- GAYET, G., BAPTIST, F., BARAILLE, L., CAESTECKER, P., CLEMENT, J.-C., GAILLARD J., GAUCHERAND, S., ISSELIN-NONDEDEU, F., POINSOT C., QUÉTIER, F., TOUROULT, J., BARNAUD, G., 2016, *Méthode nationale d'évaluation des fonctions des zones humides – version 1.0. Fondements théoriques, scientifiques et techniques*, Onema, MNHN, 310 p., Rapport SPN 2016 – 91, disponible sur : <http://www.onema.fr/node/3981> (consulté le 10/07/2018).
- GIEC, 2003, *Recommandations en matière de bonnes pratiques pour le secteur de l'utilisation des terres, changements d'affectation des terres et foresterie*, Publié : IGES, Japon.
- GIEC, 2006, *Lignes directrices 2006 du GIEC pour les inventaires nationaux de gaz à effet de serre, préparé par le Programme pour les inventaires nationaux de gaz à effet de serre*, Eggleston H.S., Buendia L., Miwa K., Ngara T., Tanabe K. (eds), Publié : IGES, Japon.
- GIEC, 2014, *Changements climatiques 2014: Rapport de synthèse. Contribution des Groupes de travail I, II et III au cinquième Rapport d'évaluation du Groupe d'experts intergouvernemental sur l'évolution du climat* [Sous la direction de l'équipe de rédaction principale, R.K. Pachauri et L.A. Meyer], GIEC, Genève, Suisse, 161 p.
- LAVOREL, S., BIERRY, E., CROUZAT, E., 2016, Gestion intégrée des territoires par une approche par les réseaux de services, *Sciences, Eaux & Territoires*, Hors série n° 21, disponible sur : [http://www.set-revue.fr/sites/default/files/articles/pdf/set-revue-gestion-territoires-reseaux-services\\_0.pdf](http://www.set-revue.fr/sites/default/files/articles/pdf/set-revue-gestion-territoires-reseaux-services_0.pdf)
- MALTBY, E., IMMIRZI, P., 1993, Carbon dynamics in peatlands and other wetland soils regional and global perspectives, *Chemosphere*, n° 27, p. 999-1023. disponible sur : [https://doi.org/10.1016/0045-6535\(93\)90065-D](https://doi.org/10.1016/0045-6535(93)90065-D)
- MITRA, S., WASSMANN, R., VLEK, P.L.G., 2005, An appraisal of global wetland area and its organic carbon stock, *Curr. Sci.*, n° 88, p. 25-35.
- NELSON, D.W., SOMMERS, L.E., 1996, Total Carbon, Organic Carbon, and Organic Matter, *Methods of Soil Analysis, Part 3, Chemical Methods SSSA Book Series n° 5*, p. 961-1010, disponible sur : <https://doi.org/10.2136/sssabookser5.3.c34>
- PUYDARRIEUX, P., BEYOU, W., BEAUFARON, G., BRULEY, E., DARSEZ, O., DEVAUX, J., DEGEORGES P., J., FLORINA, C., KERVINIO, Y., SAPIJANSKAS, 2017, *L'évaluation française des écosystèmes et des services écosystémiques (EFESÉ) – Cadre Conceptuel*, Théma, FRB, 88 p., disponible sur : <https://www.ecologique-solidaire.gouv.fr/evaluation-francaise-des-ecosystemes-et-des-services-ecosystemiques> (consulté le 10/07/2018).
- SAENGER, A., CÉCILLON, L., POULENARD, J., BUREAU, F., DE DANIELI, S., GONZALEZ, J.-M., BRUN, J.-J., 2015, Surveying the carbon pools of mountain soils: A comparison of physical fractionation and Rock-Eval pyrolysis, *Geoderma*, n° 241-242, p. 279-288.





## 6. Discussion générale

---

*« La foule des artistes, des savants et de tous ceux qui, sans prétendre à l'art ni à la science, veulent simplement se restaurer dans la libre nature, se dirige surtout vers les régions de montagnes. Chaque année, dès que la saison permet aux voyageurs de visiter les hautes vallées et de s'aventurer sur les pics, des milliers et des milliers d'habitants des plaines accourent vers les parties des Pyrénées et des Alpes les plus célèbres par leur beauté ; la plupart viennent, il est vrai, pour obéir à la mode, par désœuvrement ou par vanité, mais les initiateurs du mouvement sont ceux qu'attire l'amour des montagnes elles-mêmes, et pour qui l'escalade des rochers est une véritable volupté. La vue des hautes cimes exerce sur un grand nombre d'hommes une sorte de fascination ; c'est par un instinct physique, et souvent sans mélange de réflexion, qu'ils se sentent portés vers les monts pour en gravir les escarpements. Par la majesté de leur forme et la hardiesse de leur profil dessiné en plein ciel, par la ceinture de nuées qui s'enroule à leurs flancs, par les variations incessantes de l'ombre et de la lumière qui se produisent dans les ravins et sur les contreforts, les montagnes deviennent pour ainsi dire des êtres doués de vie, et c'est afin de surprendre le secret de leur existence qu'on cherche à les conquérir. En outre on se sent attiré vers elles par le contraste qu'offre la beauté virginale de leurs pentes incultes avec la monotonie des plaines cultivées et souvent enlaidies par le travail de l'homme. »*

**Elisée Reclus**, 1866, *Du sentiment de la nature dans les sociétés modernes*





## 6. Discussion générale

L'objectif de cette thèse était de développer des protocoles de terrain rapides et fiables afin d'estimer des services écosystémiques (SE). Il s'agissait donc de mettre au point des protocoles réalisables de préférence lors d'une seule visite sur la parcelle d'étude et ne nécessitant pas la mobilisation de connaissances ou d'équipements spécifiques, afin d'être applicables par des non-naturalistes ou des naturalistes non spécialistes en écologie fonctionnelle.

Nous avons choisi de travailler sur deux SE de régulation : la régulation du climat global par la séquestration de carbone et la pollinisation. La réflexion menée a suivi les étapes de construction d'un protocole. Les obstacles qui ont été rencontrés étaient souvent dus aux incertitudes inhérentes au développement méthodologique. L'incertitude conceptuelle liée à la **définition du SE** étudié a été abordée pour le SE de pollinisation. Puis la construction du protocole *per se* et les incertitudes associées ont été traitées pour les deux SE étudiés. Pour commencer, nous avons abordé **la sélection des indicateurs** découlant du choix de la définition du SE de pollinisation. Puis nous avons comparé les estimations du SE de pollinisation obtenues par des indicateurs directs – liés à la présence des insectes pollinisateurs sur la parcelle – et indirects – liés aux ressources d'alimentation et de nidification disponibles sur la parcelle et dans le paysage. Les objectifs étaient, d'une part, de tester la cohérence entre ces deux types d'indicateurs pour le SE de pollinisation et, d'autre part, de vérifier si une estimation basée uniquement sur des indicateurs indirects était envisageable. Également, parmi les indicateurs indirects, nous avons cherché à identifier les éléments du paysage susceptibles d'influencer la réalisation du SE de pollinisation dans cette parcelle, ce qui pourrait mener au développement d'une méthode basée uniquement sur l'analyse cartographique du paysage. Les incertitudes associées à **la simplification d'un protocole** d'estimation d'un SE ont été abordées pour le SE de régulation du climat global. Nous avons comparé des protocoles d'estimation simplifiés à un protocole plus complet et quantifié les incertitudes causées par ces simplifications. L'objectif était de simplifier le protocole du SE de régulation du climat global. Enfin, afin de tester **l'applicabilité** du protocole rapide sur le terrain, nous avons appliqué le protocole simplifié d'estimation du SE de régulation du climat global sur un ensemble de zones humides représentatives de trajectoires d'évolution possibles de ces milieux en fonction d'actions de gestion. L'objectif secondaire était de tester si les stocks de carbone des zones humides résultant de ces actions de gestion différaient.

Ce travail a mis en avant que les incertitudes présentes à chaque étape du développement de protocole d'estimation de SE ne sont pas les mêmes pour différents SE. L'incertitude conceptuelle s'est principalement posée pour le SE de pollinisation, découlant de la multiplicité de ses définitions. La simplification de protocole a soulevé des incertitudes d'origines différentes : par la comparaison d'indicateurs directs et indirects pour le SE de pollinisation et par la comparaison de différents protocoles mesurant les mêmes indicateurs pour le SE de régulation du climat global. Le développement d'un protocole d'estimation de SE est donc différent selon les SE étudiés et selon les objectifs spécifiques de ce protocole.

La discussion de ce manuscrit débute par un récapitulatif des résultats obtenus en cherchant à répondre aux quatre questions structurant la thèse et des principales réflexions découlant de ces résultats :

- (i) Quelle est l'étendue de la multiplicité des définitions, des indicateurs et des méthodes d'estimation pour un SE ?
- (ii) Est-ce que l'estimation par des indicateurs indirects peut se substituer à l'estimation par des indicateurs directs ?
- (iii) Quelles sont les incertitudes liées à la simplification d'un protocole ?
- (iv) Est-ce que des décisions de gestion sont susceptibles d'affecter le stockage de carbone en zones humides ?

Dans un deuxième temps, après avoir présenté les limites et les améliorations possibles des protocoles développés, je discute leur possible complémentarité d'utilisation avec les protocoles de la boîte à outils TESSA qui propose une série d'indicateurs permettant une évaluation biophysique des SE (Peh et al., 2013). Dans un troisième temps, la discussion porte sur les applications potentielles des protocoles développés à d'autres SE que ceux étudiés ici. Plus particulièrement je discute les possibles indicateurs communs aux SE de pollinisation et de lutte biologique contre les ravageurs des cultures. La dernière section aborde les apports méthodologiques potentiels de la télédétection pour l'estimation de ces deux SE et l'intégration des protocoles développés dans la cartographie des SE.

## 6.1. Développement de protocoles : des incertitudes au test d'applicabilité

### 6.1.1. Quelle est l'étendue de la multiplicité des définitions, des indicateurs et des méthodes d'estimation pour un SE ?

#### *Définitions, indicateurs et contraintes : choix méthodologiques*

La synthèse bibliographique sur le SE de pollinisation a mis en évidence l'existence de nombreuses définitions pour ce SE, comme souligné par Liss et al. (2013). Ces définitions se rapportent, d'une part, à la **capacité du SE de pollinisation**, *i.e.* la pollinisation pouvant être fournie par l'écosystème par les ***insectes pollinisateurs*** présents sur la parcelle d'étude et, d'autre part au **flux du SE de pollinisation**, *i.e.* les résultats du SE de pollinisation : ***les graines et/ou fruits produits*** grâce à la pollinisation animale (**Figure 6.1**). Les indicateurs de la capacité de l'écosystème à fournir ce SE partagent les méthodes d'estimation liées aux insectes pollinisateurs (observations focales, captures par pièges ou au filet). Les indicateurs du flux de SE ont en commun les méthodes liées à la caractérisation des graines/fruits produits. Il est primordial de choisir avec soin les indicateurs et les méthodes d'estimation pour être cohérent avec l'objectif de l'étude et avec ses contraintes financières, temporelles, humaines, techniques et de connaissances requises. Si l'estimation du flux du SE de pollinisation correspond à la mesure du SE réellement reçu par la société, sa mesure nécessite la mise en place d'expériences d'exclusion des insectes pollinisateurs afin d'estimer la part de la production due à la pollinisation animale ainsi que d'attendre la fin de la maturation de la récolte. Ces protocoles d'estimation se font donc sur plusieurs visites sur le terrain qui s'étalent dans le temps. Dans le cadre du développement d'un protocole d'estimation du SE, nous avons choisi d'estimer la **capacité du SE de pollinisation**, définie comme la ***présence d'insectes pollinisateurs***, correspondant aux contraintes du projet, à savoir une méthode rapide et facile à mettre en place. La caractérisation des communautés d'insectes pollinisateurs se fait lors d'une unique visite sur le terrain et la mise en place des méthodes d'estimation nécessite peu de temps et de moyens. Cette

définition permet une estimation à partir d'indicateurs directs (abondance et richesse de différents groupes d'insectes pollinisateurs) et indirects qui caractérisent les ressources de nidification et d'alimentation disponibles localement et dans le paysage pour les pollinisateurs. L'estimation de l'abondance et de la richesse des insectes pollinisateurs est faite à partir d'observations focales des plantes étudiées.

Pour le SE de régulation du climat global, la situation était différente. En effet, la régulation du climat global correspond à l'ensemble des mécanismes participant à l'atténuation des changements climatiques d'origine anthropique. Un de ces mécanismes est la régulation des émissions de gaz à effets de serre par l'action de la végétation et du sol, principalement par la séquestration du dioxyde de carbone. Le mécanisme de séquestration du carbone peut être estimé à partir d'indicateurs se scindant en deux catégories (**Figure 6.1**). La première inclut les indicateurs se rapportant à l'estimation de la **séquestration de carbone** *per se*, *i.e.* le bilan net des différentes fonctions écologiques impliquées dans le gain (*i.e.* la photosynthèse), le recyclage (*i.e.* la décomposition) et la perte (*i.e.* la respiration) de carbone. Ces indicateurs prennent en compte la dimension temporelle de ce service. La seconde catégorie inclut les indicateurs se rapportant à l'estimation des **stocks de carbone**, *i.e.* la quantité de carbone présente dans l'écosystème à un instant *t*. L'estimation de la séquestration correspond à l'estimation du SE *per se* mais les méthodes d'estimation nécessitent soit la mise en place d'équipements conséquents (par ex. des tours à flux) soit au moins deux visites sur le terrain afin d'estimer la différence des stocks (le flux) de carbone entre les deux visites. Au vu des contraintes liées à l'étude (de préférence une unique visite sur le terrain, équipement léger), le choix a été fait de se concentrer sur l'estimation des **stocks de carbone** afin de pouvoir développer un protocole rapide et facile à mettre en œuvre. Le stock de carbone *per se* n'est jamais mesuré, étant donné que cela nécessiterait de brûler intégralement la parcelle d'étude. Les indicateurs de l'estimation des stocks de carbone concernent donc la mesure de variables environnementales correspondant à l'estimation de la biomasse telles que le diamètre à hauteur de poitrine des arbres, l'épaisseur de la litière ou la hauteur végétative de la végétation herbacée. Ces indicateurs peuvent être estimés et traités (mathématiquement) par des protocoles plus ou moins complexes. Une simplification possible de protocole pourrait passer par la comparaison des mêmes indicateurs estimés/traités par des protocoles de niveaux de complexité différents afin de s'assurer de la fiabilité du protocole simplifié.

### **6.1.2. Est-ce que l'estimation par des indicateurs indirects peut se substituer à l'estimation par des indicateurs directs ?**

#### ***Incertitudes liées à la simplification d'un protocole basé sur des indicateurs indirects***

Pour le **SE de pollinisation**, des relations très variables ont été mises en évidence entre les indicateurs directs et indirects. Dans la plupart des cas la combinaison de plusieurs indicateurs indirects était nécessaire pour refléter de la manière la plus fiable possible l'estimation faite à partir de l'indicateur direct. Si une relation existait, le pouvoir prédictif des indicateurs indirects (liés aux ressources) seuls était de 10 à 53 % (moyenne de 19 %) pour les vergers et de 22 à 84 % (moyenne de 41 %) pour les prairies pour prédire les indicateurs directs (liés aux pollinisateurs). Également, certains groupes de pollinisateurs n'étaient corrélés à aucune variable environnementale (**Tableau 6.1**). La combinaison de plusieurs indicateurs indirects permettait d'améliorer les relations entre les deux types d'indicateurs. Le pouvoir prédictif des modèles impliquant plusieurs variables étaient de 25 à 61 % en verger (moyenne de 36 %) et de 23 à 84 % (moyenne de 62 %) en prairie. L'incertitude

était donc liée à la part de variabilité observée de l'estimation d'un indicateur direct qui n'était pas expliquée par un (ou plusieurs) indicateur(s) indirect(s), soit  $(1-R^2_{\text{adj}})*100$  (exprimé en pourcentage),  $R^2_{\text{adj}}$  étant le coefficient de détermination des régressions linéaires entre indicateurs directs et indirects (**Figure 6.1**). A cause de ces incertitudes méthodologiques parfois élevées, il semble actuellement trop tôt pour élaborer un protocole d'estimation se basant seulement sur les indicateurs indirects. De même, s'il a été possible d'identifier des éléments (semi-)naturels du paysage favorisant les communautés de pollinisateurs, les relations n'étaient pas assez fortes que pour permettre la mise au point d'un protocole basé uniquement sur les indicateurs indirects à l'échelle paysagère (**Tableau 6.1**). Ces relations permettent néanmoins de prévoir quels éléments du paysage peuvent favoriser la présence d'insectes pollinisateurs. En effet, nous avons décidé de considérer qu'un ensemble d'indicateurs indirects reflète de manière fiable les indicateurs directs à partir d'une explication de 50% de la variabilité observée. Des protocoles basés sur les indicateurs indirects seraient donc envisageables pour l'abondance de pollinisateurs en verger et pour la richesse, les abondances d'hyménoptères sauvages, de syrphes et de diptères autres que les syrphes en prairie.

Une solution alternative pour conserver l'estimation de tous les indicateurs directs serait un protocole n'incluant que l'estimation de la présence d'insectes pollinisateurs sur la parcelle d'études, ce qui conserverait les contraintes météorologiques et saisonnières – devoir mener la campagne de terrain un jour de beau temps au moment de la floraison de la plante d'intérêt. Cette option représenterait 2h d'observations focales pour les parcelles de vergers et 1h pour les parcelles de prairie, mais elle supprimerait les contraintes chronophages liées à l'estimation des ressources florales et de nidification dans la parcelle d'étude et les contraintes techniques d'estimation des ressources à l'échelle paysagère par méthodes cartographiques.

Le développement d'un protocole reposant uniquement sur des indicateurs indirects nécessiterait une étude plus approfondie des relations entre les communautés de pollinisateurs et les ressources disponibles pour eux, par exemple en affinant les groupes d'insectes et en testant des indicateurs indirects supplémentaires.

### 6.1.3. Quelles sont les incertitudes liées à la simplification d'un protocole ?

Nous avons estimé les conséquences de simplifications du protocole d'estimation du SE de régulation du climat global en termes d'incertitude méthodologique, mesurée comme étant l'erreur relative moyenne (en pourcentage) d'une estimation par un protocole simplifié par rapport à l'estimation par le protocole de référence (**Figure 6.1**). Il n'existe pas de consensus sur les mesures d'incertitude à utiliser ni sur les seuils « acceptables » d'incertitude. Nous avons donc fixé « arbitrairement » le seuil acceptable d'incertitude à une erreur relative moyenne de 20 %. Afin de tester **l'applicabilité et l'adaptabilité** des protocoles développés pour l'estimation des stocks de carbone, ils ont été testés sur une gamme d'écosystèmes forestiers et herbacés. Les incertitudes liées à la simplification variaient selon les compartiments de stocks de carbone et selon les écosystèmes considérés. La simplification a été considérée acceptable pour l'estimation des deux principaux stocks de carbone, celui de la biomasse aérienne en forêt et celui du sol (quel que soit le type d'écosystème). Pour certains indicateurs, une simplification n'était pas possible au vu des incertitudes élevées. Cependant il ne faut pas perdre de vue que les choix d'une autre valeur seuil pour l'« acceptabilité » du degré d'incertitude ou d'une autre mesure de l'incertitude auraient pu changer les simplifications possibles.

Lors de l'application des protocoles simplifiés, il est essentiel de garder l'existence des incertitudes en mémoire afin de les prendre en compte lors de l'interprétation des estimations de stocks de carbone, bien que peu d'études considèrent les incertitudes dans l'estimation des SE (Hamel and Bryant, 2017).

#### **6.1.4. Applicabilité du protocole simplifié du SE de régulation du climat global à une variété d'écosystèmes prairiaux et forestiers**

##### **6.1.4.1. Application du protocole et réalité du terrain**

L'application du protocole simplifié d'estimation des stocks de carbone pour le SE de régulation du climat global nécessite des temps variables selon les conditions rencontrées sur le terrain. Il s'agit des temps moyens de mise en œuvre pour des parcelles homogènes, *i.e.* avec une végétation représentative de l'écosystème étudié, et dans le cadre de l'échantillonnage spécifié dans le protocole (parcelle de 400 m<sup>2</sup> en forêt, 2 transects de 30 m en prairie et un transect de 30 m en phragmitaie). Dans le cas d'étude d'écosystèmes avec des superficies importantes, l'échantillonnage de plusieurs parcelles pourrait être nécessaire afin de s'assurer de la représentativité des parcelles choisies. En effet, la question de la représentativité des parcelles d'échantillonnage resterait à traiter, car elle n'a pas été abordée dans le cadre de cette thèse, le travail s'étant concentré sur le développement des protocoles et leur fiabilité. Il serait donc nécessaire d'estimer le nombre de parcelles à étudier dans le cadre d'écosystèmes de plusieurs hectares.

Pour deux intervenants, le protocole d'estimation des stocks de carbone en forêt nécessite entre 1h et 2h. Le temps minimal correspond à une forêt avec un sous-bois peu dense/inexistant et avec un sol meuble contenant peu de pierres. Si le sous-bois est dense ou la nature du sol ne permet pas une utilisation aisée de la tarière (par ex. un sol caillouteux), le temps nécessaire peut facilement passer à 1h30/1h45. Si ces deux facteurs se combinent, la durée du travail de terrain peut être de 2h voire 2h15. Ces différents temps d'échantillonnage sont également modulés par les caractéristiques du boisement, pour deux forêts avec des conditions similaires de sous-bois et de sol, une forêt avec des arbres de gros diamètre et peu nombreux sera plus rapidement échantillonnée qu'une forêt dense composée d'arbres fins. En prairie, le travail de terrain est plus rapide, nécessitant entre 45 min et 1h15 pour deux intervenants. La nature du sol influence le temps d'échantillonnage, avec une augmentation du temps nécessaire en cas de sol compact et/ou caillouteux. Le protocole, tant en milieu forestier que prairial, est donc **rapidement** mis en place, avec un **équipement limité** (un pied à coulisse (substituable par un mètre ruban) pour le diamètre (la circonférence) des arbres, un mètre de charpentier pour l'épaisseur de litière et la hauteur végétative en prairie, une tarière pour les échantillons de sol, des anneaux de densité (substituables par des anneaux en PVC) pour la densité apparente du sol).

## Discussion générale

**Tableau 6.1 :** Relations entre les indicateurs directs (caractérisant les communautés d'insectes pollinisateurs) et les indicateurs indirects (caractérisant les ressources d'alimentation et de nidification à l'échelle de la parcelle et du paysage) du SE de pollinisation. Les indicateurs liés à la gestion (à la présence et à la localisation des ruches) n'étaient pas inclus. Ils n'apparaissent que s'ils étaient inclus dans le modèle linéaire multiple maximisant la part expliquée de la variance observée. Les  $R^2$  correspondent aux coefficients de détermination des régressions linéaires entre les indicateurs directs en variables réponses et les indicateurs indirects en variables explicatives. Les indicateurs en gras sont les indicateurs indirects conservés si la construction d'un modèle multiple n'améliorait pas la part de variance expliquée. ( $R^2 = 0,25$  ou  $0,17$ ) : coefficients de détermination de deux échelles de paysage citées. % de prairie 3 km : couvert de prairie dans un rayon de 3 km autour de la parcelle. / : groupe avec un nombre d'individus trop faible que pour être étudié seul.

