



UPPSALA
UNIVERSITET

Ekosystemtjänsternas Paradox: Biofysiskt
ovärderliga men ekonomiskt värdelösa.

Kan en ny disciplin minska diskrepansen?

Kristoffer Forshufvud

Independent Project in Biology

Självständigt arbete i biologi, 15 hp, vårterminen 2012

Institutionen för biologisk grundutbildning, Uppsala universitet

Sammandrag

För dagens forskarsamfund finns det möjligheter att analysera enorma datamängder, vilket tillsammans med globala samarbeten utgör en naturlig del av dagens forskning. Dock finns det inneboende begränsningar för just samarbeten, särskilt mellan de teoretiska discipliner som är byggda på olika fundament och som består av olika ramverk. Det är allmänt vedertaget att den nutida politiska debatten domineras av ekonomiska resonemang där ekonomisk tillväxt ofta ses som ett överordnat politiskt mål. Samtidigt åsamkar den ekonomiskt motiverade utbredningen svåra skador på ekosystemen, bland annat genom icke hållbart resursutnyttjande, olika typer av föroreningar, direkt habitatförstörelse och habitatfragmentering. Denna problematik gör så att verkliga framsteg inom miljöfrågorna är dyrköpta. Med utgångspunkt i denna problematik har det vuxit fram ett intressant tvärdisciplinärt forskningsområde vars syfte är att överbrygga klyftorna mellan ekologi och ekonomi. Grundtanken är att det behövs information om ekosystemen för att kunna fatta rationella politiska såväl som ekonomiska beslut som berör våra ekosystem. Inte minst behöver vi förstå vilken nytta som välfungerande ekosystem skänker mänskligheten, för att kunna fatta rationella beslut som bidrar till att bestämma hur mycket av det goda vi kan få som en funktion av alternativa scenarion. För att åstadkomma detta bör informationen om ekosystemens goda kunna presenteras i lämpliga format för aktuella beslutsfattare. Därför förespråkar allt fler att ekonomi och ekologi bör mötas tvärdisciplinärt, så att ekologisk kunskap integreras med ekonomisk. Eftersom dagens beslutsfattare i miljörelaterade frågor ställs inför tekniska och ekonomiska avvägningar, bör de i sådana fall förse med teknisk och ekonomisk information om vad välfungerande ekosystem egentligen skänker oss. Detta ekosystemens goda eller naturens gratistjänster om man så vill, som hela tiden strömmar genom ekosystemen, kallas för ekosystemtjänster. Begreppet ekosystemtjänster, innefattar en mångfald av välgörande biofysiska flöden. För att praktiskt kunna genomföra vetenskapliga kartläggningar av ekosystemtjänster bör man arbeta med stora, men helst minimala, förenklingar av ekosystemen, för att kunna förmedla relevant information utan att förlora vetenskaplig precision. Detta innebär framförallt ett övergripande ekosystemperspektiv där ekosystemtjänsterna kan relateras till olika förenklande indikatorer för biodiversitet, produktivitet och relevanta ekosystemfunktioner.

För att tillhandahålla relevant beslutsunderlag till beslutsfattare bör vi också lära oss att förutse och modellera olika ekosystems känslighet för störningar av olika slag. För att forskningen på ekosystemtjänster ska kunna mogna till ett praktiskt tillämpningsbart verktyg, är det av stor betydelse att vi utvecklar nya internationellt erkända vetenskapliga metoder, indikatorer och modeller som passar syftet att kartlägga ekosystemtjänster.

Inledning

I första kapitlet i en kursbok för nationalekonomi ställs frågan: "Vad är ekonomi?" (Mansfield 1992). Vilket sedan besvaras med följande: "Ekonomi behandlar de sätt som resurser fördelas för att tillfredställa människans begär". Vidare, ett stycke nedanför, definieras resurser: "Resurser är föremål, tjänster, varor och omständigheter som människor eftertraktar. Ekonomiska resurser är bristvaror, medan gratisresurser, som luft, finns i sådant överflöd att de kan erhållas utan kostnad". Det är uppdelningen mellan ekonomiska resurser och gratisresurser som är en relevant del av ekonomisk teori att ha i åtanke när man läser denna uppsats. Jag anser att man kan, och att man bör, fråga sig varifrån dessa gratisresurser kommer ifrån och hur deras produktion regleras. Från år 1850 till 1991 femdubblades den mänskliga befolkningen och energikonsumtionen per person fyrdubblades (Holden 1991). Stora förändringar i den mänskliga historien har lett till stora förändringar över hela jorden. Rockström et al. (2009) beskrev hur de med naturvetenskapliga metoder försökt sätta upp globala gränsvärden för hur mycket mänsklig miljöfarlig aktivitet som jorden tål. Vidare försökte Rockström et al. (2009) uppskatta den dåvarande världens tillstånd i relation till dessa globala gränsvärden. I studien undersöktes biofysiska planetära processer som

man delade in i sammanlagt nio kategorier. Fyra av dessa hade direkta och skarpa tröskelvärden: Växthuseffekter, havsförurning, brist på stratosfäriskt ozon och atmosfäriska aerosoler. De resterande fem kategorierna innefattade tröskelvärden för mer indirekta och långsamma processer: Biodiversitetsförlust, den biogeokemiska cykeln (framförallt kväve och fosfor), mänsklig markanvändning, färskvattentillgång och kemisk förorening. Rockström et al. (2009) misslyckades med försöket att kvantifiera tillståndet för atmosfäriska aerosoler och kemisk förorening. Av de återstående sju, ansågs fyra vara på god väg att överskrida de planetära begränsningarna medan de resterande tre ansågs redan ha överskridit gränsvärdena. Dessa tre som överskridit gränsvärdena var den biogeokemiska cykeln, klimatförändring och biodiversitetsförlust. Biodiversitetsförlust var den kategori vars tillstånd ansågs ha överskridit sitt uppsatta gränsvärde allra mest. Detta indikerar magnituden av de globala biodiversitetsförlusterna.

Somliga hävdar att planetens fysiska, kemiska och biologiska processer aldrig någonsin varit frånskilda världens ekonomier och att det således bör kunna gå att se ekonomiska värden i dem. Arbetet med att hitta ekonomiska värden på ekosystem har pågått i decennier och tog fart på allvar i och med diskussionen som uppstod då Costanza et al. (1997) gav sig på en ekonomisk totalvärdering av jordens samlade ekosystem.

År 2006 publicerade Storbritanniens finansministerium den så kallade Sternrapporten (Stern 2006). Denna rapport redovisade ekonomiska kalkyler för vad det skulle kunna kosta att stävja den pågående globala uppvärmningen, beräkningar som baserades på vetenskapliga resultat sammanställda av FN:s klimatpanel (IPCC 2001). Av Sternrapporten framgick det att kostnaderna för att förhindra växthuseffekten skulle uppgå till ungefär 1 % av global BNP per år, men att kostnaderna troligtvis skulle bli flera gånger högre ju längre världssamfundet väntade med åtgärder (Stern 2006). Detta gav debatten om klimatförändringar en ny dimension, vilket gav debatten en ökad medial uppmärksamhet och möjligtvis även en ökad medvetenhet från politiskt håll (Weitzman 2007). Året efter Sternrapporten publicerats lanserade ett antal miljöministrar vid ett G8+5-möte i Potsdam ett liknande projekt för att beskriva ekonomiska konsekvenser av biodiversitetsförluster. Detta projekt kallas för TEEB (på engelska: The Economics of Ecosystems and Biodiversity) och resulterade bland annat i publikationen av den omfattande TEEB-rapporten (de Groot 2010).

Naturvetenskapen strävar efter objektivitet medan ekonomisk teori per definition är antropocentrisk. Därför är en ekonomisk värdering av ekosystemen direkt beroende av att identifiera det goda som just människan får från ekosystemen (Brondizio et al. 2010). Detta är den mest väsentliga skillnaden mellan ekologisk ekonomi och konventionell ekologi, att den ekonomiska dimensionen innebär att man använder människan som utgångspunkt.

Biosfären förser oss människor med allehanda nyttigheter, bland annat genom att använda solens ljusstrålar för att konstruera biomolekyler som vi använder till vardags i form av mat, byggnadsmaterial, fibrer till kläder och mediciner. Biosfären står för en lång rad reglerande processer genom biologiska interaktioner med hydrosfären, litosfären och atmosfären, vilket resulterar i en uppsjö av välgörande effekter. De ekosystemprocesser som har dokumenterat välgörande effekter på oss människor har kommit att kallas ekosystemtjänster. Då ekosystemtjänsterna mynnar i mer direkta användningsområden för människan, exempelvis i form av matfisk eller dricksvatten, särskiljs de av terminologiska skäl, och kallas förmåner (de Groot et al. 2010). Ur ekosystemtjänsternas förmåner kan man skönja ekosystemens ekonomiska värden. Viktiga frågor för framtida kartläggningar av ekosystemtjänster, som lämpligen besvaras genom en vetenskaplig ansats, är bland andra: Vilka underliggande processer krävs för olika ekosystemtjänster? Och: Hur ser de kausala sambanden ut mellan ekosystemens komplexa interaktioner och ekosystemtjänsterna? Dessutom måste man finna praktiska metoder för att kvantifiera flöden av ekosystemtjänster som en funktion av de ekosystemvariabler som antas

producera dem.

I denna litteraturstudie ämnar jag att koncentrera relativt nyvunnen kunskap angående den biologiska naturvetenskapens roll i ekonomiska värderingar av ekosystem, ekosystemfunktioner och ekosystemtjänster. Särskilt fokus ges till följande frågeställningar: Hur ser den nuvarande utgångspunkten ut för en ekologisk-ekonomisk värdering av ekosystemen? Vad finns det för befintlig och användbar vetenskaplig metodik och kunskap? Vad är det som fattas för att arbeta praktiskt med att värdera ekosystemen? Vilka är de största utmaningarna?

Ekologonomi

Introduktion till ämnet ekologonomi

Det är viktigt att poängtera att det för närvarande inte finns någon klar konsensus kring ämnets terminologi, och att forskarna ofta använder sig av olika benämningar och begrepp (Nahlik 2012). Längre har ämnet kallats för ekologisk ekonomi. Självt har jag valt att försöka mynta en svensk sammansatt term: Ekologonomi. Ordet ekologonomi använder jag i denna uppsats för att benämna den samlade ansträngningen för att värdera ekosystemen. I tidiga ekologonomiska studier var det vanligt att samma saker räknades flera gånger, troligtvis på grund av just bristande terminologi. På grund av sådan dubbelräkning anses det viktigt att hitta en bra uppdelning av ekosystemens olika naturliga processer. Mycket av terminologin i detta ämne kommer från en omfattande FN-rapport, sammanställd av över tusen verksamma biologer, som heter "Millenium Ecosystem Assessment" (MA 2005). I TEEB-rapporten, försökte man förbättra Millenium-rapportens terminologi. Man delade upp ekosystemprocesserna i tre delar: direkta förmåner, ekosystemtjänster och de basala processer som underbygger dem. Ekosystemtjänsterna och förmånerna delades i sin tur upp i diverse underkategorier och typer. Ekosystemtjänsterna delades upp i fyra distinkta sorter: Tillhandahållande tjänster (till exempel av mat och dricksvatten, kallas även producerande tjänster), reglerande tjänster (till exempel av erosion), stödjande tjänster (till exempel habitat såsom barnkammare för fiskyngel) och kulturella tjänster (till exempel för rekreation), se tabell 1 för fler exempel.

