



HAL
open science

**Influence de l'organisation spatiale et de la pression
d'herbivorie sur les transferts de fertilité et la
productivité des systèmes agro-sylvo-pastoraux :
approche écologique de questions agronomiques par
l'utilisation de modèles mathématiques**

Anne Bisson

► **To cite this version:**

Anne Bisson. Influence de l'organisation spatiale et de la pression d'herbivorie sur les transferts de fertilité et la productivité des systèmes agro-sylvo-pastoraux : approche écologique de questions agronomiques par l'utilisation de modèles mathématiques. Sciences agricoles. Montpellier SupAgro, 2018. Français. NNT : 2018NSAM0052 . tel-02871591

HAL Id: tel-02871591

<https://theses.hal.science/tel-02871591v1>

Submitted on 17 Jun 2020

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

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

THÈSE POUR OBTENIR LE GRADE DE DOCTEUR DE MONTPELLIER SUPAGRO

En Écologie Fonctionnelle et Sciences Agronomiques

École doctorale GAIA – Biodiversité, Agriculture, Alimentation, Environnement, Terre, Eau
Portée par l'université de Montpellier

Préparée dans les unités mixtes de recherche :
Écologie Fonctionnelle et Biogéochimie des Sols et des Agro-écosystèmes
(UMR Eco&Sols, INRA – IRD – Montpellier Supagro – CIRAD)
&
Mathématiques, Informatique et STatistique pour l'Environnement et l'Agronomie
(UMR Mistea, INRA – Montpellier Supagro)

Influence de l'organisation spatiale et de la pression d'herbivorie sur les transferts de fertilité et la productivité des systèmes agro-sylvo-pastoraux

—
Approche écologique de questions agronomiques
par l'utilisation de modèles mathématiques

par **Anne BISSON**

sous la direction de Dominique MASSE
et l'encadrement de Céline CASENAVE, Tanguy DAUFRESNE et Simon BOUDSOCQ.

Soutenue publiquement à Montpellier le 11 décembre 2018

Devant le jury composé de :

Benoît JAILLARD, Directeur de Recherches INRA, Montpellier
Jacques GIGNOUX, Directeur de Recherches CNRS, Paris
Dominique GRAVEL, Professeur, Université de Sherbrooke
Luc ABBADIE, Professeur, Sorbonne Université, Paris
Patricia GARNIER, Directrice de Recherches INRA, Versailles
Dominique MASSE, Directeur de Recherches IRD, Montpellier
Céline CASENAVE, Chargé de Recherches INRA, Montpellier
Tanguy DAUFRESNE, Chargé de Recherches INRA, Montpellier

Président du Jury
Rapporteur
Rapporteur
Examinateur
Examinatrice
Directeur de thèse
Encadrante (invitée)
Encadrant (invité)



*à mes parents,
à mon fils Léon.*

Résumé

La durabilité du fonctionnement des agro-écosystèmes et la gestion des services écosystémiques associés représente un des enjeux majeurs des sciences agronomiques et environnementales. Les systèmes agro-sylvo-pastoraux d'Afrique de l'Ouest (SASP-AO), étudiés depuis longtemps par la communauté scientifique, offrent un cas d'étude pertinent. La fertilité de ces agro-écosystèmes repose traditionnellement sur un taux de recyclage des nutriments très élevé au sein de l'agro-écosystème via la pratique de la jachère et des transferts de nutriments par les mouvements du bétail. Les SASP-AO sont soumis à des pressions socioéconomiques et démographiques importantes qui entraînent des modifications de leur organisation spatiotemporelle et des pratiques agricoles, notamment celles relatives à l'élevage.

Dans cette thèse, nous nous sommes intéressés à l'impact de ces modifications sur la production végétale et animale à l'échelle de l'agro-écosystème. Nous avons choisi d'étudier les SASP en développant et analysant des modèles mathématiques de type méta-écosystème. Dans chacun des trois modèles proposés, nous avons cherché à représenter un SASP le plus simplement possible, en incluant les mécanismes biogéochimiques les plus importants (croissance des plantes, minéralisation, lessivage, dépositions...) et les pratiques agricoles d'intérêt. L'objectif était à la fois de comprendre comment ces mécanismes interagissent en fonction des pratiques et d'identifier des propriétés émergentes à l'échelle de l'agro-écosystème. Chacun des modèles a été développé pour étudier l'effet d'un nombre limité de pratiques agricoles portant sur l'organisation des composantes spatiales ou sur la connectivité entre les composantes spatiales.

Dans la première partie de cette thèse, nous avons étudié l'influence de la structure des SASP-AO sur la production agricole de ces systèmes. Dans le modèle, quatre sous-systèmes interconnectés sont représentés : l'auréole de case, l'auréole de brousse, la savane et le village. Le modèle est de plus saisonnalisé, la dynamique de la saison sèche étant différente de celle de la saison humide. Avec ce modèle, nous avons étudié l'influence de trois leviers : (1) la durée de rotation et la durée des jachères dans les rotations, (2) la proportion de surface allouée aux différentes zones cultivées (case/brousse) de l'agro-écosystème et (3) la présence / absence du bétail dans l'agro-écosystème. Les résultats issus de ces travaux ont mis en évidence les services écosystémiques fournis par la savane, le rôle de du bétail comme « pompe à nutriments » des zones de pâturage vers les zones cultivées et les interactions entre les effets du bétail et les effets de la jachère sur les flux de nutriments. Dans la seconde partie, nous avons utilisé des outils fournis par la théorie du contrôle afin de tenir compte de la variabilité dans le temps des pratiques agricoles. Nous avons ainsi montré qu'en faisant varier la pression d'herbivorie dans le temps de manière adéquate, un gain supplémentaire de production est possible (par rapport à une pression d'herbivorie constante) pour une même quantité de nutriments transférée des pâturages vers les cultures. Dans la dernière partie de ce travail, l'optimisation multicritère du fonctionnement de l'agro-écosystème permet d'aborder la complexité des objectifs des SASP-AO comme système de production et de prendre en compte la gestion des risques dans ces

systemes. Nos résultats mettent en avant que les compromis entre production végétale et animale peuvent être intimement liés au choix des plantes cultivées. Nos résultats montrent également que les sources extérieures de nutriments peuvent permettre d'augmenter les productions, mais que leur efficacité diminue quand leur quantité augmente.

À l'interface entre écologie et agronomie, et grâce à l'utilisation conjointe d'outils issus d'autres disciplines, ces travaux de modélisation offrent de nouvelles perspectives pour l'optimisation de la production végétale et la gestion de la fertilité dans les SASP.

Mots-clés : méta-écosystème, transferts de fertilité, production agricole, modèle mathématique, système agro-sylvo-pastoral, optimisation, théorie du contrôle, front de Pareto, cycle biogéochimique

Abstract

The sustainability of agro-ecosystem functioning and the management of the associated ecosystem services is one of the major challenges of agronomic and environmental sciences. West African agro-sylvo-pastoral systems (WA-ASPS), which have been studied by the scientific community for a long time, offer an interesting case study. Traditionally, the fertility of these agro-ecosystems relies on a very high rate of nutrient recycling within the agro-ecosystem maintained by both fallowing and livestock induced nutrient transfers.

Socio-economic and demographic pressures lead to major changes in the spatial and temporal organization of WA-ASPS and in the associated agricultural practices, including those related to livestock. In this thesis, we are interested in the impact of these changes on crop and meat production at the scale of the agro-ecosystem. We chose to study ASPS by developing and analysing mathematical models using the ecological concept of meta-ecosystems. In each of the three models proposed, we tried to represent the ASPS as simply as possible, by including the key biogeochemical mechanisms (plant growth, mineralization, leaching, deposition. . .) and the agricultural practices of interest. The aim was both to understand how mechanisms interact according to the practices and to identify emerging properties at the scale of the agro-ecosystem. Each model was developed to study the effect of a limited number of agricultural practices on the organization of spatial components or on the connectivity between spatial components.

In the first part of this work, we studied the influence of the structure of the WA-ASPS on the agricultural production of these systems. In the model, four interconnected subsystems are represented: the compound ring, the bush ring, the savanna and the dwellings. The year is decomposed in two seasons: the dry and the rain seasons, the dynamic of the system being different for each season. With this model, we studied the influence of three driving-forces on the crop production: (1) the rotation duration and duration of fallows within rotations, (2) the proportion of the agro-ecosystem surface allocated to the different cropland areas (compound/bush) and (3) the presence/absence of livestock in the agro-ecosystem. The results of this work highlight the ecosystem services provided by the savanna, the role of livestock as a “nutrient pump” from rangeland to cropland and the interactions between livestock effects and fallow effects on nutrient fluxes. In the second part, we used tools provided by control theory to take into account the variability over time of agricultural practices. We showed that by varying the herbivory pressure over time in an appropriate way, an additional gain in production is possible (compared to the one obtained with a constant herbivory pressure) for the same amount of nutrients transferred from rangelands to croplands. In the last part of this work, the multi-criteria optimization of the functioning of the agro-ecosystem makes it possible to address the complexity of the objectives of WA-ASPS as a production system and to take into account risks management in these systems. Our results highlight that trade-offs between crop and animal production may be linked to the choice of crops. Our results also show that external sources of nutrients can lead to an increase of productions, but that their efficiency decreases as their

quantity increases.

At the interface between ecology and agronomy, and by using tools from other fields, this modelling work offers new perspectives for optimizing crop production and fertility management in ASPS.

Keywords: meta-ecosystem, fertility transfers, agricultural production, mathematical model, agro-sylvo-pastoral system, optimization, control theory, Pareto front, biogeochemical cycles

• Remerciements •

Pendant ces trois années de thèse, j'ai eu la chance de bénéficier d'un environnement riche et pluridisciplinaire au carrefour de l'agronomie, de l'écologie théorique et des mathématiques appliquées. Je tiens pour commencer à remercier Dominique Masse d'avoir accepté de diriger ma thèse. Je tiens ensuite à remercier Céline Casenave du fond du cœur ainsi que Tanguy Daufresne et Simon Boudsocq. Je vous suis particulièrement reconnaissante de la manière dont vous m'avez dirigé et encadré pendant ces trois années. Vos qualités pédagogiques, vos connaissances et compétences à tous ont largement contribué à ce travail de thèse. Merci pour votre patience et votre écoute.

Je remercie l'ensemble des membres de mon jury de thèse d'avoir accepté d'évaluer mon travail de thèse. Merci à mes rapporteurs Dominique Gravel et Jacques Gignoux ainsi qu'à mes examinateurs Luc Abbadie, Patricia Garnier et Benoît Jaillard.

Je voudrais aussi remercier mes autres co-auteurs : Sébastien Barot, Raphaël Manlay et Jonathan Vayssières ainsi que les autres membres de mon comité de thèse Annick Lesne et Elena Kazakou qui m'ont été d'une grande aide dans la progression de ce travail. Je voudrais aussi remercier Isabelle Sanchez pour son aide dans l'élaboration de mon package R (mais pas que).

J'ai effectué ma thèse en co-tutelle entre l'UMR Eco&Sols et l'UMR Mistea. Je tiens à remercier les directeurs de ces unités, Jean-Luc Chotte et Pascal Neveu de m'avoir donné l'opportunité de travailler dans leurs laboratoires. Grâce à chaque membre de ces laboratoires, je me suis sentie aux bâtiments 12, 21 (et 29) comme chez moi. En particulier grâce à mes co-bureaux Koko et Esther.

Je voudrais remercier le LMI IESOL de Dakar pour son accueil lors de ma mission au Sénégal. Merci à Jonathan V., Tanguy D. et Simon Taugourdeau pour la mission "Niakhar, Kolda et Niokolo Koba". Un merci aux chercheurs du LMI, en particulier Laurent Cournac, Cathy Clermont-Dauphin, Lydie Lardy et Laure Tall. Merci aux étudiants et jeunes chercheurs du LMI-IESOL et en particulier à Marame Ba et Myriam Grillot avec qui j'ai pu avoir des discussions très intéressantes sur les agro-écosystèmes d'Afrique de l'Ouest.

Quand on "fait" de la modélisation, on passe $\pm 95\%$ de son temps devant son ordinateur : merci à Philippe Benezech d'avoir maintes fois répondu à mes appels au secours.

Merci à Emmanuelle Personeni, Marie-Laure Desprez-Loustau et Frédéric Hamelin qui ont encadré mes stages universitaires et m'ont donné envie de poursuivre dans la recherche.

Je voudrais aussi remercier mes ami-e-s de longue date qui m'ont soutenue tout au long de mes années universitaires : Eno, Sophie, Hélène, Lamine et Fabrice.

Papa, Maman, vous m'avez donné le goût des sciences et en particulier de l'écologie. Merci pour l'éducation que vous m'avez donnée qui m'a emmenée jusqu'ici! J'ai la chance d'avoir la meilleure fratrie du monde, merci à vous et en particulier merci Marie d'avoir été présente pendant toutes ces années et d'avoir relu mon manuscrit!

Léon, depuis presque sept ans, tu me donnes tout l'amour et toute la force dont j'ai besoin.
Mes derniers remerciements sont pour toi.

Préambule

Cette thèse a été financée par:

- le département Mathématique et Informatique Appliquées (MIA) de l'Institut National de la Recherche Agronomique (INRA),
- le Ministère de l'Enseignement supérieur, de la Recherche et de l'Innovation,
- l'Agence Nationale de la Recherche (ANR) par le biais du projet CERAO : Auto-adaptation des agro-socio-écosystèmes tropicaux face aux changements globaux, (ANR 13AGRO0002)
- ainsi que par la Fondation Agropolis sous la référence ID 1605-039 (projet ECOW) à travers le programme "Investissements d'avenir" (Labex Agro : ANR-10-LABX-0001-01), dans le cadre du I-SITE MUSE (ANR-16-IDEX-0006).

Cette thèse a principalement été réalisée à Montpellier dans les unités mixtes de recherches Écologie Fonctionnelle et Biogéochimie des Sols et des Agro-écosystèmes (UMR Eco&Sols, INRA – IRD – Montpellier Supagro – CIRAD) et Mathématiques, Informatique et Statistique pour l'Environnement et l'Agronomie (UMR Mistea, INRA – Montpellier Supagro).

Un séjour, financé par l'UMR Eco&Sols, a aussi été effectué au Sénégal, avec une mission dans le bassin arachidier et à Sare Yero Bane et un séjour au Laboratoire Mixte International IESOL de Dakar.



Table des matières

Résumé	I
Abstract	III
Remerciements	VI
Préambule	IX
Table des matières	X
Liste des Figures	XV
Liste des Tableaux	XVII
Introduction générale	1
0.1 Problématique	1
0.2 Les apports de l'étude des systèmes naturels	2
0.2.1 Les modèles en écologie théorique	2
0.2.2 Le concept de méta-écosystème	2
0.3 Modèle d'étude : les systèmes agro-sylvo-pastoraux d'Afrique de l'Ouest (SASP-AO)	3
0.3.1 Définition et organisation des SASP-AO	3
0.3.2 Gestion des nutriments dans les SASP-AO	5
0.3.3 Croissance démographique, autosuffisance et intensification écologique	11
0.4 Objectif général de la thèse	12
0.5 Organisation du manuscrit	14
Transition 1	19

1	West African mixed farming systems as meta-ecosystems : an ecological source-sink modelling approach of the nitrogen cycle and crop production	21
1.1	Introduction	24
1.2	Model	25
1.2.1	Spatio-temporal structure of the model	26
1.2.2	Description of the compound and bush subsystem	28
1.2.3	Inter-subsystems fluxes	31
1.2.4	Simulations	34
1.3	Results and Discussion	35
1.3.1	Validation of the model	35
1.3.2	The agro-ecosystem as a meta-ecosystem with two main sources of nitrogen: the “Fallow Pump” and the “Livestock Pump”.	36
1.3.3	Managing the Fallow Pump to maximize crop production: the effect of cropland ratio and rotation duration	37
1.3.4	Managing the Livestock Pump to maximize crop production	40
1.3.5	Managing spatial organization to maximize crop production	41
1.3.6	The hidden gain from savanna	42
1.4	Conclusion	43
1.5	Appendix	45
1.5.1	Appendix A: Table of parameters	45
1.5.2	Appendix B: System of differential equations	47
1.5.3	Appendix C: Balance of fluxes, examples	51
1.5.4	Appendix D: Sensitivity Analysis	53
1.5.5	Appendix E: Package	53
	Transition 2	55
2	Maximization of fertility transfers from rangeland to cropland : the contribution of control theory	57
2.1	Introduction	60
2.2	Ecological model of the agro-ecosystem	61
2.2.1	Equilibrium points of the generic sub-system model and their stability	64
2.3	Methods: optimization of the system at equilibrium and contribution of control theory	66
2.3.1	Optimization at equilibrium method (constant parameters)	67
2.3.2	Control method (varying herbivory pressure)	67
2.4	Results	70
2.4.1	Cropland sub-system as a sink: the greater the transfers, the greater the crop production	70

2.4.2	Rangeland sub-system as a source: maximizing the transfers without jeopardizing plant biomass	72
2.4.3	Optimal surface ratio $\frac{s_r}{s_c}$: a trade-off between crop yield and cropland surface	75
2.4.4	Changing functioning of the agro-ecosystem by changing grazing pressure over the year	77
2.5	Discussion	80
2.6	Appendix	83
2.6.1	Model	83
2.6.2	Results	85
Transition 3		91
3	Multi-criteria optimization of the functioning of an agro-ecosystem	93
3.1	Introduction	96
3.2	Ecological model of the agro-ecosystem	97
3.2.1	Description of the model	97
3.2.2	Equilibrium points of the model and their stability	99
3.3	Methods for Sensitivity Analysis and Multi-criteria Optimization	103
3.3.1	Sensitivity analysis	103
3.3.2	Multi-criteria optimization of the agro-ecosystem functioning	103
3.4	Results	105
3.4.1	Evaluation of the model and parametrization	105
3.4.2	Pareto frontier	107
3.5	Discussion	113
3.6	Appendix	117
3.6.1	Equilibrium points of the cropland subsystem and their stability	117
3.6.2	Sensitivity Analysis	121
4	Discussion générale	125
4.1	Récapitulatif des résultats	125
4.1.1	Chapitre 1 : Dynamiques sources-puits dans les différentes composantes spatiales des SASP-AO	125
4.1.2	Chapitre 2 : Maximisation des transferts de nutriments entre zones de pâturages et de cultures par optimisation en temps réel de la pression d'herbivorie	126
4.1.3	Chapitre 3 : Optimisation des productions primaire et secondaire des agro-écosystèmes en fonction des stratégies agricoles	127
4.2	Discussion des résultats	127

4.2.1	Rôle de l'hétérogénéité spatiale dans le fonctionnement des agro-écosystèmes	127
4.2.2	Optimisation de la productivité primaire par l'herbivorie	131
4.3	Discussion de l'approche théorique et de modélisation	133
4.3.1	Modèle agronomique ou modèle écologique ?	133
4.3.2	Modèle pour prédire ou modèle pour comprendre ?	134
4.3.3	Autres études portant sur les SASP-AO	135
4.4	Diversité des outils utilisés	135
4.4.1	Méta-écosystèmes	135
4.4.2	Prise en compte de la variabilité des processus dans le temps	136
4.4.3	Utilisation des outils issus de la théorie du contrôle	136
4.4.4	Les fronts de Pareto comme moyen d'optimiser plusieurs critères	136
4.5	Perspectives de modélisation	137
	Conclusion	141
	Annexes	143
	Bibliographie	145

Liste des Figures

1	Représentation générique d'un méta-écosystème	3
2	Régions bioclimatiques d'Afrique de l'Ouest, Position de l'agro-écosystème étudié	4
3	Représentation schématique d'un système agro-sylvo-pastoral d'Afrique de l'Ouest (composantes spatiales)	5
4	Cycle biogéochimique de l'azote dans l'agro-écosystème (compartiments)	9
5	Schéma général représentant les structures des modèles des trois chapitres du manuscrit.	17
1.1	Fluxes occurring between the rings over a year in the whole agro-ecosystem and model of the nitrogen cycle in a generic subsystem of the agro-ecosystem	26
1.2	Representation of the fluxes occurring between the rings depending on agricultural practices and livestock management.	36
1.3	Crop production in the bush subsystem, the compound subsystem and the whole agro-ecosystem for different rotation durations and cropland ratios without and with livestock	38
1.4	Crop production (in kgN) and crop yield (in kgN ha ⁻¹) in bush and compound subsystems and in the whole agro-ecosystem	41
1.5	Representation of livestock-induced nitrogen fluxes	50
1.6	Sensitivity analysis (Morris method)	53
2.1	Model of the main limiting nutrient cycle in a simplified agro-ecosystem. Representation of all stocks and fluxes presents in the model. See the table 2.1 for the parameters description and units.	62
2.2	Graphical determination of the equilibrium points for the generic sub-system model (2.3)	65
2.3	Scheme of the two loops control strategy.	67
2.4	Graphical determination of the equilibrium points in the cropland sub-system for 4 different values of T^*	71

2.5	Evolution of the curve $F_2(N) = \frac{eN-i}{(\alpha-1)d_r}$ when α goes from 0 to 1. Evolution of the curves $F_1(N) = K \frac{uN-m-d}{uN}$ $F_2(N) = \frac{eN-i}{(\alpha-1)d_r}$ when d_r goes from 0 to $+\infty$. Graphical method of determination of equilibrium points for 3 values of d_r	73
2.6	Variation of P_r^* and N_r^* (left) and T (right) with d_r (and for $\alpha = 0$)	74
2.7	Variation of the crop biomass P_c^* and the crop production C of the cropland sub-system with the fraction of the agro-ecosystem surface occupied by the cropland sub-system (γ)	76
2.8	Yearly averaged stock of plants in rangeland (in kgN h^{-1}), (b) stock of plants in cropland at harvest time (value of P_{c,t_h} , in kgN ha^{-1}) and (c) total amount of nutrient transferred from rangeland to cropland over a year ($\int_0^{t_h} T(t)dt$) with respect of the value of the set-point \tilde{P}_c	78
2.9	Dynamic over time of stocks of plants (a) and (b) and inorganic nutrient (c) and (d) in the cropland sub-system and the rangeland sub-system respectively. Dynamic of grazing pressure d_r (e) and transfer of inorganic nutrient T (f).	80
2.10	Variations table of the function $\gamma \mapsto C$ when $\frac{e_c m_c}{u_c} + T - i_c > 0$	87
3.1	Model of nutrient cycle in a simplified agro-ecosystem. Representation of all stocks and fluxes included in the model. See Table 3.1 for the description of parameters.	98
3.2	Steps for the calculation of ω and e_h in herbivory equation	101
3.3	Pareto Frontier of the “immediate production” strategy and variation of the driving forces along the Pareto frontier	106
3.4	Pareto Frontier of the “risk management” strategy and variation of the driving forces along the Pareto frontier	111
3.5	Histogram of results from sensitivity Analysis, the tested parameter are defined in Table 3.1	122
4.1	Figure provenant de (Le Noé et al., 2017) : Représentation des flux d’azote, exprimé en $\text{kt}\cdot\text{an}^{-1}$ à l’échelle nationale pour la France en 2006.	129
4.2	Triangle d’après Levins (1966) représentant l’impossibilité pour un modèle de maximiser la réalité, la généralité et la précision du système représenté.	133

Liste des Tableaux

1.1	Summary of active fluxes depending on the rings and the instant in the annual cycle	29
1.2	Parameters used in the model. E.v. is for Estimated value	45
1.3	Parameters used in the model. E.v. is for Estimated value	45
1.4	Balance of nitrogen fluxes (in $\text{kgN ha}^{-1} \text{y}^{-1}$) at the scale of the compound subsystem, bush subsystem (crops and fallow) over the last year of a 300 years simulation without livestock.	51
1.5	Balance of nitrogen fluxes (in $\text{kgN ha}^{-1} \text{y}^{-1}$) at the scale of the compound and the bush subsystem (crops and fallow) over the last year of a 300 years simulation with livestock.	52
2.1	Nomenclature of model parameters. The subscript z stands for either r or c depending on the sub-system considered (rangeland or cropland).	63
3.1	Description of parameters used in the model (3.1). n.f. stands for not fixed and c.v. stands for calculated value.	100
3.2	Optimized criteria depending on the agricultural strategy.	104



Rizière et Palmeraie, Sare Yero Bana, Haute Casamance, Sénégal, avril 2017 (crédit photo A. Bisson)

Introduction générale

0.1 Problématique

Comment les connaissances acquises sur les écosystèmes naturels et les méthodes développées ces dernières décennies en écologie peuvent-elles nous aider à mieux comprendre le fonctionnement des agro-écosystèmes et mettre en place des systèmes performants ?

Les cycles biogéochimiques et leur organisation à l'échelle des écosystèmes définissent les niveaux de production primaire et secondaire d'un écosystème. Actuellement, les pratiques d'intensification sont pour l'essentiel basées sur des apports externes tels que les engrais minéraux. Ces intrants ne sont pas sans inconvénient : aujourd'hui, le cycle de l'azote est très perturbé par les fertilisants chimiques ([Gruber and Galloway, 2008](#)). La durabilité des services fournis par les agro-écosystèmes est un enjeu majeur pour l'agronomie actuelle et future. Dans le contexte du changement global, il est urgent de revisiter les paradigmes de l'agronomie, pour mettre en place une agriculture durable avec une productivité élevée et une faible consommation d'énergie et d'engrais. Comment tirer parti des principes d'organisation des cycles biogéochimiques à l'échelle d'un agro-écosystème pour atteindre ces objectifs de productivité durable ? Comment intensifier la productivité des agro-écosystèmes tout en maintenant la durabilité de ces systèmes ?

Dans ces agro-écosystèmes où apparaissent des composantes spatiales mises en jeu par des pratiques agricoles (cultures, jachères et surfaces non cultivées, animaux domestiques, etc.), on peut s'interroger sur les meilleurs moyens pour intensifier les performances des cycles biochimiques engendrés par les interactions temporelles et spatiales entre ces composantes. Comment l'organisation des différentes composantes spatiales des agro-écosystèmes et les pratiques agricoles telles que l'utilisation de la jachère, la gestion du bétail ou l'utilisation d'intrants affectent le fonctionnement des différentes composantes d'un agro-écosystème et son fonctionnement global par leur effet sur les cycles biogéochimiques ?

0.2 Les apports de l'étude des systèmes naturels

0.2.1 Les modèles en écologie théorique

La sélection naturelle a mené à des écosystèmes performants capables de produire de la biomasse à partir de ressources limitées (Odum, 1969) qui sont potentiellement de bons exemples pour aborder le fonctionnement des agro-écosystèmes.

L'écologie des écosystèmes et des paysages peut être abordée par l'étude des cycles biogéochimiques et des flux d'énergie à l'intérieur de ces systèmes. Les systèmes dynamiques sont des outils mathématiques permettant d'explorer les caractéristiques d'un système et de comprendre la structure et le comportement des systèmes complexes (Kelly et al., 2013). L'utilisation de ces modèles mathématiques en écologie théorique s'est montrée très utile pour comprendre les processus clés du fonctionnement des écosystèmes naturels. Les modèles de *compartiments* ou modèles *stocks/flux* classiquement utilisés en écologie consistent en un ensemble d'équations différentielles ordinaires (EDO) où chaque variable d'état représente un stock d'intérêt et où les flux sont issus des processus qui influencent les valeurs des stocks. Les modèles représentent majoritairement le cycle du nutriment limitant la production primaire. Grâce à l'analyse mathématique et numérique de ces modèles, nous pouvons par exemple étudier la dynamique des nutriments dans les écosystèmes. Ainsi, la détermination des états d'équilibre et les conditions conduisant à un changement d'état d'un écosystème à un autre fournissent des informations précieuses pour mieux comprendre et prédire le comportement de l'écosystème.

0.2.2 Le concept de méta-écosystème

Les travaux théoriques en écologie ont permis de mettre en évidence l'importance de certains processus pour la productivité des écosystèmes naturels, notamment : la notion de fermeture des cycles biogéochimiques qui est en partie liée à la capacité des écosystèmes à recycler les nutriments (Loreau, 1998; Boudsocq et al., 2011) et à la connectivité spatiale des systèmes. Le fonctionnement d'un écosystème est déterminé en partie par des mécanismes internes et en partie par l'ensemble de la dynamique du méta-écosystème auquel il appartient. Un méta-écosystème est défini comme un ensemble de systèmes connectés par des flux spatiaux d'énergie, de nutriments et/ou d'organismes (Loreau et al., 2003; Gravel et al., 2010). L'utilisation de modèles de méta-écosystème permet de prendre en compte l'hétérogénéité spatiale des systèmes complexes et de mieux en comprendre le fonctionnement local et global grâce notamment aux relations sources-puits (Loreau et al., 2013).

Dans ce manuscrit, nous utiliserons la définition de Loreau et al. (2013) : un sous-système source/puits est un sous-système qui est un exportateur/importateur net d'entités vivantes ou non vivantes spécifiques au sein d'un système écologique plus large¹.

¹traduit de Loreau et al. (2013) : « a (Net) source/sink is a Subsystem that is a net exporter/importer of specific living or non-living entities within a broader ecological system »

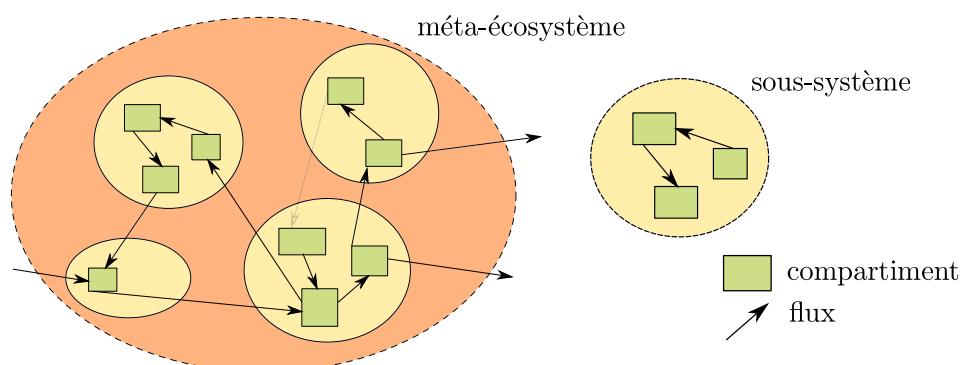


FIGURE 1 – Représentation générique d'un méta-écosystème comme un ensemble de sous-systèmes composés de compartiments et connectés par des flux. Les sous-systèmes, dont la composition peut être différente, permettent de spatialiser l'écosystème représenté.

0.3 Modèle d'étude : les systèmes agro-sylvo-pastoraux d'Afrique de l'Ouest (SASP-AO)

0.3.1 Définition et organisation des SASP-AO

Les agro-écosystèmes mixtes qui combinent la production végétale et la production animale nourrissent aujourd'hui les deux tiers de la population mondiale (Herrero et al., 2010).

La mise en place de systèmes mixtes peut se faire de plusieurs façons. Dans les systèmes diversifiés, les systèmes de production animale et de production végétale sont indépendants alors que dans les systèmes intégrés, les systèmes de production animale et végétale sont intimement liés : chacune des productions sert l'autre (les résidus de culture sont des sources de fourrage pour le bétail, le bétail est une force de travail et fournit du fumier). Plus le système est intégré, plus le recyclage des ressources est potentiellement important (Schiere and Kater, 2001). D'un point de vue économique, cette intégration peut contribuer à une certaine résilience. Par exemple, la vente de l'une des productions permet aussi de compenser une mauvaise année (Duncan et al., 2013).

Parmi ces agro-écosystèmes mixtes, les systèmes agro-sylvo-pastoraux (SASP) sont des systèmes marqués par la présence de zones arborées. Ces SASP étaient prépondérants en Europe avant les révolutions agricoles (voir Encadré 2). Si le développement de la mécanisation et des intrants a conduit à des systèmes agricoles hyper spécialisés en Europe de l'Ouest, aux États-Unis d'Amérique ou en Russie (voir par exemple le cas de la France dans Le Noé et al., 2017), les SASP sont encore majoritaires dans les régions en développement. Nous nous intéresserons ici plus particulièrement aux systèmes agro-sylvo-pastoraux d'Afrique de l'Ouest (SASP-AO) avec comme cas d'étude l'agro-écosystème de Sare Yero Bana.

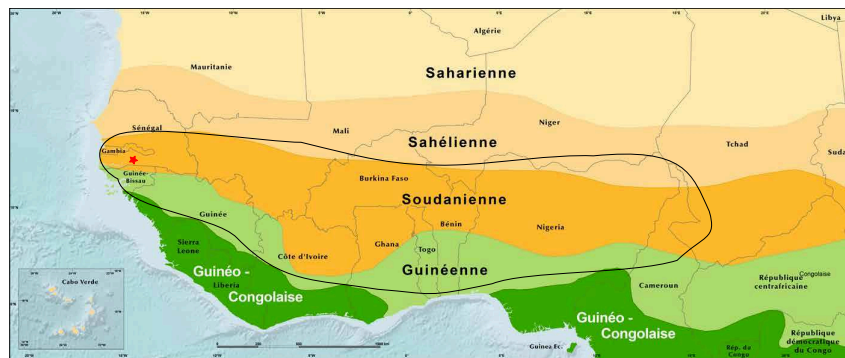


FIGURE 2 – Figure extraite du livre : « Les Paysages de l’Afrique de l’Ouest : Une Fenêtre Sur Un Monde en Pleine évolution : Représentation des régions bioclimatiques d’Afrique de l’Ouest ». L’étoile rouge positionne le village de Sare Yero Bana (voir Encadré 1) qui a été l’agro-écosystème référence de ce travail et qui a permis de paramétrer les modèles du [chapitre 1](#).



Encadré 1 : Sare Yero Bana

Sare Yero Bana est un village situé en Haute-Casamance, au sud du Sénégal, qui a servi de référence pour une grande partie de cette étude théorique du fonctionnement des agro-écosystèmes. Ce village est sous climat Guinéo-Soudanien avec des précipitations allant de mai à octobre d’environ $1120 \text{ mm}\cdot\text{an}^{-1}$ (moyenne sur 1937-1997 [Manlay, 2000](#)). Le choix de Sare Yero Bana comme cas d’étude repose sur plusieurs critères. Tout d’abord, il est très représentatif des systèmes-agro-sylvo-pastoraux d’Afrique de l’Ouest. Le fonctionnement de ce système agro-sylvo-pastoral est resté relativement traditionnel par rapport à d’autres systèmes où l’augmentation de la pression démographique, et d’autres facteurs socio-économiques ont amené à un changement drastique du fonctionnement de ces systèmes (voir travaux sur le bassin arachidier). L’agriculture y est diversifiée (culture vivrière de céréales diverses, culture de rente avec l’arachide, et culture du riz grâce à la présence de bas-fonds) et l’élevage est de type pastoralisme extensif. Ce choix s’inscrit dans une longue tradition d’étude de ce site : les données sur les stocks et flux d’azote à Sare Yero Bana issus des travaux de thèse de [Manlay \(2000\)](#) ont permis de paramétrer le modèle du [chapitre 1](#) ainsi que d’établir des ordres de grandeur pour l’analyse de sensibilité du [chapitre 3](#).

En région de savane, sous les climats Soudano-Sahélien à Guinéo-Soudanien, l’organisation type d’un SASP-AO est un agro-écosystème constitué d’auréoles concentriques organisées autour des habitations ([Figure 3](#)) avec une intensification croissante de la périphérie vers le centre ([Lericollais, 1999](#); [Manlay, 2000](#)). L’auréole la plus proche des habitations est l’auréole

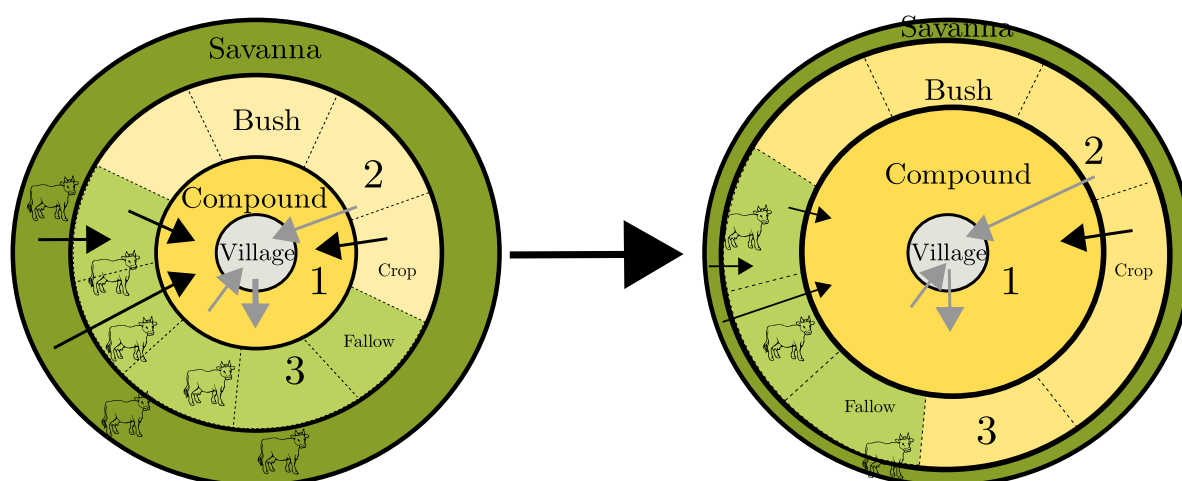


FIGURE 3 – Représentation schématique de l'évolution des quatre composantes spatiales principales d'un système agro-sylvo-pastoral d'Afrique de l'Ouest et des flux de nutriments inter-composantes liés aux mouvements du bétail (flèches noires) et aux récoltes (flèches grises).

de case (en anglais compound ring), cultivée sans interruption et profitant d'apports importants de matière organique (via la fumure lors du parcage nocturne et l'épandage des déchets domestiques). Cette auréole est principalement dédiée aux cultures vivrières. L'auréole de brousse (en anglais bush ring), plutôt dédiée aux cultures de rente vient ensuite, c'est dans cette auréole que l'utilisation de la jachère est la plus importante. Enfin, à la périphérie s'étend l'auréole de savane, non cultivée et principalement utilisée comme lieu de pâturage (Prudencio, 1993). Dans certains agro-écosystèmes, la présence de bas-fonds permet la présence d'une autre unité de surface cultivée de type maraîchage ou rizière. La fertilité de ces bas-fonds est gérée différemment de par ses spécificités : la zone est humide plus longtemps et bénéficie d'apports par ruissellement, par exemple en Haute Casamance (Manlay, 2000). Ces agro-écosystèmes sont donc marqués par une hétérogénéité spatiale forte. Chaque auréole a une fonction différente (par exemple culture vivrière, culture de rente, pâturage) et est gérée différemment (fertilité).

0.3.2 Gestion des nutriments dans les SASP-AO

Au-dessus de 300 mm de précipitations annuelles, il a été montré que les faibles teneurs en matières organiques et les faibles disponibilités en nutriments dans le sol sont les principaux facteurs limitant la productivité primaire (Penning de Vries and Djitèye, 1982; Breman and De Wit, 1983). À l'échelle mondiale, les principaux nutriments limitant la production végétale sont l'azote, le phosphore et le potassium, d'où la composition NPK des fertilisants chimiques. Dans les SASP-AO, il a été montré que les nutriments limitant la production primaire étaient principalement l'azote et le phosphore (Buresh et al., 1997; Brouwer and Powell, 1998; Schlecht et al., 2006).



Encadré 2 : silva – saltus – ager

La structure des SASP-AO change en fonction des régions du monde. Cependant, l'organisation en trois principales composantes, de la plus proche à la plus loin des habitations, ne semble pas spécifique à l'Afrique de l'Ouest. Nous retrouvons en Europe cette terminologie qui permet de décrire le fonctionnement des agro-écosystèmes depuis la période gallo-romaine jusqu'au XIX^e siècle (Raynaud, 2003; Poux et al., 2009; Mazoyer M. and Roudart L., 2002) : (1) l'*ager* correspondant aux zones cultivées et ici aux champs de l'auréole de case et de l'auréole de brousse, (2) le *saltus* correspondant aux zones de pâturage de l'auréole de brousse (jachère) et (3) la *silva* se rapprochant des systèmes de type savane (mais plus fermées, voir section 4.2.1.2 dans la discussion générale). Dans un de ses ouvrages, Dumont (1961) parle de forêts, lande pacagée et de champs (en rotation triennale) du plus loin au plus proche pour décrire l'aménagement des terroirs du Nord-Est de la France et jusqu'en Pologne au XVI^e siècle. Ce qui paraît plus spécifique en revanche c'est cette différence de type d'amendement entre les champs de brousse et les champs de case.

0.3.2.1 Cycle biogéochimique de l'azote

À l'échelle de l'agro-écosystème, le cycle biogéochimique de l'azote est composé de l'ensemble des processus de transfert de cet élément entre les différentes composantes spatiales de l'agro-écosystème (auréoles) et les différents compartiments de chaque système (chaque compartiment correspondant à un stock d'azote). La Figure 3 représente les principales composantes spatiales des SASP-AO et les flux qui connectent ces composantes. La Figure 4 représente les principaux compartiments d'azote des agro-écosystèmes et les flux qui connectent ces compartiments.



Encadré 3 : Cycle biogéochimique du phosphore

Il est dit plus haut que les agro-écosystèmes sont majoritairement limités par l'azote et par le phosphore. Dans ce manuscrit, on a principalement représenté l'azote (chapitre 1 et chapitre 3). Le chapitre 2 ayant été désiré plus générique, il n'a pas été construit ni paramétré pour un élément particulier. Bien que nous nous soyons concentrés sur l'azote, il serait possible d'adapter nos modèles au cycle du phosphore : cela nécessiterait de prendre en compte les spécificités du *comportement* du phosphore organique et inorganique (notamment la faible mobilisation et disponibilité des ions phosphates).

Les stocks

L'azote existe en quantités différentes et sous formes diverses dans l'agro-écosystème. Dans le sol, l'azote est présent sous forme organique et sous forme inorganique assimilable pour les plantes. En considérant les 20 premiers centimètres de sol (horizons superficiels), la concentration d'azote est de l'ordre de 1000 à 3000 kgN·ha⁻¹ (Manlay, 2000; MEA et al., 2009). Enfin, l'azote est le composant majoritaire de l'air sous forme de diazote (78 %). Bien que présent en très grande quantité, cette forme d'azote inerte est assimilable par très peu d'êtres vivants.

L'azote, composant des protéines, est un nutriment essentiel au métabolisme des êtres vivants. La teneur en azote dans les plantes est très variable en fonction de l'organe considéré. En fonction du type de végétation, l'ordre de grandeur de l'azote des plantes est de 10 à 350 kgN·ha⁻¹ (Manlay, 2000). La quantité d'azote dans le bétail est estimée à 8 kgN·UBT⁻¹ (une unité de bétail tropical correspond à un animal herbivore de référence de 250 kg de poids vif). La charge animale varie en fonction des agro-écosystèmes. Elle peut être inférieure à la capacité de charge de l'agro-écosystème (Sanon et al., 2014) ou supérieure (Vergonjeanne, 2016). Dans le terroir de Sare Yero Bana (voir Encadré 1 sur Sare Yero Bana), elle a été estimée à 51 UBT·km⁻² Manlay (2000), soit environ 0,5 UBT·ha⁻¹ (4 kgN·ha⁻¹).

Les flux

La déposition d'azote minéral ou organique, d'origine abiotique, représente la principale source d'entrée d'azote dans l'agro-écosystème en l'absence d'organismes fixateurs. Ces dépositions par la pluie et le vent ont été estimées à environ 6 kgN·ha⁻¹·an⁻¹ par Galy-Lacaux et al. (2014) à l'échelle de l'Afrique. Les dépositions humides augmentent avec la pluviométrie et sont estimées à 4-8 kgN·ha⁻¹·an⁻¹ dans la zone soudanienne (Buerkert and Hiernaux, 1998). La fabrication d'engrais azoté a bouleversé les pratiques agricoles de gestion de la fertilité des sols et a eu un impact non négligeable sur le cycle de l'azote à l'échelle mondiale (Galloway et al., 2004), mais son utilisation est encore mineure en Afrique de l'ouest, mis à part pour certaines productions à caractère industriel et commercial. Le lessivage, la lixiviation, l'érosion et les incendies sont les principales sources de pertes d'azote hors de l'écosystème. Ces pertes, difficiles à mesurer sont rarement prises en compte dans les études de bilans d'azote. Elles sont très variables en fonction de la couverture végétale, des systèmes de culture et de la gestion des systèmes.

Les plantes absorbent l'azote inorganique assimilable du sol (sous forme de nitrates ou d'ammonium). Cet azote peut ensuite être recyclé en matière organique via les herbivores et par les organismes décomposeurs du sol tels que les termites. La minéralisation de l'azote organique en azote inorganique se fait par les micro-organismes du sol par différentes étapes de nitrification. L'azote peut ensuite être transformé en N₂ par les bactéries dénitrifiantes : cette forme d'azote représente la forme d'azote prépondérante, mais est non disponible pour la majeure partie des êtres vivants. Seules certaines bactéries comme les *Rhizobia* possèdent des

enzymes ayant cette capacité de *casser* la triple liaison qui unit les deux molécules d'azote. La symbiose entre certaines plantes, les légumineuses, et ces bactéries permet aux plantes de bénéficier de cet azote atmosphérique. La fixation biologique d'azote est estimée par [Cleveland et al. \(1999\)](#) à $16-44 \text{ kgN}\cdot\text{ha}^{-1}\cdot\text{an}^{-1}$ dans les systèmes tropicaux. Les flux d'azote liés aux plantes sont concentrés localement autour de la plante. Il s'agit surtout d'un changement de forme de l'azote qui va passer d'inorganique à composant protéique puis devenir de la matière organique morte, etc.

En plus de ces flux *verticaux* ou restreints dans l'espace à l'échelle d'une composante spatiale (ou auréole), il existe des flux inter composantes spatiales. À la fin de la saison de végétation, les récoltes induisent des flux de nutriments des champs de l'auréole de brousse et de l'auréole de case vers le village et vers l'extérieur de l'agro-écosystème. Une partie des nutriments issus des productions vivrières est recyclée dans l'auréole de case par le recyclage des déchets domestiques. Ces déchets, qu'ils proviennent du terroir lui même ou qu'ils soient importés depuis l'extérieur, sont des entrées de nutriments qui peuvent être non négligeables ([Manlay, 2000](#)).



Encadré 4 : Transferts de fertilité dans les écosystèmes naturels – Pompes à nutriments

Les transferts de fertilité (horizontaux et verticaux) sont utilisés en agriculture pour apporter des nutriments sur les zones cultivées.

Dans les écosystèmes naturels ou semi-naturels (sans vocation à maximiser la production végétale), nous observons aussi des transferts de nutriments influençant les fonctions écosystémiques (productivité primaire, biodiversité). La notion de « whale pump », introduite par [Doughty et al. \(2013, 2016\)](#) pour décrire le transfert de nutriments des eaux profondes vers les eaux de surfaces par les baleines est réutilisée dans le chapitre 1 de ce manuscrit (nutrient pump) pour décrire les transferts de nutriments des zones de pâturage vers les zones de défécation par le bétail (voir [Augustine, 2003, 2010](#)) ou par la mégafaune lors du pléistocène ([Daufresne, 2013](#)). L'impact de ces transferts a aussi été étudié chez certains oiseaux herbivores qui se nourrissent dans les terres et excrètent une partie de leurs fèces dans l'eau ([Hahn et al., 2008](#)) ainsi que chez les insectes lors des migrations ([Landry and Parrott, 2016](#)).

Les flux de nutriments liés au bétail sont très importants à l'échelle de l'agro-écosystème. On estime que l'ingestion d'azote lors du pâturage est de l'ordre de $30 \text{ kgN}\cdot\text{UBT}^{-1}\cdot\text{an}^{-1}$ ([Guérin and Roose, 2015](#)) et est majoritairement restituée sous forme de fèces et d'urine. Les flux entre les composantes spatiales de l'agro-écosystème sont intimement liés au parcage nocturne. Après avoir divagué la journée sur l'ensemble du terroir, les animaux sont réunis et gardés pendant la nuit sur une surface restreinte ([Duncan et al., 2013](#)). Ce parcage peut se répéter sur le

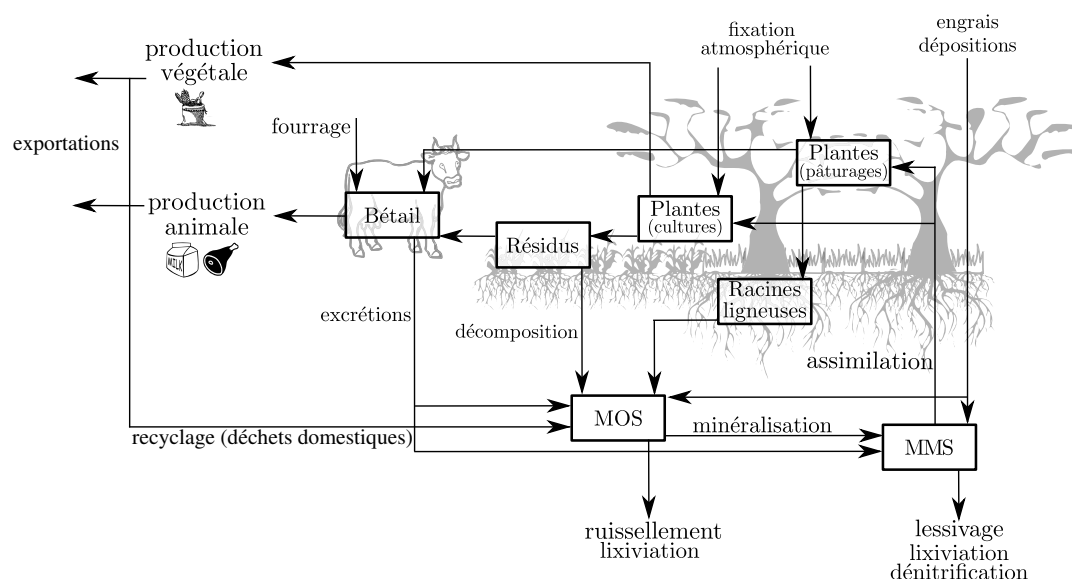


FIGURE 4 – Cycle biogéochimique de l'azote entre les compartiments de l'agro-écosystème. MOS et MMS signifient respectivement matière organique du sol et matière minérale du sol

même endroit plusieurs jours voire plusieurs semaines. Ces flux sont détaillés ci-dessous (section 0.3.2.2).

0.3.2.2 Équilibres entrées-sorties des flux d'azote et restauration de la fertilité

Une des caractéristiques majeures des cycles biogéochimiques des agro-écosystèmes est liée à l'exportation de nutriments hors des surfaces cultivées au moment des récoltes et dans certains cas à l'exportation hors du système de produits animaux (par exemple vente sur les marchés des cultures de rente, de bétail ou de produits laitiers). Dans la majeure partie des systèmes agricoles, si rien n'est fait pour contrebalancer ces pertes, les rendements diminuent jusqu'à un épuisement total du sol. Or les SASP-AO sont principalement établis sur des Lixisols (IUSS Working Group WRB et al., 2006), qui sont des sols dit anciens, fortement évolués et par conséquent naturellement pauvres en matière organique et en nutriments. Ces sols sont très sensibles à l'érosion.

À long terme, la conservation de la fertilité repose sur plusieurs processus dont l'apport de nutriments vers les surfaces cultivées et la fermeture des cycles biogéochimiques (c'est-à-dire la limitation des pertes, notamment par lixiviation ou volatilisation). Les bouleversements liés notamment à la croissance démographique et le besoin en terres cultivées ont tendance à réduire les surfaces non cultivées. Or, ces dernières sont des zones de captation des nutriments par la végétation : les arbres en profondeur ou les légumineuses par leur capacité à fixer l'azote atmosphérique. Pour compenser ces déséquilibres, l'apport de nutriments provenant de sources extérieures à l'agro-écosystème peut s'avérer nécessaire.

Il existe différentes manières d'apporter des nutriments sur les surfaces cultivées. Dans les SASP-AO, la fertilité des sols cultivés est traditionnellement liée à deux pratiques agricoles : la jachère et les apports en matière organique des surfaces non cultivées vers les surfaces cultivées.

La restauration de la fertilité des sols par la jachère

[Sébillotte \(1993\)](#) définit la jachère comme « l'état de la terre d'une parcelle entre la récolte d'une culture et le moment de la mise en place de la culture suivante. La jachère se caractérise, entre autres, par sa durée, par les techniques culturales qui sont appliquées à la terre, par les rôles qu'elle remplit ». Il existe donc potentiellement autant de jachères que de systèmes agricoles. Dans les SASP-AO, les fonctions des savanes arbustives ou arborées qui s'établissent pendant les longues périodes de jachère sont multiples. La jachère a comme fonction principale celle d'améliorer la qualité du sol pour le prochain cycle cultural : elle protège les sols de l'érosion ([Pieri, 1992](#)), permet la régénération des sols par une augmentation de la matière organique et des éléments minéraux et par une augmentation de la végétation souterraine ([Floret and Pontanier, 2001](#); [Floret C. et Pontanier, 1998](#)). La jachère a aussi un rôle important comme zone de pâturage pour les troupeaux, en particulier en saison des pluies et en début et fin de saison sèche ([Ickowicz et al., 1998](#); [Ickowicz and Mbaye, 2001](#)) quand les résidus de culture sont épuisés (voir section suivante sur les transferts de fertilité par le bétail et l'Encadré 4 sur les autres fonctions de la jachère).

Les durées de jachère dans les rotations peuvent être très variables en fonction de la localisation du champ et de la pression sur les terres et des combinaisons sol/climat. Cette variabilité est aussi liée aux fonctions de la jachère : la durée nécessaire pour éliminer les adventices et pathogènes n'est pas la même que pour retrouver un taux de matière organique suffisant pour remettre en culture le sol. À Sare Yero Bana (voir Encadré 1) par exemple les durées s'étendent de 1 à 17 ans ([Manlay et al., 2002](#); [Akpo et al., 2002](#)).



Encadré 5 : Autres fonctions de la jachère dans les SASP-AO

Au-delà de son rôle dans la restauration des stocks de nutriments des sols cultivés, la jachère a d'autres fonctions dans les SASP-AO. Après quelques années d'abandon cultural, elle permet le retour de la faune sauvage ([Chotte et al., 2001](#)), d'éradiquer la présence de certaines adventices et pestes associées aux cultures ([Akobundu et al., 1999](#); [Wittig et al., 2011](#); [Samaké et al., 2006](#)). La jachère a aussi un rôle d'approvisionnement de plantes médicinales, de bois de chauffe et de bois d'œuvre. Enfin la jachère a un rôle de réserve foncière et de réserve de biodiversité. Ces aspects ne sont pas développés ici (voir par exemple [Floret C. et Pontanier, 1998](#)).

