

IMPORTANCE DES PRAIRIES DANS LES PAYSAGES AGRICOLES POUR LA BIODIVERSITÉ ET LES SERVICES ÉCOSYSTÉMIQUES

Résumé

Dans les milieux agricoles, les prairies constituent des habitats clés pour de nombreux organismes associés à d'importantes fonctions écosystémiques. La composition végétale et les pratiques agricoles au sein des prairies peuvent fortement influencer les niveaux de multiples services écosystémiques. Afin de tester cette hypothèse, nous avons réalisé des études au sein de prairies situées dans différentes régions agricoles en Europe. Nous avons quantifié l'impact de l'histoire des prairies dans les paysages agricoles sur la biodiversité fonctionnelle et analysé les effets de la diversité végétale à différentes échelles spatiales sur 16 services écosystémiques fournis par les prairies. Enfin, nous avons évalué les bénéfices écologiques, agronomiques et économiques d'une réduction de l'intensité des pratiques au sein des prairies pour la pollinisation, mesurée dans des parcelles de tournesol adjacentes aux prairies cibles. Nos études montrent des effets forts de l'histoire des prairies sur la biodiversité fonctionnelle actuelle. En particulier, la présence de prairies permanentes dans les paysages agricoles atténue fortement le déclin de la biodiversité. Grâce à une évaluation sociologique des services écosystémiques, nos travaux démontrent également l'importance de la diversité végétale, à différentes échelles spatiales, pour le maintien de nombreux services écosystémiques qui sont bénéfiques aux acteurs du territoire. Maintenir des prairies extensives et diversifiées peut cependant avoir un coût économique. Ainsi, nos travaux soulignent l'importance de mettre en place des mesures incitatives visant à préserver les prairies permanentes dans le but de conserver la biodiversité et maintenir différents services écosystémiques au sein des milieux agricoles.

Summary

Importance of grasslands for biodiversity and ecosystem services in agricultural landscapes

In agricultural areas, grasslands constitute key habitats for different organisms associated with important ecosystem functions. The plant composition and agricultural practices in grasslands can therefore significantly influence the supply of multiple ecosystem services in agricultural landscapes. To test this hypothesis, we conducted three studies within agricultural grasslands located in different regions across Europe. We quantified the impact of grassland history and agricultural practices on the functional diversity measured within different taxonomic groups. Additionally, we analysed the effects of plant diversity at different spatial scales on 16 ecosystem services. Finally, we assessed the ecological, agronomic, and economic benefits of reducing land-use intensity in grasslands for pollination, measured in sunflower fields adjacent to the focal grasslands. Our results highlight strong effects of grassland history and land-use changes on current functional biodiversity. Specifically, we demonstrate that the presence of permanent grasslands in agricultural landscapes can reverse biodiversity decline. We further conducted a sociological evaluation of ecosystem services, and demonstrate the importance of plant diversity at various spatial scales in maintaining multiple ecosystem services that benefit various stakeholder groups. However, maintaining diverse grasslands with low land-use intensity can have an economic cost. Our results call for immediate actions to conserve and restore permanent grasslands in order to preserve biodiversity and ecosystem services in agricultural landscapes.

Auteurs

G. LE PROVOST¹, N. GROSS², L. GROSS¹,
M. RONCORONI², I. BADENHAUSSER³

¹INRAE, Bordeaux Sciences Agro, ISVV, SAVE, Villenave d'Ornon, France

²INRAE, UMR 0874 Ecosystème Prairial, VetAgroSup, F-63370 Lempdes, France

³INRAE, URP3F Unité de Recherche Pluridisciplinaire Prairies et Plantes Fourragères, F-86600 Lusignan, France.

Auteur correspondant:

Gaëtane LE PROVOST
gaëtane.le-provost@inrae.fr

Mots clés

Prairies, changements d'utilisation des terres, paysages agricoles, biodiversité fonctionnelle, services écosystémiques.

Key words

Grasslands, land-use changes, agricultural landscapes, functional biodiversity, ecosystem services.

Références de l'article

LE PROVOST G., GROSS N., GROSS L., RONCORONI M., BADENHAUSSER I., (2024). Importance des prairies dans les paysages agricoles pour la biodiversité et les services écosystémiques, *Fourrages* 258, 47-58.

Introduction

L'intensification agricole est reconnue comme étant l'un des principaux facteurs responsables du déclin de la biodiversité (IPBES, 2019). Les changements d'usage des sols, ainsi que l'utilisation accrue de pesticides et de fertilisants associée à l'intensification agricole affectent particulièrement les arthropodes (Wagner, 2020), avec des effets qui se répercutent le long des chaînes trophiques. Au cours des dernières décennies, l'intensification des pratiques agricoles a particulièrement affecté la biodiversité des écosystèmes prairiaux dans les paysages agricoles selon deux mécanismes, la réduction de la surface occupée par les prairies naturelles et semi-naturelles en raison de leur conversion en cultures arables (WallisDeVries *et al.*, 2002) et la dégradation de la qualité des prairies restantes soumises à des pratiques intensives pour maximiser la production fourragère (Tscharntke *et al.*, 2005). Notamment, les prairies sont intégrées dans les rotations culturales et leur durée de vie est de plus en plus courte, ce qui peut fortement affecter la biodiversité locale. Par exemple, en France entre 1970 et 1997, ce sont 3,5 Millions d'hectares de prairies permanentes qui ont été retournés au profit de cultures annuelles (Dussol *et al.*, 2003). Les prairies sont pourtant des écosystèmes diversifiés, pérennes et gérés moins intensivement que les cultures arables et de ce fait, constituent des zones de refuge, d'alimentation, de reproduction et de survie pendant l'hiver pour de nombreuses espèces et donc revêtent une importance majeure pour la biodiversité, tout comme d'autres éléments semi-naturels du paysage (les haies, bois, bords de chemins par exemple).

La biodiversité est à la base du fonctionnement des écosystèmes et de la fourniture de nombreux services écosystémiques qui soutiennent la production agricole elle-même (Isbell *et al.*, 2017a; Dainese *et al.*, 2019). Toutefois, cette importance a rarement été documentée de manière précise, en considérant différents compartiments de la biodiversité et en allant jusqu'à la quantification réelle, in situ, d'un ou plusieurs services écosystémiques. De plus, à l'échelle locale, peu d'analyses intègrent des critères de qualité écologique des habitats qui traduisent l'intensité des pratiques, tandis qu'à l'échelle paysagère, les études se sont focalisées sur les effets immédiats de l'intensification agricole (effets de la composition et configuration actuelles du paysage), ignorant leurs potentiels effets rémanents à long terme (« dette écologique »). Enfin, bien que les bénéfices procurés par la biodiversité constituent des incitations directes pour les agriculteurs à investir dans la gestion des écosystèmes et à réduire les pressions qu'ils exercent sur les espèces sauvages, rares sont les études sur la rentabilité économique des services écosystémiques, élément clé de changement des pratiques pour la profession agricole.

Nos travaux ont pour objectifs de quantifier les effets immédiats et historiques de l'intensification agricole, caractérisée aux échelles locale et paysagère, sur plusieurs groupes taxonomiques, fonctions et services écosystémiques associés aux écosystèmes prairiaux européens (Fig. 1). Ils incluent une analyse économique des coûts

et des bénéfices associés à la gestion de la biodiversité pour la production agricole.