Indicateurs directs (pollinisateurs)	Indicateurs indirects en vergers (ressources alimentaires et de nidification)	Indicateurs indirects en prairies (ressources alimentaires et de nidification)
<b>Abondance des pollinisateurs avec l'abeille domestique</b>	<p><b>Parcelle</b> Diversité de la morphologie florale des fleurs du sous-verger (<math>R^2 = 0,26</math>)</p> <p><b>Paysage</b> Isolement de la prairie la plus proche (<math>R^2 = 0,53</math>) % de prairie 3 km ou 500 m (<math>R^2 = 0,46</math>) Longueur de lisière forestière 3 km (<math>R^2 = 0,26</math>) Surface de haie 3 km ou 500 m (<math>R^2 = 0,25</math> ou <math>0,17</math>) % de forêt 3 km (<math>R^2 = 0,13</math>)</p> <p><b>Modèle à plusieurs variables</b> <b>Isolement de la prairie la plus proche + indice de localisation des ruches (<math>R^2 = 0,61</math>)</b></p>	<p><b>Parcelle</b> <b>Diversité de la morphologie florale (<math>R^2 = 0,39</math>)</b> Présence de haies sur le contour (<math>R^2 = 0,22</math>)</p>
<b>Richesse de groupes avec l'abeille domestique</b>	<p><b>Paysage</b> <b>% de prairie 3 km ou 500 m (<math>R^2 = 0,25</math> ou <math>0,14</math>)</b> Surface de haie 3 km (<math>R^2 = 0,15</math>) % de forêt 3 km (<math>R^2 = 0,11</math>) Isolement de la prairie la plus proche (<math>R^2 = 0,11</math>)</p>	<p><b>Parcelle</b> Présence de haies sur le contour (<math>R^2 = 0,57</math>) Nb. moyen de terriers par transect (<math>R^2 = 0,24</math>)</p> <p><b>Paysage</b> Isolement de la forêt la plus proche (<math>R^2 = 0,24</math>)</p> <p><b>Modèle à plusieurs variables</b> <b>Présence de haies sur le contour + nb. moyen de terriers par transect (<math>R^2 = 0,70</math>)</b></p>
<b>Abondance d'abeilles domestiques</b>	<p><b>Paysage</b> Isolement de la prairie la plus proche (<math>R^2 = 0,30</math>) Longueur de lisière forestière 3 km (<math>R^2 = 0,19</math>) % de prairie 3 km ou 500 m (<math>R^2 = 0,11</math> ou <math>0,19</math>)</p> <p><b>Modèle à plusieurs variables</b> <b>Isolement de la prairie la plus proche + indice de localisation des ruches (<math>R^2 = 0,45</math>)</b></p>	Pas de relation observée avec les indicateurs indirects
<b>Abondance d'hyménoptères sauvages</b>	<p><b>Paysage</b> % de forêt 3 km ou 500 m (<math>R^2 = 0,10</math> ou <math>0,21</math>) % de prairie 3 km (<math>R^2 = 0,19</math>) Longueur de lisière forestière 3 km (<math>R^2 = 0,11</math>) Isolement de la prairie la plus proche (<math>R^2 = 0,12</math>)</p> <p><b>Modèle à plusieurs variables</b> <b>% de forêt à 500 m + % de prairie à 3 km (<math>R^2 = 0,26</math>)</b></p>	<p><b>Parcelle</b> Présence de haies sur le contour (<math>R^2 = 0,44</math>) Nb. moyen de terriers par transect (<math>R^2 = 0,30</math>) Nb. moyen de tas de terre par transect (<math>R^2 = 0,41</math>)</p> <p><b>Paysage</b> % forêt 3 km (<math>R^2 = 0,48</math>)</p> <p><b>Modèle à plusieurs variables</b> <b>Présence de haie sur le contour + nb. moyen de terriers par transect + nb. moyen de tas de terre par transect (<math>R^2 = 0,83</math>)</b></p>
<b>Abondance de diptères</b>	<p>Diptères dont syrphes</p> <p><b>Paysage</b> % de prairie 3 km ou 500 m (<math>R^2 = 0,14</math> ou <math>0,11</math>) Surface de haie 3 km (<math>R^2 = 0,13</math>) Isolement de la prairie la plus proche (<math>R^2 = 0,13</math>)</p> <p><b>Meilleur modèle</b> <b>Indice de localisation des ruches (<math>R^2 = 0,25</math>)</b></p>	<p>Diptères autres que des syrphes</p> <p><b>Parcelle</b> <b>Hauteur végétative de la prairie (<math>R^2 = 0,84</math>)</b> Nb. moyen de terriers par transect (<math>R^2 = 0,50</math>)</p> <p><b>Paysage</b> % forêt 3 km (<math>R^2 = 0,65</math>) % prairie 3 km (<math>R^2 = 0,33</math>)</p>
<b>Abondance de syrphes</b>	/	<p><b>Parcelle</b> Nb. moyen de cavités par transect (<math>R^2 = 0,42</math>)</p> <p><b>Paysage</b> Isolement de la forêt la plus proche (<math>R^2 = 0,50</math>) % prairie 500 m (<math>R^2 = 0,23</math>)</p> <p><b>Modèle à plusieurs variables</b> <b>Isolation de la parcelle de forêt la plus proche et nb. moyen de cavités par transect (<math>R^2 = 0,73</math>)</b></p>
<b>Abondance de lépidoptères</b>	/	<p><b>Paysage</b> <b>% prairie 500 m (<math>R^2 = 0,23</math>)</b></p>

Le protocole développé est **adaptable** face aux conditions de terrain. En effet, dans certaines situations les écosystèmes échantillonnés peuvent sortir du cadre des protocoles développés et donc nécessiter des ajustements. Cela a par exemple été le cas des phragmitaies, ces écosystèmes herbacés assez spécifiques n'ayant pas été initialement considérés. Afin de pouvoir estimer les stocks de carbone de cet écosystème, nous avons modifié le protocole destiné aux écosystèmes prairiaux. Ainsi, le choix a été fait de travailler sur un transect de 30 m au lieu de deux transects à cause de la densité du milieu et afin de limiter les dégâts causés par le piétinement. Sur la base d'autres protocoles appliqués pour l'estimation de la biomasse en phragmitaie, nous avons dérivé un protocole basé sur une estimation de la densité de tiges et de la biomasse à partir de mesures de hauteurs. Le protocole pour l'estimation du stock de carbone organique du sol n'a pas été modifié. Le protocole en phragmitaie nécessite entre 1h30 et 2h15 selon la densité et la hauteur des phragmites et la nature du sol.

### *6.1.4.2. Est-ce que des décisions de gestion affectent le stockage de carbone en zones humides ?*

Les zones humides (ZH) sont des écosystèmes sensibles au cœur d'actions de préservation et de restauration. Un des enjeux de leur conservation est le SE de régulation du climat global. En effet, les ZH sont des écosystèmes capables de stocker de grandes quantités de carbone, surtout dans leur sol. Dans le cadre d'une étude synchronique, le protocole simplifié d'estimation des stocks de carbone a été appliqué dans 24 parcelles de ZH afin de déterminer par un modèle d'états-et-transitions si des actions de gestion permettraient d'agir sur leurs stocks de carbone. Les résultats ont montré que les ZH forestières stockaient deux fois plus de carbone que les ZH herbacées. Cette différence est principalement due à la biomasse aérienne, plus grande en ZH forestières, et aux deux compartiments de la matière organique morte (bois mort et litière) absents des ZH herbacées. Le stock de carbone organique du sol ne différait pas entre les trois états étudiés. Il semblait donc indépendant de la végétation qu'il soutenait. Cette étude a permis de confirmer empiriquement le rôle majeur du stock de carbone organique du sol dans les ZH, qui représentait plus de 50 % du stock de carbone total pour les trois états étudiés. Elle a également souligné les difficultés à agir sur ce compartiment complexe dont les propriétés inhérentes influencent les stocks de carbone organique (Dominati et al., 2014). Parmi les actions de gestion considérées, seules celles affectant la biomasse aérienne semblaient influencer les stocks de carbone des écosystèmes étudiés, avec une augmentation du stock de carbone accompagnant la fermeture des ZH herbacées. Cette étude illustre l'élaboration et l'utilisation de modèles d'états-et-transitions dans le cadre d'études synchroniques. Tout en rendant compte de la complexité des relations entre écosystèmes, ils permettent d'envisager les conséquences d'éventuelles décisions de gestion, ce qui pourrait s'inscrire dans le cadre de la séquence « Éviter, Réduire, Compenser ». Cependant, cette approche synchronique ne peut pas remplacer une étude diachronique qui assurerait le suivi des dynamiques des stocks de carbone post-gestion en permettant l'intégration des caractéristiques propres à chaque parcelle, telles que les propriétés du sol.

### *6.1.4.3. Actions de gestion et SE de pollinisation*

Une étude similaire serait possible sur le SE de pollinisation. Il pourrait s'agir d'évaluer son évolution dans des parcelles soumises à différents modes de gestion, par exemple différentes gestions des ressources présentes dans les habitats semi-naturels autour de la parcelle d'étude. Cela permettrait de déterminer quelles variables de l'écosystème et/ou quelles actions de gestion sont à privilégier en



vue de maximiser les communautés de pollinisateurs. Une telle étude pourrait être intégrée dans un modèle d'états-et-transitions prenant en compte les changements de communautés végétales à l'intérieur d'un même état (étant donné qu'il s'agirait d'une seule et même culture à la base du modèle) et les causes de ces changements (des actions de gestion légères) (Bestelmeyer et al., 2003). Comme la pollinisation n'est estimée en tant que SE que sur des parcelles ayant un intérêt pour la société humaine, un modèle d'états-et-transitions ne devrait contenir que des états où une pollinisation animale fournit un flux de service aux sociétés humaines, tout autre état ayant, par définition un niveau nul de SE de pollinisation.

## 6.2. De la question de recherche au protocole : développement, limites, convergences et divergences des protocoles

Dans cette section, je présente les limites et améliorations possibles des protocoles développés (protocoles LECA-EGIS) avant de comparer leurs applications potentielles avec celles des protocoles de terrain proposés par la boîte à outils TESSA (Peh et al., 2013, 2017) (protocoles TESSA).

### 6.2.1. Limites et améliorations des protocoles LECA-EGIS

#### 6.2.1.1. Le protocole d'estimation du SE de pollinisation

Au-delà de la seule observation de la présence de pollinisateurs, une estimation plus fine du SE de pollinisation impliquerait de déterminer si les insectes observés sur les fleurs de la plante d'étude participent réellement au succès reproducteur de la plante. Il s'agirait de prendre en compte **l'efficacité de pollinisation** des différents groupes observés par rapport à la plante étudiée, afin de déterminer si les insectes visitant les fleurs sont des pollinisateurs effectifs de ces fleurs ou non, la fréquence de visites étant un mauvais indicateur de l'efficacité de pollinisation (King et al., 2013).

Le protocole d'estimation du SE de pollinisation n'a pas pu être simplifié pour un protocole basé uniquement sur l'estimation d'indicateurs indirects liés aux ressources disponibles dans le paysage et sur la parcelle. Au vu de l'hétérogénéité des résultats d'un groupe d'insectes pollinisateurs à l'autre et d'un écosystème à l'autre, des recherches supplémentaires seraient nécessaires pour tenter de détecter des relations plus fiables entre les communautés de pollinisateurs et les ressources disponibles pour eux. Une partie des améliorations pourraient porter sur **un affinement dans la formation des groupes de pollinisateurs et des indicateurs de ressources** afin de tester si des relations plus fortes ne pourraient pas être établies entre les indicateurs directs et indirects. En effet, en rassemblant des groupes de pollinisateurs avec des écologies différentes, il est possible que des relations plus spécifiques n'aient pas pu être observées.

#### *Identification de groupes de pollinisateurs plus pertinents que les morphotypes utilisés*

Un **affinement de la formation des groupes pollinisateurs** pourrait être de prendre en compte des **traits fonctionnels** influençant les préférences d'habitats et d'alimentation des principaux groupes de pollinisateurs et pouvant déterminer l'échelle paysagère la plus pertinente à étudier. La considération de morphotypes ne prend pas en compte d'éventuels points communs entre espèces/genres de différents grands groupes qui pourraient aller de pair avec des préférences alimentaires/de nidification communes, voire une efficacité de pollinisation similaire. Les différents traits vont pouvoir influencer **les préférences d'habitat**. Les guildes de nidification différentes et la socialité des abeilles sauvages influencent leurs préférences d'habitat (Pisanty and Mandelik, 2015). Les préférences des syrphes sont influencées par le régime alimentaire et l'habitat de leurs larves

(Moquet et al., 2018). Certains traits influencent les **préférences alimentaires**. Par exemple la longueur du proboscis détermine l'accessibilité au nectar/au pollen des fleurs (Ibanez, 2012). Des traits fonctionnels participent à **l'efficacité de la pollinisation**. Ainsi, la correspondance de la localisation de la pilosité d'un insecte avec la structure des parties reproductives des fleurs détermine l'efficacité de la pollinisation (Stavert et al., 2016). Enfin, **la mobilité** des pollinisateurs dépend également de traits fonctionnels. La taille du corps des abeilles sauvages influence leur préférence d'habitats et détermine l'échelle du paysage les influençant le plus (Benjamin et al., 2014 ; Pisanty and Mandelik, 2015).

#### *Identification d'indicateurs indirects supplémentaires à envisager*

Un **affinement des indicateurs liés à l'estimation des ressources** pour les ressources florales pourrait se baser sur les traits fonctionnels des fleurs qui les rendent attrayantes pour différents groupes de pollinisateurs. Les traits fonctionnels en jeu sont leur morphologie, leur couleur mais aussi l'accessibilité, la quantité et la qualité de leurs ressources nectarifères (florales ou extra-florales) ainsi que les réserves en pollen (Potts et al., 2003 ; Ricou et al., 2014). Une description des bandes fleuries (si présentes) et de leurs caractéristiques serait également à intégrer, étant donné leur effet positif sur les pollinisateurs (Balzan et al., 2016). Également, une observation plus détaillée des **haies** permettrait sans doute de détecter des effets de cette ressource sur les communautés de pollinisateurs. En effet, si, comme nous l'avons observé, leur surface à l'échelle du paysage favorise les pollinisateurs (Dainese et al., 2017), leur qualité (par ex. leur continuité, ou la richesse des espèces ligneuses les composant) que nous n'avons pas étudiée, joue un rôle dans l'attraction de pollinisateurs (Garratt et al., 2017). Leur inclusion dans les indicateurs indirects pourrait alors permettre d'identifier des relations non observées avec ceux utilisés jusqu'à présent. De même, pour les ressources **à l'échelle du paysage**, une analyse de la composition du paysage sur une cartographie avec des catégories d'utilisation des sols plus précises (par ex. faisant la différence entre plus de types d'habitats semi-naturels), aurait peut-être permis de distinguer davantage d'effets de l'échelle paysagère sur les pollinisateurs ou, tout du moins, des effets plus marqués.

#### *Adaptabilité du protocole d'estimation du SE de pollinisation*

Nous avons développé un protocole adapté à des parcelles de verger et de prairie. Cependant, il ne s'agit pas des seules cultures dépendantes de la pollinisation entomophile. C'est également le cas de cultures oléagineuses (colza, tournesol, etc.), de légumineuses (fèves, etc.), et de cultures maraîchères (fraises, pastèques, tomates, etc.). Les caractéristiques de ces différentes cultures rendent nécessaires une adaptation du protocole d'estimation du SE de pollinisation.

Une première adaptation serait pour les cultures oléagineuses telles que le colza ou les légumineuses telles que les fèves (*Vicia faba*) qui se présentent en champs de fleurs relativement petites et serrées. L'observation des insectes pollinisateurs pourrait se faire d'une manière similaire à la méthode adoptée en prairie, *i.e.* l'observation de quadrats de taille fixe durant une durée déterminée. L'estimation des ressources de nidification sur la parcelle se ferait le long de transects. L'estimation des ressources alimentaires (*i.e.* des ressources florales) pourrait comporter trois volets : un premier estimant la densité de fleurs de la culture par unité de surface, un second estimant les éventuelles ressources florales autres présentes sur la parcelle et le troisième caractérisant les éventuelles ressources florales présentes sur des bandes enherbées. La caractérisation des ressources à l'échelle du paysage ne changerait pas.

Une seconde adaptation serait nécessaire pour les cultures oléagineuses comme le tournesol et les cultures maraichères, qui présentent des plants individuels plus facilement isolables les uns des autres ou, tout du moins, des rangées séparées de plants. Le protocole d'observation des pollinisateurs serait une adaptation des protocoles appliqués en prairie et en verger. Il s'agirait d'observer un nombre de fleurs approximativement constant, de préférence localisées sur un seul plant. Le nombre d'individus à observer dépendrait du nombre et de la taille des fleurs portées par un plant. Le protocole d'estimation des ressources florales autres et de nidification serait identique à celui appliqué dans les cultures semblables au colza/aux fèves.

#### ***6.2.1.2. Le protocole d'estimation du SE de régulation du climat global***

Le protocole d'estimation du SE de régulation du climat global par une estimation des stocks de carbone a pu être simplifié. Il présente des sous-protocoles pour la biomasse aérienne et souterraine, la matière organique morte et le carbone du sol. Cependant, ce protocole pourrait être amélioré.

##### ***6.2.1.2.1. Stock de carbone organique du sol***

###### ***Les conditions « limites » d'application***

Les indicateurs du sol ne sont pas mesurables en toutes conditions. En effet, leur mesure se limite à des **sols secs**. Les prélèvements de sol à la tarière (pour former un échantillon composite pour la mesure de la teneur en carbone) ne sont pas réalisables dans des milieux humides inondés. Dans de telles conditions, l'utilisation d'une gouge est plus appropriée. De même, l'estimation de la densité apparente est impossible à mettre œuvre dans ces mêmes conditions du fait des difficultés de prélever du sol saturé en eau avec un anneau de densité. Les prélèvements à la tarière et l'utilisation d'anneaux de densité apparente sont également difficiles/impossibles à mettre en œuvre dans des écosystèmes très caillouteux (par ex. la garrigue).

###### ***Les différents types de sol***

Le protocole EGIS-LECA ne fait pas la distinction entre les sols organiques et minéraux. Au vu des caractéristiques de ces sols, il serait pertinent d'adapter le protocole d'estimation du carbone organique du sol. Il serait plus juste d'estimer la teneur en carbone organique au lieu d'estimer la teneur en carbone total. En effet, si la teneur en carbone total est une assez bonne approximation de la teneur en carbone organique pour les sols non carbonatés, elle peut inclure une part de carbone inorganique pour les sols carbonatés (Nelson and Sommers, 1996). De plus, en cas de sol organique (surtout en zone humide), il serait nécessaire de considérer plus que 45 cm d'épaisseur de sol, par exemple en prenant en compte l'épaisseur totale de la couche de sol organique (Chimner et al., 2014) afin de ne pas négliger un stock de carbone majeur (Mitra et al., 2005).

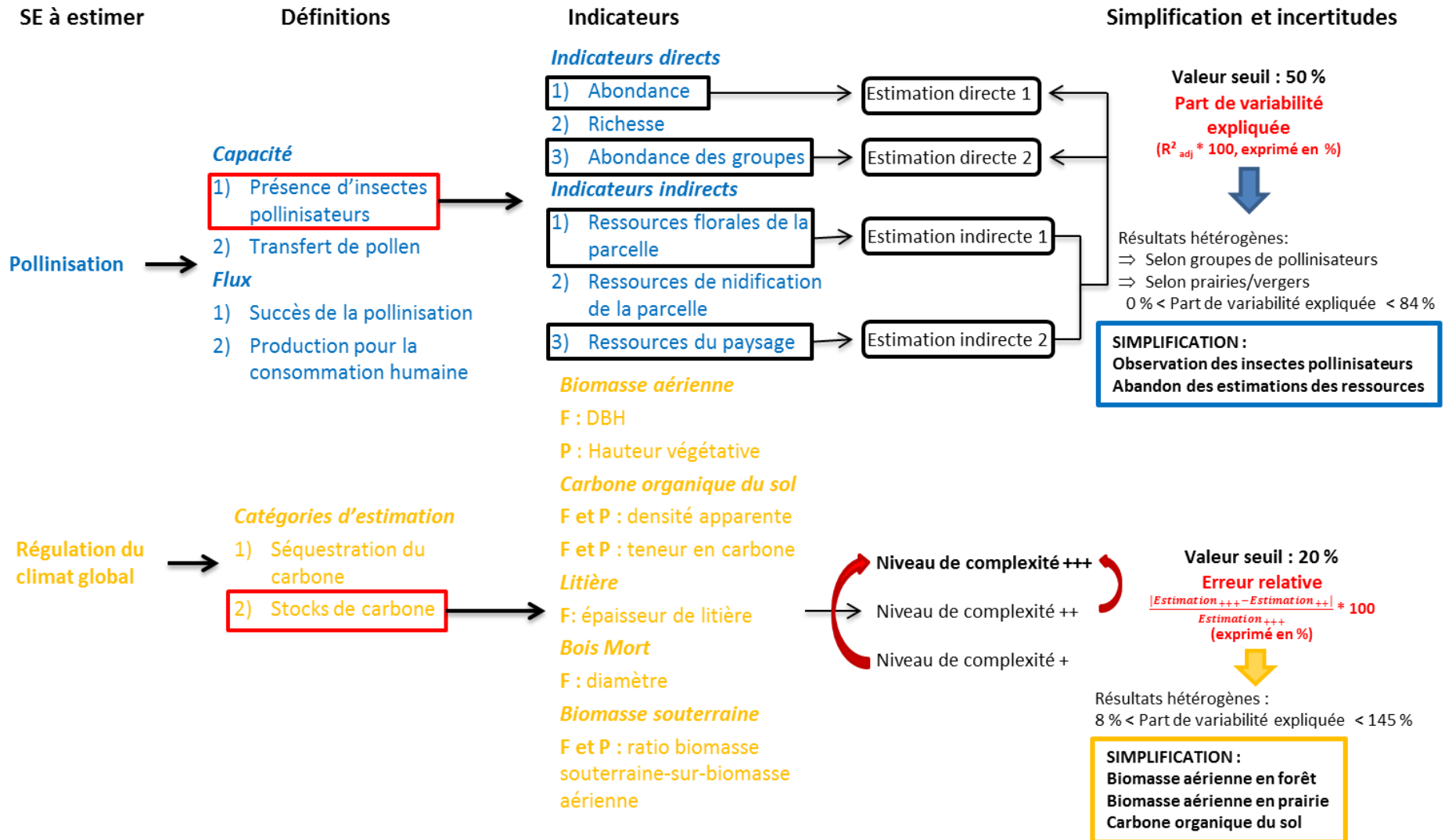


Figure 6.1 : Récapitulation du processus de la sélection de la définition du service, des indicateurs afin de l'estimer, et de la simplification des protocoles. La partie en bleu correspond au service de pollinisation, la partie en orange au SE de régulation du climat global.  $R^2_{adj}$  désigne le coefficient de détermination ajusté des modèles linéaires simples ou multiples construits avec un indicateur direct de la pollinisation comme variable réponse et un ou des indicateurs indirects en variables explicatives. F : forêt ; P : prairie ; DBH : diamètre à hauteur de poitrine.