Les transferts de fertilité par les mouvements circadiens du bétail

Le bétail a un rôle important dans la fertilité des sols des agro-écosystèmes d'Afrique de l'Ouest par la production de fumure. Les composantes spatiales de l'agro-écosystème sur lesquelles se nourrit le bétail varient au cours de la saison. Pendant la saison des pluies, le bétail se nourrit sur les zones de pâturages : les zones cultivées sont protégées de l'herbivorie. Pendant la saison sèche, le bétail se nourrit préférentiellement des résidus de culture qu'il transforme en fumure. Cette consommation par le bétail participe dans certains cas à une compétition avec d'autres utilisations des résidus comme combustible ou matériau de construction ou comme amendement du sol, soit par compostage, incorporation directe ou paillage (Tittonell et al., 2015). En fin de saison sèche, quand les résidus de culture sont consommés, le bétail va pâturer dans les jachères et les savanes. Le parcage nocturne consiste à garder le bétail sur une zone restreinte pendant la nuit, dans les champs de case à proximité des habitations. Parce que le bétail ne pâture pas la nuit, mais excrète environ la moitié des nutriments ingérés (Manlay et al., 2004a), le parcage nocturne permet un transfert net de nutriments de la zone de pâturage vers la zone de parcage. Ces pratiques agricoles sont autant de leviers à la disposition des agriculteurs.



Encadré 6 : Autres fonctions de l'élevage dans les SASP-AO

Le bétail fournit différentes fonctions aux SASP-AO qui ne sont pas qu'alimentaires (production de viande et de produits laitiers) ou agricoles (traction des machines agricoles). Le bétail a aussi des fonctions essentielles dans la vie sociale (rites religieux et culturels). Enfin le bétail peut être un moyen de thésaurisation (en anglais hoarding), en particulier dans les lieux où le système bancaire est peu présent (Dahou, 2008). Dans ces cas-là, le nombre de têtes de bétail compte et peut conduire à une charge animale supérieure aux capacités de charge de la zone. Par exemple, au Burkina Faso, Vergonjeanne 2016 reporte : « La commune de Barani compte près de 22 000 bœufs, précise Nana du service vétérinaire. Mais il n'en faudrait que 18 000 pour pouvoir les nourrir correctement, vu la faiblesse des ressources fourragères de la zone pastorale. Celle-ci couvre près de 50 000 hectares, de la frontière malienne au Nord jusqu'au rivage du fleuve Sourou à l'Ouest ».

0.3.3 Croissance démographique, autosuffisance et intensification écologique

Longtemps, les besoins en terre cultivée liés aux besoins alimentaires ont permis de conserver de grands espaces de pâturage pour les troupeaux et de mettre en place des périodes de jachères longues au sein des rotations. L'accroissement démographique (World Bank, 2016) et la sédentarisation augmentent la pression sur les terres arables (par le besoin de production de même que

par l'augmentation de main-d'œuvre) : la surface de terres consacrées à la production céréalière en Afrique subsaharienne a été multipliée par deux en 50 ans, passant d'environ 50 millions à plus de 100 millions d'hectares (World Bank, 2016). L'augmentation de l'espace cultivé a été la principale variable d'ajustement permettant de répondre aux besoins alimentaires en l'absence d'augmentation des rendements. L'espace devient un facteur limitant et sa gestion un levier majeur pour l'optimisation de la production agricole.

L'utilisation des intrants en Afrique de l'Ouest est faible comparée à celle des pays du Nord ou des pays ayant mis en place des politiques de type « révolution verte ». La faible utilisation d'intrants en Afrique de l'Ouest vient de la difficulté d'accès pratique et économique. Les intrants ont surtout été utilisés pour les cultures de rente comme l'arachide ou le coton, car ils ont bénéficié de subventions de politique agricole (Casswell, 1984; Dahou, 2008).

L'intensification écologique est une notion assez récente (Cassman, 1999; Griffon, 2009; Doré et al., 2011; Bonny, 2011) dont l'objectif est d'augmenter la production agricole tout en préservant l'environnement d'effets négatifs tels que l'eutrophisation ou la diminution de la biodiversité. La transition vers des systèmes de culture durables et performants est intimement liée à la fermeture des cycles biogéochimiques. Cette fermeture est notamment associée à une meilleure gestion des ressources naturelles et des services écosystémiques à l'échelle des agro-écosystèmes afin de limiter les besoins en sources extérieures de nutriments (par exemple : apport en matière organique). L'utilisation de légumineuses, le recyclage des nutriments et une meilleure intégration agriculture-élevage sont autant de leviers au service de ce bouclage des cycles biogéochimiques (Peyraud et al., 2015).

En ce sens, l'intégration de l'agriculture et de l'élevage tel qu'il s'est établi au fil des siècles dans les SASP-AO peut apparaître comme un système agro-écologique performant. Cependant face aux déséquilibres liés à la croissance démographique et dans un contexte de changement climatique, des questions se posent quant à l'intensification de la production agricoles dans ces systèmes à partir de son organisation originelle.

0.4 Objectif général de la thèse

Mon travail de thèse a pour objectif une meilleure compréhension des mécanismes affectant la productivité et la durabilité des systèmes agro-sylvo-pastoraux d'Afrique de l'Ouest et de mieux appréhender les conséquences du changement d'usage des sols sur les stocks et les flux de nutriments. Il s'agit plus précisément d'étudier les leviers permettant de conduire à une productivité suffisante et durable.

Les pratiques agricoles sont les leviers des agriculteurs pour modifier le fonctionnement de l'agro-écosystème. La manière donc ces pratiques affectent le fonctionnement de l'agro-écosystème nous a amené à les classer en plusieurs catégories. Dans ce manuscrit, nous nous intéresserons à deux types de pratique que nous avons appelées : (1) les *pratiques organisa-*

tionnelles et (2) les *pratiques d'interconnexion*. La première catégorie comprend les pratiques qui affectent l'organisation spatiale et temporelle de l'agro-écosystème : par exemple la durée de rotation, la durée de jachère dans la rotation et le rapport des surfaces entre les différentes composantes spatiales de l'agro-écosystème. La seconde catégorie comprend les pratiques qui affectent les flux de nutriments entre les différentes composantes de l'agro-écosystème tels que l'ajout d'engrais ou les flux liés au bétail.

Nous nous intéresserons à trois leviers particuliers que nous avons identifiés comme pertinents : (1) la durée de rotation des cultures ainsi que la durée de jachère dans une rotation peuvent en effet influencer sur la productivité totale de l'agro-écosystème, (2) la gestion du bétail parce qu'elle impacte directement les transferts de nutriments dans l'agro-écosystème et (3) l'effet des différentes sources d'apports de nutriments dans l'agro-écosystème (engrais chimiques, fumure organique ou supplémentation alimentaire au bétail).

L'influence de ces pratiques agricoles gérant la restauration de la fertilité (jachère, engrais) et les transferts de fertilité (mouvements du bétail) sont *a priori* très dépendantes des surfaces des composantes spatiales. En effet, selon les rapports des surfaces sources et puits, les flux vont tantôt mener à la concentration ou à la dilution de nutriments. Une manière d'étudier les interactions entre ces leviers est d'étudier leur impact quand les surfaces de chaque composante spatiale varient pour une surface totale constante.

Pour étudier les leviers nommés ci-dessus, nous avons choisi de développer et d'analyser des modèles biogéochimiques de type stocks-flux, à l'échelle d'un agro-écosystème, en prenant en compte les différentes composantes spatiales. Nous nous positionnons dans la lignée des auteurs qui considèrent qu'il s'agit d'outils intéressants pour étudier les agro-écosystèmes (Walters et al., 2016). Un des enjeux de cette thèse est donc d'adapter le cadre théorique développé pour les écosystèmes naturels aux particularités des agro-écosystèmes.

Pour utiliser avec succès les modèles de compartiments en agro-écologie, les modèles doivent être adaptés aux caractéristiques spécifiques des agro-écosystèmes. Comme nous l'avons vu précédemment, les SASP-AO présentent une structure spatiale forte. Nous avons choisi la représentation en méta-écosystème car cela nous a paru être un moyen simple mais pertinent pour appréhender l'hétérogénéité des systèmes agro-sylvo-pastoraux, pour en étudier le fonctionnement local (à l'échelle d'une composante spatiale) et global (à l'échelle de l'agro-écosystème) grâce notamment à l'étude des relations sources-puits. Par ailleurs, les agro-écosystèmes sont caractérisés par une dynamique temporelle forte intra-annuelle avec les pratiques saisonnières (par exemple, par la récolte et l'exportation des cultures, les semis, l'application d'engrais ou la gestion du bétail) et inter-annuelles avec des changements d'usage des terres tels que le passage d'une culture à une jachère. Pour identifier l'organisation des agro-écosystèmes et les pratiques qui optimisent la productivité des cultures, il est essentiel d'accorder beaucoup d'attention à l'échelle de temps à laquelle les mécanismes sont incorporés dans le modèle. De même, en ce qui concerne la structuration spatiale, une grande attention doit être accordée à l'identification des composantes spatiales pertinentes de l'agro-écosystème (par exemple, les jachères, les

champs de culture ...) et les flux qui les relient (par exemple, les transferts de nutriments liés au déplacement du bétail à travers l'agro-écosystème).



Encadré 7 : Systèmes agronomiques : dénominations

Pour [Mazoyer \(1985\)](#), le terme générique *système agricole* désigne « l'ensemble des notions et concepts par lesquels on prétend appréhender les processus de production agricole, leurs transformations et leurs variations » (Pour aller plus loin sur les définitions de systèmes de production, voir [Brossier, 1987](#)).

Dans la suite de ce manuscrit, les systèmes d'intérêt seront simplement appelés agro-écosystèmes. Cette dénomination a été choisie pour mettre en avant l'approche écologique des systèmes agricoles (voir le concept d'agro-écosystème par [Gliessman, 2015](#)). En fonction de l'écosystème étudié, il est plus ou moins facile de définir ses limites physiques (ou frontières). Ici, l'agro-écosystème (de type SASP-AO) est un écosystème sous forte pression anthropique dont la fonction d'intérêt principale est la production agricole. L'agro-écosystème est constitué d'un ensemble de sous-systèmes par lesquels circulent les nutriments liés à la production végétale ou animale. Ses limites sont définies spatialement comme l'ensemble des terres appartenant à un village.

Chaque chapitre correspond à l'étude d'un modèle de méta-écosystème différent, mais chacun représente un agro-écosystème ; ils diffèrent par leur degré d'abstraction par rapport à la réalité. Ainsi dans certains modèles certains compartiments seront implicites. L'étude de modèles différents est liée aux questions différentes auxquelles on a cherché à répondre.

0.5 Organisation du manuscrit

Ce manuscrit de thèse est structuré en trois chapitres, ordonnés chronologiquement par rapport au travail de thèse. Cet ordre a été suivi pour respecter la chronologie de la réflexion qui a eu lieu au cours de ces trois ans. Dans chaque chapitre, nous nous intéresserons à l'effet d'un ou plusieurs leviers sur la production agricole (végétale et/ou animale).

Le **premier chapitre** correspond au travail de recherche le plus spécifique à une région, puisqu'il a été construit et paramétré pour correspondre au cas particulier de Sare Yero Bana (voir Encadré 1). Dans ce chapitre nous regarderons les effets de l'utilisation de la jachère et des mouvements du bétail sur la restauration de la fertilité des sols et sur l'optimisation de la production végétale des SASP-AO. Le premier modèle est aussi le plus complexe, puisqu'il comprend 12 variables d'état et est saisonnalisé. Cette complexité rendait son analyse mathématique irréalisable, le modèle a donc été étudié par simulations numériques.

La volonté de mieux comprendre les processus de transferts liés à l'herbivorie a mené à l'écriture d'un modèle plus simple décrit dans le **second chapitre**. Dès lors, nous ne nous inté-

ressons plus seulement à l'effet des herbivores sur la productivité des surfaces cultivées, mais aussi à la capacité des herbivores à transférer des nutriments durablement. Dans ce chapitre, qui modélise un élément générique limitant la production primaire, nous utiliserons des outils mathématiques de la théorie du contrôle afin d'optimiser la production primaire des surfaces cultivées. Ces outils nous permettent d'adapter en temps réel les leviers (dans notre cas la valeur de la pression d'herbivorie) en fonction de l'état de certains composants du système (par exemple les stocks de nutriments dans les plantes) afin de maximiser la production primaire des surfaces cultivées par optimisation des transferts de fertilité.

Dans les **deux premiers chapitres**, les herbivores sont implicitement représentés dans les modèles et sont uniquement considérés comme un vecteur de nutriments. Le **troisième chapitre** est né de la volonté d'explicitier la production animale dans nos modèles d'agro-écosystème. En effet, dans les agro-écosystèmes mixtes, les herbivores ne sont pas utilisés uniquement comme vecteurs de nutriments, mais ils ont aussi un intérêt agricole propre. Dans ce chapitre, nous n'essaierons plus seulement d'optimiser la production végétale seule, mais aussi de prendre en compte l'élevage à travers l'optimisation de la production de viande ou de la taille du troupeau (thésaurisation). Les fonctions de l'élevage en Afrique de l'Ouest sont en effet diverses. Afin de comparer deux stratégies agricoles différentes, une misant sur la production animale (maximisation des flux) et une autre sur une gestion des risques (maximisation des stocks), nous procéderons à deux optimisations multicritères : la première optimise la production végétale et la production animale et la seconde optimise la production végétale et la taille du troupeau. Les solutions optimales sont évaluées par l'obtention des fronts de Pareto. Les **deux premiers chapitres** considèrent des agro-écosystèmes fonctionnant en autonomie, sans apport extérieur. Dans un contexte d'augmentation de la population et de nécessité d'augmenter la production agricole, la question se pose de l'utilisation d'intrants d'origine extérieure et de l'autosuffisance des agro-écosystèmes. Dans ce **troisième chapitre**, l'optimisation du rapport de surface entre zone cultivée et zone non cultivée ainsi que la taille du troupeau est étudiée en fonction du niveau d'intrants d'origine extérieure.

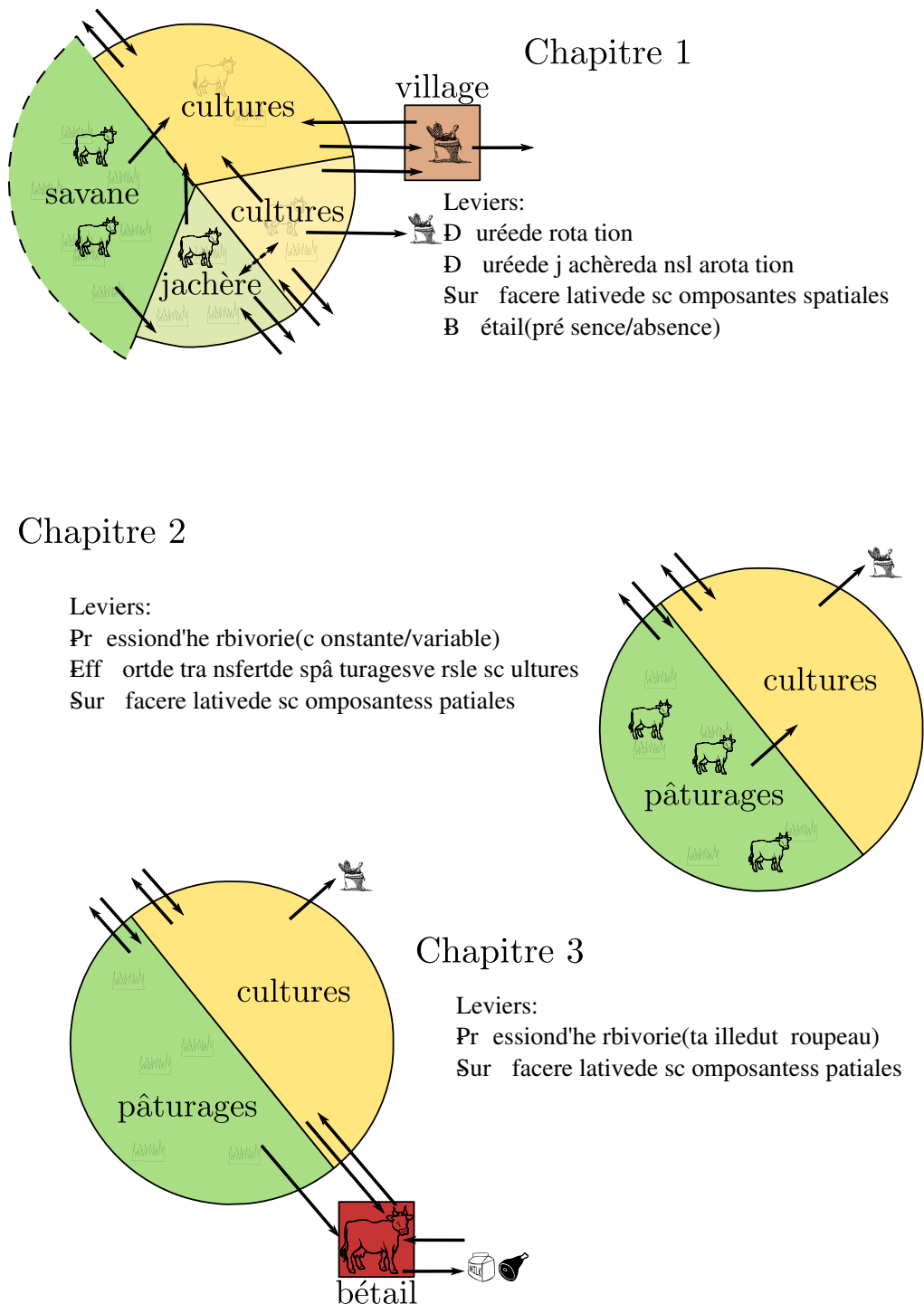


FIGURE 5 – Schéma général représentant les structures des modèles des trois chapitres du manuscrit. Les composantes spatiales en vert sont les composantes non cultivées, celles en jaunes sont les composantes cultivées. La saisonnalité du chapitre 1 n’est pas représentée : toutes les flèches ne sont pas actives en même temps. De même, ce schéma ne représente pas les compartiments d’azote représentés dans les modèles (Plantes, Résidus, Matière organique du sol, Matière minérale).

• Transition 1 •

Dans ce premier chapitre, nous nous intéressons à l'influence de la structure des systèmes agro-sylvo-pastoraux d'Afrique de l'Ouest (SASP-AO) sur la production agricole. Les SASP-AO sont composés de surfaces cultivées (utilisées pour la production vivrière et la production de rente) et de surfaces non cultivées (jachère et savane). La production végétale de ces agro-écosystèmes dépend de la dynamique spatio-temporelle des flux d'azote entre les différents compartiments. L'organisation spatiale des SASP-AO varie au cours du temps, du fait en particulier de la rotation des cultures (mise en jachère). Les pratiques agricoles doivent également s'adapter au cycle annuel qui est composé d'une saison sèche et d'une saison humide.

Nous avons cherché à comprendre comment certaines pratiques agricoles pouvaient influencer la production par leur influence sur le cycle de l'azote. Nous nous sommes intéressés à trois leviers : (1) la durée de rotation et la durée des jachères dans les rotations, (2) la proportion de surface allouée aux différentes zones cultivées (case/brousse) de l'agro-écosystème et (3) la présence / absence du bétail dans l'agro-écosystème.

Pour explorer cette question, nous avons développé un modèle mathématique de type méta-écosystème pour représenter un SASP-AO traditionnel. Dans le modèle, quatre sous-systèmes interconnectés sont représentés : l'auréole de case, l'auréole de brousse, la savane et le village. Le modèle est de plus *saisonnalisé*, la dynamique de la saison sèche étant différente de celle de la saison humide.

Ce modèle étant assez complexe, nous avons développé un package R permettant aux personnes désirant l'utiliser de le faire facilement (voir en annexe E, [sous-section 1.5.5](#)).



Auréole de savane, Haute Casamance, Sénégal, avril 2017 (crédit photo A. Bisson)

West African mixed farming systems as meta-ecosystems: an ecological source-sink modelling approach of the nitrogen cycle and crop production

Ce chapitre devrait être soumis à la revue *Ecological Modelling* en 2019.

Anne Bisson^{1,2}, Céline Casenave¹, Raphaël Manlay^{2,3}, Simon Boudsocq², Jonathan Vayssieres^{4,5,6}, Sébastien Barot⁷, Dominique Masse² et Tanguy Daufresne².

¹: MISTEA, Univ Montpellier, INRA, Montpellier SupAgro, Montpellier, France

²: Eco&Sols, Univ Montpellier, IRD, INRA, Montpellier Supagro, CIRAD, Montpellier, France

³: AgroParisTech, 75005, Paris, France

⁴: CIRAD, UMR SELMET, Dakar, Senegal

⁵: SELMET, Univ Montpellier, CIRAD, INRA, Montpellier SupAgro, Montpellier, France

⁶: PPZS, Pastoral Systems and Dry Lands – ISRA, Hann BP2057, Dakar, Senegal

⁷: Sorbonne Universités, IEES, UMR 7618, UMPC, CNRS, INRA, IRD, Paris, France

Résumé

Les systèmes agricoles mixtes de l'Afrique de l'Ouest sont des agro-écosystèmes pauvres en nutriments qui combinent production végétale et animale. Leur fertilité repose traditionnellement sur la pratique de la jachère et sur les transferts de nutriments par le bétail de la savane vers les terres cultivées grâce au parcage nocturne. Cependant, la croissance démographique et les évolutions socio-économiques menacent la durabilité de ces systèmes. Pour comprendre comment les pratiques agricoles et la gestion du paysage affectent la production agricole, nous avons construit un modèle de type méta-écosystème représentant les stocks et flux d'azote dans l'agro-écosystème. Nous avons examiné différents scénarios de gestion des jachères en présence ou absence de bétail. Nous avons paramétré et appliqué le modèle à un cas spécifique du village de Sare Yero Bana, agro-écosystème du biome Guinéo-Soudanien dans le sud du Sénégal.

Nos résultats suggèrent que la production végétale dépend fortement de la dynamique source-puits de l'azote au sein de l'agro-écosystème. En l'absence de bétail, la production agricole maximale est obtenue pour une durée intermédiaire de mise en jachère, ce qui met en évidence un compromis entre l'affectation de la surface des terres à la production (terres cultivées) et la restauration de la fertilité (jachère). En présence de bétail, la production agricole maximale est obtenue pour une durée de jachère plus courte et est nettement plus élevée qu'en l'absence de bétail. Ce résultat met en évidence le rôle positif du bétail en tant que vecteur d'azote des parcours de savane jusqu'aux terres cultivées. Cependant, elle met également en évidence une interaction négative entre le bétail et la jachère, ce qui suggère que la configuration optimale de la gestion du bétail et de la jachère dépend fortement du contexte.

Nous soutenons que l'approche méta-écosystème est particulièrement pertinente pour l'étude des agro-écosystèmes caractérisés par une grande hétérogénéité spatiale. Ce travail peut être considéré comme une étape vers un nouveau cadre de modélisation, intégrant des outils issus de l'écologie théorique pour aborder les questions agronomiques.

Mots-clés : Systèmes agricoles mixtes d'Afrique de l'Ouest, Méta-écosystème, jachère, azote, troupeau, production agricole

Abstract

West African mixed farming systems are nutrient poor agro-ecosystems combining crop and livestock production. Their fertility traditionally relies on fallowing, and on nutrient transfers by livestock from savanna to croplands. However, demographic and socio-economic changes threaten the sustainability of these systems. To understand how agricultural practices and landscape management affect crop production, we built a meta-ecosystem model of nitrogen fluxes, and we examined different scenarios of fallow management with or without the presence of livestock. We parametrized and applied the model to a specific case of agro-ecosystem from the Guineo-Sudanian biome in Southern Senegal.

Our results suggest that crop production is highly dependent on the source-sink dynamics of nitrogen. In absence of livestock, maximum crop production is obtained for an intermediate duration of fallowing, highlighting an allocation trade-off of land surface to production (cropland) versus fertility restoration (fallow). In presence of livestock, maximum crop production is obtained for a shorter duration of fallowing and is markedly higher than in absence of livestock. This result highlights the positive role of livestock as a vector of nitrogen from savanna rangelands to cropland. Yet, it also highlights a negative interaction between livestock and fallowing, which suggests that the optimal configuration of livestock and fallow management is highly context-dependent.

Overall, we argue that the meta-ecosystem approach is particularly relevant for the study of agro-ecosystems characterized by high spatial heterogeneity, and this work can be seen as a first step toward a new modelling framework, integrating tools from theoretical ecology to address agronomic issues.

Keywords: African mixed-farming system, meta-ecosystem model, fallow, nitrogen, livestock, crop production

1.1 Introduction

In sub-humid West-Africa climates, most farms are traditional mixed farming systems combining crop and livestock production. For a long time, West-African mixed farming systems (WAMFS) were relatively well adapted to the population needs, in the local context of subsistence agriculture (Garrity et al., 2012; Jalloh et al., 2012; Sebastian, 2014). However, they are currently facing important demographic, social, economic and environmental changes Jalloh et al. (2013). Over the last decades, demographic growth has led to an urgent need to increase agricultural production. The increase has been mainly achieved by the expansion of cultivated areas, leading to a gradual disappearance of fallowing, a key component of traditional farming systems. These changes are threatening biomass production and soil fertility, mainly through a decrease of carbon and mineral nutrient stocks in soils (Schlecht et al., 2006; UNEP, 2008). In turn, the sustainability of the whole farming system is compromised, with dramatic social and economic consequences. These perspectives have fostered research on soil fertility, with the objective of providing innovative practices to increase the sustainability of agriculture in sub-Saharan Africa (Rufino et al., 2007). Increasing exogenous inputs of mineral nutrients and organic matter to soils may seem to be the best response to the decrease of soil fertility; however, the economic cost of fertilizers is often prohibitive for local farmers. Moreover, the use of exogenous fertilizers is increasingly recognized as a non-sustainable option, mainly because fertilizer production itself is not sustainable in the long run (Tilman et al., 2002). Therefore, alternative solutions are required to guaranty a more productive, yet sustainable agriculture in tropical West-Africa. Many soils of WAMFS are lixisols (IUSS Working Group WRB et al., 2006). These nutrient-poor soils with a high erodibility are subject to the formation of slaking crusts and to important losses of nutrients through leaching (Smaling et al., 1999). Therefore, crop production in these systems is likely to be particularly sensitive to nutrient loss at the landscape's level. Soil's capacity to prevent nutrient loss, also referred to as nutrient retention capacity, depends on soil's recycling efficiency of nutrients (Barot et al., 2007; Boudsocq et al., 2009) within the spatial components of the landscape, and on nutrient transfers between these components.

Since crop production is usually limited by nutrient availability, we argue that a better understanding of the cycling and transfers of nutrients across agricultural landscapes may help determine the spatial organization that optimizes crop production. The key role of nutrient cycling at both ecosystem (Aerts and Chapin III, 1999) and meta-ecosystem levels (Loreau et al., 2003) for primary production has been highlighted in theoretical ecology. For example, primary production in a given ecosystem may widely depend on processes that maintain fertility in the connected ecosystems through source-sink dynamics (Loreau et al., 2013).

Similarly to meta-ecosystems, agro-ecosystems are mosaics of subsystems forming networks of patches connected by fluxes of nutrients. In these landscapes, the productivity of crop fields depends on (1) local nutrient cycling within a subsystem, (2) transfers of nutrients be-

tween the connected subsystems, and therefore on (3) nutrient balance within each connected subsystem. Therefore, a better spatial organization of the mosaic of landscape subsystems and a better management of nutrient fluxes between subsystems may help increase crop production and its sustainability.

Here we propose to examine how spatial organization and agricultural practices in WAMFS affect soil fertility and crop production. Our study focuses on WAMFS of the Guineo-Sudanian biome (Le Houérou, 2009) at the beginning of intensification processes, when savanna is still extended enough to provide non-limiting rangeland for livestock. WAMFS are highly spatialized landscapes with two distinct cultivated subsystems surrounding the dwellings, namely, the “compound ring” (intensive crop fields) and the “bush ring” (extensive crop fields), and two non-cultivated subsystems, namely, fallows in the bush ring, and savanna (Figure 1.1a). Fluxes of nutrient between these subsystems, and the subsequent connectivity, are well documented (Diarisso et al., 2015; Manlay et al., 2004b; Prudencio, 1993). These fluxes mainly rely on livestock movements, crop harvest and on active spreading by farmers of household wastes across the landscape. Moreover, these factors all vary across the seasons. Therefore, livestock and land-use practices (e.g. the proportion of non-cultivated versus cultivated areas) represent the main driving-forces to optimize nutrient retention and nutrient transfers between subsystems, hence, crop production at the landscape’s level.

To assess how livestock and land-use practices can qualitatively affect the optimization of crop production, we developed and analysed a minimal mathematical model (as defined in Mooij et al., 2010) of nutrient stocks and fluxes in a WAMFS. More specifically, we examined how three driving-forces, namely, the extent of fallow in space and time, the presence/absence of livestock, and the ratio of land used for compound ring versus bush ring, affect crop production at the landscape level. With our model, we identified the optimal spatial organization for crop production, and the mechanisms by which these three driving-forces, individually or in combination, affect crop production.

1.2 Model

In this section, we describe the mathematical model that we proposed for our study. We focus on a well-documented case study in Guineo-Sudanian West Africa (Le Houérou, 2009): the village of Sare Yero Bana, in the High Casamance region of Senegal (N 12.81917, W 14.89024). All the parameters used in the model, their values, dimensions and their definitions are referenced in Appendix A. The equations of the subsystems models for each season and transition event during the year are summarized in the Appendix B.

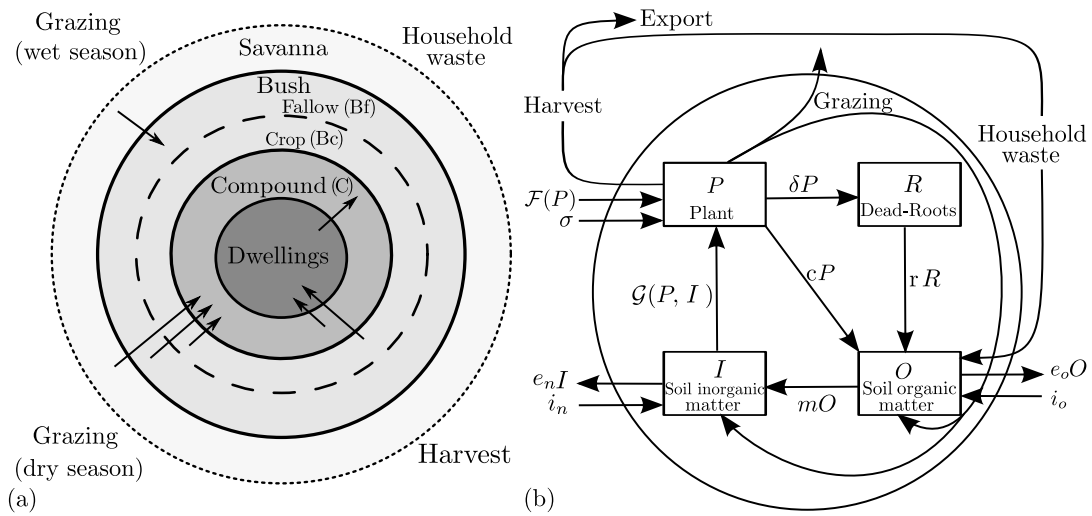


Figure 1.1 – (a) Representation of the fluxes occurring between the rings over a year in the whole agro-ecosystem. (b) Model of the nitrogen cycle in a generic subsystem of the agro-ecosystem. Representation of all stocks and fluxes occurring over a year. See Appendix A for the description of parameters.

1.2.1 Spatio-temporal structure of the model

In the following paragraphs, we first present the spatial structure of the model, then, we detail the two time scales considered in the model: the year (annual cycle), and the multi-year duration of the fallow/crop rotation cycle.

1.2.1.1 Spatial structure

Like many agro-ecosystems of West Africa, the landscape at Sare Yero Bana is structured in subsystems that are spatially organized in concentric rings around the dwellings (Manlay et al., 2004b). The compound ring (Figure 1.1a) is the closest to the dwellings, is under continuous cropping, and is usually cultivated with staple crops such as cereals (pearl millet – *Pennisetum glaucum*, maize – *Zea mays*, sorghum – *Sorghum bicolor*). The compound ring benefits from nutrient inputs as household wastes and livestock manure. Surrounding the compound ring is the bush ring, which is managed more extensively, and alternates cropping for cash (e.g., groundnut – *Arachis Hypogaea*) and fallow (a pioneer vegetation dominated by Combretaceae; Manlay et al., 2002). The compound and bush rings are surrounded by permanently uncultivated land covered with savanna and used as rangeland for livestock. There is thus an increasing intensification of cropping practices from the savanna to the dwellings.

Since we focus on crop production, the nutrient dynamics is explicitly represented in the bush and compound rings only. In the model, the compound and the bush rings are considered as subsystems whose areas are denoted by α_c and α_b , respectively. The dwellings and the savanna are simply considered as nutrient sinks or sources. We define sources and sinks according to

Loreau et al. (2013) where a source (respectively a sink) sub-system is an exporter (respectively an importer) of nutrient within the whole agro-ecosystem. The savanna is assumed to be a non-limiting source of nutrient; this assumption is discussed in section 3.6. The compound and bush subsystems are connected to each other and with the outside by different fluxes that gives the model of the agro-ecosystem the form of a meta-ecosystem model.

1.2.1.2 Annual cycle

Agricultural practices change over the seasons. Over one year, a short wet season (4-5 months) corresponding to the growing period for plants alternates with a long dry season (7-8 months). The wet season is characterized by erratic rains amounting annually to circa 1100 mm (Ardoin-Bardin, 2004). In our model, a year starts at the beginning of the wet season. In the sequel, T denotes the number of days in a year, τ the number of days in a wet season and the parameter n represents the number of years considered since year 0. The wet season of year n starts at day $nT + 1$ with sowing, and ends at day $nT + \tau$ with the harvest, which initiates the transition between the two seasons. The dry season lasts from day $nT + \tau$ to day $(n + 1)T$.

1.2.1.3 Crop-fallow cycle

The crop-fallow rotation is an agricultural practice that runs at the time scale of several years. It affects the spatial and temporal organizations of the agro-ecosystem and generates a particular set of nutrient fluxes. The “rotation” is defined as the succession of one cropping period followed by one fallow period. If L denotes the duration (in years) of the rotation and L_c the duration of the cropland period, then $L - L_c$ is the duration of the fallow period.

The bush subsystem includes multiple crop fields and fallow lands. To account for this heterogeneity and ensure that the cultivated part of the bush ring is constant over time, the bush subsystem is split into L subunits of the same area that will alternatively be in a state of cropland or fallow. At each instant, among the L subunits, L_c subunits will be in a state of cropland and $L - L_c$ in a state of fallow. With this mathematical trick, L (respectively L_c and $L - L_c$) represents both the duration (in years) of a rotation (respectively a cropping period and a fallow period) and the total number of subunits (respectively the number of subunits that are in a state of cropland, and the number of subunits that are in a state of fallow). Thus, the cropland ratio and the fallow ratio will be constant over a simulation and equal to $\frac{L_c}{L}$ and $(1 - \frac{L_c}{L})$, respectively.

For instance, consider a rotation duration of $L = 20$ years and a cropland period duration of $L_c = 15$ years, which implies a fallow period duration of $L - L_c = 5$ years. In that case, the bush subsystem will be split into 20 subunits. with at any time during the rotation, 15 subunits in a state of crop and 5 in a state of fallow. In that case, the proportion of subunits in a state of cropland is constant and equal to $15/20$.

1.2.2 Description of the compound and bush subsystem

The same generic model is used to represent the compound and bush subsystems (see the scheme in Figure 1.1b). This model focuses on the cycle of nitrogen, which is usually considered as the main limiting nutrient for crop production in Guineo-Sudanian West Africa (Pieri, 1992; Rufino et al., 2006; Smaling et al., 1999). Some processes that are specific to nitrogen (such as the biological nitrogen fixation) are taken into account in the model. However, it would be easy to adapt the model to phosphorus, which is the other main nutrient limiting primary productivity in these agro-ecosystems (Brouwer and Powell, 1998). The subsystem model that is considered is a nitrogen stocks and fluxes model composed of several interconnected nitrogen compartments. Fluxes of nitrogen between compartments within the subsystem and between the subsystem and its surroundings depend on which subsystem is in focus and on the season (Table 1.1). The different compartments and fluxes of one subsystem are presented in the following paragraphs. Nitrogen stocks and fluxes of one subsystem are expressed in kgN per hectare of the current subsystem (kgN ha^{-1}) and in kgN per hectare of the current subsystem and per day ($\text{kgN ha}^{-1} \text{ day}^{-1}$), respectively.

1.2.2.1 Nitrogen compartments

Each subsystem is composed of three compartments: the plant (P), the soil organic fraction (O) and the soil inorganic fraction (I), to which a fourth compartment, the dead roots of woody plants (R), is added in the case of the bush ring (Figure 1.1b).

The plant compartment represents the quantity of nitrogen contained in the plant per surface unit (kgN ha^{-1}). Each subsystem is assumed to contain one type of plant. In fallow, possible changes in digestibility and palatability of plants over time are not considered. For simplicity, we assume that in the compound subsystem and the cropland subunits of the bush subsystem the plant compartment P contains live biomass of crop during the wet season and crop residues (straw, litter, dead-roots) during the dry season.

The compartment of soil organic fraction and the compartment of soil inorganic fraction respectively represent the quantity of nitrogen under organic and inorganic form contained in the first thirty centimetres of the soil per surface unit ($\text{kgN} \cdot \text{ha}^{-1}$).

The dead roots of woody plants represents the quantity of nitrogen contained in the woody plants that develop in fallow per surface unit (kgN ha^{-1}). We model the root mortality in a single time when the fallow is cleared at the end of fallow.

For a subunit j (with $1 \leq j \leq L$) of the bush subsystem, the compartments P , O , I and R are denoted P_j , O_j , I_j and R_j , respectively and expressed in kgN per hectare of the subunit j [$\text{kgN} \cdot (\text{ha of bush subunit } j)^{-1}$]. We also introduce the function θ_j that characterizes the current state of the subunit j : $\theta_j(t) = 1$ if the subunit j is in a state of crop at time t , $\theta_j(t) = 0$ if the subunit j is in a state of fallow at time t . Within the bush subsystem, the total biomass

concentration of fallow plants (in kgN per hectare of fallow) is therefore

$$P_{bf} = \frac{1}{L - L_c} \sum_{j=1}^L P_j (1 - \theta_j) \quad [\text{kgN (ha of fallow)}^{-1}] \quad (1.1)$$

and the total biomass concentration of crop plants (in kgN per hectare of bush crop) is

$$P_{bc} = \frac{1}{L_c} \sum_{j=1}^L P_j \theta_j \quad [\text{kgN (ha of bush crop)}^{-1}] \quad (1.2)$$

Contrastingly, within the compound subsystem, the compartments P , O and I are simply denoted P_c , O_c and I_c , since the compound subsystem is cropped continuously. They are expressed in kgN per hectare of compound ring $[\text{kgN (ha of compound)}^{-1}]$.

	Wet season nT to nT + τ			Harvest at nT + τ			Dry season nT + τ to (n+1)T			Sowing/clearing at (n+1)T		
	comp.		bush	comp.		bush	comp.		bush	comp.		bush
	crop (c)	crop (bc)	fallow (bf)	crop (c)	crop (bc)	fallow (bf)	crop (c)	crop (bc)	fallow (bf)	crop (c)	crop (bc)	fallow (bf)
harvest γ				×	×	×						
sowing σ										×	×	× ₀
fallow transfer δ											× ₁	× ₁
bio fixation i_p		×	×									
growth \mathcal{G}	×	×	×									
losses e_n	×	×	×				×	×	×			
losses e_o	×	×	×									
household waste	×						×					
degradation r		×	×					×	×			
degradation c							×	×	×			
mineralization m	×	×	×				×	×	×			
deposition i_n	×	×	×				×	×	×			
deposition i_o	×	×	×				×	×	×			
grazing			×				×	×	×			
night corralling			×				×					

Table 1.1 – Summary of active fluxes depending on the rings and the instant in the annual cycle. Empty boxes symbolize an absence of flux, × an active flux, ×₀ and ×₁ are fluxes active during the crop/fallow and the fallow/crop switch, respectively. c:crop; bf: bush-fallow; bc: bush-crop.

1.2.2.2 Intra-subsystem Fluxes

The model includes 5 intra-subsystem fluxes (Figure 1.1b) that connect the different nitrogen compartments to each other:

- the growth of the plant compartment P through the uptake of inorganic nutrient I (growth function G) and the fixation of atmospheric nitrogen in the case of legumes (growth function F) during the wet season;
- the decay of the plant compartment P into soil organic matter O at rate c during the dry season. Plant mortality and degradation during the wet season are assumed negligible;

- the transfer of roots from the plant compartment P (only for woody plants) to the dead root compartment R (parameter δ), which only occurs in the bush subsystem during the switch from fallow to cropland after clearing (cf. 1.2.3.3). We indeed assume that roots die only when the fallow is cleared at the end of the fallow;
- the decay of the dead-root compartment R which decomposes into soil organic matter O at rate R , it only occurs in the bush subsystem;
- the mineralization of organic matter O into inorganic nutrients I at rate m .

Intra-subsystem fluxes are all linear and proportional to the amount stored in the compartment they originate from, except for plant growth function G (Equation 1.3). G is a modified logistic function with a carrying capacity K and a growth rate u proportional to the stock of inorganic nutrient I :

$$G(P, I) = uI \frac{K - P}{K} P \quad (1.3)$$

In fallow, the carrying capacity is the plant biomass at equilibrium in absence of herbivore (May and McLean, 2007). In cultivated subsystems, the carrying capacity represents the maximum stand biomass at the end of the wet season.

Atmospheric nitrogen is assimilated by legumes through symbiotic fixation: groundnut in cropland subunits of the bush subsystem, and wild species (as *piliostigma*, *indigofera spp.*, ...) in fallow subunits. We assume that the growth F (Equation 1.4) relying on nitrogen fixation is logistic, with a carrying capacity similar to that of G , and with a biological fixation rate i_p :

$$F(P) = i_p \frac{K - P}{K} P \quad (1.4)$$

To account for the variations of fertility in cultivated subunits of the bush subsystem, the carrying capacity K is re-set each year. In each cultivated subunit j of the bush subsystem, the carrying capacity K_j (Equation 1.5) is assumed to be proportional to the value of the compartment I at the beginning of the wet season:

$$K_j = \min(\omega I_j(nT), K_{\max}) \quad \forall j \text{ such that } \theta_j(nT) = 1 \quad (1.5)$$

Whereas in the fallow subunit j of the bush subsystem (that is for all j such that $\theta_j(nT) = 0$), $K_j = K_{bf}$.

1.2.2.3 Inputs and Outputs of nitrogen from or to the outside

In addition to the intra-subsystem fluxes, there are also some inputs and outputs of nitrogen from or to the outside. In the model, we have represented the passive input flux of nitrogen through dry and wet atmospheric depositions of mineral (parameter i_n) and organic (parameter i_o) nitrogen.

The sowing is considered as an additional punctual input of nitrogen that occurs at the beginning of the wet season. At this instant, the stock in the P compartment of the compound and bush subsystems is initialized at a value σ (in kgN ha^{-1}), except for the fallow subunits of the bush ring that were already in the state of fallow the year before. The value σ corresponds to the quantity of seeds sown per hectare. Note that when switching from cropland to fallow, the nitrogen stock in the seed bank from which fallow vegetation develops is naturally present in the environment. Losses of nitrogen from the compartments O and I passively occur through erosion, leaching, volatilization and denitrification. In the model, the parameters e_o and e_n account for the overall loss rates of organic and mineral nitrogen, respectively.

1.2.3 Inter-subsystems fluxes

The compound and bush subsystems are finally connected to each other through inter-subsystems fluxes. Two types of nitrogen fluxes connect the subsystems, namely, the spreading of household wastes from dwellings and the excretion of nitrogen by livestock. Household wastes are spread in the compound subsystem. They mainly originate from crops harvested in both the compound and the bush subsystem, and therefore generate a flux of nitrogen from the bush to the compound subsystem. Livestock generate fluxes of nitrogen between subsystems, and between the savanna and the subsystems, by ingesting nitrogen through grazing only during the day, and by excreting nitrogen during day and during night corralling through urine and faeces. The details of each of these fluxes are given in the following paragraphs.

1.2.3.1 Harvest and recycling fluxes

Crops from the compound subsystem fulfil most staple food needs of villagers, the rest coming from a small part of crops produced by the bush subsystem (Vigan, 2013). The other part of the crops produced by the bush subsystem is sold outside the village. Therefore, there is no exportation of nitrogen through the crop produced in the compound subsystem, whereas most of the nitrogen of the crop produced in the bush subsystem is exported from the agro-ecosystem.

The parameter γ represents the share of plant harvested, and the parameter ϵ represents the share of harvested cash crop exported from the agro-ecosystem. The quantity of crop $V(n)$ brought to the dwellings after the harvest for a year n is therefore:

$$V(n) = \underbrace{\alpha_c \gamma_c P_c(nT + \tau^-)}_{\text{from compound subsystem}} + \underbrace{\frac{L_c}{L} \alpha_b \gamma_{bc} (1 - \epsilon) P_{bc}(nT + \tau^-)}_{\text{from bush subsystem (cropland subunits)}} \quad (1.6)$$

where $nT + \tau^-$ is the time just before $nT + \tau$, at the end of the wet season, before the harvest. A portion λ_v of $V(n)$ is recycled in the agro-ecosystem and spread during the year in the compound subsystem as organic amendment. We assume that the spreading is constant over the

year, and that the entire quantity $V(n)$ for year n is consumed within the following year. Thus, the daily quantity of nitrogen spread in the compound subsystem from day $nT + \tau + 1$ to day $(n + 1)T + \tau$ is given by $\frac{\lambda_v V(n)}{T}$.

1.2.3.2 Livestock-driven fluxes

We assume that the process of the grazing of the livestock follows a Monod function characterized by the half-saturation constant for feed ingestion κ_κ (in kgN ha^{-1}) and a maximal grazing rate g_{\max} (in day^{-1}). A herd of κ TLU (TLU stands for Tropical Livestock Unit, corresponding to an average animal of 250 kg of live weight) that graze on a field containing P kgN ha^{-1} of palatable plant will so ingest $g_{\max} \frac{P}{\kappa_\kappa + P} \kappa \psi$ kgN per day, where ψ is the quantity of nitrogen (in kgN) per TLU that we assume constant.

The quantity ingested by livestock per day in each subsystem will finally depend on the season, the subsystem, the area of the subsystem, the available plant biomass, the palatability coefficient of the plants, the time spent in the subsystem, the half-saturation Monod constant κ_κ for feed ingestion and the maximal grazing rate g_{\max} .

During the wet season, the livestock are kept away from crops, graze in fallows and in the savanna and are corralled at night in fallows. The quantity of nitrogen ingested by the livestock per day in the fallow is therefore given by $\zeta_{wet} g_{\max} \frac{b_{bf} P_{bf}}{\kappa_\kappa + b_{bf} P_{bf}}$ (in kgN day^{-1}) where ζ_{wet} is the percentage of time spend by the livestock on fallows, the other part of the day being spend on savanna or corresponding to the night, and b_{bf} the palatability coefficient of the fallow plants. In this quantity, the part coming from the fallow subunit j of the bush ring is given by:

$$\phi_{wet}^j = \zeta_{wet} g_{\max} \frac{b_{bf} \frac{1}{L-L_c} P_j}{\kappa_\kappa + b_{bf} P_{bf}} \kappa \psi \quad \text{kgN day}^{-1} \quad (1.7)$$

During the dry season, the livestock graze all over the landscape, and are corralled in the compound subsystem at night. The concentration of nitrogen contained in the palatable plants in the bush and compound rings, that we denote P_{tot} , is given by :

$$P_{tot} = \frac{\left(1 - \frac{L_c}{L}\right) \alpha_b b_{bf} P_{bf} + \frac{L_c}{L} \alpha_b b_{bc} P_{bc} + \alpha_c b_c P_c}{\alpha_b + \alpha_c} \quad \text{kgN per ha of bush+compound rings} \quad (1.8)$$

where b_{bc} and b_{bf} are the palatability coefficients of the plants in the cropland part of the bush ring and in the compound ring, respectively. The quantity of nitrogen ingested by the livestock per day in the bush and compound rings is therefore given by $\zeta_{dry} g_{\max} \frac{P_{tot}}{\kappa_\kappa + P_{tot}} \kappa \psi$ (in kgN day^{-1}) where ζ_{dry} is the percentage of time spend by the livestock on the bush and compound rings, the other part being spend on savanna or corresponding to the night. In this quantity, the part

coming from the compound subsystem is:

$$\phi_{dry}^c = \zeta_{dry} g_{\max} \frac{\frac{\alpha_c b_c P_c}{\alpha_b + \alpha_c}}{\kappa_{\kappa} + P_{tot}} \kappa \psi \quad \text{kgN day}^{-1} \quad (1.9)$$

and the part coming from the subunit j (crop or fallow) of the bush subsystem is

$$\phi_{dry}^j = \zeta_{dry} g_{\max} \frac{\frac{1}{L} \frac{\alpha_b b_{bj} P_j}{\alpha_b + \alpha_c}}{\kappa_{\kappa} + P_{tot}} \kappa \psi \quad \text{kgN day}^{-1} \quad (1.10)$$

with $b_j = b_{bc}$ for a cropland subunit j of the bush subsystem and $b_j = b_{bf}$ for a fallow subunit j of the bush subsystem. We assume that feed requirements of livestock are always met and remain constant over time. Hence, a fixed *per-capita* quantity ρ of nitrogen has to be ingested daily (in kgN TLU⁻¹ day⁻¹), which amounts to a total quantity $\kappa\rho$ (in kgN day⁻¹). We assume that crop residues are more palatable than uncropped species (herbaceous, shrubs and trees) present in fallows and savanna (Manlay et al., 2004c). The savanna is a feed reservoir exploited only when cultivated areas cannot fulfil livestock requirements; in that cases, the complement of feed provided by the savanna per day is given by $\kappa\rho - \sum_{j=1}^L (1 - \theta_j) \phi_{wet}^j$ (in kgN day⁻¹) during the wet season and by $\kappa\rho - \phi_{dry}^c - \sum_{j=1}^L \phi_{dry}^j$ (in kgN day⁻¹) during the dry season. The presence of livestock in the agro-ecosystem induces additional losses due to metabolic constraints: a percentage λ_{κ} of the feed ingested is excreted, the rest being used for growth and reproduction. We assume that livestock biomass is kept constant and that the nitrogen allocated to growth and reproduction is exported outside the agro-ecosystem (for instance, through the sale of meat). A proportion ν of the excreted nitrogen returns to the soil as urine (compartment I); the remaining part $(1 - \nu)$ returns to the soil as organic nitrogen (compartment O) through the deposition of faeces. Overall, livestock transfer nitrogen from savanna to the bush subsystem during the wet season and to the compound subsystem during the dry season. The livestock feed exclusively during the day but excrete almost equally during day and night. Thus, night corralling generates a net transfer from feeding grounds to the corral. We assume that the livestock excrete during day and night the feed ingested during the day. The parameter h represents the proportion of excretion that occurs during the day, when livestock are grazing, and $(1 - h)$ is the proportion of excretion that occurs during the night, when livestock are corralled. As a consequence, the quantity of nitrogen excreted during one day in a subsystem (or subunit j of a subsystem) only depends on the quantity ϕ of nitrogen ingested during this day in this subsystem (or subunit j of a subsystem): it equals $h\lambda_{\kappa}\phi$ (in kgN.day-1). During the night, the quantity of nitrogen excreted in the corral (fallow during the wet season and compound during the dry season) is constant and equals $(1 - h)\lambda_{\kappa}\kappa\rho$ (in kgN.day-1) (see Figure 1.5 of the appendix B for a schematic representation of livestock-induced nitrogen fluxes).

1.2.3.3 Fallow-Crop switches

Fallow-cropland switches occur at the beginning of the wet season, at time nT . These switches do not lead to a spatial transfer of nutrients, but it changes the distribution of some compartments of nitrogen across subsystems. When switching from fallow to cropland, the compartment R of the concerned bush subunit is also updated at the beginning of the wet season to account for the transfer of the roots of senescent fallow biomass to soil organic matter. Plant stems are indeed cleared before the sowing and the woody part of the roots (percentage δ) of fallow biomass is transferred to the dead roots compartment R :

$$R_j(nT) = R_j(nT^-) + \delta P_j(nT^-) \quad (1.11)$$

where nT^- is the time just before nT , at the end of the dry season, before the sowing and the fallow clearing. We assume that R decays exponentially (Manlay et al., 2004c) at rate r and fuels the soil organic matter compartment O during the years following the switch.

1.2.4 Simulations

With the model previously introduced, we performed several simulations and made two distinct studies. For all the simulations, we assumed that the total area of the agro-ecosystem was constant and equal to 200 ha, which is roughly the size of the agro-ecosystem of Sare Yero Bana. Remind that this surface does not include the surrounding savanna, which is assumed to be non-limited in size. We performed simulations with and without ($\kappa = 0$ TLU) livestock. For the cases with livestock, we considered $\kappa = 410$ TLU, which is consistent with the herbivory pressure observed in Sare Yero Bana (Vigan, 2013) and is close to the average stocking-rate found in WAMFS (Landais and Lhoste, 1993; Robinson et al., 2011).

The first study we performed focuses on the impact of fallow extent on the biomass of crop harvested at the end of the wet season in the bush and the compound subsystems. More precisely, we tried to assess the consequences of an increase of the duration of rotation ($L = 10, 20, 50$ and 100 years) and the ones of an increase of the cropland ratio ($0 \leq \frac{L_c}{L} \leq L$). For this first study, we assumed a constant ratio $\alpha_c : \alpha_b$ of $1/3$ which corresponds to 50 ha of compound and 150 ha of bush, as observed recently in Sare Yero Bana (Vigan, 2013).

In a second study, we examined how the compound ratio impacts the biomass of crop harvested at the end of the wet season in the bush and the compound subsystems, fallow extent being fixed. There is no variation in spatial organization and practices within one simulation.

Simulations were performed with R (R Core Team, 2016) by using the Runge–Kutta method of the package deSolve (Soetaert et al., 2010) that enables to numerically integrate systems of ordinary differential equations. Each simulation (one simulation per set of parameters tested) was performed over 300 years, which was enough to reach the periodic equilibrium of the system. A sensitivity analysis was performed using the Morris method that is implemented in the

package sensitivity (Pujol et al., 2017). The effect of each parameter of the model on the bush, the compound and the total crop production was examined (see Appendix D, subsection 1.5.4).

1.3 Results and Discussion

1.3.1 Validation of the model

The model is set up to be qualitatively rather than quantitatively predictive. It is designed to be simple enough to provide a mechanistic understanding of the way agricultural practices influence crop production. Yet, the comparison of the main outputs to data from Sare Yero Bana shows a rather good fit (case 1 of Table 1.5 presented in Appendix C, subsection 1.5.3). More precisely, nitrogen fluxes related to livestock and harvest are close to field data from Manlay et al. (2004a,b) in both the cropland subunits of the bush subsystem and the compound subsystem. On the other hand, nitrogen fluxes related to livestock in the fallow subunits of the bush subsystem are of the right order of magnitude, but they are largely overestimated. We suspect this overestimation arises mainly from simplifying assumptions regarding livestock dynamics and grazing behaviour. For instance, all the plants present in the fallows were assumed to be palatable. In reality, fallows contain unpalatable species (Ickowicz and Mbaye, 2001), in particular in late successional states. By overestimating the livestock-induced fluxes in fallow, livestock-induced fluxes from savanna tend to be reduced, which may explain the underestimation of crop production in the compound subsystem.