Nous présentons ici les résultats de trois études que nous avons menées et auxquelles on peut se référer pour plus de détails sur la méthodologie, les résultats et leur interprétation. La première quantifie l'impact de la conversion passée des prairies permanentes en cultures annuelles dans des paysages agricoles sur la biodiversité actuelle, en considérant la diversité fonctionnelle au sein de différents groupes d'espèces sauvages, depuis les plantes jusqu'aux oiseaux (Le Provost *et al.*, 2020). Cette étude a été rendue possible grâce à des relevés des modes d'occupation des sols réalisés depuis plus de 20 ans, dans une zone d'étude de plus de 450 km² de l'Ouest de la France (Zone Atelier Plaine et Val de Sèvres) regroupant 11 000 parcelles agricoles. La seconde étude, réalisée dans trois régions d'Allemagne, analyse à différentes échelles spatiales les effets de la diversité végétale sur 16 services écosystémiques fournis par les prairies, allant de la qualité du fourrage, la pollinisation, le stockage du carbone ou encore la recharge des eaux souterraines, à des services dits « culturels » (Le Provost *et al.*, 2023). Menée dans la Zone Atelier Plaine et Val de Sèvre, la dernière étude porte sur l'intérêt des prairies pour la

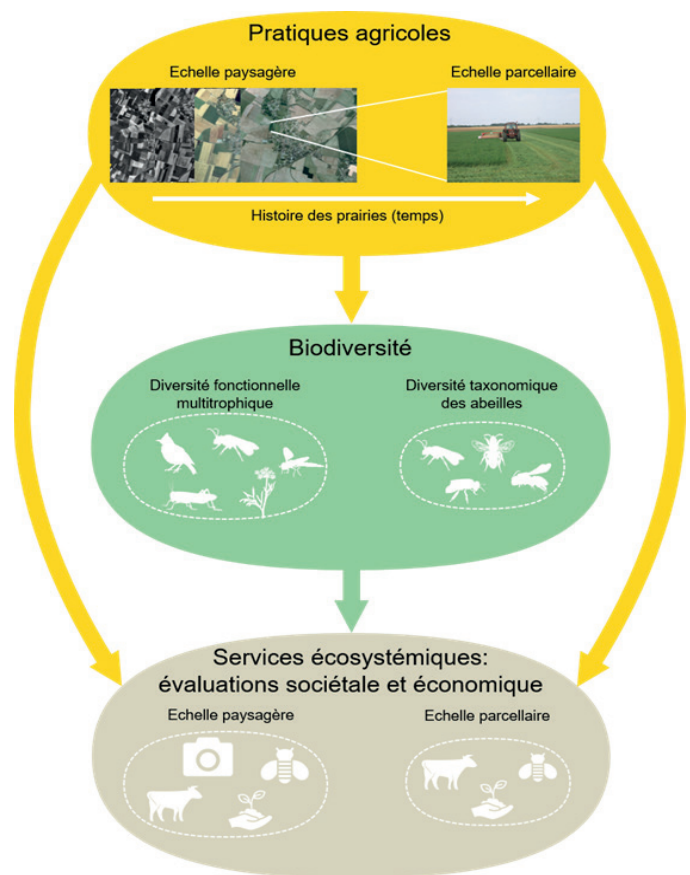


FIGURE 1 : Schéma général représentant les liens entre pratiques agricoles, biodiversité et services écosystémiques. Ce schéma synthétise les différents points abordés dans cet article.

FIGURE 1 : Conceptual framework of the relationship between landscape- and field-level land use, biodiversity and ecosystem services. This framework summarises the different points discussed in this article.

conservation des abeilles et la pollinisation, service écosystémique clé pour la production des cultures entomophiles tel que le tournesol. Cette étude quantifie les bénéfices écologiques, agronomiques et économiques d'une réduction de l'intensité de gestion des prairies (caractérisée par le nombre de coupes réalisées dans la prairie, de 4 coupes à 1 coupe) pour 21 couples de parcelles constitués d'une parcelle de tournesol adjacente à une prairie (Scheper *et al.*, 2023)

Des prairies permanentes pour le maintien de la biodiversité fonctionnelle au sein de multiples niveaux trophique

Réponse de la biodiversité à l'histoire des paysages agricoles et des milieux prairiaux

À ce jour, la plupart des études s'intéressant aux effets des changements d'utilisation des terres et de l'intensification des pratiques agricoles sur la biodiversité se sont focalisées sur leurs effets immédiats, ignorant leurs potentiels effets rémanents à long terme. La destruction des milieux semi-naturels et l'intensification des pratiques de gestion peuvent cependant avoir des effets différés dans le temps sur la biodiversité (Krauss *et al.*, 2010). En effet, si d'autres habitats sont disponibles dans le paysage (fossés, bandes enherbées, bois, talus), les espèces ayant de bonnes capacités de dispersion seront capables de s'y maintenir un certain temps, ce qui peut retarder les effets néfastes de la destruction des habitats sur la biodiversité. Dans cette situation, les impacts des changements passés d'utilisation des terres sur la biodiversité actuelle peuvent être sous-estimés. Évaluer l'importance de l'histoire des paysages et de l'intensification dans les milieux prairiaux paraît donc essentiel si nous voulons limiter la perte future d'espèces et le déclin général de la biodiversité.

De nombreuses études ont cherché à décrire les effets de l'intensification des pratiques appliquées aux prairies sur la diversité spécifique des prairies et elles montrent assez généralement un effet négatif de ces facteurs (Allan *et al.*, 2014). Cependant, les réponses des différents taxons sont souvent idiosyncratiques et peuvent être divergentes. Par exemple, l'augmentation du nombre de fauches dans une prairie a des effets négatifs sur les insectes herbivores, les lépidoptères et les araignées, tandis qu'elle n'a pas d'effets, voire des effets positifs, sur les hyménoptères et les coléoptères (Wilson *et al.*, 1999). Développer des approches permettant d'appréhender simultanément les réponses de multiples espèces ou groupes d'espèces qui composent un écosystème représente un enjeu majeur qui permettrait de comprendre la réponse de l'ensemble de la biodiversité d'un écosystème et d'identifier les conditions environnementales qui maximisent simultanément la diversité de différents groupes d'espèces (Allan *et al.*, 2014). Ainsi, comprendre la réponse des écosystèmes aux changements d'utilisation des terres et à l'intensification des pratiques agricoles nécessite d'analyser simultanément l'ensemble

des espèces qui composent un écosystème, supports des services rendus par la biodiversité.

L'approche fonctionnelle pour appréhender la réponse de la biodiversité aux changements d'utilisation des terres et à l'intensification des pratiques

Bien que le terme biodiversité soit souvent synonyme de diversité spécifique, il rassemble une multitude de concepts et de compartiments. Le patrimoine génétique d'une espèce fait partie de la biodiversité, tout comme la diversité des écosystèmes, des habitats ou encore des formes de vie ou des valeurs de traits au sein d'une communauté qui définissent la diversité fonctionnelle. Les traits fonctionnels des espèces sont définis comme toutes caractéristiques morphologiques, physiologiques ou phénologiques quantifiées à l'échelle d'un individu, lui permettant de subsister dans son environnement (Lavelle *et al.*, 1997). Les approches fonctionnelles se basent sur un postulat important qui est que les espèces ayant des traits similaires ont une même réponse à un facteur de l'environnement et un même effet sur l'écosystème (Lavelle & Garnier, 2002). Ainsi, l'utilisation des traits fonctionnels a été proposée comme un moyen de simplifier la complexité apparente du vivant et de pouvoir généraliser et comparer les résultats d'études pour différents niveaux trophiques et différents écosystèmes (Gámez-Virués *et al.*, 2015). Par ailleurs, la diversité fonctionnelle est un élément clé du fonctionnement des écosystèmes (Gross *et al.*, 2017) car elle permet le maintien de nombreux services écosystémiques et la résilience des écosystèmes face aux changements globaux.

Nous avons ainsi utilisé une approche fonctionnelle afin d'analyser la réponse simultanée d'un ensemble de taxons appartenant à différents niveaux trophiques du compartiment aérien (plantes, arthropodes herbivores, mutualistes, prédateurs et vertébrés prédateurs) à l'intensification des pratiques agricoles à l'échelle locale, à la composition mais également à l'histoire du paysage (dans un rayon d'un kilomètre autour de la parcelle d'intérêt) au sein de systèmes de polyculture-élevage. Pour ce faire, nous avons développé un index synthétique, intégrant la diversité fonctionnelle de différents groupes taxonomiques, afin de déterminer les conditions environnementales et paysagères qui optimisent simultanément la diversité de chacun des groupes.

