



**HAL**  
open science

**Etude des services et disservices abiotiques fournis par  
les Cultures Intermédiaires Multi-Services à  
implantation longue sur la réponse variétale du  
tournesol dans des conditions hydriques**

Lucie Souques

► **To cite this version:**

Lucie Souques. Etude des services et disservices abiotiques fournis par les Cultures Intermédiaires Multi-Services à implantation longue sur la réponse variétale du tournesol dans des conditions hydriques. Sciences agricoles. Université de Toulouse, 2024. Français. NNT : 2024TLSEP103 . tel-04941932

**HAL Id: tel-04941932**

**<https://theses.hal.science/tel-04941932v1>**

Submitted on 12 Feb 2025

**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.

# Doctorat de l'Université de Toulouse

préparé à Toulouse INP

---

Etude des services et disservices abiotiques fournis par les Cultures Intermédiaires Multi-Services à implantation longue sur la réponse variétale du tournesol dans des conditions hydriques contrastées

---

Thèse présentée et soutenue, le 9 décembre 2024 par

**Lucie SOUQUES**

## **École doctorale**

SEVAB - Sciences Ecologiques, Vétérinaires, Agronomiques et Bioingenieries

## **Spécialité**

Développement des plantes, interactions biotiques et abiotiques

## **Unité de recherche**

AGIR - Laboratoire Agroécologie, Innovations, terRitoires

## **Thèse dirigée par**

Lionel ALLETTO et Nicolas LANGLADE

## **Composition du jury**

M. Grégory DECHAMP-GUILLAUME, Président, Toulouse INP

Mme Delphine MOREAU, Rapporteuse, INRAE Bourgogne-Franche-Comté

M. Denis VILE, Rapporteur, INRAE Occitanie-Montpellier

Mme Maé GUINET, Examinatrice, Institut Agro Dijon

M. Lionel ALLETTO, Directeur de thèse, INRAE Occitanie-Toulouse

M. Nicolas LANGLADE, Co-directeur de thèse, INRAE Occitanie-Toulouse



**Résumé :** Le tournesol (*Helianthus annuus* L.), considéré comme tolérant au déficit hydrique, est majoritairement cultivé dans les climats arides et semi-arides en conditions pluviales ou irriguées, et en climat tempéré principalement sans irrigation. Le tournesol est en effet cultivé dans des environnements soumis à des stress hydriques et thermiques, amplifiés par l'augmentation des températures et la diminution des précipitations en lien avec le changement climatique. L'amélioration ou le maintien de la productivité du tournesol peut passer par l'utilisation de variétés tolérantes au déficit hydrique mais aussi par l'insertion de cultures intermédiaires multi-services (CIMS) dans le système de culture. Les CIMS, implantées entre deux cultures principales, peuvent fournir des services écosystémiques, influençant la culture suivante. Les travaux de recherche conduits se concentrent sur i) les fonctions abiotiques fournies par des CIMS implantées sur une longue période à l'échelle d'une séquence de cultures CIMS-tournesol, ii) l'impact de CIMS sur l'implantation, le développement, la croissance et la productivité du tournesol dans une conduite technique à bas niveaux d'intrants, iii) les réponses des variétés de tournesol ayant des sensibilités contrastées au déficit hydrique précédées de diverses CIMS. Pour y répondre, nous avons mis en place une démarche couplant des expérimentations en conditions semi-contrôlées et au champ à de la modélisation à partir du modèle de culture STICS. Les CIMS implantées sur une longue période n'ont pas amplifié l'impact du déficit hydrique mais ont induit un stress azoté sur le tournesol en présence de graminées pures ou de mélanges de crucifères. Un choix de CIMS adaptées aux exigences en azote (N) de la culture du tournesol a permis d'augmenter le rendement du tournesol précédé de légumineuses pures de 10% par rapport au sol nu dans des conditions irriguées et de maintenir ses performances en présence de mélanges de légumineuses et non légumineuses par rapport au sol nu dans des conditions variables de limitation en eau. Dans le cas d'un déficit hydrique court au stade végétatif, les CIMS ont atténué de 40% la réduction de l'expansion foliaire comparé au sol nu, sans augmenter la transpiration. Toutefois, un déficit hydrique sévère en post-floraison a annulé l'effet positif des CIMS sur la productivité du tournesol. Dans des conditions limitantes en eau, le choix de variétés tolérantes au déficit hydrique peut améliorer les performances du tournesol précédé de CIMS. En effet, les variétés de tournesol ont réagi différemment à l'N libéré tardivement par les CIMS, ce qui a influencé la durée du remplissage des graines, et donc le rendement et la concentration en huile des graines. Enfin, le modèle de culture STICS a amélioré la compréhension de la succession CIMS-tournesol conduite à bas niveaux d'intrants, mais des efforts de développement doivent être poursuivis afin de mieux prédire la réponse du tournesol dans différentes conditions de limitation en eau.