The abundance of legumes in fallows is poorly documented. Some *Acacia* spp and annual legumes are present but there is no precise estimate of the amounts of N fixed. However, the order of magnitude for biological nitrogen fixation fluxes ($50.4 \text{ kgN ha}^{-1} \text{ yr}^{-1}$) in our model is consistent with Cleveland et al. (1999) who gave the range of value $16\text{-}44 \text{ kgN ha}^{-1} \text{ yr}^{-1}$ for tropical savannas.

The sensitivity analysis (appendix D, subsection 1.5.4) shows that factors such as the surface of the bush subsystem α_b and the size of livestock κ are among the most influential factors. Some other parameters such as the harvest percentages (γ) and the plant parameter related to the level of atmospheric nitrogen fixation in crop subunits of the bush subsystem (ω) are also influential, but to a lesser extent. This result is not surprising, since these parameters are directly linked to the inputs/output balance of the system. The importance of the parameter h , which represents the percentage of nutrients excreted by livestock during the day (Manlay et al., 2004b) suggests that livestock management is a key driver in the system. It calls for the consideration of other types of livestock management in future studies performed with our model.

1.3.2 The agro-ecosystem as a meta-ecosystem with two main sources of nitrogen: the “Fallow Pump” and the “Livestock Pump”.

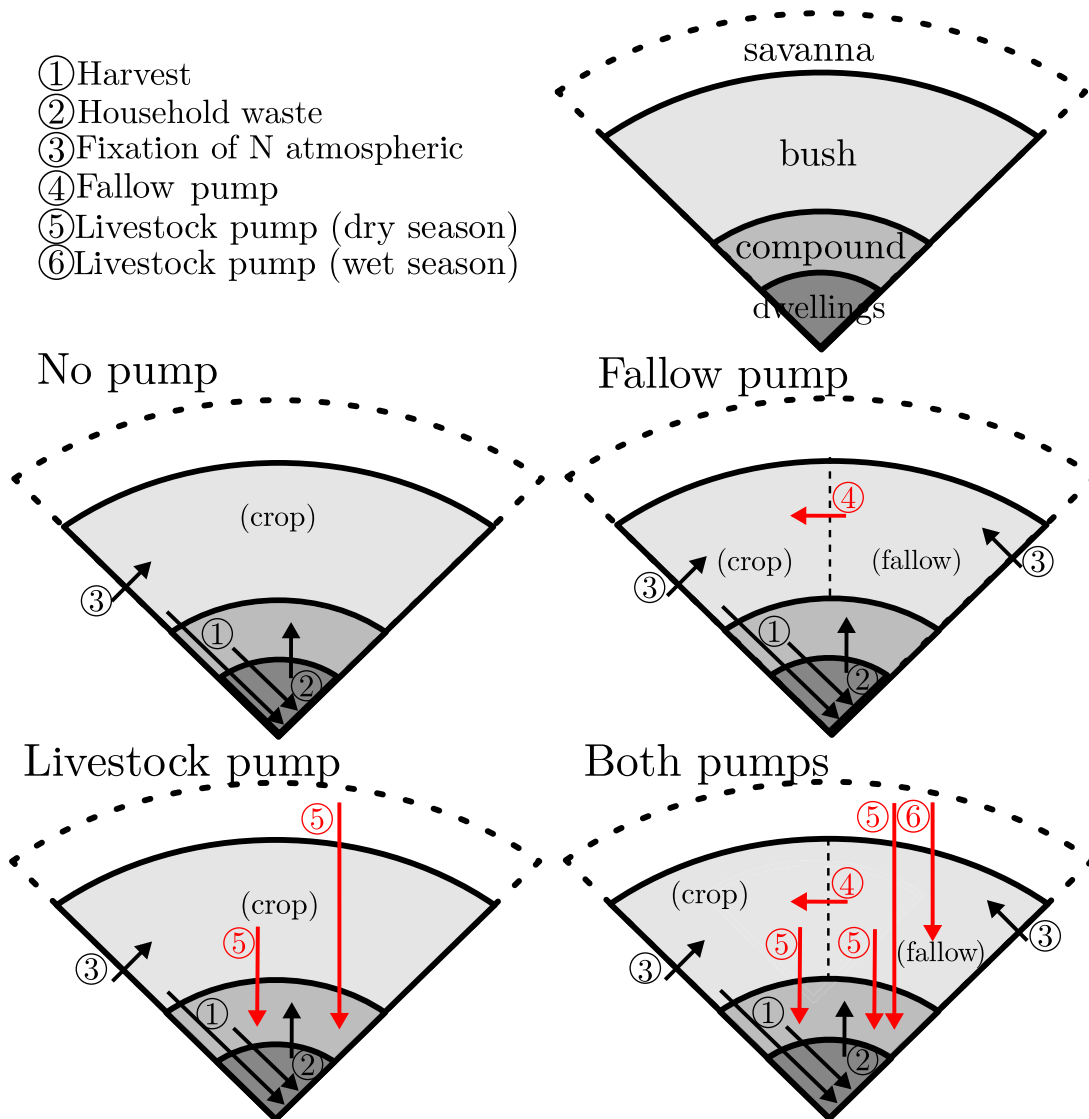


Figure 1.2 – Representation of the fluxes occurring between the rings depending on agricultural practices and livestock management. From top to bottom, left to right, without Fallow and Livestock Pumps, with Fallow but no Livestock, with Livestock and no Fallow, with both Fallow and Livestock Pump. The arrows in red represent fluxes due to pumps.

Crop production depends on available nitrogen. According to the meta-ecosystem theory (Gravel et al., 2010; Loreau et al., 2003), crop production should depend on net inputs of nitrogen to the agro-ecosystem, and on how these inputs are transferred to the subsystems that produce crop. Thus, to identify strategies optimizing crop production, we first need to understand what governs the intensity of the nitrogen fluxes to the agro-ecosystem, and then, how

these fluxes are transferred to cropland subunits and to the compound subsystem. Then, we need to identify how agricultural practices may influence these two processes.

Two “biological pumps”, resulting from source-sink dynamics within the agro-ecosystem have a major influence on the input of nitrogen to the agro-ecosystem, namely the “Fallow Pump” and the “Livestock Pump” (Figure 1.2). These terminologies are used by reference to the “whale pump” that brings nutrients from deep to shallower waters in the oceans (Roman and McCarthy, 2010).

Fallow land represents a source of nitrogen to the bush subsystem because it hosts legumes (that fix atmospheric nitrogen and transfers it to plant biomass and soil organic matter through nitrogen recycling). In addition, retention ability for soil inorganic nitrogen is important in fallow, because the leaching rate is lower in fallow than in others subsystems, due to a better plant cover (Pieri, 1992; Serpantié and Ouattara, 2001). Therefore, fallow subunits accumulate nitrogen, and this gain of nitrogen is later on transferred to cropland subunits when fallow subunits are cleared and cultivated. This net input of nitrogen to the agro-ecosystem is referred to as the “Fallow Pump”. On the other hand, livestock transfer nitrogen from the savanna, where they graze, to the bush and compound subsystems, where they are corralled overnight. This overall input of nitrogen to the agro-ecosystem is referred to as the “Livestock Pump”.

Fallow and livestock management influence how these two pumps maximize the overall input of nitrogen to the agro-ecosystem (Figure 1.2). In addition, within the agro-ecosystem, livestock management influences how nitrogen is transferred to subsystems producing crop. Indeed, through grazing and night corraling, livestock generate source-sink dynamics between fallow subunits and crop fields subunits within the bush subsystem, and between the bush subsystem and the compound subsystem. These source-sink dynamics vary across seasons.

We first studied the system in absence of livestock to understand how to optimize crop production with the Fallow Pump alone. Then, we studied the system in presence of livestock, to understand the effect of the Livestock Pump, the effect of the source-sink dynamics due to livestock, and the interaction between the Fallow and the Livestock Pumps.

1.3.3 Managing the Fallow Pump to maximize crop production: the effect of cropland ratio and rotation duration

Figure 1.3a depicts the impact of the cropland ratio L_c/L and the rotation duration L (the colour of the line varies from light to dark as the rotation duration L increases) on crop production in the bush subsystem (i.e. the sum of crop production in all the cropland subunits of the bush subsystem), in absence of livestock. They both affect the Fallow Pump and its effect on crop production in the bush subsystem, with consequences for crop production in the compound subsystem.

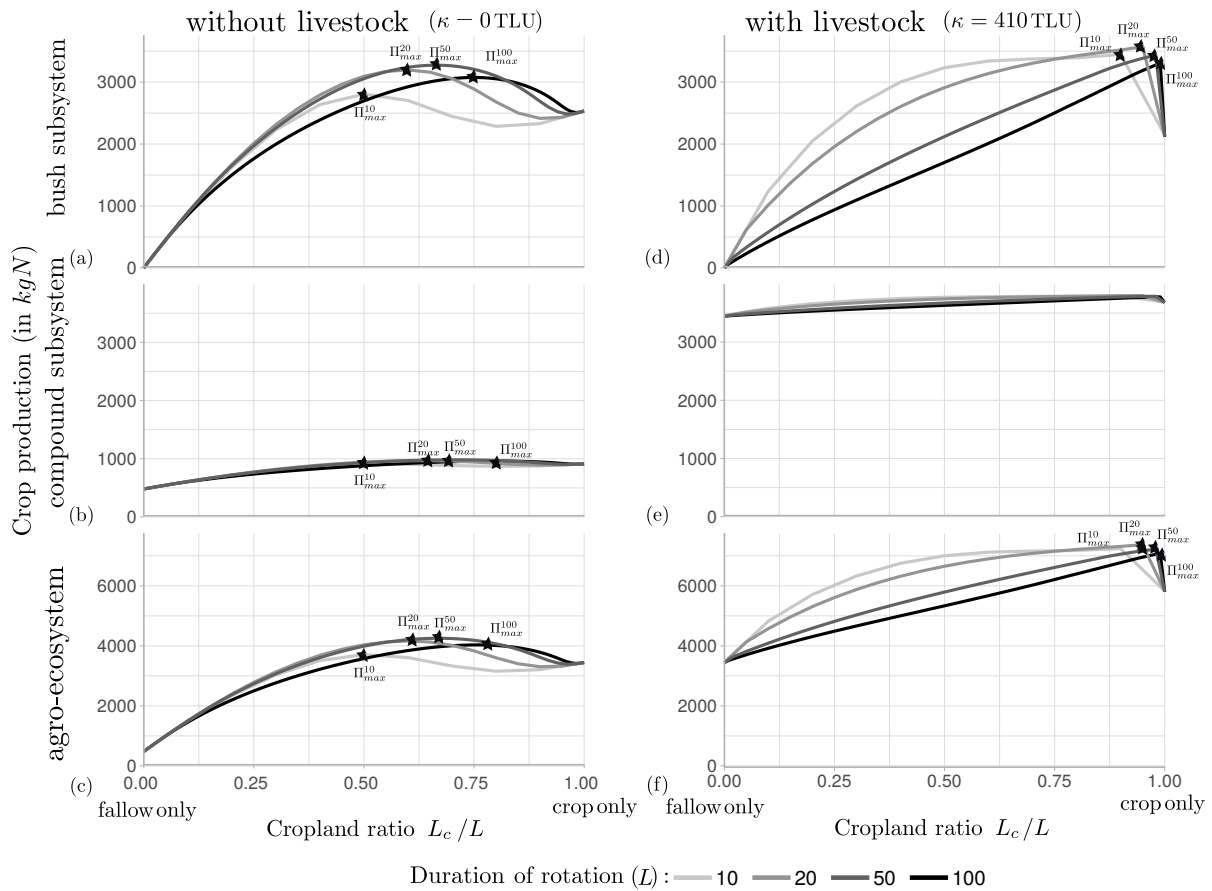


Figure 1.3 – Crop production (in kgN) in the bush subsystem, the compound subsystem and the whole agro-ecosystem for different rotation durations and cropland ratios without (a, b and c) and with (d, e and f) livestock ($\kappa = 410$ TLU) and for a compound and bush subsystems area of 50 and 150ha, respectively. Each line results from several simulations with different cropland ratios but a same rotation duration after 300 years of simulations. Black stars point the scenario where the maximal bush production Π_{\max} is reached for each duration of rotation (10, 20, 50 and 100 years). The crop ratio L_c/L represents the ratio of crop duration over rotation duration. In other words, it is the proportion of time that land is spared as crop in the bush subsystem. It varies from 0 (all bush subunits are fallow) to 1 (all bush subunits are crop).

Regardless of the rotation duration, when the cropland ratio increases from 0 to 1, crop production in the bush subsystem increases from 0 to a maximum π_{\max} , then decreases to slightly re-increases when the cropland ratio reaches 1.

The humpback shape of the curves is consistent with previous results obtained with a simpler mathematical model by Robertson (1994) and Mobbs and Cannell (1995) in their study of a generic Sorghum bicolor – Acacia Senegal agro-system. In our model, as in their model, this humpback curve results from a conflict between the increase of crop production due to the increase of the area cultivated, and the decrease of the restauration of soil fertility by fallow. Indeed, as the cropland ratio increases, the cultivated area increases, entailing an increase of

crop production. However, the decrease of fallow leads to a loss of fertility that translates into lower yields, which finally leads to a decrease of crop production at the subsystem level.

In our model, the cropland ratio that leads to π_{\max} varies with the rotation duration, with the overall maximal production (3233 kgN yr^{-1}) reached for a rotation duration of 50 years and a cropland ratio of 0.67. The furthestmost right part of the curves presented in [Figure 1.3a](#) depicts a slight increase of production when the cropland ratio tends to one. The observation of a higher crop production without fallow than with few years of fallow suggests that short fallow time do not restore soil fertility in terms of stock of nitrogen. This trend is consistent with available data ([Aweto, 1981](#); [Brand and Pfund, 1998](#); [Roder et al., 1997](#)), and is even part of the assumptions in some fallow models [Aweto \(2012\)](#). The cause of the fertility decline is usually thought to result from an inadequate vegetation cover during the early succession of natural vegetation recovery. Our model suggests that there may be alternative explanations for this decline. In our simulations, the inflection results from the fact that restoration of the nitrogen stock in soil organic matter O remains slow during the first few years of fallow. Indeed, the decay of dead roots of fallow plants whose shoots were cleared at the end of fallow time is rather slow. Since fallow plants have a much lower growth rate ($0.005 \text{ ha kgN}^{-1} \text{ y}^{-1}$) than crops ($0.01 \text{ ha kgN}^{-1} \text{ y}^{-1}$), the accumulation of nitrogen in their roots remains low during the first few years of fallow. As a result, the net balance of nitrogen after a short fallow time is negative: the impact of the Fallow Pump is thus negative. According to our simulations, the number of years of fallow (3-4 years) beyond which fallow has a positive impact on productivity is independent of the rotation duration. On the other hand, if the fallow period is long enough, the accumulated dead-roots (R) and soil organic matter (O) reach a maximum. Once this maximum is reached, it is no more profitable to continue fallowing.

The comparison between the different curves of the [Figure 1.3a](#) shows that the cropland ratio leading to the maximal crop production π_{\max} increases with the rotation duration. Among the different rotation duration scenarios, the highest crop production is reached for an intermediate rotation duration π_{\max}^{50} . This is due to the interaction between two mechanisms. First, for short rotation durations, fallow is never sufficiently long to restore soil fertility. Second for long rotation durations the additive gain in organic and mineral nitrogen due to longer fallow do not make up for very low yields in the end of longer cropland periods. Indeed, if the rotation duration is higher, for a same cropland ratio, each plot will be longer in fallow but also longer under cropping.

[Figure 1.3b](#) and [3c](#) show that the increase of crop production in the bush subsystem leads to a subsequent increase of crop production in the compound subsystem. Indeed, the redistribution of household wastes to the compound subsystem generates a source-sink dynamics from the bush to the compound subsystem, because part of these wastes comes from crop production in the bush subsystem. As a consequence of this simple source-sink dynamics, the trends observed in the compound subsystem ([Figure 1.3b](#)) and in the whole agro-ecosystem ([Figure 1.3c](#)) are similar to the trends observed in the bush subsystem ([Figure 1.3a](#)).

1.3.4 Managing the Livestock Pump to maximize crop production

Figure 1.3d, e and f depict the impact of increasing the cropland ratio L_c/L and the rotation duration L on crop production in the bush subsystem, in the compound subsystem, and in the whole agro-ecosystem, respectively, in presence of livestock.

The activation of the Livestock Pump strongly modifies the functioning of the agro-ecosystem. A first striking result is the sharp increase of crop production at the agro-ecosystem level, mainly driven by the increase of crop production in the compound subsystem (Figure 1.3e). This gain of production highlights the Livestock Pump as the main importer of nitrogen to the agro-ecosystem, through a source-sink dynamics from the savanna to the agro-ecosystem. In addition, within the agro-ecosystem livestock generates source-sink dynamics between the subunits of the bush subsystem, and between the bush and the compound subsystems. These dynamics strongly affect the way the gain of nitrogen from the Livestock Pump is transferred to crop production in the compound subsystem.

During the wet season, livestock mainly graze in the savanna and are corralled at night in the fallow subunits where they do not graze and where they excrete some of the nitrogen ingested during the day. Hence, the Livestock Pump fuels the fallow subunits only. The gain of nitrogen adds up to the Fallow Pump and is transferred to the cropland subunits and crop production when fallow subunits are cleared and cultivated. During the dry season, the situation drastically changes. Livestock graze both in the savanna and in the agro-ecosystem and is corralled at night in the compound subsystem, where they excrete nitrogen. Hence, the Livestock Pump fuels the compound subsystem.

Over one year, the Livestock Pump always has a positive effect on crop production in the compound subsystem. However, it may or may not have a positive effect on crop production in the bush subsystem, depending on the management of the Fallow Pump. In the case of short rotation durations (10 or 20 years, see Appendix C, subsection 1.5.3) the Livestock Pump has a net positive effect on the stock of nitrogen in the fallow subunits, regardless of the cropland ratio L_c/L . Through rotation, this fertility is transferred to the cropland subunits and increases crop production in the bush subsystem.

On the other hand, for longer rotation durations, the Livestock Pump has a positive effect on crop production in bush subsystem only for high cropland ratios (e.g., $L_c/L > 0.8$ for $L = 100$ years, as depicted in Figure 1.3). The reason is that for lower cropland ratios, the quantity of feed provided by fallow covers a large part of the requirement of livestock during the dry season. Therefore, the livestock mostly graze in the bush subsystem and transfers the ingested nitrogen to the compound subsystem during night corraling. This mechanism has two main effects, first, it weakens the Livestock Pump since there is less transfer from savanna to the agro-ecosystem during the dry season. Second, it increases the source-sink dynamics from the bush to the compound subsystem. As a result, crop production in the bush subsystem is lower in presence than in absence of livestock.

1.3.5 Managing spatial organization to maximize crop production

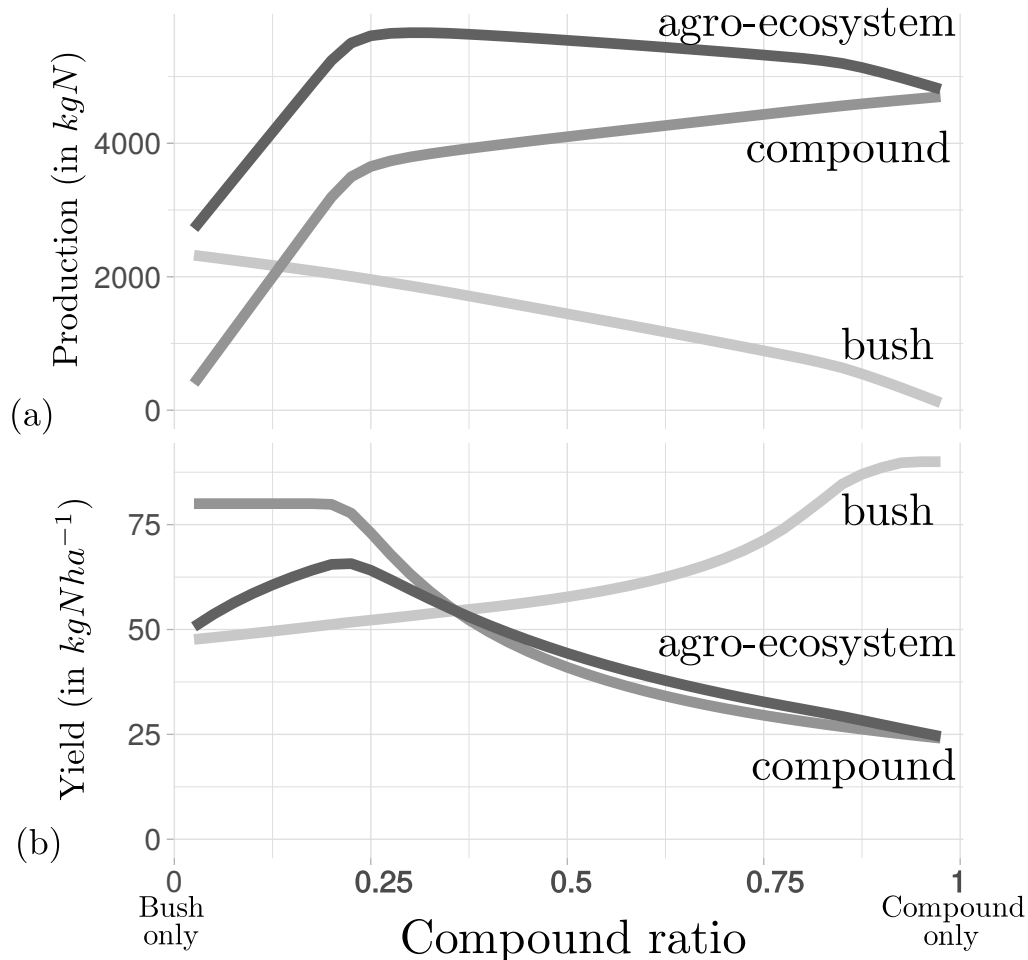


Figure 1.4 – Crop production (in kgN) and crop yield (in kgN ha⁻¹) in bush and compound subsystems and in the whole agro-ecosystem as a function of the share of the compound subsystem in the whole agro-ecosystem. Each line results from several simulations with different cropland ratios but a same rotation duration after 300 years of simulations. The size of livestock is 410 TLU for an agro-ecosystem of 200 hectares.

The connectivity introduced by livestock between the bush and the compound subsystems lead to an interdependency of these two compartments of the landscape. Given this interdependency, crop production of the whole agro-ecosystem is expected to depend on the compound to bush ratio, referred to hereafter as the “compound ratio”. As depicted in [Figure 1.4](#), we examined how the compound ratio influences crop yield (in kgN ha⁻¹) and total crop production (in kgN) in each subsystem and at the whole agro-ecosystem level. We assumed a rotation duration of 20 years, and a cropland ratio of 0.25, that is 5 years of cropland followed by 15 years of fallow. We chose this scenario for its representativeness of the situation in Sare Yero Bana ([Manlay et al., 2004b,a](#)).

For this scenario, both the yield and the total production follow a humpback curve when the compound ratio increases. The optimal total production is obtained for a compound ratio of 0.3, whereas the optimal yield is obtained for a compound ratio of 0.25. This mismatch results from the fact that sub-optimality of the yield when the ratio increases is overbalanced by the increase of total cropland area, which increases the production at the agro-ecosystem level. In fact, increasing the compound ratio has both a positive and negative effect on the total production. The positive effect arises from the increase of the area devoted to crop production, whereas the negative impact results from the dilution of the source-sink effect: when the compound ratio increases, the source (the bush subsystem) decreases and the sink (the cropland subsystem) increases in size. As a consequence, the flux of nitrogen imported by livestock from bush to cropland decreases and gets diluted over an increasing area of cropland.

1.3.6 The hidden gain from savanna

In our model, a fraction of the nitrogen ingested by livestock is lost from the agro-ecosystem through meat exportation. Over a year, the livestock consumes 14.9 tN (the quantity of nitrogen ingested by 410 TLU, that is $\rho\kappa T$) and excretes 11.9 tN through urine and faeces ($\lambda_\kappa\rho\kappa T$). A fraction of the nitrogen consumed comes from the fallow subunits of the bush subsystem where livestock graze during the dry season, and the rest comes from the savanna. The proportion of time spent feeding in the fallow versus the savanna determines the respective contribution of these two sources. In our model, by assumption, the livestock always fulfils its nitrogen requirement. They first consume what is available in the agro-ecosystem, then completes its nitrogen requirements by nitrogen from the savanna. Thus, if the cropland ratio increases within the bush subsystem and/or if the compound ratio increases, the area of land occupied by fallow decreases, entailing an increase of the contribution of savanna as a source of nitrogen. Assuming a herd of 410 TLU, for a cropland ratio of 0.25 and a rotation duration of 20 years, the savanna provides 50 % of the nitrogen ingested by livestock (7045 kgN that represent about 1300 ha of savanna considering numbers given by [Powell et al. \(1996\)](#) for sahelian areas or by [Abbadie et al. \(2006\)](#) for Lamto savanna). With the same rotation duration and a cropland ratio of 0.75, the savanna represents more than 70 % of the nitrogen ingested by livestock, becoming the main source of nitrogen for the agro-ecosystem. This dependency on savanna raises the question of the sustainability of crop production in the agro-ecosystems of West Africa, where agriculture is encroaching on savanna. In this context, savanna may become a limited resource, constraining the size of livestock herds and thus, the net input of nitrogen to the agro-ecosystem ([Vayssières et al., 2015](#)). In addition to this decrease of the Livestock Pump, the intensification of agriculture generally comes together with a shortening of the rotation duration and an increase of the cropland ratio, which shortens the source of nitrogen provided by legumes in fallows, and thus, decreases the Fallow Pump. Some farmers facing such a reduction of accessible savanna manage to maintain large herds of livestock by feeding them with exogenous supplementation

(Audouin, 2014). Doing so, they maintain the Livestock Pump, but they replace costless nitrogen provided by savanna by costly nitrogen provided by local agro-industries.

To take into account this cost, our modelling work calls for an explicit representation of the savanna as a finite source of nitrogen, and an explicit representation of the dynamics of nitrogen in livestock. Such a more detailed modelling would allow (1) assessing whether the nutrient provision by savanna is sustainable or not, (2) measuring the livestock production and its possible limitations due to nutrient availability and (3) explore the role of other sources of nitrogen such as fertilizers. In contrast with traditional agro-ecosystems where savanna was not limiting, we hypothesize that in agro-ecosystems with limited savanna, new tensions and new trade-offs occur between crop production in the bush versus compound subsystems, and between meat and crop productions. Such situations are likely to occur more often as local human population densities increase, with a subsequent increasing need for croplands.

1.4 Conclusion

Crop production in WAMFS depends on complex dynamics of nitrogen through the different compartments of the agricultural landscape. Despite this complexity, our model, with its “meta-ecosystem” approach, shows that the optimization of crop production relies mainly on a good management of the Fallow Pump and the Livestock Pump that represent the main inputs of nitrogen to the agro-ecosystem. This management must take into account the interaction between these two pumps to optimize the global input of nitrogen, as well as the role of the livestock as a driving-force to optimize the transfer of this nitrogen flux to the agro-ecosystem’s subsystems that produce crop.

More precisely, our results suggest that the Livestock Pump represents a higher input of nitrogen to the agroecosystem, and that the Fallow Pump tends to interact negatively with the Livestock Pump. Thus, crop production is optimal when agricultural practices and spatial organizations are such that the agro-ecosystem contains livestock and has a relatively low area devoted to fallow.

In addition, our results stress the fact that livestock reinforces the source-sink dynamics between the bush and compound subsystems, that is, between the extensive and intensive part of the agroecosystem. This source-sink dynamics is required to transfer the benefit of the Fallow Pump to the productive compound subsystem.

A corollary to these results is that crop production by WAMFS is highly dependent on the Livestock Pump, that is, on the savanna as an external source of nitrogen. The optimizing practices suggested by our model hold as long as savanna areas are such that savanna never represents a limiting source of nitrogen to livestock. This assumption was likely relevant in traditional WAMFSs, but it should be reconsidered in the context of agriculture intensification where cropland is encroaching on savanna. In this new context, our model could be regarded as

a “null model”. This null model could serve as a corner stone to help understand how fertility transfers will evolve according to new management strategies and spatial organization, and to help propose new management practices that will ease the transition towards a more sustainable agriculture.

Acknowledgements

The authors are grateful to the LMI IESOL. This work was supported by the French National Research Agency (ANR) through the CERAO project (ANR 13AGRO0002) and by LABEX AGRO through the project ECOW (1605-039 Agropolis IRD).

Table 1.2 – Parameters used in the model. E.v. is for Estimated value

Variable	Eq.	Unit	Description
P		kgN ha ⁻¹	Quantity of nitrogen contained in the plant biomass per hectare of a generic subsystem
O		kgN ha ⁻¹	Quantity of nitrogen contained in the soil organic fraction per hectare of a generic subsystem
I		kgN ha ⁻¹	Quantity of nitrogen contained in the soil inorganic fraction per hectare of a generic subsystem
R		kgN ha ⁻¹	Quantity of nitrogen contained in the dead roots of woody plants per hectare of a generic subsystem
X_c		kgN (ha of c) ⁻¹	Quantity of nitrogen contained in the stock X , with $X \in P, O, I$, per hectare of compound ring
X_j		kgN (ha of b unit j) ⁻¹	Quantity of nitrogen contained in the stock X , with $X \in P, O, I, R$, per hectare of subunit j of the bush ring
P_{bf}	(1)	kgN (ha of bf) ⁻¹	Quantity of nitrogen contained in the plant biomass per hectare of bush fallow
P_{bc}	(2)	kgN (ha of bc) ⁻¹	Quantity of nitrogen contained in the plant biomass per hectare of bush crop
P_{tot}	(8)	kgN (ha of b and c) ⁻¹	Quantity of nitrogen contained in the palatable plants per hectare of bush+compound ring
θ_j	-	-	State of the subunit j of the bush ring: $\theta_j(t) = 1$ is the subunit j is in a state of crop at time t, $\theta_j(t) = 0$ if the subunit j is in a state of fallow at time t.
K_j	(5)	kgN (ha of b unit j) ⁻¹	Carrying capacity of the subunit j of the bush ring
G	(3)	kgN ha ⁻¹ day ⁻¹	Growth function of the plant compartment P through the uptake of inorganic nutrient
F	(4)	kgN ha ⁻¹ day ⁻¹	Growth function of the plant compartment P through the fixation of atmospheric nitrogen
ϕ		kgN day ⁻¹	Quantity of nitrogen ingested by the livestock per day in a generic subsystem
ϕ_{wet}^j	(7)	kgN day ⁻¹	Quantity of nitrogen ingested by the livestock per day in a subunit j of the bush ring during the wet season
ϕ_{dry}^j	(10)	kgN day ⁻¹	Quantity of nitrogen ingested by the livestock per day in a subunit j of the bush ring during the dry season
ϕ_{dry}^c	(9)	kgN day ⁻¹	Quantity of nitrogen ingested by the livestock per day in the compound ring during the dry season
$V(n)$	(6)	kgN	Quantity of crop nitrogen brought back to the dwellings after the harvest of a year n

1.5 Appendix

1.5.1 Appendix A: Table of parameters

Table 1.3 – Parameters used in the model. E.v. is for Estimated value

Param.	Value	Range (AS)	Dimensions	Description and source
u_c	$5 \cdot 10^{-3}$	0.0035 - 0.0065	ha kgN ⁻¹ day ⁻¹	Rate of mineral N uptake by Plant in compound subsystem – E.v.
K_c	80	56 - 104	kgN ha ⁻¹	Carrying capacity (cereals) – Manlay et al. (2002)
c_c	0.01	0.007 - 0.013	day ⁻¹	Decomposition rate of crop residues – E.v.
m_c	$1 \cdot 10^{-4}$	$7 \cdot 10^{-5}$ - 0.00013	day ⁻¹	Mineralization rate by microorganisms – E.v.
e_{oc}	$2 \cdot 10^{-4}$	0.00014 - 0.00026	day ⁻¹	Organic N loss rate – Pieri (1992)
e_{nc}	0.003	0.0056 - 0.0104	day ⁻¹	Mineral N loss rate – Pieri (1992)
u_{bc}	0.01	0.0035 - 0.0065	ha kgN ⁻¹ day ⁻¹	Rate of mineral N uptake by plants in cropland subunits of bush subsystem – E.v.
K_{max}	90	63 - 117	kgN ha ⁻¹	Maximum Groundnut carrying capacity – Manlay et al. (2002)
ω	2.5	1 - 5	kgN ha ⁻¹	Parameter to determine K2 – E.v.
i_{pbc}	$2 \cdot 10^{-2}$	0.014 - 0.026	day ⁻¹	Biological N fixation by groundnut – Ndiaye (1986)
c_{bc}	$1 \cdot 10^{-2}$	0.007 - 0.013	day ⁻¹	Decomposition rate of crop residues – E.v.
m_{bc}	$1 \cdot 10^{-4}$	$7 \cdot 10^{-5}$ - $1.3 \cdot 10^{-4}$	day ⁻¹	Mineralization rate by microorganisms – E.v.
e_{obc}	$2 \cdot 10^{-4}$	0.00014 - 0.00026	day ⁻¹	Organic N loss rate – Pieri (1992)
e_{nbc}	$5 \cdot 10^{-3}$	0.0035 - 0.0065	day ⁻¹	Mineral N loss rate – Pieri (1992)
u_{bf}	$5 \cdot 10^{-5}$	0.0035 - 0.0065	ha kgN ⁻¹ day ⁻¹	Rate of mineral N uptake by plants in fallow subunits of bush subsystem – E.v.
K_{bf}	350	245 - 455	kgN ha ⁻¹	Carrying capacity (fallow) – Manlay et al. (2002)
i_{pbf}	$6 \cdot 10^{-4}$	0.0042 - 0.0078	day ⁻¹	Biological N fixation by plants – Buerkert and Hiernaux (1998)
c_{bf}	$8 \cdot 10^{-4}$	0.00056 - 0.00104	day ⁻¹	Plant mortality during dry season – Buerkert and Hiernaux (1998)
m_{bf}	$1 \cdot 10^{-4}$	10^{-5} - 0.00013	day ⁻¹	Mineralization rate by microorganisms – E.v.
e_{obf}	$2 \cdot 10^{-4}$	0.00014 - 0.00026	day ⁻¹	Organic N loss rate – Buerkert and Hiernaux (1998)

West African mixed farming systems as meta-ecosystems: an ecological source-sink modelling approach of the nitrogen cycle and crop production

Param.	Value	Range (AS)	Dimensions	Description and source
e_{nbf}	$1 \cdot 10^{-3}$	0.0007 - 0.0013	day^{-1}	Mineral N loss rate – Buerkert and Hiernaux (1998)
λ_{κ}	80	60 - 95	%	Percent of N intake excreted by livestock – Manlay et al. (2004b)
κ	410	0 - 1000	TLU	Size of livestock – Manlay et al. (2004a)
ψ	8	-	kgN TLU^{-1}	Quantity of nitrogen per TLU – SOURCE
ν	0.5	0 - 1		Fraction of N excreted as urine – De Leeuw and Tothill (1990) ; Buerkert and Hiernaux (1998)
h	53	45 - 65	%	Percent of N excreted by livestock during day – Manlay et al. (2004b)
ρ	0.1	0.07 - 0.13	$\text{kgN TLU}^{-1} \text{ day}^{-1}$	Feed Requirements – De Leeuw and Tothill (1990)
K_{κ}	30	21 - 39	kgN ha^{-1}	Monod constant demi-saturation – E.v.
g_{\max}	0.5	-	day^{-1}	Maximal grazing rate of the livestock – E.v.
ζ_{dry}	0.4	0.3 - 0.5	%	Percentage of time spend by the livestock on the bush and compound rings during the dry season, the other part being spend on savanna or corresponding to the night –E.v.
ζ_{wet}	0.2	0.15 - 0.25	%	Percentage of time spend by the livestock on fallows during the wet season, the other part of the day being spend on savanna or corresponding to the night – E.v.
b_c	1	0.7 - 1.3	-	Plant “palatability” in compound subsystem – E.v.
b_{bf}	1	0.7 - 1.3	-	Plant “palatability” in fallow subunits (bush subsystem) – E.v.
b_{bc}	0.08	0.0056 - 0.0104	-	Plant “palatability” in cropland subunits (bush subsystem) – E.v.
i_n	0.02	0.014 - 0.026	$\text{kgN ha}^{-1} \text{ day}^{-1}$	Mineral N deposition (dry and wet) – Buerkert and Hiernaux (1998) ; Delon et al. (2010)
i_o	0.001	0.0007 - 0.0013	$\text{kgN ha}^{-1} \text{ day}^{-1}$	Organic N deposition (dry and wet) – Buerkert and Hiernaux (1998) ; Delon et al. (2010)
d	0.0027	0.00189 - 0.00351	day^{-1}	Post-fallow decomposition of woody roots – Manlay et al. (2004b)
σ	1	-	$\text{kgN} \cdot \text{ha}^{-1}$	Sowing density – E.v.
λ_V	70	0 - 100	%	Recycling of household waste by village – Manlay et al. (2004b)
γ_c	10	0 - 100	%	Harvest – Manlay et al. (2004b)
γ_{bc}	60	0 - 100	%	Harvest – Manlay et al. (2004b)
δ	0.5			Fraction of roots from tree species in fallow plots – Manlay et al. (2004c)
ϵ	55	%	%	Harvest exported out of village – Manlay et al. (2004b)
α_b	150	0- 200	ha	Area of Bush subsystem – Manlay et al. (2004b)
α_c	50	200 - ab	ha	Area of Compound subsystem – Manlay et al. (2004b)
T	365	-	day	Number of days per annual cycle
τ	120	-	day	Number of days in the wet season
n		-		Index of annual cycle, number of the current year
nT^-			day	Index of the day at the beginning of the wet season before the sowing and fallow clearing
nT	-	-	day	Index of the day at the beginning of the wet season after the sowing and fallow clearing
$nT + \tau^-$	-	-	day	Index of the day at the end of the dry season before the harvest
$nT + \tau$	-	-	day	Index of the day at the end of the dry season after the harvest
L	-	10 - 100	year	Duration of the Crop/Fallow rotation cycle and number of subunits in the bush ring
L_c	-	0 - L	year	Duration of the cropping period and number of subunits in the bush ring that are in a state of cropland

1.5.2 Appendix B: System of differential equations

All the parameters used in the model, their values, dimensions and their definitions are referenced in Appendix A. Stocks and fluxes are expressed in kgN ha^{-1} and $\text{kgN ha}^{-1} \text{ day}^{-1}$, respectively. The equations of the subsystems models for each season and transition event during a year n are presented hereafter.

1.5.2.1 Beginning of the wet season, shifts, sowing and carrying capacity: at time nT

The state shifts (from fallow to cropland subunit and conversely) and the sowing are discrete events that occur at time nT , at the beginning of the wet season. When they occur, the following variables are updated.

State shifts:

Shifts from cropland to fallow:

$$\theta_j(t) = 0, \forall t \in [nT, (n+1)T) \text{ if } \theta_j((n-1)T) = 1 \text{ and } \theta_j((n-L_c)T) = 1$$

Shifts from fallow to cropland:

$$\theta_j(t) = 1, \forall t \in [nT, (n+1)T) \text{ if } \theta_j((n-1)T) = 0 \text{ and } \theta_j((n-L_c)T) = 0$$

In these cases, the root compartment R is also updated in the following way:

$$R_j(nT) = R_j(nT^-) + \delta P_j(nT)$$

where nT^- is the time just before nT , at the end of the dry season, before the sowing and the fallow clearing.

Sowing:

In the compound and bush subsystems, the stock in the P compartment is initialized at a value σ (being the quantity of sown seeds expressed in kgN ha^{-1}), except for the fallow subunits of the bush subsystem that were already in the state of fallow the year before:

$$\text{compound subsystem: } P_c(nT) = \sigma,$$

$$\text{Cropland subunits of the Bush subsystem: } P_j(nT) = \sigma \forall j \text{ such that } \theta_j(nT) = 1,$$

$$\text{Fallow subunits of the Bush subsystem: } P_j(nT) = \sigma, \forall j \text{ such that } \theta_j(nT) = 0 \text{ and } \theta_j((n-1)T) = 1,$$

Different values are assigned to the parameters $u_j, K_j, i_{pj}, m_j, e_{oj}$ and e_{nj} depending on whether the subunit j is being cultivated during the current year or not.

$$x_j = \begin{cases} x_{bc} \\ x_{bf} \end{cases}$$

$X_j = x_{bc}$ if the subunit j is cultivated, X_{bf} if the subunit j is fallow, with $X = u, K, i_p, m, e_o$ and e_n .

1.5.2.3 Harvest: at time $nT + \tau$

At harvest, the plant compartment of the cultivated part of the agroecosystem (in the compound and bush subsystems) are updated as follows:

$$\text{Compound subsystem: } P_c(nT + \tau) = (1 - \gamma_c)P_c(nT + \tau^-)$$

$$\text{Cropland subunits of Bush subsystem: } P_j(nT + \tau) = (1 - \gamma_{bc})P_j(nT + \tau^-) \forall j \text{ such that } \theta_j = 1$$

where $nT + \tau^-$ is the time just before $nT + \tau$, at the end of the wet season, before the harvest. The quantity $V(n)$ of crop brought back to the dwellings after the harvest of the year n is updated at this time:

$$V(n) = \underbrace{\alpha_c \gamma_c P_c(nT + \tau^-)}_{\text{from compound subsystem}} + \underbrace{\frac{L_c}{L} \alpha_b \gamma_{bc} (1 - \epsilon) P_{bc}(nT + \tau^-)}_{\text{from cropland subunits of Bush subsystem}}$$

1.5.2.4 Dry Season: from $nT + \tau$ to $(n + 1)T$

In the compound subsystem:

$$\left\{ \begin{array}{l} \frac{dP_c}{dt} = - \underbrace{c_c P_c}_{\text{degradation of crop residues}} - \underbrace{\frac{1}{\alpha_c} \phi_{dry}^c}_{\text{grazing}} \\ \frac{dO_c}{dt} = \underbrace{c_c P_c}_{\text{degradation of crop residues}} - \underbrace{m_c O_c}_{\text{mineralization}} + \underbrace{i_o}_{\text{atmospheric deposition}} - \underbrace{e_{oc} O_c}_{\text{losses}} + \underbrace{\frac{\lambda_v}{\alpha_c T} V(n-1)}_{\text{recycling from dwellings}} + \underbrace{\lambda_\kappa (1 - \nu) \left(h \frac{1}{\alpha_c} \phi_{dry}^c + (1 - h) \frac{\kappa \rho}{\alpha_c} \right)}_{\text{excretion}} \\ \frac{dI_c}{dt} = \underbrace{m_c O_c}_{\text{mineralization}} + \underbrace{i_n}_{\text{atmospheric deposition}} - \underbrace{e_{nc} I_c}_{\text{losses}} + \underbrace{\lambda_\kappa \nu \left(h \frac{1}{\alpha_c} \phi_{dry}^c + (1 - h) \frac{\kappa \rho}{\alpha_c} \right)}_{\text{excretion}} \end{array} \right. \quad (1.14)$$

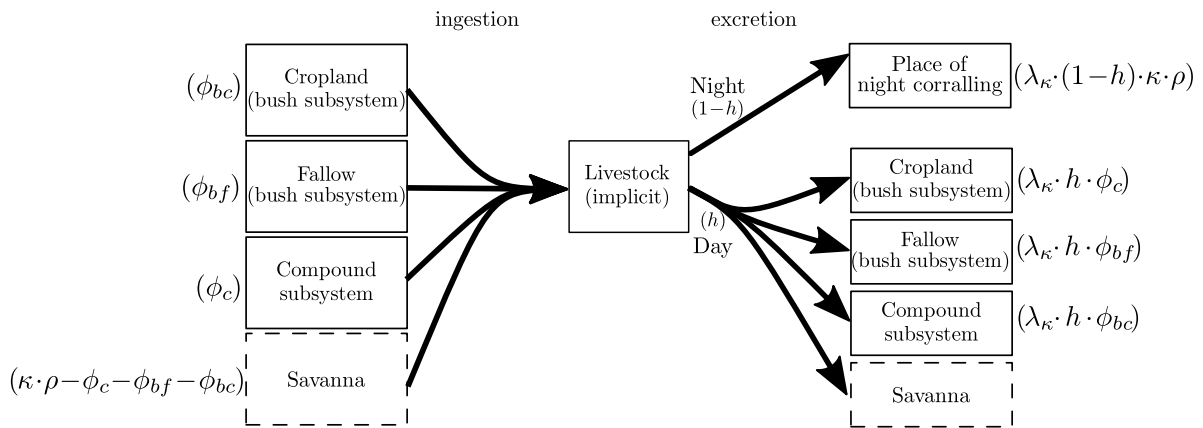


Figure 1.5 – Representation of livestock-induced nitrogen fluxes. For the sake of simplicity, only one cropland subunit and one fallow subunit of the bush subsystem are represented. The place of night corralling is the fallow during the wet season or the compound subsystem during the dry season.

In the bush subsystem, for each subunit j from 1 to L :

$$\left\{ \begin{array}{l}
 \frac{dP_j}{dt} = - \underbrace{c_j P_j}_{\text{degradation of crop residues}} - \underbrace{\frac{L}{\alpha_b} \phi_{dry}^j}_{\text{grazing}} \\
 \frac{dR_j}{dt} = - \underbrace{r R_j}_{\text{degradation of R}} \\
 \frac{dO_j}{dt} = \underbrace{c_j P_j}_{\text{degradation of crop residues}} - \underbrace{m_j O_j}_{\text{mineralization}} + \underbrace{i_o}_{\text{atmospheric deposition}} - \underbrace{e_{oj} O_j}_{\text{losses}} + \underbrace{r R_j}_{\text{degradation of R}} + \underbrace{\lambda_\kappa (1 - \nu) h \frac{L}{\alpha_b} \phi_{dry}^j}_{\text{excretion}} \\
 \frac{dI_j}{dt} = \underbrace{m_j O_j}_{\text{mineralization}} + \underbrace{i_n}_{\text{atmospheric deposition}} - \underbrace{e_{nj} I_j}_{\text{losses}} + \underbrace{\lambda_\kappa \nu h \frac{L}{\alpha_b} \phi_{dry}^j}_{\text{excretion}}
 \end{array} \right. \quad (1.15)$$

Different values are assigned to the parameters c_j , m_j and e_{nj} depending on whether the subunit j is being cultivated during the current year or not. $x_j = x_{bc}$ if the subunit j is cultivated or $x_j = x_{bf}$ if the subunit j lies in fallow (with $x = c, m$, and e_n),

1.5.3 Appendix C: Balance of fluxes, examples

Table 1.4 – Balance of nitrogen fluxes (in kgN ha⁻¹ y⁻¹) at the scale of the compound subsystem, bush subsystem (crops and fallow) over the last year of a 300 years simulation without livestock. In these simulations, total bush and compound areas are 150 and 50 ha, respectively. The duration of a rotation is 20 years, which corresponds to 20 plots; results in bush subsystems (crop and fallow) are a mean of plot in crop and fallow respectively. Three cases are simulated with a different duration of cropping (and years respectively).

Without Livestock	Compound ring		Bush ring (Crop)		Bush ring (Fallow)	
	In	Out	In	Out	In	Out
Case 1: ($L_c = 15$) area (ha)		50		37.5		112.5
Harvest/household waste	8.6	1.5		32.2		
Livestock-mediated fluxes						
Losses*		14.6		29.3		21.8
Atmospheric deposition**	7.6		7.6		7.6	
Biological fixation***			21.5		34.1	
Clearing						9
Sowing	1	1.2	1	1.8		
Total	17.3	17.2	30.1	63.3	41.7	30.8
Balance		0		-33.1		10.9
Case 2: ($L_c = 10$) area (ha)		50		75		75
Harvest/household waste	12.9	1.8		24.6		
Livestock-mediated fluxes						
Losses*		18.2		21.6		14.7
Atmospheric deposition**	7.6		7.6		7.6	
Biological fixation***			16.8		42.1	
Clearing						13.0
Sowing	1	1.4	1	1.4		
Total	21.5	21.4	25.4	47.5	49.7	27.7
Balance		0		-22.1		22
Case 3: ($L_c = 5$) area (ha)		50		112.5		37.5
Harvest/household waste	11.7	1.7		14.8		
Livestock-mediated fluxes						
Losses*		17.2		11.4		6.9
Atmospheric deposition**	7.6		7.6		7.6	
Biological fixation***			10.8		39.0	
Clearing						17.0
Sowing	1	1.4	1	1.4		
Total	20.3	20.2	19.4	27.0	46.6	23.8
Balance		0.1		-7.6		22.7

*: Losses due to erosion, leaching, volatilization and denitrification

** : Dry and atmospheric depositions of mineral and organic Nitrogen

***: Biological fixation from Nitrogen-fixing Plant association with *Rhizobium*

Table 1.5 – Balance of nitrogen fluxes (in kgN ha⁻¹ y⁻¹) at the scale of the compound and the bush subsystem (crops and fallow) over the last year of a 300 years simulation with livestock. In these simulations, total bush and compound areas are 150 and 50 hectares, respectively. The duration of a rotation is 20 years (corresponding to 20 plots); results in bush subsystems (crop and fallow) are a mean of plots in crop and fallow respectively. Three cases are simulated with a different duration of cropping. The case 1 represents the closest scenario of the agro-ecosystem of Sare-Yero-Bana, Senegal in 2000. Between brackets are given aggregated data calculated from (a) (Manlay et al., 2004b,a), (b) (Buerkert and Hiernaux, 1998; Delon et al., 2010), (c) Ndiaye (1986) or (d) (Cleveland et al., 1999)

With Livestock	Compound ring		Bush ring (Crop)		Bush ring (Fallow)	
	In	Out	In	Out	In	Out
Case 1: ($L_c = 15$)	50(35)		37.5(70)		112.5(117)	
area (ha)						
Harvest/household waste	12.5(63) ^a	7.3(15) ^a		31.1(56) ^a		
Livestock-mediated fluxes	92.7(146) ^a	41.3(59) ^a	8.5(12) ^a	20(21) ^a	47.8(3) ^a	74.2(7) ^a
Losses*		65.1		22.7		17.9
Atmospheric deposition**	7.6 (4-8) ^b		7.6 (4-8) ^b		7.6(4-8) ^b	
Biological fixation***			22.3(15-68) ^c		50.3(16-44) ^d	
Clearing						2.1
Sowing	1	0.0	1		0.1	
Total	113.7	113.7	39.3	73.8	105.8	94.2
Balance		0		-34.4		12.4
Case 2: ($L_c = 10$)	50		75		75	
area (ha)						
Harvest/household waste	16.1	7.5		23.1		
Livestock-mediated fluxes	93.1	42.2	6.3	14.8	52.0	64.9
Losses*		68.1		16.8		13.1
Atmospheric deposition**	7.6		7.6		7.6	
Biological fixation***			16.7		44.5	
Clearing						3.0
Sowing	1	0.0	1	0.1		
Total	117.8	117.8	31.5	54.7	104.2	81.0
Balance		0		-23.1		23.1
Case 3: ($L_c = 5$)	50		112.5		37.5	
area (ha)						
Harvest/household waste	17.9	7.5		17.8		
Livestock-mediated fluxes	93.3	42.6	4.8	11.4	74.2	59.5
Losses*		69.5		12.2		9.7
Atmospheric deposition**	7.6		7.6		7.6	
Biological fixation***			13.2		37.8	
Clearing						5.9
Sowing	1	0.1	1	0.1		
Total	119.8	119.7	26.6	41.5	119.3	75.1
Balance		0.1		-14.9		44.7

*: Losses due to erosion, leaching, volatilization and denitrification

** : Dry and atmospheric depositions of mineral and organic Nitrogen

***: Biological fixation from Nitrogen-fixing Plant association with *Rhizobium*

• Transition 2 •

Dans le premier chapitre, nous avons d'abord étudié l'impact de la jachère en présence et absence de bétail sur la production primaire des agro-écosystèmes. Puis la variation de cette production primaire en fonction de la proportion de surface dédiée à l'auréole de case (et donc en fonction de celle dédiée à l'auréole brousse) a été évaluée. Pour cette étude, l'adaptation des concepts écologiques aux agro-écosystèmes a nécessité la prise en compte des spécificités des agro-écosystèmes dans le modèle. En particulier, la récolte, les semis et les transitions jachère/culture ont été représentés comme des événements ponctuels, au cours desquels certains stocks d'azote sont soit diminués (récolte, mise en culture/jachère), soit augmentés (semis) subitement. D'un point de vue mathématique, cela implique que le modèle d'agro-écosystème n'atteint jamais un point d'équilibre, mais que la variation de son état au fil des saisons finit par se répéter d'une année sur l'autre (cycle limite). L'analyse d'un tel modèle dynamique, différente de celle faite classiquement à l'équilibre en écologie, est mathématiquement difficile et les résultats ont donc tous été obtenus grâce à l'exploration numérique du modèle. Les simulations nous ont fourni des résultats très intéressants à l'échelle de l'agro-écosystème et des compartiments, cependant la complexité du modèle a rendu difficile l'interprétation en termes de processus.

Dans ce second chapitre, nous étudions toujours l'optimisation de la production primaire dans un système agricole mixte. Ce sont les leviers étudiés qui diffèrent puisque nous nous intéressons cette fois au rôle du bétail dans les transferts de nutriments des zones non cultivées vers les zones cultivées. Pour ce faire, nous utilisons un modèle réduit de l'agro-écosystème tant au niveau spatial (nombre de sous-systèmes et de compartiments plus petit) que temporel (rotation et saisonnalité non pris en compte). Ce modèle, qui représente la dynamique des stocks et des flux de nutriments *moyennée* sur une année, peut ainsi être analysé classiquement via l'étude des points d'équilibre.

Classiquement utilisée dans les modèles en écologie avec des paramètres constants, cette méthode est bien adaptée à des situations où les pratiques sont constantes dans le temps. Par exemple, la longueur de la rotation, ou la proportion de jachère dans un agro-écosystème ne varient pas au cours de l'année. Pour étudier l'impact des flux liés au bétail, qui peuvent varier dans le temps, d'autres méthodes semblent par contre plus adaptées. Nous proposons dans ce deuxième chapitre d'utiliser des outils de la théorie du contrôle pour optimiser la production primaire agricole.



Parcage nocturne sur champ de case, Sénégal, avril 2017 (crédit photo A. Bisson)

Maximization of fertility transfers from rangeland to cropland: the contribution of control theory

Ce chapitre a été accepté en Janvier 2019 par la revue *Journal of Theoretical Biology*.
<https://doi.org/10.1016/j.jtbi.2019.01.039>

Anne Bisson^{1,2}, Céline Casenave¹, Simon Boudsocq² et Tanguy Daufresne².