La diversité fonctionnelle au sein de 75 prairies a été décrite à partir de trois types de traits morphologiques reflétant des fonctions essentielles à la survie et à la persistance de différents organismes, un trait lié à la taille, un trait lié à la mobilité et un trait lié à l'acquisition des ressources. Ces traits ont été caractérisés pour cinq niveaux trophiques parmi sept groupes taxonomiques associés à d'importantes fonctions écosystémiques, telles que la production primaire (plantes), la décomposition de la matière organique et les cycles du carbone et de l'azote (criquets), la pollinisation (abeilles sauvages et syrphes), le contrôle biologique (carabes et araignées) ou la valeur patrimoniale (oiseaux). Grâce à des relevés des modes

d'occupation des sols réalisés depuis plus de 20 ans dans la Zone atelier Plaine et Val de Sèvres, nous avons également défini des métriques pertinentes permettant de caractériser l'histoire des prairies à l'échelle locale (l'âge de la prairie depuis le dernier labour par exemple) et à l'échelle du paysage (par exemple, l'ancienneté de la conversion des prairies en cultures annuelles ou encore la stabilité des prairies dans le paysage, caractérisée par l'âge moyen des prairies se trouvant dans un paysage de 1 km de rayon autour de la parcelle dans laquelle les échantillonnages ont été réalisés).

Des effets importants de l'histoire des prairies dans le paysage sur la biodiversité fonctionnelle

En comparant des paysages agricoles ayant des histoires de modes d'occupation des sols différentes, notre étude met en évidence un impact fort de l'histoire des prairies sur la biodiversité observée actuellement dans les milieux agricoles. En particulier, la diversité fonctionnelle mesurée pour de multiples groupes taxonomiques augmente dans les prairies âgées (c'est-à-dire n'ayant pas été retournées depuis plus de 5 ans), ainsi que dans des paysages où la quantité de prairies est importante et stable dans le temps (Fig. 2). Ces effets de l'histoire des prairies (en bleu sur la Fig. 2) sont aussi importants que ceux de la composition actuelle des paysages, caractérisée ici par la quantité de prairies et la quantité de cultures à floraison massive dans le paysage (en vert sur la Fig. 2). Ignorer les effets des changements passés d'utilisation des terres et de l'histoire des paysages sur la diversité fonctionnelle peut donc altérer la capacité à prédire comment la biodiversité réagit aux changements d'utilisation des terres et les conséquences de ces changements pour le fonctionnement des écosystèmes.

En particulier, les résultats démontrent la nécessité de préserver les prairies permanentes dans les paysages agricoles, car elles offrent un refuge aux organismes ayant des stratégies fonctionnelles contrastées. Bien que la préservation des prairies permanentes soit intégrée dans les mesures de gestion dans de

nombreux pays Européens, la surface totale occupée par ces prairies ne cesse de diminuer (Pe'er et al., 2014). Les résultats suggèrent que des actions immédiates doivent être mises en œuvre pour conserver et restaurer les prairies permanentes (c'est-à-dire ayant un âge supérieur à 5 ans) au sein des paysages agricoles afin de préserver la biodiversité fonctionnelle et les nombreux services écosystémiques qui lui sont associés.

Conclusion : sanctuariser les prairies permanentes pour maintenir la biodiversité fonctionnelle dans les milieux agricoles

Nos résultats soulignent la nécessité de considérer l'histoire des perturbations passées pour comprendre la crise de la biodiversité actuelle et future. En particulier, la disparition des prairies permanentes a des conséquences délétères sur la diversité et l'abondance des espèces ayant de faibles capacités de mobilité et un régime alimentaire spécialisé. Ces effets de l'intensification agricole passée dans les milieux agricoles s'observent sur l'ensemble de la chaîne trophique, des plantes aux insectes et aux oiseaux. La restauration et la sanctuarisation des prairies permanentes dans les régions agricoles permettraient d'éviter une dette écologique (sensu Kuussaari et al., 2009) qui affecterait profondément le fonctionnement des agroécosystèmes.

La diversité végétale de la prairie : un levier pour le maintien de nombreux services écosystémiques dans les agroécosystèmes

Relations biodiversité – services écosystémiques

Les pressions exercées sur la biodiversité et les multiples services écosystémiques qu'elle sous-tend ont motivé de nombreuses

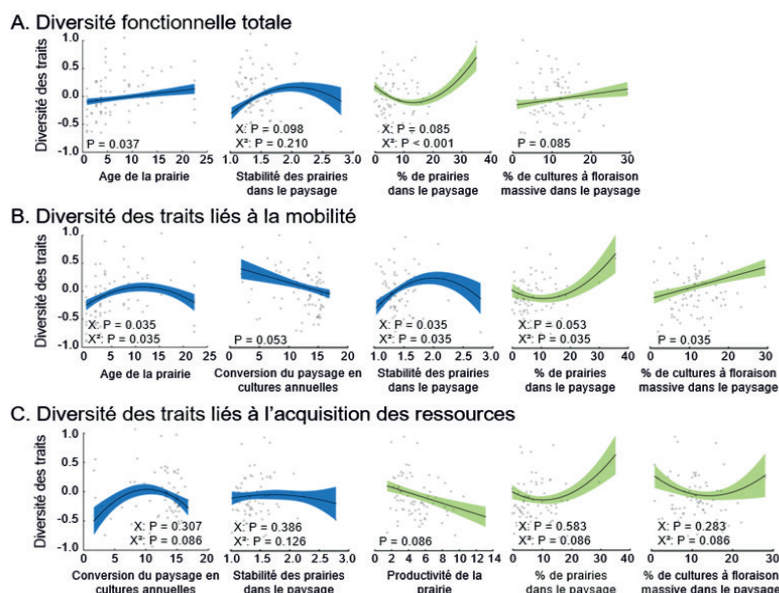


FIGURE 2 : Effets de l'histoire du paysage (variables en bleu), de la composition du paysage et des pratiques agricoles actuelles (variables en vert) sur la biodiversité fonctionnelle. Réponse de A. la diversité fonctionnelle totale (nous avons développé cet indice qui intègre la diversité de 3 types de traits différents : la taille corporelle, des traits liés à la mobilité, des traits d'acquisition des ressources. Cet indice est inspiré des méthodes utilisées pour décrire la multifonctionnalité des écosystèmes) ; B. la diversité des traits liés à la mobilité ; C. la diversité des traits liés à l'acquisition des ressources. Les probabilités P sont présentées pour chaque paramètre du modèle (X : effet linéaire du paramètre ; X^2 : effet quadratique du paramètre).

FIGURE 2 : Effects of land-use history (variables in blue) and of the current land use (variables in green) on functional biodiversity. Response of A. Multitrait functional diversity; B. Mobility trait diversity; C. resource-acquisition trait diversity. P-values of the best-selected models for each model parameter are given.

études sur les relations entre la biodiversité et le fonctionnement des écosystèmes (Cardinale *et al.*, 2012). Ces travaux ont largement démontré les effets positifs de la biodiversité à l'échelle de la parcelle sur de multiples fonctions et services écosystémiques, que ce soit au sein de communautés expérimentales (Cardinale *et al.*, 2012) mais aussi dans des écosystèmes naturels (Gross *et al.*, 2017; Soliveres *et al.*, 2016). Ces études se sont cependant principalement concentrées sur les effets de la biodiversité à l'échelle locale (i.e. <1000 m²) sur les fonctions des écosystèmes, ignorant largement les échelles spatiales plus larges (Isbell, Adler, *et al.*, 2017). Comprendre comment la biodiversité locale (mesurée à l'échelle de la parcelle) et environnante (mesurée à l'échelle du paysage) affecte différents services écosystémiques est crucial pour le développement de mesures de gestion visant à préserver le maintien de services écosystémiques essentiels aux sociétés humaines.

À l'échelle locale comme à l'échelle paysagère, une plus grande diversité est associée à une forte complémentarité de niches écologiques, permettant une meilleure utilisation des ressources au sein de l'écosystème et maximisant son fonctionnement (Naeem *et al.*, 1994). Au sein des paysages agricoles, les relations biodiversité-fonctionnement de l'écosystème sont cependant modulées par les pratiques agricoles. En particulier, l'intensification des pratiques agricoles à l'échelle locale favorise généralement un petit ensemble de services d'approvisionnement (la production de fourrage par exemple) de façon directe, mais altère la composition fonctionnelle des communautés affectant ainsi de façon indirecte de multiples services écosystémiques (Soliveres *et al.*, 2016). À plus large échelle spatiale, la conversion d'habitats naturels ou semi-naturels en cultures annuelles affecte profondément la biodiversité locale en réduisant la quantité d'habitats favorables disponibles dans la matrice paysagère (Le Provost *et al.*, 2020; Tschamtket *et al.*, 2005) et certains processus écologiques tels que la pollinisation ou le contrôle biologique des ravageurs des cultures (Perrot *et al.*, 2021). Bien que plusieurs études aient évalué les effets de l'intensification des pratiques agricoles aux échelles locale et paysagère sur la biodiversité et les services écosystémiques (Tschamtket *et al.*, 2005), ces travaux concernent généralement un petit nombre de services de régulation (la pollinisation ou le contrôle biologique des ravageurs des cultures par exemple) assurés par certains groupes trophiques (Dainese *et al.*, 2019). Peu d'études se sont penchées sur le rôle des processus spatiaux et de la biodiversité environnante dans le maintien de multiples services écosystémiques, en particulier les services dits « culturels » (associés à notre rapport et notre expérience de la nature) et les services de régulation reposant sur la biodiversité du sol.