Tabell 1. Exempel på terminologisk uppdelning. Lista över olika typer av basala ekosystemprocesser, ekosystemtjänster och ekosystemförmåner, med exempel på ekosystemtjänster och förmåner. Omarbetad tabell från Balmford et al. (2008).

BASALA EKOSYSTEM-PROCESSER	EKOSYSTEMTJÄNSTER	FÖRMÅNER
Produktion	Tillhandahållande:	Mat: Grödor, boskap, fiskeriverksamheter, fiskodlingar, livsmedel skördade i vilda naturen etc.
Nedbrytning	Primär produktion av biomassa	Färskvatten: Dricksvatten, industriella ändamål etc.
Näringsämnenas kretslopp	Sekundär produktion av biomassa	Råmaterial: Timmer, fibrer från grödor/boskap, fibrer från vilda arter, syntetiska material etc.
Vattnets kretslopp	Tillhandahållandet av vatten	Energi: Biobränslen, kol/ved, dynga, arbetsdjur, hydroelektrisk energi etc.
Vittring/ erosion	Reglerande:	Fastigheter: Privata fastigheter, infrastruktur etc.
Ekologiska interaktioner	Avfallsassimilering	Fysiskt välbefinnande: Syntetiska medicinalprodukter, odlade medicinalprodukter, vilt skördade medicinalprodukter, undvikande av fysisk skada, undvikande av föroreningar, undvikande av infektioner, fysisk motion etc.
Evolutionära processer	Sedimentsreglering	Psykologiskt välbefinnande: Turism, rekreation, spiritualitet, kulturellt välbefinnande, estetiska fördelar, naturskådning, husdjur, trädgårdsväxter etc.
	Jordartsbildning	Kunskap: Forskning, utbildning etc.
	Erosionsreglering	
	Global klimatreglering	
	Reglerandet av luftkvalitet	
	Regional och lokal klimat-reglering	
	Vattenflödesreglering	
	Pollinering	
	Biologisk kontroll	
	Stödjande:	
	Framställningen av arthabitat	
	Artdiversifiering	
	Genetisk diversifiering	
	Kulturella:	
	Framställningen av fysiska barriärer	
	Framställningen av behagliga landskap	

Ekosystemansatsen

Det numera vedertagna begreppet ekosystem myntades år 1935 av Arthur Tansley som en språklig sammanslagning av de två koncepten biom och abiotiska faktorer (Tansley 1935).

Ekosystembegreppet fick praktiska användningsområden då Odum år 1969 utvecklade begreppet genom experiment och föreslog ekologiska tillämpningar (Odum 1969). Ursprungligen var ekosystemsbegreppet en konstruerad modell som ofta liknades med en maskin, där man försökte få en övergripande förståelse för hur maskinen fungerar. Ekosystembegreppet var ett sätt att rubricera och få ett helhetsperspektiv på den otroliga komplexitet som utgör de reella ekosystemen. Begreppet har idag inte någon skarp definition, i alla fall inte med konsensus i forskarvärlden, utan används snarare som ett slags arbetsnamn för naturens totala komplexa dynamik (O'Neill 2001). I denna uppsats menar jag i all enkelhet att ett ekosystem är ett område med interagerande biotiska och abiotiska komponenter. Det är en lång väg kvar tills vi förstår alla interaktionerna i ekosystemen och för att kunna geografiskt avgränsa ett ekosystem från ett annat krävs det oftast tydliga abiotiska gränser, som gränsen mellan hav och land, men ibland går det inte ens då. Biokemiskt lagrad energi kan flöda från land ut i havet via eroderande vattenflöden och tillbaka från haven, i form av till exempel stillahavslaxar som simmar upp i floder och blir mat åt brunbjörnar (Hilderbrand et al. 1999, Mitchell & Lamberti 2005). För att förstå ekosystemens dynamik är det därför viktigt att studera inverkan av överförandet av näringsämnen över ekosystemgränser (Polis et al. 1997). De terrestra ekosystemgränserna är ofta otydliga och kan ofta beskrivas som gradienter. Dessa skiftningar i terrestra ekosystem orsakas av underliggande abiotiska gradienter som tillsammans med arternas interaktioner och populationsdynamik ger

strukturella heterogeniteter i både tid och rum. Detta beskrivs bland annat i Ettama och Wardles studie av rumsliga strukturer bland jordlevande organismer som visade att fläckiga heterogena variationer i både litosfär och biosfär var vanligt förekommande på lokal nivå (Ettama & Wardle 2002). Därför är generaliserande jämförelser mellan olika ekosystem ofta mycket problematiska och indikerar att värderingsstudier bör baseras på lokala ekologiska studier.

Ekosystemtjänster

Den centrala länken mellan ekonomi och ekosystemen är ekosystemens så kallade naturliga kapital, det vill säga den totala mängden naturresurser och ekosystemtjänster som flödar ur och genom dem (Elmqvist et al. 2010). Begreppet ekosystemtjänster lär ha påträffats för första gången i en bok skriven av Paul och Anne Erlich (1981). Begreppet vidareutvecklades senare av bland andra Erlich och Money (1983), de Groot (1987) och Folke et al. (1991) och fick stor uppmärksamhet i och med studien av det totala ekonomiska värdet av de globala ekosystemen utförd av Costanza et al. (1997). Under de femton år som följde artikeln av Costanza et al. (1997) kan man konstatera en nära exponentiell ökning av studier av ekosystemtjänster och deras ekonomiska betydelse (de Groot et al. 2002). Ekosystemtjänster har konventionellt definierats som ”de förmåner människor får från ekosystem” (MA 2005). Å ena sidan får man inte glömma att ekosystemtjänster ofta exemplifieras av fenomen som går utöver vad människor uppfattar som förmånligt. En våtmark som tjänar som naturligt reningsverk av dricksvatten betraktas som en ekosystemtjänst även om vattenrecipienterna inte har förståelse för sambandet. Å andra sidan kan ekosystemprocesser, som är viktiga för ekosystems generella funktioner, vara svåra att identifiera som direkta fördelar som människan tar del av, detta är särskilt tydligt i områden med begränsad mänsklig närvaro. Nyligen har man infört en tudelning av relevanta ekosystemprocesser. Man pratar å ena sidan om ekosystemtjänster som skänker förmåner och å andra sidan om ekosystemförmånerna själva, vars natur till stora delar är subjektivt relaterade till människan (de Groot et al. 2010). Multipla ekosystemtjänster är för det mesta inblandade i leveransen av en förmån (Costanza 2008). För att erhålla en förmånsprodukt, till exempel kaffebönor, så behövs multipla ekosystemtjänster, bland andra: Jordartsbildning, erosionsreglering, tillhandahållande av vatten (kvantitet), vattenrening (kvalité), vattenreglering (timing), genetisk diversifiering, pollinering, biologisk kontroll, samt global, regional och lokal klimatreglering (Balmford et al. 2008). Kustnära våtmarker kan exempelvis ge upphov till förmåner som rent vatten och agera vågbrytare och därmed skydda kustnära egendom. En värdering av bevuxna våtmarker med avseende på våtmarkers förmåga att agera just vågbrytare vid häftiga stormar vid amerikanska västkusten gav ett värde på 8236 \$ per hektar och år (Costanza et al. 2008). I en annan studie värderade man våtmarksområdets förmåga att rena vatten till värden på 1 940 - 37 000 \$ per hektar och år, i sparade utgifter för att slippa bygga reningsverk (Breaux et al. 1995). I en studie värderades mangroveområden i Thailand till 10 158 - 12 392 \$ per hektar och år, med avseende på insamlade skogsprodukter, habitat för fiskeriprodukter och som stormskydd (Barbier 2007). Det är vanligt att värderingsstudier fokuserar på en ekosystemtjänst, men i verkligheten levererar ekosystemen knippen av multipla ekosystemtjänster. Olika ekosystem producerar olika typer ekosystemtjänster vars ekonomiska värde till stor del beror på socioekonomiska förhållanden hos de som gynnas (Brondizio et al. 2010), därför finns det en poäng med att värdera i ekonomiska värden relativt inkomst, snarare än i absoluta monetära värden.

Ekosystemtjänster, biodiversitet och betydelsen av fungerande diversa ekosystem

Ekosystemtjänsterna är beroende av flertalet organismer och deras interaktioner. Ekosystemen hyser ofta en imponerande diversitet av olika organismer och denna biodiversitet är ett nyckelbegrepp då man försöker förstå den myriad av interaktioner mellan olika organismer som sker i ett ekosystem. Därför står ekosystemens artsammansättning och biodiversitet i relation till olika ekosystemtjänster. Biodiversitet som begrepp definieras enligt FNs konvention om biologisk diversitet som:

”Variationen bland levande organismer från alla källor, inklusive bland andra terrestra, marina och andra akvatiska ekosystem och de ekologiska komplex de är en del av; detta inkluderar diversitet inom arter, mellan arter och av ekosystem” (CBD 1992). Biodiversitet studeras på ett brett

spektrum av biotiska skalor, från genetisk variation inom arter, till biomedistribution över hela planeten och beskrivs på en mängd abstrakta nivåer, såsom genotyp-, individ-, art-, populations-, samhälls- och ekosystemnivå (Purvis & Hector 2000). Biodiversitet består även av olika interaktioner som till exempel trofiska nivåer och olika typer av symbioser som parasitism och mutualism. Rumsliga interaktioner mellan arter underbygger ekosystemfunktioner genom fysiska kopplingar (Swift et al. 2004). Interaktioner på populations- och samhällsnivå spelar en fundamental roll i ekosystems stabilitet. Något som visade sig våren 1990 i den danska Vadenhavet i Nordsjön då ovanligt höga sommartemperaturer inducerade parasitiska infektioner i populationer av märkräftar vilket ledde till en kollaps av hela amfipodpopulationen. Förlusten av dessa sedimentstabiliserande märkräftar, särskilt arten *Corophium volutator*, ledde i sin tur till lerbankerosion och strukturella förändringar av hela topografin (Mouritsen et al. 1998). Man kan också förstå rollen som biodiversitet spelar i ekosystemfunktioner genom studier av energimässiga och materiella flöden genom trofiska nivåer. Flödet av energi och näringsämnen mellan trofiska nivåer påverkas av näringsvävnarnas fysiska struktur och av artdiversiteten inom de olika trofiska nivåerna (Shurin et al. 2002).