¹: MISTEA, INRA, Montpellier SupAgro, Univ Montpellier, Montpellier, France

²: Eco&Sols, INRA, IRD, Montpellier Supagro, CIRAD, Univ Montpellier, Montpellier, France

Résumé

Dans les systèmes mixtes agriculture-élevage traditionnels, la fertilité du sol dans les zones cultivées repose en partie sur des transferts de fumure produit par le bétail qui broute dans les pâturages le jour et est parqué sur les champs la nuit. Nous introduisons un modèle simple de méta-écosystème dans lequel un système mixte agriculture-élevage est représenté par un sous-système « champs cultivé » relié à un sous-système « pâturage » par des flux de nutriments. Le bétail joue le rôle de pompe à nutriments depuis le sous-système « pâturage » jusqu'au sous-système « champs cultivé ». Nous utilisons ce modèle pour étudier comment l'organisation spatiale et les pratiques de gestion du bétail telles que la pression d'herbivorie et le parcage nocturne peuvent aider à optimiser à la fois les transferts de nutriment et la production végétale.

Nous soutenons que l'optimisation de la production agricole nécessite l'application de méthodes différentes selon que la pratique agricole en question est constante ou variable dans le temps. Nous avons d'abord utilisé les méthodes classiques d'optimisation à l'équilibre pour aborder l'optimisation lorsque la pression de pâturage était supposée constante dans le temps. Deuxièmement, nous avons abordé l'optimisation pour une configuration plus réaliste de notre modèle, où la pression de pâturage a été supposée variable au cours de l'année. Pour ce faire, nous avons utilisé des méthodes développées dans le domaine de la théorie du contrôle. Les méthodes classiques ont montré l'existence d'un niveau optimal de pression d'herbivorie constante qui maximise les transferts des pâturages vers les terres cultivées, ce qui conduit à la maximisation de la production végétale. Les méthodes de contrôle ont montré qu'en faisant varier la pression d'herbivorie de manière adéquate, un gain supplémentaire de production est possible, avec une production végétale plus élevée et un transfert de nutriment plus faible des pâturages vers les terres cultivées. Ce gain supplémentaire découle du fait que les besoins en nutriments des cultures varient au cours de l'année. Par conséquent, un ajustement constant de la pression d'herbivorie permet une meilleure adéquation entre le transfert et les besoins en nutriments au cours du temps, ce qui conduit à un gain substantiel de biomasse végétale. Nos résultats fournissent de nouvelles perspectives pour une gestion plus « intelligente » des transferts de fertilité, ce qui mène à une production agricole plus élevée avec moins de surface de pâturage.

Mots-clés : méta-écosystème, transferts de fertilité, théorie du contrôle, production végétale

Abstract

In traditional mixed farming systems, soil fertility in cropland relies on the transfer of fertility from rangeland through the transfer of manure produced by livestock that grazes in rangeland. In this work, we introduce a simple meta-ecosystem model in which the mixed farming system is represented by a cropland sub-system connected to a rangeland sub-system by nutrient fluxes. The livestock plays the role of nutrient-pump from the rangeland sub-system to the cropland sub-system. We use this model to study how spatial organization and practices of livestock management such as the control of grazing pressure and night corralling can help optimize both nutrient transfers and crop production.

We argue that addressing the optimization of crop production requires different methods, depending on whether the agricultural practice in focus is constant or variable over time. We first used classical optimization methods at equilibrium to address optimization when the grazing pressure was assumed to be constant over time. Second, we address optimization for a more realistic configuration of our model, where grazing pressure was assumed to vary over the course of a year. In this case, we used methods developed in the field of the control theory. Classical methods showed the existence of an optimal level of constant grazing pressure that maximizes the transfers from rangeland to cropland, leading to the maximization of crop production. Control methods showed that by varying the grazing pressure adequately an additional gain of production is possible, with higher crop production and lower nutrient transfer from rangeland to cropland. This additional gain arises from the fact that the requirement of nutrient by crops is variable along the year. Consequently, a constant adjustment of the grazing pressure allows a better match between nutrient transfer and nutrient requirement over time, leading to a substantial gain of crop biomass. Our results provide new insights for a “smarter” management of fertility transfers leading to higher crop production with less rangeland surface.

Keywords: meta-ecosystem, fertility transfer, control theory, crop production

2.1 Introduction

In the context of demographic growth and economic changes, modern agriculture is facing an increasing demand in crop production. The crop production strongly relies on soil fertility which is usually maintained by addition of nutrient from external sources. In intensive high-yield agriculture, soil fertility relies on addition of synthetic fertilizers (Tilman et al., 2002). However, in traditional mixed farming systems, exploited by most smallholders in developing countries (Food and Agriculture Organization of the United Nations., 2011), the addition of fertilizers coming from external sources is usually too costly (Dugué et al., 2011) and soil fertility is rather maintained by addition of organic matter coming from animal manure (Powell et al., 1996; Manlay et al., 2004a). Therefore, increasing crop production relies mostly on the optimization of these agricultural practices, which are the driving forces of the agro-ecosystem functioning.

The current practice is to use livestock as a “nutrient pump”, displacing nutrient from rangeland to cropland. The terminology “biological pump” comes from Longhurst and Glen Harrison (1989) which defines the transfer of carbon and nitrogen from the euphotic zone through the downward flow of various organic matters (see also the terminology “whale pump” of Roman and McCarthy (2010) and “nutrient pump” in 1). Livestock is herded in rangeland during the day where it feeds and ingests nutrient that it partly transfers to cropland by excreting manure during night corralling. Many agricultural practices affect the transfer of nutrient. We focused on three key practices, namely, the rangeland to cropland surface ratio, the grazing pressure, and the fraction of nutrient consumed by livestock in rangeland that is effectively transferred to cropland. The first one may be referred to as an “organizational” practice since it transforms the spatial organization of the landscape. It has strong implications for the balance of nutrient at landscape’s scale. The two later practices may be referred to as “interconnection” practices because they directly determine the fluxes of nutrient between rangeland and cropland.

Here we propose to study these key practices through the use of a mathematical model, a classical approach in theoretical ecology (DeAngelis, 1992; Loreau, 2010). Several dynamical systems have already been proposed to help optimize the grazing in agro-ecosystems (e.g. Noy-Meir (1975); Woodward et al. (1993)). In the vein of these works, some recent studies suggest that theoretical ecology provides some valuable theoretical tools to address agronomic questions (Diegues Cameroni and Fort, 2017; Fort et al., 2017).

To take into account the patchiness of the landscape with regard to nutrient, and more specifically the source-sink dynamics between rangeland and cropland, we based our approach on the meta-ecosystem theory (Loreau et al., 2003). We define sources and sinks according to Loreau et al. (2013) where a source (respectively sink) sub-system is an exporter (respectively importer) of nutrient within the whole agro-ecosystem. The meta-ecosystem theory provides a convenient framework to address source-sink dynamics and its consequences for primary production in natural landscapes (Loreau et al., 2013). It has been proved recently to be applicable

to agro-ecosystems (1). Here we built a simple meta-ecosystem model with two sub-systems (rangeland and cropland) to assess the optimization of crop production through the three agricultural practices introduced earlier. By construction, our model shows sources-sink properties. Sources-sink dynamics simply result from the nutrient transfer by livestock from rangeland to cropland.

In this paper, we looked for configurations and management strategies that maximized crop production. Depending on whether the practices are of the “organizational” or “interconnection” types, the optimization of crop production with respect to these practices require different methods. Indeed, for “organizational” practices, that do not change over time (at least over one year), the optimization can be addressed through the use of “classical” methods, such as sensitivity analysis, numerical exploration or minimization of an objective function. However, such methods are not well-adapted to study practices of livestock management that may change over a year. For “interconnection” practices, we advocate for the use of methods of control theory. Control theory is a mathematical framework dedicated to the control of systems (Astrom and Murray, 2008; Levine, 2010; Corriou, 2004). It has already been used for agronomic and environmental issues such as the reduction of the soil sodicity (Mau and Porporato, 2016), the optimization of cutting frequency of grassland (Chen, 1986; Chen and Wang, 1988), or robust management of natural resource (Anderies et al., 2007). Its objective is to propose some mathematical expressions for the inputs of a system that makes the controlled system behave as desired. The input values adapt over time according to the system state and to the constraints on the parameters values, creating a feedback loop. In this paper, we first address the optimization of crop production by using a classical method of optimization at equilibrium. Second, we no longer study the values at equilibrium but take advantage of the transient dynamics to lead the system at a given state: we address optimization of crop production when grazing pressure can vary over the course of the year with the use of methods developed in the control theory.

2.2 Ecological model of the agro-ecosystem

We model the agro-ecosystem as a simple meta-ecosystem composed of a cropland sub-system of surface s_c and a rangeland sub-system of surface s_r (figure 2.1). Each sub-system (z), with $z = c$ for cropland and $z = r$ for rangeland is composed of two compartments: plants (P_z) and inorganic nutrient (N_z). Both P_z and N_z compartments represent stocks of nutrient. For the sake of simplicity and genericity, only one limiting nutrient (for instance nitrogen, phosphorus or potassium) of primary production is represented in this model. We are aware that considering multiple nutrients instead of a single, and considering specificities of nutrient biogeochemical cycles (for instance, the symbiotic fixation for nitrogen) would carry out more outcomes. However, it would also bring complexity that would prevent the detection of generic mechanisms.

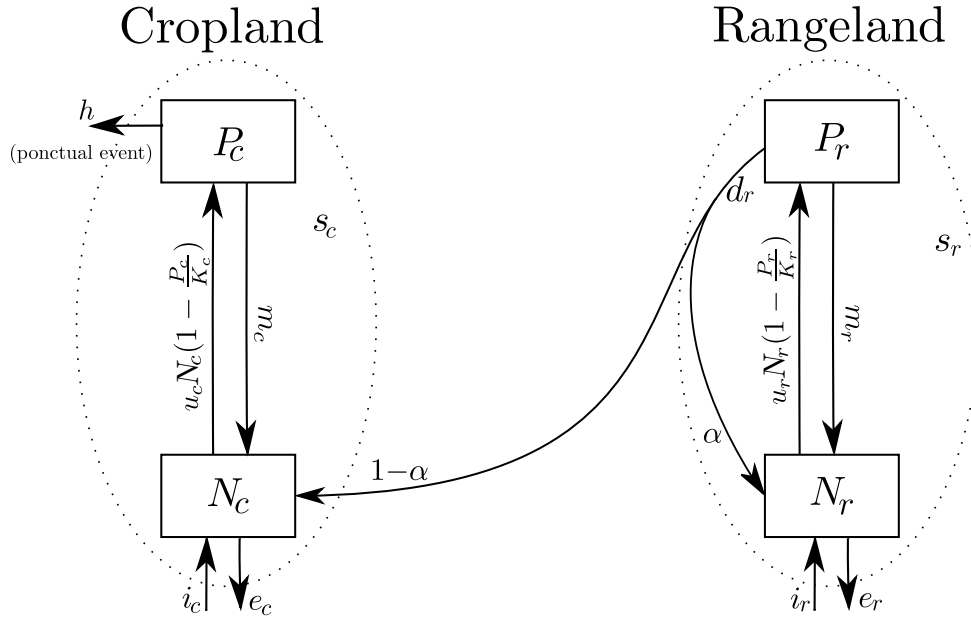


Figure 2.1 – Model of the main limiting nutrient cycle in a simplified agro-ecosystem. Representation of all stocks and fluxes presents in the model. See the table 2.1 for the parameters description and units.

Based on a classic formalism in ecology (DeAngelis, 1992; Loreau, 2010), the equations of the meta-ecosystem model are given by:

$$\begin{cases} \dot{P}_r &= u_r P_r N_r (1 - \frac{P_r}{K_r}) - m_r P_r - d_r P_r \\ \dot{N}_r &= -u_r P_r N_r (1 - \frac{P_r}{K_r}) - e_r N_r + i_r + m_r P_r + \alpha d_r P_r \\ \dot{P}_c &= u_c P_c N_c (1 - \frac{P_c}{K_c}) - m_c P_c \\ \dot{N}_c &= -u_c P_c N_c (1 - \frac{P_c}{K_c}) - e_c N_c + i_c + m_c P_c + \underbrace{(1 - \alpha) d_r P_r}_{T} \frac{s_r}{s_c} \end{cases} \quad (2.1)$$

The unit and definition of the model parameters are summarized in table 2.1. In each sub-system (z), plants take-up nutrient from the inorganic nutrient compartment N_z following a modified logistic growth with a maximal growth rate u_z and a carrying capacity K_z . Nutrient is recycled back to the N_z compartment at a constant rate m_z through plant mortality and mineralization. Nutrient input in each sub-system is a constant flux of inorganic nutrient i_z . Losses of inorganic nutrient N_z are mainly due to erosion, leaching and are modelled by a linear term with a constant rate e_z .

In this model, we only consider livestock as a vector of nutrient from the rangeland sub-system to the cropland sub-system, therefore livestock is not explicitly represented. The quantity of nutrient grazed by the livestock is expressed as the product of grazing pressure d_r (in d^{-1}) by the stock of nutrient in plants in the rangeland subsystem P_r . We can see the grazing pressure d_r as an aggregated parameter correspondgin to the livestock biomass (in $kgN ha^{-1}$)

multiplied by the consumption rate of grass biomass by livestock (in $\text{ha kgN}^{-1} \text{d}^{-1}$), multiplied by the fraction of day spent on the rangeland by the livestock. The flux of nutrient from compartment P_r carried by livestock from the rangeland sub-system is split in two parts: a fraction α is recycled directly in the inorganic compartment of the rangeland sub-system (N_r), the other part $(1 - \alpha)$ is transferred to the inorganic compartment of the cropland sub-system (N_c). The term $T = (1 - \alpha)d_r P_r$ is the one which connects both sub-systems. It corresponds to the amount of nutrient per hectare of rangeland that is transferred each day by the livestock from the rangeland to the cropland subsystem.

In the cropland sub-system, harvest is not modelled as a continuous process along the year but as a punctual event; it consists in the removal of a fraction h of the plant compartment in the cropland sub-system every 365 days.

Variable	Unit	Description
P_z	kgN ha^{-1}	stock of nutrient in the plant compartment
N_z	kgN ha^{-1}	stock of nutrient in the inorganic nutrient compartment
Parameter	Unit	Description
u_z	$\text{ha kgN}^{-1} \text{d}^{-1}$	nutrient uptake rate of plants
K_z	kgN ha^{-1}	carrying capacity of plants
m_z	d^{-1}	mortality rate of plants
e_z	d^{-1}	loss rate (ex: leaching) of inorganic nutrient
i_z	$\text{kgN ha}^{-1} \text{d}^{-1}$	input flux of inorganic nutrient (ex: atmospheric deposition)
s_z	ha	surface of the sub-system
γ	unitless	fraction of agro-ecosystem occupied by cropland
d_r	d^{-1}	grazing pressure in rangeland
α	unitless	fraction of livestock uptake recycled into rangeland
$1 - \alpha$	unitless	fraction of livestock uptake transferred to cropland
h	unitless	fraction of plants harvested in cropland in the end of each year
T	$\text{kgN ha}^{-1} \text{d}^{-1}$	quantity of nutrient transferred from rangeland to cropland by livestock per day $T = (1 - \alpha)d_r P_r$, (see equation 2.10)

Table 2.1 – Nomenclature of model parameters. The subscript z stands for either r or c depending on the sub-system considered (rangeland or cropland).

The meta-ecosystem model has a particular structure hereafter named “cascade structure” (Seibert and Suarez, 1990). Indeed, the rangeland sub-system (r), composed of the equations of P_r and N_r , does not depend on the dynamics of the cropland sub-system (c), that is composed of the equations of P_c and N_c . This cascade structure enables to study independently the two sub-systems. Moreover, the two sub-systems have the same organization and both can be written under the following form:

$$\begin{cases} \dot{P} &= uPN(1 - P/K) - mP - dP \\ \dot{N} &= -uPN(1 - P/K) - eN + i + mP + \beta dP \end{cases} \quad (2.2)$$

- with $P = P_r$ and $N = N_r$ for the state variables and $u = u_r$, $K = K_r$, $m = m_r$, $e = e_r$, $i = i_r$, $\beta = \alpha$ and $d = d_r$ for the parameters of the rangeland sub-system,
- with $P = P_c$ and $N = N_c$ for the state variables and $u = u_c$, $K = K_c$, $m = m_c$, $e = e_c$, $i = i_c + T \frac{s_r}{s_c}$, $\beta = 0$ and $d = 0$ for the parameters of the cropland sub-system.

2.2.1 Equilibrium points of the generic sub-system model and their stability

Let us study the generic sub-system (2.2). For biological relevance, both plant biomass and inorganic nutrient stocks have to be positive ($P, N \geq 0$). Furthermore the model is built such that plant biomass cannot exceed the carrying capacity K . We therefore only look at the equilibrium points that are inside the set $[0, K] \times \mathbb{R}^+$: it represents the set of (P, N) values of the dynamical system (2.2) that are biologically acceptable.

We show that the system (2.2) always admits one and only one stable equilibrium point whose value depends on the parameters. By definition, the equilibrium points (P^*, N^*) of the system (2.2) are the solutions of the following equations:

$$\begin{cases} uPN(1 - P/K) - mP - dP & = 0 \\ -uPN(1 - P/K) - eN + i + mP + \beta dP & = 0 \end{cases} \quad (2.3)$$

The trivial equilibrium point E_0 corresponds to the case where there is no plant in the sub-system. E_0 exists whatever the parameter values and is given by:

$$E_0 := \left(P_0^* = 0, N_0^* = \frac{i}{e} \right) \quad (2.4)$$

The equilibrium point E_0 is locally stable if and only if $\frac{i}{e} < \frac{m+d}{u}$ (see Appendix 2.6.1.1) that is if the inputs of nutrient and the growth rate are not high enough to balance inorganic losses and plant mortality.

Let us now consider the case where $P \neq 0$. In this case, if $(\beta - 1)d < 0$, then the system (2.3) can be written:

$$\begin{cases} P & = K \frac{uN - m - d}{uN} =: F_1(N) \\ P & = \frac{eN - i}{(\beta - 1)d} =: F_2(N) \end{cases} \quad (2.5)$$

Finding the solution of (2.5) amounts to find the intersection points of the curves of F_1 and F_2 , which is done graphically in the sequel. The two functions F_1 and F_2 are differentiable on $\mathbb{R}^+ \setminus \{0\}$ and we have, $\forall N \in \mathbb{R}^+ \setminus \{0\}$:

$$F_1'(N) = \frac{K(m+d)}{uN^2} > 0 \quad \text{and} \quad F_2'(N) = \frac{e}{(\beta - 1)d} < 0 \quad (2.6)$$

We deduce from (2.6) that F_1 is strictly increasing whereas F_2 is decreasing on $\mathbb{R}^+ \setminus \{0\}$. Moreover we have: $\lim_{N \rightarrow 0^+} F_1(N) = -\infty$, $\lim_{N \rightarrow +\infty} F_1(N) = K$, $F_2(0) = -\frac{i}{(\beta-1)d} > 0$ and $\lim_{N \rightarrow +\infty} F_2(N) = -\infty$.

F_1 and F_2 have therefore one and only one intersection point on $\mathbb{R}^+ \setminus \{0\}$. Let us now find the conditions for which this intersection point is biologically acceptable. We have: $F_1(N) = 0 \Leftrightarrow N = \frac{m+d}{u}$ and $F_2(N) = 0 \Leftrightarrow N = \frac{i}{e}$.

The relative position of $\frac{m+d}{u}$ and $\frac{i}{e}$ of the N -axis determines if the intersection point is above or below the N -axis. Indeed, as we can see on the figure 2.2, if $\frac{i}{e} > \frac{m+d}{u}$ then the intersection point of F_1 and F_2 is above the N -axis: it is therefore a biologically acceptable equilibrium point $E_1 := (P_1^*, N_1^*) \in [0, K] \times \mathbb{R}^+$. On the contrary, if $\frac{i}{e} < \frac{m+d}{u}$ then the intersection of F_1 and F_2 is below the N -axis and it does not exist any positive equilibrium point on $[0, K] \times \mathbb{R}^+$. Note that in this last case the trivial equilibrium point E_0 is stable.

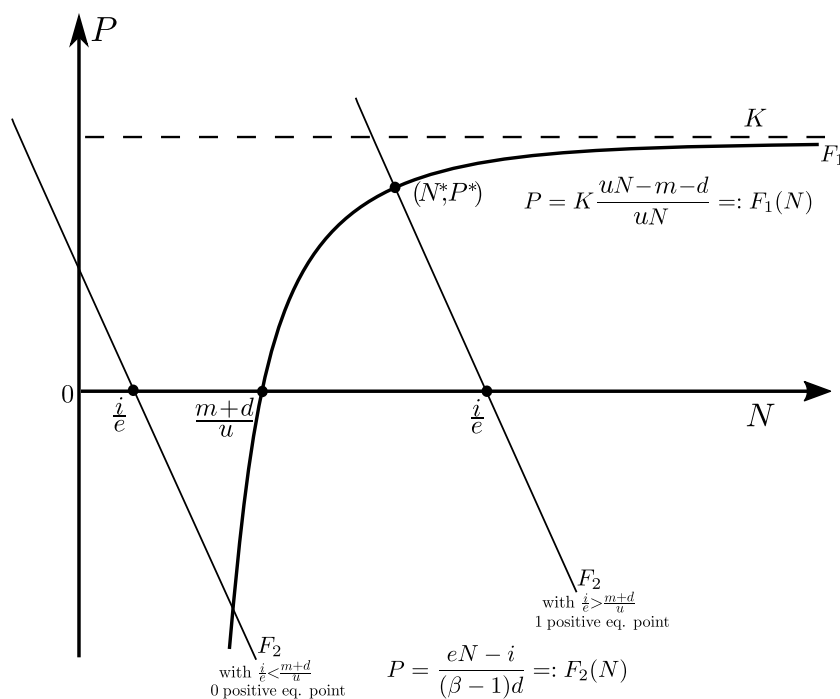


Figure 2.2 – Graphical determination of the equilibrium points for the generic sub-system model (2.3)

The analytic expression of the positive equilibrium point E_1 can be obtained by solving the equation $F_1(N) = F_2(N)$ which leads to a second degree polynomial equation (see Appendix 2.6.1.1). The positive equilibrium point $E_1 := (P_1^*, N_1^*)$ is finally given by:

$$E_1 := \left(P_1^* = \frac{1}{2}(K - a\frac{i}{e} + a\frac{\sqrt{\Delta}}{u}), N_1^* = \frac{1}{2}\left(\frac{i}{e} + \frac{K}{a} + \frac{\sqrt{\Delta}}{u}\right) \right) \quad (2.7)$$

for $(\beta - 1)d \neq 0$ with $a = \frac{e}{(\beta-1)d}$ and $\Delta = u^2\left(\frac{i}{e} + \frac{K}{a}\right)^2 - 4u\frac{K}{a}(m + d)$ and only exists if $\frac{i}{e} > \frac{m+d}{u}$. The analysis of its stability shows that when it exists, E_1 is always locally stable (see Appendix 2.6.1.1).

In the particular case where $(\beta - 1)d = 0$, $F_2(N)$ is a vertical line with a x coordinate $N = \frac{i}{e}$. The equilibrium point E_1 becomes:

$$E_1 := \left(P_1^* = K \left(1 - \frac{e(m+d)}{ui} \right), N_1^* = \frac{i}{e} \right) \quad (2.8)$$

Finally, there are two cases: the case where $\frac{i}{e} > \frac{m+d}{u}$, for which only E_1 is stable and for which living conditions are met for plants to settle and the case where $\frac{i}{e} < \frac{m+d}{u}$, for which only E_0 is stable and for which plants cannot survive.

2.3 Methods: optimization of the system at equilibrium and contribution of control theory

In this section, we detail the optimization methods used to maximize the crop production. This production is represented by the term:

$$C = s_c P_{c,t_h}, \quad (2.9)$$

where s_c is the surface of the cropland sub-system and P_{c,t_h} the crop biomass in the cropland sub-system at the end of the year, at harvest time t_h .

In this paper, we will first apply a classical approach used in ecology, which consists in finding the constant values of parameters that optimize one or several quantities at equilibrium. In the sequel, we will use the terms ‘‘optimization at equilibrium’’ to refer to this method. The values of the optimal parameters will be obtained analytically if possible or numerically in other cases. To use this approach we have to assume that the biomass of plant has reached an equilibrium when the harvest occurs.

The optimization at equilibrium is well adapted to practices which are constant over time or at least fixed for a whole year, as it is the case for the rangeland to cropland surface ratio. These practices can be mathematically represented by giving constant values to the associated parameters. On the other hand, the optimization at equilibrium is not adapted to study practices that may vary over a year as it can be the case for the grazing pressure. It is the very purpose of the control theory to take into account the fact that some input variables can vary over time. That’s why, in a second step, we will study how the performances of the agro-ecosystem may change if the grazing pressure changes over the year by applying some methods developed in control theory.

2.3.1 Optimization at equilibrium method (constant parameters)

The cropland sub-system dynamics (and so the values of P_c and N_c at equilibrium) depends on the rangeland sub-system management through the inputs term $i = i_c + T \frac{s_r}{s_c}$ where:

$$T = (1 - \alpha)d_r P_r \quad (2.10)$$

Two parameters of the rangeland sub-system, the grazing pressure d_r and the recycled fraction α depend on the livestock management of the farmer. They are under farmer influence and may be used as driving forces to optimize the transfer T and maximize the crop production C . Thanks to the cascade structure of the meta-ecosystem model, we can study the indirect impact of these two parameters (d_r and α) on the crop production in two steps. First we will study the variation of crop production C with T . Second, we will focus on the variation of T with α and d_r . Finally we will also study the variation of crop production C with respect to the “organizational” practice in focus that is the ratio between the surfaces of the cropland sub-system and the rangeland sub-system s_c and s_r . This ratio has an impact on both the plant biomass in cropland sub-system (in kgN ha⁻¹) and the crop production C at the scale of the agro-ecosystem (in kgN).

2.3.2 Control method (varying herbivory pressure)

The aim of the control method is to propose a mathematical expression of the grazing pressure d_r that makes the controlled system behave as desired. We want the crop production C to reach a given value \tilde{C} , which corresponds to a value $\tilde{P}_c = \frac{\tilde{C}}{s_c}$ of the crop biomass at harvest time. The mathematical expression of d_r will depend on the current state of the system and will take into account the constraints on the parameters values: in our case, d_r is positive and $\alpha \in [0, 1]$. Contrary to the previous optimization at equilibrium (section 2.3.1), we do not assume that crop biomass has reached equilibrium when the harvest occurs. Following the cascade structure of the system, we use a control strategy composed of two feedback control loops (see figure 2.3): a first loop controlling P_c with T , the amount of nutrient transferred from the rangeland to the cropland sub-system, and a second one controlling T with the grazing pressure d_r . We use feedback linearizing control laws (Isidori, 1995) for the two loops and we choose some control parameters values that fulfill the constraints on the inputs.

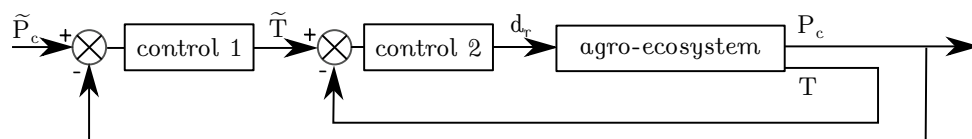


Figure 2.3 – Scheme of the two loops control strategy.

2.3.2.1 First loop: controlling P_c with T

Let first design the feedback control law of the first loop. Remind that \tilde{P}_c is the value of P_c that we expect P_c to reach at the end of the year: it is the set-point. Assume that T can be modified by the farmer all over the year: T is the control input.

Consider the functions G_1 and G_2 defined by:

$$G_1(P_c, N_c) = u_c P_c N_c (1 - P_c/K_c) - m_c P_c, \quad (2.11)$$

$$G_2(P_c, N_c) = -u_c P_c N_c (1 - P_c/K_c) - e_c N_c + i_c + m_c P_c, \quad (2.12)$$

that are such that system (2.2) for cropland sub-system can be written:

$$\begin{cases} \dot{P}_c = G_1(P_c, N_c) \\ \dot{N}_c = G_2(P_c, N_c) + T \frac{s_r}{s_c} \end{cases} \quad (2.13)$$

The equation of P_c has a relative degree equal to 2 with respect to the control input T : it means that we need to derivate two times P_c to make appear explicitly the control input T in the equation of P_c . We thus get:

$$\ddot{P}_c = G_1 \partial_1 G_1 + \left(G_2 + T \frac{s_r}{s_c} \right) \partial_2 G_1. \quad (2.14)$$

To obtain a second order dynamics for P_c , that is, an equation of the form $\ddot{P}_c + 2\xi\omega\dot{P}_c + \omega^2 P_c = \omega^2 \tilde{P}_c$ where ω is the cutoff frequency and ξ the damping factor, we have to consider the following expression of T :

$$T = \frac{u - G_1 \delta_1 G_1 - G_2 \delta_2 F}{\frac{s_r}{s_c} \delta_2 G_1} \quad (2.15)$$

with $u = -2\xi\omega\dot{P}_c + \omega^2(\tilde{P}_c - P_c)$. The expression (2.15) of T is called a ‘‘linearizing control law’’ as it enables to get a linear dynamics of the closed loop system. To be biologically acceptable, the value of T has to be positive; we so define the quantity \tilde{T} by:

$$\tilde{T} = \max \left(0, \frac{-2\xi\omega G_1 + \omega^2(\tilde{P}_c - P_c) - G_1 \delta_1 G_1 - G_2 \delta_2 F}{\frac{s_r}{s_c} \delta_2 G_1} \right) \quad (2.16)$$

2.3.2.2 Second loop: controlling T with the grazing pressure d_r

Contrary to what was assumed in the previous paragraph, T can not be directly modified by the farmer. \tilde{T} has to be viewed as a set-point for T , that is a value that we expect T to be close of at any time. Note that, unlike the first loop, the value of the set-point \tilde{T} varies over the time.

There are two driving forces in the agro-ecosystem which may control the value of T : d_r and α . In the sequel, we assume that α is fixed and we consider d_r as the control input. The

objective of the second control loop is therefore to control T with d_r . The quantity T is given by $T = (1 - \alpha)d_r P_r$. After derivation, we get:

$$\dot{T} = (1 - \alpha)\dot{d}_r P_r + (1 - \alpha)d_r \dot{P}_r \quad (2.17)$$

The equation of T is therefore of relative degree equal to 1 with respect to the control input d_r . To obtain a first order dynamics for T in closed loop, that is, an equation of the form $\dot{T} = k(\tilde{T} - T) = k(\tilde{T} - (1 - \alpha)d_r P_r)$ with k a control parameter, we have to use the following control law for d_r :

$$\dot{d}_r = \frac{k(\tilde{T} - (1 - \alpha)d_r P_r) - (1 - \alpha)d_r \dot{P}_r}{(1 - \alpha)P_r}. \quad (2.18)$$

In practice, we add a saturation to this control law in order to ensure that the applied value of d_r is realistic, that is non negative. The applied control law is so:

$$d_r = \max(0, d) \text{ with } \dot{d} = \frac{k(\tilde{T} - (1 - \alpha)d P_r) - (1 - \alpha)d \dot{P}_r}{(1 - \alpha)P_r}. \quad (2.19)$$

2.3.2.3 Choice of the control parameters values

The values of the control parameters (ω , ξ and k) are chosen to make the system stabilize after about 365 days. To ensure that, we consider the tow loops independently.

The first loop is the slowest one: it will impose its stabilization time to the whole system. The closed loop equation of P_c is a second order one, with parameters ξ and ω . For such systems, an approximation of the 1% settling time, that is the time necessary for the response to reach and remain in the interval $[0.99\tilde{P}_c, 1.01\tilde{P}_c]$ (with \tilde{P}_c the set-point), is given by $\frac{4.6}{\xi\omega}$ (Goodwin and Sin, 1984). The value of ξ will also determine whether the output will oscillate before stabilizing or not. For values of ξ greater than 0.7, the response is very damped, there is almost no oscillations. For this reason, we chose to take a value of ξ equal to 0.9. To get a 1% settling time smaller than 365 days, we have to consider a value of ω that is such that:

$$\frac{4.6}{\xi\omega} < 365 \Leftrightarrow \omega > \frac{4.6}{365\xi} \simeq 0.014 \text{ (with } \xi = 0.9) \quad (2.20)$$

We chose to take a value of ω equal to 0.015 that is a little bit greater than 0.014: it ensures that the system will have reached the set-point at the harvest time. For $\omega = 0.015$ and for $\xi = 0.9$, we indeed have $\frac{4.6}{\xi\omega} \simeq 341$ days.

The second loop, which is the internal loop, has to be faster than the first one in order to ensure the stability of the first loop. In general, we try to have a settling time at least 1000 times faster in the internal loop, which in our case corresponds to a maximum value of 0.34 days. The equation of T is a first order system with time constant $\frac{1}{k}$. For such systems, the 1% settling

time is about $\frac{5}{k}$ (Corriou, 2004). We therefore have:

$$\frac{5}{k} < 0.34 \Leftrightarrow k > \frac{5}{0.34} \simeq 14.7 \quad (2.21)$$

We chose to take a value of k equal to 20 that is a little bit greater than 14.7.

So finally, the values of the control parameters used for the control strategy are the following ones:

$$\omega = 0.015, \xi = 0.9 \text{ and } k = 20. \quad (2.22)$$

2.4 Results

2.4.1 Cropland sub-system as a sink: the greater the transfers, the greater the crop production

We first focus on the sub-system (c) that corresponds to cropland and look at the variation of the crop production with respect to the nutrient transfer T .

Remind that the equations of the cropland sub-system are of the form (2.2) with $P = P_c$ and $N = N_c$ for the state variables and $u = u_c$, $K = K_c$, $m = m_c$, $e = e_c$, $i = i_c + T \frac{s_r}{s_c}$, $\beta = 0$ and $d = 0$ for the parameters (with $T = (1 - \alpha)d_r P_r$):

$$\begin{cases} \dot{P}_c &= u_c P_c N_c (1 - P_c / K_c) - m_c P_c \\ \dot{N}_c &= -u_c P_c N_c (1 - P_c / K_c) - e_c N_c + i_c + m_c P_c + T \frac{s_r}{s_c} \end{cases} \quad (2.23)$$

From section 2.2.1, the cropland sub-system always admits one stable equilibrium point which depends on the parameter values and on the value P_r^* reached by P_r at equilibrium. If $\frac{i_c + T^* \frac{s_r}{s_c}}{e_c} \leq \frac{m_c}{u_c}$ with $T^* = (1 - \alpha)d_r P_r^*$, this equilibrium point is given by:

$$E_{0,c} := \left(P_{0,c}^* = 0, N_{0,c}^* = \frac{i_c + T^* \frac{s_r}{s_c}}{e} \right) \quad (2.24)$$

and if $\frac{i_c + T^* \frac{s_r}{s_c}}{e_c} > \frac{m_c}{u_c}$, it is given by:

$$E_{1,c} := \left(P_{1,c}^* = K_c \left(1 - \frac{m_c}{u_c} \frac{e_c}{i_c + (1 - \alpha)d_r P_r^* \frac{s_r}{s_c}} \right), N_{1,c}^* = \frac{i_c + T^* \frac{s_r}{s_c}}{e_c} \right) \quad (2.25)$$

As explained in section 2.3, the parameters d_r and α impact on the crop production C through the quantity $T^* = (1 - \alpha)d_r P_r^*$. We therefore study the variation of C with respect to T^* in order to determine the value of T^* that maximizes C .

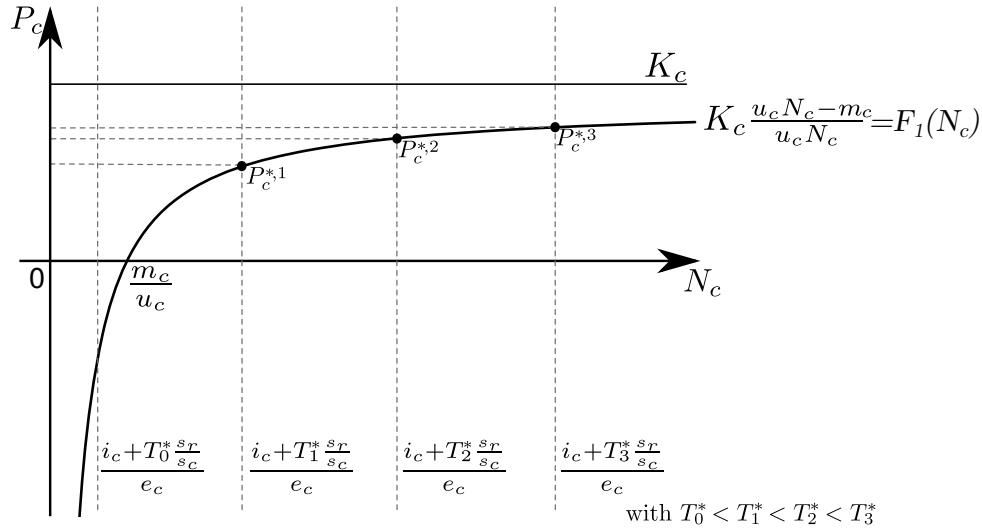


Figure 2.4 – Graphical determination of the equilibrium points in the cropland sub-system for 4 different values of T^* . As the quantity T^* is not high enough to compensate losses, the positive equilibrium $E_{1,c}$ does not exist in that case. P_c^* increases with T^* in a non-linear way.

From section 2.2.1, because $d = 0$), we know that, when $\frac{i_c + T^* \frac{s_r}{s_c}}{e_c} > \frac{m_c}{u_c} \Leftrightarrow T^* \geq \frac{s_r}{s_c} \left(\frac{e_c m_c}{u_c} - i_c \right)$, P_c^* is given by the intersection point between the curve of $F_1 : N_c \mapsto K_c \frac{u_c N_c - m_c}{u_c N_c}$ and the vertical line of equation $N_c = \frac{i_c + T^* \frac{s_r}{s_c}}{e_c}$. When T^* increases, the curve of F_1 stays at the same place whereas the vertical line is shifted to the right (figure 2.4). Consequently the equilibrium point moves to the right on the curve of F_1 . As F_1 increases, P_c^* increases.

This can also be shown analytically because we have:

$$\frac{dP_{1,c}^*}{dT^*} = \frac{d}{dT^*} \left(K_c \left(1 - \frac{m_c}{u_c} \frac{e_c}{i_c + T^* \frac{s_r}{s_c}} \right) \right) = \frac{K_c m_c s_r}{u_c s_c} \frac{e_c}{(i_c + T^* \frac{s_r}{s_c})^2} > 0. \quad (2.26)$$

Finally, as $\frac{dC}{dT^*} = s_c \frac{dP_{1,c}^*}{dT^*}$, we show that the crop production C is increasing with T^* and therefore reaches its maximal value for the maximal value T_{max}^* that T^* can take in $\left[\max \left(0, \frac{s_r}{s_c} \left(\frac{e_c u_c}{u_c} - i_c \right) \right), +\infty \right)$. However, it is important to notice that the relationship between $C := s_c P_{1,c}^*$ and T^* is nonlinear. The closer $P_{1,c}^*$ is to K_c , the less profitable is the increase of T^* . For example, as we can see on the figure 2.4, for a same increase of T^* between T_2^* and T_3^* and between T_1^* and T_2^* (i.e $T_3^* - T_2^* = T_2^* - T_1^*$), the increase of crop biomass $P_c^{*,3} - P_c^{*,2}$ is inferior to $P_c^{*,2} - P_c^{*,1}$. This non-linearity in the efficiency of the inputs impacts the optimization of the cropland sub-system to rangeland sub-system surfaces ratio (see 2.4.3).

2.4.2 Rangeland sub-system as a source: maximizing the transfers without jeopardizing plant biomass

After studying the variation of crop production with T^* , we now look at the variation of T^* with the two driving forces α and d_r ; we search for the values of α and d_r that maximize the amount $T^* = (1 - \alpha)d_r P_r^*$ of transferred nutrient.

For that, we now focus on the rangeland sub-system (r) only. Remind that the equations of this sub-system are written under the form (2.2) with $P = P_r$ and $N = N_r$ for the state variables and $u = u_r$, $K = K_r$, $m = m_r$, $e = e_r$, $i = i_r$, $\beta = \alpha$ and $d = d_r$ for the parameters:

$$\begin{cases} \dot{P}_r &= u_r P_r N_r (1 - P_r/K_r) - m_r P_r - d_r P_r \\ \dot{N}_r &= -u_r P_r N_r (1 - P_r/K_r) - e_r N_r + i_r + m_r P_r + \alpha d_r P_r \end{cases} \quad (2.27)$$

From the section 2.2.1 and similarly to the cropland sub-system, the rangeland sub-system always admits one stable equilibrium, which depends on the parameter values. If $\frac{i_r}{e_r} \leq \frac{m_r + d_r}{u_r}$, this equilibrium point without plant is given by

$$E_{0,r} = \left(P_{0,r}^* = 0, N_{0,r}^* = \frac{i_r}{e_r} \right) \quad (2.28)$$

and if $\frac{i_r}{e_r} > \frac{m_r + d_r}{u_r}$, it is given by:

$$E_{1,r} = \left\{ \left(P_{1,r}^* = \frac{1}{2} \left(K_r - \frac{i_r}{e_r} a + \frac{\sqrt{\Delta}}{u_r} a \right), N_{1,r}^* = \frac{1}{2} \left(\frac{i_r}{e_r} + \frac{K_r}{a} + \frac{\sqrt{\Delta}}{u_r} \right) \right) \right\} \quad (2.29)$$

with $\Delta = u_r^2 \left(\frac{i_r}{e_r} + \frac{K_r}{a} \right)^2 - 4u_r \frac{K_r}{a} (m_r + d_r)$ and $a = \frac{e_r}{(\alpha - 1)d_r} < 0$ if $(\alpha - 1)d_r \neq 0$.

The case $(\alpha - 1)d_r = 0$ corresponds to an absence of grazing pressure or a case where all the uptake by livestock is recycled in the rangeland sub-system. In this case, the equilibrium point $E_{1,r}$ becomes:

$$E_{1,r} = \left\{ \left(P_{1,r}^* = K_r \left(1 - \frac{e_r(m_r + d_r)}{u_r i_r} \right), N_{1,r}^* = \frac{i_r}{e_r} \right) \right\} \quad (2.30)$$

Let's now look at how the nutrient transfer $T^* = (1 - \alpha)d_r P_r^*$ varies with α and d_r .

2.4.2.1 Minimizing the recycled fraction (α) to increase the transferred amount (T^*)

The first driving force that we consider is the parameter α , which represents the percentage of the grazed part of P_r which, after transformation by livestock, is recycled to the inorganic nutrient compartment N_r . The other fraction $(1 - \alpha)$ is exported to the cropland sub-system. α can vary from 0 (all nutrient is transferred to the cropland sub-system) to 1 (all nutrient is

recycled within the rangeland sub-system). We are looking for the value of α that maximizes T^* the amount of nutrient transferred by livestock to cropland.

When $\frac{i_r}{e_r} \leq \frac{m_r+d_r}{u_r}$, there is no positive equilibrium point whatever the value of α : $P_r^* = 0$ for all $\alpha \in [0, 1]$. If we now consider the case where $\frac{i_r}{e_r} > \frac{m_r+d_r}{u_r}$, as depicted in figure 2.5 (left), $P_{1,r}^*$ and $N_{1,r}^*$ increase with α . Indeed when α increases from 0 to 1, the curve of F_1 does not move but the slope of F_2 goes from $-\frac{e_r}{d_r}$ to $-\infty$ by rotating around the point $(\frac{i_r}{e_r}, 0)$ clockwise (see figure 2.5, left). The intersection point between F_1 and F_2 moves therefore to the right on the curve of F_1 : thus $P_{1,r}^*$ and $N_{1,r}^*$ increase with α . The mathematical proof is given in 2.6.2.1.

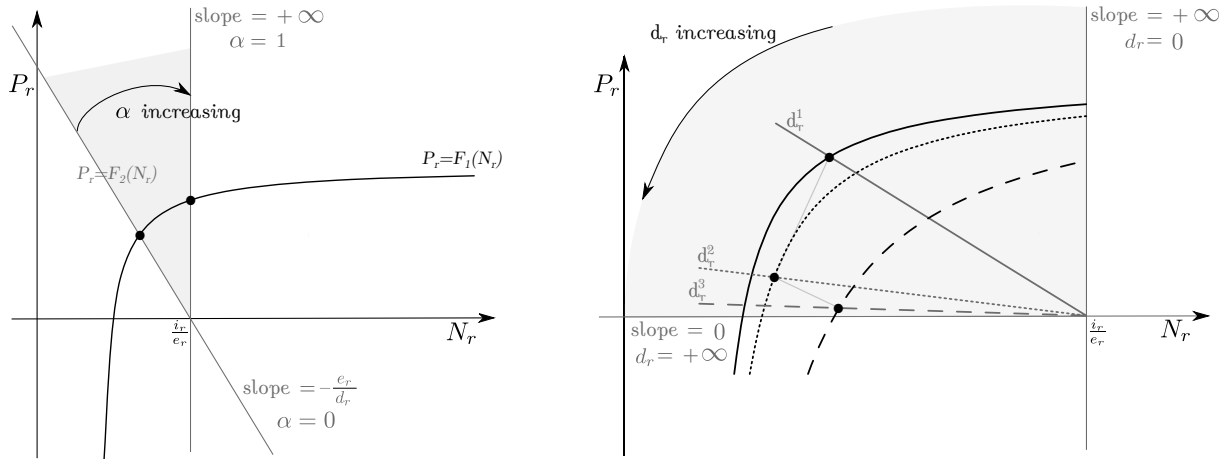


Figure 2.5 – (left) Evolution of the curve $F_2(N) = \frac{eN-i}{(\alpha-1)d_r}$ when α goes from 0 to 1. (right) Evolution of the curves $F_1(N) = K \frac{uN-m-d}{uN}$ $F_2(N) = \frac{eN-i}{(\alpha-1)d_r}$ when d_r goes from 0 to $+\infty$. Graphical method of determination of equilibrium points for 3 values of d_r with $d_r^1 \leq d_r^2 \leq d_r^3$. $P_{1,r}^*$ decreases with d_r but the variation of $N_{1,r}^*$ is not monotonous.

Let us now consider the function $\alpha \in [0, 1] \mapsto T^*(\alpha) = (1-\alpha)d_r P_r^*$ and let us denote T_{max}^* the maximal value taken by $T^*(\alpha)$ for $\alpha \in [0, 1]$.

If $\frac{i_r}{e_r} \leq \frac{m_r+d_r}{u_r}$, then $P_r^* = 0$ for all $\alpha \in [0, 1]$. The function $\alpha \in [0, 1] \mapsto T^*(\alpha) = (1-\alpha)d_r P_r^*$ is therefore null on $[0, 1]$ and $T_{max}^* = 0$.

Let us now consider the case where $\frac{i_r}{e_r} > \frac{m_r+d_r}{u_r}$. We showed earlier that the quantity of biomass produced in the rangeland sub-system $P_{1,r}^*$ increases with α . The less we transfer, the higher this biomass is. However, we can wonder how the quantity $T^*(\alpha) = (1-\alpha)d_r P_{1,r}^*$ varies with α . Indeed, whereas $P_{1,r}^*$ increases with α , the quantity $1-\alpha$ decreases. This could lead to a trade-off between the biomass produced $P_{1,r}^*$ and the fraction $(1-\alpha)$ of nutrient transferred to the cropland sub-system.

From (2.27), we can show that the amount of transferred nutrient T^* is written:

$$T^*(\alpha) = (1-\alpha)d_r P_{1,r}^* = i_r - e_r N_{1,r}^* \quad (2.31)$$

From this equation (2.31), we deduce that $T^*(\alpha)$ is maximal for the minimal value of $N_{1,r}^*$. Yet, we saw that both $N_{1,r}^*$ and $P_{1,r}^*$ increase with α . As a consequence, the quantity $T^*(\alpha)$ is

maximal for $\alpha = 0$: it corresponds to the case where all nutrient is transferred to the cropland sub-system. So there is no trade-off and we have

$$T_{max}^* = T(\alpha = 0) = d_r P_{1,r}^*(\alpha = 0) \quad (2.32)$$

In conclusion, we showed that it is necessary to minimize the recycled fraction α of livestock uptake into rangeland sub-system to maximize the total amount of nutrient transferred to the cropland sub-system.

2.4.2.2 Maximizing the transferred amount T^* with an intermediate grazing pressure d_r

The second driving force that we can consider in this system is the grazing pressure d_r , a parameter which takes into account the size of the herd (livestock biomass), the consumption rate of the livestock, and the time spent by the herd on the rangeland sub-system. Theoretically d_r can vary from 0 (no livestock) to ∞ . In practice, there exists a bound for d_r which corresponds to the maximal herd size that can graze on the rangeland sub-system and by the maximum time that the herd can spend in the rangeland sub-system. The grazing pressure is also bounded by the capacity of rangeland to produce enough biomass to feed the livestock, and by the resistance of rangeland to overgrazing. In the model, the conditions of existence of the positive equilibrium $E_{1,r}$ that lead to a non-zero value of the transfer T^* imply that d_r must be smaller than $\frac{u_r i_r}{e_r} - m_r$. In the sequel, we denote $d_r^{max} = \frac{u_r i_r}{e_r} - m_r$. If $d_r \geq d_r^{max}$, there is not enough nutrient left in the rangeland sub-system to maintain the plant biomass: in that case of overgrazing, the rangeland sub-system goes to the equilibrium point $E_{0,r}$ and $T_{max} = 0$.

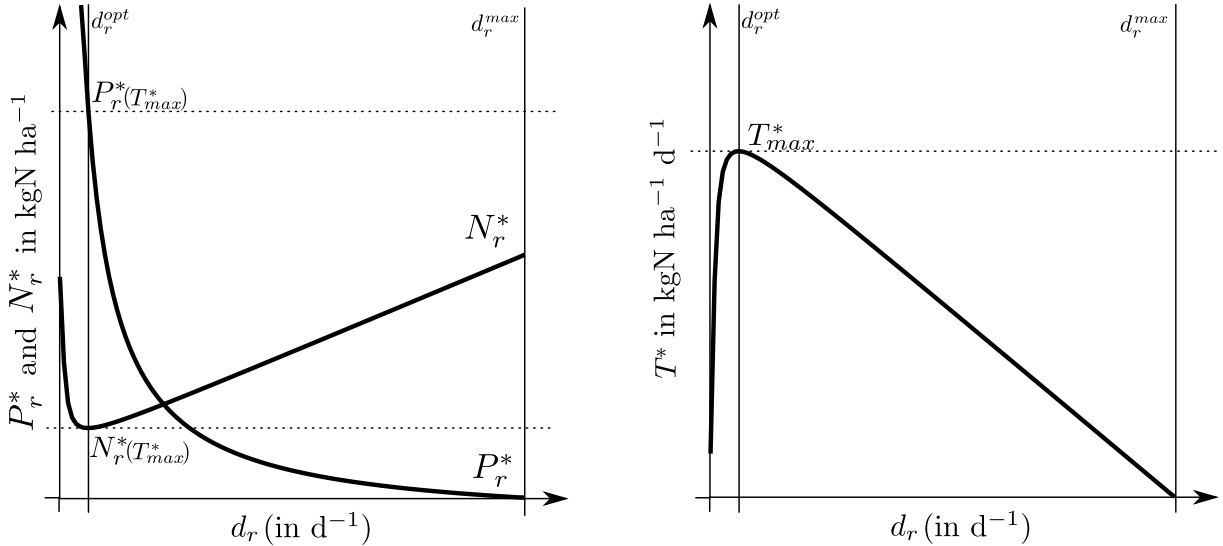


Figure 2.6 – Variation of P_r^* and N_r^* (left) and T (right) with d_r (and for $\alpha = 0$)

We are now looking for the value of d_r in $(0, d_r^{max})$ that maximizes the transferred amount T^* . We set α to 0, since it is the value of α for which T^* is maximal whatever the value of d_r .

However, we obtain similar results for a non-zero value of α . As in section 2.4.2.1, we deduce from the expression (2.31) that T that T^* is maximal for the minimal value of N_r^* . Moreover, we know that $T^* = 0$ for $d_r = 0$ and for $d_r = d_r^{max}$ (case of overgrazing that implies $P_r^* = 0$). As T^* is a continuous and positive function of d_r on $(0, d_r^{max})$, we deduce that the amount of nutrient transferred depends on a trade-off between the grazing pressure and the plant biomass in the rangeland sub-system.

Therefore, there exists a value $d_r^{opt} \in (0, d_r^{max})$ of d_r for which T^* is maximal on $(0, d_r^{max})$. It also means that T^* and $N_{1,r}^*$ are not strictly monotonic on $(0, d_r^{max})$. Figure 2.6 shows the variation of $P_{1,r}^*$, $N_{1,r}^*$ and T^* with $d_r \in (0, d_r^{max})$ for $\alpha = 0$. We see that on the interval $(0, d_r^{max})$, $P_{1,r}^*$ decreases with d_r . Indeed, when d_r increases from 0 to d_r^{max} , the curve of F_1 moves to the right and the slope of F_2 goes from $-\infty$ to $\frac{e_r^2}{(\alpha-1)(u_r i_r - m_r e_r)} < 0$ by rotating anticlockwise around the point $(\frac{i_r}{e_r}, 0)$ (see figure 2.5, right). The value of $P_{1,r}^*$ therefore decreases with d_r . However, as the curve of F_1 is shifted to the right when d_r increases, the variation of $N_{1,r}^*$ is not easily noticeable. On the simulations shown in Figure 2.6 and 2.5, we see that $N_{1,r}^*$ first decreases and then increases with d_r : it therefore reaches its minimal value for an intermediate value on $d_r^{opt} \in (0, d_r^{max})$.

As we deduced earlier from equation (2.31), we can also verify that the value $d_r^{opt} \in (0, d_r^{max})$ of d_r which minimizes $N_{1,r}^*$ is also the one which maximizes the transfer $T^* = (1 - \alpha)d_r P_{1,r}^*$.

In conclusion, among the set of grazing pressure values that do not compromise the plant production in the rangeland sub-system, there exists a value that optimizes the amount of nutrient transferred to the cropland sub-system by the livestock. Moreover, we observe that this value d_r^{opt} is a low value among the set of possible values of grazing pressure $(0, d_r^{max})$.

2.4.3 Optimal surface ratio $\frac{s_r}{s_c}$: a trade-off between crop yield and cropland surface

We now look at the variation of the crop production with respect to the respective surfaces of cropland and rangeland sub-systems (s_c for cropland sub-system and s_r for rangeland sub-system). At the agro-ecosystem scale, the maximization of crop production C does not depend on the absolute value of the surface of the subsystems but depends on the relative surface area of each subsystem in relation to the total surface area of the agro-ecosystem. When the surface of cropland sub-system s_c increases (at the expense of the rangeland sub-system), a positive effect comes from the increase of the surface devoted to crop production (equation 2.9) whereas a negative effect comes from the dilution effect on the amount of transferred nutrient ($T^* \frac{s_r}{s_c}$).

Let $\gamma = \frac{s_c}{s_r + s_c}$ be the fraction of the agro-ecosystem surface $S := s_r + s_c$ occupied by the cropland sub-system and $1 - \gamma = \frac{s_r}{s_r + s_c}$ the fraction occupied by the rangeland sub-system. The fraction occupied by cropland/rangeland impacts the crop production directly as $C := s_c P_c^* = \gamma S P_c^*$ and indirectly through the quantity $T^* \frac{s_r}{s_c} = T^* \frac{1-\gamma}{\gamma}$ on which depends the value P_c^* .