**Mots clés :** changement climatique, cultures intermédiaires multi-services, services écosystémiques, tournesol, variétés, sécheresse

**Abstract:** Sunflower (*Helianthus annuus* L.), considered as drought-tolerant, is predominantly cultivated in arid and semi-arid climates under rainfed or irrigated conditions, and in temperate climates primarily without irrigation. Sunflower is indeed impacted by water and thermal stresses, exacerbated by rising temperatures and decreasing rainfall linked to climate change. Improving or maintaining sunflower productivity can be achieved through the use of drought-tolerant varieties as well as the introduction of cover crops (CCs) into the cropping system. Implanted between two main crops, CCs can provide ecosystem services that influence the following cash crop. The research conducted focuses on i) the abiotic functions provided by CCs established over a long period at the scale of a CC-sunflower crop sequence, ii) the impact of CCs on sunflower establishment, development, growth, and productivity under low-input management, iii) the responses of sunflower varieties with contrasting sensitivities to water deficit preceded by various CCs. To address these issues, we implemented an approach combining semi-controlled and field experiments with modelling based on the STICS crop model. CCs established over a long period did not exacerbate the impact of water deficit but induced nitrogen (N) stress on sunflower in the presence of pure grasses or crucifer mixtures. Selecting CCs that are compatible with the N requirements of sunflower increased sunflower yield by 10% when preceded by pure legumes compared to bare soil under irrigated conditions and maintained its performance in the presence of legume and non-legume mixtures compared to bare soil under varying water-limiting conditions. In the case of a short water deficit during the vegetative stage, CCs mitigated the reduction in leaf expansion by 40% compared to bare soil without increasing transpiration. However, a severe post-flowering water deficit cancels out positive effects of legume residues on yield productivity. Under water-limiting conditions, choosing drought-tolerant varieties can improve the performance of sunflower preceded by CCs. Indeed, sunflower varieties responded differently to late N released by CCs, which influenced the duration of seed filling, and thus yield and seed oil concentration. Finally, the STICS crop model enhanced the understanding of the CC-sunflower succession under low-input management, but further development efforts are needed to better predict sunflower responses under various water-limiting conditions.

**Keywords:** climate change, cover crops, ecosystem services, sunflower, varieties, drought

## Remerciements

Je remercie mes directeurs de thèse de m'avoir fait confiance pour conduire ce beau projet et d'avoir relu et corrigé ce manuscrit ! Merci Lionel Alletto de m'avoir transmise ta passion pour les cultures intermédiaires multi-services, j'ai beaucoup appris lors de ces années passées à tes côtés, que ce soit durant le stage de fin d'étude et la thèse. Merci Nicolas Langlade pour ton aide et ta douceur, j'ai adoré nos réflexions communes sur le sujet de thèse et tes encouragements durant ces 3 années.