Metaanalyser av biodiversitetseffekter på ekosystemfunktioner

En metaanalys är en samlad statistisk analys av en stor mängd studier på samma ämne. Eftersom alla studier är budgetbegränsade är en metaanalys ett värdefullt verktyg i sökandet efter generella mönster. Urvalskriterier för meta-analyserna baseras på noggrant utarbetade kriterier som de ingående studierna måste uppfylla. Detta kan vara mycket detaljerade kriterier för exempelvis hur informationen införskaffades, ofta via noggrant beskrivna sökningar i databaser, exakta krav på originalstudiernas mätmetoder samt försiktighetsåtgärder för att undvika att datamaterialet dupliceras utan endast förekommer en gång (Cardinale 2011). Eftersom en metaanalys kan bestå av data från olika tidrumsliga kontexter kan det vara mycket viktigt att beräkna och diskutera potentiella effekter av detta. Mellan 2006 och 2009 utfördes sex metaanalyser av studier på biodiversitetseffekter på ekosystemfunktion (Balvanera et al. 2006, Cardinale et al. 2006, 2007, Worm et al. 2006, Stachowicz et al. 2007, Cadotte et al. 2008). Metaanalyserna använde olika dataserier på liknande sätt och meta-analysernas generella slutsatser var konsekvent ganska lika varandra. Resultaten för diversitetseffekter på genotyp- och artnivå visade sammantaget nettoeffekter av diversitetsförluster såsom minskad assimileringseffektivitet av begränsande resurser och på förmågan att förvandla dessa resurser till ny biomassa. Resultaten var inte universella, men visade på generella diversitetseffekter på ekosystemfunktioner i både terrestra och akvatiska ekosystem.

Balvanera et al. (2006) analyserade rådata från 446 studier rörandes kopplingen mellan biodiversitet och ekosystemfunktioner och tjänster. Enligt resultaten från metaanalysen fanns starka samband mellan hög ovanjordisk växtdiversitet och hög produktivitet hos den underjordiska växtbiomassan. Starka samband visade sig även mellan hög ovanjordisk växtdiversitet och jordlevande mikroorganismers diversitet och deras samlade biomassa. En hög växtdiversitet verkade även ha en positiv effekt på näringsomsättning samt på den mängd näring som lagrades i växterna. En ökning av primärproducenternas diversitet gav i metaanalysen en ökning av diversiteten hos primärkonsumenterna och korrelerade med ett mindre antal skadeorganismer hos växterna. Invasiva arter fick det svårare ju högre växtdiversiteten var. I marina ekosystem fann Balvanera et al. (2006) att flödena av de studerade ekosystemprocesserna ökade när biodiversiteten var hög bland både primärproducenter och primärkonsumenter.

Srivastava et al. (2009) sammanställde 28 experimentella studier om trofiska energiflöden och jordlevande artdiversitet. Metaanalysen visade att en minskning av detritivorisk diversitet resulterade i signifikanta reduktioner av nedbrytningstakten och därmed omsättningen av näringsämnen i ekosystemet. Analysen indikerade även att längden på de kontrollerade

experimenten gav högre nedbrytningstakt. Detta ansågs bero på att nedbrytarnas kompletterande egenskaperna kom till sin rätta då de fick tid att positionera sig i näringsväven, och därmed fungerade mer resurseffektivt (Srivastava et al. 2009).

I en stor metaanalys utförd av Cardinale et al. (2011) inkluderades 574 oberoende experimentella manipulationer av artrikedom som var publicerade i 192 vetenskapliga artiklar, som tillsammans rapporterade 1417 diversitetseffekter. Några av dessa studier var även inkluderade i meta-analysen av Srivastava et al. (2009). Metaanalysen visade bland annat att både den stående biomassan och primärproduktionens assimileringseffektivitet av icke organiskt material minskade, då artrikedomen reducerades, två signifikanta samband som stärktes av både tidslängden på experimenten och av storleken på studieområden.

Isbell et al. (2011) utförde en metaanalys med 17 ingående studier, med sammanlagt 147 separata experiment, som gällde biodiversitetseffekter på ekosystemfunktioner i gräsmarker. Metaanalysen visade att 84 % av alla växtarter, i de 147 ingående gräsmarksexperimenten, påverkade ekosystemfunktioner vid minst ett tillfälle. Isbell et al. (2011) drog slutsatsen att det behövs många arter för att upprätthålla ekosystemfunktion under lång tid, då olika arter fungerar olika bra under olika miljöförhållanden.

Biodiversitetseffekter på ekosystemtjänster

I en geografiskt storskalig studie i Nordamerika korrelerades artdiversitet, som en indikator för biodiversitet, med nettoprimärproduktion, som en indikator för ekosystemproduktivitet. Över hälften av variationen i den nordamerikanska nettoprimärproduktiviteten kunde förklaras av artdiversitet efter att temperatur och nederbördseffekter kontrollerats för (Costanza et al. 2007). Experimentella studier av biodiversitetseffekter på produktivitet är oftast kortare än 4 år men en studie utförd av Bullock et al. (2007) varade i 8 år. Denna relativt långa studie visade hur områden med hög biodiversitet gav en 43 % högre produktionen av hö, än områden med låg diversitet. Dessutom hade de mindre biodivera vallodlingarna avsevärt fler invasiva arter, det vill säga icke önskvärda arter (ogräsarter). Ett annat exempel på en studie där man funnit produktivitsrelaterade biodiversitetseffekter på kommersiellt odlade växter är Potvin och Gotellis studie av tropiska trädplantagers biodiversitet och produktivitet av timmer (Potvin & Gotelli 2008). I studien gav mer divers trädplantager 30-58 % högre produktivitet per träd, vilket antyder en gångbar strategi för timmerproduktion med ett samtidigt bevarande av andra ekosystemtjänster. Det finns ett behov av att förstå sambanden mellan ekosystemfunktioner och långlivade växter, vilket inte har studerats särskilt mycket eftersom det är svårt att utföra kontrollerade experiment över de längre tidsperioder som de flesta perenner kräver (Diaz et al. 2006).

Biodiversitetseffekternas mättnadsgrad

Även om kontrollerade experiment har producerat stora mängder bevis för ett positivt generellt samband mellan biodiversitet och ekosystemfunktion, pekar många studier på att det finns en allmängiltig mättnadsgrad i förhållandet mellan biodiversitet och olika ekosystemfunktioner som exempelvis produktivitet. Mättnadsgraden visar sig vid en viss nivå av biodiversitet där ytterligare öknings av biodiversitet inte längre genererar högre processhastigheter (Loreau 2008). Dock hävdar Cardinale et al. (2011) att den experimentella mättnadsgraden ofta beror på att systemen har begränsade ingående resurser och därför inte fortsätter att ge ökad produktivitet över en viss nivå av artdiversitet. Resonemangen av en mättnadsgrad för biodiversitetseffekter till trots, visade en global fältstudie baserad på 270 dataserier från 116 djuphavsbottenområden inte bara positiva biodiversitetseffekter på ekosystemfunktioner, utan exponentiellt positiva samband (Danovaro et al. 2008). Dessa exponentiella samband visade sig för alla tre av de studerade funktionsindikatorerna, som var: (1) Kvoten mellan prokaryot kolproduktion och organiskt kolflux för att uppskatta systemets förmåga att återvinna deponerat organiskt material. (2) Kvoten mellan bottenlevande

djurs biomassa och organiskt kolflux vilket indikerar hur väl systemet använder den fotosyntetiserande zonens primärproduktion. (3) Den totala kvoten mellan den djuphavsbottnlevande faunans biomassa och sedimentens innehåll av biopolymeriskt kol, vilket indikerar hur väl systemet kanaliserar detritus till de högre trofiska nivåerna. Dessa resultat visar att förluster av diversitet på djuphavsbottnen kan leda till exponentiella nedgångar i ekosystemfunktion (Danovaro 2008).

Ekosystemtjänster och funktionell diversitet

Ett sätt att förstå generella mönster i hur ekosystemen levererar ekosystemtjänster, är genom studier av en viss typ av biodiversitet som man kallar funktionell diversitet (Elmqvist et al. 2010).

Forskning på funktionell diversitet har utvecklats mycket de senaste 15 åren och även om begreppet har mycket gemensamt med artdiversitet (Villéger et al. 2008) växer mängden studier som indikerar att funktionell diversitet kan ha starkare samband än artdiversitet med ökade flöden av ekosystemtjänster. Biologisk mångfald genererar i regel diversitet av både två typerna, därför korrelerar de alltid till stor del med varandra (Tilman et al. 1997; Hooper et al. 2005; Diaz et al. 2007). Funktionell diversitet kan kortfattat och förenklat beskrivas som mängden arter som kan sägas tillhöra en viss funktionell typ. Exempelvis kan man dela upp växter i funktionella typer efter deras egenskaper. Egenskaperna man kan använda för växter kan beröra tillväxt, förmågan att använda ljus, skaffa näringsämnen och vattenanvändningseffektivitet eller stresstålighetsrelaterade egenskaper som berör reproduktion, spridning och försvar mot störningar som till exempel herbivorer (Quétiér 2007). Dock finns det stora svårigheter med postulerandet av funktionella typer eftersom de olika arterna som placeras i en funktionell grupp inte alltid är helt och hållet funktionellt homogena. Istället tänker man sig gradienter av funktioner där arterna i en funktionell grupp allra minst har någon av de egenskaper som utgör gruppens funktion. (Hooper et al. 2005). Funktionerna är relaterade till exempelvis primärproduktion, kvävefixering av atmosfäriskt kväve, ändringar av vattenflöden, fröspridning, pollinering, facilitering av succession samt nedbrytning och omvandling av näringsämnen. Det finns studier som visar hur en hög funktionell diversitet ger ökad resiliens, det vill säga motståndskraft mot störningar (Bellwood et al. 2004) och invasioner av främmande arter (Dukes 2001). Resiliens definieras som mängden störningar ett ekosystem kan absorbera utan att rubbas ur ett visst jämviktstillstånd (Holling 1973).

Den funktionella gruppen pollinatörer

Ett annat bra exempel på nyttan av att studera funktionell diversitet är dess relevans för pollinering av grödor. I en granskning av studier rörandes pollinering av både kakao- och kaffeodlingar kunde man se ett samband mellan funktionell diversitet hos pollinatörerna och storleken på skördarna. Funktionell pollinatörersdiversitet kunde även relateras till resiliensen för ekosystemtjänsten pollinering som sådan. Sambandet mellan funktionell diversitet och produktivitet var starkare än sambandet mellan artrikedom och produktivitet såväl som för artdiversitet och produktivitet. Detsamma gällde för funktionell diversitet och resiliens kontra artdiversitet och artrikedom. (Klein et al. 2008). Enligt Costanza et al. (1997) uppskattades pollinering vara värd, om man inkluderar domesticerade pollinatörer (framförallt honungsbin, *Apis mellifera*), runt 800 miljarder svenska kronor per år (Costanza et al. 1997) medan Losey och Vaughan (2006) uppskattade att *icke* domesticerade pollinatörer i USA hjälper till att producera frukt och grönsaker till ett värde av ungefär 20 miljarder kronor per år (Losey & Vaughan 2006). Trots indikationer på de stora ekonomiska vinsterna som pollinering bidrar med, så står icke-domesticerad pollinering och dess resiliens idag helt utanför den nuvarande ekonomiska teorins räckvidd.