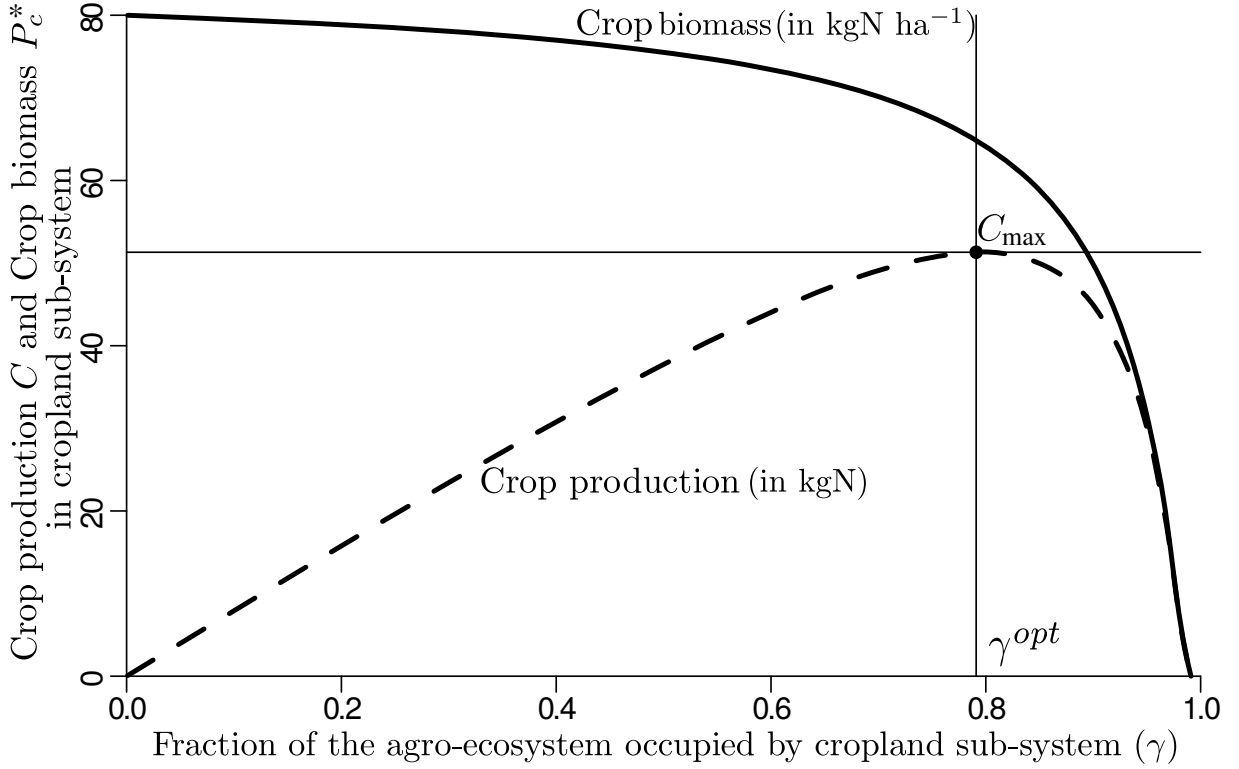


Figure 2.7 – Variation of the crop biomass P_c^* and the crop production C of the cropland sub-system with the fraction of the agro-ecosystem surface occupied by the cropland sub-system (γ)

We are looking for the value of γ in $(0, 1]$ that maximizes the crop production C . We can show (see 2.6.2.2 for mathematical proofs) that there exist two different situations depending on if the inputs i_c are greater or smaller than a threshold value i^+ defined as:

$$i^+ = \frac{e_c m_c + \sqrt{e_c m_c (e_c m_c + 4u_c T^*)}}{2u_c} > 0. \quad (2.33)$$

If $i_c > i^+$, then the inputs i_c are high enough to ensure a good production in the cropland sub-system without any transfer. In that case, the transfer is no more interesting for crop production, and it becomes more profitable to cultivate the maximum available surface ($\gamma = 1$). The maximal value C_{max} of C is then given by:

$$C_{max} = SP_{1,c}^*(\gamma = 1) = SK_c \left(1 - \frac{m_c e_c}{u_c i_c} \right). \quad (2.34)$$

If $i_c < i^+$, then the inputs i_c are not high enough and there exists an optimal value γ^{opt} of γ for which the crop production C is maximal. In that case, the optimal value γ^{opt} depends on the trade-off between the crop biomass (the yield) and the surface of the cropland sub-system (see figure 2.7).

γ^{opt} is given by:

$$\gamma^{opt} = \frac{T^*}{P_c^{opt} + e_c N_c^{opt} + T^* - i_c} \text{ with } N_c^{opt} = \frac{K_c m_c}{u_c(K_c - P_c^{opt})} \quad (2.35)$$

where P_c^{opt} , the value of P_c^* for which the crop production C is maximal, is expressed:

$$P_c^{opt} = K_c \left[1 - \frac{-e_c m_c + \sqrt{e_c m_c [e_c m_c + u_c(T - i_c)]}}{u_c(T - i_c)} \right] \in [0, K_c]. \quad (2.36)$$

The maximal value C_{max} of C is then given by:

$$C_{max} = \gamma^{opt} S P_c^{opt}. \quad (2.37)$$

In conclusion, we showed that when atmospheric depositions and other inputs independent of livestock are not sufficiently high in the cropland sub-system compared to the capacity of nutrient transfer from the rangeland sub-system, it is adequate to keep both rangeland and cropland surfaces in the agro-ecosystem to optimize crop production.

2.4.4 Changing functioning of the agro-ecosystem by changing grazing pressure over the year

In this section, we give the results obtained with the control strategy described in section 2.3.2, that corresponds to the case where the grazing pressure can vary over the year.

2.4.4.1 A same production with less transfer, a higher production with as much?

We first look at the maximal crop production value that the system can reach with the control strategy. Figures 2.8a, 2.8b and 2.8c represent the average stock of plant in rangeland over a year ($\frac{1}{t_h} \int_0^{t_h} P_r(t) dt$), the stock of plant in cropland at harvest time (P_{c,t_h}) and the total amount of nutrient transferred over a year ($\int_0^{t_h} T(t) dt$) with respect of the value of the set-point \tilde{P}_c . The values obtained with the optimization at equilibrium (that is with a constant value $d_r = d_r^{opt}$) are represented by the horizontal straight lines. The black and gray vertical straight lines mark the values of P_c^{opt} and of the maximal crop production value reached with the control strategy respectively. The set-point \tilde{P}_c is reached in all the cases until $\tilde{P}_c = 1.085 \times P_c^{opt}$. Above this point the feedback control fails to make P_c reach the set-point: the cropland sub-system “collapses” and we get $P_c = 0$. As the value of the set-point \tilde{P}_c increases from 0 to $1.085 \times P_c^{opt}$, the average stock of plant in rangeland ($\frac{1}{t_h} \int_0^{t_h} P_r(t) dt$) decreases and the total amount of nutrient transferred over a year ($\int_0^{t_h} T(t) dt$) increases. By simulations, we observe that the total amount of nutrient transferred over a year obtained for the highest crop production value ($\tilde{P}_c = 1.085 \times P_c^{opt}$) with the control strategy is equal to the total amount of nutrient

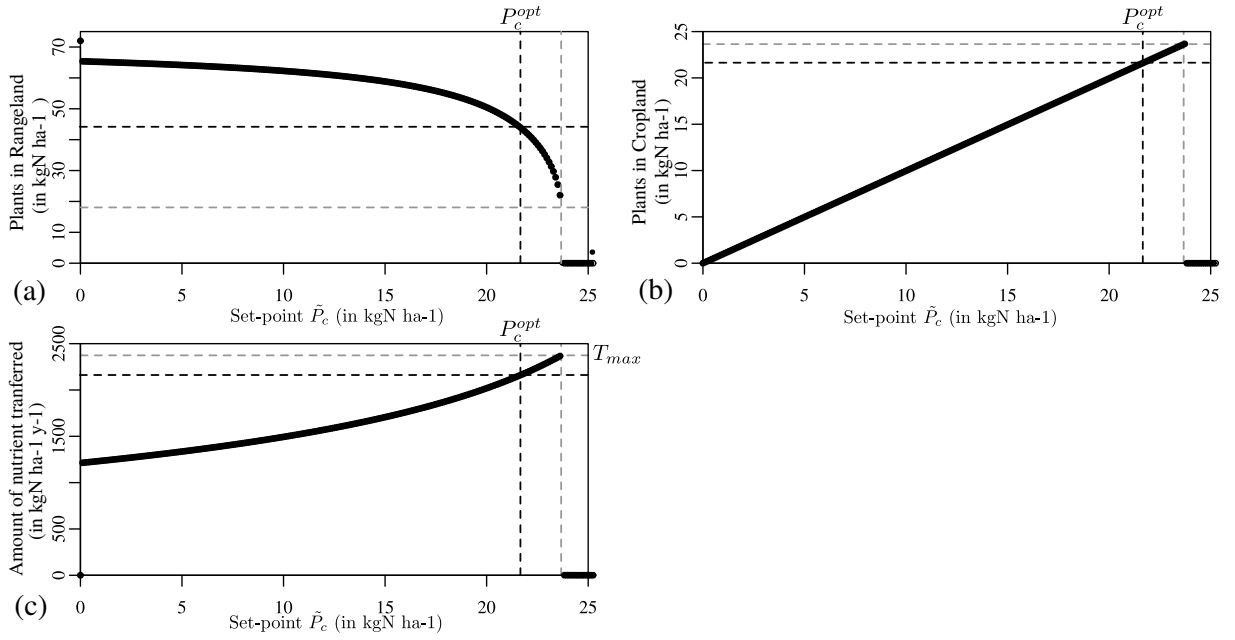


Figure 2.8 – (a) Yearly averaged stock of plants in rangeland (in kgN h⁻¹), (b) stock of plants in cropland at harvest time (value of P_{c,t_h} , in kgN ha⁻¹) and (c) total amount of nutrient transferred from rangeland to cropland over a year ($\int_0^{t_h} T(t)dt$) with respect of the value of the set-point \tilde{P}_c . The set of parameters used is $u_r = 0.08$, $u_c = 0.01$, $K_r = 80$, $K_c = 40$, $e_r = 0.08$, $e_c = 0.4$, $i_r = 0.8$, $i_c = 0.05$, $m_r = 0.08$, $m_c = 0.05$, $h = 0.9$. With such a parameter set, the optimization at equilibrium lead to the values $\alpha = 0$ and $\gamma^{opt} = 0.131$, $d_r^{opt} = 0.036$ and $P_c^{opt} = 21.7$. The black straight lines represent the values obtained with the optimization at equilibrium. The gray straight lines represent the configuration for which the maximal value of \tilde{P}_c is reached with the control strategy.

transferred over a year ($t_h \times T_{max}^*$) obtained with the optimization at equilibrium (that is for a constant value of $d_r = d_r^{opt}$).

2.4.4.2 Comparison of scenarios

Let us now compare the different optimization strategies, through the simulated trajectories of 3 different scenarios.

The first scenario (1) consists in the application of the optimal and constant values of d_r , α and γ that have been calculated with the classical approach of optimization at equilibrium. We set $\alpha = 0$ (see section 2.4.2.1) and get the optimal value of d_r^{opt} by simulation (see section 2.4.2.2). From the so-obtained value of T^* , we compute the optimal value γ^{opt} (see equation 2.35) of γ that determines the surfaces s_r and s_c for which C is maximal (see equation 2.37). This scenario is our “control sample” to be compared with two other scenarios (2) and (3) obtained with the control theory for different values \tilde{P}_c of the set point \tilde{P}_c . For scenario (2), \tilde{P}_c is defined as the optimal value of crop biomass obtained with the optimization at equilibrium ($\tilde{P}_c = P_c^{opt}$). For scenario (3), \tilde{P}_c is defined as the maximal value reached numerically with the

feedback control (see 2.8), that is \tilde{P}_c is equal to 1.085 times the optimal value obtained with the optimization at equilibrium ($\tilde{P}_c = 1.085P^{opt}$). There is no difference in the parametrization of the scenarios (1), (2) and (3) except for the expression of the grazing pressure d_r . Figures 2.9a-d represent the dynamics of plant and inorganic nutrient in the cropland sub-system and the rangeland sub-system over five years for the 3 scenarios. Scenarios (1), (2) and (3) are plotted in black lines, dotted black lines and grey lines respectively.

In the scenario (1), only the stocks of the cropland sub-system change over the year and the equilibrium point is reached each year. These changes are due to the harvest event that occurs at the end of each year. In both scenarios (2) and (3), the plant biomass in cropland reaches its set-point \tilde{P}_c . We observe that the growth of plants is slower with feedback than without feedback (figure 2.9(b)). Note that in scenario (2) and (3), we are no longer looking for the solution at equilibrium but instead we used the transient dynamics to reach the set-point at the time of the harvest.

With the feedback control, the dynamics of nutrient in the rangeland sub-system becomes dependent of the state of the cropland sub-system and varies over time following the dynamics of d_r . In both scenarios, levels of plant and inorganic nutrient in the rangeland sub-system are always higher than for scenario (1). Considering that the end of the year matches with the harvest event, we observe in scenarios (2) and (3) that the value of d_r is minimal in the middle of the year (figure 2.9e). The low value of d_r promotes the increase of plant biomass in the rangeland sub-system P_r and as a consequence, the increase of the inorganic nutrient level N_r (figure 2.9(b),(d)). Note that in the scenario (3), the value of d_r is a bit higher than d_r^{opt} but much lower than the value above which there is overgrazing ($\frac{u_r i_r}{e_r} - m_r$)

The higher values of P_r and N_r (compared to scenario (1)) allow a higher transfer of nutrient from rangeland to cropland during the second part of the year. Indeed, as depicted in figure 2.9(f) the amount of nutrient transferred over time decreases slightly at the beginning of the year and then increases to be maximal at the end of the year. The calculation of the total amount of nutrient transferred during a year gives 237.3 kgN y⁻¹ for scenario (1), and respectively 216.1 and 234.7 kgN y⁻¹ for scenarios (2) and (3).

In scenario (2) and (3), losses are lower in the rangeland sub-system and higher in the cropland sub-system compared to scenario (1). At the scale of the agro-ecosystem the lowest losses are obtained for scenario (2) (249.1 kgN y⁻¹). Losses are a bit higher in scenario (3) (254.1 kgN y⁻¹) than in scenario (1) (253.7 kgN y⁻¹). In scenario (3), higher losses associated with a larger biomass at the end of the year are due to the fact that loss rates are much lower in the rangeland sub-system than in the cropland sub-system, and that the average biomass (over a year) in the cropland sub-system is lower in scenario (3) than in scenario (1).

In conclusion, we see that, by constantly adjusting the grazing pressure over a year, one can promote a higher crop production, thanks to the transient dynamics. Indeed, as we showed, bringing nutrient to cropland at the right time when the plants need it to grow maximizes the overall crop production at the end of the year.

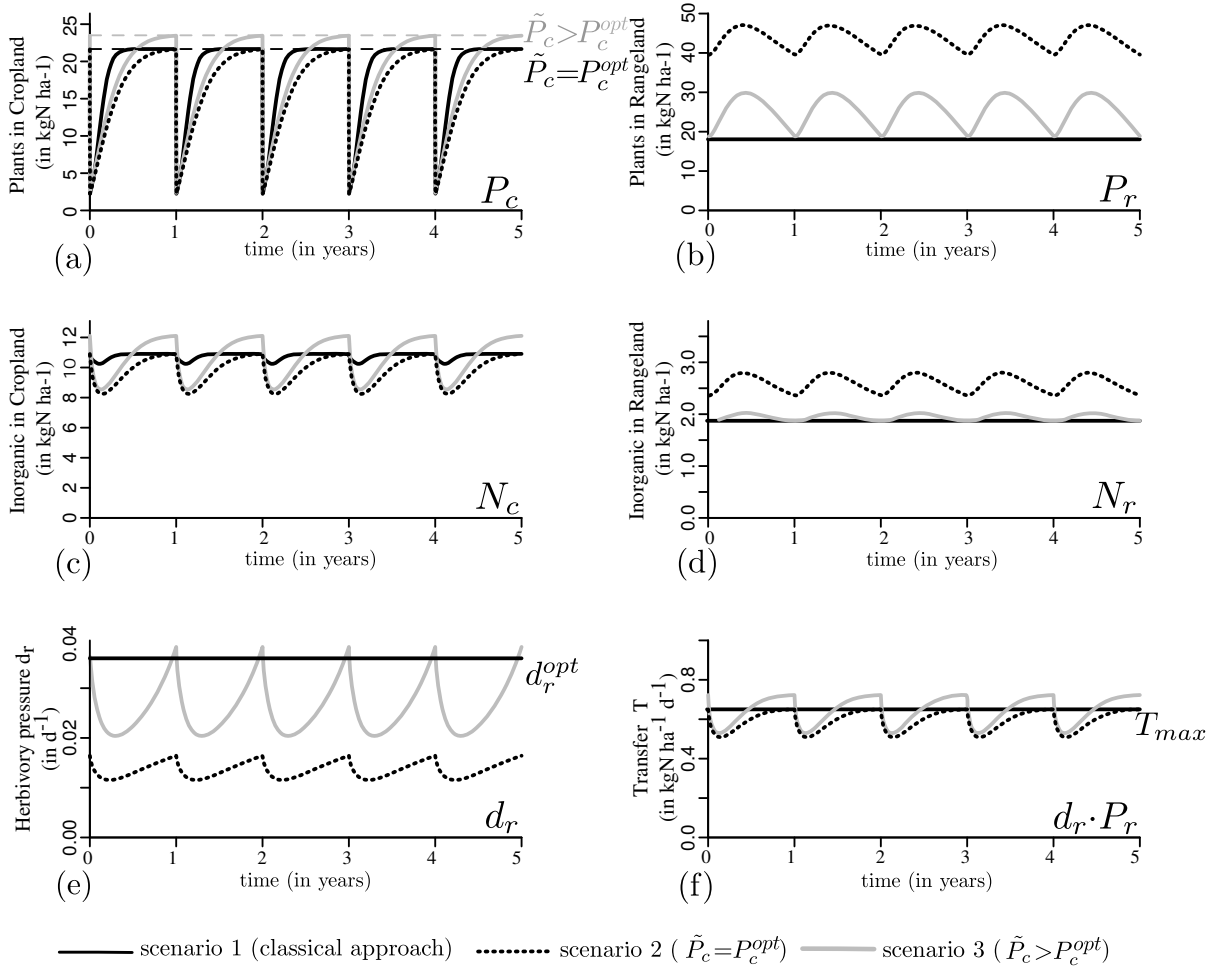


Figure 2.9 – Dynamic over time of stocks of plants (a) and (b) and inorganic nutrient (c) and (d) in the cropland sub-system and the rangeland sub-system respectively. Dynamic of grazing pressure d_r (e) and transfer of inorganic nutrient T (f). The optimal scenario obtained with the optimization at equilibrium (scenario (1)), and the scenario obtained with the control theory (scenario (2) with $\tilde{P}_c = P_c^{opt}$ and scenario (3) with $\tilde{P}_c > P_c^{opt}$) are plotted in black lines, dotted black lines and grey lines respectively. In the subfigure (a), black and gray dashed lines respectively represent the value of the set point $\tilde{P}_c = P_c^{opt}$ and $\tilde{P}_c > P_c^{opt}$. The set of parameters used is $u_r = 0.08$, $u_c = 0.01$, $K_r = 80$, $K_c = 40$, $e_r = 0.08$, $e_c = 0.4$, $i_r = 0.8$, $i_c = 0.05$, $m_r = 0.08$, $m_c = 0.05$, $h = 0.9$. We moreover define $\alpha = 0$, $\gamma^{opt} = 0.131$, $d_r^{opt} = 0.036$ (value of d_r for scenario (1) only) and we get $d_r^{max} = 0.72$, $T_{max} = 0.65$.

2.5 Discussion

We addressed the optimization of crop production in a mixed farming system, using a simple meta-ecosystem model. Our purpose was to find the optimal values of three quantities of interest to maximize crop production, namely, the fraction of the agro-ecosystem occupied by the cropland sub-system γ , the grazing pressure in rangeland d_r and the fraction of nutrient transferred to cropland by livestock $(1 - \alpha)$. We first used the classical method of optimization at equilibrium to maximize the production when these quantities are constant over time. Second,

we used methods from the control theory to maximize the crop production when the value of the grazing pressure d_r can be vary over the year, α and γ being kept constant.

With the optimization at equilibrium, our results suggest that maximizing crop production is obtained by maximizing the flux of nutrient transferred by livestock from rangeland to cropland. To maximize this flux, the following conditions must be met:

1. the fraction α of nutrient ingested by livestock and recycled within the rangeland must be minimal, the best strategy being to transfer all the nutrient ingested by livestock to cropland.
2. the grazing pressure d_r cannot be higher than a threshold value that leads to the overgrazing of the rangeland, and the disappearance of plants at steady-state. The optimal value of d_r corresponds to a trade-off between the plant biomass in rangeland, and the quantity that is grazed by the livestock.

Once the driving forces d_r and α related to livestock are optimized, it is possible to determine the optimal value of the rangeland to cropland surface ratio $\frac{(1-\gamma)}{\gamma}$. The optimal value of γ corresponds to a trade-off between crop yield and cropland surface. It strongly depends on the quantity i_c of inputs thaty are brought to the cropland sub-system, independently of the livestock. The inputs i_c have to be compared with the capacity of transfer of the rangeland sub-system T^* . The control theory allows a further gain of optimization, based on a better fit of the driving forces to the transient dynamics of the system. By constantly adjusting the grazing pressure over time, we showed that it is possible to obtain the same yearly crop production with a lower yearly amount of nutrient transferred by livestock. We even showed that it is possible to reach higher values of crop production.

Our model allows a better understanding of the mechanisms that lead to optimization. First, we note that the maximal flux of nutrient transferred by livestock corresponds to the case where the stock of inorganic nutrient in the rangeland is minimal, a result similar to what has been shown with previous models (Boudsocq et al., 2009; Loreau, 1998). Indeed, these studies showed that primary productivity was maximized when the inorganic resource was minimized. Since T^* is proportional to the primary productivity obtained in rangeland, our result is consistent with these other nutrient cycling models. This result comes from the fact that the inputs of nutrient in the rangeland sub-system are independent of plant biomass. Second, note that there are two output fluxes of nutrient in the rangeland sub-system: one in organic form, through the grazing of plant biomass by livestock followed by an exportation to cropland, and one in inorganic form through erosion and leaching of the inorganic stock. Therefore, maximizing the flux of nutrient transferred by livestock consists in minimizing the inorganic losses in favor of the organic output. With our model, when the grazing pressure is adjusted over time, we observe that to maximize the crop biomass at the moment of harvest, one must boost the growth of crops during the second part of the year. This unexpected result comes from the fact that

both the plant growth function and the mortality rate stay constant all along the year. In reality, the deposition of manure on the one hand, and the growth of plants, on the other hand, are decoupled over the year. For instance, in West Africa, manure deposition occurs during the dry season, when the livestock is corralled at night in the cropland, whereas growth occurs during the wet season. During the dry season, the livestock is kept in rangeland to protect the crops (Manlay et al., 2004a; Guerin and Roose, 2015). With the control method, we obtain a grazing pressure curve (figure 2.9(e)) and a plant biomass curve in the rangeland sub-system (figure 2.9(b)) whose shapes are similar to the ones obtained by Chen and Wang (1988). In their work, these authors used optimal control theory to determine the maximal potential productivity of grassland under grazing over a year. In our study, we showed that maximizing the integral of the transfers over a year does not guarantee to get the maximal crop production at harvest time. Indeed, for the same yearly average, a time-varying transfer can lead to greater crop production than a constant one. Note that using time-varying inputs to improve the performance of a system is a well-known practice (see for example (Ruan and Chen, 1996) in the case of a fermentation process). Thanks to the control method which allows to implement a time-varying grazing pressure and with the set of parameters used in our simulation, we succeeded to reach a crop production (set-point \tilde{P}_c) 1.085 times higher (8.5% increase) than the optimal crop production obtained with the optimization at equilibrium. Above this value, the grazing pressure calculated by the feedback linearizing control law (equation 2.19) does not allow plants to subsist in the rangeland sub-system (overgrazing) and the dynamical system does not reach the desired crop production. In both the “classical” scenario (1) and the scenario (3) where time-varying grazing pressure is applied and the optimal crop production value is reached, the total annual amount of transferred nutrient was almost the same. It suggests that the control on d_r has almost no effect on the transfer capacity of the rangeland sub-system. In this study, we only applied the control theory to the grazing pressure d_r . Yet, we could have applied it as well to the fraction of nutrient recycled in the rangeland sub-system over a year α . In this case, as suggested by simulations (not shown), we would observe similar dynamics but with a lower maximal value of crop production. This result is partly due to the constraints on the value of the fraction of recycled nutrient that is bounded between 0 and 1, but it also arises from the fact that to maximize nutrient transfer, it is more profitable to minimize α than to maximize d_r . We could as well apply the control theory on both d_r and α . In this case, possibilities of control are numerous, and some of them might allow a higher crop production \tilde{P}_c than the one obtained with only one parameter as control input. However, in the simulations we performed, the recycled fraction always went to 0 after a few years (simulations not shown), which finally amounts to control the system with the grazing pressure as the only control input. In the paper, we assume that farmers have the full control on the three driving forces in focus. We know however that depending on the context, some constraints may restrict this control. Initially, our model was built to represent traditional mixed farming systems. In these systems, α is not really a driving-force: it depends on the time passed (day/night) in the rangeland by livestock and on its metabolism. However

the model is generic enough to be used for other systems or at different scales. For instance in areas where the crop production and the livestock production are decoupled at the scale of the farms (cattle fattening), our model can be used to couple them at the scale of the landscape. In that case, the rangeland sub-system is in fact a field in which fodder is cultivated and used to feed the livestock and α can therefore be considered as a full leverage. The model presented in this paper is rather simple, which serves our capability to extract the basic mechanisms underlying the optimization process, but which bears some limitations. For instance, we assumed that the input of nutrient to the rangeland are independent of plant biomass. This may be relevant for phosphorus but not for nitrogen, which is often subject to symbiotic fixation by legumes, plants that are present in most rangeland. The quantity of nitrogen fixed depends on the biomass of legumes, which relieves the assumption of independence between nitrogen inputs and plant biomass. Without this assumption, some of the results presented earlier may not hold. Overall, we are fully aware of the theoretical nature of our results. The results obtained by the study of our model are qualitative more than quantitative. These results are not meant to be used as straightforward recommendations to farmers but rather, to allow a better understanding of the different possibilities that exist to optimize crop production. These results also show the relevance of both the meta-ecosystem and the control theory to address optimization in agricultural systems. Indeed, agricultural systems are by essence highly dynamics, and are usually very patchy in terms of biogeochemistry, with source-sink dynamics. Our results suggest that both the patchiness and the dynamics provide a set of unexplored ways to optimize the production of crops, meat, or other goods.

Acknowledgments

This research was supported by Agropolis Fondation under the reference ID 1605-039 (project ECOW) through the “Investissements d’avenir” program (Labex Agro:ANR-10-LABX-0001-01), under the frame of I-SITE MUSE (ANR-16-IDEX-0006) and by the French National Research Agency (ANR) through the CERAO project (ANR 13AGRO0002).

2.6 Appendix

2.6.1 Model

2.6.1.1 Equilibrium points of generic model (2.2) and their stability

- Equilibrium points

Consider the case where $(\beta - 1)d \neq 0$ and let us solve the equation $F_1(N) = F_2(N)$ with $F_1(N) = K \frac{uN - m - d}{uN}$, $F_2(N) = a(N - \frac{i}{e})$ and $a = \frac{e}{(\beta - 1)d}$. We have, for all $N \in \mathbb{R}^+ \setminus \{0\}$:

$$F_1(N) = F_2(N) \Leftrightarrow \mathcal{P}(N) = 0 \quad (2.38)$$

with $\mathcal{P}(N) = uN^2 - uN(\frac{i}{e} + \frac{K}{a}) + \frac{K}{a}(m + d)$. The discriminant of \mathcal{P} is written:

$$\Delta = u^2 \left(\frac{i}{e} + \frac{K}{a} \right)^2 - 4u \frac{K}{a} (m + d). \quad (2.39)$$

In the case where $\frac{i}{e} > \frac{m+d}{u}$ and as $a < 0$ we have $\Delta > 0$. Therefore, there exists two roots that are given by:

$$N^* = \frac{1}{2} \left(\frac{i}{e} + \frac{K}{a} \right) \pm \frac{\sqrt{\Delta}}{2u}, \quad (2.40)$$

the corresponding value of $P^* = F_2(N^*)$ being:

$$P^* = \frac{K}{2} - \frac{ia}{2e} \pm a \frac{\sqrt{\Delta}}{2u}. \quad (2.41)$$

Among these two points, only one is positive in the sense $(P^*, N^*) \in (\mathbb{R}^+)^2$; it is given by:

$$E_1 = \left(P^* = \frac{1}{2} \left(K - \frac{ia}{e} + a \frac{\sqrt{\Delta}}{u} \right), N^* = \frac{1}{2} \left(\frac{i}{e} + \frac{K}{a} + \frac{\sqrt{\Delta}}{u} \right) \right). \quad (2.42)$$

In the case where $(\beta - 1)d = 0$, system (2.3) leads to $N = \frac{i}{e}$ and $uP_e^i(1 - \frac{P}{K}) - mP - dP = 0 \Leftrightarrow P = 0$ or $P = K \left(1 - \frac{e(m+d)}{ui} \right)$.

- Stability of the equilibrium points:

The Jacobian matrix of the system (2.2) at the point E_0 is given by:

$$J(E_0) = J \left(0, \frac{i}{e} \right) = \begin{pmatrix} u \frac{i}{e} - m - d & 0 \\ -u \frac{i}{e} + m + \beta d & -e \end{pmatrix} \quad (2.43)$$

This matrix has two eigenvalues that are $u \frac{i}{e} - m - d$ and $-e < 0$. As a consequence, E_0 is stable if and only if $u \frac{i}{e} - m - d < 0 \Leftrightarrow \frac{m+d}{u} > \frac{i}{e}$.

The equilibrium point E_1 exists when $\frac{i}{e} > \frac{m+d}{u}$; it is such that:

$$uN_1^* \left(1 - \frac{P_1^*}{K} \right) = m + d \text{ and } uP_1^*N_1^* \left(1 - \frac{P_1^*}{K} \right) = i + mP_1^* + \beta dP_1^* - eN_1^*. \quad (2.44)$$

By using these relationships, we get the following expression of the Jacobian matrix of system (2.2) at the point E_1 :

$$J(E_1) = \begin{pmatrix} -\frac{uP_1^*N_1^*}{K} & uP_1^* \left(1 - \frac{P_1^*}{K}\right) \\ \frac{uP_1^*N_1^*}{K} + (\beta - 1)d & -uP_1^* \left(1 - \frac{P_1^*}{K}\right) - e \end{pmatrix} \quad (2.45)$$

The real part of the eigenvalues of a 2×2 matrix are strictly negative if and only if the trace of the matrix is strictly negative and the determinant of the matrix is strictly positive. Here we have:

$$\text{Tr}(J(E_1)) = -\frac{uP_1^*N_1^*}{K} - uP_1^* \left(1 - \frac{P_1^*}{K}\right) - e \quad (2.46)$$

which is always strictly negative, because $N_1^* > 0$ and $0 < P_1^* < K$. Moreover, after simple calculations, we get:

$$\det(J(E_1)) = \frac{uP_1^*}{K} \left(i + \frac{e}{a}(2P_1^* - K)\right) \quad (2.47)$$

The equilibrium point E_1 is therefore stable if and only if:

$$\det(J(E_1)) > 0 \Leftrightarrow i + \frac{e}{a}(2P_1^* - K) > 0 \Leftrightarrow P_1^* < \frac{1}{2} \left(K - i\frac{a}{e}\right) \quad (\text{as } a < 0), \quad (2.48)$$

which is always true as $P_1^* := \frac{1}{2}(K - \frac{ia}{e} + a\frac{\sqrt{\Delta}}{u})$ and $a < 0$. When it exists, the equilibrium point E_1 is therefore always stable.

2.6.2 Results

2.6.2.1 Impact of α on $P_{1,r}^*$ and $N_{1,r}^*$

$N_{1,r}^*$ is solution of the equation $F_1(N) = F_2(N, \alpha)$ where $F_1 : N \mapsto K_r \frac{u_r N - m_r - d_r}{u_r N}$ is a strictly increasing concave function defined on $\mathbb{R}^+ \setminus \{0\}$, and $F_2(N, \alpha) = a(\alpha)(N - \frac{i_r}{e_r})$ with $a(\alpha) = \frac{e_r}{(\alpha-1)d_r} < 0$. It only exists if $\frac{i_r}{e_r} > \frac{m_r + d_r}{u_r}$, so we only consider this case. We then have:

$$\frac{d}{d\alpha} (F_1(N_{1,r}^*)) = \frac{d}{d\alpha} (F_2(N_{1,r}^*, \alpha)) \Leftrightarrow \frac{dN_{1,r}^*}{d\alpha} F_1'(N_{1,r}^*) = \frac{dN_{1,r}^*}{d\alpha} \frac{\partial F_2}{\partial N}(N_{1,r}^*, \alpha) + \frac{\partial F_2}{\partial \alpha}(N_{1,r}^*, \alpha). \quad (2.49)$$

As $\frac{\partial F_2}{\partial N} = a(\alpha)$ and $\frac{\partial F_2}{\partial \alpha} = a'(\alpha)(N - \frac{i_r}{e_r})$ with $a'(\alpha) = \frac{-e_r}{(\alpha-1)^2 d_r} < 0$, we get:

$$\frac{dN_{1,r}^*}{d\alpha} = \frac{a'(\alpha)(N_{1,r}^* - \frac{i_r}{e_r})}{F_1'(N_{1,r}^*) - a(\alpha)} \quad (2.50)$$

As $a(\alpha) < 0$, $a'(\alpha) < 0$ and $N_{1,r}^* < \frac{i_r}{e_r}$, we have $a'(\alpha)(N_{1,r}^* - \frac{i_r}{e_r}) > 0$. Moreover, $F_1'(N_{1,r}^*) = \frac{K_r(m_r + d_r)}{u_r(N_{1,r}^*)^2} > 0$ and $a(\alpha) < 0$, so $F_1'(N_{1,r}^*) - a(\alpha) > 0$. We so have $\frac{dN_{1,r}^*}{d\alpha} > 0$.

The derivative of $P_{1,r}^*$ with respect to α can then be deduced; we indeed have $P_{1,r}^* = F_1(N_{1,r}^*)$ which leads to:

$$\frac{dP_{1,r}^*}{d\alpha} = \frac{dN_{1,r}^*}{d\alpha} \underbrace{F_1'(N_{1,r}^*)}_{>0} > 0. \quad (2.51)$$

2.6.2.2 Impact of γ on C

Impact of γ on $P_{1,c}^*$

The equilibrium point $E_{1,c} = (P_{1,c}^*, N_{1,c}^*)$ exists if and only if $\frac{i_c + T^* \frac{1-\gamma}{\gamma}}{e_c} > \frac{m_c}{u_c}$ and for $\gamma \in (0, 1]$. We have:

$$\frac{i_c + T^* \frac{1-\gamma}{\gamma}}{e_c} > \frac{m_c}{u_c} \Leftrightarrow \begin{cases} \gamma < \frac{T^*}{\frac{m_c e_c}{u_c} - i_c + T^*} & \text{if } \frac{m_c e_c}{u_c} - i_c + T^* > 0 \\ \gamma > \frac{T^*}{\frac{m_c e_c}{u_c} - i_c + T^*} & \text{if } \frac{m_c e_c}{u_c} - i_c + T^* < 0 \end{cases} \quad (2.52)$$

If $\frac{m_c e_c}{u_c} - i_c + T^* > 0$, then $\frac{T^*}{\frac{m_c e_c}{u_c} - i_c + T^*} > 0$ and $\frac{T^*}{\frac{m_c e_c}{u_c} - i_c + T^*} \leq 1 \Leftrightarrow \frac{m_c e_c}{u_c} - i_c \geq 0$.

If $\frac{m_c e_c}{u_c} - i_c + T^* < 0 \Rightarrow \frac{m_c e_c}{u_c} - i_c < -T^* < 0$, then $\frac{T^*}{\frac{m_c e_c}{u_c} - i_c + T^*} < 0$.

So $P_{1,c}^*$ only exists for values of γ included in a domain Ω_γ given by:

- $\Omega_\gamma = \left(0, \frac{T^*}{\frac{e_c}{u_c} m_c - i_c + T^*}\right] \subset [0, 1]$ if $\frac{i_c}{e_c} \leq \frac{m_c}{u_c}$;
- $\Omega_\gamma = (0, 1]$ if $\frac{i_c}{e_c} > \frac{m_c}{u_c}$.

It is given by $P_{1,c}^* = K_c \left(1 - \frac{m_c}{u_c} \frac{e_c}{i_c + T^* \frac{1-\gamma}{\gamma}}\right)$. We so have, for all $\gamma \in \Omega_\gamma$:

$$\frac{dP_{1,c}^*}{d\gamma} = -K_c \frac{m_c e_c T^*}{u_c \gamma^2} \frac{1}{(i_c + T^* \frac{1-\gamma}{\gamma})^2} < 0. \quad (2.53)$$

The function $\gamma \mapsto P_{1,c}^*$ is therefore strictly decreasing on Ω_γ .

Impact of γ on C

The crop production defined by $C = \gamma S P_c^*$ is positive only when $P_c^* = P_{1,c}^*$, that is when $P_{1,c}^*$ exists, i.e $\forall \gamma \in \Omega_\gamma$. After simple computations, we can show from (2.3) that C is given on Ω_γ by:

$$C := \gamma S P_{1,c}^* = \frac{T^*}{e_c N_{1,c}^* + T - i_c} S P_{1,c}^* \quad (2.54)$$

with

$$N_{1,c}^* = \frac{m_c}{u_c} \frac{K_c}{K_c - P_{1,c}^*}. \quad (2.55)$$

We then get:

$$\forall \gamma \in \Omega_\gamma, \frac{dC}{d\gamma} = S \frac{dP_{1,c}^*}{d\gamma} \frac{T}{(e_c N_{1,c}^* + T - i_c)^2} \frac{\rho(K_c - P_{1,c}^*)}{u_c (K_c - P_{1,c}^*)^2} \quad (2.56)$$

where $\rho(x) = a_2x^2 + a_1x + a_0$ with $a_2 = u_c(T - i_c)$, $a_1 = 2e_cK_c m_c > 0$ and $a_0 = -e_cK_c^2 m_c < 0$. The discriminant of polynomial ρ is given by $a_1^2 - 4a_2a_0 = 4e_cK_c^2 m_c [e_c m_c + u_c(T - i_c)]$ which leads to the following cases:

- if $\frac{e_c m_c}{u_c} + T < i_c$, then $\rho(x) < 0, \forall x \in \mathbb{R}$ and $\frac{dP_{1,c}^*}{d\gamma} < 0$ for $\gamma \in [0, 1]$ so $\frac{dC}{d\gamma} > 0$ for all $\gamma \in [0, 1]$ and C is therefore maximal for $\gamma = 1$.
- if $\frac{e_c m_c}{u_c} + T > i_c$, then the polynomial ρ has two roots. After simple computations (not detailed here for simplicity), we can show that, whatever the value of a_2 is, among these two roots only the root given by $x^+ = \frac{-a_1 + \sqrt{a_1^2 - 4a_2a_0}}{2a_2}$ corresponds to a value $P_c^{opt} = K_c - x^+$ of $P_{1,c}^*$ that belongs to $[0, K_c]$. We also easily show that for all $P_{1,c}^*(\gamma) \in (0, P_c^{opt})$, $\frac{dC}{d\gamma} < 0$ and for all $P_{1,c}^*(\gamma) \in (P_c^{opt}, K_c)$, $\frac{dC}{d\gamma} > 0$. By denoting $\gamma_0 = \frac{T}{\frac{e_c m_c}{u_c} - i_c + T}$ the value of γ such that $P_{1,c}(\gamma_0) = 0$, and because $\frac{dP_{1,c}^*}{d\gamma} < 0$ for $\gamma \in \left[0, \min\left(\frac{T}{\frac{e_c m_c}{u_c} - i_c + T}, 1\right)\right]$, we can finally deduce the variations table of the function $\gamma \in (0, \gamma_0] \mapsto C$ that is given in figure 2.10.

We then have to consider two cases. If $\gamma_0 > 1$ and $P_{1,c}^*(\gamma = 1) > P_c^{opt}$, then the

γ	0	γ^{opt}	γ_0
$dP_c^*/d\gamma$		-	-
P_c^*	K_c	P_c^{opt}	0
$dC/d\gamma$	+	0	-
C	0	C_{max}	0

Figure 2.10 – Variations table of the function $\gamma \mapsto C$ when $\frac{e_c m_c}{u_c} + T - i_c > 0$.

maximal value of C on $(0, 1]$ is reached for $\gamma = 1$. If $\gamma_0 < 1$ or if $\gamma_0 > 1$ and $P_{1,c}^*(\gamma = 1) < P_c^{opt}$, then the maximal value of C on $(0, 1]$ is reached for the value γ^{opt} of γ such that $P_{1,c}^*(\gamma = \gamma^{opt}) = P_c^{opt}$. From (2.54) and (2.55), γ^{opt} is given by:

$$\gamma^{opt} = \frac{T}{e_c \frac{K_c m_c}{u_c (K_c - P_c^{opt})} + T - i_c} \quad (2.57)$$

with:

$$P_c^{opt} = K_c - \frac{-a_1 + \sqrt{a_1^2 - 4a_2a_0}}{2a_2} = K_c \left[1 - \frac{e_c m_c}{e_c m_c + \sqrt{e_c m_c [e_c m_c + u_c(T - i_c)]}} \right] \quad (2.58)$$

We finally get two cases: C is maximal either for $\gamma = 1$, or for $\gamma = \gamma^{opt}$. Let us now express the different conditions that lead to these cases in terms of values of i_c .

Case 1: C is maximal for $\gamma = 1$ if $\frac{e_c m_c}{u_c} + T^* < i_c$ OR if $\frac{e_c m_c}{u_c} + T^* > i_c$, $\gamma_0 > 1$ and $P_{1,c}^*(\gamma =$

1) $> P_c^{opt}$. We first have $\gamma_0 > 1 \Leftrightarrow \frac{e_c m_c T}{u_c - i_c + T^*} > 1 \Leftrightarrow T > \frac{e_c m_c}{u_c} - i_c + T^* \Leftrightarrow \frac{e_c m_c}{u_c} < i_c$. For the condition $P_{1,c}^*(\gamma = 1) > P_c^{opt}$, we can show that:

$$P_{1,c}^*(\gamma = 1) > P_c^{opt} \Leftrightarrow 0 < \underbrace{u_c i_c^2 - e_c m_c i_c - e_c m_c T}_{\mathcal{P}(i_c)}. \quad (2.59)$$

The polynomial \mathcal{P} has two roots, one negative and one positive:

$$i^- = \frac{e_c m_c - \sqrt{e_c m_c (e_c m_c + 4u_c T^*)}}{2u_c} < 0 \text{ and } i^+ = \frac{e_c m_c + \sqrt{e_c m_c (e_c m_c + 4u_c T^*)}}{2u_c} > 0, \quad (2.60)$$

which leads to $\mathcal{P}(i_c) > 0 \Leftrightarrow i_c > i^+$ or $i_c < i^-$. As we only consider positive values of i_c , the condition $P_{1,c}^*(\gamma = 1) > P_c^{opt}$ is simply rewritten $i_c > i^+$. After computations, we can show that:

$$\frac{e_c m_c}{u_c} < i^+ < \frac{e_c m_c}{u_c} + T^*. \quad (2.61)$$

The conditions for which C is maximal at $\gamma = 1$ can be therefore reduced to $i_c > i^+$.

Case 2: C is maximal for $\gamma = \gamma^{opt}$ if $e_c m_c + u_c(T^* - i_c) > 0$ and $\gamma_0 < 1$ OR if $e_c m_c + u_c(T^* - i_c) > 0$, $\gamma_0 > 1$ and $P_{1,c}^*(\gamma = 1) < P_c^{opt}$. In the same way as for case 1, we can show that these conditions reduced to $i_c < i^+$.

• Transition 3 •

Dans le modèle du second chapitre, le troupeau d'herbivores n'était pas représenté de manière explicite ; seuls les flux de nutriments induits par ce troupeau l'étaient. De ce fait, seule la production végétale a pu être quantifiée. Que l'on s'intéresse uniquement à la production végétale alors que le système étudié est un système mixte agriculture-élevage peut s'avérer quelque peu frustrant. Dans ces systèmes, le bétail a en effet de nombreuses autres fonctions que celle de « pompe à nutriments ». Il peut évidemment être utilisé pour la production de viande et de lait. Dans certains systèmes agro-sylvo-pastoraux, le bétail a également une fonction d'épargne et permet de contrebalancer une mauvaise année au rendement céréalier faible (dû fait de la sécheresse, ou de maladies) par la vente d'une ou plusieurs têtes de bétail.

Dans le chapitre qui suit, nous cherchons donc à maximiser simultanément deux fonctions de l'agro-écosystème : la production primaire (proxy des céréales) et la production secondaire (proxy des herbivores). La production secondaire est quantifiée de deux manières différentes : soit par la quantité de viande exportée en dehors du système, soit par la taille du troupeau.

Pour aborder ce problème d'optimisation multicritère, nous réutilisons le modèle développé dans le chapitre 2 en ajoutant un compartiment pour les herbivores et en exploitant les résidus des récoltes comme fourrage. Par simulation, nous calculons les fronts de Pareto qui permettent de visualiser les différents compromis possibles en fonction du poids relatif donné à chacun des critères.



Bétail, Sénégal, avril 2017 (crédit photo A. Bisson)

Multi-criteria optimization of the functioning of an agro-ecosystem

Ce chapitre est écrit sous forme d'article.

Anne Bisson^{1,2}, Céline Casenave¹, Simon Boudsocq² et Tanguy Daufresne².

¹: MISTEA, Univ Montpellier, INRA, Montpellier SupAgro, Montpellier, France

²: Eco&Sols, Univ Montpellier, IRD, INRA, Montpellier Supagro, CIRAD, Montpellier, France

Résumé

La fertilité des terres cultivées dépend en partie de l'ajout d'éléments nutritifs dans le sol. Dans les systèmes agricoles mixtes traditionnels d'Afrique de l'Ouest, la fertilité du sol dans les terres cultivées repose principalement sur le transfert de la fertilité par le transfert du fumier produit par le bétail qui broute dans les pâturages. Dans ce travail, nous avons utilisé un modèle simple de méta-écosystème dans lequel le système d'agriculture mixte est représenté par un sous-système de terres cultivées relié à un sous-système de pâturages par des flux de nutriments induits par le bétail. Nous utilisons ce modèle pour étudier comment l'organisation spatiale, la taille du bétail et la quantité d'intrants influent sur les productions agricoles.

L'optimisation du fonctionnement de l'écosystème ne repose pas seulement sur la maximisation de la production végétale. Les composantes liées à l'élevage doivent également être prises en compte. Nous opposons ici deux stratégies : (1) une stratégie production immédiate où la production végétale et la production animale sont maximisées et (2) une stratégie de gestion des risques où la production végétale et la taille du troupeau sont maximisées. Ces différentes optimisations multicritères du fonctionnement de l'agro-écosystème sont réalisées par simulation des fronts de Pareto.

Les fronts de Pareto obtenus par simulation mettent en évidence les compromis entre production végétale et production animal. Ces compromis sont hautement liés à la digestibilité des plantes. Nos résultats montrent également que les sources extérieures de nutriments peuvent permettre d'augmenter les productions, mais que leur efficacité diminue quand leur quantité augmente.

Mots-clés : méta-écosystème, transferts de fertilité, production primaire, production secondaire, intensification écologique, fronts de Pareto

Abstract

Fertility of cropland partly depends on the addition of nutrient in the soil. In traditional mixed farming systems of West-Africa, soil fertility in cropland mostly relies on the transfer of fertility through the transfer of manure produced by livestock that grazes in rangeland. In this work, we used a simple meta-ecosystem model in which the mixed farming system is represented by a cropland sub-system connected to a rangeland sub-system by livestock-induced nutrient fluxes. We use this model to study how the spatial organization, the size of livestock and the quantity of external inputs impact the agricultural productions.

Addressing the optimization of the ecosystem functioning does not only rely on maximize the crop production. The components related to livestock also need to be taken into account. We here oppose two strategies of immediate production and risk management and performs two multi-criteria optimization of the agro-ecosystem functioning where the functions to maximize are the crop production and the meat production for the first one and the crop production and the size of livestock for the second one.

The multi-criteria optimization of the functioning of the agro-ecosystem makes it possible to address the complexity of the objectives of WA-ASPS as a production system and to take into account risks management in these systems. The Pareto frontiers obtained by simulation highlight the trade-off between crop and meat production related to the digestibility of plants. Our results also show that external sources of nutrients can lead to an increase of productions, but that their efficiency decreases as their quantity increases

Key-words: meta-ecosystem, fertility transfers, crop production, meat production, livestock, ecological intensification, Pareto frontier

3.1 Introduction

Fertility of croplands partly depends on the addition of nutrient in the soil. In most agro-ecosystems of Europe, Asia and North-America, the use of synthetic fertilizers has led to a high yield agriculture not without drawbacks in term of pollution and use-efficiency (Tilman et al., 2002). On the other hand, in most of mixed-farming systems of West Africa, the fertility of soils mostly depends on the addition of organic matter coming from animal manure (Powell et al., 1996; Manlay et al., 2004a). This manure is produced by the livestock which ingest nutrient of plants in rangelands during the day and then excrete one part of these nutrient in croplands where they are enclosed during the night. Livestock therefore play the role of nutrient-pump from the rangelands to the croplands. The night corralling put forward the positive role of livestock in nutrient cycles. In cropland, the crop residues provide feed of good quality for livestock. In some case, this use competes with the use of crop residues for soil amendment (Tifton et al., 2015).

In mixed-farming systems, the crop-livestock integration is threatened by the competition for the soil occupation. Indeed, in the context of demographic growth and socio-economic changes, rangelands are more and more converted into croplands, so that the need for soil amendment from external sources is expected to increase. However, the lower the rangeland surfaces, the lower the amount of transferable nutrient by livestock. This context of conflicting use of limited surfaces raises new questions on the optimization of agro-ecosystem organization and livestock management. The optimization of crop production of the agro-ecosystem must therefore take the reduction of rangeland surface into account.

Beyond the competition for the soil occupation, another aspect needs to be taken into account: the functions of livestock in West-Africa mixed farming systems are manifold. They may be used as draft power, for meat production or dairy products, for cultural and religious ceremonies but also as hoarding. For some farmers, keeping a large size of livestock is an insurance in case of some bad years of harvest or as savings (Powell et al., 2004).

According to some authors, the ecological intensification of agro-ecosystem in West Africa will pass through a efficient use of local resources supplemented, if necessary, by the use of external inputs (Dugué et al., 2011; FAO, 2008). What are the possible strategies for intensifying agricultural production in a context of ecological intensification?

Here we propose a simple model to study how the driving forces such as the livestock management (herbivory pressure and night corralling) and agricultural practices (amendment of soils and fraction of the agro-ecosystem occupied by cropland) could improve the functioning of the agro-ecosystem. We place the issue in a theoretical context of multi-criteria optimization of the agro-ecosystem functioning where the functions to maximize are the crop production (e.g. cereals), the meat production (e.g. milk, meat) and the size of livestock (hoarding). We do not try to maximize the meat production and the size of the livestock in the same time: we here oppose two strategies (1) the first one where the meat production is researched by the

farmer (immediate production) and (2) the second one where the maximal size of livestock is researched (risk management).

In order to understand the involved processes and the associated trade-offs, we used algorithms allowing to get optimal scenario in the sense of Pareto. The Pareto frontier gives us the optimal configurations and the associated allocations of the driving forces.

3.2 Ecological model of the agro-ecosystem

3.2.1 Description of the model

We model the agro-ecosystem as a simple meta-ecosystem composed of a cropland subsystem of surface s_c and a rangeland subsystem of surface s_r (Figure 3.1). This model is an extension of the model developed by Bisson et al. (2019). The rangeland subsystem is composed of two compartments: plants (P_r) and inorganic nutrient (N_r). The cropland subsystem is composed of the same compartments as the rangeland subsystem (P_c and N_c) to which is added a third compartment that represents the crop residues D_c . All P_r , N_r , P_c , D_c and N_c compartments represent stocks of nutrient (in kgN ha⁻¹). The model of the cropland subsystem differs from the one of Bisson et al. (2019) by its crop residues compartment. The other difference with the model of Bisson et al. (2019) comes from the explicit representation of the livestock through a sixth compartment H which represents the stock of nutrient in the livestock of all the agro-ecosystem (in kgN). Livestock connect the rangeland subsystem to the cropland subsystem because they intake nutrient from rangeland and excrete in both subsystems.

For the sake of simplicity and genericity, only one limiting generic nutrient (for instance nitrogen, phosphorus or potassium) of primary production is represented in this model.

The equations of the model are:

$$\begin{cases} \dot{P}_r &= G_r(P_r, N_r) - m_r P_r - u_h \frac{H}{s_r} P_r \\ \dot{N}_r &= -G_r(P_r, N_r) + m_r P_r - e_r N_r + i_r + \alpha \nu \eta \frac{H}{s_r} + \alpha u_h \frac{H}{s_r} \lambda P_r \\ \dot{P}_c &= G_c(P_c, N_c) - m_c P_c - h_c P_c \\ \dot{D}_c &= \delta h_c P_c - u_h \frac{H}{s_c} D_c - m_d D_c - e_d D_c \\ \dot{N}_c &= -G_c(P_c, N_c) + m_c P_c - e_c N_c + i_c + \frac{I_{\text{ext}}}{s_c} + m_d D_c + \lambda u_h \frac{H}{s_c} D_c \\ &\quad + (1 - \alpha) \nu \eta \frac{H}{s_c} + (1 - \alpha) \lambda u_h \frac{H}{s_c} P_r + \lambda u_h \frac{H}{s_c} \omega \\ \dot{H} &= (1 - \lambda) u_h H P_r + (1 - \lambda) u_h H \omega + (1 - \lambda) u_h H D_c - \eta H - e_h H \end{cases} \quad (3.1)$$

The units and definitions of the model parameters are summarized in Table 3.1.