#### *6.2.1.2.2. Stock de carbone de la biomasse*

##### *En milieu forestier*

Le protocole d'estimation de la **biomasse aérienne en forêt** a pu être simplifié et est facilement applicable pour les conditions rencontrées dans de nombreux types de boisement. Cependant, comme le diamètre seuil de mesure des arbres est de 5 cm, en cas de forêts denses constituées essentiellement de tiges de faible diamètre, la biomasse aérienne serait largement sous-estimée. Il en va de même pour la végétation ligneuse des sous-bois et la végétation buissonnante. En effet, l'absence de protocoles bien établis pour ce type de végétation n'a pas permis de mettre au point un module pour son estimation, malgré des pistes de réflexion qui n'ont pas abouti faute de temps et de moyens (**Annexe 6.1**).

L'estimation de la **biomasse de la litière** en forêt pourrait être améliorée. En effet, l'équation de régression entre l'épaisseur de litière et sa biomasse a été établie à partir de mesures faites dans des forêts aux Etats-Unis (Chojnacky et al., 2009). Une estimation plus adaptée aux conditions des forêts européennes pourrait être obtenue en faisant des prélèvements de litière et des mesures de hauteurs dans de nombreuses forêts en France/en Europe afin de développer une équation de régression adaptée aux forêts rencontrées en France.

##### *En milieu prairial*

L'estimation de la **biomasse souterraine en prairie** pourrait être affinée. Pour le moment l'estimation se fait à partir des ratios biomasse souterraine-sur-biomasse aérienne issus de l'IPCC (2006) pour tous les types de prairies. Cependant, pour des prairies ne faisant pas partie des grands types décrits dans l'IPCC, l'estimation pourrait être plus exacte avec le calcul d'un ratio biomasse-souterraine-sur-biomasse aérienne à partir d'échantillons de terrain. Dans une moindre mesure, il serait plus adéquat de chercher des ratios biomasse souterraine-sur-biomasse aérienne existant localement avant d'appliquer ceux de l'IPCC (2006). Il en est de même pour l'estimation de la **biomasse aérienne en prairie**. En effet, les équations de régression n'ont été calibrées que pour les prairies d'altitude et des prairies humides et le choix a été fait d'appliquer l'équation commune à ces deux types de prairie. Cependant, l'intégration de données de relation entre la hauteur végétative et la biomasse issues par exemple de prairies sèches et mésophiles pourrait peut-être permettre une généralisation plus large de cette équation.

Enfin, les protocoles d'estimation de la biomasse aérienne herbacée et ligneuse seraient à adapter afin de pouvoir faire face à un écosystème constitué d'une mosaïque de milieux herbacés et arborés.

#### *6.2.1.3. Le modèle d'états-et-transitions*

Le modèle d'états-et-transitions construit dans le cadre de l'estimation des stocks de carbone dans différents écosystèmes humides aurait gagné à être discuté et validé par davantage d'experts en zones humides afin de s'assurer de la **réalité écologique** des états et des transitions considérés.

Il serait intéressant **d'analyser plus finement** les effets des trajectoires de gestion sur les stocks de carbone des différents écosystèmes étudiés. Une telle analyse se baserait sur l'utilisation du modèle d'états-et-transitions initialement construit et non pas sur la version simplifiée établie pour les analyses du Chapitre 3. En effet, ce modèle complet distingue de plus nombreux écosystèmes qui

sont regroupés dans le modèle simplifié alors qu'ils pourraient se révéler différer. Par exemple, il est possible que des différences de stocks de carbone dans la biomasse aérienne existent entre les milieux prairiaux humides et les phragmitaies humides ou entre les saussaies et des boisements plus âgés/avec des arbres plus grands. L'observation de telles différences nécessiterait un plus grand nombre de parcelles pour chaque état et donc une campagne de terrain plus intensive.

Un modèle d'états-et-transitions est un outil conceptuel adapté en cas d'étude synchronique, en permettant de considérer plusieurs états alternatifs dépendant de trajectoires d'évolution différentes. Cependant, sa limite réside dans son caractère synchronique : la comparaison de parcelles contemporaines ne permet pas d'estimer les conséquences effectives d'une action de gestion en prenant en compte les caractéristiques intrinsèques de chaque parcelle (par ex. les propriétés de leur sol). Une approche synchronique avec un modèle d'états-et-transitions permet une première estimation des impacts potentiels d'actions de gestion/de trajectoires d'évolution naturelle mais ne permettra pas d'atteindre le niveau de fiabilité/de précision d'une étude diachronique.

#### **6.2.1.4. Conclusion**

On peut considérer qu'une méthode, comme un indicateur, nécessite une validation conceptuelle, une validation des résultats et une validation de l'utilisation finale (Bockstaller and Girardin, 2003). Si la validation des résultats a été faite d'un point de vue statistique, il serait intéressant de soumettre les protocoles élaborés à des experts afin d'avoir des avis extérieurs sur leur pertinence. Enfin, un véritable test de l'applicabilité de ces protocoles serait de les soumettre pour application à des gestionnaires/des praticiens et ainsi valider ou invalider leur utilisation et, sans doute, les modifier en conséquence.

#### **6.2.2. Différents protocoles pour une même problématique : convergences, divergences et complémentarité**

Dans cette section, je me penche plus en détails sur les protocoles proposés par la boîte à outils TESSA (Peh et al., 2013, 2017). Cette boîte à outils et le travail effectué dans le cadre de ce projet de thèse cherchaient à répondre à une même problématique : la mise au point de méthodes d'estimation rapides de SE. Les deux SE étudiés ici sont présents parmi les SE traités par TESSA. La comparaison des protocoles a été faite dans le Chapitre 1B pour le SE de pollinisation et le Chapitre 2 pour le SE de régulation du climat. Dans cette section je discute de de la complémentarité potentielle des deux approches.

##### **6.2.2.1. Cadre général des protocoles d'estimation de la boîte à outils TESSA**

Le cadre complet d'application des protocoles de TESSA comprend de nombreuses étapes dont des phases incluant des acteurs et des données socio-économiques. Les sections de la boîte à outils TESSA axés sur les aspects sociaux et économiques d'estimation des SE ne sont pas traités ici. Les sections de protocole portant sur l'évaluation biophysique des SE ont par contre été analysées en détails dans le Chapitre 1B pour le SE de pollinisation et le Chapitre 2 pour le SE de régulation du climat global.

### **6.2.2.2. Cadres et objectifs des protocoles TESSA**

Les protocoles TESSA visent à estimer les SE dans l'état actuel du site étudié et dans un état alternatif potentiel de ce site, afin de prévoir les conséquences d'une décision (conversion d'utilisation des sols, actions de gestion ou de restauration, destruction, etc.). Cela rejoint notre approche par modèles d'état-et-transition (voir Chapitre 3) dans une version simplifiée avec seulement deux états et une trajectoire.

### **6.2.2.3. Des possibilités d'applications complémentaires**

La comparaison des protocoles LECA-EGIS avec les protocoles TESSA a permis de mettre en avant que les deux approches pourraient avoir des applications complémentaires en étant utilisées dans des contextes différents.

**Pour le SE de pollinisation**, dans le cas d'une étude d'impact environnemental visant à estimer les conséquences de la modification ou de la destruction d'un habitat (semi-)naturel, le protocole TESSA pourrait être plus pertinent. En effet, il estime le SE de pollinisation apporté au paysage par cette parcelle d'habitat et permet donc d'estimer le SE de pollinisation qui serait perdu en cas de destruction de cette parcelle. Ceci est renforcé par la proposition systématique de comparer la parcelle d'étude à un état alternatif dans les protocoles TESSA. Dans le contexte de l'estimation du service de pollinisation fourni à une parcelle de culture dépendante de la pollinisation entomophile, le protocole LECA-EGIS est plus pertinent. Il estime le service de pollinisation fourni à la parcelle par les insectes présents sur cette dernière mais également provenant de la matrice paysagère environnante.

Par ailleurs, les protocoles TESSA représentent une piste intéressante dans le but d'établir un lien entre les deux grandes définitions du service de pollinisation, *i.e.* la capacité de l'écosystème à le fournir (dans le cadre de TESSA la fréquence de visites) et le flux de service réellement reçu par la société humaine (la différence de production due à la présence d'insectes pollinisateurs). La mise en œuvre des protocoles de niveaux 2 et 3 de TESSA et la comparaison des résultats obtenus pourraient donc aider à répondre à ce questionnement conceptuel pour lequel les réponses varient grandement, ainsi que souligné dans le Chapitre 1A.

**Pour le SE de régulation du climat global** avec une estimation des stocks de carbone, les protocoles LECA-EGIS et ceux de TESSA présentent de nombreux points communs, avec notamment l'utilisation de valeurs de référence communes (celles de l'IPCC). Les protocoles de terrain varient selon les compartiments : par exemple si pour les biomasses aérienne et souterraine en prairie ainsi que le sol organique les protocoles TESSA semblent plus près de la réalité du terrain, le protocole LECA-EGIS l'est pour le sol minéral, la litière et le bois mort. Les protocoles TESSA seraient à prendre en compte pour les estimations de ratios biomasse souterraine-sur-biomasse aérienne en milieu herbacé en cas de données manquantes dans les valeurs de référence de l'IPCC et surtout pour l'estimation du stock de carbone dans les sols organiques. Il serait judicieux de combiner le protocole LECA-EGIS avec cette section du protocole de TESSA pour les parcelles d'étude avec un sol organique épais (par ex. en zone humide). Également, combiner le protocole LECA-EGIS avec une application des protocoles TESSA sur l'estimation de l'émission d'autres gaz à effets de serre par les écosystèmes (basés sur des données bibliographiques), permettrait une estimation plus exacte du service net de régulation du climat global.

#### **6.2.2.4. Traitement des incertitudes**

Les incertitudes dans TESSA sont présentées dans un court document. Elles sont liées aux erreurs de mesure (par exemple lors de la mesure du diamètre d'un arbre) et d'échantillonnage (si les données récoltées ne sont pas représentatives). Une catégorisation du niveau de confiance en élevé/intermédiaire/faible est proposée sur la base de la représentativité des données. Cette catégorisation est applicable à l'utilisation de données existantes selon leurs méthodes d'estimation et la fiabilité de leurs sources. Elle est également applicable à l'utilisation de données mesurées sur le terrain selon la représentativité du site d'échantillonnage et/ou le schéma/l'effort d'échantillonnage. Ces trois niveaux sont sensés pouvoir être appliqués à chaque paramètre estimé dans le cadre des protocoles proposés par TESSA avec une attribution à faire selon les critères décrits pour chacun des trois niveaux de confiance.

TESSA considère donc les incertitudes des paramètres « dans l'absolu » alors que nous avons traité les incertitudes d'un protocole simple (protocole simplifié ou indicateurs indirects) par rapport à un protocole plus « complet » (protocole plus complexe ou indicateurs directs) servant de protocole de référence. Les incertitudes associées à ces simplifications étaient mesurées quantitativement et considérées comme acceptables ou non après le choix d'un seuil qui semblait approprié. L'approche de TESSA est plus universelle et peut donc être appliquée plus aisément. Leur catégorisation d'incertitude permet leur application à une grande gamme d'indicateurs pour différents SE et de comparer la fiabilité entre indicateurs issus de méthodes différentes. Cependant l'existence de seulement trois modalités dont l'attribution est grandement subjective ne permet pas une réelle appréhension du degré d'incertitude associé à l'estimation d'un indicateur. Une approche combinant une mesure quantitative généralisable à tout indicateur issu de méthodes d'estimation de SE serait idéale ou, tout du moins, il faudrait inclure davantage de modalités et des critères d'attribution plus stricts que ceux décrits actuellement par TESSA.

#### **6.2.2.5. Conclusions**

Ainsi, deux approches cherchant à répondre à une même problématique aboutissent à des protocoles globalement similaires malgré des différences méthodologiques pour l'estimation d'indicateurs communs, ou conceptuelles dans le choix de la définition du cadre de travail. Une ressemblance dans les grandes lignes est rassurante, montrant une cohérence globale dans la démarche scientifique lorsqu'il s'agit de développer des protocoles. Les différences sont dans certains cas complémentaires, les protocoles en résultant étant plus adaptés dans certains cas d'application que dans d'autres. Cependant, la coexistence de deux démarches aussi similaires dans un laps de temps assez court (3 ans) pourrait signaler un manque de communication et/ou de transparence dans les démarches ou d'un désir d'avoir l'exclusivité sur un protocole d'estimation, deux situations qui mèneraient au développement de protocoles redondants en parallèle. Malgré la complémentarité de certaines approches, la multiplication des protocoles d'estimation peut être vue comme un barrage à la comparaison entre études.

Afin de s'assurer de la comparabilité des protocoles, il serait nécessaire et pertinent d'estimer les incertitudes associées aux estimations obtenues par ces deux méthodes, par exemple avec l'analyse des incertitudes adoptée dans le Chapitre 2 dans le cadre de la simplification du protocole d'estimation des stocks de carbone. Également, ces travaux en parallèle empêchent une mobilisation collective afin de converger vers un protocole qui pourrait devenir un protocole standard. Une telle



mobilisation permettrait de multiplier les essais sur le terrain de ce même protocole grâce à des chercheurs plus nombreux, avec différentes expertises, différents équipements et ayant accès à une grande diversité d'écosystèmes. Cela formerait une réelle association de chercheurs travaillant sur les différents aspects de chaque SE, ce qui est en partie fait dans TESSA. L'inclusion de tests de fiabilité et de robustesse des protocoles élaborés dans différentes régions du globe permettrait leur adaptation à toutes sortes de conditions.

Enfin, ces deux cheminements faits en parallèle diffèrent par les moyens mobilisés. Si la boîte à outils TESSA est issue du travail de la collaboration entre plusieurs Universités et associations internationales, la démarche présentée ici résulte de la plus modeste collaboration entre deux ingénieurs d'étude, des stagiaires et une doctorante guidée par deux chercheuses.

### 6.3. De la multiplicité des liens entre fonctions écologiques et services écosystémiques : exemple de la pollinisation et de la lutte biologique contre les ravageurs

Comme cela a été mentionné dans l'introduction générale, les relations entre les fonctions écologiques et les SE sont multiples, une fonction écologique pouvant soutenir plusieurs SE (EFESE, 2017). Dans cette perspective, des indicateurs associés à l'estimation d'une fonction donnée ou de certaines de ses composantes écologiques pourraient être utilisés afin d'estimer plusieurs SE en parallèle. Cela permettrait d'estimer rapidement des bouquets de SE fournis simultanément par la parcelle d'étude. Dans cette section, je me suis penchée plus particulièrement sur les indicateurs communs potentiels pour une estimation simultanée des SE de pollinisation et de lutte biologique contre les ravageurs de culture.

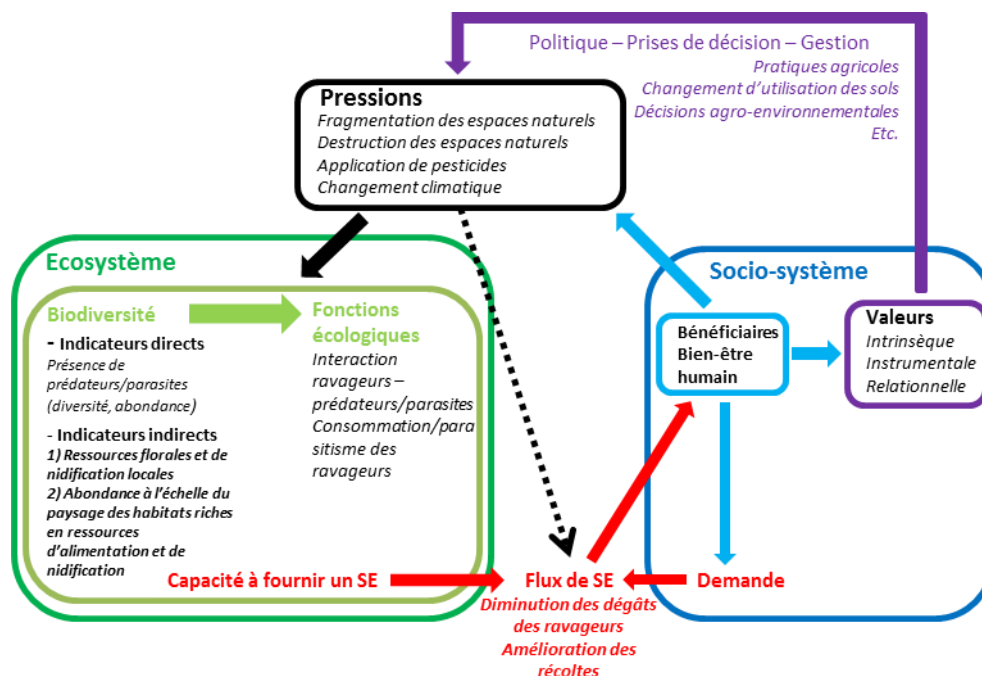


Figure 6.2 : Intégration du SE de lutte biologique contre les ravageurs des cultures dans le cadre conceptuel présenté dans l'introduction générale.

### 6.3.1. Points communs entre les services de pollinisation et de la lutte biologique contre les ravageurs des cultures

Les SE de pollinisation et de lutte biologique contre les ravageurs sont d'abord similaires d'un point de vue conceptuel. Il est en effet possible de les replacer de manière similaire dans le cadre conceptuel présenté dans l'introduction générale. En effet, il est assez facile de mettre en parallèle les nombreuses définitions et indicateurs associés de ces deux SE, sur la base des observations faites dans le Chapitre 1A (**Tableau 6.2, Figure 6.2**). Par exemple la capacité du SE de lutte biologique contre les ravageurs peut être estimée à partir de l'abondance/la richesse des ennemis naturels des ravageurs, comme la pollinisation l'est à partir de l'abondance/la richesse des pollinisateurs.

Egalement, ces deux services sont estimés sur des parcelles agricoles, à la différence que le SE de pollinisation est cantonné aux cultures dépendantes de la pollinisation animale. Ces deux SE participent à l'amélioration de la production agricole. En effet, les SE de pollinisation et de lutte contre les ravageurs fournis par des insectes (pollinisateurs sauvages ou prédateurs/parasitoïdes, donc issus du capital naturel) limitent l'effort à fournir par les agriculteurs (part de capital humain de la co-production de SE (Lescourret et al., 2015)). En effet, plus la part de capital naturel est importante moins les agriculteurs doivent investir du capital humain et en particulier des investissements dans l'épandage de pesticides et l'installation de ruches.

Comme le SE de pollinisation, le service de lutte biologique contre les ravageurs est assuré par **des organismes mobiles** fournisseurs de SE (Luck et al., 2009). La fourniture de ce service dépend donc en partie de la distribution spatio-temporelle des ressources nécessaires à ces agents mobiles autour du site d'étude (Kremen et al., 2007). La dépendance des ennemis naturels des ravageurs vis-à-vis des ressources s'illustre par des options de gestion des habitats afin de les préserver (fourniture de ressources de nourriture alternatives, d'abris, etc.) (Landis et al., 2000). Au vu des relations positives entre les insectes acteurs de la lutte biologique contre les ravageurs et les ressources d'alimentation et de nidification, il est envisageable d'utiliser la caractérisation de ces dernières comme indicateurs indirects de la présence des ennemis naturels. De plus, une recherche bibliographique rapide met en avant la prévalence de cette définition et des indicateurs associés (**Tableau 6.2**). Un autre point commun avec le SE de pollinisation est qu'une plus grande capacité de l'écosystème à fournir le SE de lutte biologique (par ex. une plus grande abondance d'ennemis naturels) ne se traduit pas systématiquement en un flux de SE (par ex. une plus grande suppression de ravageurs ou moins de dégâts d'herbivorie) (Balzan et al., 2016) (voir le Chapitre 1A pour la pollinisation).

Une synergie indirecte peut exister entre ces deux SE : les organismes fournisseurs de SE et les fonctions écologiques en jeu ne sont pas les mêmes mais ils répondent à des facteurs de contrôle communs, tels que les ressources offertes par les habitats semi-naturels (Bennett et al., 2009). Par exemple, les effets combinés des SE de pollinisation et de lutte biologique contre les ravageurs participent plus à l'augmentation de la récolte de colza que leurs effets séparés (Sutter and Albrecht, 2016). En plus d'un partage de facteurs de contrôle par les deux SE, un mécanisme direct sous-jacent pourrait être que la lutte biologique contre les ravageurs permettrait une plus grande longévité des fleurs et donc un nombre plus élevé de visites par des pollinisateurs au cours de leur vie. Ces deux SE ont été modélisés ensemble au Royaume-Uni, le SE de lutte contre les ravageurs par la diversité fonctionnelle des carabes prédateurs et le SE de pollinisation par la diversité fonctionnelle des pollinisateurs. Les résultats avaient montré un déficit des deux groupes d'insectes dans les zones de

forte production agricole (Woodcock et al., 2014). Des protocoles permettant d'estimer les deux SE en parallèle existent. Par exemple, une méthode standardisée d'estimation rapide de la diversité des arthropodes bénéfiques permet d'estimer ces deux SE. Le SE de lutte biologique contre les ravageurs est estimé à partir du ratio entre le nombre de morpho-espèces carnivores et herbivores. Le SE de pollinisation est estimé à partir de la diversité de morpho-espèces de pollinisateurs (Obriest and Duelli, 2010). Cependant, ces deux SE ne sont pas toujours corrélés. Par exemple, ces deux SE répondaient différemment à des systèmes de production (*i.e.* les composants tels que les propriétés du sol et l'environnement d'une culture – le contexte paysager – qui ne sont pas directement gérés par l'agriculteur) et de gestions agricoles différents. Par conséquent, ils ne coexistaient pas dans toutes les situations étudiées (Chabert, 2017).

Afin de se placer dans un cadre cohérent avec le protocole LECA-EGIS et les estimations faites du SE de pollinisation au Chapitre 1B, j'ai axé la recherche d'indicateurs communs potentiels sur les indicateurs associés aux définitions de la capacité des deux SE, *i.e.* la présence de pollinisateurs/d'ennemis naturels des ravageurs sur la parcelle. Les indicateurs des autres définitions ne sont donc pas intégrés dans la suite de cette section.

### 6.3.2. Indicateurs communs potentiels aux SE de lutte biologique contre les ravageurs et de pollinisation

En tant qu'agents mobiles fournisseurs de SE, tant les pollinisateurs que les ennemis naturels des ravageurs dépendent des ressources de nidification et d'alimentation présentes localement (sur la parcelle d'étude) et dans le paysage. L'objectif est ici d'identifier des éléments communs potentiels à l'estimation des deux groupes d'insectes sous-tendant la pollinisation et la lutte biologique. Pour cela, j'ai inclus des résultats de l'étude sur l'estimation du SE de pollinisation en vergers et en prairies et des données issues de la bibliographie. Je me suis donc penchée sur les indicateurs liés aux ressources d'alimentation et de nidification présentes sur la parcelle et dans le paysage environnant. Le service de lutte biologique contre les ravageurs est souvent assuré par des araignées, des carabes, des coccinelles, des syrphes zoophages et des insectes parasitoïdes, *i.e.* les prédateurs et les parasitoïdes des ravageurs qui sont par la suite désignés ensemble par le terme d'« ennemis naturels ». L'ensemble constitué par les ennemis naturels et les pollinisateurs est désigné par le terme « insectes bénéfiques ».