Ekosystemtjänster, resiliens och att bibehålla funktionen trots att en art försvinner

Ett överflöd av olika arter i samma funktionella grupp kan fungera som en försäkring mot störningar och förlusten av en art (Hooper et al. 2005). Ett överflöd av arter, eller artabundans, i funktionella grupper ger ett överflöd av responser och därmed en mycket hög responsdiversitet. Responsdiversitet är ett spektrum av egenskaper relaterade till hur arter inom samma funktionella

grupp varar mot en typ av störning. Om exempelvis alla arter i en funktionell grupp skulle besitta samma känslighet för en störning, så skulle responsdiversiteten för gruppen vara låg. Ökad biodiversitet ger ökad resiliens beroende på ekosystemets responsdiversitet (Wardle et al. 2011). Därför spelar responsdiversitet en kritisk roll i leveranssäkerheten för ekosystemtjänster över tid (Elmqvist et al. 2003). En viktig fråga för ekologin är hur man ska få med försäkringsvärdet av responsdiversitet i den ekonomiska värderingen (Gowdy et al. 2010).

Indikatorer och ekosystemens hälsotillstånd

Indikatorer som verktyg för att mäta ekosystemfunktioner

För att kunna arbeta praktiskt med ekologin behöver man arbeta med ekologiska indikatorer av olika slag. Indikatorer kan användas för att på ett standardiserat sätt bearbeta och förenkla komplexa samband i stora mängder insamlade data. Dessa indikatorer bör väljas med omsorg så att de kan återge korrekt information för vidare bearbetning med ekonomiska värderingstekniker (Balmford et al. 2008). Hittills har en brist på information i lämpliga tidsrumsliga skalor gjort det svårt att uppskatta konsekvenser av ekosystem- och biodiversitetsförluster (Scholes et al. 2008). Detta beror på att de flesta nuvarande mätmetoderna är utvecklade för andra syften än för det ekologiska. Därför kan nuvarande data inte precis skatta samband mellan biodiversitet och ekosystemtjänster (Reyers et al. 2010). Existerande mätmetoder kommer med all sannolikhet bara kunna beskriva värdet av ett fåtal arter och ekosystemtjänster med hög tillförlitlighet (De Groot et al. 2010). För ekologiska studier bör indikatorerna uppfylla följande krav: Kunna konverteras till ekonomiska termer, vara baserade på accepterade metoder, tydliggöra rollen av biodiversitet och basala ekosystemprocessers underbyggande av hela spektrumet av förmåner, visa ekosystems resiliens inom relevanta tidsperspektiv och kunna redovisa icke-linjära tröskleffekter samt hur de relaterar till ekosystemtjänsternas flöden (Reyers et al. 2010). En stor del av det nyligen utförda arbetet med att utveckla indikatorer för biodiversitet har gjorts i samband med FN:s konvention för biologisk diversitet (CBD 1992) och dess uppsatta biodiversitetsmål för 2010 (Reyers et al. 2010). Målet har stimulerat samarbete på nationella, regionala och internationella nivåer, bland annat via EU:s biodiversitetsrapport (EEA 2009) och FN:s Millennium Ecosystem Assessment (MA 2005). Liksom i rapporten av Reyers et al. (2010) följer här en beskrivning av indikatorer som har delats upp i fyra olika typer: Diversitets-, kvantitets-, tillstånds-indikatorer och indikatorer för aktiviteter relaterade till biodiversitetsförlust.

Diversitetsindikatorer

På den globala nivån finns en uppsjö av mätvärden och kartor för flera taxa såsom däggdjur och amfibier över diversitet, endemism och artantal (MA 2005a) medan det på geografiskt underordnade nivåer kan röra sig om flertalet typer av biodiversitet såsom genetisk diversitet och ekosystemdiversitet (Reyers et al. 2010). En viktig aspekt av genetisk diversitet finner man i agrikultur och så kallad bioprospektering (skördandet av vilda organismer för till exempel läkemedelsforskning). Värdena av potentiella förmåner från genetisk diversitet inom agrikultur och bioprospektering består till största del av försäkringsvärden för framtida användning och är därför mycket komplicerade och svåra att kvantifiera (Esquinas-Alcázar 2005).

Kvantitetsindikatorer

De vanligaste kvantitetsindikatorerna är områdesbaserade, som vill skatta utsträckningen av en viss biotop som exempelvis skogsområden (FAO 2001) eller kanske ett visst områdes artabundans av ett antal sjöfåglar (Revenga & Kura 2003). Många av dessa indikatorer fokuserar på funktionella grupper snarare än taxonomiska, exempelvis sjöfåglar, pelagisk fisk och våtmarksekosystem (Reyers et al. 2010). Vid lokal skala har data för förändringar i ekosystemutbredning över tid använts för att kvantifiera nedgångar i ekosystemtjänsterna erosionskontroll, kolinlagring, tillhandahållande av vatten och naturturism (Reyers et al. 2009). Det finns flertalet världskartor för primärproduktion och för biomasseproduktivitet, som båda kan länkas till kolinlagring (Naidoo et

al. 2008), timmerproduktion (Balmford et al. 2008) och betesmark (O'Farrell et al. 2007). Dock gör kartorna ofta ingen skillnad mellan naturlig vegetation och odlingar, vilket gör att kartorna måste tolkas noga om de används för ekonomiska värderingar för att kontrollera för dessa effekter (Reyers et al. 2010). För tillhandahållandetjänster vid lokal skala är det redan idag möjligt att göra grova uppskattningar av biodiversitetförändringars och förändringar av ekosystemtjänsteflödens ekonomiska konsekvenser, i de fall data på både ekosystemsutbredning och artabundans redan finns tillgänglig (Balmford et al. 2002; Reyers et al. 2009). Däremot vid en global skala måste man samordna och bearbeta väldiga mängder data innan en sådan värdering av tillhandahållandetjänster är möjlig. Viktigt för att värdera tillhandahållandetjänster är förmågan att modellera förändringar i ekosystemsutbredning och artabundans (Scholes & Biggs 2005; Diaz et al. 2006; Alkemade et al. 2009). Diaz et al. (2006) föreslår att man bör fokusera på funktionella typer eller grupper för undvika problematiken med överflöd, där mer än en art eller ett ekosystem är kapabelt att leverera en tjänst.

Tillståndsindikatorer

Dessa indikatorer kan förmedla tillståndet och kvalitén för biodiversiteten inom ett givet område. Indikatorerna i denna grupp är många och inkluderar bland annat: Utdöenderisker för arter och ekosystem (Mace & Lande 1991, EEA 2009), näringshalter och jordmånstillstånd, kvävedeposition och retention (MA 2005), habitatfragmentering (Rodriguez et al. 2007); förändringar på trofisk nivå (Pauly et al. 1998), populationsintegritet (Scholes & Biggs 2005); förändringar av trofiska kaskader (Carpenter et al. 2008), förändringar i artabundans i förhållande till trösklar (Mace & Lande 1991), ekosystemutbredning i förhållande till trösklar (Rodriguez et al. 2007). Ett exempel på en tillståndsindikator är den så kallade rödlistan som är sammansatt av en mängd indicier eller kompositindicierna, för hur nära en grupp arter är utdöende. Inom gruppen tillståndsindikatorer finns en undergrupp som kallas populationsintegritetsindikatorer som är sammansatt av flera indicier för artabundans: "Biodiversity Intactness Index" (BII) som är en generell integrerad indikator på totaltillståndet för biodiversitet (Scholes & Biggs 2005) och "Mean Species Abundance" (MSA) index som är en indikator på genomsnittlig störningsrespons hos alla arter i ett ekosystem, för att förklara MSA skulle exempelvis ett helt förstört ekosystem ha ett MSA på 0% medan ett helt intakt ekosystem skulle ha ett MSA på 100% (Alkemade et al. 2009). Tillsammans med data för historiska förändringar av markanvändning kan man använda BII och MSA för att modellera en sammanlagd inverkan på populationsnivå. Det är dock svårt att relatera både BII och MSA till flöden av ekosystemtjänster. Granskningen av indikatorer utförd av Reyers et al. (2010) föreslår att man utvecklar BII till att mäta funktionella grupperns integritet för att klargöra länkar till ekosystemtjänster.

Indikatorer för drivkrafterna bakom biodiversitetsförlust

Det konceptuella ramverket för biodiversitetseffekter på ekosystemtjänster är generellt att ett mindre komplext och diverser ekosystem som förlorat arter ger reducerade flöden av ekosystemtjänster. Dessa indikatorer syftar till att beskriva de krafter som MA (2005a) pekat ut som de direkta drivande krafter bakom biodiversitetsförlust, nämligen: Habitatförstörelse, överexploatering, invasiva arter, sjukdomar och klimatförändring. Reyers et al. (2010) anser att man med hjälp av denna typ av indikatorer ska kunna modellera framtida alternativa scenarier. De mest utarbetade indikatorerna är Världsnaturfondens "Living Planet Index" (LPI), Ekologiskt Fotavtryck (EF) och HANPP (Human Appropriated Net Primary Productivity) som är en indikator för hur stor nettoprimärproduktionsyta som mänskligheten använder (Imhoff et al. 2004, Haberl et al. 2007, Erb et al. 2009). Indikatorerna baseras på förändrad markanvändning, ekosystemutbredning, klimatförändringsmodeller, utbredning och artabundans för invasiva arter (Reyers et al. 2010). Data som beskriver förändringar i markanvändning finns genom något som heter "Global Land Cover" (GLC 2000) som är ett resultat av Europakommissionens forskningscenters arbete (Bartholomé & Belward 2005). Data beskrivandes föroreningsnivåer och övergödningsnivåer kan användas som mått på antropogen miljöpåverkan på en global nivå (MA 2005b; EEA 2009). Stora avancemang i

kartläggningen av ekosystem har skett genom exempelvis den nya kartläggningen av ekoregioner utförd av Olson et al. (2001) och så kallad jordobservation (Earth Observation) (Bartholomé & Belward 2005). Dessa kartor tillsammans med värderingstekniker skulle kunna utgöra ett komplementärt och praktiskt sätt att göra ekologiska studier.