In each subsystem z (with $z = c$ for cropland and $z = r$ for rangeland subsystem), plants P_z assimilate inorganic nutrient N_z following a modified logistic growth $G_z(P_z, N_z) = u_z P_z N_z \frac{(K_z - P_z)}{K_z}$ with a maximal growth rate u_z (in ha kgN⁻¹ d⁻¹) and a carrying capacity K_z . The carrying capacity can be considered as the equilibrium plant biomass in the absence of her-

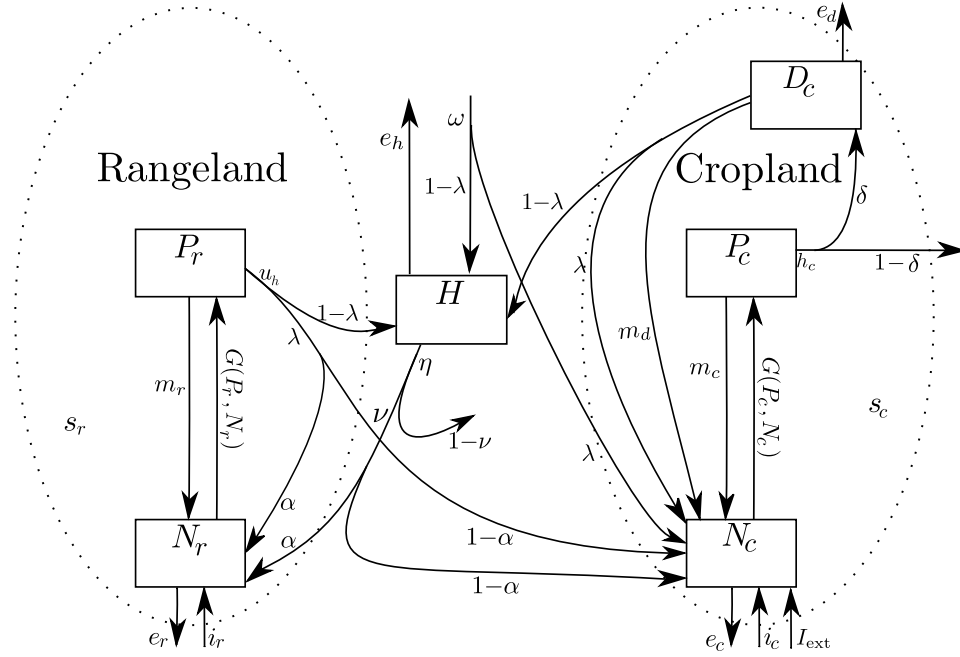


Figure 3.1 – Model of nutrient cycle in a simplified agro-ecosystem. Representation of all stocks and fluxes included in the model. See Table 3.1 for the description of parameters.

bivory and mortality (May and McLean, 2007). Mortality and mineralization recycled nutrient at rate m_z (in d^{-1}). Nutrient enters in each subsystem through deposition at rate i_z (in $kgN\ ha^{-1}\ d^{-1}$) and exits the agro-ecosystem through losses (leaching, erosion, lixiviation...) at rate e_z (in d^{-1}). We consider also external inputs of nutrient in cropland such as fertilizer which enters at a rate $\frac{I_{ext}}{s_c}$ (in $kgN\ ha^{-1}\ d^{-1}$). One fraction $(1 - \delta)$ of the harvest flux (rate h_c) of plants P_c is exported outside the agro-ecosystem. The other part $(\delta h_c P_c)$ is converted into crop residues D_c that are mineralized at rate m_d (in d^{-1}).

Livestock are explicit but the size of livestock H (in kgN) is fixed to be more realistic. The size of livestock is usually chosen by farmers and kept constant. Moreover, if the size of livestock is not fixed, top-down issues will make the size of livestock adapted to available feed in agro-ecosystem.

Livestock act as following: they feed on both rangeland plants P_r and crop residues D_c at a rate u_h (in $ha\ kgN^{-1}\ d^{-1}$). The grazing pressure is represented by a linear function: it is proportional to livestock concentration and stock of feed that is by $\frac{H}{s_c} D_c$ in cropland and by $\frac{H}{s_r} P_r$ in rangeland. Feed supply ω (in kgN) has been introduced to maintain a fixed stock H when the agro-ecosystem can not fulfill livestock needs. On the contrary, when the agro-ecosystem provides more nutrient to livestock than they need, some meat is exported at a rate e_h (in $kgN\ d^{-1}$). A proportion λ of ingested feed is not assimilated and recycled as faeces in the agro-ecosystem.

We assume that livestock graze only during the day but excrete nutrient in equivalent quantities during both day and night (Manlay et al., 2004a). In West-Africa agro-ecosystem, livestock graze at day and are corralled at night away the cropland during the rain season: there are no nutrient transfer during this season. During dry season, livestock graze in all the agro-ecosystem but are corralled at night in cropland. To model the transfer of nutrient from rangeland to cropland subsystem through night corraling, a fraction α of the ingested feed in rangeland and recycled as feces is deposited in rangeland, the other part $(1 - \alpha)$ is recycled in cropland. In the model, we assumed that all the ingested nutrient from cropland is recycled in cropland.

Livestock metabolic costs are independent of their nutrient intake and result in nutrient losses (urine) at a rate η . Only one part ν of these losses are recycled in the agro-ecosystem. Once again, to model the deposition of urine in cropland and in rangeland, a fraction α of the urine is recycled in rangeland, the other part $(1 - \alpha)$ is recycled in cropland.

3.2.2 Equilibrium points of the model and their stability

In this section we give the expression of the equilibrium points of the mathematical model (3.1) and the conditions of their stability. The details of their calculation are provided in appendix (subsection 3.6.1).

First recall that the size of livestock H is kept constant. We therefore look for the values of P_r , N_r , P_c , D_c and N_c , at equilibrium, for a given value of H and a given set of parameters.

In the sequel, we denote $E_r = (P_r^*, N_r^*)$ and $E_c = (P_c^*, D_c^*, N_c^*)$ the equilibrium points of the rangeland and the cropland subsystem respectively.

3.2.2.1 Herbivory equation

At equilibrium, in the case where $H \neq 0$, we get from the equation of H the following relationship.

$$\dot{H} = 0 \Leftrightarrow (1 - \lambda)u_h P_r^* + (1 - \lambda)u_h \omega + (1 - \lambda)u_h D_c^* - \eta - e_h = 0$$

In this equation, ω and e_h are not fixed and need to be adjusted so that the size of livestock H is kept constant. There are two possibilities: (1) the agro-ecosystem produced more feed than livestock requirements, then livestock products are exported from the agro-ecosystem ($e_h \geq 0$ and $\omega = 0$), or (2) the agro-ecosystem does not produce enough feed to fulfil livestock requirements, then some additional feed is imported from outside the agro-ecosystem to feed livestock ($\omega > 0$ and $e_h = 0$).

3.2.2.2 Rangeland subsystem

Because the size of livestock H is fixed, we have the same cascade structure (Seibert and Suarez, 1990) as in the model from Bisson et al. (2019), in which the rangeland dynamics is independent

Table 3.1 – Description of parameters used in the model (3.1). n.f. stands for not fixed and c.v. stands for calculated value.

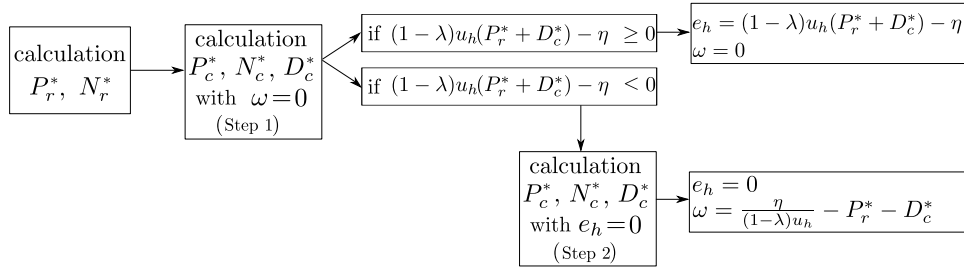
Parameter	Value		Dimension	Description
	Set1	Set2		
s_c	n.f.		ha	Surface occupied by cropland
s_r	n.f.		ha	Surface occupied by rangeland
S_t	750		ha	Surface of the agro-ecosystem ($s_c + s_r$)
$\gamma = (s_c)/(s_c + s_r)$	n.f.			Fraction of cropland in the agro-ecosystem
u_r	0.03		ha kgN ⁻¹ d ⁻¹	Nutrient intake rate by rangeland plants
K_r	350		kgN ha ⁻¹	Carrying capacity of rangeland plants
m_r	0.006		d ⁻¹	plants mortality
e_r	0.072		d ⁻¹	Losses (leaching, denitrification, ...)
i_r	0.06		kgN ha ⁻¹ d ⁻¹	Inputs of inorganic nutrient (deposition, ...)
u_c	0.08		ha kgN ⁻¹ d ⁻¹	Nutrient intake rate by crops
K_c	80		kgN ha ⁻¹	Carrying capacity of crops
m_c	0.001		d ⁻¹	Crop mortality
e_c	0.009		d ⁻¹	Losses (leaching, denitrification,)
i_c	0.04		kgN ha ⁻¹ d ⁻¹	Inputs of inorganic nutrient (deposition)
I_{ext}	n.f.		kgN d ⁻¹	External inputs of inorganic nutrient (fertilizers)
h_c	0.03	0.6	d ⁻¹	Harvest rate
δ	0.9			Fraction of harvest recycled as residues
m_d	0.1		d ⁻¹	Residues mineralization rate
e_d	0		d ⁻¹	Residues loss rate
u_h	0.0009		ha kgN ⁻¹ d ⁻¹	Herbivory pressure rate
λ	0.8	0.5		Digestibility of feed (fraction)
H	n.f.		kgN	Size of livestock (1 TLU = 8 kgN)
α	0.8			Fraction of faeces/urine excreted on rangeland
η	0.005		d ⁻¹	Urination rate
ν	0.095			Fraction of recycled urine
e_h	c.v.		d ⁻¹	Meat production rate
ω	c.v.		kgN ha ⁻¹	Feed supply

of the cropland dynamics. This allows to calculate the rangeland equilibrium points separately from the rest of the dynamical system.

Indeed, the equilibrium points (P_r^*, N_r^*) of the rangeland subsystem are solution of:

$$\begin{cases} u_r P_r^* N_r^* \left(1 - \frac{P_r^*}{K_r}\right) - m_r P_r^* - u_h \frac{H}{s_r} P_r^* = 0 \\ -u_r P_r^* N_r^* \left(1 - \frac{P_r^*}{K_r}\right) + m_r P_r^* - e_r N_r^* + I_R + \alpha \lambda u_h \frac{H}{s_r} P_r^* = 0 \end{cases} \quad (3.2)$$

with $I_R = i_r + \alpha \nu \eta \frac{H}{s_r}$. The system (3.2) always admits one and only one stable equilibrium point whose value depends on the parameters. A trivial equilibrium point $E_{r,0}$ corresponds to a situation without plants in the rangeland subsystem. This equilibrium point exists whatever the


 Figure 3.2 – Steps for the calculation of ω and e_h in herbivory equation

parameters value is, is stable if $\frac{I_R}{e_r} \leq \frac{m_r + u_h \frac{H}{s_r}}{u_r}$ and is given by:

$$E_{r,0} = \left(P_r^* = 0, N_r^* = \frac{I_R}{e_r} \right) \quad (3.3)$$

If $\frac{I_R}{e_r} > \frac{m_r + u_h \frac{H}{s_r}}{u_r}$, a second equilibrium point exists that is given by:

$$E_{r,1} = \left(P_r^* = \frac{1}{2} \left(K_r - \frac{I_R}{e_r} a + \frac{\sqrt{\Delta}}{u_r} a \right), N_r^* = \frac{1}{2} \left(\frac{I_R}{e_r} + \frac{K_r}{a} + \frac{\sqrt{\Delta}}{u_r} \right) \right) \quad (3.4)$$

with $\Delta = u_r^2 \left(\frac{I_R}{e_r} + \frac{K_r}{a} \right)^2 - 4u_r \frac{K_r}{a} (m_r + u_h \frac{H}{s_r})$, $I_R = i_r + \alpha \nu \eta \frac{H}{s_r}$ and $a = \frac{e_r}{(\alpha \lambda - 1) u_h \frac{H}{s_r}} < 0$ if $(\alpha \lambda - 1) u_h \frac{H}{s_r} \neq 0$. When it exists, this equilibrium point $E_{r,1}$ is always stable, whereas at the contrary, $E_{r,0}$ becomes unstable.

We invite the reader to look at [Bisson et al. \(2019\)](#) where details are given for the calculation of the equilibrium points $E_r = (P_r^*, N_r^*)$, their stability and the specific case where $(\alpha \lambda - 1) u_h \frac{H}{s_r} = 0$.

3.2.2.3 Cropland subsystem

Once the equilibrium point $E_r = (P_r^*, N_r^*)$ of the rangeland subsystem is calculated for a given value of H , we can look for the equilibrium point of the cropland subsystem $E_c = (P_c^*, D_c^*, N_c^*)$ that is solution of the equations:

$$\begin{cases} u_c P_c^* N_c^* \left(1 - \frac{P_c^*}{K_c} \right) - m_c P_c^* - h_c P_c^* = 0 \\ \delta h_c P_c^* - u_h \frac{H}{s_c} D_c^* - e_d D_c^* - m_d D_c^* = 0 \\ -u_c P_c^* N_c^* \left(1 - \frac{P_c^*}{K_c} \right) + m_c P_c^* - e_c N_c^* + I_C + m_d D_c^* + \lambda u_h \frac{H}{s_c} D_c^* = 0 \end{cases} \quad (3.5)$$

with $I_C = i_c + \frac{I_{ext}}{s_c} + (1 - \alpha) \nu \eta \frac{H}{s_c} + (1 - \alpha) \lambda u_h \frac{H}{s_c} P_r^* + \lambda u_h \frac{H}{s_c} \omega$.

The expression of the equilibrium point $E_c = (P_c^*, D_c^*, N_c^*)$ and the value of ω and e_h can be obtained by resolution of the following two steps (see [Figure 3.2](#)).

Step 1: $\omega = 0$. We first calculate the equilibrium point (P_c^*, D_c^*, N_c^*) of the system (3.5) with $\omega = 0$ in I_C . The system (3.5) always admits one and only one stable equilibrium point depending on the value of the parameters.

A trivial equilibrium point $E_{c,0}$ (corresponding to a situation without crops) exists whatever the parameters value are, is stable if $\frac{I_C}{e_c} < \frac{m_c+h_c}{u_c}$ and is given by:

$$E_{c,0} := \left(P_c^* = 0, D_c^* = 0, N_c^* = \frac{I_C}{e_c} \right) \quad (3.6)$$

If $\frac{I_C}{e_c} \geq \frac{m_c+h_c}{u_c}$, a second positive equilibrium point $E_{c,1}$ exists that is given by:

$$E_{c,1} := \left(P_c^* = \frac{xh_cK_c - I_C + \sqrt{\Delta}}{2xh_c}, D_c^* = \frac{xh_cK_c - I_C + \sqrt{\Delta}}{2 \left(m_d + \lambda u_h \frac{H}{s_c} \right) - \frac{2}{\delta} \left(u_h \frac{H}{s_c} + m_d + e_d \right)}, N_c^* = \frac{2xh_cK_c(m_c + h_c)}{u_c \left(xh_cK_c + I_C - \sqrt{\Delta} \right)} \right) \quad (3.7)$$

with $x = \delta \left(\frac{m_d + \lambda u_h \frac{H}{s_c}}{m_d + u_h \frac{H}{s_c}} \right) - 1$, $\Delta = (I_C - xh_cK_c)^2 - 4K_cxh_c \left(\frac{m_c+h_c}{u_c} - \frac{I_C}{e_c} \right)$. When it exists, this equilibrium point $E_{c,1}$ is always stable, whereas at the contrary, $E_{c,0}$ becomes unstable.

Once the equilibrium point (P_c^*, D_c^*, N_c^*) is obtained, we calculate e_h so that $\dot{H} = 0$, that is with the expression $e_h = (1 - \lambda)u_h(P_r^* + D_c^*) - \eta$. If $e_h \geq 0$, then we keep this equilibrium point (with $\omega = 0$). If $e_h < 0$, then we go to the step 2.

Step 2: $e_h = 0$. In this step, we calculate the equilibrium point $E_{c,1} = (P_c^*, D_c^*, N_c^*)$ of system (3.5) with $e_h = 0$. In the case where $e_h = 0$, the equation $\dot{H} = 0$ leads to $\omega = \frac{\eta}{(1-\lambda)u_h} - P_r^* - D_c^*$. By replacing ω by this expression in I_C , the system (3.5) can be rewritten as follows:

Then, finding the equilibrium point becomes equivalent to solve:

$$\begin{cases} u_c P_c^* N_c^* \left(1 - \frac{P_c^*}{K_c}\right) - m_c P_c^* - h_c P_c^* & = 0 \\ \delta h_c P_c^* - u_h \frac{H}{s_c} D_c^* - e_d D_c^* - m_d D_c^* & = 0 \\ -u_c P_c^* N_c^* \left(1 - \frac{P_c^*}{K_c}\right) - e_c N_c^* + \hat{I}_C + m_c P_c^* + m_d D_c^* & = 0 \end{cases} \quad (3.8)$$

with $\hat{I}_C = i_c + \frac{I_{\text{ext}}}{s_c} + (1 - \alpha)\nu\eta\frac{H}{s_c} - \alpha\lambda u_h \frac{H}{s_c} P_r^* + \frac{\eta\lambda}{(1-\lambda)}\frac{H}{s_c}$, which has the same form as (3.5).

The trivial equilibrium point $E_{c,0}$ exists whatever the parameters value are, is stable if $\frac{\hat{I}_C}{e_c} < \frac{m_c+h_c}{u_c}$ and is given by:

$$E_{c,0} := \left(P_c^* = 0, D_c^* = 0, N_c^* = \frac{\hat{I}_C}{e_c} \right) \quad (3.9)$$

If $\frac{\hat{I}_C}{e_c} \geq \frac{m_c+h_c}{u_c}$, a second positive equilibrium point $E_{c,1}$ exists that is given by:

$$E_{c,1} := \left(P_c^* = \frac{\hat{x}h_cK_c - \hat{I}_C + \sqrt{\Delta}}{2\hat{x}h_c}, D_c^* = \frac{\hat{x}h_cK_c - \hat{I}_C + \sqrt{\Delta}}{2m_d - \frac{2}{\delta} \left(u_h \frac{H}{s_c} + m_d + e_d \right)}, N_c^* = \frac{2\hat{x}h_cK_c(m_c + h_c)}{u_c \left(\hat{x}h_cK_c + \hat{I}_C - \sqrt{\Delta} \right)} \right) \quad (3.10)$$

with $\hat{x} = \delta \left(\frac{m_d}{m_d + u_h \frac{H}{s_c}} \right) - 1$, $\Delta = \left(\hat{I}_C - \hat{x}h_cK_c \right)^2 - 4K_c\hat{x}h_c \left(\frac{(m_c + h_c)}{u_c} - \frac{\hat{I}_C}{e_c} \right)$. When it exists, this equilibrium point $E_{c,1}$ is always stable, whereas at the contrary, $E_{c,0}$ becomes unstable. Once the equilibrium point is obtained, we calculate ω to have $\dot{H} = 0$, that is with the expression $\omega = \frac{\eta}{(1-\lambda)u_h} - P_r^* - D_c^*$. The value of ω should be higher or equal to 0.

The details of the mathematical calculation, and of the existence and stability of the equilibrium points for the cropland subsystem are provided in appendix (subsection 3.6.1).

3.3 Methods for Sensitivity Analysis and Multi-criteria Optimization

3.3.1 Sensitivity analysis

To quantify the influence of input parameters on outputs (stocks and flows), we performed a global sensitivity analysis using FAST (Fourier Amplitude Sensitivity Test) method of the package sensitivity (Pujol et al., 2017) with R (R Core Team, 2016). FAST procedures are well adapted to determine the global sensitivity of non-linear mathematical models (McRae et al., 1982). The details of the results are provided in appendix (subsection 3.6.1).

3.3.2 Multi-criteria optimization of the agro-ecosystem functioning

3.3.2.1 Optimized criteria

We compare the optimization of the agro-ecosystem functioning for two different agronomic strategies: the strategy of “immediate production” and the strategy of “risk management”. For each strategy, this optimization amounts to maximize two criteria: one related to crop and the other related to livestock (Table 3.2). The criterion related to crop is common to both strategy: it is the crop production which corresponds to the harvest part that is exported outside the agro-ecosystem during a year: $\text{CropP} = 365\delta h_c s_c P_c^*$ (in kgN yr^{-1}). For the strategy of “immediate production”, the second criterion to optimize is the meat balance ($\text{MeatB} = (e_h H - u_h H \omega) \cdot 365$) which corresponds to the meat production exported over a year when the agro-ecosystem fulfill livestock requirements ($\omega = 0$, $\text{MeatB} = e_h H 365 > 0$, in kgN yr^{-1}) or which corresponds to the feed supply to provide to livestock ($e_h = 0$, $\text{MeatB} = -u_h H \omega 365 < 0$, in

Strategy	“immediate production”	“risk management”
Criterion 1	CropP	CropP
Criterion 2	MeatB	H

Table 3.2 – Optimized criteria depending on the agricultural strategy.

kgN yr⁻¹) when the agro-ecosystem does not fulfill livestock requirement. For the strategy of “risk management”, the second criterion to maximize is the size of livestock (H , in kgN).

We use the Pareto frontier representation to study the multi-criteria optimization of crop production and meat balance (strategy of “immediate production”) and of crop production and size of livestock (strategy of “risk management”). The points on the Pareto frontier correspond to situations where it is not possible to improve one of the criteria without decreasing the other criterion considered. Each point of the Pareto frontier ($C1, C2$) is the solution of a maximization problem of the form: $(C1, C2) = \underset{(c1, c2)}{\text{arg max}}(\kappa c1 + (1 - \kappa)c2)$, with $\kappa \in [0, 1]$, $C1$ (respectively $C2$) corresponding to the value of Criterion 1 (respectively Criterion 2). κ is the relative weight of the Criterion 1 with respect to the Criterion 2. This relative weight depends on the social or economical value given to each of the criteria.

The function `nsga2` of the `mco` package (Mersmann, 2014) was used with R (R Core Team, 2016) to obtain the Pareto frontier for the multi-criteria optimization.

3.3.2.2 Difference between the scenarios a and b

We performed each multi-criteria optimization for two sets of parameters which differ by two values: the harvest rate h_c (in d⁻¹) and the digestibility of feed ($1 - \lambda$) (fraction of feed intake by livestock which is metabolized). In the first set, the harvest rate is higher and the feed digestibility is lower than in the second set of parameters (see Table 3.1 for the values). The harvest rate and the digestibility of feed are intrinsic parameter of the plants and the animals of the agro-ecosystem. The harvest rate depends on the type of planted crop. The digestibility of feed depends on both the type of plants and the characteristics of animals. When the harvest rate increases, it increases the recycling rate of the cycle of nutrient within the agro-ecosystem

We hereafter talk about the scenario a and scenario b for the first and the second set of parameters. Considering the differences of value of the set of parameters: the scenario a corresponds to a situation where the crops dynamics are fostered (low digestibility, high harvest rate) whereas the scenario b corresponds to a situation where the livestock is fostered (high digestibility, low harvest rate).

3.3.2.3 Driving-forces of the agro-ecosystem

All parameters were fixed except the driving forces considered: the fraction of the agro-ecosystem occupied by cropland ($\gamma = \frac{s_c}{s_r + s_c}$) which may vary between 0 and 1 and the size of livestock

(H) which may vary between 0 and $2 \cdot 10^4$. For each scenario, six simulations which only differ by the quantity of external inputs applied in cropland have been done (I_{ext} varies from 0 to $2.5 \cdot 10^4$ kgN). The algorithm consists in successive samplings in the range of values of the parameters corresponding to the driving forces and the identification and selection of the optimal samplings. Note that in the case of the “risk management strategy”, the size of livestock H is a criterion to maximize but also one of the driving-forces.

The nutrient balance at the scale of the agro-ecosystem is highly affected by the input of nutrient when MeatB is negative. We add the condition “CropP + MeatB \geq 0” as a constraint for each simulation. This condition has two purposes: (1) it prevents the stock of nutrient to endlessly increase into the agro-ecosystem during optimization and (2) it adds realism by limiting the import of nutrient into agro-ecosystems by what the agro-ecosystem is able to export in another form (it is not possible to buy more nutrient than we can produce).

3.3.2.4 Definition of the ecological efficiency I_{ecol}

We also calculate an indicator *a posteriori* that we named the “ecological efficiency”. This indicator corresponds to the ratio between the quantity of nutrients exported outside the agro-ecosystem as production (and not losses) and the quantity of external inputs: $I_{\text{ecol}} = (\text{CropP} + \text{MeatB})/I_{\text{ext}}$. This indicator captures the use of external inputs by the system. When $I_{\text{ecol}} > 1$, it means that the agro-ecosystem exports more nutrient as agricultural production than it gets. Note that there is no ecological efficiency to calculate when $I_{\text{ext}} = 0$.

3.4 Results

3.4.1 Evaluation of the model and parametrization

A sensitivity analysis was performed to identify the parameters with the greatest impact on crop production and meat balance and the magnitude of different nutrient fluxes. The sensitivity analysis results are provided in appendix ([subsection 3.6.2](#)). Results show that the fraction of the agro-ecosystem occupied by cropland γ and the size of livestock H influence most of the outputs including those we want to optimize: CropP, MeatB and H . One other parameter is also influential: the digestibility of feed ($1 - \lambda$) which takes different values between scenarios a (low digestibility, high harvest rate) and b (high digestibility, low harvest rate).

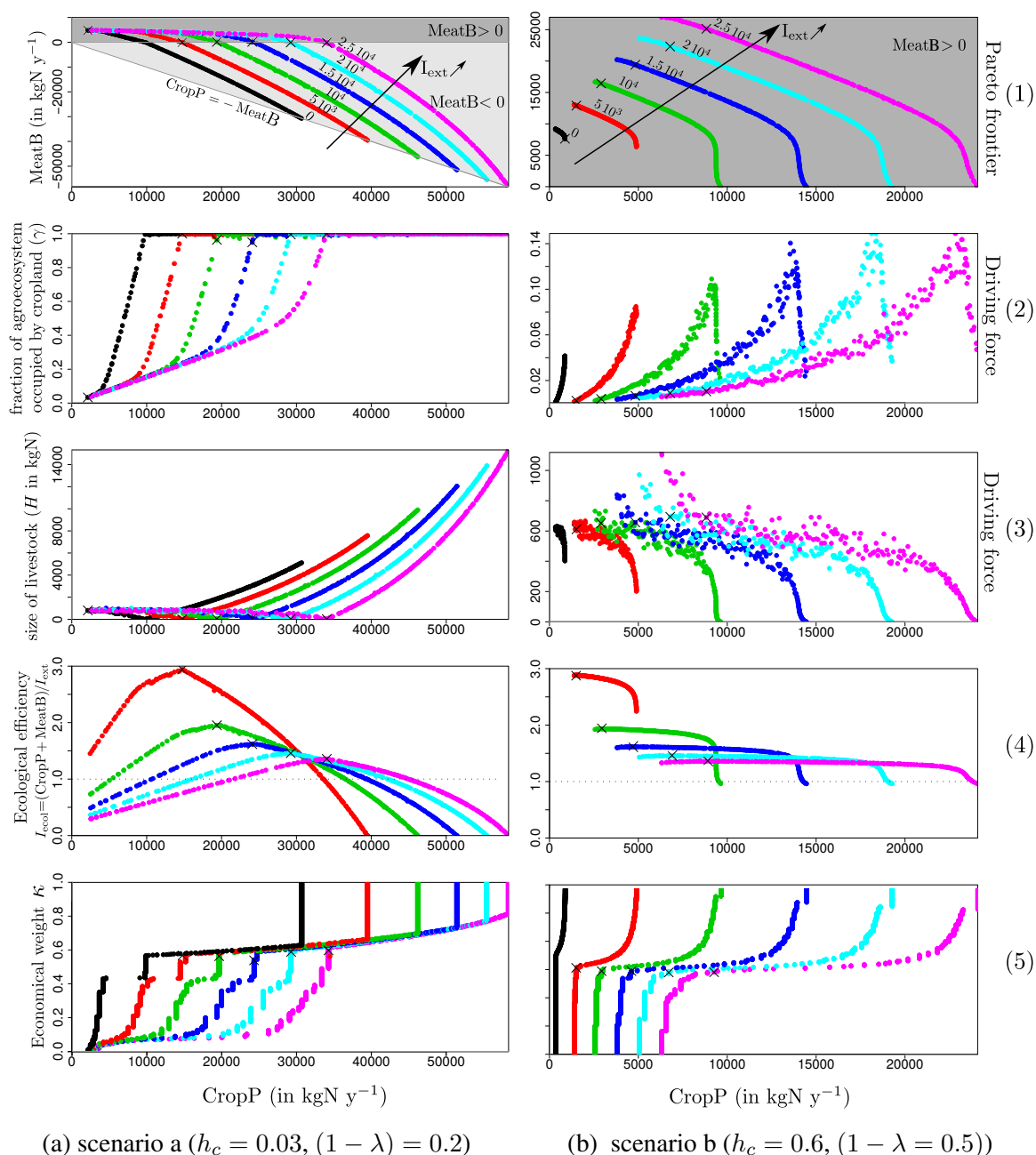


Figure 3.3 – “Immediate production strategy”(1) Pareto frontier of the crop production (CropP) and the meat balance (MeatB). (2) Variation of the fraction of agro-ecosystem occupied by cropland $\gamma = s_c/(s_c + s_r)$, (3) the size of livestock H , (4) the ecological efficiency $I_{eool} = (\text{CropP} + \text{MeatB})/I_{ext}$ and (5) κ with respect to the crop production along the Pareto frontier for I_{ext} equals 0, $5 \cdot 10^3$, 10^4 , $1.5 \cdot 10^4$, $2 \cdot 10^4$ and $2.5 \cdot 10^4$ kgN yr^{-1} in black, red, green, blue, cyan and pink respectively for the scenario a (left) and the scenario b (right).

3.4.2 Pareto frontier

3.4.2.1 Immediate Production strategy: multi-criteria optimization of the crop production and the meat balance

The [Figure 3.3](#) represents the optimization (Pareto frontier in the sub-figure (1)) of the crop production (in kgN yr^{-1}) and the meat balance (in kgN yr^{-1}) for the scenario a ([Figure 3.3a](#),) and the scenario b ([Figure 3.3b](#)), for different quantities of external inputs I_{ext} applied to the cropland subsystem. In our model, when the agro-ecosystem fulfills livestock requirement, the meat balance represents the meat production ($\text{MeatB} > 0$), otherwise, the meat balance represents the feed supply brought to complete livestock requirements ($\text{MeatB} < 0$). All the points along the Pareto frontier are optimal (in the sense of Pareto – see [subsection 3.3.2.1](#)). For each value of external input I_{ext} , the black cross represents the configuration where the ecological efficiency $I_{\text{ecol}} = (\text{CropP} + \text{MeatB})/I_{\text{ext}}$ is maximal. It is also the optimal configuration when CropP and MeatB have the same relative weight ($\kappa = 0.5$). Depending on if the crop production or the meat balance have a higher relative weight, the optimum shifts on the right or on the left of the Pareto Front.

The sub-figures (2) and (3) of the [Figure 3.3](#) represent the variation with respect to the crop production CropP of the two driving forces: the fraction of the agro-ecosystem occupied by cropland γ and the size of livestock H . The sub-figures (4) and (5) of the [Figure 3.3](#) represent the variation with respect to the crop production CropP of the ecological efficiency I_{ecol} and κ . Remind that there is no ecological efficiency to calculate for $I_{\text{ext}} = 0$ and that in the sub-figure (5), the value of κ read corresponds to the relative weight for which the point (CropP, MeatB) of the Pareto frontier maximizes $\kappa\text{CropP} + (1 - \kappa)\text{MeatB}$.

Note that we chose arbitrarily to represent the variation of the different variables along the Pareto frontier with respect to CropP.

Scenario a, low digestibility, high harvest rate

In the scenario a, at the point where the meat balance MeatB is maximal, the crop production is low and the fraction of the agro-ecosystem occupied by cropland γ is almost null. Because the carrying capacity of rangeland K_r is superior to the carrying capacity of cropland K_c , the rangeland subsystem has a higher capacity to feed the livestock than the cropland subsystem. Moreover, there is no harvest (losses of nutrient) in rangeland. On the other hand, at the point where the crop production CropP is maximal, the meat balance MeatB is negative. Remind that $\text{MeatB} < 0$ means that the livestock requirements are not sustained by the agro-ecosystem: hence, nutrient enters from outside the agro-ecosystem to fulfill livestock requirements ($\omega > 0$). The livestock is solely used as a mean to transfer nutrient to cropland and to recycle the crop residues.

Between these two extreme points, the Pareto frontier is continuous: MeatB decreases as CropP increases. As it is expected, CropP and MeatB increase with the quantity of external inputs I_{ext} . When the quantity of external inputs is null ($I_{\text{ext}} = 0$, black curves) and the meat balance is positive ($e_h \geq 0$), the agro-ecosystem is self-sufficient; there is no active inputs of nutrient from outside the agro-ecosystem. The only inputs come from atmospheric deposition.

On the Pareto frontier, the crop production and the fraction of the agro-ecosystem occupied by cropland γ vary in the same way (Figure 3.3a(2)) and in the opposite way of the meat balance. The variation of the size of livestock with the crop production is different depending on whether the value of meat balance MeatB is positive or negative (Figure 3.3a(3)). As the crop production increases, the size of livestock decreases if the meat balance is positive and increases if the meat balance is negative.

When the meat balance is positive (MeatB > 0), there is an offset between the values of H and γ which makes the dynamics of the rangeland subsystem constant: when H decreases, γ increases proportionally so the concentration of the livestock $\frac{H}{\gamma S_t}$ (and therefore the herbivory pressure) in the rangeland subsystem remains unchanged (data not shown). The increase in CropP is linked to a cropland surface that increases faster than the crop yields decreases. There is a competition for the crop residues: from the left to the right of the Pareto frontier, the decrease in transfers of nutrient from rangeland to cropland are offset by the mineralization of crop residues that are less grazed (because one part is ingested by the livestock and not recycled on cropland subsystem).

On the Pareto frontier, in the configurations where the meat balance is negative (MeatB < 0), there is no longer any surface dedicated to rangeland, the whole agro-ecosystem is used as cropland ($\gamma = 1$). The inputs of nutrient in cropland are ensured by the feed supply brought to livestock from outside which defecate in cropland. The size of the livestock is large. In this case, the increase in CropP is linked to an increase in yields (as $\gamma = 1$). The depletion in nutrient due to the crop residues ingested by livestock are offset by the feed supply from outside the agro-ecosystem ($\omega > 0$). The maximal value of CropP is limited by the amount of feed supply that can be brought (in right of the Pareto frontier where the constraint CropP+MeatB = 0 is reached).

For each quantity of external inputs I_{ext} , the ecological efficiency follows a bell-shaped curve which becomes flatter as I_{ext} increases (Figure 3.3a(4)). The maximal ecological efficiency I_{ecol} (black cross) always corresponds to a case where the quantity of nutrient exported through production (CropP+MeatB) is higher than the quantity of external input ($I_{\text{ecol}} > 1$). The maximal value of I_{ecol} decreases as the quantity of external input increases.

The relative weight κ of crop production (in regard to the meat balance) increases as the crop production increase (Figure 3.3a(5)), that is when the relative weight of crop production increases relatively to the one of the meat balance: depending on the value of κ , the optimal configuration (value of the driving-force) is not the same. κ does increase linearly as the crop production increases. For example, in a case with $I_{\text{ext}} = 5 \cdot 10^3$, if κ increases from 0.5 to 0.7,

the optimal configuration does not change (H increases) which leads to a decrease in MeatB and an increase in CropP where as if κ increases from 0.7 to 0.9 the optimal configuration does not change. When $\kappa = 1$ the optimal configuration corresponds to a null ecological efficiency I_{ecol} .

Scenario b, high digestibility, low harvest rate

In the scenario b, the meat balance is maximal for a non null value of crop production, as it was the case in the scenario a: there is always an interest in producing crop residues for livestock needs. For the maximal value of the crop production, the Pareto frontier does not show the same results as for the scenario a. When the quantity of external inputs is low ($I_{ext} = 0$ or $5 \cdot 10^3$), at the point where the crop production CropP is maximal, the meat balance MeatB is positive and the size of livestock H is not null. The crop production CropP benefits from nutrient transfers from rangeland and may also benefits from recycling of crop residues through grazing.

When the quantity of external inputs is higher ($I_{ext} > 5 \cdot 10^3$), the value of crop production CropP is maximal when there is no livestock in the system ($H = 0$ and MeatB = 0). There can be two explanations possible for this: (1) the depletion of nutrient through grazing is always higher than the nutrient transfers from rangeland through night corralling, (2) when there is livestock in the system, the condition to have an equilibrium with plant in the system is not respected, that is the term $I_C = i_c + (1 - \alpha)\nu\eta\frac{H}{s_c} + (1 - \alpha)\lambda u_h\frac{H}{s_c}P_r^* + \lambda u_h\frac{H}{s_c}\omega + \frac{I_{ext}}{s_c}$ is such that $\frac{I_C}{e_c} < \frac{m_c+h_c}{u_c}$.

As for scenario a, the Pareto front is continuous between the two extreme points. CropP and MeatB increase as I_{ext} increases. The meat balance MeatB is never negative which means that it is in no way interesting to bring nutrient through feed supply to the agro-ecosystem. In the scenario b, there is always some part of the agro-ecosystem that is allocated to rangeland and the other to cropland ($0 < \gamma < 1$). The meat balance MeatB and the crop production CropP are both maximal for a small fraction of the agro-ecosystem occupied by cropland. We can split the description of the Pareto frontier in two parts depending on γ is increasing or decreasing along the Pareto frontier. In the first part, the crop production CropP increases with γ , but at the expense of the yield (CropP/ γ) which decreases (data non shown). In the second part, as CropP increases, γ decreases and the crop yields CropP/ γ increases. This increase in yields is related to the fact that even if the transfers are low (because H is low), the loss of nutrient in the cropland subsystem is lower because the crop residues are no longer grazed but recycled.

As in the scenario a, the maximal value of I_{ecol} (black cross) always corresponds to a case where the quantity of nutrient produced (CropP+MeatB) is higher than the quantity of external input ($I_{ecol}>1$) except for the case where the size of livestock H is null. The maximal value of I_{ecol} decreases as the quantity of external input increases. On the first part of the Pareto frontier (when the crop production is low compared to the meat balance), we observe a plateau: the sum of CropP and MeatB is almost constant all along the plateau. For higher values of crop

production, the ecological efficiency decreases. The ecological efficiency I_{ecol} decreases with the quantity of inputs but not linearly. The ecological efficiency is always superior to one on the Pareto frontier: the quantity of nutrient exported as meat or crop is always superior to the quantity brought in the agro-ecosystem.

As in the scenario a, κ increases as the crop production increases (Figure 3.3b)(5), that is when the relative weight of crop production increases relatively to the one of the meat balance: depending on the value of κ , the optimal configuration (value of the driving-force) is not the same. κ does increase linearly as the crop production increases.

Comparison of scenario a and scenario b

The maximal values reached by the crop production CropP are higher in the scenario a than in the scenario b. As the digestibility of plant is low ($(1-\lambda) = 0.2$) in the scenario a, the transfer of nutrient is fostered at the expense of the meat balance. In the opposite, the digestibility of plant is higher in the scenario b, the meat balance MeatB is always positive and the maximal values reached by MeatB are higher than in the scenario a. The digestibility of plants induced a trade-off between the meat production (MeatB>0) and the transfer of nutrient induced by livestock. The ecological efficiency is of the same order of magnitude for both scenarios. In the scenario a, the optimal configuration does not vary a lot for high values of κ whereas in the scenario b, the optimal configuration does not vary a lot for low values of κ . It is consistent with a scenario a favoring crop production and a scenario b favoring rather meat balance.

Although the maximal value reached by the crop production in the scenario a is higher than the one reached in the scenario b, it is reached for a negative value of MeatB. Depending on the cost of food supply, this maximal value should be look for positive (or null) value of MeatB. In this case, the maximal value of CropP is higher in the scenario a than in the scenario b.

3.4.2.2 Risk management strategy: multi-criteria optimization of the crop production and the size of the livestock

The first sub-figure of the Figure 3.4 represents the Pareto frontier between the crop production CropP (in kgN yr⁻¹) and the size of livestock H (in kgN) for the scenario a (Figure 3.4a) and the scenario b (Figure 3.4b). In this case, the size of livestock H is a criterion to maximize but also one of the driving-forces. The black cross represents the optimal configuration when the crop production CropP and the size of livestock H have the same relative weight that is when produce 1 kgN of crop is equivalent to get 1 kgN of livestock (the configuration on the Pareto frontier where we get $\max(\text{CropP} + H)$). Note that it no longer represents the configuration which maximizes the ecological efficiency ($I_{\text{ecol}} = \text{CropP} + \text{MeatB}$) as it does in the previous strategy.

The sub-figures (2), (3) and (4) represent the variation with respect to the crop production CropP of: the fraction of the agro-ecosystem occupied by cropland γ (the second driving force),

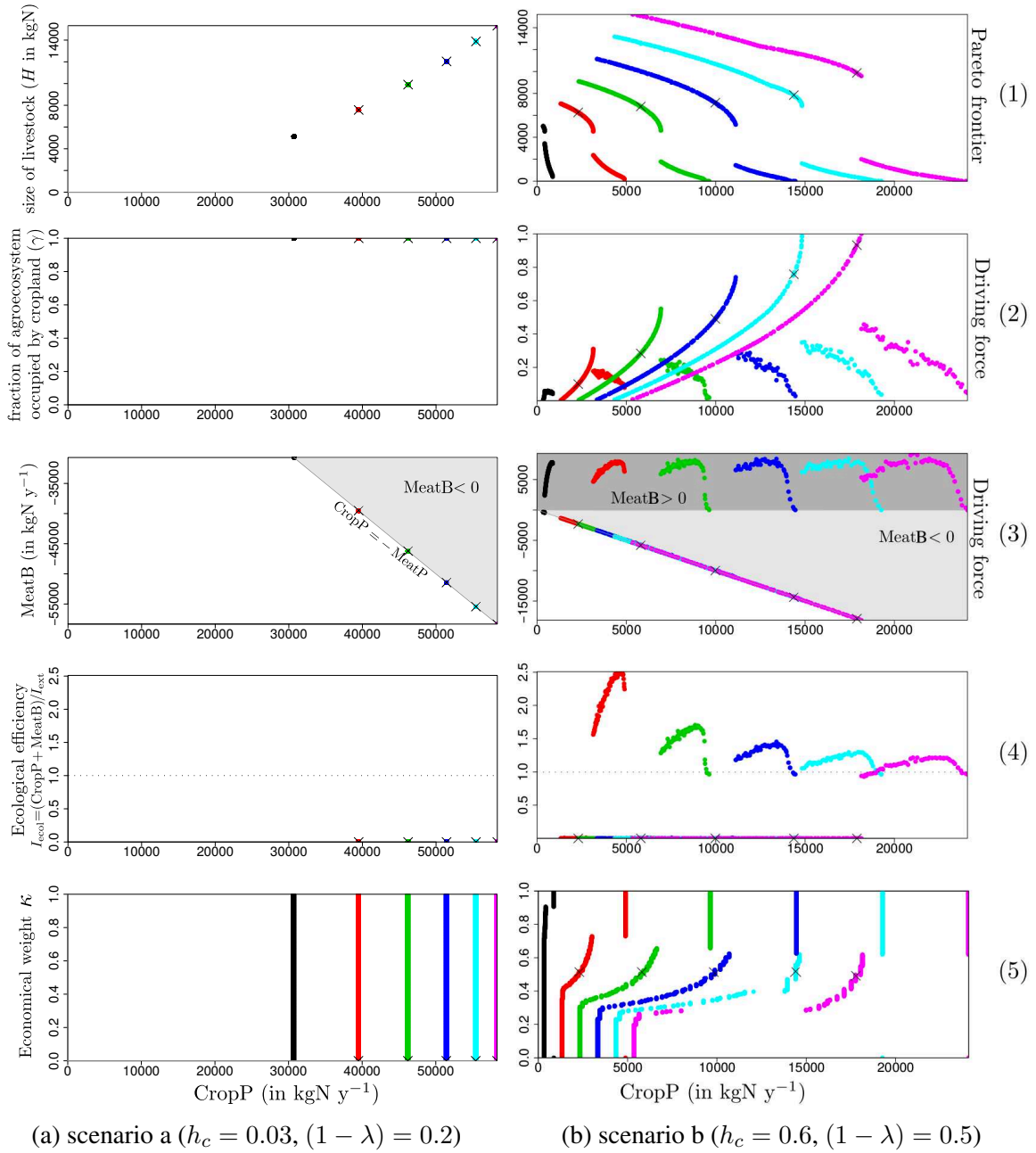


Figure 3.4 – “risk management strategy” (1) Pareto frontier between the crop production (CropP) and the size of the livestock H . (2) Variation of the fraction of agro-ecosystem occupied by cropland $\gamma = s_c / (s_c + s_r)$, (3) the meat balance (MeatB) (4) the ecological efficiency $I_{ecol} = (\text{CropP} + \text{MeatB}) / I_{ext}$ and (5) the relative weight κ with respect to the crop production along the Pareto frontier for I_{ext} equals 0, $5 \cdot 10^3$, 10^4 , $1.5 \cdot 10^4$, $2 \cdot 10^4$ and $2.5 \cdot 10^4$ kgN in black, red, green, blue, cyan and pink respectively for the scenario a (left) and the scenario b (right).

the meat balance and the ecological efficiency I_{ecol} , respectively. The sub-figure (5) represents the variation of κ with respect to the crop production CropP. The value of κ read corresponds to the relative weight for which the point (CropP, MeatB) of the Pareto frontier maximizes $\kappa\text{CropP}+(1-\kappa)H$.

Scenario a, low digestibility, high harvest rate

The Pareto frontier of the scenario a is reduced to one point (Figure 3.4a): in this situation, optimizing one of the criteria is equal to optimize the second one. This point corresponds to the extreme value of the Pareto frontier of the immediate production strategy (Figure 3.3a(1)) in the case where MeatB is minimal. The size of livestock and the crop production both increase as I_{ext} increases. To maximize the size of livestock and the crop production, no surface should be allocated to rangeland ($\gamma = 1$). The meat balance MeatB is always negative which means that the livestock requirements are not fulfilled by the agro-ecosystem. In this scenario, the maximal value of both criteria is limited by the constraint $\text{CropP} + \text{MeatB} > 0$ (see subsection 3.3.2.3), so that the ecological efficiency I_{ecol} is always null. Without this constraint, the value of H would have been limited by the bounds of the driving forces considered for the calculation the Pareto frontier. The size of the livestock is constrained by the amount of nutrient in feed supply which depends on CropP and ω .

Scenario b, high digestibility, low harvest rate

In the scenario b the crop production CropP is maximal for a size of livestock (H) null whereas the size of livestock is maximal for a low but positive value of the crop production. As it is expected, CropP and H increase with the quantity of external inputs I_{ext} . The Pareto frontier of the scenario b is discontinuous (Figure 3.4b(1)): there is a jump in the values of the size of livestock that split the Pareto frontier in two parts. The conditions $(\text{CropP} + \text{MeatB}) \neq 0$ and $\text{MeatB} < 0$ are never fulfilled at the same time, which leads to the discontinuity in the Pareto frontier. The first part corresponds to the case where $\text{MeatB} < 0$ (cases where the criterion H is favored over the criterion CropP) and the second part to the case where $\text{MeatB} > 0$ (cases where Crop P is favored over H).

In the first part of the Pareto frontier ($\text{MeatB} < 0$), the crop production and the fraction of the agro-ecosystem occupied by cropland (γ) vary in the same way (and in the opposite way of the size of livestock (H)). The optimization of the crop production and the size of livestock is done at the expense of the meat balance. The meat balance is indeed negative and compensated by the crop production ($\text{CropP} + \text{MeatB} = 0$) which implies a null ecological efficiency $I_{\text{ecol}} = 0$. The size of livestock is limited by feed supply which is equal to the crop production ($\text{CropP} + \text{MeatB} = 0$). Moreover, the higher the quantity of external input I_{ext} is, the higher the crop production and the additional “feed supply” are.

In the second part of the Pareto frontier ($\text{MeatB} > 0$), the crop production is larger and the size of livestock is smaller than in the first part. The crop production and the fraction of the agro-ecosystem occupied by cropland no longer vary in the same way, (γ vary this time in the way way than the size of livestock H). As the crop production increases, the size of livestock (H) decreases and so does the fraction of the agro-ecosystem occupied by cropland (γ). In parallel, the meat balance (not optimized in these simulations) first increases until it reaches a maximum value and then decreases. MeatB always stays positive. The crop production is maximal when the fraction occupied by the cropland subsystem is low, about 2-6 % of the whole surface of the agro-ecosystem (15-40 ha) which implies a very high yield. The increase in CropP while the fraction of the agro-ecosystem occupied by cropland γ decreases comes from an increase in the stocks P_c^* . The ecological efficiency I_{ecol} follows a bell-shaped curve. It is positive and even greater than one which means that ($\text{CropP} + \text{MeatB}$) is superior to the quantity brought via the external input I_{ext} . In the [Figure 3.4b\(5\)](#) κ increases as the crop production increases, that is when the relative weight of crop production increases relatively to the one of the meat balance: depending on the value of κ , the optimal configuration (value of the driving-force) is not the same. κ does increase linearly as the crop production increases: whatever the value of I_{ext} , the configurations for which the ecological efficiency are positive (and higher than one) correspond to a very small range of values of κ .

Comparison scenario a and scenario b

The maximal values reached by the crop production CropP are higher in the scenario a than in the scenario b whereas the maximal size of livestock H have the same order of magnitude for both scenarios. Only the scenario b shows configuration with non-null ecological efficiency. In the scenario a, the optimal configuration does not vary a lot for high values of κ whereas in the scenario b, the optimal configuration does not vary a lot for low values of κ . It is consistent with a scenario a favoring crop production and a scenario b favoring rather meat balance.

Although the maximal value reached by the crop production in the scenario a is higher than the one reached in the scenario b, it is reached for a negative value of MeatB . Depending on the cost of food supply, this maximal value should be look for positive (or null) value of MeatB . There are no case to compare because MeatB is always negative in the scenario a.

3.5 Discussion

We used a simple meta-ecosystem model representing an agro-ecosystem to address multi-criteria optimizations in a mixed-farming system. We consider two agricultural strategies: an “immediate production” strategy and a “risk management” strategy. The first strategy seeks to optimize both the crop production and the meat balance (which corresponds to the meat production exported over a year when the agro-ecosystem fulfills livestock requirements or

which corresponds to the feed supply to provide to livestock when the agro-ecosystem does not fulfill livestock requirements). The second one seeks to optimize both the crop production and the size of livestock. Our purpose was to perceive how to adapt two driving forces: the fraction of the agro-ecosystem occupied by cropland γ , the size of livestock H and to perceive the influence of external inputs in the role of the two driving-forces. By simulations, we established the Pareto frontier for the two multi-criteria optimizations.

The acquisition of the Pareto frontier allow us to bring out the interactions between the size of livestock, the fraction of agro-ecosystem occupied by cropland, the crop production and the meat balance.

We compare the multi-criteria optimizations for two scenarios in which both the harvest rate and the digestibility differ. Depending on harvest rate and digestibility properties and depending on the criteria to maximize, these allocations will have to change to optimize the agro-ecosystem functioning. The digestibility of plant is lower in the scenario a than in the scenario b. This digestibility impacts the transfer of nutrients from rangeland to cropland, the depletion on nutrients in cropland through residues grazing but also the quantity of nutrients grazed by livestock to fulfill their requirement. The harvest rate is higher in the scenario a. This rate has also implications in the nutrients cycle and effects on the ways to optimize the agro-ecosystem but the effects are more complicated to interpret.

Several results are consistent with a scenario a (low digestibility, high harvest rate) favoring crop production and a scenario b (high digestibility, low harvest rate) favoring livestock: the maximal values reached by the crop production are higher in the scenario a. Conversely, in the scenario b, the meat balance MeatB is always positive and the maximal values reached by the meat balance MeatB are higher than in the scenario a. In the scenario a, the feed supply brought to the livestock allows to increase the crop production whereas it is not the case in the scenario b: in the scenario b, provide food supply to livestock do not increase the stock of nutrients available for crop and so the crop production. It means that the depletion of nutrients due to livestock grazing on crop residues is higher than the transfer of nutrients from rangeland and feed supply: this is due a high harvest rate combined to a high digestibility of plants. The impact of livestock on the crop production depends on the digestibility of plant (or capacity to livestock to assimilate nutrients ingested) and of the quantity of external inputs: in the scenario b, when the quantity of external inputs are low, the crop production is maximal for a higher value of meat balance (and size of livestock) than for higher value of external inputs. Note that although in the immediate production strategy, the maximal value reached by the crop production in the scenario a is higher than the one reached in the scenario b, it is reached for a negative value of MeatB. Depending on the cost of food supply, this maximal value should be look for positive (or null) value of MeatB. The economic valuation of meat production has indeed no reason to be the same than the feed supply to bring when the agro-ecosystem do not fulfill livestock requirements. But even in this case, the maximal value of CropP is higher in the scenario a than in the scenario b. According to our model, it is not possible to produce meat and simultaneously

feed them. It is, however, more and more a common agricultural practice (namely the cattle fattening) in West-Africa mixed farming systems which may impact the biogeochemical cycles of mixed-farming systems.

The agricultural production increases with the quantity of external inputs. If we only look at the configuration which leads to a positive meat balance MeatB, the ecological efficiency I_{ecol} increases with the increase of crop production (relatively to the meat balance) for scenario a whereas I_{ecol} increases with the meat balance MeatB (relatively to the crop production CropP) in the scenario b. The ecological efficiency is of the same order of magnitude for both scenarios when we have an immediate production strategy. This efficiency decreases as I_{ext} increases which is consistent with the results from (Tilman et al., 2002). This decrease is not linear: the more I_{ext} increases, the less I_{ecol} decrease quickly.

Considering the immediate production strategy, in the scenario a (low digestibility, high harvest rate), the optimal configuration does not vary a lot for high values of κ whereas in the scenario b (high digestibility, low harvest rate), the optimal configuration does not vary a lot for low values of κ . The use of Pareto frontier enabled to optimize criteria with different units. Be able to replace the nutrients by their equivalence in term of economic valuation would allow to calculate the trade-off between the expenses and the incomes. If the meat balance and the crop production are both expressed in kgN, they do not have the same economic valuation. It would however be possible to add a coefficient in function of the economic valuation as $(\$ \text{ of CropP}) \cdot \text{CropP} + (\$ \text{ of MeatB}) \cdot \text{MeatB}$ (that would be equivalent to $(\$ \text{ of CropP} + \$ \text{ of MeatB})(\kappa \text{CropP} + (1 - \kappa)\text{MeatB})$ with $(\kappa = \frac{\$ \text{ of CropP}}{\$ \text{ of CropP} + \$ \text{ of MeatB}})$). Considering the “risk management” strategy, it is more complicated to compare quantitatively the two outputs because the two economic valuations are very different. The crop production is here considered as a cash inflow at short term whereas the livestock is rather a way to manage risk at long term. We here only consider only the multi-criteria optimization from of nutrients point of view. Is it safer to bring nutrients from outside the agro-ecosystem through feed for livestock and export the crop production or to be autonomous?

In the risk management strategy, scenario b, whatever the value of I_{ext} , the configurations for which the ecological efficiency is higher than one correspond to a very small range of values of κ . All these cases correspond to a positive meat balance. In function of the cost of external inputs and relative weight κ , choices will have to be made between ecological efficiency (i.e. the valuation of the nutrients supplied to the system) and economic efficiency.