Je remercie l'équipe technique d'AGIR: Damien Marchand, Eric Lecloux, Noémie Deschamps, Franck Pages, Sophie Ducos, Jean-François Garrigues, Benoit Gleize, Pierre Perrin, Guillaume Hustet-Caou et Béatrice Quinquiry. C'était un beau challenge semé d'obstacles et de surprises. Je vous ai rencontrés dès mon stage de fin d'étude et vous m'avez formée à la technique et à la rigueur de l'expérimentation. Bien plus que ça, je me suis sentie comme à la maison avec vous à mes côtés, on a bien rigolé malgré les difficultés et je n'oublierai jamais ces bons moments dans les champs, souvent accompagnés de bonne humeur.

Également merci aux techniciens du LIPME : Nicolas Blanchet, Marianne Gani, Marco Moroldo, Marie-Claude Boniface et Olivier Catrice. J'ai beaucoup apprécié travailler avec une nouvelle équipe, j'ai ressenti toujours beaucoup de bienveillance et de sérénité. Un grand merci à Nicolas Blanchet qui a assuré sur les expérimentations Heliaphen !

Merci à l'équipe de l'Unité expérimentale. Merci à Eric Bazerthe, Patrick Bruno, Patrice Rouet, Gilles Tison et Romain Nicol pour les opérations agricoles réalisées sur les essais et les discussions partagées sur l'agriculture. Merci à Rémy Marandel et Mathieu Roy pour les nombreux vols de drone menés sur les essais. Je remercie également Marc Labadie de l'entreprise Hiphen pour m'avoir expliqué avec gentillesse les traitements d'image et pour sa disponibilité.

Je remercie les scientifiques de l'unité AGIR qui ont répondu à mes questionnements et qui m'ont aidé dans la rédaction des articles, en particulier Philippe Debaeke et Pierre Casadebaig, ainsi que Julie Constantin, Jean-Noël Aubertot et Sophie Plassin qui m'ont guidée sur la modélisation.

Je remercie mes stagiaires qui ont participé aux travaux : Rachel, Bertille, Nicolas et toutes les petites mains qui ont apporté une grande aide durant ces 3 années. Merci à Rachel pour son amitié, tu resteras la meilleure de mes stagiaires.

Un grand merci à Miguel Quemada pour son accueil au CEIGRAM de Madrid, j'ai passé un magnifique séjour qui restera gravé dans ma mémoire. Je te remercie pour le temps partagé, l'aide et le soutien que tu m'as apporté durant ces deux mois. Merci également aux collègues du CEIGRAM et en particulier John, Enrique et Gabriel qui m'ont directement intégrée, on a bien rigolé !

J'ai pu également découvrir des sports durant les années passées à INRAE qui m'ont permis de prendre un grand bol d'air, comme la course grâce à Thierry Courbun et Damien Marchand et le yoga avec François Brun. Merci à Solène pour m'avoir fait découvrir la piscine tous les lundis et pour ta positivité à toute épreuve et Nirina qui poursuit l'aventure.

Un immense merci aux doctorant.e.s et ingénieur.e.s que j'ai rencontré, on a formé une belle famille soudée, ma bouffée d'air frais: Alexandre, Lin, Dorian, Neïla, Marianne, Rémi, Solène, Nirina, Mathilde, Gaëtan, Léa, Marine, Aurélien, Ximei, Camille, Emilie, Maxime, Manon, Fanny, Noémie, Anastasia, Jean, Aurore et Adrien. Je remercie particulièrement Alexandre, merci beaucoup pour ton aide et ton soutien sans limite jusqu'à la fin et Lin pour nos discussions sur la psychologie et ton soutien à toutes épreuves. On a formé un beau trio de soutien et d'amitié solide. J'ai beaucoup appris sur la vie à vos côtés. Merci l'animal Dorian, très belle rencontre mon ami, toujours bienveillant à mon égard et Neïlita pour ton aide précieuse et expérimentée et notre belle amitié. Merci Rémi pour ton aide en statistique et ton réconfort en début de thèse, Mathilde pour ta douceur apportée au cours de ces années et Marianne pour ta joie de vivre et ta tendresse. Des personnes en or avec des moments inoubliables qui je l'espère de tout mon cœur continueront.