#### 6.3.2.1. A l'échelle de la parcelle et de ses alentours immédiats

Les ressources alimentaires à l'échelle de la parcelle jouent un rôle pour les deux groupes d'insectes. En effet les **ressources florales** jouent un rôle majeur dans l'attractivité des parcelles pour les ennemis naturels et les pollinisateurs. Les indicateurs indirects caractérisant les ressources florales présentes sur la parcelle et dans ses alentours immédiats sont donc une première piste pour des indicateurs communs potentiels.

La **présence de fleurs** favorise les deux groupes d'insectes. Par exemple, l'ajout de bandes fleuries de *Calendula officinalis*, choisie comme plante « banquière » pour des insectes prédateurs (pratique pour attirer les ennemis naturels (Frank, 2010)), attirait plus d'insectes qu'en leur absence : des prédateurs mais aussi des parasitoïdes et des abeilles sauvages (Balzan, 2017). La présence de bandes fleuries attirait de plus nombreux pollinisateurs sauvages qu'en leur absence (dans des

vergers (Campbell et al., 2017b), dans des cultures de maïs et soja (Schulte et al., 2017)). La **diversité des ressources florales** joue également un rôle pour l'attractivité des pollinisateurs et des ennemis naturels. L'agriculture biologique combinée à une plus grande diversité des plantes à l'intérieur des parcelles de culture avait une influence positive forte sur les prédateurs et les pollinisateurs, supportant la fourniture simultanée des deux SE (Lichtenberg et al., 2017). Également, l'ajout de ressources florales variées et adaptées dans un paysage agricole permet une augmentation de l'abondance et de la diversité des groupes fonctionnels d'ennemis naturels ainsi que l'abondance d'abeilles (Balzan et al., 2016 ; Tschumi et al., 2016b). Cette observation est confirmée par comparaison des résultats de plantations de mélanges de fleurs visant à attirer les pollinisateurs avec ceux de plantations attirant des ennemis naturels ou encore attirant les deux groupes d'insectes simultanément. Les bandes fleuries attiraient respectivement leur(s) groupe(s) cible(s) (Campbell et al., 2017). La diversité de la morphologie florale des ressources florales présentes dans les sous-vergers étudiés au Chapitre 1B augmentait l'abondance des pollinisateurs. Les **ressources en nectar** des ressources florales participent à l'attractivité des insectes bénéfiques. En effet, le nectar est une ressource majeure pour les ennemis naturels et les pollinisateurs (Campbell et al., 2017 ; Potts et al., 2003 ; Ricou et al., 2014). L'intégration d'arbres possédant des ressources de nectar extra-florales dans des plantations de café entraînait de plus nombreuses visites de ces sources de nectar par des ennemis naturels (Rezende et al., 2014). L'attractivité des fleurs pour les insectes dépend de la longueur du proboscis de l'espèce et de la profondeur de la fleur, ce qui affecte l'accessibilité du nectar, par exemple pour des syrphes zoophages (Rijn and Wäckers, 2016) et les pollinisateurs (Garibaldi et al., 2015).

Ainsi, certains indicateurs caractérisant les ressources florales pouvant attirer les pollinisateurs et les ennemis naturels sont déjà présents dans le protocole pollinisation LECA-EGIS. Il s'agit de la présence de ressources florales dans la parcelle caractérisée par la densité d'entités florales mais aussi la diversité de couleur et de morphologie de ces ressources florales. Cependant ces indicateurs pourraient être complétés par des indicateurs supplémentaires tels que des informations sur le degré d'attractivité des fleurs observées pour les groupes d'insectes d'intérêt. Ces indicateurs pourraient être mis au point à partir d'une identification taxonomique précise associée à des recherches bibliographiques sur leur attrait pour différents groupes d'insectes, par exemple dans le cas des « fleurs banquières » d'ennemis naturels. Il pourrait s'agir de mesures/de données sur les ressources spécifiques des fleurs, sur leur disponibilité en nectar (quantité et accessibilité) mais aussi en pollen, et de l'adéquation des traits fonctionnels des plantes et des insectes visés (par ex. la profondeur de la fleur et la longueur des pièces buccales). D'autres indicateurs à ajouter porteraient sur la caractérisation des bandes fleuries en bordure de parcelles agricoles, ce que nous n'avons pas intégré dans le protocole LECA-EGIS. Il faut noter que le protocole LECA-EGIS n'a été testé qu'en vergers et en prairies, il faudrait le compléter par l'étude de cultures oléagineuses, maraîchères et de légumineuses.

Les **haies** sont des habitats semi-naturels sources de ressources d'alimentation et de nidification pour les insectes. Les indicateurs les décrivant sont donc une seconde piste d'indicateurs indirects communs potentiels. La **présence de haies** est un premier élément favorisant les insectes bénéfiques. Ainsi, la plantation de haies sur les bordures de parcelle favorise de nombreux groupes de prédateurs (Maudsley et al., 2002). Les haies sont les habitats adjacents fournissant la meilleure qualité d'habitat d'hivernage pour les coléoptères et les araignées (Pywell et al., 2005). La présence

## Discussion générale

de haies en bordure des prairies étudiées au Chapitre 1B favorisait l'abondance et la richesse des pollinisateurs ainsi que l'abondance d'hyménoptères sauvages. Les caractéristiques des haies jouent également un rôle dans l'attractivité pour les insectes. En effet, si les haies sont des sources d'habitats pour plusieurs groupes d'ennemis naturels et de pollinisateurs, leur effet positif est renforcé pour des haies de « bonne qualité » (présence de ressources florales, haies continues, riches en espèces ligneuses, plus âgées) (Garratt et al., 2017 ; Kremen and M'Gonigle, 2015). Ainsi, le protocole LECA-EGIS comporte un indicateur précisant la présence ou l'absence de haie sur les bords immédiats de la parcelle, indicateur qui semble favoriser les deux groupes d'insectes bénéfiques. Comme noté plus haut, il serait intéressant d'intégrer des indicateurs décrivant les caractéristiques des haies telles que leur continuité, leur âge, leur composition spécifique, la présence/l'abondance/la diversité des espèces herbacées et ligneuses mais aussi des plantes à fleurs. Donc, les indicateurs de ressources à l'échelle de la parcelle et de ses alentours immédiats favorisent tant les ennemis naturels que les insectes pollinisateurs, ce qui est aussi le cas à l'échelle du paysage.

**Tableau 6.2 :** Comparaison du service de pollinisation et de lutte biologique contre les ravageurs avec leur intégration dans le cadre conceptuel des SE avec leurs définitions et leurs indicateurs respectifs.

Niveau de SE	Niveau de définition	Définition		Indicateurs directs	
		Pollinisation	Lutte biologique	Pollinisation	Lutte biologique
<b>Capacité de l'écosystème à fournir le SE</b>	<b>Biodiversité</b>	Présence d'insectes pollinisateurs	Présence d'insectes prédateurs et/ou parasitoïdes (=« ennemis naturels »)	Abondance et richesse des insectes pollinisateurs	Abondance et richesse des insectes prédateurs et parasitoïdes [1, 2, 3, 4, 5, 6, 7, 8, 9, 10, 11, 12, 13, 14, 15, 16, 17, 18, 19, 22]
	<b>Fonction écologique</b>	Transfert de pollen	Augmentation de la prédation/du parasitisme des ravageurs	Fréquence de visites Nombre de grains de pollen déposés en une visite	Réduction des populations de ravageurs/populations de ravageurs Augmentation du nombre de ravageurs parasités [2, 4, 5, 6, 15, 19, 20, 21, 22]
<b>Flux de service fourni à la société</b>	<b>Au niveau de la plante individuelle</b>	Succès reproducteur de la plante dû à la pollinisation animale	Diminution des dégâts infligés aux plantes	Nombre de graines/fruits Poids des graines/fruits	Dégâts dus aux ravageurs (herbivorie/frugivorie, etc.) [1, 2, 15, 20, 21]  Nombre de graines/fruits Poids des graines/fruits [21]
	<b>À l'échelle de la parcelle</b>	Production destinée à la consommation humaine due à la pollinisation animale	Bénéfice dans la récolte	Production à l'échelle de la parcelle Caractéristiques propres à la consommation (teneur en huile, sucre, etc.)	Production à l'échelle de la parcelle [21]

1 : Balzan (2017) ; 2 : Balzan et al. (2016) ; 3 : Birkhofer et al. (2018) ; 4 : Campbell et al. (2017) ; 5 : Chaplin-Kramer et al. (2011) ; 6 : Dainese et al. (2017) ; 7 : Forbes and Northfield (2016) ; 8 : Garratt et al. (2017) ; 9 : Geiger et al. (2009) ; 10 : Holland et al. (2017) ; 11 : Lichtenberg et al. (2017) ; 12 : Pfiffner and Luka (2000) ; 13 : Pywell et al. (2005) ; 14 : Ramsden et al. (2015) ; 15 : Rezende et al. (2014) ; 16 : Rijn and Wäckers (2016) ; 17 : Sarthou et al. (2014) ; 18 : Saunders and Luck (2018) ; 19 : Sutter et al. (2018) ; 20 : Thies and Tschardtke (1999) ; 21 : Tschumi et al. (2016a) ; 22 : Tschumi et al. (2016b).

### 6.3.2.2. À l'échelle du paysage

La présence d'habitats (semi-)naturels dans le paysage fournit des ressources supplémentaires d'alimentation et de nidification aux ennemis naturels et aux pollinisateurs qui sont capables de se déplacer dans le paysage. En effet, une synthèse bibliographique analysant les effets des habitats semi-naturels – haies, bandes enherbées, couvertures du sol, forêts, bois et prairies – sur la lutte biologique contre les ravageurs et la pollinisation a mis en avant leur rôle pour ces deux services (Holland et al., 2017). Les indicateurs les caractérisant correspondent donc à une troisième piste d'indicateurs communs.

L'**abondance** d'habitats semi-naturels dans le paysage joue un rôle pour les insectes bénéfiques, en proposant une plus grande disponibilité de ressources. De fait, la **quantité d'habitats semi-naturels** favorise les populations d'ennemis naturels par rapport à des paysages simplifiés. Tant les ennemis naturels généralistes que spécialistes y répondaient positivement, avec une réponse plus forte pour des échelles plus petites pour les spécialistes (inférieure à 1 km alors que proche de 1,5 km pour les généralistes) (Chaplin-Kramer et al., 2011). De la même manière, la quantité d'habitat semi-naturel favorisait les pollinisateurs sauvages (Bukovinszky et al., 2017).

Les **différents types d'habitats semi-naturels** peuvent attirer les insectes bénéfiques. Différents types d'habitats semi-naturels ont un effet positif sur les ennemis naturels (Tableau 1 de Holland et al. (2016)) en leur apportant des ressources alimentaires (ressources florales, proies) et des abris (Tableau 2 de Holland et al. (2016)). En effet, les ennemis naturels sont positivement associés avec les habitats tant ligneux qu'herbacés (Bianchi et al., 2006). Les pollinisateurs sont également favorisés par les prairies (Bennett and Isaacs, 2014 ; Lucas et al., 2017 ; Petersen and Nault, 2014 ; Sárospataki et al., 2016 ; Woodcock et al., 2013), les haies (Dainese et al., 2017), et les forêts (Arthur et al., 2010 ; Gutiérrez-Chacón et al., 2018 ; Landaverde-González et al., 2017 ; Moroñ et al., 2014 ; Sárospataki et al., 2016 ; Somme et al., 2014). La préférence pour les prairies par rapport aux forêts, qui a notamment été constatée lors de l'estimation du SE de pollinisation en vergers (Chapitre 1B), se retrouve pour les deux groupes d'insectes bénéfiques. En effet, les densités de prédateurs étaient plus élevées dans des paysages agricoles ouverts que dans des paysages forestiers, avec davantage de prédateurs hivernant dans des milieux herbacés (Geiger et al., 2009). Il semblerait donc que les préférences des deux groupes soient similaires, avec une préférence pour les milieux ouverts par rapport aux milieux forestiers. Le rôle de la forêt peut également être négatif dans le cas de populations de pollinisateurs à cause des faibles ressources florales présentes (Kallioniemi et al., 2017).

Les liens entre les indicateurs indirects des ressources à l'échelle du paysage et les insectes bénéfiques sont à la base de la plupart des modélisations des SE les impliquant. Ainsi, la capacité de l'écosystème à fournir un SE de pollinisation a été modélisée à l'échelle de l'Europe à partir d'indicateurs articulés autour de la caractérisation des habitats semi-naturels selon leur niveau de ressources qu'ils peuvent offrir à des pollinisateurs sauvages (Schulp et al., 2014b). De même la capacité des écosystèmes à fournir un SE de lutte biologique a été modélisée à l'échelle européenne. Les indicateurs utilisés se basaient sur différents types d'habitats semi-naturels, leur abondance, leur configuration spatiale et leur éloignement par rapport à la parcelle d'étude (Rega et al., 2018). La gamme de vol considérée dans cette modélisation était de 500 m, soit plus courte que celle généralement considérée pour les insectes pollinisateurs, qui se trouve autour de 2 km (voir la

synthèse bibliographique du Chapitre 1A). Cette modélisation prend en compte l'attrait fort des lisières forestières par rapport à l'intérieur des forêts, ainsi que décrit lors de la modélisation du SE de pollinisation (Schulp et al., 2014b). Toutes ces modélisations sur des éléments très similaires, confirment l'existence d'indicateurs indirects caractérisant les ressources du paysage pour les pollinisateurs et les ennemis naturels.

Le protocole LECA-EGIS possède de nombreux indicateurs indirects pour caractériser les ressources paysagères pouvant influencer les deux groupes d'insectes bénéfiques. Il s'agit de l'étude de la composition du paysage en prenant en compte d'une part la quantité d'habitats semi-naturels (prairies, forêts, haies) et la longueur de lisières forestières. Le seul élément qu'il serait intéressant d'ajuster est le rayon dans lequel étudier le paysage, les ennemis naturels ayant visiblement une distance de vol moyenne plus courte que les pollinisateurs.

### 6.3.3. Conclusions et extension à d'autres services

Ainsi, il semble que des indicateurs caractérisant les ressources florales – notamment au niveau de leurs ressources en nectar – et les habitats semi-naturels à l'échelle du paysage donnent des indices sur la présence et la diversité des ennemis naturels, ainsi que nous l'avons fait avec les insectes pollinisateurs. Comme pour l'étude de la capacité d'un écosystème à fournir un SE de pollinisation, il est nécessaire de travailler tant à l'échelle locale qu'à l'échelle du paysage, ces deux échelles pouvant interagir. Cette interaction a par exemple été observée en verger avec les ressources florales du sous-verger contrebalançant l'effet négatif de l'isolement de la parcelle agricole par rapport à la forêt, tant pour les pollinisateurs que pour les ennemis naturels (Saunders and Luck, 2018). Cependant, il est possible que, comme pour le SE de pollinisation, ces indicateurs indirects soient associés à d'importantes incertitudes dans la prédiction des communautés d'ennemis naturels.

La même approche pourrait être appliquée au SE de régulation du climat global. C'est par exemple le cas d'études portant sur l'effet des forêts urbaines qui, combinant des mesures de terrain avec le modèle i-Tree, estiment en parallèle les SE de régulation du climat global par le stockage de carbone et de régulation de la qualité de l'air en ville, tous deux assurés par des caractéristiques communes des arbres, telles que le diamètre à hauteur de poitrine et l'indice de surface foliaire (Baró et al., 2014 ; Kiss et al., 2015). À partir du modèle i-Tree, l'estimation du SE de régulation du climat global a été couplée à l'estimation de la production de déchets de bois et à son utilisation potentielle en tant que bioénergie, soit l'estimation d'un SE de régulation et d'un SE d'approvisionnement à partir des mêmes indicateurs (Timilsina et al., 2014). De même, l'estimation du SE de régulation du climat global par une estimation des stocks de carbone de la biomasse aérienne en forêt, est proche de l'estimation du SE de fourniture de bois (Baskent et al., 2008). De même la biomasse en prairie pourrait être assimilée à la production de fourrage (Grigulis et al., 2013).

Des indicateurs indirects communs peuvent être envisagés pour l'estimation des SE de pollinisation et de lutte biologique contre les ravageurs car les agents fournisseurs de ces SE répondent de manière similaire à certains facteurs de contrôle, ces deux SE étant en synergie indirecte (Bennett et al., 2009). Il s'agit donc d'appliquer le même raisonnement au SE de régulation du climat global et à tout autre paire ou groupe de SE que l'on souhaiterait estimer à partir d'indicateurs communs (par ex. tant la biomasse que la séquestration de carbone dépendent de la croissance de l'arbre). Une première étape est d'identifier des SE en synergie indirecte et la seconde est d'identifier les facteurs

de contrôle communs.

Par ailleurs, une piste de réflexion intéressante serait d'utiliser la liste des fonctions des zones humides et leurs méthodes d'estimation présentées dans la méthode nationale d'évaluation des fonctions des zones humides afin de les associer aux SE dont elles assurent la fourniture (Gayet et al., 2016).

#### **6.4. Innovations technologiques et représentations spatiales : des apports de la télédétection à l'estimation et la cartographie des services écosystémiques**

Les protocoles développés dans cette thèse sont des protocoles de terrain avec des contraintes de facilité et rapidité de mise en place. Non considérées dans le corps de ce travail, les méthodes liées à la télédétection pourraient constituer des alternatives futures, rapides, et ne nécessitant pas de campagne de terrain. En effet, les développements technologiques ont permis des progrès de la télédétection, diminuant le coût des images satellites, augmentant la résolution des images et facilitant leur accès. De plus, les méthodes de télédétection permettent de prendre en compte la dimension spatiale des SE, notamment dans la représentation des résultats. Dans cette section, je présente les possibles apports de la télédétection pour l'estimation des SE de pollinisation et de régulation du climat global, avant de discuter les apports des protocoles de terrain et de la télédétection à la cartographie des SE.

##### **6.4.1. Possibles apports méthodologiques de la télédétection**

La télédétection inclut les mesures à distance, par exemples les images aériennes, les images satellites, le radar, etc. L'estimation des SE par l'intermédiaire de méthodes de télédétection a fait l'objet de nombreuses synthèses bibliographiques (Andrew et al., 2014 ; Ayanu et al., 2012 ; Cord et al., 2017 ; de Araujo Barbosa et al., 2015 ; Pettorelli et al., 2018).

##### **6.4.1.1. Apport de la télédétection aux méthodes d'estimation du service de pollinisation**

Tout d'abord, le service de pollinisation n'est pas le service pour lequel l'utilisation de la télédétection est la plus répandue. Dans la synthèse bibliographique de de Araujo Barbosa et al. (2015), seuls 4 % des articles estimant des SE à partir de méthodes de télédétection portaient sur le SE de pollinisation. Une liste des capteurs satellites et de leur utilisation potentielle pour l'estimation du SE de pollinisation est présentée dans Galbraith et al. (2015). Comme nous l'avons vu auparavant, le SE de pollinisation possède de nombreuses définitions qui se divisent entre les définitions de la capacité et le flux du SE. Les indicateurs associés à ces définitions peuvent être directs ou indirects. Ainsi pour l'estimation de la capacité du SE de pollinisation, les indicateurs directs caractérisent les communautés de pollinisateurs présentes sur la parcelle d'étude et les indicateurs indirects caractérisent les ressources alimentaires et de nidification disponibles pour les pollinisateurs. Par définition, les méthodes de télédétection font des estimations faites à distance. Les indicateurs qu'elles mesurent sont donc principalement des **indicateurs indirects**. Ils concernent essentiellement la capacité des écosystèmes à fournir le SE de pollinisation. En effet, parmi les mesures de télédétection utilisées pour l'estimation du SE de pollinisation, on peut citer le NDVI (*Normalised Difference Vegetation Index*, indice normalisé de différence de végétation), l'indice de surface foliaire, la couverture des sols, la hauteur de végétation (Ayanu et al., 2012 ; de Araujo Barbosa et al.,



2015 ; Galbraith et al., 2015). Ces indicateurs permettent la caractérisation du paysage avec des proxys pour les habitats potentiels de pollinisateurs et de processus écologiques impliqués dans la fourniture de ressources potentielles (Galbraith et al., 2015). Par exemple, les données issues de la télédétection peuvent servir à calculer des indicateurs tels que la phénologie de la végétation (estimée par les dynamiques temporelles des changements des indices de végétation) et la productivité primaire (Pettorelli et al., 2018). Ces mesures et les indicateurs construits sur leur base permettent de caractériser la diversité d'habitats favorables pour les pollinisateurs. La télédétection permet aussi l'identification de certaines espèces de plantes associées à des groupes de pollinisateurs spécifiques et l'hétérogénéité de la structure verticale de la végétation qui peut être associée avec certains groupes d'abeilles (Galbraith et al., 2015).

Une utilisation des indicateurs indirects de la télédétection est la cartographie de l'utilisation/de couvert des sols, obtenue à partir d'images satellites et/ou aériennes. Ces cartes ont une grande utilité pour l'estimation spatiale des SE. Elles permettent par exemple de faire le lien entre différents habitats et leur qualité en tant que ressources de nidification et/ou d'alimentation pour des insectes pollinisateurs. La modélisation du SE de pollinisation se base sur de telles cartes (par exemple Lonsdorf et al. (2009), Schulp et al. (2014b) et Verhagen et al. (2016)). En effet, il est possible de lier les couverts des sol aux récoltes des cultures avec l'estimation, dans un premier temps, la capacité de l'écosystème à fournir un SE de pollinisation à partir des habitats favorables aux pollinisateurs et de leurs gammes de vol et, dans un second temps, des conséquences de leur disparition sur la production totale des cultures dépendant de la pollinisation animale (Zulian et al., 2013).

Certaines méthodes de télédétection employées « au sol » permettent l'estimation d'**indicateurs directs de la capacité du SE de pollinisation**. En effet, des technologies telles que le radar harmonique et la radio-téléométrie permettent de suivre un individu, bien que leur utilisation soit limitée à des insectes de taille moyenne à grande (Hagen et al., 2011 ; Osborne et al., 1999). Leur suivi permet d'estimer leur distance de recherche de nourriture mais aussi de suivre les parcelles avec des ressources florales qui sont le plus visitées. Le développement technologique suggère des indicateurs directs. Il peut s'agir de la « simple » utilisation d'appareils photographiques digitaux prenant des photographies à intervalles réguliers qui permettent d'estimer le nombre de visites reçues par les fleurs (Suetsugu and Hayamizu, 2014). L'utilisation de scanner laser terrestre autonome pourrait servir à suivre les fréquences de visites d'abeilles étant donné que cette technologie est capable de détecter la présence d'insectes.

Les avancées de la télédétection permettront sans doute à terme le développement de protocoles d'estimation du SE de pollinisation basés sur des observations de terrain calibrant des données de télédétection, ce qui pourrait réduire la phase de terrain. Cette approche a été faite dans la forêt amazonienne afin de cartographier plusieurs SE, dont le SE de pollinisation. Elle utilisait des relevés de terrain à l'échelle de la parcelle qui, couplés à des données de télédétection, ont permis leur cartographie à l'échelle régionale (Clec'h et al., 2018). En effet, comme toute innovation, une phase de calibration et de validation avec des données de terrain est nécessaire afin de s'assurer des incertitudes associées aux proxys issus de la télédétection. La limitation du travail de terrain permettrait de limiter le coût lié à la main d'œuvre et les contraintes en termes de conditions météorologiques et saisonnières. Il ne faut cependant pas oublier que les méthodes de télédétection

possèdent aussi des contraintes au niveau de la disponibilité des données de télédétection et des compétences et des moyens nécessaires pour leur interprétation/leur analyse.