Fortsatt arbete med indikatorer

Enligt Laykes (2009) granskning av MA (2005a) så har nuvarande indikatorer generellt en låg förmåga att förmedla relevant information för värderingar av ekosystemtjänster. Enligt Layke (2009) är förmånerna från ekosystemtjänsterna så många och komplexa att nuvarande indikatorer inte räcker till för att direkt kunna relateras till dem. Laykes (2009) granskning pekar särskilt ut reglerande och kulturella ekosystemtjänster som problematiska för nuvarande indikatorer. Kulturella ekosystemtjänsterna kan enligt Lee et al. (2009) värderas i de särskilt enkla fallen, som för fågelskådning och rekreationell dykning där kopplingen mellan förmånen och biodiversiteten är raka och tydliga. Besöksantalen för naturreservat och nationalparker bör enligt Lee et al. (2009) kunna användas som potentiella indikatorer för värdet av kulturella ekosystemtjänster. Enligt Layke (2009) lider värderingen av reglerande ekosystemtjänster av databrist. Det finns tillgängliga och användbara data att tillgå för ungefär hälften av de reglerande ekosystemtjänsterna (Layke 2009). Ekosystemtjänsterna vattenreglering och vattenrening är enligt Layke (2009) de enda tjänsterna som har tillgängliga data som kan understödja värderingsstudier på ett mycket bra sätt, men även de begränsas delvis av databrist. Dagens kunskap om ekosystems reglerande av klimat, luftkvalité och naturkatastrofer har enligt Layke (2009) medelmåttig förmåga att vetenskapligt korrekt kunna underbygga ekonomisk värdering. Bristerna hos nuvarande indikatorer kan innebära stora svårigheter för vidare arbete (Reyers et al. 2010) men en granskning utförd av Balmford et al. (2006) indikerar att tidsrumsligt explicita mätningar av ekosystemtjänster på regionala och globala skalor är ett snabbt växande forskningsområde. Större projekt där man utarbetar nya indikatorer pågår bland annat vid forskningsinstitutet "Heinz Center" i USA (Clark et al. 2002, The Heinz Center 2006) och i arbetet med det Europabaserade ATEAM (Advanced Terrestrial Ecosystem Analysis and Modelling) (Reyers et al. 2010). Fler och fler indikatorer har dessutom börjat inkludera scenarier för framtida förändringar, vilket kan komma att bli mycket användbart för ekologiska studier (Metzger et al. 2006). Det finns flera internationella program vars arbete med indikatorer kan användas för värderingen av ekosystemtjänster. Exempel på dessa är: "The Natural Capital Project" inom vilken Nelson et al. (2009) utfört en omfattande och tidsrumsligt specifik studie, "The Global Earth Observation Biodiversity Observation Network" (GEOBON) (Scholes et al. 2008) och Världsbiodiversitetens (WRI) informationskampanj för ekosystemtjänster (MESI 2012). Dessa program arbetar med att utveckla verktyg baserade på både biotiska, abiotiska och antropogena faktorer liksom deras interaktioner. I ett projekt i Sydafrika använder man data för nederbörd, geologi, vegetationstyp, grundvattenperkolation, grundvattenkvalitet och markanvändning för att kartlägga vattenflöden (Fox et al. 2005). Det finns även ramverk för värderingar av komplexa ekosystemtjänster som till exempel pollinering (Kremen 2005) som utvecklats på basis av artrikedom, artabundans, utbredning av arter och landskapets utformning. Detta ramverk kan delas upp i fyra steg. Första steget är att identifiera viktiga arter för tillhandahållandet av ekosystemtjänsten. Andra steget är att bestämma viktiga samhällsstrukturer som påverkar arternas funktion i verkliga landskap. Tredje steget är att uppskatta nyckelfaktorer i miljöpåverkan som påverkar ekosystemtjänstens flödes hastighet. Det fjärde och sista steget är att mäta hur arternas antal och ekosystemtjänsternas flöden ser ut i olika områden över tid (Kremen 2005). Sammanfattningsvis finns det med undantag för ett fåtal tillhandahållande ekosystemtjänster, endast några indikatorer som når hela vägen fram till att vetenskapligt korrekt kunna underbygga ekonomiska värderingsstudier (Reyers et al. 2010).

Möjligheter till interdisciplinära broar från ekologi till ekonomi

Ekosystemtjänster är idag osynliga för ekonomisk teori, vilket istället ofta benämns som externa

effekter av ekonomiska transaktioner, närmare bestämt kallas det för externaliteter. Ett sätt att synliggöra ekosystemtjänsterna är genom att urskilja deras *de facto* roll i den ekonomiska marknaden. Man kan ta en ekonomisk vara såsom kaffeböner, som redan är prissatt och beräkna det ekologiska skuggpriset, alltså den bråkdel av varan som direkt härstammar från en ekosystemtjänst. Fördelen med sådana beräkningar är att de antropocentriska förmånerna från ekosystemtjänsterna, skulle få ekonomi-matematisk relevans genom de konventionellt prissatta.

Marginalerna

År 1997 publicerades den välciterade och omdiskuterade studien utförd av Costanza et al. där hela planetens ekosystemtjänster och naturliga kapital värderades. I studien uppskattades det ekonomiska värdet på världens samlade ekosystemtjänster ligga mellan 111-375 biljoner svenska kronor per år med ett medelvärde på ungefär 230 biljoner svenska kronor per år (Costanza et al. 1997). Detta resultat var kontroversiellt, vilket kanske också var avsikten. Studien fick kritik från flera håll, men satte igång en viktig och omfattande debatt som resulterade i flera grundläggande filosofiska insikter. Framförallt viktig är insikten att det ekonomiska totalvärdet på biosfären per definition är oändligt, eftersom inget liv skulle kunna existera utan biosfärens närvaro. Dessutom är det värt att påpeka att mänskligheten inte står inför sådana avvägningar, lyckligtvis, sker avvägningarna snarare i form av lokala geografiska marginella biotopenheter. Politiska beslut behandlar oftast mindre delar av ekosystemen, men beslutens samlade verkan kan ändå vara avgörande för människans fortsatta mottagande av ovärderliga ekosystemtjänster. En motorväg ockuperar endast en liten del då den passerar genom en skog, men kan ge oväntat höga framtida ekonomiska kostnader till följd av ekosystemskador orsakade av till exempel föroreningar, habitatfragmentering och förändrade hydrologiska förutsättningar. Avvägningarna i dagens realpolitik handlar om nästa marginella biotopenhet (Brondizio et al. 2010). Ett illustrativt exempel är att mänskligheten inte i enstaka beslut behandlar frågan om hela Amazonas regnskog ska skövlas, utan snarare är handlar ofta de verkliga besluten om ändrad markanvändningen för ett visst stycke regnskog som förvandlas till jordbruksmark. Dessa marginella habitatfragment, som enheter regnskog, är ännu en viktig anledning till att ekologonomiska studier bör vara geografiskt avgränsade och tidsmässigt definierade för att kunna skapa alternativa framtidsscenarioer där värdena uttrycks i marginella biotopenheter (Balmford et al. 2008) Det är just fokuset på människans välmående och mänsklig aktivitet, i geografisk och tidsmässigt specifika marginalenheter, som kan skänka framtida beslutsfattare med relevant information där eventuell skada och nytta av olika scenarion blir belysta samtidigt och blir jämförbara även i komplexa miljöpolitiska avvägningar.

Värderingsstudiernas ekologiska fundament

En ekologonomisk studie börjar med ekologiska studier. Men detta betyder inte nödvändigtvis klassiska ekologiska undersökningar. Det praktiska ekologiska arbetet måste göras på ett sådant sätt att den vetenskapliga produkten har relevans för bearbetning med ekonomiska värderingsverktyg. Eftersom ekosystemtjänster och tillhörande förmånsflöden är tidsrumsligt kontextuella och har ekonomiska värden som beror på det tidsrumsligt kontextuella mänskliga användandet, måste de kartläggas på ett motsvarande sätt. Detta kräver utarbetande av tidsrumsliga ansatser där flera olika framtidsscenarioer modelleras så att ekonomiska beslut av olika policy kan kontrasteras mot varandra. Det är viktigt att studera ekosystemen, deras funktionella diversitet och ekosystemtjänsteflöden under långa tidsperioder, inte minst för att kunna modellera alternativa framtida handlingsplaner. Det är viktigt att studera multipla ekosystemtjänster för att komma närmre sanningsenliga ekonomiska värden av ekosystem. Ekologer har traditionellt fokuserat på naturliga ekosystem, även om 95% av terrestra ekosystem nu används extensivt av människor (Pimentel et al. 1992), och förändringar i markanvändning ökar (Bawa et al. 2004). Därför kan inte

ekologin längre studeras utan hänsyn till den starka och ofta dominanta mänskliga aktiviteten. Om ekologin som vetenskapsgren avser att enbart innefatta studier av orörd natur utan större mänsklig påverkan, skulle ekologin som vetenskap riskera att dö ut (Tilman 1999). Detta kommer med största sannolikhet inte att hända. Många anser att fokus bör ligga på studier av socioekologiska system i stället för klassiska ekologiska studier (Vitousek et al. 1997, Steffan-Dewenter et al. 2007), detta är talar för att det kan behövas en ekologonomisk ansats i utarbetandet av informationsunderlaget för framtidens naturvård. Det är värt att poängtera att bevarande av naturområden troligtvis inte alltid kan rättfärdigas strikt ekonomiskt, eftersom ekonomiska värden är antropocentriska, särskilt om man inte gjort en grundlig värderingsstudie där man tagit med ett spektrum av olika förmåner i beräkningarna, kanske inkluderandes globala långtidsverkande förmåner såsom koldioxidlagring, och förmåner som inte är direkt användningsrelaterade eller förmåner relaterade till rekreation och turism.

Avvägningar

En annan viktig poäng då man uppskattar ekosystemtjänster är att det finns många och komplexa avvägningar att ta hänsyn till. Särskilt viktiga avvägningar att ha i åtanke är mellan två eller flera ekosystemtjänster som korrelerar negativt med varandra. Det rör sig ofta om avvägningar mellan tillhandahållande ekosystemtjänster som exempelvis agrikulturella produkter och reglerande ekosystemtjänster som koldioxidinlagring. Detta ger extra nivåer av komplexitet då man ska konstruera kontrasterande scenarion i teoretiska prediktionsmodeller (Elmqvist et al. 2010).

Utmaningar för framtida forskning

Ekosystemtjänsternas eventuella överraskningar

Även om ekosystemtjänsterna ofta ökar i kvalitet, kvantitet eller resiliens med ökande biodiversitet, så varierar förhållandenas styrka och dynamik mellan olika ekosystemtjänster. Det finns arter som har särskild inverkan på ekosystemfunktioner, dessa kan antingen kallas ekosystemingenjörer (Swift et al. 2004) eller hörnstensarter (Lyons et al. 2005). Dessa hörnstensarter kan vara sällsynta arter som trots sin sällsynthet har ett stort inflytande på ekosystemsdynamiken bland annat genom att öka motståndet mot invasiva arter (Lyons & Schwartz 2001) eller ha en stabiliserande funktion för ekosystems fysiska utformning såsom märkräftan *Corophium volutator* i det danska Vadenhavet (Mouritsen et al. 1998). Man har även kunnat visa på att ekosystemen har trösklar vid övergångarna till nya jämviktstillstånd vilket kan ge dramatiska icke-linjära tröskeffekter i ekosystemdynamiken (Suding & Hobbs 2009). Kunskapen om sådana trösklar är begränsad och ofta förknippad med statistisk osäkerhet men är avgörande för konstruerandet av så kallade säkerhetsminimum, *under* vilka ekosystemens produktion av ekosystemtjänster plötsligt kan upphöra. Ekosystemtjänsternas flöden har ofta en viss riktning och magnitud, vilka kan vara avgörande för vilken nytta ekosystemtjänsten ger, ännu ett skäl till att ekologonomiska studier bör utföras tidsrumsligt specifikt.

Mätmetoderna

Funktionell diversitet baseras på arters egenskaper och evolutionär diversitet baseras på fylogenetiska träd. Det finns sammansatta mått på biodiversitet som ämnar att summera mätbara entiteter. Några av dessa mätmetoder har utvecklats med ett särskilt specifikt syfte i åtanke, medan andra fokuserar på att göra praktiska förenklingar av komplexa situationer. De flesta mätmetoderna har dock utvecklats i andra syften än att värdera ekosystemtjänster. Informationen som vi har gällande planetens biom varierar geografiskt och är framförallt samlad för miljö kvalitetsbevakning, rapportering till nationella och internationella organ för agrikulturell produktion. Det är absolut mer vanligt att mätmetoder utvecklats för olika typer av bevarandebiologiska rapporteringar och tenderar att utgöras av listor över större djur och växter.