Afin d'évaluer les effets de la biodiversité locale et environnante des prairies et de l'intensification des pratiques agricoles opérant à plusieurs échelles spatiales sur différents services écosystémiques, nous avons réalisé une étude sur le long terme au sein de prairies situées dans des paysages agricoles en Allemagne. Pour ce faire, des données ont été collectées entre 2006 et 2018, dans 150 parcelles de prairies situées dans les régions du Jura souabe au

sud de l'Allemagne, la région de Hainich-Dün située au centre de l'Allemagne, et la réserve de biosphère de Schorfheide-Chorin au nord de Berlin. Ces sites d'étude diffèrent en termes de climat et de topographie et sont représentatifs des différents types de prairies d'Europe centrale. Nous avons caractérisé l'intensité des pratiques locales grâce à un indice rassemblant des informations sur la fertilisation, le nombre de fauches et l'intensité du pâturage (Blüthgen *et al.*, 2012). Le contexte paysager a également été décrit par des indices de composition (quantité de prairies dans le paysage, stabilité de la quantité de prairies dans le paysage au cours du temps, diversité des cultures). Nous avons considéré dans cette étude un panel de 16 services écosystémiques différents, trois services culturels liés à l'expérience de la nature (la diversité acoustique, la diversité des oiseaux et le couvert en fleurs), cinq services de régulation aériens (la pollinisation, le contrôle biologique des ravageurs des cultures, l'absence de pathogènes, l'absence d'herbivorie, la décomposition), deux services d'approvisionnement (la production végétale et la qualité du fourrage) et enfin six services de régulation du sol (l'agrégation du sol, la rétention du phosphore, la rétention de l'azote, le stockage du carbone, la nitrification potentielle et la recharge en eau de la nappe phréatique).

Importance de la biodiversité locale et paysagère pour le maintien de nombreux services écosystémiques

Outre les effets de la diversité végétale et des pratiques agricoles locales, nos résultats démontrent des effets prépondérants de la biodiversité environnante et du contexte paysager sur l'ensemble des services écosystémiques étudiés (Fig. 3). Cependant, l'importance relative des différents facteurs considérés dans notre étude varie en fonction du type de services (Fig. 3). Les services culturels sont positivement affectés par la biodiversité végétale locale et environnante. Ces effets forts de la diversité végétale locale et environnante sur les services culturels peuvent être dus au fait que ces services dépendent d'espèces mobiles, telles que les oiseaux ou les insectes, qui nécessitent une grande variété d'habitats pour se nourrir ou se reproduire (Gonthier *et al.*, 2014). La diversité végétale environnante a également des effets positifs importants sur les services de régulation aériens, tels que la pollinisation ou le contrôle biologique des ravageurs des cultures. Outre les effets de la biodiversité végétale environnante, ces services sont aussi positivement affectés par la stabilité de la quantité de prairies dans le paysage. Les services d'approvisionnement sont quant à eux principalement déterminés par l'intensité des pratiques agricoles à l'échelle locale. Enfin, les services écosystémiques de régulation du sol sont positivement impactés par la stabilité de l'utilisation des terres à l'échelle locale. Ce résultat suggère que la stabilité des habitats peut améliorer les processus du sol. Tenir compte à la fois des processus locaux et des flux d'organismes à l'échelle des paysages dans le développement de mesures de gestion du territoire est donc essentiel pour assurer le maintien de nombreux services écosystémiques au sein des paysages agricoles.

La biodiversité est bénéfique pour différents acteurs du territoire

Dans cette étude, nous avons par ailleurs réalisé une étude sociologique auprès de plusieurs groupes d'acteurs du territoire afin d'évaluer l'importance que ces groupes portaient aux différents types de services écosystémiques (Fig. 3) et de quantifier le rôle de la biodiversité locale et environnante pour le maintien de services écosystémiques considérés comme essentiels par ces acteurs. Ainsi, en collaboration avec l'Institut de recherche socioécologique (ISOE) de Francfort, nous avons réalisé des enquêtes auprès de 321 personnes, comprenant des résidents locaux, mais aussi des représentants d'associations de protection de la nature, des secteurs agricole ou touristique. Grâce à ces enquêtes, nous avons pu évaluer l'importance des 16 services écosystémiques pour 4 groupes d'acteurs du territoire ayant des préférences contrastées pour les services écosystémiques : des résidents locaux, des associations de conservation de la nature, le secteur de l'agriculture et le secteur du tourisme (Peter *et al.*, 2022). Ces données nous ont permis d'analyser les effets de la diversité végétale locale et environnante sur des mesures agrégeant les valeurs de différents services écosystémiques pondérées par l'importance accordée à ces services par les différents groupes d'acteurs du territoire. Nous avons ainsi pu démontrer qu'un niveau élevé de diversité végétale dans les prairies influence positivement les services écosystémiques priorisés par différents acteurs locaux, et a donc des effets bénéfiques pour tous les groupes d'acteurs du territoire interrogés (Le Provost *et al.*, 2023).

Conclusion : la diversité végétale, une solution pour le maintien de nombreux services écosystémiques

Nos résultats démontrent le rôle particulièrement important de la biodiversité environnante et du contexte paysager dans le maintien de la capacité des écosystèmes à fournir de multiples services écosystémiques. En particulier, la provision de services culturels et de régulation à l'échelle locale est plus forte dans des paysages composés de prairie diversifiées et riches en milieux semi-naturels permanents. Préserver des habitats permanents riches en espèces au sein des paysages agricoles peut permettre de maintenir de nombreux services écosystémiques, en particulier les services culturels et les services écosystémiques de régulation aérienne, qui sont plébiscités par les populations rurales locales (Díaz *et al.*, 2018). Cependant, nous avons également montré que les différents types de services écosystémiques ne sont pas tous affectés par les mêmes facteurs. La plupart des études réalisées à ce jour ont montré des compromis forts entre les services d'approvisionnement et la conservation de la biodiversité. En considérant de multiples services écosystémiques, notre étude va plus loin et démontre l'importance d'évaluer les compromis entre les services d'approvisionnement, les services de régulation et les services culturels dans le but de développer des mesures de gestion qui favorisent la multifonctionnalité des paysages.