#### **6.4.1.2. Apport de la télédétection aux méthodes d'estimation du service de régulation du climat global**

Le SE de régulation du climat global peut être estimé à partir de la séquestration du carbone ou par le proxy des stocks de carbone contenus dans un écosystème, option qui a été choisie dans le cadre de ce travail de thèse. La télédétection propose de nombreux produits pouvant être utilisés pour estimer tant la séquestration que le stockage de carbone. Par définition, les méthodes de télédétection se basent sur des indicateurs indirects qui sont reliés à des données de terrain par des phases de calibration. Ces indicateurs sont estimés grâce à une grande diversité/gamme de capteurs (pour des listes d'exemples voir le Tableau 2 d'Ayanu et al. (2012) et le Tableau 3 de Pettorelli et al. (2018)). Dans le cadre de l'estimation des stocks de carbone, des indicateurs issus de la télédétection permettent d'estimer les stocks de carbone de différents compartiments tels que la biomasse aérienne, la biomasse souterraine et le carbone organique du sol.

Les indicateurs issus de la télédétection sont nombreux pour l'estimation des stocks de carbone contenu dans la **biomasse aérienne**. Pour des **écosystèmes arborés**, *l'indice de surface foliaire* a été utilisé pour extrapoler l'estimation de la biomasse aérienne des arbres à partir de la masse du feuillage (Zhang and Kondragunta, 2006). Des *indices de végétation* tels que le NDVI sont également utilisés. Par exemple, le NDVI a permis d'identifier les parcelles de forêt (une mangrove) dont la biomasse a été estimée à partir de données LiDAR qui estiment la *hauteur* de la canopée (Hickey et al., 2018). Le LiDAR permet en effet une estimation fiable ( $R^2 > 0,80$ ) de paramètres morphologiques d'arbres individuels tels que la *hauteur*, le *diamètre à hauteur de poitrine* et le *diamètre de la couronne* (Shrestha and Wynne, 2012). Ainsi, dans une forêt urbaine, des données LiDAR ont permis d'estimer la *hauteur* et le *diamètre de couronne* d'arbres, ce qui a permis d'en déduire le diamètre et la biomasse aérienne à partir d'équations allométriques (Tigges et al., 2017). La télédétection peut aussi aider à estimer la **biomasse aérienne de la végétation buissonnante**. Par exemple, la biomasse de buissons d'arroche (*Atriplex nummularia*) était corrélée avec *le couvert de végétation* et des *indices de végétation* (Liu et al., 2017). La **biomasse aérienne de la végétation herbacée** peut aussi être estimée par des indicateurs issus de la télédétection, comme les indices de végétation. Ainsi le NDVI permet d'estimer la biomasse aérienne de prairies de montagnes (Schweiger et al., 2015) ou de cultures de blé (Hansen and Schjoerring, 2003). Cependant le NDVI est fortement dépendant de l'échelle spatiale pour l'étude de surfaces hétérogènes, rendant incomparables les données de NDVI mesurées à différentes échelles (Jiang et al., 2006). Des innovations technologiques concernent des outils de terrain tels que la spectrométrie de terrain qui se base sur la mesure d'indices de végétation. Ainsi la **biomasse aérienne en prairie** est corrélée à des *mesures d'absorption de l'eau* (Numata et al., 2008) et au *NDVI* (Raynolds et al., 2012). La hauteur des plantes en prairie, qui est reliée à la production de biomasse, est corrélée à *l'EVI (Enhanced Vegetation Index)* (Cunha et al., 2010). Ces paramètres peuvent être mesurés par des spectromètres de terrain (Cunha et al., 2010 ; Mašková et al., 2008), remplaçant l'équipement de la télédétection par satellite ou image aérienne par de la main d'œuvre. Une méthode émergente permet un compromis entre main d'œuvre et technologie avec des capteurs posés sur des drones, qui permettent l'obtention de données avec une résolution de l'ordre du centimètre (Colomina and Molina, 2014). Cette approche permet en effet une acquisition de données avec un contrôle fin de la résolution temporelle et spatiale pour un

équipement relativement léger et peu coûteux (Colomina and Molina, 2014 ; Koh and Wich, 2012 ; Tang and Shao, 2015).

**La biomasse souterraine**, peut être estimée par la même approche que dans le protocole LECA-EGIS : en se basant sur la relation allométrique entre la biomasse aérienne et la biomasse souterraine. Par exemple, la biomasse souterraine de la forêt a été estimée à partir de la biomasse aérienne, qui avait été elle-même dérivée de données LiDAR dans un écosystème de mangrove (Hickey et al., 2018). Comme vu pour le protocole de terrain LECA-EGIS, cette approche est applicable pour différentes sortes de forêts et de prairies, par exemple avec l'utilisation des ratios biomasse souterraine-sur-biomasse aérienne fournis par l'IPCC (2006).

Les techniques de télédétection sont aussi applicables à **l'estimation du stock de carbone organique du sol**. Il y a déjà près de 20 ans, le carbone organique du sol de surface (15 cm) était prédit à partir de *valeurs d'intensité* d'images satellites. Ces estimations étaient correctes à près de 75 % (Chen et al., 2000). Le carbone organique des 10 premiers centimètres de sol a été prédit à partir de la *réflectivité dans le visible et dans le proche infrarouge* à partir de données hyper-spectrales de terrain et télédéfectées. Si les prédictions à partir des données de terrain étaient plus justes, la carte de carbone organique du sol prédite à partir des données télédéfectées montrait des similitudes avec les données d'analyses de sol (Gomez et al., 2008). En effet, la spectrométrie de *réflectivité du visible et du proche (ou moyen) infrarouge* aide à l'estimation du carbone organique du sol en laboratoire (Winowiecki et al., 2016) et sur le terrain (Cambou et al., 2016). Plusieurs variables spectrales semblent participer à la prédiction du carbone organique du sol : le *NDVI*, *l'infrarouge à courte longueur d'onde*, les *bandes spectrales rouges*, *l'infrarouge proche* mais aussi *l'indice de saturation* et *l'indice de brillance* (données de RapidEye et Landsat) (Forkuor et al., 2017). En effet, des *indices de végétation* – le taux de couvert par des feuilles vertes et la teneur en calcium – sur de longues séries temporelles (28 ans) prédisaient mieux le carbone organique d'une prairie subtropicale qu'une série temporelle à court terme (2 ans), tant pour le carbone de surface (0-5 cm) que pour le stock total mesuré (0-15 cm) (Wilson et al., 2017). Il est nécessaire de souligner que l'existence de telles séries temporelles est (très) rare et donc cette méthode, si elle se généralise un jour, ne serait applicable que dans les zones où un suivi satellite est assuré depuis près de trois décennies.

Comme pour le SE de pollinisation, les données de télédétection permettent l'élaboration de cartes de couverts et d'utilisations des sols qui peuvent servir à l'estimation de stocks de carbone (Cord et al., 2017 ; de Araujo Barbosa et al., 2015). C'est par exemple le cas du module d'estimation des stocks de carbone de la plateforme de modélisation libre InVEST (<https://naturalcapitalproject.stanford.edu/invest/>). La modélisation à partir d'InVEST a permis d'estimer les changements des stocks de carbone dans une région du Brésil en fonction de changements des pratiques de régulation (Garrastazú et al., 2015). La modélisation avec InVEST a aussi été utilisée pour l'étude de l'impact de différentes répartitions spatiales de l'expansion agricole sur les stocks du carbone estimés à partir de l'attribution des valeurs de carbone issues de l'IPCC à chaque classe de couvert des sols (Chaplin-Kramer et al., 2015). Cette modélisation a aussi permis d'estimer les conséquences de différents scénarios de gestion forestière sur le SE de régulation du climat global dans des forêts méditerranéennes (Bottalico et al., 2016). Son application a servi à l'estimation de bouquets de SE grâce à la modélisation de 18 SE sur les Alpes françaises, dont les SE

de pollinisation et de régulation du climat global par la séquestration de carbone (Crouzat et al., 2015).

Par ailleurs, les prises de photographies satellites sont régulièrement espacées dans le temps. Les différents indicateurs issus de la télédétection sont donc également mesurés régulièrement, créant des séries temporelles de mesures. Comme évoqué dans les méthodes d'estimation de la séquestration de carbone, une possibilité est d'estimer les stocks de carbone à deux dates différentes et d'estimer la séquestration en faisant la différence entre les stocks de carbone estimés à ces deux dates. Dans cette perspective, l'estimation de la séquestration de carbone est facilitée par la télédétection qui, permettant une estimation des stocks à différents moments, favorise l'estimation de la séquestration entre différentes dates (par ex. Wicaksono et al. (2011)).

Les méthodes de télédétection sont applicables tant à l'échelle de la plante individuelle (Liu et al., 2017 ; Tigges et al., 2017) qu'à l'échelle de la parcelle ou à une échelle nationale (Zhang and Kondragunta, 2006), et sont ainsi pertinentes dans le cas d'études d'impact. Cependant, les méthodes de télédétection ont aussi des contraintes météorologiques : pour qu'une image aérienne soit exploitable, il faut que le ciel soit dégagé. Également, certaines mesures dépendent de la saison. Par exemple, pour un buisson halophyte colonisant des terres agricoles abandonnées, les relations entre les indices de végétation et les mesures de terrain étaient meilleures pour la saison sèche que pour la saison de végétation (Liu et al., 2017). Une autre limite de ces méthodes est l'absence d'indicateurs pour l'estimation du carbone stocké dans la matière organique morte, à part dans le cadre d'une modélisation à partir d'une cartographie de la couverture des sols. En effet, il ne semble pas exister d'indicateurs pouvant être reliés à la litière ou le bois mort. Également, comme pour toute innovation technologique, une phase de calibration des données de télédétection par des données de terrain reste nécessaire. Dans ce cadre, l'application du protocole LECA-EGIS pourrait représenter une opportunité de calibration rapide des données de télédétection. Actuellement, les études combinant le terrain et la télédétection sont encore nécessaires. Ces estimations de SE à partir de données de télédétection peuvent résulter en une représentation des résultats sous forme cartographique.

#### 6.4.2. La représentation de la fourniture de SE sous forme cartographique

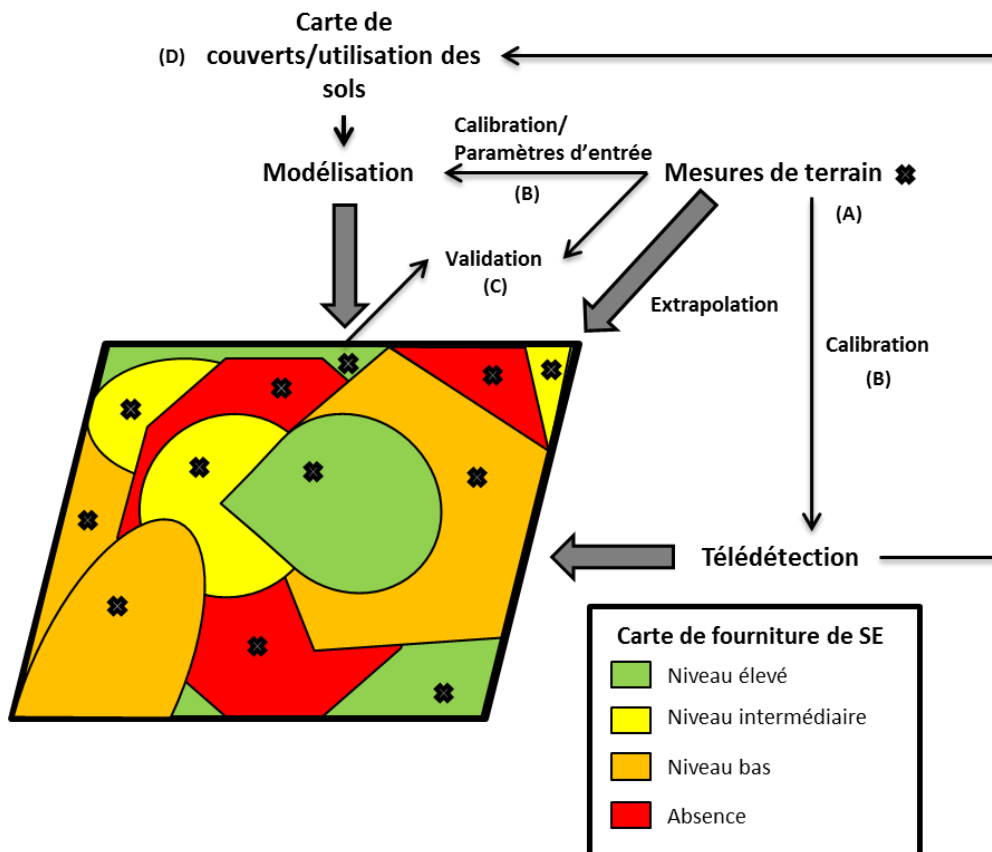
##### 6.4.2.1. Intérêts de la cartographie des SE

La représentation des SE sous forme cartographique permet de rendre compte de la **dimension spatiale** des SE. En effet, dans un paysage, certaines zones peuvent avoir la capacité de fournir un SE mais la demande pour ce SE peut être localisée ailleurs. Dans ce cas le flux de SE n'est pas fourni localement. Cependant, il pourrait être « transporté » et fourni à une zone où la demande est forte. C'est par exemple le cas des SE fournis par la montagne (notamment en termes de SE culturels) qui profitent aux habitants des plaines. Ainsi, la modélisation du service de pollinisation a permis de représenter d'une part la demande de SE de pollinisation (les cultures dépendantes de la pollinisation animale) et d'autre part la capacité de l'écosystème à le fournir (probabilité de visite par des pollinisateurs) et ainsi de déduire les zones où le flux du SE de pollinisation est assuré (Schulp et al., 2014b).

Par ailleurs, la représentation spatiale de plusieurs SE permet de mettre en avant les **bouquets de SE**, qui sont des SE régulièrement observés ensemble (Raudsepp-Hearne et al., 2010). L'étude de ces

bouquets permet d'étudier les relations entre SE (synergies et compromis). Dans ce cadre, l'intérêt de la dimension spatiale est renforcée, les relations des SE d'un bouquet pouvant varier dans l'espace (Renard et al., 2015) et avec l'échelle (Lavorel et al., 2017). La représentation de bouquets de SE est facilitée par la modélisation, notamment par InVEST qui possède de nombreux modules permettant de modéliser différents SE à partir de cartes d'utilisation des sols. InVEST a par exemple été utilisé afin d'estimer les liens entre la fourniture de plusieurs SE et la biodiversité à l'échelle du paysage (Nelson et al., 2009).

La cartographie des SE permet une **représentation très visuelle** de la fourniture des SE. Cette représentation est d'ailleurs utilisée pour une utilisation pratique des SE (Burkhard et al., 2013), par exemple afin de déterminer les zones de conservation prioritaires (Naidoo et al., 2008). C'est l'enjeu du MAES (*Mapping and Assessment of Ecosystems and their Services*), groupe formé au niveau de l'Union Européenne avec pour objectif l'évaluation et la cartographie de l'état de ses écosystèmes et de ses SE afin de servir de support à sa politique et à la prise de décision (Maes et al., 2013). La cartographie des incertitudes associées à l'estimation de SE peut influencer les preneurs de décision (Grêt-Regamey et al., 2013).



**Figure 6.3** : Cartographie d'un service écosystémique (SE) et rôle des mesures de terrain : (A) cartographie directement à partir d'une extrapolation des mesures de terrain à la parcelle échantillonnée ; (B) utilisation afin de calibrer/paramétrer un modèle de fourniture de SE ou utilisation afin de calibrer un modèle d'estimation à partir de données télédéctées et (C) utilisation afin de de valider la modélisation faite. La cartographie de la fourniture de SE peut aussi être obtenue à partir d'une modélisation faite à partir d'une carte de couverts/d'utilisations des sols (D).

#### **6.4.2.2. Des données à la cartographie : plusieurs chemins possibles**

La cartographie des SE peut être faite à partir de nombreuses sources de données (**Figure 6.3**). Tout d'abord, l'estimation de SE à partir de données de télédétection (images aériennes et/ou satellites) est souvent représentée sous forme cartographique, de par le caractère spatial des mesures qui se font sur des surfaces plus ou moins grandes (voir 6.4.1). Il faut cependant nuancer avec le fait que la cartographie à l'échelle de la parcelle est rare (Martínez-Harms and Balvanera, 2012). La télédétection permet l'élaboration de cartes de couverts et d'utilisations des sols (Ayanu et al., 2012) qui sont à la base de certaines modélisations de SE, grâce à leur combinaison avec des données bibliographiques ou de bases de données (Lavorel et al., 2017), tel que le modèle INVEST présenté précédemment. Le suivi temporel des SE grâce aux mesures régulières par les satellites permet de mettre en avant leur dynamique spatiotemporelle (par ex. étude des SE de pollinisation, de régulation de la qualité de l'eau, de production de nourriture et de récréation sur 40 ans (Lautenbach et al., 2011)). Les données pour la modélisation peuvent aussi être issues de données historiques qui permettent de rendre compte de l'évolution spatiotemporelle des relations des SE d'un bouquet en prenant en compte les caractéristiques biophysiques et socioéconomiques de la région d'étude (Renard et al., 2015).

La modélisation cartographique faite à partir des cartographies d'habitats est parfois **calibrée** et/ou **validée par des observations de terrain** (**Figure 6.3**). En effet, un même modèle a une meilleure performance s'il est calibré par des données de terrain plutôt que par des données issues de la bibliographie (Cunningham et al., 2018). Dans la majorité des cas, les modèles d'estimation du SE de pollinisation ou de régulation du climat global (avec comme proxy les stocks de carbone) n'ont pas été validés par des mesures de terrain. Or, les protocoles d'estimation développés ici permettraient des estimations rapides pour ces deux SE, avec de plus une concordance des indicateurs utilisés pour l'estimation des stocks de carbone ou de la pollinisation. Nos protocoles, en plus d'être potentiellement appliqués dans le cadre d'études d'impact environnemental, pourraient donc servir à la validation et/ou la calibration de la modélisation de ces deux services écosystémiques. La validation et la calibration de certains modèles ont aussi été réalisées. Par exemple la modélisation à but cartographique du carbone organique et du stockage en eau du sol par le modèle APSIM a été faite à partir de données de terrain (Forouzangohar et al., 2014). Le modèle d'estimation du SE de pollinisation développé par Lonsdorf et al. (2009) a été validé par des observations de pollinisateurs sur le terrain.

La cartographie des SE peut être réalisée à partir de données **acquises sur une parcelle de terrain** qui sont extrapolées à l'ensemble du paysage ou de la catégorie de couvert des sols (**Figure 6.3**). Par exemple, des mesures du carbone organique du sol ont été faites pour différents couverts/utilisations des sols en milieu urbain, ce qui a permis une extrapolation d'une quantité de carbone organique du sol pour chaque couvert et une cartographie du carbone organique du sol pour les villes de Sacramento et Los Angeles (Edmondson et al., 2014). L'estimation de la séquestration de carbone organique du sol pour différents couverts/utilisations des sols a été faite à partir d'échantillonnages et d'analyses de sol (Wang et al., 2011). Des mesures de traits fonctionnels de plantes de prairies d'altitudes couplées à une cartographie d'utilisation des sols ont permis de modéliser et cartographier de multiples services écosystémiques dont la pollinisation et le stock de carbone organique du sol (Lavorel et al., 2011). Les protocoles d'estimation de SE développés dans le cadre de cette thèse couplés à une cartographie des couverts des sols pourraient également servir à

la représentation cartographique de SE, en **extrapolant les estimations de terrain** à un type de couvert de sol. Cette méthode de cartographie est en effet peu utilisée pour la cartographie des SE de régulation, des méthodes basées sur des données disponibles (bibliographie, bases de données) et non vérifiées sur le terrain étant plus fréquentes (Martínez-Harms and Balvanera, 2012).

#### 6.4.2.3. Cartographie et incertitudes

Les sources d'incertitudes en cartographie peuvent être multiples. Elles peuvent être causées par des changements d'échelle, que cela soit l'agrégation de données à une résolution fine pour représenter les SE à une échelle plus grande ou le passage d'une résolution grossière à une résolution plus fine (Chen et al., 2011 ; Dendoncker et al., 2008 ; Hufkens et al., 2008). Les incertitudes peuvent aussi être issues de la réalisation des cartes de couverts des sols. Par exemple une résolution de la cartographie d'utilisation des sols trop grossière (liée à la résolution des estimations satellites) entraîne une surestimation des couverts des sols les plus abondants. Si plusieurs couverts des sols sont présents dans un pixel, le pixel est souvent attribué à la classe de couvert des sols dominante (Schulp and Alkemade, 2011).

Les incertitudes peuvent également naître de l'adoption de différentes méthodes de cartographie des SE. Ainsi, Schulp et al. (2014a) ont réalisé la comparaison de cartographies de plusieurs SE obtenues à partir de méthodes de quatre degrés de complexité différents. La comparaison visait à vérifier la cohérence de la localisation des zones de fourniture élevée et basse de chaque SE. Les quatre cartes de l'estimation de la régulation du climat global étaient assez cohérentes grâce à la cohérence des données d'entrées, aux processus sous-jacents bien connus (par ex. la photosynthèse) et d'indicateurs répandus (les stocks de carbone). Les cartes pour le SE de pollinisation, bien que toutes les estimations reposent sur les couverts des sols, étaient plus variables. Comme ce service dépend de la configuration spatiale des couverts des sols, il est possible que la variation de résolution des différentes cartes de couverts des sols ait causé des différences dans la représentation de petites parcelles d'habitats semi-naturels essentielles dans l'estimation du SE. Mais ces différences pourraient aussi être dues aux différentes définitions de ce SE (par ex. demande vs. fourniture) et au choix des indicateurs (habitats potentiels de pollinisateurs sauvages (indicateurs indirects), densités de pollinisateurs (indicateurs directs)).

Dans le cas de cartographies basées sur des données de terrain, les incertitudes sont liées aux incertitudes des protocoles de terrain, aux incertitudes des mesures faites par les opérateurs sur le terrain mais aussi aux erreurs de changement d'échelles avec l'extrapolation de données de parcelles à une échelle plus large. Des incertitudes peuvent provenir de la modélisation environnementale où elles peuvent être situées dans le modèle *per se*, les données entrantes, les paramètres ou les résultats du modèle (Walker et al., 2003).

Le caractère visuel des cartes en fait un outil de communication de prédilection (Hauck et al., 2013). Cependant, il est important de communiquer les SE avec les causes et niveaux d'incertitude associés, que ce soit à cause de définitions d'indicateurs, de la compréhension des processus, du but ou des méthodes de la cartographie. De plus, si les comparaisons entre plusieurs cartographies de SE fournissent une information sur la variabilité des estimations, elles ne permettent pas une validation du modèle, ni une mesure de la déviation par rapport à la réalité. Il devient donc essentiel d'accentuer la recherche sur les calculs d'incertitude, malgré les difficultés de les estimer dans le

cadre d'études sur les SE (démarche peu connue, chronophage et complexe) ainsi que la difficulté de rendre compte des incertitudes sur des données spatiales (Hamel and Bryant, 2017) et de les intégrer dans la planification territoriale (Neuendorf et al., 2018).