Je remercie également mes amies d'école d'ingénieur et mes amis du lycée: Delphine, Clémence, Anaïs, Emilie, Cora, Aurélien, Joséphine et Cyril, pour leur soutien et les moments de détente. Merci particulièrement à dd et clem, pour s'être investies à mes côtés et mes galères de fonction !

Un immense merci à ma famille et particulièrement mes parents, ma sœur, mes grands-mères et mes grands-pères partis trop tôt, merci pour leur amour inconditionnel !

## Soutien financier

Le projet de thèse s'inscrit dans le projet «activons les Cultures Intermédiaires Multi-Services» (CIMS-ON), financé par l'Institut Carnot Plant2Pro qui a débuté en janvier 2021 pour une durée de 3 ans (INRAE, 2020). Les partenaires du projet sont l'Unité mixte de recherche Agroécologie, Innovations et Territoires (AGIR), le Laboratoire des Interactions Plantes-Microbes-Environnement (LIPME), l'Unité Expérimentale Grandes Cultures de Toulouse et l'Institut technique Terres Inovia.







## **Table des sigles et abréviations**

C : carbone

CIMS : Cultures Intermédiaires Multi-Services

ETR : évapotranspiration

FTSW: fraction of transpirable soil water

ha : hectare

INN : indice de nutrition azotée

K : potassium

Kg : kilogramme

L : litre

m : mètre

N : azote

P : phosphore

RU : réservoir utilisable en eau du sol

S : soufre

t : tonne



## Liste des publications

### *Accepted*

Souques, L., Alletto, L., Blanchet, N., Casadebaig, P., Langlade, N.B., (2024). Cover crop residues mitigate impacts of water deficit on sunflower during vegetative growth with varietal differences, but not during seed development. *European Journal of Agronomy* 155, 127-139. <https://doi.org/10.1016/j.eja.2024.127139>

### *Accepted with revisions (ongoing)*

Souques, L., Langlade, N.B., Debaeke, P., Labadie, M., Deschamps, N., Lackdari, R., Marchand, D., Lecloux, E., Tapy, C., Alletto, L. (2024). Phenotypic traits of sunflower varieties vary according to the composition of cover crops. *Field Crops Research*.

## Liste de posters

Souques, L., Ait-Kaci, N., Alletto, L., Seasseau, C., Langlade, N., Projet CIMS-ON : Phénotypage de Cultures Intermédiaires Multi-Services pour une complémentarité de services fournis au tournesol. Journée technique, 30 novembre 2021.

Souques, L., Alletto, L., Blanchet, N., Casadebaig, P., Langlade, N.B. (2024). Cover crop residues mitigate impacts of water deficit on sunflower during vegetative growth with varietal differences, but not during seed development. 18th Congress of the European Society for Agronomy, 26 – 30 August 2024, Rennes, France.

## Liste des communications

Souques, L., Alletto, L., Langlade, N., Effets abiotiques des Cultures Intermédiaires Multi-Services implantées sur une longue période sur différentes variétés de tournesol. 34<sup>ème</sup> Carrefour de la sélection du tournesol, 8-10 février 2022, Domaine du Magneraud, Saint Pierre d'Amilly.

Souques, L., Langlade, N.B., Debaeke, P., Labadie, M., Deschamps, N., Lackdari, R., Marchand, D., Lecloux, E., Tapy, C., Alletto, L. (2024). Phenotypic traits of sunflower varieties vary according to the composition of cover crops. 18th Congress of the European Society for Agronomy, 26 – 30 August 2024, Rennes, France.

## Enseignements et essais externes

Unité d'enseignement Ressources agro-relations plante et environnement à l'Ecole Nationale Supérieure Agronomique de Toulouse (ENSAT) : cours (6h) et travaux pratiques (4h)

Expérimentation « Essai crucifères » : suivis et mesures de l'essai de septembre à avril 2021 (dispositif d'une diversité de crucifères en pur à 6 blocs randomisés) sur la plateforme agroécologique d'Auzeville (PFAE) en collaboration avec les BTS Agronomie Production Végétale (Lycée agricole d'Auzeville)