Several assumptions of our model need to be discuss to step back from our results: in each scenario, the digestibility parameter $(1 - \lambda)$ is the same whatever the type of plants considered (rangeland plant, crop residues, or feed supply). However it is well know that the nutritional value vary in function of the feed. Take into account the variability of digestibility rate within the system could change significantly the results we obtained. in our model, the grazing pressure u_h in cropland is positive as soon as there are livestock in the system. One extension of the model could take different grazing pressure depending on the subsystem: it is important to

notice that in many systems crop residues are the only source of feed during the dry season (Valbuena et al., 2012). When the quantity of nutrients brought from the rangeland to the cropland is lower than the losses of nutrients from cropland due to livestock metabolism, this leads to a depletion of nutrients in the cropland subsystem. In the CropP-MeatB multi-criteria optimization, Figure 3.3b, if the livestock could only feed on rangeland, we would observe a size of livestock positive when external inputs $I_{\text{ext}} > 10000$ because of the transfer of nutrients from rangeland to cropland through night corralling. Moreover, depending on the loss rate of crop residues it could have case of grazing optimization (De Mazancourt et al., 1998, 1999). In particular, if the digestibility $(1 - \lambda)$ is low and the crop residues loss rate high. This trade-off between the different use of crop residues as feed for livestock or for soil amendment has already been studied (Tittonell et al., 2015; Castellanos-Navarrete et al., 2015).

The simplicity of our model do not allow to understand the part of each flux occurring in the agro-ecosystem. For example, a more complex modelling of the agro-ecosystem could allow to take into account the application of household waste and crop residues recycling as well as other effects which may impact the functions of the agro-ecosystem. However the results of our model show a satisfying order of magnitude whereas the quantity of external inputs may seem very high compared to real applications in West Africa. For example, in the agro-ecosystem of Sare Yero Bana, the total quantity of external inputs was about 1000 kgN in 2012 for the whole agro-ecosystem, which represents 23 kgN per hectare of cropland and per year. For comparison, the average of chemical fertilizer input at the scale of the world was about 28 kgN ha⁻¹ y⁻¹ (Erisman et al., 2008) with large difference over the world (from 10 to 600 kgN ha⁻¹ y⁻¹ in Lassaletta et al., 2014).

Beyond the economic value and availability of chemical fertilizers, the type of nutrients inputs could be take into account. In our model, we do not consider the particular role of the soil organic matter and only represent explicitly the inorganic/assimilable fraction of nutrient. Studies shows that chemical fertilizers efficiency is reduced on eroded soils or in soils where water retention is small (Wopereis et al., 2006; Tittonell et al., 2008). Moreover several studied have shown that the application of chemical fertilizers with incorporation of crop residues were ineffective at long term without organic matter, under tropical climate (Zingore et al., 2007; Kintché et al., 2015) cited by (Tittonell et al., 2015).

In a broader perspective, our study could bring some answers in the context of the debate between “land sparing” or “land sharing” about the conservation of biodiversity. The “land sparing” or “land sharing” which could be summarized as: Should there be intensively cultivated areas on a small area and large strictly protected areas? Or Should there be larger cultivated areas in which the biodiversity and environmental aspect are taken into account, even if this means slightly lower yields? (Grau et al., 2013; Fischer et al., 2014). Although our study does not take explicitly into account the biodiversity within the agro-ecosystem, the presence of both rangeland and cropland suggest a high level of biodiversity than only one of the subsystem.

In our study, we oppose the immediate profit strategy to the risk management strategy.

Depending on the evolution of farming systems and agricultural politics, the strategy, today very connected to traditions could drastically evolve, in particular in the case of the setting up of subventions as it is the case in Europe for example. The trade-off between production versus risk management in twenty years could be very different from now. In contrary, climatic change and the highest and most frequent climatic catastrophic related to global change could lead the farmers to increase their livestock to face increasing risks.

Acknowledgments

This research was supported by the LABEX AGRO – Agropolis Fondation (Project 1605-039 ECOW) and the French National Research Agency (ANR) through the CERAO project (ANR 13AGRO0002).

3.6 Appendix

3.6.1 Equilibrium points of the cropland subsystem and their stability

By definition, the equilibrium points (P_c^*, D_c^*, N_c^*) of the system (3.5) are the solutions of the following system:

$$\begin{cases} 0 = u_c P_c N_c \left(1 - \frac{P_c}{K_c}\right) - m_c P_c - h_c P_c \\ 0 = \delta h_c P_c - u_h \frac{H}{s_c} D_c - e_d D_c - m_d D_c \\ 0 = -u_c P_c N_c \left(1 - \frac{P_c}{K_c}\right) + m_c P_c - e_c N_c + I_C + m_d D_c + \lambda u_h \frac{H}{s_c} D_c \end{cases} \quad (3.11)$$

which is equivalent to:

$$\begin{cases} 0 = u_c P_c^* N_c^* \left(1 - \frac{P_c^*}{K_c}\right) - m_c P_c^* - h_c P_c^* \\ 0 = \delta h_c P_c^* - u_h D_c^* \frac{H}{s_c} - m_d D_c^* - e_d D_c^* \\ 0 = -h_c P_c^* - e_c N_c^* + m_d D_c^* + \lambda u_h D_c^* \frac{H}{s_c} + I_C \end{cases} \quad (3.12)$$

3.6.1.1 Existence of the trivial equilibrium points:

Let us consider the case $P_c^* = 0$, then $D_c^* = 0$ and $N_c^* = \frac{I_C}{e_c}$

3.6.1.2 Stability of the trivial equilibrium points:

At the point $E_{c,0}$, the Jacobian matrix of the system (3.5) is given by:

$$J(E_{c,0}) = J\left(0, 0, \frac{I_C}{e_r}\right) = \begin{pmatrix} u_c \frac{I_C}{e_r} - m_c - h_c & 0 & 0 \\ \delta h_c & -u_h \frac{H}{s_c} - m_d - e_d & 0 \\ -u_c \frac{I_C}{e_r} + m_c & m_d + \lambda u_h H / s_c & -e_c \end{pmatrix} \quad (3.13)$$

This matrix has three eigenvalues: $u_c \frac{I_C}{e_r} - m_c - h_c$, $-u_h \frac{H}{s_c} - m_d - e_d < 0$ and $-e_c < 0$. As a consequence, $E_{c,0}$ is stable if and only if $u_c \frac{I_C}{e_r} - m_c - h_c < 0 \Leftrightarrow \frac{I_C}{e_c} < \frac{m_c + h_c}{u_c}$.

3.6.1.3 Existence of the positive equilibrium points:

Let us consider the case with $P_c^* \neq 0$, the equation (3.12) can be written as:

$$\begin{cases} N_c^* = \frac{K_c(m_c + h_c)}{u_c(K_c - P_c^*)} \\ D_c^* = \frac{\delta h_c}{(u_h \frac{H}{s_c} + m_d + e_d)} P_c^* \\ 0 = -h_c P_c^* - e_c N_c^* + (m_d + \lambda u_h \frac{H}{s_c}) D_c^* + I_C \end{cases} \quad (3.14)$$

If we replace N_c^* et D_c^* in the third equation of the system, we get:

$$-h_c P_c^* - e_c \left(\frac{K_c(m_c + h_c)}{u_c(K_c - P_c^*)} \right) + \left(m_d + \lambda u_h \frac{H}{s_c} \right) \left(\frac{\delta h_c}{(u_h \frac{H}{s_c} + m_d + e_d)} P_c^* \right) + I_C = 0$$

that is equivalent to:

$$\underbrace{x h_c P_c^{*2} + (I_C - x h_c K_c) P_c^* + y - I_C K_c}_{\mathcal{P}} = 0$$

$$\text{with } x = \underbrace{\left(\frac{m_d + \lambda u_h \frac{H}{s_c}}{e_d + m_d + u_h \frac{H}{s_c}} \right)}_{<0} \delta - 1 \text{ and } y = \underbrace{\frac{e_c K_c (m_c + h_c)}{u_c}}_{>0}.$$

The discriminant of \mathcal{P} is written:

$$\begin{aligned} \Delta_{\mathcal{P}} &= (I_C - x h_c K_c)^2 - 4 x h_c (y - I_C K_c) \\ \Leftrightarrow \Delta_{\mathcal{P}} &= (I_C + x h_c K_c)^2 - 4 x h_c y \end{aligned} \quad (3.15)$$

$x < 0$ and $y > 0$, we then have $\Delta_{\mathcal{P}} > 0$: it therefore exists two roots which are given by:

$$P_c^{*, -} = \frac{-I_C + x h_c K_c - \sqrt{\Delta}}{2 x h_c} \text{ and } P_c^{*, +} = \frac{-I_C + x h_c K_c + \sqrt{\Delta}}{2 x h_c} \quad (3.16)$$

- $P_c^{*, -} > 0$ and $P_c^{*, -} > K_c$ whatever the parameter values

- $P_c^{*,+} < K_c$ whatever the parameter values and $P_c^{*,+} > 0$ when $\frac{I_C}{e_c} > \frac{m_c+h_c}{u_c}$.

$P_c^* > K_c$ implies $N_c^* < 0$ which has no biological sense. We then have a positive equilibrium point $E_{c,1}$ with $P_c^* \in 0, K_c$ if and only if $\frac{I_C}{e_c} > \frac{m_c+h_c}{u_c}$ such as:

$$E_{c,1} := \left(P_c^* = \frac{xh_cK_c - I_C + \sqrt{\Delta}}{2xh_c}, D_c^* = \frac{xh_cK_c - I_C + \sqrt{\Delta}}{2(m_d + \lambda u_h \frac{H}{s_c}) - \frac{2}{\delta} \left(u_h \frac{H}{s_c} + m_d + e_d \right)}, N_c^* = \frac{2xh_cK_c(m_c + h_c)}{u_c \left(xh_cK_c + I_C - \sqrt{\Delta} \right)} \right) \quad (3.17)$$

3.6.1.4 Stability of the positive equilibrium points:

At the point $E_{c,1}$, the Jacobian matrix of the system (3.5) is given by:

$$\begin{aligned} J(E_{c,1}) &= J(P_c^*, D_c^*, N_c^*) \\ &= \begin{pmatrix} (m_c + h_c) \left(\frac{K_c - 2P_c^*}{K_c - P_c^*} - 1 \right) & 0 & u_c P_c^* \frac{K_c - P_c^*}{K_c} \\ \delta h_c & -u_h \frac{H}{s_c} - m_d - e_d & 0 \\ -(m_c + h_c) \frac{K_c - 2P_c^*}{K_c - P_c^*} + m_c & m_d + \lambda u_h \frac{H}{s_c} & -u_c P_c^* \frac{K_c - P_c^*}{K_c} - e_c \end{pmatrix} \end{aligned} \quad (3.18)$$

which may be simplified as:

$$\begin{pmatrix} u_c N_c F'(P_c) - m_c - h_c & 0 & u_c F(P_c) \\ \delta h_c & -u_h \frac{H}{s_c} - e_c - m_d & 0 \\ -u_c N_c F'(P_c) + m_c & m_d + \lambda u_h \frac{H}{s_c} & -u_c F(P_c) - e_c \end{pmatrix} \quad (3.19)$$

with $F(P_c) = P_c \left(1 - \frac{P_c}{K_c} \right)$ and $F'(P_c) = \left(1 - \frac{P_c}{K_c} \right) - \frac{P_c}{K_c}$. By definition (P_c^*, D_c^*, N_c^*) are such as

$$\begin{aligned} u_c F(P_c) N_c - m_c P_c - h_c P_c &= 0 \\ \Leftrightarrow u_c \left(1 - \frac{P_c}{K_c} \right) N_c - m_c - h_c &= 0 \\ \Leftrightarrow u_c \left(F'(P_c) + \frac{P_c}{K_c} \right) N_c - m_c - h_c &= 0 \\ \Leftrightarrow u_c N F'(P_c) - m_c - h_c &= -u_c \frac{P_c}{K_c} N_c \end{aligned}$$

The Jacobian matrix becomes:

$$\begin{pmatrix} -u_c \frac{P_c N_c}{K_c} & 0 & u_c F(P_c) \\ \delta h_c & -u_h \frac{H}{s_c} - e_c - m_d & 0 \\ -h_c + u_c \frac{P_c N_c}{K_c} & m_d + \lambda u_h \frac{H}{s_c} & -u_c F(P_c) - e_c \end{pmatrix} = \begin{pmatrix} a & 0 & c \\ d & e & 0 \\ g & h & i \end{pmatrix} \quad (3.20)$$

$$\begin{aligned} \det(J - \lambda I) &= -\lambda^3 + (a + e + i)\lambda^2 + (ia + ea + ei - cg)\lambda + (aei + cdh - ecg) \\ &= -(a_3 \lambda^3 + a_2 \lambda^2 + a_1 \lambda + a_0) \end{aligned}$$

$$\text{with } a_3 = \underbrace{1}_{>0}, a_2 = \underbrace{-a - e - i}_{>0}, a_1 = \underbrace{ia + ea + ei - cg}_{>0 \text{ or } <0?} \text{ and } a_0 = \underbrace{-aei - cdh + ecg}_{>0}$$

Using the Routh-Hurwitz criteria the conditions of stability are $a_3 > 0$, $a_2 > 0$, $a_0 > 0$ and $a_1a_2 - a_3a_0 > 0$.

First we have $a_3 = 1 > 0$.

Second, we have a , e and i being all negatives, then $a_2 = -a - e - i > 0$.

Third we have $a_0 = -aei - cdh + ecg$ with:

$$aei = \left(u_c \frac{P_c N_c}{K_c}\right) \left(u_h \frac{H}{s_c} + e_d + m_d\right) (u_c F(P_c) + e_c),$$

$$ecg = \left(-u_h \frac{H}{s_c} - e_d - m_d\right) u_c F(P_c) \left(-h_c + u_c \frac{P_c N_c}{K_c}\right) \text{ and}$$

$$cdh = -u_c F(P_c) \delta h_c \left(m_d + \lambda u_h \frac{H}{s_c}\right) \text{ which gives:}$$

$$ecg - aei = \left(u_h \frac{H}{s_c} + e_d + m_d\right) \left(e_c u_c \frac{P_c N_c}{K_c} + h_c u_c F(P_c)\right) > 0. \text{ We therefore have:}$$

$$\begin{aligned} a_0 &= -aei - cdh + ecg \\ \Leftrightarrow a_0 &= \left(u_h \frac{H}{s_c} + e_d + m_d\right) \left(e_c u_c \frac{P_c N_c}{K_c}\right) - h_c u_c F(P_c) \left(-u_h \frac{H}{s_c} - e_d - m_d + \delta m_d + \delta \lambda u_h \frac{H}{s_c}\right) \\ \Leftrightarrow a_0 &= \underbrace{\left(u_h \frac{H}{s_c} + e_d + m_d\right)}_{>0} \underbrace{\left(e_c u_c \frac{P_c N_c}{K_c}\right)}_{>0} \underbrace{-h_c u_c F(P_c)}_{<0} \underbrace{\left(+u_h \frac{H}{s_c} (\delta \lambda - 1) - e_d + m_d \delta - 1\right)}_{<0} \\ a_0 &> 0 \end{aligned}$$

Lastly we have :

$$\begin{aligned} a_1 a_2 - a_3 a_0 &= + \left(u_c F(P_c) + e_c + u_h \frac{H}{s_c} + e_d + m_d\right) \left(u_c^2 \frac{P_c^2 N_c^2}{K_c^2}\right) > 0 \\ &+ \left(u_h \frac{H}{s_c} + e_d + m_d\right)^2 \left(u_c \frac{P_c N_c}{K_c} + u_c F(P_c) + e_c\right) > 0 \\ &+ \left(u_c F(P_c) + e_c\right)^2 \left(u_c \frac{P_c N_c}{K_c} + u_h \frac{H}{s_c} + e_d + m_d\right) > 0 \\ &+ 3u_c \frac{P_c N_c}{K_c} \left(u_h \frac{H}{s_c} + e_d + m_d\right) (u_c F(P_c) + e_c) > 0 \\ &\boxed{+u_c F(P_c) \left(u_c \frac{P_c N_c}{K_c} - h_c\right) \left(-u_c \frac{P_c N_c}{K_c}\right)} = A > 0? \\ &\boxed{+u_c F(P_c) \left(u_c \frac{P_c N_c}{K_c} - h_c\right) (-u_c F(P_c) - e_c)} = B > 0? \\ &+ u_c F(P_c) \delta h_c \left(m_d + \lambda u_h \frac{H}{s_c}\right) > 0 \end{aligned}$$

$$\begin{aligned}
A &= \boxed{u_c F(P_c) \left(u_c \frac{P_c N_c}{K_c} - h_c \right) \left(-u_c \frac{P_c N_c}{K_c} \right)} \\
&= u_c F(P_c) \left(h_c u_c \frac{P_c N_c}{K_c} - u_c^2 \frac{P_c^2 N_c^2}{K_c^2} \right) \\
&= \underbrace{u_c F(P_c) h_c u_c \frac{P_c N_c}{K_c}}_{>0} \underbrace{\left(-u_c^3 F(P_c) \frac{P_c^2 N_c^2}{K_c^2} \right)}_{\text{cancels with the term above}}
\end{aligned}$$

$$\begin{aligned}
B &= \boxed{u_c F(P_c) \left(u_c \frac{P_c N_c}{K_c} - h_c \right) (-u_c F(P_c) - e_c)} \\
&= u_c F(P_c) \left(u_c^2 F(P_c) \frac{P_c N_c}{K_c} - e_c u_c \frac{P_c N_c}{K_c} + h_c u_c F(P_c) + h_c e_c \right) \\
&= \underbrace{u_c F(P_c) (h_c u_c F(P_c) + h_c e_c)}_{>0} \underbrace{\left(-u_c^3 F(P_c)^2 \frac{P_c N_c}{K_c} - u_c^2 e_c F(P_c) \frac{P_c N_c}{K_c} \right)}_{\text{cancel with the term above once derivated}}
\end{aligned}$$

So we have $a_1 a_2 - a_3 a_0 > 0$.

We can now conclude that the equilibrium points $E_{c,1}$ is always stable when it exists.

3.6.2 Sensitivity Analysis

We test the influence of sixteen parameters of the model on nineteen outputs of the model. 5 of the 19 outputs corresponds to the variables of the model (P_r^* , N_r^* , P_c^* , D_c^* and N_c^*). The 14 others correspond to the fluxes of the model :

- LossesR = $e_r N_r^*$, GrowthC = $G_c(P_c^*, N_c^*)$,
- MineraC = $m_c P_c^*$, Harvest = $h_c P_c$,
- LossesC = $e_c N_c^*$, GrowthR = $G_r(P_r^*, N_r^*)$,
- MineraR = $m_r P_r^*$, GrazinR = $u_h \frac{H}{s_r} P_r^*$,
- GrazinC = $u_h \frac{H}{s_c} D_c^*$, IngestH = $u_h (1 - \lambda)(P_r^* + D_c^* + \omega)$,
- FecesH = $u_h \lambda (P_r^* + D_c^* + \omega)$, Transfer = $(1 - \alpha) \nu \eta \frac{H}{s_c} + (1 - \alpha) \lambda u_h \frac{H}{s_c} P_r^* + \lambda u_h \frac{H}{s_c} \omega$,
- CropP = $\delta h_c s_c P_c^*$ and MeatB = $(e_h H - u_h H \omega)$.

The [Figure 3.5](#) shows the main effect and interactions between the effect of each parameter tested on 19 outputs of the model. H , λ and γ are the parameters which affect the more the outputs.

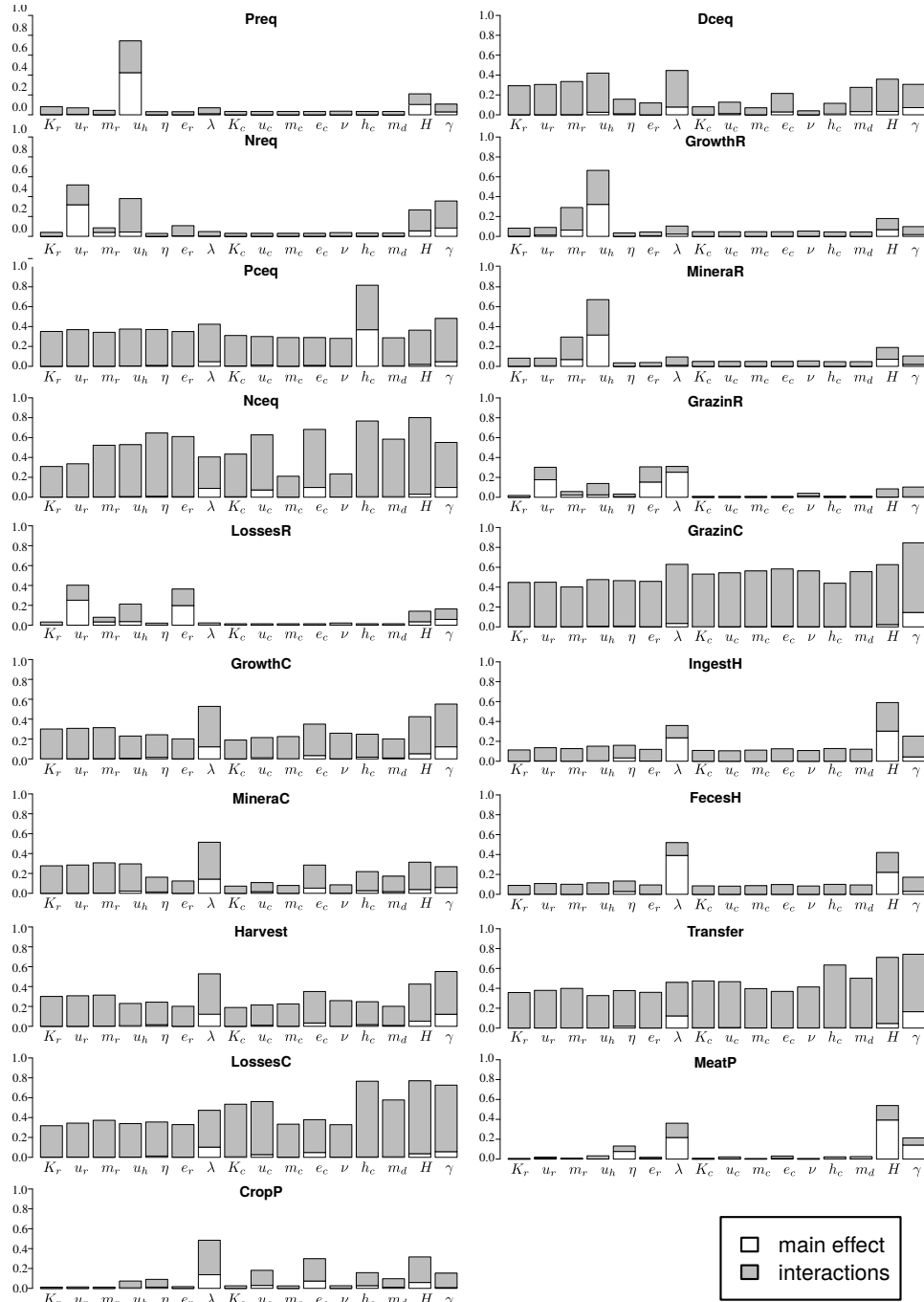


Figure 3.5 – Histogram of results from sensitivity Analysis, the tested parameter are defined in Table 3.1



Différence entre champ fumé (à gauche) et non fumé (à droite), Sare Yero Bana, Haute Casamance, Sénégal, avril 2017 (crédit photo A. Bisson)

Discussion générale

4.1 Récapitulatif des résultats

Pendant cette thèse, je me suis intéressée à l'impact de certaines pratiques agricoles et de l'organisation des différentes composantes spatiales des systèmes agro-sylvo pastoraux (SASP) sur les flux de nutriments à l'échelle de l'agro-écosystème.

Dans chacun des chapitres, nous nous sommes concentrés sur l'effet d'un ou plusieurs leviers (correspondant aux moyens d'action des agriculteurs) sur les flux de nutriments dans l'agro-écosystème. Nous avons étudié ces leviers par la construction de trois modèles mathématiques représentant l'agro-écosystème comme un méta-écosystème (Loreau et al., 2003) avec comme objectif d'optimiser la production agricole (végétale et/ou animale) de ces agro-écosystèmes. La différence dans les niveaux de détails entre les trois modèles développés est liée aux questions posées et aux leviers étudiés. Nos modèles ne sont pas conçus pour être des outils prédictifs, mais plutôt des outils permettant une meilleure compréhension du fonctionnement mécaniste des SASP. Dans chacun des modèles, nous avons cherché à représenter un agro-écosystème d'Afrique de l'Ouest le plus simplement possible de manière à en comprendre les mécanismes clés de la production agricole et voir si nous pouvions en faire émerger des propriétés à l'échelle de l'agro-écosystème.

4.1.1 Chapitre 1 : Dynamiques sources-puits dans les différentes composantes spatiales des SASP-AO

Dans le premier chapitre, nous avons cherché à comprendre l'effet de la jachère (durée du cycle culture-jachère et durée de jachère dans la rotation) et des rapports de surfaces entre les différentes composantes spatiales de l'agro-écosystème sur les flux de nutriments dans l'agro-écosystème, en présence et en absence de bétail.

Les résultats du modèle ont mis en évidence le rôle de la jachère d'une part et du bétail d'autre part comme « pompes à nutriments », transférant l'azote des sous-systèmes *sources*

telles que les zones de pâturage vers les sous-systèmes *puits* que sont les zones cultivées. Une telle modélisation a permis de rendre compte de l'interaction entre ces deux « pompes à nutriments » et de montrer qu'il existe un régime particulier de jachère qui maximise la production végétale grâce à l'activité d'élevage. En l'absence de bétail, la production agricole maximale est obtenue pour une durée intermédiaire de mise en jachère, ce qui met en évidence un compromis entre l'affectation de la surface de l'agro-écosystème à la production (composantes cultivées) et la restauration de la fertilité (jachère). En présence de bétail, la production agricole maximale est obtenue pour une durée de jachère plus courte et est nettement plus élevée qu'en l'absence de bétail. Ce résultat met en évidence le rôle positif du bétail comme vecteur de nutriments des zones non cultivées vers les zones cultivées. Cependant, elle met également en évidence une interaction négative entre le bétail et la jachère.

En mettant en relation les différentes composantes spatiales de l'agro-écosystème, l'approche méta-écosystème permet de mieux comprendre les effets en cascade des composantes non cultivées sur les composantes cultivées. Cette modélisation des systèmes agricoles mixtes offre de nouvelles perspectives pour l'optimisation de la production végétale et la gestion de la fertilité. Cette approche permet de mettre en évidence les services écosystémiques fournis par la savane.

4.1.2 Chapitre 2 : Maximisation des transferts de nutriments entre zones de pâturages et de cultures par optimisation en temps réel de la pression d'herbivorie

Dans le second chapitre, nous avons cherché à optimiser les transferts de nutriments induits par l'élevage des zones de pâturage vers les zones cultivées de manière à maximiser la production agricole. Ce second chapitre de la thèse s'est articulé autour d'un modèle simple de méta-écosystème représentant un agro-écosystème mixte composé d'un sous-système représentant les pâturages et d'un autre représentant les zones cultivées. Dans un premier temps, nous avons utilisé des méthodes classiques d'étude à l'équilibre en regardant comment maximiser la production primaire des zones cultivées avec une pression d'herbivorie constante. Dans un second temps nous avons utilisé des outils de la théorie du contrôle pour prendre en compte la variabilité dans le temps des pratiques agricoles.

Les méthodes de contrôle ont montré qu'en faisant varier la pression d'herbivorie dans le temps de manière adéquate, un gain supplémentaire de production est possible (par rapport à une pression d'herbivorie constante), avec une production végétale plus élevée pour une même quantité de nutriments transférée des pâturages vers les cultures. Ce gain supplémentaire découle du fait que les besoins en éléments nutritifs des cultures varient au cours de l'année. Par conséquent, un ajustement constant de la pression de pâturage permet une meilleure adéquation

entre le transfert des nutriments et les besoins en nutriments au fil du temps, ce qui conduit à un gain substantiel de biomasse végétale.

4.1.3 Chapitre 3 : Optimisation des productions primaire et secondaire des agro-écosystèmes en fonction des stratégies agricoles

Dans le dernier chapitre, nous n'avons plus cherché à optimiser la production végétale seule mais à prendre en compte les productions liées à l'élevage. Afin d'optimiser ces deux critères (et non plus un seul comme dans les deux premiers chapitres), nous avons utilisé les fronts de Pareto comme moyen de mettre en place une optimisation multicritère.

Pour prendre en compte différentes fonctions de l'élevage dans les SASP-AO, nous nous sommes intéressés à l'optimisation du fonctionnement de l'agro-écosystème suivant deux stratégies : une première que nous avons appelée stratégie *productiviste* qui a consisté à optimiser les récoltes (productivité primaire) et la production animale de l'agro-écosystème et une seconde que nous avons appelée stratégie *de gestion du risque* qui a consisté à optimiser les récoltes (productivité primaire) et la taille du troupeau dans l'agro-écosystème. Pour ce faire nous avons fait varier la pression d'herbivorie et les rapports de surface entre surface dévolue aux pâturages et surfaces cultivées.

Le modèle reprend en grande partie celui du second chapitre en explicitant les flux liés au bétail et en permettant à celui-ci de se nourrir sur les zones cultivées. Ces modifications ont été réalisées afin de rendre les flux liés au bétail plus réalistes et afin de pouvoir étudier la production secondaire. Par rapport aux deux premiers chapitres, ce dernier nous permet de mieux comprendre les compromis entre la production animale et les transferts de nutriments liés au parcage nocturne du bétail et les effets des sources extérieures de nutriments sur l'optimisation de la configuration spatiale pour maximiser les productions agricoles.

4.2 Discussion des résultats

4.2.1 Rôle de l'hétérogénéité spatiale dans le fonctionnement des agro-écosystèmes

4.2.1.1 Services écosystémiques des zones non cultivées

Selon certains auteurs, la surface cultivable en Afrique de l'Ouest est très importante (Bruinsma, 2009; The World Bank, 2011). Nous pouvons ainsi lire que « Le continent n'exploite qu'un tiers de ses terres arables » ou encore que « la moitié des terres arables non cultivées de la planète se trouvent en Afrique » (Hervé, 2017). Doit-on pour autant transformer ces surfaces en zones cultivées ?

Nos travaux mettent en avant certains des services écosystémiques portés par la savane et les espaces non cultivés en général. Le premier chapitre a mis en évidence l'intérêt de la savane comme moyen de produire du fourrage pour le bétail (et en conséquence de la fumure organique pour les champs de case) à moindre coût. Comme nous l'avons dit précédemment, les systèmes tropicaux et tempérés fonctionnent différemment. Ils ne sont d'ailleurs pas soumis aux mêmes contraintes.

Nos résultats, comme d'autres ([Kassam et al., 2010](#); [Duncan et al., 2013](#); [Garrett et al., 2017](#)) prêchent pour une véritable intégration des systèmes agriculture-élevage avec la nécessité d'interconnexion entre les différentes composantes spatiales dans l'agro-écosystème. Le modèle développé dans le premier chapitre n'est pas adapté à toutes les régions de l'Afrique de l'Ouest qui est un large territoire. Nous nous sommes concentrés sur les agro-écosystèmes du biome guinéo-soudanais, où le sol n'est pas aussi dégradé que dans le biome sahélien, et où la savane est encore étendue. La présence de surfaces de pâturages non limitantes existe encore dans certaines régions soudanaises mais pas toutes. Dans beaucoup de régions, ces zones de pâturages (appelés parcours) sont en voie de défrichement et mises en culture. Au fur et à mesure de mes travaux, les questions de recherches ont évolué. Nos modèles sont devenus de plus en plus généraux : à partir de questions très centrées autour des SASP d'Afrique de l'Ouest, les systèmes d'étude se sont élargis à des SASP plus génériques. A quel point les modèles et résultats issus de ce travail de thèse sont-ils transposables à d'autres systèmes ?

Très récemment, une analyse du fonctionnement des exploitations d'élevage en France ([Devienne et al., 2018](#)) a montré que les systèmes d'élevage reposant sur le pâturage amenaient à de meilleurs résultats en termes de performances écologiques (biodiversités, bilan carbone), sociales et même économiques. Une gestion astucieuse des prairies permet une valeur ajoutée plus importante qu'avec une alimentation reposant sur le maïs. D'autres auteurs ont regardé les possibilités de rétablir la durabilité des systèmes agricoles en développant l'intégration des cultures et du bétail au-delà du niveau de la ferme grâce à la coordination entre les fermes spécialisées ([Martin et al., 2016](#)).

En effet par son extrême simplicité, le modèle développé dans le chapitre 2 pourrait facilement représenter d'autres systèmes, même des systèmes où l'élevage et l'agriculture ne sont pas intégrés (par exemple, un changement d'échelle spatiale pourrait permettre d'étudier les possibilités de recyclage de la matière organique à l'échelle d'une région, d'un pays). Dans quel mesure est-il possible de changer d'échelle et de regarder le système agricole en France comme un *méga-agro-écosystème* composé de surfaces cultivées et de surfaces pâturées et d'en étudier les flux qui pourraient connecter ces surfaces ? Il serait par exemple intéressant d'essayer de mettre en relation ce modèle avec les travaux de [Le Noé et al. \(2017\)](#) qui ont étudiés les performances agronomiques et environnementales des agrosystèmes à l'échelle de la France par l'intermédiaire des cycles biogéochimiques du carbone, de l'azote et du phosphore (voir [Figure 4.1](#)).

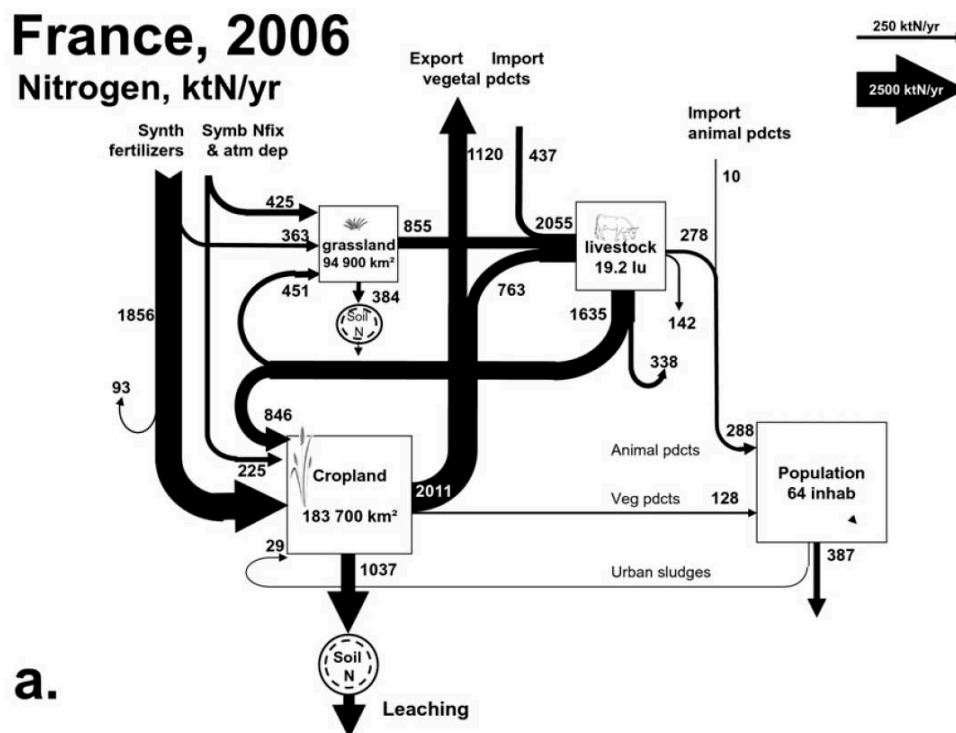


FIGURE 4.1 – Figure provenant de (Le Noë et al., 2017) : Représentation des flux d’azote, exprimé en $\text{kt}\cdot\text{an}^{-1}$ à l’échelle nationale pour la France en 2006. Les carrés représentent les processus de transformation qui se produisent dans les compartiments environnementaux correspondants. La largeur des flèches noires sont proportionnelles à l’intensité des flux impliqués dans ces processus. Les cercles représentent les stocks d’azote dans les compartiments du sol ; le cercle pointillé représente l’état initial, le cercle plein l’étape finale (traduit depuis Le Noë et al., 2017).

4.2.1.2 Équivalent Silva, Saltus, Ager dans les SASP-AO ?

En Europe, Poux et al. (2009) se sont demandés si les notions de *Silva*, *Saltus*, *Ager* pouvaient permettre de reconsidérer les relations entre agriculture et biodiversité. Ces dénominations décrivent les composantes spatiales des agro-écosystèmes européens traditionnels et leur fonctionnement depuis la période gallo-romaine jusqu'au XIX^e (Mazoyer M. and Roudart L., 2002; Raynaud, 2003; Poux et al., 2009) Le *saltus* est défini comme l'ensemble des prairies, lieux qui ne sont ni cultivés (*ager*) ni fermés (*silva*). Au-delà du rôle du *saltus* dans la restauration de la fertilité de l'*ager*, Poux et al. (2009) précise notamment : « Si le *saltus* n'est pas sauvage dans la mesure où il est historiquement géré par l'homme, les processus biophysiques qui s'y déroulent sont bien naturels, mobilisent un nombre élevé d'organismes et peuvent ménager une place pour les espèces sauvages ». Dans les systèmes tempérés, la *silva* est rarement un espace de pâturage : les anciennes zones de *saltus*, ont globalement soit été converties en *ager* ou bien se sont refermées et sont actuellement converties en *silva*. Il existe encore quelques exploitations des prairies naturelles en France dans certaines régions (par exemple les pâturages de montagne avec des transhumances qui subsistent encore aujourd'hui). Dans les SASP-AO, la savane est rarement un écosystème fermé comme le sont les forêts tempérées. Selon certaines théories, l'écosystème mature dans les savanes de type soudanien d'Afrique de l'Ouest serait la forêt sèche. La savane serait une perturbation anthropique entretenue par le pâturage et les feux. La savane soudanienne représenterait donc un vaste *saltus* où subsisteraient quelques fragments de *silva* dans les zones protégées du feu (Larrue, 2001). Afin de pouvoir faire le parallèle entre l'article de Poux et al. (2009) en Europe et les systèmes tropicaux (comme les SASP-AO), il serait intéressant d'aller regarder du côté des études qui traitent de la biodiversité dans les jachères (plus ou moins âgées) et les savanes (voir par exemple Larrue, 2001, sur les différences de biodiversité et couverture végétale entre des jachères de 1, 5 et 13 ans).

4.2.1.3 Land sparing, Land sharing

La biodiversité des agro-écosystèmes n'est pas directement prise en compte dans mes travaux, de plus la modélisation des différents sous-systèmes s'est simplifiée au cours des travaux (et potentiellement aussi la prise en compte de la diversité de plantes). Cependant, certains de mes résultats me permettent de me positionner sur les questions d'économie des terres (*land sparing*) ou de partage des terres (*land sharing*) qui ont émergées en agriculture de conservation ces dernières années (Grau et al., 2013; Fischer et al., 2014). Pour résumer : le principe d'économie des terres (*land sparing*) viserait à séparer les écosystèmes naturels (protégés) des agro-systèmes dans lesquelles les considérations environnementales seraient limitées tandis que le principe de partage des terres (*land sharing*) propose de combiner la production agricole et les considérations environnementales (en particulier la protection de la biodiversité) même au détriment des rendements agricoles. Dans mes travaux, toutes les composantes spatiales sont

parties intégrantes de l'agro-écosystème et tendent à montrer l'importance de l'intégration des flux de nutriments entre les différentes composantes spatiales de l'agro-écosystème.

Dans les agro-écosystèmes d'Afrique de l'Ouest où l'agriculture et l'élevage sont intégrés, le bétail joue un rôle majeur dans la fertilité des composantes spatiales cultivées en association avec les composantes spatiales non cultivées (jachère et savane) qui fournissent un apport constant en fertilité. Nous l'avons montré ici dans nos travaux de modélisation. D'après ce que je perçois du fonctionnement des SASP-AO, le concept d'économie des terres n'a pas sa place, car c'est justement l'intégration qui donne à l'agro-écosystème sa *structure fonctionnelle* avec des composantes spatiale productives d'un côté bénéficiant des flux provenant des composantes spatiales improductives (au sens agricole) que sont les savanes.

À mon sens, un aspect problématique du *land sparing* est lié au fait que cela consiste à *verrouiller* entièrement une zone. Isoler les composantes spatiales d'un SASP les unes des autres revient à morceler l'agro-écosystème et à bouleverser le fonctionnement des SASP. Les composantes spatiales non cultivées sont nécessaires d'un point de vue fonctionnel car elles garantissent une fertilité durable sans intrants (et garantissent aussi une autre biodiversité que les espaces cultivés). Mon approche plaide donc pour le principe du *land sharing* car celui-ci garantit une fertilité à long terme sans apport extérieur. Les résultats issus de nos modèles semblent révéler qu'il est *a priori* possible d'optimiser ce service en minimisant ces surfaces non-cultivées : il y a des marges de manœuvre pour optimiser la production dans le contexte du *land sharing*.

4.2.2 Optimisation de la productivité primaire par l'herbivorie

Les interactions entre plantes et herbivores sont nombreuses et variées, et donc à l'origine de beaucoup de travaux en écologie (Ohsaki, 2001; Burkepile and Parker, 2017; Feng and DeAngelis, 2017). L'hypothèse selon laquelle les herbivores ont un effet négatif sur les plantes (par diminution de la biomasse de celles-ci) est remise en question par de nombreux auteurs (Owen and Wiegert, 1976; Dyer et al., 1986; Hilbert et al., 1981; McNaughton, 1979, 1986; Paige and Whitham, 1987)

Cet ensemble de travaux a abouti à l'« hypothèse d'optimisation par l'herbivorie » (*grazing optimization hypothesis*). Pour McNaughton (1979), une pression d'herbivorie intermédiaire augmente la productivité primaire nette (ce qui serait lié à l'évolution conjointe des plantes et des herbivores). Les plantes auraient développé la capacité à augmenter les taux de croissance intrinsèque en réponse à la perte de biomasse due à l'herbivore (« Compensatory plant growth »). Selon l'analyse mathématique de Hilbert et al. (1981), c'est le changement du taux de croissance relatif de la plante suite à l'herbivorie qui mène ou non à une augmentation de la productivité primaire. Dyer et al. (1986) proposent une explication fondée sur le recyclage des nutriments limitants. Cette hypothèse est néanmoins critiquée par certains auteurs (Belsky,

1986), ce qui a mené à quelques débats dans les années 80 (McNaughton, 1986; Paige and Whitham, 1987).

Les travaux de De Mazancourt et al. (1998, 1999), par l'étude de modèles mathématiques similaires à ceux développés dans cette thèse, montrent que la présence des herbivores permet d'augmenter la productivité primaire des écosystèmes quand deux conditions sont réunies : premièrement la voie de recyclage des nutriments liés au bétail doit être plus efficace (cause moins de pertes) que les autres voies de recyclage et deuxièmement, les entrées de nutriments dans le système doivent être supérieur à un certain seuil (rapport entrées-sorties important).

Dans nos modèles, nous ne nous sommes pas intéressés aux réponses physiologiques des plantes ou bien aux réponses des communautés à la pression d'herbivorie. Bien que les questions de recherche ait été posée différemment, nos travaux cherchent à comprendre comment l'herbivorie peut, à l'échelle d'un agro-écosystème, optimiser la productivité primaire des zones cultivées. Dans notre cas, l'optimisation de la productivité primaire de certaines composantes spatiales par l'herbivorie est liée aux dynamiques source-puits créés par le bétail. Nos modèles apportent une dimension spatiale à la question de l'optimisation de la productivité primaire par l'herbivorie. Il existe une pression d'herbivorie constante (chapitre 1 et 3) ou non (chapitre 2) qui optimisent le transfert des zones pâturées vers les zones cultivées. Cette possible optimisation vient du fait que le bétail se nourrit à un endroit donné et excrète une partie des nutriments ingérés ailleurs. Au-delà de la spatialisation, les modèles des chapitres 1 et 2 montrent que l'aspect temporel peut aussi avoir un effet important. Cela pourrait être développé dans d'autres travaux.

Enfin, il est possible que ces résultats soient transposables dans certains écosystèmes qui sont structurés à leur manière dans l'espace et le temps, comme le sont les systèmes agro-sylvo-pastoraux.

4.2.2.1 Rôle du bétail dans le fonctionnement des agro-écosystèmes : protecteur ou menace ?

Sous les climats semi-arides, l'élevage est souvent perçu comme une menace pour le fonctionnement des écosystèmes : le surpâturage est impliqué dans la désertification (CILSS et al., 2016) en milieu semi-aride. Son influence sur le changement climatique lié aux rejets de méthane par les ruminants est aussi très bien connu. Selon d'autres scientifiques, une gestion appropriée du bétail pourrait au contraire permettre de protéger les sols par leur action sur la dégradation de la végétation en saison sèche. Ils diminueraient aussi les pertes de nutriments par les feux de brousse (voir par exemple les travaux de Savory (1983) sur le « Holistic resource management » mais aussi les travaux de ses contradicteurs). J'ai donné la priorité à d'autres sections de cette discussion mais je pense qu'il serait pertinent de regarder plus avant ces travaux et de re-situer mes propres travaux dans ce contexte.

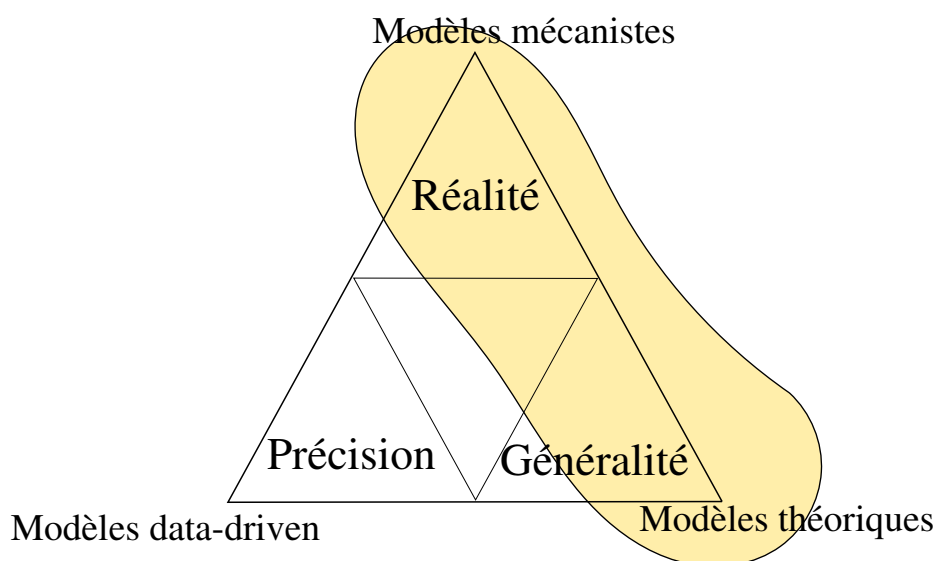


FIGURE 4.2 – Triangle d’après [Levins \(1966\)](#) représentant l’impossibilité pour un modèle de maximiser la réalité, la généralité et la précision du système représenté.

4.3 Discussion de l’approche théorique et de modélisation

Ce travail de thèse s’inscrit dans une démarche de compréhension des mécanismes liés à la productivité primaire et secondaire des systèmes agro-sylvo-pastoraux. Il s’articule autour de trois disciplines : l’écologie, l’agronomie et les mathématiques appliquées.

Des questions plus épistémologiques se posent par rapport à l’approche utilisée pendant cette thèse. Qu’apportent nos modèles à l’état des connaissances actuelles ? À quoi servent-ils ? Que permettent-ils de mieux comprendre ? Quelles sont les différences majeures entre ces modèles *théoriques* et les modèles prédictifs *agronomiques* (hypothèses, construction) ? Quelles sont les perspectives d’utilisation de ces travaux ?

4.3.1 Modèle agronomique ou modèle écologique ?

Les agro-écosystèmes sont des systèmes complexes ce qui explique le développement des modèles en sciences agronomiques ([Jones et al., 2017](#)). L’agronomie est une discipline où les scientifiques cherchent le plus souvent à établir des modèles prédictifs. Les modèles les plus connus (par exemple le modèle STICS, voir [Brisson et al., 1998](#)) sont des modèles prenant en compte un grand nombre de variables climatiques (température, rayonnement, précipitations, etc.), pédologiques (réserve d’eau utile, teneur en matières organiques), et un grand nombre de pratiques culturales (semis, variétés, fertilisation, irrigation, rotations, modes de récolte). Les modèles en agronomie cherchent à allier la précision (prédictif) et le réalisme (nombre de variables).

Mon objectif n'était pas de construire des modèles purement agronomiques qui se voulaient le plus précis et prédictif possible. Une approche plus *agronomique* aurait probablement pris en compte les changements des populations humaines, les adaptations et changements du sol et du climat ainsi que leur impact sur la végétation. Nous avons proposé ici de représenter un agro-écosystème en utilisant des concepts écologiques qui nous permettent de mettre en évidence les déterminants de la productivité des systèmes agro-sylvo-pastoraux. Nous avons choisi une approche de modélisation qui nous permet de comprendre les processus à expliquer et de prévoir des comportements. Cette approche est courante en écologie, mais moins en agronomie. La construction des modèles a reposé sur des compromis entre simplicité pour une bonne compréhension des mécanismes d'intérêt et complexité pour représenter tous les mécanismes d'intérêt. Chaque nouvelle hypothèse à tester (par exemple : l'exploration du rôle d'autres sources d'azote) demande souvent une extension du modèle, c'est-à-dire une augmentation du nombre de variables. Bien que ces hypothèses soient pertinentes à tester, l'augmentation de la complexité du modèle risque d'entraver notre capacité d'interpréter mécaniquement les résultats du modèle.

Selon les travaux sur la stratégie de construction de modèles en biologie des populations de [Levins \(1966\)](#), il est impossible pour un modèle de maximiser la généralité, le réalisme et la précision du système représenté (voir [Figure 4.2](#)). Nos modèles ici sont guidés par la théorie. Ils sont mécanistes par la façon dont les processus sont représentés (fonctions mathématiques), théoriques par leur généralité (et le fait qu'ils ne soient pas guidés par des données comme peuvent l'être les modèles statistiques). Chacun des modèles de ce manuscrit a été développé dans le but de maintenir un équilibre entre le réalisme et la généralité et c'est pourquoi, pour chacune des questions de recherche de cette thèse, nous avons développé un modèle mathématique minimal (sensu [Mooij et al., 2010](#)).

4.3.2 Modèle pour prédire ou modèle pour comprendre ?

[Rastetter \(2017\)](#) établit une distinction entre deux types de modèles : les modèles pour comprendre, mécanistes, qui répondent aux questions « comment, pourquoi » et les modèles pour prédire, majoritairement empiristes, qui répondent aux questions « combien, quand et où ». Pour cet auteur, les meilleurs des modèles « pour comprendre » sont des modèles extrêmement simples qui prennent en compte uniquement les processus étudiés. Je pense que le développement de ces modèles ne devrait pas être fait de manière déconnectée, mais plutôt dans un cadre interdisciplinaire. Bien qu'ils cherchent à répondre à des questions différentes, je pense qu'il existe une réelle complémentarité entre ces approches de modélisation. Comme d'autres auteurs, je pense qu'une approche interdisciplinaire de l'étude des agro-écosystèmes contribuera à une meilleure gestion scientifique de ces systèmes ([Fort et al., 2017](#))

4.3.3 Autres études portant sur les SASP-AO

À ma connaissance, ce type d'approche de modélisation n'a pas été utilisé pour les systèmes agro-sylvo-pastoraux d'Afrique de l'Ouest. Les études sur la gestion de la fertilité des sols se font principalement à l'échelle de la parcelle par évaluation ou expérimentation. Ces études sur les SASP-AO sont d'ailleurs nombreuses. Or, les agro-écosystèmes sont des systèmes complexes où se produisent de multiples interactions à de multiples échelles : la productivité et la stabilité de systèmes aussi complexes dépendent de ces interactions. D'autres travaux ont porté sur la durabilité des agro-écosystèmes d'Afrique de l'Ouest. Récemment [Grillot \(2018\)](#) a étudié les conséquences décisions des agriculteurs concernant le type d'élevage (« traditionnelle », « transhumance » et « embouche ») sur les flux d'azote à différentes échelles (famille, parcelle, terroir) avec comme modèle d'étude le cas du bassin arachidier.

De l'autre côté du continent africain, au Kenya, la redistribution des nutriments par le bétail a aussi des effets majeurs sur les cycles biogéochimiques de l'azote et du phosphore. Dans ces écosystèmes, les pasteurs traditionnels accroissent l'hétérogénéité des paysages en créant des structures temporaires (*bomas*) permettant de protéger le bétail pendant la nuit. Lorsque ces *bomas* sont abandonnées, ils deviennent et persistent pendant de nombreuses années (30-40 ans min), des surfaces riches en nutriments et avec une végétation unique ([Augustine, 2003, 2010](#)). Une approche générale permettrait t-elle de détecter des mécanismes généraux à ces systèmes ?

4.4 Diversité des outils utilisés

Pour adapter l'approche théorique aux particularités des agro-écosystèmes, nous avons été chercher des outils provenant d'autres disciplines et qui ont servi soit à la construction des modèles, soit à l'analyse. Je voudrais ici revenir sur les outils utilisés pendant cette thèse et les possibles perspectives d'utilisation de ces outils.

4.4.1 Méta-écosystèmes

L'étude s'est centrée sur une approche à l'échelle de l'agro-écosystème (et non de la composante spatiale ou de la parcelle) par l'utilisation de modèles de type méta-écosystème. Un grand intérêt de l'utilisation du concept de méta-écosystème est qu'il permet de regarder les dynamiques source-puits de nutriments à l'échelle des sous-systèmes. La façon de définir les sous-systèmes est au choix du modélisateur. Dans le premier chapitre par exemple, nous avons choisi de différencier certains sous-systèmes cultivés (case/brousse) ce que nous n'avons pas fait dans les chapitres suivants. À l'inverse le dernier chapitre a intégré explicitement les herbivores, ce qui n'était pas présent dans les chapitres précédents.

4.4.2 Prise en compte de la variabilité des processus dans le temps

La prise en compte de la saisonnalité dans un souci de réalisme des processus n'est pas nouvelle. Elle a déjà été utilisée pour comprendre les dynamiques d'infection hôte-parasite dans des modèles d'épidémiologie (Augeraud-Véron and Sari, 2014; Hamelin et al., 2016). Si la prise en compte de la saisonnalité dans les modèles existe déjà, c'est un aspect peu présent dans l'étude de la productivité primaire des écosystèmes naturels. Dans nos modèles, la saisonnalité est prise en compte en considérant la moyenne des processus par saison ou bien par des événements ponctuels. Nous pourrions aussi prendre en compte des variations progressives au cours de la saison par l'utilisation d'autres outils (grâce à l'aide de fonctions sinus par exemple Charron et al., 2011).