## 6.5. Conclusions

### ***De multiples applications possibles***

Ce travail de thèse a abouti sur le développement de deux protocoles de terrain rapides, fiables et faciles à mettre en œuvre pour l'estimation de deux services écosystémiques au cœur de l'actualité : la pollinisation et la régulation du climat global. Ces protocoles de terrain pourraient avoir de multiples applications. Leur caractère rapide et facile à mettre en œuvre à l'échelle de la parcelle en fait de bons candidats pour la calibration et/ou la validation de modélisations ou de mesures de télédétection des deux SE étudiés, notamment dans l'objectif d'une représentation cartographique de leur fourniture. Ces protocoles pourraient être facilement intégrés dans le cadre d'études d'impacts, dans la planification territoriale ou la prise de décision, pour lesquelles la demande d'intégration des SE est grandissante (Albert et al., 2014 ; Diehl et al., 2016). Le protocole d'estimation du SE de pollinisation, qui ne requiert aucun équipement et nécessite seulement peu de connaissances spécifiques, pourrait servir de support à un projet de sciences participatives visant par exemple à estimer la pollinisation reçue par des parcelles de jardins et/ou de parcs urbains.

### ***Cadre de développement méthodologique et incertitudes***

Ce travail de thèse a également permis de prendre conscience des difficultés rencontrées lors d'un processus de développement méthodologique, tant au niveau des choix des définitions, des indicateurs et des protocoles que des incertitudes associées à une simplification de protocoles. Bien que les difficultés n'aient pas été les mêmes pour les deux SE étudiés, il est possible de délimiter un cadre de développement pour les protocoles d'estimation de SE. Il s'articule autour de cinq questions, à se poser pour chaque SE, qui sont à adapter au cas par cas : (i) quelle est la définition du SE étudié ?, (ii) quels indicateurs (directs/indirects) sont à choisir ?, (iii) quels protocoles d'estimation (simple/complexe) sont disponibles et sont à appliquer ?, (iv) est-ce que le protocole développé est simplifiable ?, si oui : (v) quelles sont les incertitudes associées à cette simplification ?

Les incertitudes sont en effet présentes aux différentes étapes du développement des protocoles d'estimation des SE mais aussi dans l'estimation des SE *per se*, montrant une possible accumulation et propagation d'incertitudes. En effet, le premier niveau correspond aux incertitudes présentes dans **le choix de la définition du SE** étudié, sous la forme d'incertitudes conceptuelles. Le second niveau se présente dans **le choix des indicateurs** qui, selon leur simplicité, sont plus ou moins précis dans l'estimation du SE. Un troisième niveau s'ajoute lors de **la sélection/l'élaboration des méthodes d'estimation** qui, selon les contraintes d'équipement/de temps/de connaissances, vont être la source d'incertitudes plus ou moins grandes. Lors de l'estimation des SE, les incertitudes sont présentes dans **la mesure réalisée** avec une justesse plus ou moins grande, liées à la qualité de l'équipement et à l'expérimentateur. L'utilisation des données de terrain pour une éventuelle cartographie des SE ajoute une couche supplémentaire d'incertitudes à cause de l'extrapolation de l'estimation de SE à une échelle plus grande, qui ne prend pas en compte l'éventuelle hétérogénéité de fourniture du SE au sein d'une même utilisation des sols. Un dernier niveau d'incertitude peut s'ajouter dans le cadre d'études d'impact ou de prise de décision avec les prédictions des conséquences possibles d'une action de gestion, d'un changement de pratiques ou d'une décision.



Donc, dans la perspective de l'intégration de l'estimation de SE dans la planification territoriale et la prise de décision, notamment sous leur forme cartographique et pour des prédictions d'évolution de la fourniture de SE, il est primordial de garder en tête l'accumulation de ces incertitudes. Afin de minimiser les risques de perte de SE essentiels, il est nécessaire de prendre en compte les marges hautes d'incertitudes. Pour cela il faudrait que les incertitudes associées à l'estimation des SE soient mesurées et prises en compte, ce qui n'est pas encore le cas (Hamel and Bryant, 2017).

### ***Ce qu'il reste à accomplir***

Afin de vérifier si les protocoles développés correspondent effectivement à la demande du bureau d'études, il serait intéressant de faire un test « grandeur nature ». Il s'agirait de soumettre les protocoles à des praticiens pour voir si leur prise en main se fait facilement et si leur application dans le cadre d'une étude d'impact répond aux attentes de ce type d'étude. Si ce test d'application se révélait concluant, la démarche pourrait être étendue à d'autres SE de régulation, telle que la régulation du climat local et la purification de l'air en milieu urbain, mais aussi à des SE d'approvisionnement et des SE culturels. En effet, l'apparition des SE dans la loi pour la reconquête de la biodiversité, de la nature et des paysages concerne les trois grandes catégories de SE. L'intégration de l'estimation de SE dans les études d'impact devrait donc se faire à l'échelle nationale. Ce travail de thèse est issu d'un financement privé fourni par un bureau d'études. La possible multiplication de projets similaires à celui de cette thèse permettrait d'aboutir à une multiplicité de protocoles relativement proches, ainsi qu'observés entre les protocoles LECA-EGIS et les protocoles TESSA. Dans un premier temps, un foisonnement de protocoles similaires offre un grand panel de possibilités. Dans un second temps, une étude comparative des différents protocoles permettrait d'identifier les points forts et des points faibles de chaque protocole. Sur la base de ces comparaisons, il serait possible de proposer un protocole standard issu de l'hybridation des différents protocoles, comme il a été proposé entre les protocoles LECA-EGIS et TESSA pour l'estimation des stocks de carbone. L'établissement de protocoles standardisés serait un premier point essentiel pour une généralisation de l'intégration des SE dans les études d'impact, la planification territoriale et la prise de décision, afin de fournir des estimations comparables d'une étude à l'autre.

## **6.6. Références**

- Albert, C., Aronson, J., Fürst, C., Opdam, P., 2014. Integrating ecosystem services in landscape planning: requirements, approaches, and impacts. *Landsc. Ecol.* 29, 1277–1285. <https://doi.org/10.1007/s10980-014-0085-0>
- Andrew, M.E., Wulder, M.A., Nelson, T.A., 2014. Potential contributions of remote sensing to ecosystem service assessments. *Prog. Phys. Geogr.* 38, 328–353. <https://doi.org/10.1177/0309133314528942>
- Arthur, A.D., Li, J., Henry, S., Cunningham, S.A., 2010. Influence of woody vegetation on pollinator densities in oilseed Brassica fields in an Australian temperate landscape. *Basic Appl. Ecol.* 11, 406–414. <https://doi.org/10.1016/j.baae.2010.05.001>
- Ayanu, Y.Z., Conrad, C., Nauss, T., Wegmann, M., Koellner, T., 2012. Quantifying and Mapping Ecosystem Services Supplies and Demands: A Review of Remote Sensing Applications. *Environ. Sci. Technol.* 46, 8529–8541. <https://doi.org/10.1021/es300157u>
- Balzan, M.V., 2017. Flowering banker plants for the delivery of multiple agroecosystem services. *Arthropod-Plant Interact.* 11, 743–754. <https://doi.org/10.1007/s11829-017-9544-2>

- Balzan, M.V., Bocci, G., Moonen, A.-C., 2016. Utilisation of plant functional diversity in wildflower strips for the delivery of multiple agroecosystem services. *Entomol. Exp. Appl.* 158, 304–319. <https://doi.org/10.1111/eea.12403>
- Baró, F., Chaparro, L., Gómez-Baggethun, E., Langemeyer, J., Nowak, D.J., Terradas, J., 2014. Contribution of Ecosystem Services to Air Quality and Climate Change Mitigation Policies: The Case of Urban Forests in Barcelona, Spain. *AMBIO* 43, 466–479. <https://doi.org/10.1007/s13280-014-0507-x>
- Baskent, E.Z., Keles, S., Yolasigmaz, H.A., 2008. Comparing multipurpose forest management with timber management, incorporating timber, carbon and oxygen values: A case study. *Scand. J. For. Res.* 23, 105–120. <https://doi.org/10.1080/02827580701803536>
- Benjamin, F.E., Reilly, J.R., Winfree, R., 2014. Pollinator body size mediates the scale at which land use drives crop pollination services. *J. Appl. Ecol.* 51, 440–449. <https://doi.org/10.1111/1365-2664.12198>
- Bennett, A.B., Isaacs, R., 2014. Landscape composition influences pollinators and pollination services in perennial biofuel plantings. *Agric. Ecosyst. Environ.* 193, 1–8. <https://doi.org/10.1016/j.agee.2014.04.016>
- Bennett, E.M., Peterson, G.D., Gordon, L.J., 2009. Understanding relationships among multiple ecosystem services. *Ecol. Lett.* 12, 1394–1404. <https://doi.org/10.1111/j.1461-0248.2009.01387.x>
- Bestelmeyer, B.T., Brown, J.R., Havstad, K.M., Alexander, R., Chavez, G., Herrick, J.E., 2003. Development and use of state-and-transition models for rangelands. *Rangel. Ecol. Manag. J. Range Manag. Arch.* 56, 114–126.
- Bianchi, F.J.J.A., Booij, C.J.H., Tscharntke, T., 2006. Sustainable pest regulation in agricultural landscapes: a review on landscape composition, biodiversity and natural pest control. *Proc. Biol. Sci.* 273, 1715–1727. <https://doi.org/10.1098/rspb.2006.3530>
- Birkhofer, K., Fevrier, V., Heinrich, A.E., Rink, K., Smith, H.G., 2018. The contribution of CAP greening measures to conservation biological control at two spatial scales. *Agric. Ecosyst. Environ.* 255, 84–94. <https://doi.org/10.1016/j.agee.2017.12.026>
- Bockstaller, C., Girardin, P., 2003. How to validate environmental indicators. *Agric. Syst.* 76, 639–653. [https://doi.org/10.1016/S0308-521X\(02\)00053-7](https://doi.org/10.1016/S0308-521X(02)00053-7)
- Bottalico, F., Pesola, L., Vizzarri, M., Antonello, L., Barbati, A., Chirici, G., Corona, P., Cullotta, S., Garfi, V., Giannico, V., Laforteza, R., Lombardi, F., Marchetti, M., Nocentini, S., Riccioli, F., Travaglini, D., Sallustio, L., 2016. Modeling the influence of alternative forest management scenarios on wood production and carbon storage: A case study in the Mediterranean region. *Environ. Res., The Provision of Ecosystem Services in Response to Global Change* 144, Part B, 72–87. <https://doi.org/10.1016/j.envres.2015.10.025>
- Bukovinszky, T., Verheijen, J., Zwerver, S., Klop, E., Biesmeijer, J.C., Wäckers, F.L., Prins, H.H.T., Kleijn, D., 2017. Exploring the relationships between landscape complexity, wild bee species richness and reproduction, and pollination services along a complexity gradient in the Netherlands. *Biol. Conserv.* 214, 312–319. <https://doi.org/10.1016/j.biocon.2017.08.027>
- Burkhard, B., Crossman, N., Nedkov, S., Petz, K., Alkemade, R., 2013. Mapping and modelling ecosystem services for science, policy and practice. *Ecosyst. Serv. Complete*, 1–3. <https://doi.org/10.1016/j.ecoser.2013.04.005>
- Cambou, A., Cardinael, R., Kouakoua, E., Villeneuve, M., Durand, C., Barthès, B.G., 2016. Prediction of soil organic carbon stock using visible and near infrared reflectance spectroscopy (VNIRS) in the field. *Geoderma* 261, 151–159. <https://doi.org/10.1016/j.geoderma.2015.07.007>
- Campbell, Alistair John, Wilby, A., Sutton, P., Wäckers, F., 2017. Getting More Power from Your Flowers: Multi-Functional Flower Strips Enhance Pollinators and Pest Control Agents in Apple Orchards. *Insects* 8. <https://doi.org/10.3390/insects8030101>
- Campbell, Alistair J., Wilby, A., Sutton, P., Wäckers, F.L., 2017. Do sown flower strips boost wild pollinator abundance and pollination services in a spring-flowering crop? A case study from

- UK cider apple orchards. *Agric. Ecosyst. Environ.* 239, 20–29. <https://doi.org/10.1016/j.agee.2017.01.005>
- Chabert, A., 2017. Expression combinée des services écosystémiques en systèmes de production agricole conventionnels et innovants : étude des déterminants agroécologiques de gestion du sol, des intrants et du paysage (thesis). Toulouse, INPT.
- Chaplin-Kramer, R., O'Rourke, M.E., Blitzer, E.J., Kremen, C., 2011. A meta-analysis of crop pest and natural enemy response to landscape complexity. *Ecol. Lett.* 14, 922–932. <https://doi.org/10.1111/j.1461-0248.2011.01642.x>
- Chaplin-Kramer, R., Sharp, R.P., Mandle, L., Sim, S., Johnson, J., Butnar, I., Canals, L.M. i, Eichelberger, B.A., Ramler, I., Mueller, C., McLachlan, N., Yousefi, A., King, H., Kareiva, P.M., 2015. Spatial patterns of agricultural expansion determine impacts on biodiversity and carbon storage. *Proc. Natl. Acad. Sci.* 112, 7402–7407. <https://doi.org/10.1073/pnas.1406485112>
- Chen, F., Kissel, D.E., West, L.T., Adkins, W., 2000. Field-Scale Mapping of Surface Soil Organic Carbon Using Remotely Sensed Imagery. *Soil Sci. Soc. Am. J.* 64, 746–753. <https://doi.org/10.2136/sssaj2000.642746x>
- Chen, J., Brissette, F.P., Leconte, R., 2011. Uncertainty of downscaling method in quantifying the impact of climate change on hydrology. *J. Hydrol.* 401, 190–202. <https://doi.org/10.1016/j.jhydrol.2011.02.020>
- Chimner, R.A., Ott, C.A., Perry, C.H., Kolka, R.K., 2014. Developing and evaluating rapid field methods to estimate peat carbon. *Wetl.* 346 1241-1246 34, 1241–1246. <https://doi.org/10.1007/s13157-014-0574-6>
- Chojnacky, D., Amacher, M., Gavazzi, M., 2009. Separating duff and litter for improved mass and carbon estimates. *South. J. Appl. For.* 33, 29–34.
- Clec'h, S.L., Jégou, N., Decaens, T., Dufour, S., Grimaldi, M., Oszwald, J., 2018. From Field Data to Ecosystem Services Maps: Using Regressions for the Case of Deforested Areas Within the Amazon. *Ecosystems* 21, 216–236. <https://doi.org/10.1007/s10021-017-0145-9>
- Colomina, I., Molina, P., 2014. Unmanned aerial systems for photogrammetry and remote sensing: A review. *ISPRS J. Photogramm. Remote Sens.* 92, 79–97. <https://doi.org/10.1016/j.isprsjprs.2014.02.013>
- Cord, A.F., Brauman, K.A., Chaplin-Kramer, R., Huth, A., Ziv, G., Seppelt, R., 2017. Priorities to Advance Monitoring of Ecosystem Services Using Earth Observation. *Trends Ecol. Evol.* 32, 416–428. <https://doi.org/10.1016/j.tree.2017.03.003>
- Crouzat, E., Mouchet, M., Turkelboom, F., Byczek, C., Meersmans, J., Berger, F., Verkerk, P.J., Lavorel, S., 2015. Assessing bundles of ecosystem services from regional to landscape scale: insights from the French Alps. *J. Appl. Ecol.* 52, 1145–1155. <https://doi.org/10.1111/1365-2664.12502>
- Cunha, M., Poças, I., Marcal, A.R.S., Rodrigues, A., Pereira, L.S., 2010. Evaluating MODIS vegetation indices using ground based measurements in mountain semi-natural meadows of Northeast Portugal, in: 2010 IEEE International Geoscience and Remote Sensing Symposium. Presented at the 2010 IEEE International Geoscience and Remote Sensing Symposium, pp. 1525–1528. <https://doi.org/10.1109/IGARSS.2010.5652770>
- Cunningham, C., Tyedmers, P., Sherren, K., 2018. Primary data in pollination services mapping: potential service provision by honey bees (*Apis mellifera*) in Cumberland and Colchester, Nova Scotia. *Int. J. Biodivers. Sci. Ecosyst. Serv. Manag.* 14, 60–69. <https://doi.org/10.1080/21513732.2017.1417331>
- Dainese, M., Montecchiari, S., Sitzia, T., Sigura, M., Marini, L., 2017. High cover of hedgerows in the landscape supports multiple ecosystem services in Mediterranean cereal fields. *J. Appl. Ecol.* 54, 380–388. <https://doi.org/10.1111/1365-2664.12747>
- de Araujo Barbosa, C.C., Atkinson, P.M., Dearing, J.A., 2015. Remote sensing of ecosystem services: A systematic review. *Ecol. Indic.* 52, 430–443. <https://doi.org/10.1016/j.ecolind.2015.01.007>

- Dendoncker, N., Schmit, C., Rounsevell, M., 2008. Exploring spatial data uncertainties in land-use change scenarios. *Int. J. Geogr. Inf. Sci.* 22, 1013–1030. <https://doi.org/10.1080/13658810701812836>
- Diehl, K., Burkhard, B., Jacob, K., 2016. Should the ecosystem services concept be used in European Commission impact assessment? *Ecol. Indic.* 61, 6–17. <https://doi.org/10.1016/j.ecolind.2015.07.013>
- Dominati, E., Mackay, A., Green, S., Patterson, M., 2014. A soil change-based methodology for the quantification and valuation of ecosystem services from agro-ecosystems: A case study of pastoral agriculture in New Zealand. *Ecol. Econ.* 100, 119–129. <https://doi.org/10.1016/j.ecolecon.2014.02.008>
- Edmondson, J.L., Davies, Z.G., McCormack, S.A., Gaston, K.J., Leake, J.R., 2014. Land-cover effects on soil organic carbon stocks in a European city. *Sci. Total Environ.* 472, 444–453. <https://doi.org/10.1016/j.scitotenv.2013.11.025>
- EFESE, 2017. L'Évaluation française des écosystèmes et des services écosystémiques (EFESE) -Cadre Conceptuel, Théma. FRB.
- Fleming, G.M., Wunderle, J.M., Ewert, D.N., O'Brien, J., 2014. Estimating plant biomass in early-successional subtropical vegetation using a visual obstruction technique. *Appl. Veg. Sci.* 17, 356–366.
- Forbes, S.J., Northfield, T.D., 2016. Increased pollinator habitat enhances cacao fruit set and predator conservation. *Ecol. Appl.* 27, 887–899. <https://doi.org/10.1002/eap.1491>
- Forkuor, G., Hounkpatin, O.K.L., Welp, G., Thiel, M., 2017. High Resolution Mapping of Soil Properties Using Remote Sensing Variables in South-Western Burkina Faso: A Comparison of Machine Learning and Multiple Linear Regression Models. *PLOS ONE* 12, e0170478. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0170478>
- Forouzangohar, M., Crossman, N.D., MacEwan, R.J., Wallace, D.D., Bennett, L.T., 2014. Ecosystem services in agricultural landscapes: a spatially explicit approach to support sustainable soil management. *ScientificWorldJournal* 2014, 483298. <https://doi.org/10.1155/2014/483298>
- Frank, S.D., 2010. Biological control of arthropod pests using banker plant systems: Past progress and future directions. *Biol. Control* 52, 8–16. <https://doi.org/10.1016/j.biocontrol.2009.09.011>
- Galbraith, S.M., Vierling, L.A., Bosque-Pérez, N.A., 2015. Remote Sensing and Ecosystem Services: Current Status and Future Opportunities for the Study of Bees and Pollination-Related Services. *Curr. For. Rep.* 1, 261–274. <https://doi.org/10.1007/s40725-015-0024-6>
- Garibaldi, L.A., Bartomeus, I., Bommarco, R., Klein, A.M., Cunningham, S.A., Aizen, M.A., Boreux, V., Garratt, M.P.D., Carvalheiro, L.G., Kremen, C., Morales, C.L., Schüepp, C., Chacoff, N.P., Freitas, B.M., Gagic, V., Holzschuh, A., Klatt, B.K., Krewenka, K.M., Krishnan, S., Mayfield, M.M., Motzke, I., Otieno, M., Petersen, J., Potts, S.G., Ricketts, T.H., Rundlöf, M., Sciligo, A., Sinu, P.A., Steffan-Dewenter, I., Taki, H., Tscharrntke, T., Vergara, C.H., Viana, B.F., Woyciechowski, M., 2015. EDITOR'S CHOICE: REVIEW: Trait matching of flower visitors and crops predicts fruit set better than trait diversity. *J. Appl. Ecol.* 52, 1436–1444. <https://doi.org/10.1111/1365-2664.12530>
- Garrastazú, M.C., Mendonça, S.D., Horokoski, T.T., Cardoso, D.J., Rosot, M.A.D., Nimmo, E.R., Lacerda, A.E.B., 2015. Carbon sequestration and riparian zones: Assessing the impacts of changing regulatory practices in Southern Brazil. *Land Use Policy* 42, 329–339. <https://doi.org/10.1016/j.landusepol.2014.08.003>
- Garratt, M.P.D., Senapathi, D., Coston, D.J., Mortimer, S.R., Potts, S.G., 2017. The benefits of hedgerows for pollinators and natural enemies depends on hedge quality and landscape context. *Agric. Ecosyst. Environ.* 247, 363–370. <https://doi.org/10.1016/j.agee.2017.06.048>
- Gayet, G., Baptist, F., Baraille, L., Caessteker, P., Clément, J.-C., Gaucherand, S., Isselin-Nondedeu, F., Poinot, C., Quétier, F., Touroult, J., Barnaud, G., 2016. Méthode nationale d'évaluation des fonctions des zones humides – version 1.0. Fondements théoriques, scientifiques et techniques (Rapport SPN 2016 No. 91). Onema, MNHN.