Värderingstekniker

De ekonomiska värderingsteknikerna kan delas in i tre grupper: Direkta marknadsfunktioner där

man använder marknadspriser som har direkt anknytning till ekosystemtjänster, metoder relaterade till avslöjad betalningsvilja där man använder mer diffusa anknytningar till marknadspriser och metoder där man arbetar med så kallad uttalad betalningsvilja och använder olika enkätverktyg (Liljestam & Söderkvist 2004). Detta är ett område för andra discipliner än den ekologiska, men det är troligt att detta område har stora möjligheter till förbättringar och anpassningar mot tillgängliga ekologiska data.

Befintliga studier

Enligt en granskning utförd av Turner et al. (2003) fanns endast ett fåtal studier som berörde flera oberoende ekosystemtjänster, där också förmånernas tidsrumsliga flöden var angivna. Det fanns enligt granskningen också få studier som spårar förändringar i flöden av ekosystemtjänster över olika stadier av ekologiska störningar. Det är dock sådana typer av studier som skulle kunna utgöra relevant beslutsunderlag för beslutsfattare inom markanvändningsfrågor som innehåller komplexa avvägningar. Eftersom ekosystemtjänster och deras förmåner är tidsrumsligt kontextuella, måste de därför kartläggas geografiskt för att beskrivas på bästa sätt. Existerande områdesspecifika data för funktionell diversitet skulle mycket väl kunna relateras till några specifika ekosystemtjänster men är kanske inte generellt applicerbara för andra ekosystemtjänster i samma ekosystem. Dessutom kan data på lokal skala tyvärr inte skalas upp till att gälla för större områden eller överföras på andra typer av ekosystem. Förmågan att använda ett visst dataset för att uppskatta ekosystemtjänster beror alltid på ifall de är korrekta ur en tidsrumslig kontext. Dessutom bör man modellera två eller flera alternativa framtidsscenarier i det geografiska området, för att erhålla skillnader i ekonomiska marginalenheter mellan olika strategier för framtiden.

Frågor om biodiversitet och ekosystemtjänster över tid

Vad gäller länkarna mellan biodiversitet, ekosystemtjänster och resiliens återstår en rad frågor att besvaras, enligt TEEB-rapporten (Kumar et al. 2010): Hur kan vi till exempel kvantifiera effekterna på de reglerande ekosystemtjänsterna av en ohållbar användning av de tillhandahållande tjänsterna? Hur påverkar klimatförändringar ekosystemfunktioner i form av artutbredning, artantal och ekosystemprocessernas hastigheter? Vilka verktyg kan användas för att kartlägga havs- och landenheter i termer av ekosystemfunktion och tillhandahållande av ekosystemtjänster? Vad kan vara en lämplig balans mellan landskapsmångfald som genererar knippen av ekosystemtjänster och mer homogena och intensivt brukade ekosystem? Vad är avvägningarna mellan olika konkurrerande ekosystemtjänster och hur påverkar deras inbördes konfiguration ekosystemets värde? Den tidigare nämnda meta-analysen utförd av Cardinale et al. (2011) kunde inte svara på ett antal frågor de dock själva bedömde som viktiga, som löd: Hur påverkas experimentbaserade biodiversitetseffekter då de skalas upp till större ekosystem? Biodiversitetseffekter är visserligen signifikanta, men hur starka och viktiga är effekterna jämfört med andra miljöförändringar? Vilken typ av diversitet har störst inverkan på ekosystemprocesser? Vilken typ av diversitetsmått av exempelvis genetisk diversitet, artdiversitet, funktionell diversitet eller en högre nivå av diversitet skulle bäst uppnå ökad bevarandebiologisk förståelse av ekosystemfunktioner? Hur påverkar biodiversitet simultant den stora mängd ekosystemprocesser som krävs för att optimera multifunktionaliteten av biodivera ekosystem? Dessa frågor kvarstår för den ekologiska forskarvärlden att besvara, och är viktiga för att ge ekologonomiska studier goda vetenskapliga fundament.

Flera lager av komplexitet

För att bättre kunna förstå våra komplexa socioekologiska system krävs tillförlitliga modeller av sambanden mellan biodiversitet och ekosystemtjänster, samt mellan förändringar i biodiversitet och mänskligt välbefinnande (Perrings et al. 2011). För en framtida hållbar utveckling är det viktigt att även ha långsiktiga perspektiv i modelleringarna av olika tillstånd. Det totala ramverket för ekologonomi bör helst vara dynamiskt för att kunna reflektera dynamiken i både ekosystemen och ekonomierna. Det finns flera utmaningar i att introducera dynamik i ekologonomiska modeller. Standardansatsen inom empirisk ekonomiteori inkluderar inte vare sig dynamiska modellering,

matematiska hyperboliska förhållanden eller mer komplexa rabattkoncept (Gowdy et al. 2010). I den ekologiska änden kan man behöva begrunda naturliga övergångar i multipla stabila jämviktsförhållanden som de i en grund sjö (Heijdra & Heijnen 2009). På samma sätt som det behövs undersökningar av alternativa tillstånd i form av olika åtgärder behövs det studier som undersöker naturvårdsområden under olika miljömässiga förhållanden. Dessutom behövs studier på hur förändringar i biodiversitet påverkar hur mycket olika störningar som socioekologiska system kan absorbera utan att förlora förmånsvärden (Kinzig et al. 2006). Det är slutligen också viktigt att förstå, kartlägga och kvantifiera förmånerna av ekosystemtjänsterna och tillsätta ekonomiskt ekvivalenta värden för dem.

Diskussion

Själva livet verkar ha blivit en ekonomisk externalitet, vilket innebär att planetens livsuppehållande biologiska processer inte ingår i vår nuvarande ekonomiska världsmarknad, utan tas för givna. Men ekosystemtjänsterna är varken oändliga eller oförstörbara, och varken ekologisk eller ekonomisk teori är, enligt min mening, mogen för ensamt guida oss till en hållbar framtid. Ekonomiska och ekologiska teoretiker delar dock en gemensam fundamental åsikt. De tror båda på en "laissez-faire"-baserad omsorg av sina respektive komplexa system. System som ingen till fullo förstår. Laissez-faire är ett uttryck från franska språket som på svenska betyder låt gå eller låt ske, och innebär att man ska låta bli att försöka kontrollera det komplexa systemet ifråga. Förenklat kan man säga att ekonomisk teori ser på de flesta nya statliga ekonomiska styrmedel och lagar som obehagliga störningar och överraskningar för alla spelare på den ekonomiska marknaden. Spelarna på den ekonomiska marknaden sägs behöva relativt stabila förhållanden över längre tidsperioder för att kunna positionera sig optimalt. Ekologisk teori medger att en viss mängd störning ofta är hälsosam för ett ekosystem då störningar kan facilitera succession och därmed utgöra en naturlig del av ekosystemen. Men mer allvarliga störningar som går över den naturliga störningstrycket är dock enligt ekologisk teori någonting som, för ekosystemens hälsa, kan vara katastrofala då de ekosystemen behöver evolutionära tidsperioder för grundläggande anpassningar till nya förhållanden. De ekonomiska krafterna är idag den dominerande kraften i människans samhällen som i sin tur dominerar 95 % av de terrestra ekosystemen och även har en påtaglig påverkan av akvatiska ekosystem i hav och sjöar. Den mänskliga aktivitetens negativa konsekvenser skulle kunna minskas, genom exempelvis statliga ekonomiska styrmedel mot mer miljövänliga teknologier. Där finns en motsättning, då statliga ekonomiska styrmedel skulle ge de ekonomiska agenterna kortsiktigt obehagliga överraskningar med en resulterande nedgång i marknadseffektivitet, enligt ekonomisk teori. Hur ska då avvägningen se ut mellan dessa separata bubblor, där båda förespråkar laissez-faire inom sin egen bubbla och kanske framförallt gentemot varandras? Hur ska de två bubblorna kunna förhandla fram dessa komplexa avvägningar?

Slutsats

Jag tror, efter att ha studerat de framsteg och problem som ekologin som disciplin upplevt den senaste tiden, att ämnet kan bli ett nödvändigt verktyg i att lösa många av världens framtida utmaningar. Ekologin har en potential för att sätta ekonomiska värden på hittills ekonomiskt värdelösa naturliga fenomen. Dock vore det osäkert, när så är gjort, om de ekonomiska värdena då skulle vara baserade på empirisk evidens eller på den ekonomiska teorins matematiska antaganden. Hursomhelst skulle ekologin kunna överbrygga transdisciplinär språkförbistring och undvika onödig förvirring och undvika onödiga störningar. Jag tror och hoppas att det finns så kallad lågt hängande frukt att plocka, under omständigheter där naturvärden kan segra utan att ekonomin blir lidande och tillfällen då man kan göra stora vinster ur bägge perspektiv. Detta vore framförallt omständigheter då naturvård kan berättigas ekonomiskt, då allmännyttan för ekosystemen klart överstiger de enskilda ekonomiska vinsterna med att intensivt bruka resurserna däri. Som det är idag saknar ofta allmännyttiga aspekter av naturvård solida ekonomiska argument, vilket ofta ger enstaka näringsidkare företräde i politiska avvägningar. Jag tror att framväxten av värderingsstudier

som ett verktyg för att identifiera ekonomisk allmännyttan i ekosystemen skulle innebära en enorm förbättring gentemot dagens situation, där kortsiktiga ekonomiska incitament ofta får företräde för argument där människans direkta vinning inte enkelt kan förmedlas till besluthavare som inte besitter tillräcklig naturvetenskaplig förståelse. Dock kvarstår troligtvis konfliktområden mellan människans ekonomiska marknadens hunger efter resurser och ekosystem vars värden inte enkelt låter sig uttryckas i ekonomiska termer.

Med nya perspektiv på ekosystemens ekonomiska värde skulle mänskligheten ha möjlighet att börja sortera ut vad som i praktiken kan prissättas, vad som kan mätas utan priser, och vad som inte kan mätas men ändå värderas. Kanske kan ett överbryggande av ekonomi och ekologi också förändra människors världsbild, relation och inställning till den biologiska världen utanför vår egen art och leda till en ny ansats till livet på jorden.

Tack

Tack till Katariina Kiviniemi, Carl Folke, Elin Nannstedt, Isabella Toll, Linus Carlsson Forslund, Katja Södergren och Christopher Friman för er hjälp med denna litteraturstudie.