# Table des matières

Table des Figures et Illustrations .....	1
Introduction générale.....	9
1. Chapitre 1 : Etat de l'art .....	13
1.1. La culture du tournesol .....	13
1.1.1. La production du tournesol .....	13
1.1.2. Les besoins du tournesol et sa sensibilité aux intrants.....	15
1.1.3. Ecophysiologie des réponses au déficit hydrique chez le tournesol .....	18
1.1.4. Les performances du tournesol obtenues en systèmes à bas niveaux d'intrants.....	21
1.2. Effet des fonctions fournies par les CIMS sur la culture suivante .....	24
1.2.1. Définition des cultures intermédiaires multi-services.....	24
1.2.2. Les services de soutien des CIMS .....	26
1.2.2.1. Les propriétés physiques des sols .....	26
1.2.2.2. Les propriétés et le bilan hydriques du sol.....	27
1.2.2.3. Fertilité chimique des sols.....	31
1.2.3. Les services de régulation des CIMS .....	37
1.2.3.1. Régulation des bioagresseurs .....	37
1.2.3.2. Stockage du carbone et réduction des émissions de gaz à effet de serre .....	38
1.3. Objectifs et questions de recherche de la thèse .....	39
1.4. Méthodologie générale et organisation du manuscrit de thèse .....	42
2. Chapter 2: Cover crop residues mitigate impacts of water deficit on sunflower during vegetative growth with varietal differences, but not during seed development.....	45
Cover crop residues mitigate impacts of water deficit on sunflower during vegetative growth with varietal differences, but not during seed development.....	47
2.1. Introduction .....	48
2.2. Materials and Methods .....	52
2.2.1. Plant materials and growing conditions .....	52
2.2.2. Vegetative and post-flowering water-deficit experiments .....	54
2.2.2.1. Vegetative water-deficit experiment .....	54
2.2.2.2. Post-flowering water-deficit experiment.....	55
2.2.3. Statistical analysis .....	56
2.3. Results .....	57
2.3.1. Impacts of cover crops and water deficit on seed production.....	57
2.3.2. Impacts of cover crops and water deficit on seed quality .....	59
2.3.3. Cover crops increase early growth and mitigate impacts of water deficit during the vegetative stage.....	59
2.3.4. Impact of water deficit and cover crops on physiology .....	62

2.4. Discussion.....	63
2.5. Conclusion .....	67
3. Chapter 3: Phenotypic traits of sunflower varieties depend on the composition of cover crops .....	69
3.1. Introduction .....	72
3.2. Materials and Methods .....	75
3.2.1. Experimental site .....	75
3.2.2 Treatments.....	76
3.2.3 Measurements .....	79
3.2.3.1 Cover crop and soil sampling.....	79
3.2.3.2 Sunflower establishment and development.....	80
3.2.3.3 Sunflower growth and N status .....	81
3.2.3.4 Sunflower productivity.....	82
3.2.3.5 Sunflower soil sampling.....	83
3.2.4 Statistical analysis .....	83
3.3. Results .....	84
3.3.1. Cover crop functions.....	84
3.3.2 Impact of cover crops on varietal traits of sunflower .....	87
3.3.2.1 Establishment of sunflower varieties .....	88
3.3.2.2 Development of sunflower varieties .....	89
3.3.2.3 Growth of sunflower varieties.....	91
3.3.2.4 Productivity of sunflower varieties .....	95
3.4. Discussion.....	97
3.5. Conclusion .....	102
4. Chapter 4: Multi-criteria evaluation of the effects of fallow period management on sunflower response through experimentation and modelling .....	105
4.1. Introduction .....	106
4.2. Materials and Methods .....	108
4.2.1. Description of sites .....	108
4.2.2. Description of treatments .....	109
4.2.3. Soil and plant measurements .....	111
4.2.3.1. Soil mineral nitrogen.....	111
4.2.3.2. Soil water content.....	112
4.2.3.3. Biomass, N uptake by CC and sunflower .....	112
4.2.4. Modelling .....	112
4.2.4.1. STICS model description .....	112
4.2.4.2. Soil Parameterization and Initialization .....	113