- Geiger, F., Wäckers, F.L., Bianchi, F.J.J.A., 2009. Hibernation of predatory arthropods in semi-natural habitats. *BioControl* 54, 529–535. <https://doi.org/10.1007/s10526-008-9206-5>
- Gomez, C., Viscarra Rossel, R.A., McBratney, A.B., 2008. Soil organic carbon prediction by hyperspectral remote sensing and field vis-NIR spectroscopy: An Australian case study. *Geoderma* 146, 403–411. <https://doi.org/10.1016/j.geoderma.2008.06.011>
- Grêt-Regamey, A., Brunner, S.H., Altwegg, J., Bebi, P., 2013. Facing uncertainty in ecosystem services-based resource management. *J. Environ. Manage., Integrated land-use and regional resource management – A cross-disciplinary dialogue on future perspectives for a sustainable development of regional resources* 127, S145–S154. <https://doi.org/10.1016/j.jenvman.2012.07.028>
- Grigulis, K., Lavorel, S., Krainer, U., Legay, N., Baxendale, C., Dumont, M., Kastl, E., Arnoldi, C., Bardgett, R.D., Poly, F., Pommier, T., Schloter, M., Tappeiner, U., Bahn, M., Clément, J.-C., 2013. Relative contributions of plant traits and soil microbial properties to mountain grassland ecosystem services. *J. Ecol.* 101, 47–57. <https://doi.org/10.1111/1365-2745.12014>
- Gutiérrez-Chacón, C., Dormann, C.F., Klein, A.-M., 2018. Forest-edge associated bees benefit from the proportion of tropical forest regardless of its edge length. *Biol. Conserv.* 220, 149–160. <https://doi.org/10.1016/j.biocon.2018.02.009>
- Hagen, M., Wikelski, M., Kissling, W.D., 2011. Space Use of Bumblebees (*Bombus* spp.) Revealed by Radio-Tracking. *PLOS ONE* 6, e19997. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0019997>
- Hamel, P., Bryant, B.P., 2017. Uncertainty assessment in ecosystem services analyses: Seven challenges and practical responses. *Ecosyst. Serv.* 24, 1–15. <https://doi.org/10.1016/j.ecoser.2016.12.008>
- Hansen, P.M., Schjoerring, J.K., 2003. Reflectance measurement of canopy biomass and nitrogen status in wheat crops using normalized difference vegetation indices and partial least squares regression. *Remote Sens. Environ.* 86, 542–553. [https://doi.org/10.1016/S0034-4257\(03\)00131-7](https://doi.org/10.1016/S0034-4257(03)00131-7)
- Hauck, J., Görg, C., Varjopuro, R., Ratamäki, O., Maes, J., Wittmer, H., Jax, K., 2013. “Maps have an air of authority”: Potential benefits and challenges of ecosystem service maps at different levels of decision making. *Ecosyst. Serv., Special Issue on Mapping and Modelling Ecosystem Services* 4, 25–32. <https://doi.org/10.1016/j.ecoser.2012.11.003>
- Heath, L.S., Hansen, M., Smith, J.E., Miles, P.D., 2009. Investigation into calculating tree biomass and carbon in the FIADB using a biomass expansion factor approach. *McWilliams Will Moisen Gretchen Czaplewski Ray Comps For. Inventory Anal. FIA Symp. 2008 Oct. 21-23 2008 Park City UT Proc RMRS-P-56CD Fort Collins CO US Dep. Agric. For. Serv. Rocky Mt. Res. Stn. 26 P 056.*
- Hickey, S.M., Callow, N.J., Phinn, S., Lovelock, C.E., Duarte, C.M., 2018. Spatial complexities in aboveground carbon stocks of a semi-arid mangrove community: A remote sensing height-biomass-carbon approach. *Estuar. Coast. Shelf Sci.* 200, 194–201. <https://doi.org/10.1016/j.ecss.2017.11.004>
- Holland, J.M., Bianchi, F.J., Entling, M.H., Moonen, A.-C., Smith, B.M., Jeanneret, P., 2016. Structure, function and management of semi-natural habitats for conservation biological control: a review of European studies. *Pest Manag. Sci.* 72, 1638–1651. <https://doi.org/10.1002/ps.4318>
- Holland, J.M., Douma, J.C., Crowley, L., James, L., Kor, L., Stevenson, D.R.W., Smith, B.M., 2017. Semi-natural habitats support biological control, pollination and soil conservation in Europe. A review. *Agron. Sustain. Dev.* 37, 31. <https://doi.org/10.1007/s13593-017-0434-x>
- Hufkens, K., Bogaert, J., Dong, Q.H., Lu, L., Huang, C.L., Ma, M.G., Che, T., Li, X., Veroustraete, F., Ceulemans, R., 2008. Impacts and uncertainties of upscaling of remote-sensing data validation for a semi-arid woodland. *J. Arid Environ.* 72, 1490–1505. <https://doi.org/10.1016/j.jaridenv.2008.02.012>

- Ibanez, S., 2012. Optimizing size thresholds in a plant-pollinator interaction web: towards a mechanistic understanding of ecological networks. *Oecologia* 170, 233–242. <https://doi.org/10.1007/s00442-012-2290-3>
- IPCC, 2006. IPCC Guidelines for National Greenhouse Gas Inventories, Agriculture, forestry and other land use. Chapter 4.
- Jenkins, J.C., Chojnacky, D.C., Heath, L.S., Birdsey, R.A., 2003. National scale biomass estimators for United States tree species. *For. Sci.* 49, 12–35.
- Jiang, Z., Huete, A.R., Chen, J., Chen, Y., Li, J., Yan, G., Zhang, X., 2006. Analysis of NDVI and scaled difference vegetation index retrievals of vegetation fraction. *Remote Sens. Environ.* 101, 366–378. <https://doi.org/10.1016/j.rse.2006.01.003>
- Kallioniemi, E., Åström, J., Rusch, G.M., Dahle, S., Åström, S., Gjershaug, J.O., 2017. Local resources, linear elements and mass-flowering crops determine bumblebee occurrences in moderately intensified farmlands. *Agric. Ecosyst. Environ.* 239, 90–100. <https://doi.org/10.1016/j.agee.2016.12.039>
- King, C., Ballantyne, G., Willmer, P.G., 2013. Why flower visitation is a poor proxy for pollination: measuring single-visit pollen deposition, with implications for pollination networks and conservation. *Methods Ecol. Evol.* 4, 811–818. <https://doi.org/10.1111/2041-210X.12074>
- Koh, L.P., Wich, S.A., 2012. Dawn of Drone Ecology: Low-Cost Autonomous Aerial Vehicles for Conservation. *Trop. Conserv. Sci.* 5, 121–132. <https://doi.org/10.1177/194008291200500202>
- Kremen, C., M’Gonigle, L.K., 2015. EDITOR’S CHOICE: Small-scale restoration in intensive agricultural landscapes supports more specialized and less mobile pollinator species. *J. Appl. Ecol.* 52, 602–610. <https://doi.org/10.1111/1365-2664.12418>
- Kremen, C., Williams, N.M., Aizen, M.A., Gemmill-Herren, B., LeBuhn, G., Minckley, R., Packer, L., Potts, S.G., Roulston, T., ‘ai, Steffan-Dewenter, I., Vázquez, D.P., Winfree, R., Adams, L., Crone, E.E., Greenleaf, S.S., Keitt, T.H., Klein, A.-M., Regetz, J., Ricketts, T.H., 2007. Pollination and other ecosystem services produced by mobile organisms: a conceptual framework for the effects of land-use change. *Ecol. Lett.* 10, 299–314. <https://doi.org/10.1111/j.1461-0248.2007.01018.x>
- Landaverde-González, P., Quezada-Euán, J.J.G., Theodorou, P., Murray, T.E., Husemann, M., Ayala, R., Moo-Valle, H., Vandame, R., Paxton, R.J., 2017. Sweat bees on hot chillies: provision of pollination services by native bees in traditional slash-and-burn agriculture in the Yucatán Peninsula of tropical Mexico. *J. Appl. Ecol.* 54, 1814–1824. <https://doi.org/10.1111/1365-2664.12860>
- Landis, D.A., Wratten, S.D., Gurr, G.M., 2000. Habitat management to conserve natural enemies of arthropod pests in agriculture. *Annu. Rev. Entomol.* 45, 175–201. <https://doi.org/10.1146/annurev.ento.45.1.175>
- Lautenbach, S., Kugel, C., Lausch, A., Seppelt, R., 2011. Analysis of historic changes in regional ecosystem service provisioning using land use data. *Ecol. Indic.* 11, 676–687. <https://doi.org/10.1016/j.ecolind.2010.09.007>
- 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. *J. Ecol.* 99, 135–147. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2745.2010.01753.x>
- Lavorel, S., Grigulis, K., Leitinger, G., Kohler, M., Schirpke, U., Tapeiner, U., 2017. Historical trajectories in land use pattern and grassland ecosystem services in two European alpine landscapes. *Reg. Environ. Change* 17, 2251–2264. <https://doi.org/10.1007/s10113-017-1207-4>
- Lescourret, F., Magda, D., Richard, G., Adam-Blondon, A.-F., Bardy, M., Baudry, J., Doussan, I., Dumont, B., Lefèvre, F., Litrico, I., Martin-Clouaire, R., Montuelle, B., Pellerin, S., Plantegenest, M., Tancoigne, E., Thomas, A., Guyomard, H., Soussana, J.-F., 2015. A social-ecological approach to managing multiple agro-ecosystem services. *Curr. Opin. Environ. Sustain.*, Open Issue 14, 68–75. <https://doi.org/10.1016/j.cosust.2015.04.001>

- Lichtenberg, E.M., Kennedy, C.M., Kremen, C., Batáry, P., Berendse, F., Bommarco, R., Bosque-Pérez, N.A., Carvalheiro, L.G., Snyder, W.E., Williams, N.M., Winfree, R., Klatt, B.K., Åström, S., Benjamin, F., Brittain, C., Chaplin-Kramer, R., Clough, Y., Danforth, B., Diekötter, T., Eigenbrode, S.D., Ekroos, J., Elle, E., Freitas, B.M., Fukuda, Y., Gaines-Day, H.R., Grab, H., Gratton, C., Holzschuh, A., Isaacs, R., Isaia, M., Jha, S., Jonason, D., Jones, V.P., Klein, A.-M., Krauss, J., Letourneau, D.K., Macfadyen, S., Mallinger, R.E., Martin, E.A., Martinez, E., Memmott, J., Morandin, L., Neame, L., Otieno, M., Park, M.G., Pfiffner, L., Pocock, M.J.O., Ponce, C., Potts, S.G., Poveda, K., Ramos, M., Rosenheim, J.A., Rundlöf, M., Sardiñas, H., Saunders, M.E., Schon, N.L., Sciligo, A.R., Sidhu, C.S., Steffan-Dewenter, I., Tscharrntke, T., Veselý, M., Weisser, W.W., Wilson, J.K., Crowder, D.W., 2017. A global synthesis of the effects of diversified farming systems on arthropod diversity within fields and across agricultural landscapes. *Glob. Change Biol.* 23, 4946–4957. <https://doi.org/10.1111/gcb.13714>
- Liss, K.N., Mitchell, M.G., MacDonald, G.K., Mahajan, S.L., Méthot, J., Jacob, A.L., Maguire, D.Y., Metson, G.S., Ziter, C., Dancose, K., Martins, K., Terrado, M., Bennett, E.M., 2013. Variability in ecosystem service measurement: a pollination service case study. *Front. Ecol. Environ.* 11, 414–422. <https://doi.org/10.1890/120189>
- Liu, N., Harper, R., Handcock, R., Evans, B., Sochacki, S., Dell, B., Walden, L., Liu, S., Liu, N., Harper, R.J., Handcock, R.N., Evans, B., Sochacki, S.J., Dell, B., Walden, L.L., Liu, S., 2017. Seasonal Timing for Estimating Carbon Mitigation in Revegetation of Abandoned Agricultural Land with High Spatial Resolution Remote Sensing. *Remote Sens.* 9, 545. <https://doi.org/10.3390/rs9060545>
- Lonsdorf, E., Kremen, C., Ricketts, T., Winfree, R., Williams, N., Greenleaf, S., 2009. Modelling pollination services across agricultural landscapes. *Ann. Bot.* 103, 1589–1600. <https://doi.org/10.1093/aob/mcp069>
- Lucas, A., Bull, J.C., de Vere, N., Neyland, P.J., Forman, D.W., 2017. Flower resource and land management drives hoverfly communities and bee abundance in seminatural and agricultural grasslands. *Ecol. Evol.* 7, 8073–8086. <https://doi.org/10.1002/ece3.3303>
- Luck, G.W., Harrington, R., Harrison, P.A., Kremen, C., Berry, P.M., Bugter, R., Dawson, T.P., de Bello, F., Díaz, S., Feld, C.K., Haslett, J.R., Hering, D., Kontogianni, A., Lavorel, S., Rounsevell, M., Samways, M.J., Sandin, L., Settele, J., Sykes, M.T., van den Hove, S., Vandewalle, M., Zobel, M., 2009. Quantifying the Contribution of Organisms to the Provision of Ecosystem Services. *BioScience* 59, 223–235. <https://doi.org/10.1525/bio.2009.59.3.7>
- Maes, J., Teller, A., Erhard, M., Liqueste, C., Braat, L., Berry, P.M., Egoh, B., Puydarrieux, P., Fiorina, C., Santos, F., Paracchini, M.L., Keune, H., Wittmer, H., Hauck, J., Fiala, I., Verburg, P.H., Condé, S., Schägner, J.P., San Miguel, J., Estreguil, C., Ostermann, O., Barredo, J.I., Pereira, H.M., Stott, A., Laporte, V., Meiner, A., Olah, B., Royo Gelabert, E., Spyropoulo, R., Petersen, J.-E., Maguire, C., Zal, N., Achilleos, E., Rubin, A., Ledoux, L., Brown, C., Jacobs, S., Vandewalle, M., Connor, D., Bidoglio, G., 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, Publications office of the European Union. ed. Luxembourg.
- Martínez-Harms, M.J., Balvanera, P., 2012. Methods for mapping ecosystem service supply: a review. *Int. J. Biodivers. Sci. Ecosyst. Serv. Manag.* 8, 17–25. <https://doi.org/10.1080/21513732.2012.663792>
- Mašková, Z., Zemek, F., Květ, J., 2008. Normalized difference vegetation index (NDVI) in the management of mountain meadows. *Boreal Environ. Res.* 13, 417–432.
- Maudsley, M., Seeley, B., Lewis, O., 2002. Spatial distribution patterns of predatory arthropods within an English hedgerow in early winter in relation to habitat variables. *Agric. Ecosyst. Environ., The Ecology of Field Margins in European Farming Systems* 89, 77–89. [https://doi.org/10.1016/S0167-8809\(01\)00320-6](https://doi.org/10.1016/S0167-8809(01)00320-6)
- Mitra, S., Wassmann, R., Vlek, P.L.G., 2005. An appraisal of global wetland area and its organic carbon stock. *Curr. Sci.* 88, 25–35.

- Moquet, L., Laurent, E., Bacchetta, R., Jacquemart, A.-L., 2018. Conservation of hoverflies (Diptera, Syrphidae) requires complementary resources at the landscape and local scales. *Insect Conserv. Divers.* 11, 72–87. <https://doi.org/10.1111/icad.12245>
- Moroń, D., Skórka, P., Lenda, M., Rozej-Pabijan, E., Wantuch, M., Kajzer-Bonk, J., Celary, W., Mielczarek, Ł.E., Tryjanowski, P., 2014. Railway Embankments as New Habitat for Pollinators in an Agricultural Landscape. *PLOS ONE* 9, e101297. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0101297>
- Naidoo, R., Balmford, A., Costanza, R., Fisher, B., Green, R.E., Lehner, B., Malcolm, T.R., Ricketts, T.H., 2008. Global mapping of ecosystem services and conservation priorities. *Proc. Natl. Acad. Sci.* <https://doi.org/10.1073/pnas.0707823105>
- Nelson, D.W., Sommers, L.E., 1996. Total Carbon, Organic Carbon, and Organic Matter. *Methods Soil Anal. Part 3—Chemical Methods sssabookseries*, 961–1010. <https://doi.org/10.2136/sssabookser5.3.c34>
- Nelson, E., Mendoza, G., Regetz, J., Polasky, S., Tallis, H., Cameron, Dr., Chan, K.M., Daily, G.C., Goldstein, J., Kareiva, P.M., Lonsdorf, E., Naidoo, R., Ricketts, T.H., Shaw, Mr., 2009. Modeling multiple ecosystem services, biodiversity conservation, commodity production, and tradeoffs at landscape scales. *Front. Ecol. Environ.* 7, 4–11. <https://doi.org/10.1890/080023>
- Neuendorf, F., Haaren, C. von, Albert, C., 2018. Assessing and coping with uncertainties in landscape planning: an overview. *Landsc. Ecol.* 33, 861–878. <https://doi.org/10.1007/s10980-018-0643-y>
- Numata, I., Roberts, D.A., Chadwick, O.A., Schimel, J.P., Galvão, L.S., Soares, J.V., 2008. Evaluation of hyperspectral data for pasture estimate in the Brazilian Amazon using field and imaging spectrometers. *Remote Sens. Environ., Remote Sensing Data Assimilation Special Issue* 112, 1569–1583. <https://doi.org/10.1016/j.rse.2007.08.014>
- Obrist, M.K., Duelli, P., 2010. Rapid biodiversity assessment of arthropods for monitoring average local species richness and related ecosystem services. *Biodivers. Conserv.* 19, 2201–2220. <https://doi.org/10.1007/s10531-010-9832-y>
- Osborne, J.L., Clark, S.J., Morris, R.J., Williams, I.H., Riley, J.R., Smith, A.D., Reynolds, D.R., Edwards, A.S., 1999. A landscape-scale study of bumble bee foraging range and constancy, using harmonic radar. *J. Appl. Ecol.* 36, 519–533. <https://doi.org/10.1046/j.1365-2664.1999.00428.x>
- Peh, K.S.-H., Balmford, A., Bradbury, R.B., Brown, C., Butchart, S.H.M., Hughes, F.M.R., Stattersfield, A., Thomas, D.H.L., Walpole, M., Bayliss, J., Gowing, D., Jones, J.P.G., Lewis, S.L., Mulligan, M., Pandeya, B., Stratford, C., Thompson, J.R., Turner, K., Vira, B., Willcock, S., Birch, J.C., 2013. TESSA: A toolkit for rapid assessment of ecosystem services at sites of biodiversity conservation importance. *Ecosyst. Serv.* 5, 51–57. <https://doi.org/10.1016/j.ecoser.2013.06.003>
- Petersen, J.D., Nault, B.A., 2014. Landscape diversity moderates the effects of bee visitation frequency to flowers on crop production. *J. Appl. Ecol.* 51, 1347–1356. <https://doi.org/10.1111/1365-2664.12287>
- Pettorelli, N., Bühne, H.S. to, Tulloch, A., Dubois, G., Macinnis-Ng, C., Queirós, A.M., Keith, D.A., Wegmann, M., Schrod, F., Stellmes, M., Sonnenschein, R., Geller, G.N., Roy, S., Somers, B., Murray, N., Bland, L., Geijzendorffer, I., Kerr, J.T., Broszeit, S., Leitão, P.J., Duncan, C., Serafy, G.E., He, K.S., Blanchard, J.L., Lucas, R., Mairota, P., Webb, T.J., Nicholson, E., 2018. Satellite remote sensing of ecosystem functions: opportunities, challenges and way forward. *Remote Sens. Ecol. Conserv.* 4, 71–93. <https://doi.org/10.1002/rse2.59>
- Pfiffner, L., Luka, H., 2000. Overwintering of arthropods in soils of arable fields and adjacent semi-natural habitats. *Agric. Ecosyst. Environ.* 78, 215–222. [https://doi.org/10.1016/S0167-8809\(99\)00130-9](https://doi.org/10.1016/S0167-8809(99)00130-9)
- Pisanty, G., Mandelik, Y., 2015. Profiling crop pollinators: life history traits predict habitat use and crop visitation by Mediterranean wild bees. *Ecol. Appl.* 25, 742–752. <https://doi.org/10.1890/14-0910.1>



- Potts, S.G., Vulliamy, B., Dafni, A., Ne'eman, G., Willmer, P., 2003. Linking bees and flowers: how do floral communities structure pollinator communities? *Ecology* 84, 2628–2642. <https://doi.org/10.1890/02-0136>
- Pywell, R.F., James, K.L., Herbert, I., Meek, W.R., Carvell, C., Bell, D., Sparks, T.H., 2005. Determinants of overwintering habitat quality for beetles and spiders on arable farmland. *Biol. Conserv.* 123, 79–90. <https://doi.org/10.1016/j.biocon.2004.10.010>
- Radloff, F.G.T., Mucina, L., 2007. A quick and robust method for biomass estimation in structurally diverse vegetation. *J. Veg. Sci.* 18, 719–724. <https://doi.org/10.1111/j.1654-1103.2007.tb02586.x>
- Ramsden, M.W., Menéndez, R., Leather, S.R., Wäckers, F., 2015. Optimizing field margins for biocontrol services: The relative role of aphid abundance, annual floral resources, and overwinter habitat in enhancing aphid natural enemies. *Agric. Ecosyst. Environ.* 199, 94–104. <https://doi.org/10.1016/j.agee.2014.08.024>
- Raudsepp-Hearne, C., Peterson, G.D., Bennett, E.M., 2010. Ecosystem service bundles for analyzing tradeoffs in diverse landscapes. *Proc. Natl. Acad. Sci.* 107, 5242–5247. <https://doi.org/10.1073/pnas.0907284107>
- Raynolds, M.K., Walker, D.A., Epstein, H.E., Pinzon, J.E., Tucker, C.J., 2012. A new estimate of tundra-biome phytomass from trans-Arctic field data and AVHRR NDVI. *Remote Sens. Lett.* 3, 403–411. <https://doi.org/10.1080/01431161.2011.609188>
- Redjadj, C., Duparc, A., Lavorel, S., Grigulis, K., Bonenfant, C., Maillard, D., Saïd, S., Loison, A., 2012. Estimating herbaceous plant biomass in mountain grasslands: a comparative study using three different methods. *Alp. Bot.* 122, 57–63. <https://doi.org/10.1007/s00035-012-0100-5>
- Rega, C., Bartual, A.M., Bocci, G., Sutter, L., Albrecht, M., Moonen, A.-C., Jeanneret, P., van der Werf, W., Pfister, S.C., Holland, J.M., Paracchini, M.L., 2018. A pan-European model of landscape potential to support natural pest control services. *Ecol. Indic.* 90, 653–664. <https://doi.org/10.1016/j.ecolind.2018.03.075>
- Renard, D., Rhemtulla, J.M., Bennett, E.M., 2015. Historical dynamics in ecosystem service bundles. *Proc. Natl. Acad. Sci.* 112, 13411–13416. <https://doi.org/10.1073/pnas.1502565112>
- Rezende, M.Q., Venzon, M., Perez, A.L., Cardoso, I.M., Janssen, A., 2014. Extrafloral nectaries of associated trees can enhance natural pest control. *Agric. Ecosyst. Environ.* 188, 198–203. <https://doi.org/10.1016/j.agee.2014.02.024>
- Ricou, C., Schneller, C., Amiaud, B., Plantureux, S., Bockstaller, C., 2014. A vegetation-based indicator to assess the pollination value of field margin flora. *Ecol. Indic.* 45, 320–331. <https://doi.org/10.1016/j.ecolind.2014.03.022>
- Rijn, P.C.J. van, Wäckers, F.L., 2016. Nectar accessibility determines fitness, flower choice and abundance of hoverflies that provide natural pest control. *J. Appl. Ecol.* 53, 925–933. <https://doi.org/10.1111/1365-2664.12605>
- Sağlam, B., Küçük, Ö., Bilgili, E., Durmaz, B.D., Baysal, İ., 2008. Estimating Fuel Biomass of Some Shrub Species (Maquis) in Turkey. *Turk. J. Agric. For.* 32, 349–356.
- Saïd, S., Pellerin, M., Guillon, N., Débias, F., Fritz, H., 2005. Assessment of forage availability in ecological studies. *Eur. J. Wildl. Res.* 51, 242–247. <https://doi.org/10.1007/s10344-005-0115-y>
- Sárospataki, M.G., Bakos, R., Horváth, A., Neidert, D., Horváth, V., 2016. The role of local and landscape level factors in determining bumblebee abundance and richness. *ACTA Zool. Acad. Sci. Hung.* 62, 387–407.
- Sarthou, J.-P., Badoz, A., Vaissière, B., Chevallier, A., Rusch, A., 2014. Local more than landscape parameters structure natural enemy communities during their overwintering in semi-natural habitats. *Agric. Ecosyst. Environ.* 194, 17–28. <https://doi.org/10.1016/j.agee.2014.04.018>
- Saunders, M.E., Luck, G.W., 2018. Interaction effects between local flower richness and distance to natural woodland on pest and beneficial insects in apple orchards. *Agric. For. Entomol.* 20, 279–287. <https://doi.org/10.1111/afe.12258>