Referenser

- Alkemade R, van Oorschot M, Miles L, Nellemann C, Bakkenes M, ten Brink B. 2009. GLOBIO3: A framework to investigate options for reducing global terrestrial biodiversity loss. *Ecosystems* **12**: 374-390.
- Balmford A, Bruner A, Cooper P, Costanza R, Farber S, Green RE, Jenkins M, Jefferiss P, Jessamy V, Madden J, Munro K, Myers N, Naeem S, Paavola J, Rayment M, Rosendo S, Roughgarden J, Trumper K, and Turner RK. 2002. Economic reasons for conserving wild nature. *Science* **297**: 950-953.
- Balmford A, Rodrigues ASL, Walpole M, ten Brink P, Kettunen M, Balvanera P, Pfisterer AB, Buchmann N, He JS, Nakashizuka T, Raffaelli D, Schmid B. 2006. Quantifying the evidence for biodiversity effects on ecosystem functioning and services. *Ecology Letters* **9**: 1146–1156.
- Balmford A, Rodrigues ASL, Walpole M, ten Brink P, Kettunen M, Braat L, de Groot R. 2008. *The Economics of Ecosystems and Biodiversity: Scoping the Science*. European Commission, Cambridge, Storbritannien.
- Balvanera P. 2006. Quantifying the evidence for biodiversity effects on ecosystem functioning and services. *Ecology Letters* **9**: 1146-1156.
- Barbier EB. 2007. Valuing ecosystem services as productive inputs. *Economic Policy* **22**:177–229.
- Bellwood DR, Hughes TP, Folke C, Nyström M. 2004. Confronting the coral reef crisis. *Nature* **429**: 827–833.
- Bartholomé E, Belward AS. 2005. GLC2000: a new approach to global land cover mapping from Earth observation data. *International Journal of Remote Sensing* **26**: 1959–1977.
- Bawa KS, Kress WJ, Nadkarni NM, Lele S, Raven PH, Janzen DH, Lugo AE, Ashton PS, Lovejoy TE. 2004. Tropical ecosystems into the 21st century. *Science* **306**: 227–228.
- Breaux A, Farber S, Day J. 1995. Using natural coastal wetlands systems for wastewater treatment: an economic benefit analysis. *Journal of Environmental Management* **44**: 285–291.
- Brondizio ES, Gatzweiler FW, Zografos C, Kumar M. 2010. Socio-cultural context of ecosystem and biodiversity valuation, I: Martinez-Alier J, Jianchu X, McNeely J, Kadekodi GK. *The Economics of Ecosystems and Biodiversity (TEEB) – Ecological and Economic Foundations*, kapitel 5. Earthscan. London.
- Bullock JM, Pywell RF, Walker KJ. 2007. Long-term enhancement of agricultural production by restoration of biodiversity. *Journal of Applied Ecology* **44**: 6–12.
- Cadotte MW, Cardinale BJ, Oakley TH. 2008. Evolutionary history and the effect of biodiversity on

- plant productivity. *Proceedings of the National Academy of Sciences* **105**: 17012-17017.
- Cardinale BJ, Srivastava DS, Duffy JE, Wright JP, Downing AL, Sankaran M, Jouseau C. Effects of biodiversity on the functioning of ecosystems: A summary of 164 experimental manipulations of species richness. 2006. *Ecology* **90**: 854
- Cardinale BJ, Wright JP, Cadotte W, Carroll IT, Hector DS, Srivastava DS, Loreau M, Weis JJ. 2007. Impacts of plant diversity on biomass production increase through time due to complementary resource use: A meta-analysis. *Proceedings of the National Academy of Sciences* **104**: 18123-18128.
- Cardinale BJ, Matulich KL, Hooper DU, Byrnes JE, Duffy E, Gamfeldt L, Balvanera P, O'Connor MI, Gonzalez A. 2011. The functional role of producer diversity in ecosystems. *American Journal of Botany*. **98**: 572-592
- CBD. 1992. Convention on Biological Diversity. Rio de Janeiro Earth Summit. Förenta Nationerna.
- Clark WC, Jorling T, Lovejoy TE, O'Malley R. 2002. The State of The Nation's Ecosystems: Measuring the Lands, Waters, and Living Resources of the United States. Summary and Highlights. The H. John Heinz III Center For Science, Economics and the Environment. WWW-dokument:
http://www.heinzctr.org/Ecosystems_files/The%20State%20of%20the%20Nation%27s%20Ecosystems%202008_1.pdf. Hämtad: 2012-05-12
- Costanza R, d'Arge R, de Groot R, Farber S, Grasso M, Hannon MB, Limburg K, Naeem S, O'Neill RV, Paruelo J, Raskin RG, Sutton P, van den Belt M. 1997. The value of the world's ecosystem services and natural capital. *Nature* **387**: 253–259.
- Costanza R, Fisher B, Mulder K, Liu S, Christopher T. 2007. Biodiversity and ecosystem services: A multi-scale empirical study of the relationship between species richness and net primary production. *Ecological Economics* **61**: 479-491
- Costanza R, Pérez-Maqueo O, Martinez ML, Sutton P, Anderson SJ, Mulder K. 2008. The value of coastal wetlands for hurricane protection. *Ambio* **37**: 241–248.
- Costanza R. 2008. Ecosystem services: Multiple classification systems are needed. *Biological Conservation* **141**: 350–352.
- Carpenter SR, Brock, WA, Cole JJ, Kitchell JF, Pace ML. 2008. Leading indicators of trophic cascades. *Ecology Letters* **11**: 128-138.
- Danovaro R, Gambi C, Dell'Anno A, Corinaldesi C, Fraschetti S, Vanreusel A, Vincx M, Gooday AJ. 2008. Exponential decline of deep-sea ecosystem functioning linked to benthic biodiversity loss. *Current Biology* **18**: 1–8.
- Diaz S, Fargione J, Chapin FS, Tilman D. 2006. Biodiversity loss threatens human well-being. *Plos Biology*. **4**: 1300-1305.
- Diaz S, Lavorel S, de Bello, F, Quetier F, Grigulis K, Robson M. 2007. Incorporating plant functional diversity effects in ecosystem service assessments. *Proceedings of the National Academy of Sciences* **104**: 20684–20689.
- Dukes JS. 2001. Biodiversity and invasibility in grassland microcosms. *Oecologia* **126**: 563–568.
- EEA. 2009. Progress towards the European 2010 biodiversity target. European Environment Agency, Copenhagen. WWW-dokument
www.eea.europa.eu/publications/progress-towards-the-european-2010-biodiversity-target/. Hämtad: 2012-05-12
- Elmqvist T, Folke C, Nyström M, Peterson G, Bengtsson J, Walker B, Norberg J. 2003. Response diversity, ecosystem change, and resilience. *Frontiers in Ecology and the Environment* **1**: 488–494.
- Elmqvist E, Maltby E, Barker T, Mortimer M, Perrings C, Aronson J, De Groot R, Fitter A, Mace G, Norberg J, Pinto IS, Ring I. 2010. Biodiversity, ecosystems and ecosystem services, I: Salles, JM. *The Economics of Ecosystems and Biodiversity (TEEB) – Ecological and Economic Foundations*. Earthscan. London.
- Erb KH, Krausmann F, Gaube V, Gingrich S, Bondeau A, Fischer-Kowalski M, Haberl H. 2009. Analyzing the global human appropriation of net primary production - processes, trajectories,

- implications. An introduction. *Ecological Economics* **69**: 250–259.
- Esquinas-Alcázar J. 2005. Protecting crop genetic diversity for food security: political, ethical and technical challenges. *Nature Reviews Genetics*. **6**: 946–953.
- Ettama CH, Wardle DA. 2002. Spatial soil ecology. *Trends in Ecology and Evolution* **17**: 177–183.
- Folke C, Hammer M, Jansson AM. 1991. Life-support value of ecosystems: a case study of the Baltic region. *Ecological Economics* **3**: 123–137.
- FAO. 2001. Forest Resources Assessment. WWW-dokument www.fao.org/forestry/fo/fra/index/jsp. Eller <http://www.fao.org/forestry/publications/en/Hämtade:2012-05-12>.
- Fox SC, Hoffman MT, Hoare D. 2005. The phenological pattern of vegetation in Namaqualand, South Africa and its climate correlates using NOAA-AVHRR data. *South African Geographical Journal* **87**: 85–94.
- Gowdy J, Howarth RB, Tisdell C. 2010. Discounting, ethics, and options for maintaining biodiversity and ecosystem integrity, VI: Hepburn C, Mäler KG, Hanjürgens B, Arnoldus P, McNeely J. *The Economics of Ecosystems and Biodiversity (TEEB) – Ecological and Economic Foundations*. Earthscan. London.
- de Groot RS, 1987. Environmental Functions as a Unifying Concept for Ecology and Economics. *The Environmentalist* **7**: 105–109.
- de Groot RS, Wilson MA, Boumans RMJ. 2002. A typology for the classification, description and valuation of ecosystem functions, goods and services. *Ecological Economics* **41**: 393–408.
- de Groot RS, Fischer B, Christie M, Aronson J, Braat L, Gowdy J, Haines-Young R, Maltby E, Neuville A, Polasky S, Portela R, Ring I. 2010. Integrating the ecological and economic dimensions in biodiversity and ecosystem service valuation, I: Kadekodi GK, Jax K, May PH, McNeely J, Scmelev S. I: Salles, JM. *The Economics of Ecosystems and Biodiversity (TEEB) – Ecological and Economic Foundations*. Earthscan. London.
- Haberl H, Erb KH, Krausmann, Gaube V, Bondeau A, Plutzer C, Gingrich S, Lucht W, Fischer RK. 2007. Quantifying and mapping the human appropriation of net primary production in earth's terrestrial ecosystems. *Proceedings of the National Academy of Science* **104**: 12942–12947.
- Heijdra BJ, Heijnen P. 2009. Environmental Policy and the Macroeconomy under Shallow-Lake Dynamics, CESifo Working Paper Series 2859, CESifo Group Munich WWW-dokument: <http://www.cesifo-group.de/portal/pls/portal/docs/1/1185930.PDF>. Hämtad: 2012-05-12
- Holden JP. 1991. Population and the energy problem. *Population and the Environment* **12**: 231–255
- Holling CS. 1973. Resilience and stability of ecological systems. *Annual Reviews of Ecology and Systems* **4**: 1–23.
- Hooper DU. 2005. Effects of biodiversity on ecosystem functioning: a consensus of current knowledge. *Ecological Monographs* **75**: 3–35.
- Imhoff ML, Bounoua L, Ricketts T, Loucks C, Harriss R, Lawrence WT. 2004. Global patterns in human consumption of net primary production. *Nature* **429**: 870–873.
- IPCC. 2001. Watson, R.T. 2001. *Climate Change 2001: Synthesis Report. A Contribution of Working Groups I, II, and III to the Third Assessment Report of the Intergovernmental Panel on Climate Change*. Cambridge University Press.
- Isbell F, Calcagno V, Hector A, Connolly J, Harpole SW, Reich PB, Scherer-Lorenzen M, Schmid B, Tilman D, van Ruijven J, Weigelt A, Wilsey BJ, Zavaleta ES, Loreau M. 2011. High plant diversity is needed to maintain ecosystem services. *Nature* **477**: 199–202
- Kinzig AP, Ryan P, Etienne M, Allyson H, Elmqvist T, Walker BH. 2006. Resilience and regime shifts: Assessing cascading effects. *Ecology and Society* **11**: 1–20.
- Klein AM, Cunningham SA, Bos M, Steffan-Dewenter I. 2008. Advances in pollination ecology from tropical plantation crops. *Ecology* **89**: 935–943.
- Kremen C. 2005. Managing ecosystem services: what do we need to know about their ecology? *Ecology Letters*. **8**: 468–479.
- Kumar P, Brondizio ES, Elmqvist E, Gatzweiler FW, Muradian R, Gowdy J, de Groot D, Muradian