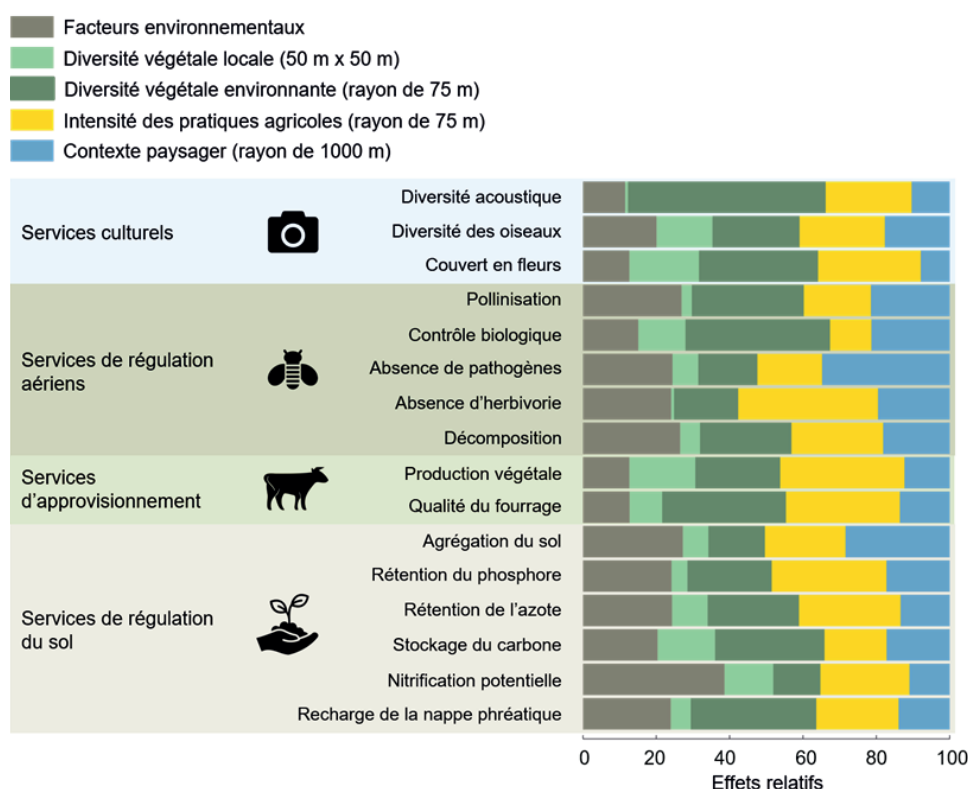


FIGURE 3 : Importance relative des facteurs environnementaux (en brun), de la diversité végétale locale (en vert clair) et environnante (en vert foncé), de l'intensité des pratiques agricoles (en jaune) et du contexte paysager (en bleu) sur différents types de services écosystémiques. Les effets relatifs ont été calculés à partir des résultats de modèles par équations structurelles qui tiennent compte des effets directs et indirects (effets totaux) de chacune des variables.

FIGURE 3 : Relative importance of environmental factors (in brown), local plant diversity (in light green) and surrounding plant diversity (in dark green), land-use intensity (in yellow) and landscape factors on multiple ecosystem services. The relative effects were calculated from the results of structural equation models that take into account the direct and indirect effects (total effects) of each variable.

Adopter des pratiques de gestion moins intensives est favorable à la biodiversité mais peut entrer en conflit avec la rentabilité économique

Compromis biodiversité – services écosystémiques

La biodiversité et la fourniture de services écosystémiques sont influencées par l'occupation des sols dans le paysage, parce que les espèces qui fournissent des services écosystémiques ont souvent besoin de plusieurs habitats pour accomplir leur cycle de vie (Mandelik et al., 2012). Kremen and Merenlender (2018) suggèrent que gérer des paysages représente une solution pour mieux gérer la biodiversité et les services. Par exemple, cultiver plusieurs cultures à proximité les unes des autres procure aux abeilles une fourniture de ressources étalée dans le temps, permettant d'une part à un plus grand nombre d'espèces de coexister et d'autre part d'éviter des périodes de disette alimentaire, ce qui se traduit par une augmentation des services fournis par les abeilles (Schellhorn et al., 2015). Réduire l'intensité de la gestion pour stimuler la biodiversité dans un champ donné pourrait également améliorer les bénéfices pour les champs voisins.

Nous avons testé cette dernière hypothèse en nous concentrant sur la pollinisation en tant que service écosystémique clé pour la production des cultures de tournesol qui sont principalement pollinisées par les abeilles (Rader et al., 2016). La conservation des abeilles sauvages représente de plus un enjeu important car elles

sont en fort déclin (Biesmeijer et al., 2006). En Europe, les prairies fournissent à la fois des ressources florales (Maurer et al., 2022) et des sites de nidification aux abeilles sauvages (Albrecht et al., 2023), constituant pour ce taxon un habitat d'importance majeure.

Dans notre étude située dans la plaine céréalière de Niort (Zone Atelier Plaine et Val de Sèvre), nous avons analysé des couples de parcelles constitués d'une prairie adjacente à une parcelle de tournesol. Le dispositif était constitué de 21 couples de ce type (Fig. 4) situés à plus d'1 km les uns des autres.

Biodiversité, pollinisation et rendement

Les analyses montrent que la diversité totale des abeilles de la prairie, estimée par le nombre total d'espèces, est fortement affectée par la fréquence de coupes via un effet négatif des coupes sur la diversité en espèces de fleurs. La diversité en espèces de fleurs a un effet direct positif très important sur la diversité totale en abeilles, et un effet indirect via son effet positif sur la couverture en fleurs (% de la végétation couverte par des fleurs) qui elle-même est favorable aux abeilles. La diversité en abeilles dans les prairies diffère selon le type de prairie, les prairies temporaires à végétation mixte (graminées + légumineuses) étant en moyenne les plus favorables (Tableau 1). La diversité en abeilles rares (i.e. celles qui représentent <1% des effectifs totaux d'abeilles sauvages du jeu de données) est également affectée par la fréquence de coupes via son effet direct négatif sur la diversité florale et via un effet direct négatif des coupes sur les abeilles (Tableau 1). Ces effets directs reflètent probablement la perturbation des sites de nidification ou la mortalité instantanée des abeilles due aux interventions



FIGURE 4 : Dispositif expérimental, exemple d'un couple prairie (en vert) – tournesol (en jaune). Les 21 couples ont été sélectionnés dans des paysages de la zone d'étude de sorte que leurs compositions (surface en cultures arables, bois et prairies) dans un rayon de 500 m autour des couples de parcelles (zone entourée de rouge) soient similaires.

FIGURE 4: Experimental design, example of a grassland (green) - sunflower (yellow) pair. The 21 pairs studied were selected from landscapes in the study area so that their compositions (areas covered with arable crops, woodland and grassland) within a 500 m radius of the field pairs (red circle) were similar.

TABLEAU 1 : Différentes caractéristiques mesurées et calculées pour les couples prairie-tournesol étudiés. Les prairies appartiennent à 3 types : permanente, temporaire semée avec graminées, temporaire semée avec des graminées et des légumineuses. Nombre annuel de coupes, couverture en fleurs (%) et richesse en espèces de fleurs (RSP) des prairies, richesse en espèces d'abeilles totales et en espèces rares dans les prairies, marges brutes associées à la production de fourrage (foin) dans les prairies, et de graines dans les parcelles de tournesol. Les modalités sans valeurs correspondent à des situations absentes dans les 21 couples étudiés.

TABLE 1 : Different characteristics measured and calculated for the grassland-sunflower systems studied. The grasslands belong to 3 types: permanent, temporary with grasses, temporary sown with grasses and legumes. Annual number of grassland cuts, flower cover (%) and flower species richness (RSP) of grasslands, total bee species richness and rare species richness in grasslands, gross margins associated with forage production (hay) in grasslands and seed production in sunflower fields. Some modalities were not observed in our design.

Types de prairie	Nombre de coupes	Fleurs des prairies		Diversité des abeilles sauvages dans les prairies		Marge brute		
		%	RSP	Totale	Rares	Fourrage (euro/ha) (somme des coupes)	Tournesol (euro/ha)	Cumulé (euro/2 ha)
Permanente	4	-	-	-	-	-	-	-
	3	29	5,6	2,9	0,5	145	341	486
	2	50	9,0	5,1	1,1	85	359	444
	1	76	12,4	8,5	1,9	-25	376	351
Temporaire graminées	4	0	1,7	0,6	0	308	299	607
	3	-	-	-	-	-	-	-
	2	10	8,4	2,9	0,9	260	333	593
	1	24	11,8	5,0	1,6	235	350	585
Temporaire graminées-légumineuses	4	11	1,4	1,3	0	607	349	956
	3	24	4,7	2,5	0,4	4,7	366	902
	2	44	8'1	4,4	1,0	-	384	851
	1	-	-	-	-	-	-	-

mécaniques. Les valeurs extrêmes les plus élevées de diversité des abeilles ont été atteintes dans les prairies permanentes les plus extensives, confirmant l'importance de ces milieux comme des hauts lieux de biodiversité en Europe (Le Provost *et al.*, 2020).