4.4.3 Utilisation des outils issus de la théorie du contrôle

La division de l'année en 2 saisons dans le chapitre 1 permet de prendre en compte la variabilité inhérente aux systèmes. Cette variabilité n'est pas sous la maîtrise des agriculteurs. L'intérêt de la théorie du contrôle est lié à la possibilité de faire varier dans le temps les paramètres représentant les leviers. Ces outils permettent d'apporter plus de réalisme dans l'étude des systèmes étudiés. Les outils de la théorie du contrôle utilisés dans le chapitre 2 sont des outils relativement simples ; ils apparaissent comme des outils profitables à l'étude des agro-écosystèmes. La théorie du contrôle a déjà été utilisée pour aborder l'optimisation dans les modèles de bioréacteurs connectés, mais aussi sur des questions agronomiques. Chen (1986); Woodward et al. (1993); Chen and Wang (1988) ont utilisé la théorie du contrôle pour optimiser les fréquences de fauche et ainsi déterminer le potentiel maximal de productivité de prairies.

4.4.4 Les fronts de Pareto comme moyen d'optimiser plusieurs critères

Cette idée de d'optimiser plusieurs critères dans un écosystème rend l'étude de ces modèles plus réalistes. Cette fois, ce n'est pas dans la construction, mais dans la manière d'analyser ces modèles. En effet, et particulièrement d'Afrique de l'Ouest, l'optimisation du fonctionnement se fait toujours selon des compromis complexes. Une manière d'aborder le risque aurait pu être de mettre de l'aléatoire dans les modèles (stochasticité). Dans l'analyse de ce dernier modèle, la gestion du risque s'est étudiée par l'optimisation d'une variable *intégratrice* de la gestion du risque par les agriculteurs (la taille du troupeau).

Dans les agro-écosystèmes d'Afrique de l'Ouest en particulier, la gestion du risque est permanente, d'où par exemple la forte fertilisation de l'auréole de case (voir chapitre 1) qui permet d'assurer la production vivrière. Cette optimisation entre production vivrière et production de rente aurait d'ailleurs pu être abordé avec le modèle développé dans le chapitre 1. D'un point de vue écologique la culture vivrière se différencie car elle est consommée et recyclées sur

place, alors que la culture de rente est exportée et représente donc un flux d'exportation nette de nutriments (ce qui a alors d'autres intérêts du point de vue économique).

4.5 Perspectives de modélisation

Les perspectives de modélisation sont multiples et dépendent principalement des questions de recherche que l'on souhaiterait étudier. Nous nous sommes principalement intéressés au cycle de l'azote. Un des points qui pourraient être développés porte sur la fixation d'azote atmosphérique. Il s'agit en effet d'un des moyens envisagé et étudié pour restaurer la fertilité des sols (Kermah et al., 2018; van Vugt et al., 2018; Abaker et al., 2018; Oikeh et al., 2010; Nhamo et al., 2014). Un des processus très importants dans ce cycle est lié à la fixation d'azote par les légumineuses et certains micro-organismes du sol. La fixation d'azote est un mécanisme complexe dépendant notamment de la disponibilité en azote, en phosphore et d'autres facteurs tels que la disponibilité en eau. Le choix des fonctions associées à la fixation de l'azote atmosphérique a été parmi les plus difficiles à élaborer. Il existe de nombreuses manières de modéliser cette fixation (Liu et al., 2011). Dans le modèle du chapitre 1, nous avons limité la fixation en fonction des stocks d'azote en début de végétation. Dans le second et troisième chapitre, la fixation n'est pas présentée, mais une extension du modèle du chapitre 2 est en cours de développement.

Un des aspects qui n'a pas été beaucoup abordé dans ce manuscrit est lié aux flux de nutriments et en particulier à la quantification des pertes par lessivage et autres phénomènes difficiles à quantifier sur le terrain. C'est aussi une composante qui est souvent (mais pas toujours) absente dans les travaux sur les bilans de flux, même ceux portant à l'échelle de la parcelle (travaux de Manlay (2000) ou Grillot (2018)). Si les sorties du modèle du chapitre 1.3 concernant le lessivage/érosions ont été comparées à la bibliographie, les pertes sont un des facteurs très importants dans le recyclage des nutriments et j'aurais aimé avoir le temps d'approfondir cet aspect.

Dans certains cas, la configuration traditionnelle des SASP-AO est remplacée par des pratiques proches de l'agro-foresterie. On observe une augmentation de la présence d'arbres tels que *Faidherbia albida* dans les champs et en même temps une diminution des jachères et pâturages. Comment comparer le fonctionnement de ces systèmes ? L'augmentation de la densité de *Faidherbia albida* peut-elle devenir une « pompe à nutriments » suffisamment efficace pour remplacer la jachère et la savane ?

Le recyclage des nutriments passe aussi par d'autres pratiques agricoles. On pourrait très bien imaginer une transformation des modèles ou une amélioration afin de prendre en compte d'autres processus agro-écologiques de type : amélioration de la valorisation des nutriments issus du bétail, amélioration du recyclage des urines et fèces diminution des pertes.

Dans le dernier chapitre, l'objectif initial était de comparer la trajectoire réelle d'un agro-écosystème aux optimums de production et par exemple de voir s'il était possible de deviner

les stratégies des agriculteurs par rapport à la position des systèmes sur le front. Il aurait été intéressant de comparer plus en détails les différences entre les situations *pré* et *post* intensification. Un des objectifs pourrait être de comparer la trajectoire réelle du terroir de Sare Yero Bana (cas d'étude du premier chapitre) aux trajectoires possibles sur les fronts de Pareto « Production végétale – Production animale » et « Production végétale – Taille de troupeau ». Un essai de paramétrisation a été fait avec les données disponibles sur les stocks et flux d'azote de l'agro-écosystème de Sare Yero Bana datant de 1997 (Manlay, 2000) et de 2012 (Vigan, 2013).

Y a-t-il une possibilité de se rapprocher de la modélisation de type agronomique, pour faire le pont entre la compréhension mécaniste issue de nos modèles et le pouvoir prédictif des modèles agronomiques ?

Comme nous l'avons dit, nos modèles seraient transposables à d'autres nutriments. Il serait donc possible de paramétrer le premier modèle sans faire beaucoup de changements dans la structure du modèle ou bien prendre en compte les effets limitant de l'eau sur la production en ajoutant un processus. Dans un contexte de changement climatique où de plus en plus d'intérêt est porté au cycle du carbone et notamment aux possibilités de stockage de carbone, nous pourrions calculer les équivalents carbone des résultats issus du modèle.



Bétail, Haute Casamance, Sénégal, avril 2017 (crédit photo A. Bisson)

Conclusion

Cette thèse aborde le fonctionnement des agro-écosystèmes par une approche issue de l'écologie théorique. Par la construction et l'analyse de trois modèles mathématiques, nous avons cherché à étudier l'influence de l'organisation spatiale des agro-écosystèmes sur les transferts de fertilité entre zones de pâturage et de culture. Chacun des modèles s'est intéressé à l'effet d'un nombre limité de pratiques agricoles portant sur l'organisation des composantes spatiales ou sur la connectivité entre les composantes spatiales. Ce travail rend compte :

- des services écosystémiques fournis par la savane, du rôle du bétail comme « pompe à nutriments » des zones de pâturage vers les zones cultivées ainsi que des interactions entre les effets du bétail et les effets de la jachère sur les flux de nutriments.
- de la nécessité de prendre en compte la variabilité dans le temps et l'espace des processus pour optimiser les performances de l'agro-écosystème sans forcément intensifier les processus.
- des compromis entre production végétale et animale. Ces compromis peuvent être liés au choix des plantes cultivées.
- de l'effet des sources extérieures de nutriments sur le fonctionnement des SASP et son optimisation. Nos résultats mettent aussi en évidence la baisse d'efficacité des nutriments avec la quantité apportée.

Ces travaux de modélisation à l'interface entre écologie, agronomie et mathématiques appliquées offrent de nouvelles perspectives pour l'optimisation de la production végétale et la gestion de la fertilité dans les systèmes agro-sylvo-pastoraux. Plus généralement, cette thèse est une tentative de mise au point de méthodes d'étude et d'outils permettant une meilleure compréhension des mécanismes clés du fonctionnement des écosystèmes caractérisés par une forte hétérogénéité (spatiale, temporelle, ou en terme de pratiques).



Fumure animale sur champ de case, Sénégal, avril 2017 (crédit photo A. Bisson)

Annexes

• Résumé court •

La modification de l'organisation spatio-temporelle et des pratiques d'élevage des systèmes agro-sylvo-pastoraux d'Afrique de l'Ouest pour répondre aux besoins alimentaires menace la fertilité de ces systèmes qui repose traditionnellement sur un taux de recyclage des nutriments élevé et des transferts de nutriments au sein de l'agro-écosystème. Pour étudier l'influence de l'organisation spatiale et des pratiques agricoles sur les flux de nutriments dans un agro-écosystème, nous avons développé et analysé des modèles mathématiques en utilisant le concept de méta-écosystème. Les leviers étudiés ont été la pratique de la jachère, la pression d'herbivorie et les rapports de surface entre les différentes composantes spatiales des agro-écosystèmes. Cette thèse à l'interface entre écologie, agronomie et modélisation offre de nouvelles perspectives pour l'optimisation de la production végétale et la gestion de la fertilité. Elle met en évidence les services écosystémiques fournis par les zones non cultivées et des propriétés écologiques émergentes à l'échelle de l'agro-écosystème.

• Short abstract •

The changes in the spatiotemporal organization and livestock practices of West African agro-sylvo-pastoral systems to meet food demands threatens the sustainability of these systems whose fertility traditionally relies on a high rate of nutrient recycling and nutrient transfers within the agro-ecosystem. To study the influence of spatial organization and agricultural practices on nutrient flows in an agro-ecosystem, we developed and analyzed mathematical models using the concept of meta-ecosystem. The levers identified as major and studied were fallow practice, herbivory pressure and surface ratios between the various spatial components of agro-ecosystems. This work at the interface between ecology, agronomy and mathematical modelling offers new perspectives for optimizing crop production and fertility management. This work highlights the ecosystem services provided by uncultivated areas and emerging ecological properties at the agro-ecosystem scale.



Rizière et Palmeraie, Sare Yero Bana, Haute Casamance, Sénégal, avril 2017 (crédit photo A. Bisson)

Bibliographie

- Abaker, W. E., Berninger, F., Saiz, G., Pumpanen, J., and Starr, M. (2018). Linkages between soil carbon, soil fertility and nitrogen fixation in Acacia senegal plantations of varying age in Sudan. *PeerJ*, 6:e5232.
- Abbadie, L., Gignoux, J., Le Roux, X., and Lepage, M. (2006). Nitrogen inputs to and outputs from the soil-plant system. In *Lamto, structure, functioning and dynamics of a savanna ecosystem.*, number 179 in Ecological studies, pages 255–275. New York, springer edition.
- Aerts, R. and Chapin III, F. S. (1999). The mineral nutrition of wild plants revisited: A re-evaluation of processes and patterns. *Advances in Ecological Research*, 30:1–67.
- Akobundu, Ekeleme, and Chikoye (1999). Influence of fallow management systems and frequency of cropping on weed growth and crop yield. *Weed Research*, 39(3):241–256.
- Akpo, L. E., Masse, D., and Grouzis, M. (2002). Durée de jachère et valeur pastorale de la végétation herbacée en zone soudanienne au Sénégal. *Rev. d'élevage médecine vétérinaire des pays Trop.*, 55(4):275.
- Anderies, J. M., Rodriguez, A. A., Janssen, M. A., and Cifdaloz, O. (2007). Panaceas, uncertainty, and the robust control framework in sustainability science. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 104(39):15194–15199.
- Ardoin-Bardin, S. (2004). *Variabilité hydroclimatique et impacts sur les ressources en eau de grands bassins hydrographiques en zone soudano-sahélienne*. Master thesis.
- Astrom, K. J. and Murray, R. M. (2008). Feedback systems: an introduction for scientists and engineers. *Choice Reviews Online*, 46(04):46–2107–46–2107.
- Audouin, E. (2014). *Comparaison de deux terroirs en termes de flux de biomasse et de bilans azotés en vue de proposer des voies d'intensifications écologique: Cas de Diohine et Barry Sine dans le Bassin Arachidier du Sénégal*. PhD thesis, Toulouse.

- Augeraud-Véron, E. and Sari, N. (2014). Seasonal dynamics in an SIR epidemic system. *Journal of Mathematical Biology*, 68(3):701–725.
- Augustine, D. J. (2003). Long-term, livestock-mediated redistribution of nitrogen and phosphorus in an East African savanna. *Journal of Applied Ecology*, 40(1):137–149.
- Augustine, D. J. (2010). Pathways for Positive Cattle–Wildlife Interactions in Semiarid Rangelands. *Smithsonian Contributions To Zoology*, 632:55–71.
- Aweto, A. O. (1981). Organic Matter Build-Up in Fallow Soil in a Part of South-Western Nigeria and its Effects on Soil Properties. *Journal of Biogeography*, 8(1):67–74.
- Aweto, A. O. (2012). *Shifting cultivation and secondary succession in the Tropics*. CABI.
- Barot, S., Ugolini, A., and Briki, F. B. (2007). Nutrient cycling efficiency explains the long-term effect of ecosystem engineers on primary production. *Functional Ecology*, 21:1–10.
- Belsky, A. J. (1986). Does Herbivory Benefit Plants? A Review of the Evidence. *The American Naturalist*, 127(6):870–892.
- Bisson, A., Casenave, C., Boudsocq, S., and Daufresne, T. (2019). Maximization of fertility transfers from rangeland to cropland: the contribution of control theory. *Journal of Theoretical Biology*.
- Bonny, S. (2011). L’agriculture écologiquement intensive : nature et défis. *Cahier de l’Agriculture*, 20:451–462.
- Boudsocq, S., Barot, S., and Loeuille, N. (2011). Evolution of nutrient acquisition: when adaptation fills the gap between contrasting ecological theories. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, 278(1704):449–457.
- Boudsocq, S., Lata, J. C., Mathieu, J., Abbadie, L., and Barot, S. (2009). Modelling approach to analyse the effects of nitrification inhibition on primary production. *Functional Ecology*, 23(1):220–230.
- Brand, J. and Pfund, J. L. (1998). Site-and watershed-level assessment of nutrient dynamics under shifting cultivation in eastern Madagascar. *Agriculture, Ecosystems & Environment*, 71(1):169–183.
- Breman, H. and De Wit, C. (1983). Rangeland Productivity and Exploitation in the Sahel. *Science*, 221:1341–1346.
- Brisson, N., Mary, B., Ripoche, D., Jeuffroy, M. H., Ruget, F., Nicoullaud, B., Gate, P., Devienne-Barret, F., Antonioletti, R., Durr, C., Richard, G., Beaudoin, N., Recous, S., Tayot,

- X., Plenet, D., Cellier, P., Machet, J.-M., Meynard, J. M., and Delécolle, R. (1998). STICS: a generic model for the simulation of crops and their water and nitrogen balances. I. Theory and parameterization applied to wheat and corn. *Agronomie*, 18(5-6):311–346.
- Brossier, J. (1987). Système et système de production. Note sur ces concepts. *Cahiers des sciences humaines*, 23:377–390.
- Brouwer, J. and Powell, J. (1998). Increasing nutrient use efficiency in West-African agriculture: the impact of micro-topography on nutrient leaching from cattle and sheep manure. *Agriculture, Ecosystems & Environment*, 71(1-3):229–239.
- Bruinsma, J. (2009). The Resource Outlook to 2050: By how much do land, water and crop yields need to increase by 2050? In *FAO Expert Meeting Seminar “How to Feed the World in 2050”*.
- Buerkert, A. and Hiernaux, P. (1998). Nutrients in the West African Sudano-Sahelian zone: losses, transfers and role of external inputs. *Journal of Plant Nutrition and Soil Science*, 161(4):365–383.
- Buresh, R. J., Sanchez, P. A., Calhoun, F., Bekunda, M. A., Bationo, A., and Ssali, H. (1997). Soil Fertility Management in Africa: A Review of Selected Research Trials. *Replenishing Soil Fertility in Africa*, 6:63.
- Burkepile, D. E. and Parker, J. D. (2017). Recent advances in plant-herbivore interactions. *F1000Research*, 6:119.
- Cassman, K. G. (1999). Ecological intensification of cereal production systems: yield potential, soil quality, and precision agriculture. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 96(11):5952–9.
- Casswell, N. (1984). Autopsie de l’ONCAD. La politique arachidier au Sénégal : 1960-1980. *Revue politique africaine*, « *Les Paysans et le pouvoir en Afrique* », 14:39–73.
- Castellanos-Navarrete, A., Tittonell, P., Rufino, M. C., and Giller, K. E. (2015). Feeding, crop residue and manure management for integrated soil fertility management – A case study from Kenya. *Agricultural Systems*, 134:24–35.
- Charron, M. V., Seegers, H., Langlais, M., and Ezanno, P. (2011). Seasonal spread and control of Bluetongue in cattle. *Journal of Theoretical Biology*, 291(1):1–9.
- Chen, J.-l. (1986). Optimal cutting frequency and intervals derived from Johnson and Thornley’s model of grass growth. *Agricultural Systems*, 22(4):305–314.

- Chen, J.-L. and Wang, Q. (1988). A theoretical analysis of the potential productivity of ryegrass under grazing. *Journal of Theoretical Biology*, 133(3):371–383.
- Chotte, J.-L., Duponnois, R., Cadet, P., Adiko, A., Villenave, C., Agbogba, C., and Brauman, A. (2001). Jachère et biologie du sol en Afrique tropicale. In *La jachère en Afrique tropicale : rôles, aménagement, alternatives : 2. De la jachère naturelle à la jachère améliorée : le point des connaissances*, pages 85–121. IRD ; J. Libbey.
- CILSS, Cotillon, S. E., and Tappan, G. G. (2016). Landscapes of West Africa - A window on a changing world. Technical report, Comité Permanent Inter-états de Lutte contre la Sécheresse dans le Sahel & U.S. Geological Survey EROS.
- Cleveland, C. C., Townsend, A. R., Schimel, D. S., Fisher, H., Howarth, R. W., Hedin, L. O., Perakis, S. S., Latty, E. F., Von Fischer, J. C., Elseroad, A., and Wasson, M. F. (1999). Global patterns of terrestrial biological nitrogen (N₂) fixation in natural ecosystems. *Global Biogeochem. Cycles*, 13(2):623–645.
- Corriou, J.-P. (2004). *Process Control: Theory and Applications*. Springer London, London.
- Dahou, T. (2008). *Libéralisation et politique agricole au Sénégal*. Karthala.
- Daufresne, T. (2013). Palaeoecology: Megafauna as a nutrient pump. *Nature Geoscience*, 6(9):679.
- De Leeuw, P. and Tothill, J. (1990). The Concept of Rangeland Carrying Capacity in Sub-Saharan Africa, Myth or Reality?
- De Mazancourt, C., Loreau, M., and Abbadie, L. (1998). Grazing Optimization and Nutrient Cycling : When Do Herbivores Enhance Plant Production ? *Ecology*, 79(7):2242–2252.
- De Mazancourt, C., Loreau, M., and Abbadie, L. (1999). Grazing optimization and nutrient cycling and potential and impact of large herbivores in a savanna system. *Ecological Applications*, 9(3):784–797.
- DeAngelis, D. L. (1992). *Dynamics of nutrient cycling and food web*. Springer.
- Delon, C., Galy-Lacaux, C., Boone, A., Liousse, C., Serca, D., Adon, M., Diop, B., Akpo, A., Lavenu, F., Mougin, E., and Timouk, F. (2010). Atmospheric nitrogen budget in Sahelian dry savannas. *Atmospheric Chemistry and Physics*, 10:2691–2708.
- Devienne, S., Garambois, N., Perrot, C., Dieulot, R., and Depeyrot, J.-N. (2018). Les exploitations d'élevage économes et autonomes en intrants, créatrices de valeur ajoutée. Technical report, Centre d'études et de prospective, Analyse.

- Diarisso, T., Corbeels, M., Andrieu, N., Djamen, P., and Tittonell, P. (2015). Biomass transfers and nutrient budgets of the agro-pastoral systems in a village territory in south-western Burkina Faso. *Nutrient Cycling in Agroecosystems*, 101(3):295–315.
- Dieguez Cameroni, F. and Fort, H. (2017). Towards scientifically based management of extensive livestock farming in terms of ecological predator-prey modeling. *Agricultural Systems*, 153:127–137.
- Doré, T., Makowski David Malézieux, E., Munier-Jolain, N., Tchamitchian, M., Tittonell, P., Makowski, D., Malézieux, E., Munier-Jolain, N., Tchamitchian, M., and Tittonell, P. (2011). Facing up to the paradigm of ecological intensification in agronomy: Revisiting methods, concept and knowledge. *European journal of Agronomy*, 34:197–210.
- Doughty, C. E., Roman, J., Faurby, S., Wolf, A., Haque, A., Bakker, E. S., Malhi, Y., Dunning, J. B., and Svenning, J.-C. (2016). Global nutrient transport in a world of giants. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 113(4):868–873.
- Doughty, C. E., Wolf, A., and Malhi, Y. (2013). The legacy of the Pleistocene megafauna extinctions on nutrient availability in Amazonia. *Nature Geoscience*, 6(9):761–764.
- Dugué, P., Vayssieres, J., Chia, E., Ouedraogo, S., Havard, M., Coulibaly, D., Nacro, H. B., Sissoko, F., Sangare, M., and Vall, E. (2011). L'intensification écologique : réflexions pour la mise en pratique de ce concept dans les zones de savane d'Afrique de l'Ouest. *Actes du séminaire ASAP*.
- Dumont, R. (1961). *Reconversion de l'économie agricole: Guinée, Côte d'ivoire, Mali : Développement agricole*. Cahiers tiers monde. - Paris : Presses Univ. de France, ZDB-ID 638188-1. - Vol. 1961,[2]. Presses universitaires de France, Paris.
- Duncan, A., Tarawali, S., Thorne, P., Valbuena, D., Descheemaeker, K., and Homann-Kee Tui, S. (2013). Integrated crop-livestock systems - a key to sustainable intensification in Africa. *Tropical Grasslands - Forrajes Tropicales*, 1(2):202.
- Dyer, M. I., DeAngelis, D. L., and Post, W. M. (1986). A model of herbivore feedback on plant productivity. *Mathematical Biosciences*, 79(2):171–184.
- Erisman, J. W., Sutton, M. A., Galloway, J., Klimont, Z., and Winiwarer, W. (2008). How a century of ammonia synthesis changed the world. *Nature Geoscience*, 1(10):636–639.
- FAO (2008). Conservation Agriculture.
- Feng, Z. and DeAngelis, D. L. (2017). *Mathematical models of plant-herbivore interactions*. Taylor & Francis Group.

- Fischer, J., Abson, D. J., Butsic, V., Chappell, M. J., Ekroos, J., Hanspach, J., Kuemmerle, T., Smith, H. G., and von Wehrden, H. (2014). Land sparing versus land sharing: Moving forward.
- Floret, C. and Pontanier, R. (2001). *La jachère en Afrique tropicale. Rôle, aménagement, alternatives. Volume 2. De la jachère nature à la jachère améliorée. Le point des connaissances.* John Libbey Eurotext.
- Floret C. et Pontanier, R., editor (1998). *Jachère et systèmes agraires.*
- Food and Agriculture Organization of the United Nations. (2011). *Save and grow : a policymaker's guide to sustainable intensification of smallholder crop production.* Food and Agriculture Organization of the United Nations.
- Fort, H., Dieguez, F., Halty, V., and Lima, J. M. S. (2017). Two examples of application of ecological modeling to agricultural production: Extensive livestock farming and overyielding in grassland mixtures. *Ecological Modelling*, 357:23–34.
- Galloway, J. N., Dentener, F. J., Capone, D. G., Boyer, E. W., Howarth, R. W., Seitzinger, S. P., Asner, G. P., Cleveland, C. C., Green, P. A., Holland, E. A., Karl, D. M., Michaels, A. F., Porter, J. H., Townsend, A. R., and Vörösmarty, C. J. (2004). Nitrogen cycles: Past, present, and future. *Biogeochemistry*, 70(2):153–226.
- Galy-Lacaux, C., Delon, C., Solmon, F., Adon, M., Yoboué, V., Mphepya, J., Pienaar, J. J., Diop, B., Sigha, L., Dungall, L., Akpo, A., Mougin, E., Gardrat, E., and Castera, P. (2014). Dry and Wet Atmospheric Nitrogen Deposition in West Central Africa. In *Nitrogen Depos. Crit. Loads Biodivers.*, pages 83–91. Springer Netherlands, Dordrecht.
- Garrett, R. D., Niles, M. T., Gil, J. D. B., Gaudin, A., Chaplin-Kramer, R., Assmann, A., Assmann, T. S., Brewer, K., de Faccio Carvalho, P. C., Cortner, O., Dynes, R., Garbach, K., Kebreab, E., Mueller, N., Peterson, C., Reis, J. C., Snow, V., and Valentim, J. (2017). Social and ecological analysis of commercial integrated crop livestock systems: Current knowledge and remaining uncertainty. *Agricultural Systems*, 155(Supplement C):136–146.
- Garrity, D., Dixon, J., and Boffa, J.-M. (2012). Understanding African farming systems. In *Food Security in Africa: Bridging research and practice*, pages 1–55. Australian International Food Security Centre, Canberra.
- Gliessman, S. R. (2015). *Agroecology - The Ecology of Sustainable Food Systems.*
- Goodwin, G. and Sin, K. (1984). *Adaptive Filtering Prediction and Control.* Prentice-Hall.

- Grau, R., Kuemmerle, T., and Macchi, L. (2013). Beyond ‘land sparing versus land sharing’: Environmental heterogeneity, globalization and the balance between agricultural production and nature conservation. *Current Opinion in Environmental Sustainability*, 5(5):477–483.
- Gravel, D., Guichard, F., Loreau, M., and Mouquet, N. (2010). Source and sink dynamics in meta-ecosystems. *Ecology*, 91(7):2172—84.
- Griffon, M. (2009). *Pour des agriculture écologiquement intensive*. Côtes d’armor, France.
- Grillot, M. (2018). *Modélisation multi-agents et pluri-niveaux de la reorganisation du cycle de l’azote dans des systèmes agro-sylvo-pastoraux en transition. Le cas du bassin arachidier au Sénégal*. Phd thesis, Montpellier Supagro.
- Gruber, N. and Galloway, J. N. (2008). An Earth-system perspective of the global nitrogen cycle.
- Guerin, H. and Roose, E. (2015). Ingestion, restitution et transfert d’éléments fertilisants aux agro systèmes par les ruminants domestiques en régions semi arides d’Afrique occidentale : point de vue d’un zootechnicien et d’un agro-pédologue.
- Hahn, S., Bauer, S., Klaassen, M., Bauer, and Klaassen, M. (2008). Quantification of allochthonous nutrient input into freshwater bodies by herbivorous waterbirds. *Freshwater Biology*, 53(1):181–193.
- Hamelin, F. M. F. M., Bisson, A., Desprez-Loustau, M.-L. M. L., Fabre, F., and Mailleret, L. (2016). Temporal niche differentiation of parasites sharing the same plant host: Oak powdery mildew as a case study. *Ecosphere*, 7(11).
- Herrero, M., Thornton, P. K., Notenbaert, A. M., Wood, S., Msangi, S., Freeman, H. A., Bossio, D., Dixon, J., Peters, M., Van De Steeg, J., Lynam, J., Rao, P., MacMillan, S., Gerard, B., McDermott, J., Seré, C., and Rosegrant, M. (2010). Smart investments in sustainable food production: Revisiting mixed crop-livestock systems.
- Hervé, A. (2017). *L’Afrique nourrira le monde*.
- Hilbert, D. W., Swift, D. M., Detling, J. K., and Dyer, M. I. (1981). Relative growth rates and the grazing optimization hypothesis. *Oecologia*, 51(1):14–18.
- Ickowicz, A. and Mbaye, M. (2001). Forêts soudaniennes et alimentation des bovins au Sénégal : potentiel et limites. *Bois et Forêts des Tropiques*, (270):47–61.
- Ickowicz, A., Usengumuremyi, J., Badiane, A., Richard, D., Colleye, F., and Dupressoir, D. (1998). Interactions entre jachère et systèmes d’alimentation des bovins en zone soudanienne du Sénégal : choix techniques et dynamique de développement (zone soudanienne, Sénégal). In *Jachère et Systèmes Agraires*. CORAF.

- Isidori, A. (1995). *Nonlinear control systems*. Springer Verlag, London.
- IUSS Working Group WRB, Soil, W., Reports, R., and WRB (2006). *World reference base for soil resources 2006*, volume 43. FAO, Rome.
- Jalloh, A., Nelson, G. C., Thomas, T. S., Zougmore, R., and Roy-Macauley, H. (2013). *West African agriculture and climate change: A comprehensive analysis*. IFPRI Research Monograph. International Food Policy Research Institute, Washington.
- Jalloh, A., Roy-Macauley, H., and Sereme, P. (2012). Major agro-ecosystems of West and Central Africa: Brief description, species richness, management, environmental limitations and concerns. *Agriculture Ecosystems & Environment*, 157:5–16.
- Jones, J. W., Antle, J. M., Basso, B., Boote, K. J., Conant, R. T., Foster, I., Godfray, H. C. J., Herrero, M., Howitt, R. E., Janssen, S., Keating, B. A., Munoz-Carpena, R., Porter, C. H., Rosenzweig, C., and Wheeler, T. R. (2017). Brief history of agricultural systems modeling. *Agricultural Systems*, 155(Supplement C):240–254.
- Kassam, A., Kueneman, E., and Youdeowei, A. (2010). Enhancing Crop-Livestock Systems in Conservation Agriculture for Sustainable Production Intensification. *Integrated Crop Management*.
- Kelly, R. B., Jakeman, A., Barreteau, O., Borsuk, M., ElSawah, S., Hamilton, S., Henriksen, H., Kuikka, S., Maier, H., Rizzoli, A., van Delden, H. I., and Voinov, A. (2013). Selecting among five common modelling approaches for integrated environmental assessment and management. *Environmental Modelling and Software*, 47:159–181.
- Kermah, M., Franke, A. C., Adjei-Nsiah, S., Ahiabor, B. D., Abaidoo, R. C., and Giller, K. E. (2018). N₂-fixation and N contribution by grain legumes under different soil fertility status and cropping systems in the Guinea savanna of northern Ghana. *Agriculture, Ecosystems and Environment*, 261:201–210.
- Kintché, K., Guibert, H., Bonfoh, B., and Tittonell, P. (2015). Long-term decline in soil fertility and responsiveness to fertiliser as mitigated by short fallow periods in sub-Saharan area of Togo. *Nutrient Cycling in Agroecosystems*, 101(3):333–350.
- Landais, E. and Lhoste, P. (1993). Systèmes d'élevage et transferts de fertilité dans la zone des savanes africaines. {II}. {Les} systèmes de gestion de la fumure animale et leur insertion dans les relations entre l'élevage et l'agriculture. *Agricultures : Cahiers d'Etudes et de Recherches Francophones*, 2(1):9–25.
- Landry, J.-S. S. and Parrott, L. (2016). Could the lateral transfer of nutrients by outbreaking insects lead to consequential landscape-scale effects? *Ecosphere*, 7(3):1–16.

- Larrue, S. (2001). Le Parc national du Niokolo-Koba : un exemple de rupture entre le milieu et la société mandingue (Sénégal Oriental) ? *Cahiers d'Outre-Mer. Revue de géographie de Bordeaux*, 218:149–174.
- Lassaletta, L., Billen, G., Grizzetti, B., Anglade, J., and Garnier, J. (2014). 50 year trends in nitrogen use efficiency of world cropping systems: the relationship between yield and nitrogen input to cropland. *Environmental Research Letters*.
- Le Houérou, H. N. (2009). *Bioclimatology and Biogeography of Africa*. Springer Berlin Heidelberg, Berlin, Heidelberg.
- Le Noé, J., Billen, G., and Garnier, J. (2017). How the structure of agro-food systems shapes nitrogen, phosphorus, and carbon fluxes: The generalized representation of agro-food system applied at the regional scale in France. *Science of the Total Environment*, 586:42–55.
- Lericollais, A. (1999). *Paysans sereer. Dynamiques agraires et mobilités au Sénégal*.
- Levine, W. S. (2010). *The Control Handbook*. CRC Press, 2nd editio edition.
- Levins, R. (1966). The strategy of model building in population biology. *American Scientist*, 54(4):421–431.
- Liu, Y., Wu, L., Baddeley, J. A., Watson, C. A., Yanyan, L., Lianhai, W., John, A. B., and Christine, A. W. (2011). Review article Models of biological nitrogen fixation of legumes . A review. *Agronomy for Sustainable Development*, 31(1):155–172.
- Longhurst, A. R. and Glen Harrison, W. (1989). The biological pump: Profiles of plankton production and consumption in the upper ocean. *Progress in Oceanography*, 22(1):47–123.
- Loreau, M. (1998). Ecosystem development explained by competition within and between material cycles. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, 265(1390):33–38.
- Loreau, M. (2010). *From Populations to Ecosystems : Theoretical Foundations for a New Ecological Synthesis*. Princeton University Press.
- Loreau, M., Daufresne, T., Gonzalez, A., Gravel, D., Guichard, F., Leroux, S. J. J., Loeuille, N., Massol, F., and Mouquet, N. (2013). Unifying sources and sinks in ecology and Earth sciences. *Biological Reviews of the Cambridge Philosophical Society*, 88(2):365–379.
- Loreau, M., Mouquet, N., and Holt, R. D. (2003). Meta-ecosystem: a theoretical framework for a spatial ecosystem ecology. *Ecology Letters*, 6:673–679.
- Manlay, R. J. (2000). *Dynamique de la matière organique à l'échelle d'un terroir agro-pastoral de savane ouest-africaine (Sud-Sénégal)*. PhD thesis, Ecole Nationale du Génie Rural, des Eaux et Forêts.

- Manlay, R. J., Ickowicz, A., Masse, D., Feller, C., Richard, D., Floret, C., Richard, D., and Feller, C. (2004a). Spatial carbon, nitrogen and phosphorus budget in a village of the West African savanna - II. Element flows and functioning of a mixed-farming system. *Agricultural Systems*, 79(1):83–107.
- Manlay, R. J., Ickowicz, A., Masse, D., Floret, C., Richard, D., and Feller, C. (2004b). Spatial carbon, nitrogen and phosphorus budget in a village of the West African savanna—I. Element pools and structure of a mixed-farming system. *Agricultural Systems*, 79(1):55–81.
- Manlay, R. J., Kairé, M., Masse, D., Chotte, J.-L., Ciornei, G., and Floret, C. (2002). Carbon, nitrogen and phosphorus allocation in agro-ecosystems of a West African savanna: I. The plant component under semi-permanent cultivation. *Agriculture, Ecosystems & Environment*, 88(3):215–232.
- Manlay, R. J., Masse, D., Chevallier, T., Russell-Smith, A., Friot, D., and Feller, C. (2004c). Post-fallow decomposition of woody roots in the West African savanna. *Plant and Soil*, 260(1-2):123–136.
- Martin, G., Moraine, M., Ryschawy, J., Magne, M.-A., Asai, M., Sarthou, J.-P., Duru, M., and Therond, O. (2016). Crop–livestock integration beyond the farm level: a review. *Agronomy for Sustainable Development*, 36(3):53.
- Mau, Y. and Porporato, A. (2016). Optimal control solutions to sodic soil reclamation. *Advances in Water Resources*, 91:37–45.
- May, R. M. and McLean, A. R. (2007). *Theoretical ecology : principles and applications*. Oxford University Press.
- Mazoyer, M. (1985). Rapport de synthèse du Comité Systèmes Agraires. Dot. provisoire. , Ministère de la Recherche. Technical report.
- Mazoyer M. and Roudart L. (2002). *Histoire des agriculteurs du monde Du néolithique à la crise contemporaine*. Editions du Seuil.
- McNaughton, S. J. (1979). Grazing as an Optimization Process: Grass-Ungulate Relationships in the Serengeti. *The American Naturalist*, 113(5):691–703.
- McNaughton, S. J. (1986). On Plants and Herbivores. *The American Naturalist*, 128(5):765–770.
- McRae, G. J., Tilden, J. W., and Seinfeld, J. H. (1982). Global sensitivity analysis-a computational implementation of the Fourier Amplitude Sensitivity Test (FAST). *Computers and Chemical Engineering*, 6(1):15–25.

- MEA, CIRAD, and GRET (2009). *Memento de l'agronome*. Paris.
- Mersmann, O. (2014). *mco: Multiple Criteria Optimization Algorithms and Related Functions*.
- Mobbs, D. C. and Cannell, M. G. R. (1995). Optimal tree fallow rotations: some principles revealed by modelling. *Agroforestry Systems*, 29:113–132.
- Mooij, W. M., Trolle, D., Jeppesen, E., Arhonditsis, G., Belolipetsky, P. V., Chitamwebwa, D. B. R., Degermendzhy, A. G., DeAngelis, D. L., De Senerpont Domis, L. N., Downing, A. S., Elliott, J. A., Fragoso, C. R., Gaedke, U., Genova, S. N., Gulati, R. D., Håkanson, L., Hamilton, D. P., Hipsey, M. R., 't Hoen, J., Hülsmann, S., Los, F. H., Makler-Pick, V., Petzoldt, T., Prokopkin, I. G., Rinke, K., Schep, S. A., Tominaga, K., Van Dam, A. A., Van Nes, E. H., Wells, S. A., and Janse, J. H. (2010). Challenges and opportunities for integrating lake ecosystem modelling approaches. *Aquat. Ecol.*, 44(3):633–667.
- Ndiaye, M. (1986). Fixation biologique d'azote par la symbiose rhizobium arachide: acquis et perspectives de recherche.
- Nhamo, N., Kyalo, G., and Dinheiro, V. (2014). Exploring options for lowland rice intensification under rain-fed and irrigated ecologies in East and Southern Africa: The potential application of integrated soil fertility management principles. *Advances in Agronomy*, 128:181–219.
- Noy-Meir, I. (1975). Stability of grazing systems. An application of the predator—Prey graphs. *Journal of Ecology*, 63:459–481.
- Odum, E. P. (1969). The strategy of Ecosystem Development. *Science*, 164(3877):262–270.
- Ohsaki, N. (2001). Introduction: Plant-herbivore interactions.
- Oikeh, S. O., Houngnandan, P., Abaidoo, R. C., Rahimou, I., Touré, A., Niang, A., and Akintayo, I. (2010). Integrated soil fertility management involving promiscuous dual-purpose soybean and upland NERICA enhanced rice productivity in the savannas. *Nutrient Cycling in Agroecosystems*, 88(1):29–38.
- Owen, D. F. and Wiegert, R. G. (1976). Do consumers maximize plant fitness. *Oikos*, 27(3):488–492.
- Paige, K. N. and Whitham, T. G. (1987). Overcompensation in Response to Mammalian Herbivory: The Advantage of Being Eaten. *The American Naturalist*, 129(3):407–416.
- Penning de Vries, F. and Djitéye, M. (1982). *La productivité des pâturages Sahéliens. Une étude des sols, des végétations et de l'exploitation de cette ressource naturelle*. Wageningen, The Netherlands., pudoc edition.

- Peyraud, J.-L., Richard, G., and Gascuel-Oudou, C. (2015). Boucler les grands cycles biogéochimiques. *Innovations Agronomiques*, 43:177–186.
- Pieri, C. J. M. G. (1992). *Fertility of Soils : A future for Farming in the West African Savannah*. Springer-Verlag, Berlin.
- Poux, X., Narcy, J.-B., and Romain, B. (2009). Le saltus : un concept historique pour mieux penser aujourd'hui les relations entre agriculture et biodiversité. *Courrier de l'environnement de l'INRA*, 57:23–35.
- Powell, J., Pearson, R., and Hiernaux, P. H. (2004). Crop-livestock interactions in the West African drylands. *Agronomy Journal*, 96(2):469–483.
- Powell, J. M., Fernandez-Rivera, S., Hiernaux, P., and Turner, M. D. (1996). Nutrient Cycling in Integrated Rangeland/Cropland System of the Sahel. *Agricultural Systems*, 52(2/3):143–170.
- Prudencio, C. Y. C. Y. C. Y. (1993). Ring management of soils and crops in the West African semi-arid tropics - the case of the Mossi farming system in Burkina Faso. *Agriculture, Ecosystems and Environment*, 47(3):237–264.
- Pujol, G., Iooss, B., Janon, A., Boumhaout, K., Veiga, S. D., Delage, T., Fruth, J., Gilquin, L., Guillaume, J., Le Gratiet, L., Lemaitre, P., Nelson, B. L., Monari, F., Oomen, R., Ramos, B., Roustant, O., Song, E., Staum, J., Touati, T., and Weber, F. (2017). sensitivity: Global Sensitivity Analysis of Model Outputs.
- R Core Team (2016). *R: A Language and Environment for Statistical Computing*. R Foundation for Statistical Computing, Vienna.
- Rastetter, E. B. (2017). Modeling for Understanding v. Modeling for Numbers. *Ecosystems*, 20(2):215–221.
- Raynaud, C. (2003). Les systèmes agraires antiques : quelle approche archéologique ? *Revue archéologique de Picardie*, 1(1):281–298.
- Robertson, W. H. (1994). Modelling soil nitrogen level under acacia/sorghum. *Agroforestry systems*, 27:283–292.
- Robinson, T. P., Thornton, P. K., Franceschini, G., Kruska, R. L., Chiozza, F., Notenbaert, A., Cecchi, G., Herrero, M., Epprecht, M., Fritz, S., You, L., Conchedda, G., and See, L. (2011). *Global livestock production systems*. Food and Agriculture Organization of the United Nations (FAO) and International Livestock Research Institute (ILRI), Rome.
- Roder, W., Phengchanh, S., and Maniphone, S. (1997). Dynamics of soil and vegetation during crop and fallow period in slash-and-burn fields of northern Laos. *Geoderma*, 76(1):131–144.

- Roman, J. and McCarthy, J. J. (2010). The Whale Pump: Marine Mammals Enhance Primary Productivity in a Coastal Basin. *PLOS ONE*, 5(10):e13255.
- Ruan, L. and Chen, X. D. D. (1996). Comparison of Several Periodic Operations of a Continuous Fermentation Process. *Biotechnology Progress*, 12(2):286–288.
- Rufino, M. C., Rowe, E. C., Delve, R. J., and Giller, K. E. (2006). Nitrogen cycling efficiencies through resource-poor African crop-livestock systems. *Agriculture, Ecosystems and Environment*, 112:261–282.
- Rufino, M. C., Tiftonell, P., van Wijk, M. T., Castellanos-Navarrete, A., Delve, R. J., de Ridder, N., and Giller, K. E. (2007). Manure as a key resource within smallholder farming systems: {Analysing} farm-scale nutrient cycling efficiencies with the {NUANCES} framework. *Livestock Science*, 112(3):273–287.
- Samaké, O., Stomph, T. J., Kropff, M. J., and Smaling, E. M. (2006). Integrated pearl millet management in the Sahel: Effects of legume rotation and fallow management on productivity and *Striga hermonthica* infestation. *Plant and Soil*, 286(1-2):245–257.
- Sanon, H. O. O., Savadogo, M., Tamboura, H. H. H., and Kanwé, B. A. A. (2014). Caractérisation des systèmes de production et des ressources fourragères dans un terroir test de la zone soudanienne du Burkina Faso. *Vertigo*, (Volume 14 Numéro 2).
- Savory, A. (1983). The Savory Grazing Method or Holistic Resource Management. *Rangelands*, 5.
- Schiere, H. and Kater, L. (2001). *Mixed crop-livestock farming : a review of traditional technologies based on literature and field experiences*. FAO.
- Schlecht, E., Buerkert, A., Tielkes, E., and Bationo, A. (2006). A critical analysis of challenges and opportunities for soil fertility restoration in Sudano-Sahelian West Africa. *Nutrient Cycling in Agroecosystems*, 76(2-3):109–136.
- Sebastian, K. (2014). *Atlas of African agriculture research and development*. International Food Policy Research Institute (IFPRI), Washington.
- Sébillotte, M. (1993). La jachère : éléments pour une théorie. In *La jachère en Afrique de l'Ouest*, Colloques et Séminaires, pages 89–111. ORSTOM.
- Seibert, P. and Suarez, R. (1990). Global stabilization of nonlinear cascade systems. *Systems & Control Letters*, 14(4):347–352.
- Serpantié, G. and Ouattara, B. (2001). Fertilité et jachères en Afrique de l'Ouest.

- Smaling, E. M. A., Oenema, O., and Fresco, L. O. (1999). *Nutrient Disequilibria in Agroecosystems: Concept and Case studies*. CAB International.
- Soetaert, K., Petzoldt, T., and Setzer, R. W. (2010). Solving Differential Equations in R: Package deSolve. *Journal of Statistical Software*, 33(9):1–25.
- The World Bank (2011). *Awakening Africa's sleeping giant: Prospects for commercial agriculture in the Guinea Savannah Zone and beyond*, volume 1. The World Bank.
- Tilman, D., Cassman, K. G., Matson, P. A., Naylor, R., Polasky, S., Rosamuond, N., Polasky, S., Naylor, R., Polasky, S., Rosamuond, N., and Polasky, S. (2002). Agricultural sustainability and intensive production practices. *Nature*, 418(6898):671–677.
- Tittonell, P., Corbeels, M., Van Wijk, M. T., Vanlauwe, B., and Giller, K. E. (2008). Combining organic and mineral fertilizers for integrated soil fertility management in smallholder farming systems of Kenya: Explorations using the crop-soil model FIELD. *Agronomy Journal*, 100(5):1511–1526.
- Tittonell, P., Gérard, B., and Erenstein, O. (2015). Tradeoffs around crop residue biomass in smallholder crop-livestock systems - What's next? *Agricultural Systems*, 134:119–128.
- UNEP (2008). *Africa: Atlas of Our Changing Environment*. Division of Early Warning and Assessment (DEWA), United Nations Environment Programme (UNEP).
- Valbuena, D., Erenstein, O., Homann-Kee Tui, S., Abdoulaye, T., Claessens, L., Duncan, A. J., Gérard, B., Rufino, M. C., Teufel, N., van Rooyen, A., and van Wijk, M. T. (2012). Conservation Agriculture in mixed crop-livestock systems: Scoping crop residue trade-offs in Sub-Saharan Africa and South Asia. *Field Crops Research*, 132:175–184.
- van Vugt, D., Franke, A. C., and Giller, K. E. (2018). Understanding variability in the benefits of N₂-fixation in soybean-maize rotations on smallholder farmers' fields in Malawi. *Agriculture, Ecosystems and Environment*, 261:241–250.
- Vayssières, J.-F., Blanchard, M., Vigne, M., Masse, D., Albrecht, A., Vall, E., Pocard-Chapuis, R., Corniaux, C., and Lecomte, P. (2015). The risk of declines in soil fertility and crop productivity due to decreased livestock presence in agropastoral zones of West Africa.
- Vergonjeanne, R. (2016). *Elevage bovin en Afrique avec les peuls du Burkina Faso*.
- Vigan, A. (2013). *Trajectoire sur 15 ans et durabilité du terroir agro-pastoral de Sare Yero Bana : une approche par les flux de biomasse et d'azote*. PhD thesis, Lille.
- Walters, J. P., Archer, D. W., Sassenrath, G. F., Hendrickson, J. R., Hanson, J. D., Halloran, J. M., Vadas, P., and Alarcon, V. J. (2016). Exploring agricultural production systems

- and their fundamental components with system dynamics modelling. *Ecological Modelling*, 333:51–65.
- Wittig, R., Becker, U., and Ataholo, M. (2011). Weed communities of arable fields in the Sudanian and the Sahelian zone of West Africa. *Phytocoenologia*, 41(2):107–164.
- Woodward, S. J. R. R., Wake, G. C., Pleasants, A. B., and McCall, D. G. (1993). A simple model for optimizing rotational grazing. *Agricultural Systems*, 41(2):123–155.
- Wopereis, M. C., Tamélokpo, A., Ezui, K., Gnakpénou, D., Fofana, B., and Breman, H. (2006). Mineral fertilizer management of maize on farmer fields differing in organic inputs in the West African savanna. *Field Crops Research*, 96(2-3):355–362.
- World Bank (2016). Population growth (annual %) | Data.
- Zingore, S., Murwira, H. K., Delve, R. J., and Giller, K. E. (2007). Influence of nutrient management strategies on variability of soil fertility, crop yields and nutrient balances on smallholder farms in Zimbabwe. *Agriculture, Ecosystems and Environment*, 119(1-2):112–126.

• Résumé •

La durabilité du fonctionnement des agro-écosystèmes et la gestion des services écosystémiques associés représente un des enjeux majeurs des sciences agronomiques et environnementales. Les systèmes agro-sylvo-pastoraux d'Afrique de l'Ouest (SASP-AO), étudiés depuis longtemps par la communauté scientifique, offrent un cas d'étude pertinent. La fertilité de ces agro-écosystèmes repose traditionnellement sur un taux de recyclage des nutriments très élevé au sein de l'agro-écosystème via la pratique de la jachère et des transferts de nutriments par les mouvements du bétail. Les SASP-AO sont soumis à des pressions socioéconomiques et démographiques importantes qui entraînent une modification de leur organisation spatiotemporelle et des pratiques agricoles, notamment celles relatives à l'élevage. Dans cette thèse, nous nous sommes intéressés à l'impact de ces modifications sur la production végétale et animale à l'échelle de l'agro-écosystème. Nous avons choisi d'étudier les SASP en développant et analysant des modèles mathématiques de type méta-écosystème. Dans chacun des trois modèles proposés, nous avons cherché à représenter un SASP le plus simplement possible, en incluant les mécanismes biogéochimiques les plus importants (croissance des plantes, minéralisation, lessivage, dépositions...) et les pratiques agricoles d'intérêt. L'objectif était à la fois de comprendre comment ces mécanismes interagissent en fonction des pratiques et d'identifier des propriétés émergentes à l'échelle de l'agro-écosystème. Chacun des modèles a été développé pour étudier l'effet d'un nombre limité de pratiques agricoles portant sur l'organisation des composantes spatiales ou sur la connectivité entre les composantes spatiales.

Dans la première partie de cette thèse, nous avons étudié l'influence de la structure des SASP-AO sur la production agricole de ces systèmes. Dans le modèle, quatre sous-systèmes interconnectés sont représentés : l'auréole de case, l'auréole de brousse, la savane et le village. Le modèle est de plus *saisonnalisé*, la dynamique de la saison sèche étant différente de celle de la saison humide. Avec ce modèle, nous avons étudié l'influence de trois leviers : (1) la durée de rotation et la durée des jachères dans les rotations, (2) la proportion de surface allouée aux différentes zones cultivées (case/brousse) de l'agro-écosystème et (3) la présence/absence du bétail dans l'agro-écosystème. Les résultats issus de ces travaux ont mis en évidence les services écosystémiques fournis par la savane, le rôle de du bétail comme « pompe à nutriments » des zones de pâturage vers les zones cultivées et les interactions entre les effets du bétail et les effets de la jachère sur les flux de nutriments. Dans la seconde partie, nous avons utilisé des outils fournis par la théorie du contrôle afin de tenir compte de la variabilité dans le temps des pratiques agricoles. Nous avons ainsi montré qu'en faisant varier la pression d'herbivorie dans le temps de manière adéquate, un gain supplémentaire de production est possible (par rapport à une pression d'herbivorie constante) pour une même quantité de nutriments transférée des pâturages vers les cultures. Dans la dernière partie de ce travail, l'optimisation multicritère du fonctionnement de l'agro-écosystème permet d'aborder la complexité des objectifs des SASP-AO comme système de production et de prendre en compte la gestion des risques dans ces systèmes. Nos résultats mettent en avant que les compromis entre production végétale et animale peuvent être intimement liés au choix des plantes cultivées. Nos résultats montrent également que les sources extérieures de nutriments peuvent permettre d'augmenter les productions, mais que leur efficacité diminue quand leur quantité augmente.

À l'interface entre écologie et agronomie, et grâce à l'utilisation conjointe d'outils issus d'autres disciplines, ces travaux de modélisation offrent de nouvelles perspectives pour l'optimisation de la production végétale et la gestion de la fertilité dans les SASP.

Mots-clés : méta-écosystème, transferts de fertilité, production agricole, modèle mathématique, système agro-sylvo-pastoral, optimisation, théorie du contrôle, front de Pareto, cycle biogéochimique

• Abstract •

The sustainability of agro-ecosystem functioning and the management of the associated ecosystem services is one of the major challenges of agronomic and environmental sciences. West African agro-sylvo-pastoral systems (WA-ASPS), which have been studied by the scientific community for a long time, offer an interesting case study. Traditionally, the fertility of these agro-ecosystems relies on a very high rate of nutrient recycling within the agro-ecosystem maintained by both fallowing and livestock induced nutrient transfers.

Socio-economic and demographic pressures lead to major changes in the spatial and temporal organization of WA-ASPS and in the associated agricultural practices, including those related to livestock. In this thesis, we are interested in the impact of these changes on crop and meat production at the scale of the agro-ecosystem. We chose to study ASPS by developing and analysing mathematical models using the ecological concept of meta-ecosystems. In each of the three models proposed, we tried to represent the ASPS as simply as possible, by including the key biogeochemical mechanisms (plant growth, mineralization, leaching, deposition...) and the agricultural practices of interest. The aim was both to understand how mechanisms interact according to the practices and to identify emerging properties at the scale of the agro-ecosystem. Each model was developed to study the effect of a limited number of agricultural practices on the organization of spatial components or on the connectivity between spatial components.

In the first part of this work, we studied the influence of the structure of the WA-ASPS on the agricultural production of these systems. In the model, four interconnected subsystems are represented: the compound ring, the bush ring, the savanna and the dwellings. The year is decomposed in two seasons: the dry and the rain seasons, the dynamic of the system being different for each season. With this model, we studied the influence of three driving-forces on the crop production: (1) the rotation duration and duration of fallows within rotations, (2) the proportion of the agro-ecosystem surface allocated to the different cropland areas (compound/bush) and (3) the presence/absence of livestock in the agro-ecosystem. The results of this work highlight the ecosystem services provided by the savanna, the role of livestock as a "nutrient pump" from rangeland to cropland and the interactions between livestock effects and fallow effects on nutrient fluxes. In the second part, we used tools provided by control theory to take into account the variability over time of agricultural practices. We showed that by varying the herbivory pressure over time in an appropriate way, an additional gain in production is possible (compared to the one obtained with a constant herbivory pressure) for the same amount of nutrients transferred from rangelands to croplands. In the last part of this work, the multi-criteria optimization of the functioning of the agro-ecosystem makes it possible to address the complexity of the objectives of WA-ASPS as a production system and to take into account risks management in these systems. Our results highlight that trade-offs between crop and animal production may be linked to the choice of crops. Our results also show that external sources of nutrients can lead to an increase of productions, but that their efficiency decreases as their quantity increases.

At the interface between ecology and agronomy, and by using tools from other fields, this modelling work offers new perspectives for optimizing crop production and fertility management in ASPS.

Keywords: meta-ecosystem, fertility transfers, agricultural production, mathematical model, agro-sylvo-pastoral system, optimization, control theory, Pareto front, biogeochemical cycles