- R, Pascual U, Reyers B, Smith RBW, Sukhdev P. 2010. Key messages and linkages to national and local policies, VII. The Economics of Ecosystems and Biodiversity (TEEB) – Ecological and Economic Foundations. Earthscan. London.
- Layke C. 2009. Measuring Nature's Benefits: A Preliminary Roadmap for Improving Ecosystem Service Indicators. World Resources Institute, Washington DC. WWW-dokument http://pdf.wri.org/measuring_natures_benefits.pdf . Hämtad 2012-05-12
- Lee CK, Lee JH, Mjelde JW, Scott D, Kim TK. 2009. Assessing the economic value of a public birdwatching interpretative service using a contingent valuation method. *International Journal of Tourism Research*. DOI: 10.1002/jtr.730. WWW-dokument <http://onlinelibrary.wiley.com/doi/10.1002/jtr.730/pdf>. Hämtad 2012-05-12
- Liljestam A, Söderqvist T. 2004. Ekonomisk värdering av miljöförändringar. En undersökning om vindkraftsutbyggnad med scenariovärderingsmetoden (CVM). Rapport 5403. Naturvårdsverket
- Loreau M. 2008. Biodiversity and Ecosystem Functioning: The Mystery of the Deep Sea. *Current Biology* **18**: 126–128.
- Losey JE, Vaughan M. 2006. The economic value of ecological services provided by insects. *BioScience* **56**: 311-323.
- Lyons KG, Schwartz MW. 2001. Rare species loss alters ecosystem function - invasion resistance. *Ecology Letters* **4**: 358–365.
- Lyons KG, Brigham CA, Traut BH, Schwartz MW. 2005. Rare Species and Ecosystem Functioning. *Conservation Biology* **19**: 1019–1024.
- MA. 2005. Millennium Ecosystem Assessment – Ecosystems and Human Well-being: Total synthesis. Island Press.
- MA. 2005. Millennium Ecosystem Assessment – Ecosystems and Human Well-being: Biodiversity synthesis. World Resources Institute. Washington DC.
- Mace GM, Lande R. 1991. Assessing the extinction threats - towards a reevaluation of IUCN threatened species categories. *Conservation Biology* **5**: 148-157.
- Mansfield E, 1992. Economics. Principles, problems, decisions. 7:e uppl. W. W. Norton & Company, Inc, New York.
- MESI. 2012. Mainstreaming Ecosystem Services. World Resources Institute. WWW-dokument: <http://www.wri.org/project/mainstreaming-ecosystem-services/tools>. Hämtad 2012-06-04
- Metzger MJ, Rounsevell MDA, Acosta-Michlik L, Leemans R, Schröter D, 2006. The vulnerability of ecosystem services to land use change. *Agriculture, Ecosystems & Environment*. **114**: 69-85
- Mouritsen KN, Mouritsen LT, Jensen KT. 1998. Change of topography and sediment characteristics on an intertidal mud-flat following mass-mortality of the amphipod *Corophium volutator*. *Journal of the Marine biological Association of the United Kingdom* **78**:1167–1180.
- Nahlik AM, Kentula ME, Fennessy SM, Landers DH. 2012. Where is the consensus? A proposed foundation for moving ecosystem service concepts into practice. *Ecological Economics* **77**: 27-35.
- Naidoo R, Balmford A, Costanza R, Fisher B, Green RE, Lehner B, Malcolm TR, Ricketts TH. 2008. Global mapping of ecosystem services and conservation priorities. *PNAS*. **105**: 9495–9500.
- Nelson, E, Mendozam G, Regetz, J, Polasky, S, Tallis, H, Cameron, D, Chan, KM, Daily, GC, Goldstein J, Kareiva PM, Lonsdorf E, Naidoo R, Ricketts TH, Shaw M. 2009. Modeling multiple ecosystem services, biodiversity conservation, commodity production, and tradeoffs at landscape scales. *Frontiers in Ecology and the Environment* **7**: 4-11.
- Odum EP. 1969. The strategy of ecosystem development. *Science* **164**: 262–270.
- O'Farrell PJ, Donaldson JS, Hoffman MT. 2007. The influence of ecosystem goods and services on livestock management practices on the Bokkeveld Plateau, South Africa. *Agriculture, Ecosystem and Environment*. **122**: 312-324.
- Olson DMD, Wikramanayake, ED, Burgess ND, Powell GVN, Underwood EC, D'Amico, JA, Itoua I, Strand HE, Morrison JC, Loucks CJ, Allnutt TF, Ricketts TH, Kura Y, Lamoreux JF, Wettengel WW, Hedao P, Kasseem KR. 2001. Terrestrial Ecoregions of the World: A New Map

- of Life on Earth. *BioScience* **51**: 933–938.
- O'Neill RV. 2001. Is it time to bury the ecosystem concept? (with full military honours, of course!). *Ecology* **82**: 3275–3284.
- Pauly D, Christensen V, Dalsgaard J, Froese R, Torres F. 1998. Fishing down marine food webs. *Science* **279**: 860–863.
- Perrings C. 2011. Ecosystem service, targets and indicators for the conservation and sustainable use of biodiversity. *Frontiers of Ecology of Environment* **9**: 512–520.
- Pimentel D, Stachow U, Takacs U, Brubaker HW, Dumas AR, Meaney JJ, O'Neil AS, Onsi DE, Corzilius DB. 1992. Conserving biological diversity in agricultural/forestry systems. Most biological diversity exists in human-managed ecosystems. *BioScience* **42**: 354–362.
- Potvin C, Gotelli NJ. 2008. Biodiversity enhances individual performance but does not affect survivorship in tropical trees. *Ecology Letters* **11**: 217–223.
- Purvis A, Hector A. 2000. Getting the measure of biodiversity. *Nature* **405**: 212–219.
- Quétier F, Thébault A, Lavorel S. 2007. Plant traits in a state and transition framework as markers of ecosystem response to land-use change. *Ecological Monographs* **77**: 33–52.
- Revenga C, Kura Y. 2003. Status and Trends of Biodiversity of Inland Water Ecosystems. Technical Series no.11. Secretariat of the Convention on Biological Diversity.
- Reyers B, O'Farrell PJ, Cowling RM, Egoh BN, Le Maitre DC, Vlok JHJ. 2009. Ecosystem services, land-cover change, and stakeholders: finding a sustainable foothold for a semiarid biodiversity hotspot. *Ecology and Society* **14**: 38–61.
- Reyers B, Bidoglio, Dhar U, Gundimeda H, O'Farrell P, Paracchini ML, Prieto OG, Schutyser F. 2010. Measuring biophysical quantities and the use of indicators, I: Watt A, Stuart S, Mace G, Henle K, Walpole M, McNeely J. *The Economics of Ecosystems and Biodiversity (TEEB) - Ecological and Economic Foundations*, kapitel 3. Earthscan. London.
- Rodriguez JP, Balch JK, Rodriguez-Clark KM. 2007. Assessing extinction risk in the absence of species-level data: quantitative criteria for terrestrial ecosystems. *Biodiversity and Conservation* **16**: 183–209
- Scholes RJ, Biggs R. 2005. A biodiversity intactness index. *Nature* **434**: 45–49.
- Scholes RJ, Mace GM, Turner W, Geller GN., Jürgens N, Larigauderie A, Muchoney D, Walther BA, Mooney HA. 2008. Toward a Global Biodiversity Observing System. *Science* **321**: 1044–1045
- Shurin JB, Borer ET, Seabloom EW, Anderson K, Blanchette CA, Broitman B, Cooper SD, Halpern BS. 2002. A cross-ecosystem comparison of the strength of trophic cascades. *Ecology Letters* **5**: 785–791.
- Srivastava DS, Cardinale BJ, Downing AL, Duffy JE, Jouseau C, Sankaran M, Wright JP. 2009. Diversity has stronger top-down than bottom-up effects on decomposition. *Ecology* **90**: 1073–1083.
- Stachowicz JJ, Bruno JF, Duffy JE. 2007. Understanding the effects of marine biodiversity on communities and ecosystems. *Annual Review of Ecology, Evolution and Systematics* **38**: 739–766.
- Steffan-Dewenter I. 2007. Tradeoffs between income, biodiversity, and ecosystem functioning during tropical rainforest conversion and agroforestry intensification. *Proceedings of the National Academy of Sciences*. **104**: 4973–4978.
- Stern N. 2006. Stern Review on The Economics of Climate Change (pre-publication edition). Executive Summary. HM Treasury, London. WWW-dokument http://webarchive.nationalarchives.gov.uk/+http://www.hm-treasury.gov.uk/sternreview_index.htm. Hämtad 2012-05-12.
- Suding KN, Hobbs RJ. 2009. Threshold models in restoration and conservation: a developing framework. *Trends in Ecology and Evolution* **24**: 271–279.
- Swift MJ, Izac A-MN, van Noordwijk M. 2004. Biodiversity and ecosystem services in agricultural landscapes - are we asking the right questions? *Agriculture, Ecosystems and Environment* **104**: 113–134

- Tansley AG. 1935. The use and abuse of vegetational concepts and terms. *Ecology* **16**: 284–307.
- Tilman DJ, Knops D. 1997. The influence of functional diversity and composition on ecosystem processes. *Science* **277**: 1300–1302.
- Tilman D. 1999. The Ecological Consequences of Changes in Biodiversity: A Search for General Principles. *Ecology* **80**: 1455-1474.
- The Heinz Center. 2006. Filling the gaps priority data needs and key management challenges for national reporting on ecosystem condition. A Report of the Heinz Center's State of the Nation's Ecosystems Project May 2006. The H. John Heinz III Center for Science, Economics and the Environment. WWW-dokument http://www.heinzctr.org/Major_Reports_files/Filling%20the%20Gaps%20Priority%20Data%20Needs%20and%20Key%20Managment%20Challenges%20for%20National%20Reporting%20on%20Ecosystems%20Condition.pdf. Hämtad: 2012-05-12.
- Turner RK, Paavola J, Cooper P, Farber S, Jessamy, Georgiou S. 2003. Valuing nature: lessons learned and future research directions. *Ecological economics* **46**: 493-510.
- Villéger S, Mason NWH, Mouillot D. 2008. New multidimensional functional diversity indices for a multifaceted framework in functional ecology. *Ecology* **89**: 2290-2301.
- Vitousek PM, Mooney HA, Lubchenco J, Melillo JM. 1997. Human domination of Earth's ecosystems. *Science* **277**: 494–499.
- Wardle DA, Bardgett RD, Callaway RM, Van der Putten WH. 2011. Terrestrial ecosystem responses to species gains and losses. *Science* **332**: 1273-1277.
- Weitzman ML. 2007. A Review of the Stern Review on the Economics of Climate Change. *Journal of Economic Literature*, **45**: 703–724.
- Worm B, Barbier B, Beaumont N, Duffy JE, Folke C, Halpern BS, Jackson JBC. 2006. Impacts of biodiversity loss on ocean ecosystem services. *Science* **314**: 787-790.