Dans le tournesol, la richesse en abeilles dépend du type de la prairie adjacente et du nombre de coupes qu'elle subit. Les effets de ces deux facteurs passent par la couverture en fleurs de la prairie adjacente qui a un effet positif très important et différent selon le type de prairie (couverture plus faible dans les prairies temporaires de graminées et plus forte dans les prairies temporaires associant graminées et légumineuses) et son nombre de coupes (couverture plus forte dans les prairies avec un petit nombre de coupes). L'importance de la couverture en fleurs plutôt que la diversité en fleurs peut s'expliquer par le fait que 86% des fleurs de tournesol visitées l'ont été par des espèces communes de bourdons, connues pour être généralistes avec une préférence affirmée quand elles ont le choix pour les légumineuses semées dans les prairies temporaires (luzerne cultivée, trèfles).

L'analyse des relations entre la diversité des abeilles, la pollinisation du tournesol et son rendement, montrent qu'en moyenne la pollinisation par les insectes augmente le rendement du tournesol de 7,8%, mais l'importance de cet effet dépend du niveau de fertilisation du tournesol et de la diversité des abeilles sauvages ayant visité le tournesol. Les différences de rendement entre les fleurs de tournesol ensachées et les fleurs accessibles aux pollinisateurs augmentent avec l'augmentation de la diversité des abeilles ayant visité les plantes, ces effets étant plus prononcés quand le tournesol est fertilisé à des niveaux intermédiaires d'azote (70 kg N/ha). Ces résultats suggèrent qu'augmenter la diversité des pollinisateurs sauvages peut partiellement remplacer des apports externes d'azote, corroborant des résultats observés dans d'autres études (Tamburini *et al.*, 2017).

Coûts économiques et bénéfices

Les conséquences économiques d'une réduction du nombre de coupes de la prairie adjacente à la parcelle de tournesol conduit dans tous les cas à des marges brutes plus élevées du tournesol, que la prairie soit permanente (+10% pour la marge brute quand on passe de 3 coupes à 1 coupe par an de la prairie), temporaire en graminées seules (+17% de 4 à 1 coupes) ou en mélange avec des légumineuses (+10% de 4 à 2 coupes). Cependant, une réduction du nombre de coupes conduit à moins de biomasse fourragère récoltée, à une qualité moindre du fourrage et à des revenus moindres. Ainsi, dans les prairies permanentes, réduire de 3 à 2 coupes par an conduit à une diminution de la marge brute de la prairie de 41%. La même tendance est observée dans les prairies temporaires avec des conséquences économiques plus modérées (Tableau 1). Dans tous les scénarios cependant, les coûts associés à une moindre intensité de gestion de la prairie dépassent les bénéfices apportés par une meilleure pollinisation du tournesol. De ce fait, la marge cumulée du couple tournesol-prairie est la plus élevée quand la production fourragère est la plus intensive malgré un service de pollinisation du tournesol moindre. Nos résultats montrent donc que gérer de manière moins intensive des prairies est positif pour la diversité des abeilles en prairie et pour le service de pollinisation dans les parcelles de tournesol mais ne l'est pas pour le profit de l'agriculteur.

Conclusion : gérer des paysages pour optimiser les bénéfices procurés par les prairies

Sur le plan des pratiques agricoles, nos résultats montrent que la réduction de l'intensité des pratiques dans les prairies peut constituer une stratégie prometteuse pour promouvoir la fourniture de services écosystémiques aux cultures adjacentes. Cette stratégie implique cependant de prendre en compte la qualité écologique des prairies pour les organismes fournisseurs de services. Pour le cas que nous avons étudié la qualité écologique de la prairie est sa disponibilité en ressources florales diverses pour les abeilles sauvages. Nous avons montré que diminuer le nombre de coupes et/ou inclure des légumineuses dans les mélanges semés sont des leviers d'action qui permettraient d'augmenter la diversité et la couverture florales pour promouvoir la diversité des abeilles sauvages, la diversité des espèces rares d'abeilles sauvages et la pollinisation.

Sur le plan économique, notre étude s'est concentrée sur les avantages pour les agriculteurs des services écosystémiques associés à un couple de parcelles agricoles. Elle montre que des pratiques favorables sur le plan écologique ne le sont pas forcément sur le plan économique si on ne considère que le couple de parcelles étudié. Or, l'intégration de la gestion de la biodiversité dans les pratiques agricoles pour une parcelle fournit des services qui ne se limitent pas à la parcelle adjacente mais profitent à d'autres parcelles du voisinage, augmentant ainsi collectivement

les bénéfices qu'apporte cette parcelle gérée moins intensivement. Il faudrait donc répéter ces études couplant milieu semi-naturel/ cultures annuelles le long de gradients paysagers et de pratiques afin de comprendre sous quelles conditions paysagères les compromis entre services et rendement sont minimisés. De plus, les bénéfices peuvent être multiples et pas forcément quantifiables économiquement comme par exemple les bénéfices associés au piégeage du carbone, à la pureté de l'air et de l'eau, à l'esthétique du paysage et à la conservation d'espèces rares. Pour assurer la transition vers des systèmes agricoles davantage fondés sur la biodiversité, il est donc essentiel que les agriculteurs soient financièrement soutenus pour la fourniture de ces biens publics, par exemple au moyen de paiements publics qui compensent au moins les pertes de revenus résultant des mesures d'amélioration de la biodiversité. Ces soutiens sous la forme de programmes agroenvironnementaux ou de prix du marché plus élevés, existent parfois déjà mais sont à consolider et à généraliser.

Conclusion générale

Le rôle des prairies comme support de biodiversité dans les milieux agricoles est largement reconnu. De par leur stabilité et la diversité des ressources alimentaires qu'ils fournissent, ces habitats constituent des zones refuges pour différents organismes au sein des paysages agricoles (Kremen *et al.*, 2007; Le Provost *et al.*, 2020). En se basant sur une approche fonctionnelle, nos travaux mettent en évidence différents mécanismes par lesquels l'histoire des prairies et de leur utilisation affecte la biodiversité. En particulier, nous montrons l'importance de préserver et sanctuariser des prairies permanentes (Fig. 5) au sein des milieux agricoles pour permettre le maintien d'espèces ayant de faibles capacités de mobilité et des régimes alimentaires particuliers. Maintenir une diversité fonctionnelle au sein des paysages agricoles permet également de préserver d'importants services écosystémiques, tels que le recyclage de la matière organique (Deraison *et al.*, 2015) ou encore la pollinisation (Hoehn *et al.*, 2008). Grâce à une évaluation sociologique des services écosystémiques, nos travaux démontrent également l'importance de la diversité végétale, à différentes échelles spatiales (de la parcelle au paysage), pour le maintien de nombreux services écosystémiques qui sont bénéfiques à différents acteurs du territoire (agriculteurs, résidents, secteur du tourisme ou associations de protection de la nature). Maintenir ces prairies diversifiées et gérées de façon extensive peut cependant avoir un coût économique, et se pose alors la question de politiques publiques pour soutenir financièrement la préservation de ces écosystèmes qui fournissent de multiples bénéfices, monétarisés ou non (services culturels par exemple).

Différentes mesures visant à réintroduire et préserver les prairies dans les milieux agricoles ont été mises en place (Carvell *et al.*, 2007; Scheper *et al.*, 2014). Les effets positifs de ces mesures incitatives sur la biodiversité ont été reportés dans de nombreuses études (Bengtsson *et al.*, 2005; Kleijn *et al.*, 2006). Cependant,



FIGURE 5 : Prairie permanente en Deux-Sèvres. Crédit photo : Gaëtane Le Provost.

FIGURE 5 : Permanent grassland in the French department "Deux-Sèvres". Photo credit: Gaëtane Le Provost.

l'efficacité de ces mesures agroenvironnementales et climatiques dépend du contexte paysager (Concepción *et al.*, 2008) et peut être conditionnée par les facteurs locaux (Kleijn *et al.*, 2006). Par ailleurs, les prairies semées constituent des habitats attractifs dans les paysages agricoles perturbés et accueillent des communautés particulièrement diverses. Cependant, les prairies semées sont bien souvent incluses dans les rotations culturales et sont donc régulièrement labourées (tous les 3 à 5 ans dans notre site d'étude « Zone Atelier Plaine et Val de Sèvre »). Ces pratiques peuvent avoir des effets particulièrement néfastes sur le maintien de la biodiversité et les services qui lui sont associés, puisque ces prairies ont pu accumuler des communautés diverses au cours du temps.