- Schulp, C.J.E., Alkemade, R., 2011. Consequences of Uncertainty in Global-Scale Land Cover Maps for Mapping Ecosystem Functions: An Analysis of Pollination Efficiency. *Remote Sens.* 3, 2057–2075. <https://doi.org/10.3390/rs3092057>
- Schulp, C.J.E., Burkhard, B., Maes, J., Vliet, J.V., Verburg, P.H., 2014a. Uncertainties in Ecosystem Service Maps: A Comparison on the European Scale. *PLOS ONE* 9, e109643. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0109643>
- Schulp, C.J.E., Lautenbach, S., Verburg, P.H., 2014b. Quantifying and mapping ecosystem services: Demand and supply of pollination in the European Union. *Ecol. Indic.* 36, 131–141. <https://doi.org/10.1016/j.ecolind.2013.07.014>
- Schulte, L.A., Niemi, J., Helmers, M.J., Liebman, M., Ar buckle, J.G., James, D.E., Kolka, R.K., O’Neal, M.E., Tomer, M.D., Tyndall, J.C., Asbjornsen, H., Drobney, P., Neal, J., Ryswyk, G.V., Witte, C., 2017. Prairie strips improve biodiversity and the delivery of multiple ecosystem services from corn–soybean croplands. *Proc. Natl. Acad. Sci.* 114, 11247–11252. <https://doi.org/10.1073/pnas.1620229114>
- Schweiger, A.K., Risch, A.C., Damm, A., Kneubühler, M., Haller, R., Schaeppman, M.E., Schütz, M., 2015. Using imaging spectroscopy to predict above-ground plant biomass in alpine grasslands grazed by large ungulates. *J. Veg. Sci.* 26, 175–190. <https://doi.org/10.1111/jvs.12214>
- Shrestha, R., Wynne, R.H., 2012. Estimating Biophysical Parameters of Individual Trees in an Urban Environment Using Small Footprint Discrete-Return Imaging Lidar. *Remote Sens.* 4, 484–508. <https://doi.org/10.3390/rs4020484>
- Somme, L., Mayer, C., Jacquemart, A.-L., 2014. Multilevel Spatial Structure Impacts on the Pollination Services of *Comarum palustre* (Rosaceae). *PLOS ONE* 9, e99295. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0099295>
- Stavert, J.R., Liñán-Cembrano, G., Beggs, J.R., Howlett, B.G., Pattermore, D.E., Bartomeus, I., 2016. Hairiness: the missing link between pollinators and pollination. *PeerJ* 4, e2779. <https://doi.org/10.7717/peerj.2779>
- Suetsugu, K., Hayamizu, M., 2014. Moth floral visitors of the three rewarding *Platanthera* orchids revealed by interval photography with a digital camera. *J. Nat. Hist.* 48, 1103–1109. <https://doi.org/10.1080/00222933.2013.861940>
- Sutter, L., Albrecht, M., 2016. Synergistic interactions of ecosystem services: florivorous pest control boosts crop yield increase through insect pollination. *Proc. Biol. Sci.* 283. <https://doi.org/10.1098/rspb.2015.2529>
- Sutter, L., Albrecht, M., Jeanneret, P., 2018. Landscape greening and local creation of wildflower strips and hedgerows promote multiple ecosystem services. *J. Appl. Ecol.* 55, 612–620. <https://doi.org/10.1111/1365-2664.12977>
- Tang, L., Shao, G., 2015. Drone remote sensing for forestry research and practices. *J. For. Res.* 26, 791–797. <https://doi.org/10.1007/s11676-015-0088-y>
- Thies, C., Tschardt, T., 1999. Landscape Structure and Biological Control in Agroecosystems. *Science* 285, 893–895. <https://doi.org/10.1126/science.285.5429.893>
- Tigges, J., Churkina, G., Lakes, T., 2017. Modeling above-ground carbon storage: a remote sensing approach to derive individual tree species information in urban settings. *Urban Ecosyst.* 20, 97–111. <https://doi.org/10.1007/s11252-016-0585-6>
- Timilsina, N., Staudhammer, C.L., Escobedo, F.J., Lawrence, A., 2014. Tree biomass, wood waste yield, and carbon storage changes in an urban forest. *Landsc. Urban Plan.* 127, 18–27. <https://doi.org/10.1016/j.landurbplan.2014.04.003>
- Tschumi, M., Albrecht, M., Bärtschi, C., Collatz, J., Entling, M.H., Jacot, K., 2016a. Perennial, species-rich wildflower strips enhance pest control and crop yield. *Agric. Ecosyst. Environ.* 220, 97–103. <https://doi.org/10.1016/j.agee.2016.01.001>
- Tschumi, M., Albrecht, M., Collatz, J., Dubsky, V., Entling, M.H., Najar-Rodriguez, A.J., Jacot, K., 2016b. Tailored flower strips promote natural enemy biodiversity and pest control in potato crops. *J. Appl. Ecol.* 53, 1169–1176. <https://doi.org/10.1111/1365-2664.12653>

- Verhagen, W., Van Teeffelen, A.J.A., Baggio Compagnucci, A., Poggio, L., Gimona, A., Verburg, P.H., 2016. Effects of landscape configuration on mapping ecosystem service capacity: a review of evidence and a case study in Scotland. *Landsc. Ecol.* 31, 1457–1479. <https://doi.org/10.1007/s10980-016-0345-2>
- Walker, W.E., Harremoës, P., Rotmans, J., Sluijs, J.P. van der, Asselt, M.B.A. van, Janssen, P., Krauss, M.P.K. von, 2003. Defining Uncertainty: A Conceptual Basis for Uncertainty Management in Model-Based Decision Support. *Integr. Assess.* 4, 5–17. <https://doi.org/10.1076/iaij.4.1.5.16466>
- Wang, Y., Fu, B., Lü, Y., Chen, L., 2011. Effects of vegetation restoration on soil organic carbon sequestration at multiple scales in semi-arid Loess Plateau, China. *CATENA* 85, 58–66. <https://doi.org/10.1016/j.catena.2010.12.003>
- Wicaksono, P., Danoedoro, P., Hartono, H., Nehren, U., Ribbe, L., 2011. Preliminary work of mangrove ecosystem carbon stock mapping in small island using remote sensing: above and below ground carbon stock mapping on medium resolution satellite image, in: *Remote Sensing for Agriculture, Ecosystems, and Hydrology XIII*. Presented at the Remote Sensing for Agriculture, Ecosystems, and Hydrology XIII, International Society for Optics and Photonics, p. 81741B. <https://doi.org/10.1117/12.897926>
- Wilson, C.H., Caughlin, T.T., Rifai, S.W., Boughton, E.H., Mack, M.C., Flory, S.L., 2017. Multi-decadal time series of remotely sensed vegetation improves prediction of soil carbon in a subtropical grassland. *Ecol. Appl.* 27, 1646–1656. <https://doi.org/10.1002/eap.1557>
- Winowiecki, L., Vågen, T.-G., Huising, J., 2016. Effects of land cover on ecosystem services in Tanzania: A spatial assessment of soil organic carbon. *Geoderma* 263, 274–283. <https://doi.org/10.1016/j.geoderma.2015.03.010>
- Woodcock, B.A., Edwards, M., Redhead, J., Meek, W.R., Nuttall, P., Falk, S., Nowakowski, M., Pywell, R.F., 2013. Crop flower visitation by honeybees, bumblebees and solitary bees: Behavioural differences and diversity responses to landscape. *Agric. Ecosyst. Environ.* 171, 1–8. <https://doi.org/10.1016/j.agee.2013.03.005>
- Woodcock, B.A., Harrower, C., Redhead, J., Edwards, M., Vanbergen, A.J., Heard, M.S., Roy, D.B., Pywell, R.F., 2014. National patterns of functional diversity and redundancy in predatory ground beetles and bees associated with key UK arable crops. *J. Appl. Ecol.* 51, 142–151. <https://doi.org/10.1111/1365-2664.12171>
- Zhang, X., Kondragunta, S., 2006. Estimating forest biomass in the USA using generalized allometric models and MODIS land products. *Geophys. Res. Lett.* 33, L09402. <https://doi.org/10.1029/2006GL025879>
- Zulian, G., Maes, J., Paracchini, M., Zulian, G., Maes, J., Paracchini, M.L., 2013. Linking Land Cover Data and Crop Yields for Mapping and Assessment of Pollination Services in Europe. *Land* 2, 472–492. <https://doi.org/10.3390/land2030472>

## **Annexe 6.1 : Proposition de protocole d'estimation de la biomasse aérienne des buissons et arbustes**

### **1. Introduction**

Les buissons couvrent une grande diversité de types de végétation : les buissons bas et denses – du genre garrigue/maquis/lande – et les buissons plus hauts et une distribution plus éparse. Cette distribution éparse et les dimensions de la majorité des buissons rendent difficile l'utilisation de méthodes basées sur une hauteur moyenne, un pourcentage de couvert du sol ou d'un quadrat 3D. Ces méthodes seraient plus facilement applicables dans des sous-bois uniformes de *Vaccinium* spp. de forêts boréales ou à la végétation basse ligneuse des écosystèmes méditerranéens (garrigue, maquis, chaparral, matorral, etc.). Nous avons songé à deux approches différentes pour ce qui est des arbustes (arbres avec des diamètres à hauteur de poitrine (DBH) < 5 cm) et des buissons hauts (comme le houx).

### **2. Les approches envisagées**

La première approche repose sur une analyse par individu. Elle consisterait, comme pour l'analyse des arbres avec un DBH  $\geq 5$  cm, sur une mesure de une/certaines caractéristique(s) morphométrique(s) de tous les individus présents de différentes espèces de buissons et des arbustes avec un DBH < 5 cm (diamètre basal/DBH, diamètre de la couronne, volume, etc.), et ce sur une sous-partie de la parcelle d'échantillonnage de 20 x 20 m (par exemple, échantillonnage sur un quart de la surface). Ces données morphométriques permettraient, grâce à des équations allométriques spécifiques aux espèces ou à un groupe rassemblant plusieurs espèces, d'estimer la biomasse des espèces de sous-bois pour une surface donnée.

La seconde repose sur une analyse générique. Elle se baserait sur l'analyse de transects. Une première option se ferait à partir d'équations établies à partir du pourcentage de couvert par des buissons/arbustes (calculé comme la longueur couverte par des buissons sur la longueur du transect parcouru) et de mesures de la hauteur, comme fait par Sağlam et al. (2008) afin d'estimer les combustibles dans le maquis turc. La seconde option s'inspirerait de la méthode de transect utilisée pour estimer la quantité de bois mort au sol. Des transects linéaires assez longs (> 100 m) seraient parcourus et tous les individus de buissons et d'arbustes rencontrés seraient mesurés pour leur diamètre basal/à 15 cm du sol (et non pas le DBH, afin de prendre en compte les individus avec une hauteur < 1,30 m). Leur biomasse aérienne serait estimée à partir de la formule permettant d'estimer la biomasse du bois mort au sol à partir de la mesure du diamètre à intersection des morceaux de bois mort – en postulant que toutes les tiges/troncs des buissons présentent une forme similaire.

Toutes ces possibilités nécessiteraient une calibration qui représenterait une importante charge de travail.

### 3. Travail de calibration

Pour l'analyse basée sur une observation de buissons/arbustes individuels, une option serait de commencer par une étude pilote se concentrant sur l'étude de 4 à 5 espèces. Pour les arbustes, le but serait de vérifier s'il serait possible d'utiliser le travail fait par Jenkins et al. (2003) qui a compilé des données et équations allométriques basées sur le DBH pour la biomasse aérienne totale des espèces d'arbres présentes dans les forêts des Etats-Unis d'Amérique, et ce pour des arbres avec un DBH à partir de 2,5 cm. Ils ont élaboré des équations allométriques pour 10 groupes d'arbres (4 de feuillus, 5 de conifères et une espèce de buisson) basées sur le diamètre des individus. Ce travail est complété par le calcul de facteurs d'ajustement pour les arbustes (avec DBH entre 1 et 5 pouces (soit entre 2,5 et 12,5 cm)) par Heath et al. (2009), qui sont sensés permettre d'ajuster le DBH des arbres les plus petits afin de leur appliquer les équations allométriques de Jenkins et al. (2003). Tous ces travaux concernent les forêts des Etats-Unis. Afin de vérifier si leur utilisation en France serait possible, nous pourrions choisir 2 (ou 3) espèces d'arbres présents dans nos forêts et correspondant à 2 (ou 3) groupes d'espèces définis par Jenkins et al. (2003), puis choisir, mesurer et couper une dizaine d'individus par espèce (couvrant une gamme de diamètres), peser et sécher un sous-échantillon afin de déterminer la teneur en humidité et comparer l'équation obtenue avec l'équation générique du groupe d'espèces correspondant. Pour les buissons, l'étude pilote porterait également sur 2 (ou 3) espèces de buissons, de préférence présentant des architectures différentes (par exemple individus avec une vs. de nombreuses tiges) pour lesquels serait suivie la même démarche que celle appliquée aux arbustes (mesures, coupe, pesée, séchage et élaboration d'équations allométriques). Ces équations allométriques seraient comparées entre elles, afin de voir si une équation serait envisageable pour différents buissons. Dans le cas où des équations auraient déjà été élaborées pour les espèces de buissons étudiées, les équations élaborées seraient comparées aux existantes. Cette démarche devrait permettre de déterminer s'il serait possible d'exploiter les travaux existant afin d'en tirer des équations allométriques sans devoir tout recalibrer.

Pour l'analyse générique, il s'agirait de réaliser les mesures sur le terrain – soit de proportion de couvert du transect par les buissons et arbustes et de leur hauteur moyenne soit du diamètre basal des individus présents le long du transect – et par la suite de couper tous les individus (buissons et arbustes) rencontrés le long des transects, de les peser et de déterminer leur teneur en matière sèche afin de connaître la biomasse présente le long du transect. L'obtention de cette biomasse permettrait dans le cas de la mesure de la proportion de couvert et de la hauteur moyenne de calibrer une équation de régression entre les 2 variables et la biomasse mesurée. Elle permettrait de vérifier si l'application de l'équation initialement utilisée avec le bois mort pourrait être utilisée avec les buissons et arbustes ou si une correction devrait être apportée afin d'augmenter sa précision.

### 4. Conclusion

En se basant sur la bibliographie et en considérant les sous-bois des forêts étudiées cette année, deux approches sont envisageables : une approche basée sur l'individu et une approche plus générique. Cependant, d'autres approches, basées par exemple sur des méthodes de quadrat 3D (Radloff and Mucina, 2007 ; Redjadj et al., 2012 ; Saïd et al., 2005) ou des méthodes d'obstruction visuelle (Fleming et al., 2014) pourraient être envisagées pour des écosystèmes avec une végétation plus fermée (écosystèmes méditerranéens, landes, etc.).

## 5. Références

- Fleming, G.M., Wunderle, J.M., Ewert, D.N., O'Brien, J., 2014. Estimating plant biomass in early-successional subtropical vegetation using a visual obstruction technique. *Appl. Veg. Sci.* 17, 356–366.
- Heath, L.S., Hansen, M., Smith, J.E., Miles, P.D., 2009. Investigation into calculating tree biomass and carbon in the FIADB using a biomass expansion factor approach. McWilliams Will Moisen Gretchen Czaplowski Ray Comps For. Inventory Anal. FIA Symp. 2008 Oct. 21-23 2008 Park City UT Proc RMRS-P-56CD Fort Collins CO US Dep. Agric. For. Serv. Rocky Mt. Res. Stn. 26 P 056.
- Jenkins, J.C., Chojnacky, D.C., Heath, L.S., Birdsey, R.A., 2003. National scale biomass estimators for United States tree species. *For. Sci.* 49, 12–35.
- Radloff, F.G.T., Mucina, L., 2007. A quick and robust method for biomass estimation in structurally diverse vegetation. *J. Veg. Sci.* 18, 719–724. <https://doi.org/10.1111/j.1654-1103.2007.tb02586.x>
- Redjadj, C., Duparc, A., Lavorel, S., Grigulis, K., Bonenfant, C., Maillard, D., Saïd, S., Loison, A., 2012. Estimating herbaceous plant biomass in mountain grasslands: a comparative study using three different methods. *Alp. Bot.* 122, 57–63. <https://doi.org/10.1007/s00035-012-0100-5>
- Sağlam, B., Küçük, Ö., Bilgili, E., Durmaz, B.D., Baysal, İ., 2008. Estimating Fuel Biomass of Some Shrub Species (Maquis) in Turkey. *Turk. J. Agric. For.* 32, 349–356.
- Saïd, S., Pellerin, M., Guillon, N., Débias, F., Fritz, H., 2005. Assessment of forage availability in ecological studies. *Eur. J. Wildl. Res.* 51, 242–247. <https://doi.org/10.1007/s10344-005-0115-y>



## Résumé

Les services écosystémiques (SE) désignent les bénéfices fournis par les écosystèmes à la société. En France, la législation cherche à les intégrer dans les études d'impact environnemental avec la promulgation de la Loi pour la reconquête de la biodiversité, de la nature et des paysages (2016). Pour ce faire, il est nécessaire de **développer des méthodes de terrain d'estimation des SE**. C'est dans ce cadre qu'une collaboration entre le Laboratoire d'Ecologie Alpine et le bureau d'études EGIS Environnement a vu le jour, afin de répondre à la question : **comment quantifier les SE à l'échelle locale ?**

Pour cela, nous avons étudié deux SE de régulation régulièrement évoqués dans le contexte du changement global. Le **service de pollinisation** est essentiel pour l'alimentation humaine et est au cœur de l'actualité de par les déclin des populations d'insectes pollinisateurs. Le **SE de régulation du climat global** par la séquestration de carbone par les écosystèmes est d'intérêt majeur en regard des changements climatiques récents et annoncés.

Nous avons suivi les quatre étapes du développement d'un protocole. Premièrement, pour le SE de pollinisation entomophile qui possède de nombreuses définitions dans la littérature, nous avons établi par une revue bibliographique **un cadre conceptuel** afin de définir le SE de pollinisation et d'identifier les indicateurs et leurs méthodes de mesures. Nous avons choisi pour la suite d'adopter la définition du SE de pollinisation comme la capacité de l'écosystème à soutenir la pollinisation entomophile, *i.e.* la présence d'insectes pollinisateurs. Deuxièmement, nous avons abordé la question du **choix des indicateurs** pour l'estimation de ce SE. En effet, la capacité du SE de pollinisation peut être estimée par des *indicateurs directs*, liés à la présence des insectes pollinisateurs sur la parcelle, et des *indicateurs indirects*, liés aux ressources d'alimentation et de nidification sur la parcelle d'étude et dans le paysage. Nous avons comparé les mesures de ces deux types d'indicateurs estimés en vergers et en prairies. Les objectifs étaient de tester la cohérence entre ces deux types d'indicateurs pour le SE de pollinisation et la possibilité d'une simplification du protocole d'estimation en la basant uniquement sur des indicateurs indirects. Les indicateurs indirects n'expliquaient pas une part suffisante de la variabilité observée dans les mesures d'abondance et de richesse des pollinisateurs pour permettre simplification du protocole.

Troisièmement, nous avons cherché à **simplifier le protocole d'estimation** du SE de la régulation du climat global par la mesure des stocks de carbone en prairies et en forêts. Pour cela, nous avons comparé les estimations obtenues par des protocoles simplifiés à celles obtenues par un protocole plus complet et mesuré les incertitudes causées par ces simplifications. Le protocole d'estimation a pu ainsi être simplifié pour les deux compartiments de l'écosystème stockant le plus de carbone : la biomasse aérienne en forêt et le carbone organique du sol. Enfin, afin de **tester l'applicabilité** du protocole simplifié d'estimation du SE de régulation du climat global, nous l'avons testé sur des parcelles de zones humides, des écosystèmes stockant une grande quantité de carbone. Ces parcelles ont été placées dans un modèle d'états-et-transitions afin de tester si les mesures de gestion peuvent affecter les stocks de carbone des zones humides. Les actions de gestion sur la biomasse aérienne changeaient les stocks de carbone entre les zones humides herbacées et forestières. Le stock de carbone organique du sol, stock majeur dans les zones humides, ne différait pas entre les différents états étudiés, reflétant la difficulté d'agir sur ce compartiment.

Cette étude montre que le développement méthodologique pour la quantification de SE sur le terrain peut mener à des protocoles simples et fiables mais que le processus de développement est différent selon les SE abordés.

**Mots-clefs** : services écosystémiques, pollinisation, régulation du climat global, incertitudes, protocoles simplifiés.



## Abstract

Ecosystem services are benefits supplied by ecosystem to human societies. In France, recent legislation aims to include ecosystem service in environmental impact studies with the enactment of the Law for the recovery of biodiversity, nature and landscapes (2016). To do so, it is necessary to develop **field methods for ecosystem service estimation**. In this setting, a collaboration was established between the Laboratoire d'Ecologie Alpine and the environmental consultancy EGIS Environnement to answer the following question: **how can ecosystem services be quantified at local scale?**

We studied two ecosystem services often cited in the global change context. The **pollination service** is essential for human food production. Given worldwide pollinator declines it is at the centre of scientific, citizen and political concerns. The **service of global climate regulation by carbon sequestration** by ecosystems is of major interest given the recent and coming climate changes.

We investigated four key steps for developing a field protocol. First, the ecosystem service of entomophilous pollination has numerous definitions in the scientific literature. Thus, based on a literature review we built a **conceptual framework** for defining the pollination service and identifying quantifiable indicators and their measurement methods. We chose to define the pollination service as the ecosystem capacity to support entomophilous pollination, *i.e.* pollinating insect presence. Second, we worked on **indicator selection** for the pollination service estimation. Pollination capacity can be estimated through *direct indicators* linked to pollinator presence on the plot and through *indirect indicators* linked to feeding and nesting resources in the plot and in the landscape. We compared measures of these two types of indicators within orchards and grasslands. Our aims were to test consistency between both indicator types for the pollination service and the possibility of protocol simplification based on indirect indicators. Indirect indicators did not explain enough of the observed variability in pollinator abundance and richness to allow a protocol simplification.

Third, we tried to **simplify the estimation protocol** of the ecosystem service of global climate regulation from measures of carbon stocks in grasslands and forests. We compared estimations obtained by simplified protocols to estimations obtained by a more complete protocol. We also quantified the uncertainties caused by these simplifications. The estimation protocol could be simplified for the two most important carbon pools: aboveground biomass in forests and soil organic carbon. Finally, to **test the applicability** of the simplified protocol of carbon stock estimations, we applied it on wetland plots. These plots were organized following in a state-and-transition model to test whether management decisions are likely to affect wetland carbon stocks. Management actions on aboveground biomass changed carbon stocks between herbaceous and forested wetland. Soil organic carbon, the major carbon stock in wetlands, was unchanged between the different studied stats, illustrating the difficulty to manage soil carbon stocks in the short term.

This study shows that method development for field quantification of ecosystem service can lead to simple and reliable protocols. However, the development process is different for each ecosystem service.

**Keywords:** ecosystem services, pollination, global climate regulation, uncertainties, simplified protocols.