Nos travaux soulignent donc l'importance d'une réflexion quant à la mise en place de mesures de conservation de la biodiversité dans les milieux agricoles. Un intérêt particulier devrait être porté au devenir des parcelles de prairies semées dans le cadre de mesures agroenvironnementales afin de maintenir sur le long terme la biodiversité au sein de multiples groupes taxonomiques, ainsi que les services écosystémiques associés. Malgré les mesures incitatives mises en place ces dernières années, la surface occupée par les prairies ne cesse de diminuer et ces prairies sont bien souvent dégradées (Bardgett *et al.*, 2021). Les effets néfastes de l'intensification agricole à long terme sur la biodiversité et la fourniture de services importants, pourraient pourtant être contrés

par une augmentation significative de la stabilité et de la quantité de prairies dans le paysage ainsi que par la mise en place d'une agriculture diversifiée, prenant en compte l'organisation des pratiques dans le paysage.

REFERENCES BIBLIOGRAPHIQUES

- Albrecht M., Bossart S., Tschanz P., Keller T., & Sutter L. (2023). Grassland extensification enhances nest densities of ground-nesting wild bees, *J Appl Ecol*, 60, 2550-2560.
- Allan, E., Bossdorf, O., Dormann, C. F., Prati, D., Gossner, M. M., Tschamtk, T., Blüthgen, N., Bellach, M., Birkhofer, K., Boch, S., & others. (2014). Interannual variation in land-use intensity enhances grassland multidiversity. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 111(1), 308-313.
- Bardgett, R. D., Bullock, J. M., Lavorel, S., Manning, P., Schaffner, U., Ostle, N., Chomel, M., Durigan, G., L. Fry, E., Johnson, D., Lavalley, J. M., Le Provost, G., Luo, S., Png, K., Sankaran, M., Hou, X., Zhou, H., Ma, L., Ren, W., ... Shi, H. (2021). Combatting global grassland degradation. *Nature Reviews Earth & Environment*, 2(10), Article 10. <https://doi.org/10.1038/s43017-021-00207-2>
- Bengtsson, J., Ahnström, J., & WEIBULL, A.-C. (2005). The effects of organic agriculture on biodiversity and abundance : A meta-analysis. *Journal of applied ecology*, 42(2), 261-269.
- 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., & others. (2006). Parallel declines in pollinators and insect-pollinated plants

- in Britain and the Netherlands. *Science*, 313(5785), 351-354.
- Blüthgen, N., Dormann, C. F., Prati, D., Klaus, V. H., Kleinebecker, T., Hölzel, N., Alt, F., Boch, S., Gockel, S., Hemp, A., Müller, J., Nieschulze, J., Renner, S. C., Schöning, I., Schumacher, U., Socher, S. A., Wells, K., Birkhofer, K., Buscot, F., ... Weissner, W. W. (2012). A quantitative index of land-use intensity in grasslands : Integrating mowing, grazing and fertilization. *Basic and Applied Ecology*, 13(3), 207-220. <https://doi.org/10.1016/j.baae.2012.04.001>
- 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(7401), 59-67. <https://doi.org/10.1038/nature11148>
- Carvell, C., Meek, W. R., Pywell, R. F., Goulson, D., & Nowakowski, M. (2007). Comparing the efficacy of agri-environment schemes to enhance bumble bee abundance and diversity on arable field margins. *Journal of Applied Ecology*, 44(1), 29-40.
- Concepción, E. D., Díaz, M., & Baquero, R. A. (2008). Effects of landscape complexity on the ecological effectiveness of agri-environment schemes. *Landscape Ecology*, 23(2), 135-148.
- Dainese, M., Martin, E. A., Aizen, M. A., Albrecht, M., Bartomeus, I., Bommarco, R., Carvalheiro, L. G., Chaplin-Kramer, R., Gagic, V., Garibaldi, L. A., Ghazoul, J., Grab, H., Jonsson, M., Karp, D. S., Kennedy, C. M., Kleijn, D., Kremen, C., Landis, D. A., Letourneau, D. K., ... Steffan-Dewenter, I. (2019). A global synthesis reveals biodiversity-mediated benefits for crop production. *Science Advances*, 5(10), eaax0121. <https://doi.org/10.1126/sciadv.aax0121>
- Deraison, H., Badenhauer, I., Loeuille, N., Scherber, C., & Gross, N. (2015). Functional trait diversity across trophic levels determines herbivore impact on plant community biomass. *Ecology letters*, 18(12), 1346-1355.
- Díaz, S., Pascual, U., Stenseke, M., Martín-López, B., Watson, R. T., Molnár, Z., Hill, R., Chan, K. M., Baste, I. A., & Brauman, K. A. (2018). Assessing nature's contributions to people. *Science*, 359(6373), 270-272.
- Dussol, A.-M., Hilal, M., & Kroll, J.-C. (2003). 30 ans de PAC : Plus de grandes cultures, moins de fourrages, autant de disparités géographiques. *Agreste Cahiers*, 3, 27-33.
- Fontaine, C., Dajoz, I., Meriguet, J., & Loreau, M. (2005). Functional diversity of plant-pollinator interaction webs enhances the persistence of plant communities. *PLoS biology*, 4(1), e1.
- Gámez-Virués, S., Perović, D. J., Gossner, M. M., Börschig, C., Blüthgen, N., de Jong, H., Simons, N. K., Klein, A.-M., Krauss, J., Maier, G., & others. (2015). Landscape simplification filters species traits and drives biotic homogenization. *Nature communications*, 6. <http://www.nature.com/ncomms/2015/151020/ncomms9568/full/ncomms9568.html>
- Gonthier, D. J., Ennis, K. K., Farinas, S., Hsieh, H.-Y., Iverson, A. L., Batáry, P., Rudolphi, J., Tschamtkke, T., Cardinale, B. J., & Perfecto, I. (2014). Biodiversity conservation in agriculture requires a multi-scale approach. *Proceedings of the Royal Society of London B: Biological Sciences*, 281(1791), 20141358.
- Gossner, M. M., Lewinsohn, T. M., Kahl, T., Grassein, F., Boch, S., Prati, D., Birkhofer, K., Renner, S. C., Sikorski, J., Wubet, T., Arndt, H., Baumgartner, V., Blaser, S., Blüthgen, N., Börschig, C., Buscot, F., Diekötter, T., Jorge, L. R., Jung, K., ... Allan, E. (2016). Land-use intensification causes multitrophic homogenization of grassland communities. *Nature*, 540(7632), 266-269. <https://doi.org/10.1038/nature20575>
- Greenop, A., Woodcock, B. A., Wilby, A., Cook, S. M., & Pywell, R. F. (2018). Functional diversity positively affects prey suppression by invertebrate predators : A meta-analysis. *Ecology*, 99(8), 1771-1782. <https://doi.org/10.1002/ecy.2378>
- Gross, N., Bagousse-Pinguet, Y. L., Liancourt, P., Berdugo, M., Gotelli, N. J., & Maestre, F. T. (2017). Functional trait diversity maximizes ecosystem multifunctionality. *Nature Ecology & Evolution*, 1(5), 0132. <https://doi.org/10.1038/s41559-017-0132>
- Harpole, W. S., Sullivan, L. L., Lind, E. M., Firn, J., Adler, P. B., Borer, E. T., Chase, J., Fay, P. A., Hautier, Y., Hillebrand, H., MacDougall, A. S., Seabloom, E. W., Williams, R., Bakker, J. D., Cadotte, M. W., Chaneton, E. J., Chu, C., Cleland, E. E., D'Antonio, C., ... Wragg, P. D. (2016). Addition of multiple limiting resources reduces grassland diversity. *Nature*, 537(7618), 93. <https://doi.org/10.1038/nature19324>
- Hoehn, P., Tschamtkke, T., Tylianakis, J. M., & Steffan-Dewenter, I. (2008). Functional group diversity of bee pollinators increases crop yield. *Proceedings of the Royal Society of London B: Biological Sciences*, 275(1648), 2283-2291. <https://doi.org/10.1098/rspb.2008.0405>
- Intergovernmental Science-Policy Platform on Biodiversity and Ecosystem Services, I. (2019). Summary for policymakers of the global assessment report on biodiversity and ecosystem services. *Zenodo*. <https://doi.org/10.5281/zenodo.3553579>
- Isbell, F., Adler, P. R., Eisenhauer, N., Fornara, D., Kimmel, K., Kremen, C., Letourneau, D. K., Liebman, M., Polley, H. W., Quijas, S., & Scherer-Lorenzen, M. (2017). Benefits of increasing plant diversity in sustainable agroecosystems. *Journal of Ecology*, 105(4), 871-879. <https://doi.org/10.1111/1365-2745.12789>
- Isbell, F., Gonzalez, A., Loreau, M., Cowles, J., Díaz, S., Hector, A., Mace, G. M., Wardle, D. A., O'Connor, M. I., & Duffy, J. E. (2017). Linking the influence and dependence of people on biodiversity across scales. *Nature*, 546(7656), 65-72.
- Kleijn, D., Baquero, R. A., Clough, Y., Diaz, M., Esteban, J. de, Fernández, F., Gabriel, D., Herzog, F., Holzschuh, A., Jöhl, R., & others. (2006). Mixed biodiversity benefits of agri-environment schemes in five European countries. *Ecology letters*, 9(3), 243-254.
- Krauss, J., Bommarco, R., Guardiola, M., Heikkinen, R. K., Helm, A., Kuussaari, M., Lindborg, R., Öckinger, E., Pärtel, M., Pino, J., & others. (2010). Habitat fragmentation causes immediate and time-delayed biodiversity loss at different trophic levels. *Ecology letters*, 13(5), 597-605.
- Kremen, C., & Merenlender, A. M. (2018). Landscapes that work for biodiversity and people. *Science*, 362(6412). <https://doi.org/10.1126/science.aau6020>
- Kremen, C., Williams, N. M., Aizen, M. A., Gemmill-Herren, B., LeBuhn, G., Minckley, R., Packer, L., Potts, S. G., Steffan-Dewenter, I., Vazquez, D. P., & others. (2007). Pollination and other ecosystem services produced by mobile organisms : A conceptual framework for the effects of land-use change. *Ecology letters*, 10(4), 299-314.
- Kuussaari, M., Bommarco, R., Heikkinen, R. K., Helm, A., Krauss, J., Lindborg, R., Öckinger, E., Pärtel, M., Pino, J., Roda, F., & others. (2009). Extinction debt : A challenge for biodiversity conservation. *Trends in ecology & evolution*, 24(10), 564-571.
- Lavelle, S., & Garnier, E. (2002). Predicting changes in community composition and ecosystem functioning from plant traits : Revisiting the Holy Grail. *Functional Ecology*, 16(5), 545-556. <https://doi.org/10.1046/j.1365-2435.2002.00664.x>
- Lavelle, S., McIntyre, S., Landsberg, J., & Forbes, T. D. A. (1997). Plant functional classifications : From general groups to specific groups based on response to disturbance. *Trends in Ecology & Evolution*, 12(12), 474-478. [https://doi.org/10.1016/S0169-5347\(97\)01219-6](https://doi.org/10.1016/S0169-5347(97)01219-6)
- Le Provost, G., Badenhauer, I., Le Bagousse-Pinguet, Y., Clough, Y., Hencel, L., Violle, C., Bretagnolle, V., Roncoroni, M., Manning, P., & Gross, N. (2020). Land-use history impacts functional diversity across multiple trophic groups. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 117(3), 1573-1579.
- Le Provost, G., Schenk, N. V., Penone, C., Thiele, J., Westphal, C., Allan, E., Ayasse, M., Blüthgen, N., Boeddinghaus, R. S., Boesing, A. L., Bolliger, R., Busch, V., Fischer, M., Gossner, M. M., Hölzel, N., Jung, K., Kandeler, E.,

- Klaus, V. H., Kleinebecker, T., ... Manning, P. (2023). The supply of multiple ecosystem services requires biodiversity across spatial scales. *Nature Ecology & Evolution*, 7(2), Article 2. <https://doi.org/10.1038/s41559-022-01918-5>
- Mandelik, Y., Winfree, R., Neeson, T., & Kremen, C. (2012). Complementary habitat use by wild bees in agro-natural landscapes. *Ecological Applications*, 22(5), 1535-1546. <https://doi.org/10.1890/11-1299.1>
- Naeem, S., Thompson, L. J., Lawler, S. P., Lawton, J. H., Woodfin, R. M., & others. (1994). Declining biodiversity can alter the performance of ecosystems. *Nature*, 368(6473), 734-737.
- Pe'er, G., Dicks, L. V., Visconti, P., Arlettaz, R., Báldi, A., Benton, T. G., Collins, S., Dieterich, M., Gregory, R. D., Hartig, F., Henle, K., Hobson, P. R., Kleijn, D., Neumann, R. K., Robijns, T., Schmidt, J., Shwartz, A., Sutherland, W. J., Turbé, A., ... Scott, A. V. (2014). EU agricultural reform fails on biodiversity. *Science*, 344(6188), 1090-1092. <https://doi.org/10.1126/science.1253425>
- Perrot, T., Rusch, A., Coux, C., Gaba, S., & Bretagnolle, V. (2021). Proportion of Grassland at Landscape Scale Drives Natural Pest Control Services in Agricultural Landscapes. *Frontiers in Ecology and Evolution*, 9. <https://www.frontiersin.org/articles/10.3389/fevo.2021.607023>
- Rader, R., Bartomeus, I., Garibaldi, L. A., Garratt, M. P., Howlett, B. G., Winfree, R., Cunningham, S. A., Mayfield, M. M., Arthur, A. D., Andersson, G. K., & others. (2016). Non-bee insects are important contributors to global crop pollination. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 113(1), 146-151.
- Schellhorn, N. A., Gagic, V., & Bommarco, R. (2015). Time will tell : Resource continuity bolsters ecosystem services. *Trends in Ecology & Evolution*, 30(9), 524-530. <https://doi.org/10.1016/j.tree.2015.06.007>
- Scheper, J., Badenhausser, I., Kantelhardt, J., Kirchweyer, S., Bartomeus, I., Bretagnolle, V., Clough, Y., Gross, N., Raemakers, I., Vilà, M., Zaragoza-Trello, C., & Kleijn, D. (2023). Biodiversity and pollination benefits trade off against profit in an intensive farming system. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 120(28), e2212124120. <https://doi.org/10.1073/pnas.2212124120>
- Scheper, J., Reemer, M., van Kats, R., Ozinga, W. A., van der Linden, G. T., Schaminée, J. H., Siepel, H., & Kleijn, D. (2014). Museum specimens reveal loss of pollen host plants as key factor driving wild bee decline in The Netherlands. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 111(49), 17552-17557.
- Soliveres, S., van der Plas, F., Manning, P., Prati, D., Gossner, M. M., Renner, S. C., Alt, F., Arndt, H., Baumgartner, V., Binkenstein, J., Birkhofer, K., Blaser, S., Blüthgen, N., Boch, S., Böhm, S., Börschig, C., Buscot, F., Diekötter, T., Heinze, J., ... Allan, E. (2016). Biodiversity at multiple trophic levels is needed for ecosystem multifunctionality. *Nature*, 536(7617), Article 7617. <https://doi.org/10.1038/nature19092>
- Tamburini, G., Lami, F., & Marini, L. (2017). Pollination benefits are maximized at intermediate nutrient levels. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, 284(1860), 20170729. <https://doi.org/10.1098/rspb.2017.0729>
- Tscharntke, T., Klein, A. M., Kruess, A., Steffan-Dewenter, I., & Thies, C. (2005). Landscape perspectives on agricultural intensification and biodiversity-ecosystem service management. *Ecology letters*, 8(8), 857-874.
- Wagner, D. L. (2020). Insect Declines in the Anthropocene. *Annual Review of Entomology*, 65(1), 457-480. <https://doi.org/10.1146/annurev-ento-011019-025151>
- WallisDeVries, M. F., Poschlod, P., & Willems, J. H. (2002). Challenges for the conservation of calcareous grasslands in northwestern Europe : Integrating the requirements of flora and fauna. *Biological Conservation*, 104(3), 265-273.
- Wilson, J. D., Morris, A. J., Arroyo, B. E., Clark, S. C., & Bradbury, R. B. (1999). A review of the abundance and diversity of invertebrate and plant foods of granivorous birds in northern Europe in relation to agricultural change. *Agriculture, Ecosystems & Environment*, 75(1), 13-30.