4.2.4.3. Cover crop calibration.....	113
4.2.4.4. Sunflower calibration .....	113
4.2.4.5. Modelling performance .....	115
4.2.4.6. Simulated variables .....	116
4.3. Results .....	117
4.3.1. Main results of experiments in different agro-pedoclimatic contexts.....	117
4.3.1.1. CC performances.....	117
4.3.1.2. Sunflower performances following cover crops .....	119
4.3.2. Modelling of "fallow period – sunflower" sequences in different agro-pedoclimatic contexts .....	120
4.3.2.1. Modelling performance assessment .....	120
4.3.2.2. Model-based estimation of water and N fluxes during "fallow period– sunflower" sequences in different agro-pedoclimatic contexts.....	122
4.3.2.3. Model-based estimation of water and N stresses on sunflower in different agro-pedoclimatic contexts .....	124
4.3.3. Multicriteria evaluation of the performance of "fallow period – sunflower" successions .....	125
4.4. Discussion.....	128
4.4.1. Analysis of modelling performance and perspectives of improvement.....	128
4.4.2. Effect of fallow period management practices on simulated environmental performance .....	130
4.4.3. Effect of fallow period management practices on stress experienced by sunflower .....	131
4.4.4. Perspectives for optimizing the management of the CC-sunflower sequence.....	131
4.5. Conclusion .....	133
5. Discussion générale.....	135
5.1. Service ou disservice abiotique des CIMS à période d’implantation longue vis-à-vis du rendement du tournesol ?.....	136
5.1.1. Une compétition préemptive pour l’azote par les CIMS diminue l’impact positif de la fonction engrais vert des CIMS sur le rendement du tournesol comparé au sol nu....	136
5.1.2. Quel mélange d’espèces de CIMS pour limiter la lixiviation mais maintenir l’effet engrais vert ? .....	137
5.1.3. La date de destruction des CIMS comme levier potentiel de limitation de la compétition préemptive pour l’N du tournesol .....	139
5.1.4. Les CIMS ont généralement peu d’impact sur la quantité d’eau disponible mais réduisent le drainage, sans impact direct sur le rendement du tournesol .....	140
5.2. Les performances du tournesol précédé de CIMS en conditions hydriques contrastées .....	141



5.2.1. Mise en évidence des réponses différenciées au déficit hydrique selon les dispositifs .....	141
5.2.2. Influence du déficit hydrique sur la magnitude des effets des CIMS sur les performances du tournesol.....	143
5.3. Quel mélange de CIMS pour une meilleure performance du tournesol ? .....	146
5.3.1. La composition des CIMS impacte différemment l'implantation du tournesol....	147
5.3.2. La croissance, le développement et la productivité du tournesol .....	149
5.4. Le choix de la variété de tournesol en relation avec les CIMS .....	152
5.4.1. Une réponse tardive de l'expansion foliaire permet une meilleure productivité du tournesol en présence d'une forte minéralisation de l'N par les résidus de CIMS.....	154
5.4.2. Amplification du stress hydrique de la variété EP-TT en présence de CIMS à libération précoce d'N.....	155
5.4.3. Idéotypage du tournesol précédé de CIMS .....	155
5.5. Intégration des CIMS au cœur du système de culture .....	157
5.5.1. Amélioration potentielle du stockage de C sur le long terme par les CIMS.....	158
5.5.2. Amélioration des propriétés physiques et hydriques du sol par les CIMS .....	159
5.5.3. Régulation des bioagresseurs par les CIMS.....	159
Conclusion générale .....	163
Références bibliographiques .....	165
Annexes des Chapitres 2, 3 et 5 .....	185
Annexes du Chapitre 2 .....	189
Annexes du Chapitre 3 .....	193
Annexes du Chapitre 5 .....	213

## Table des Figures et Illustrations

**Figure 1.1.** Evolution de production, rendement et prix du tournesol au cours du temps **A.** Production (millier de tonnes) et rendement ( $\text{q}\cdot\text{ha}^{-1}$ ) en France du tournesol de 1995 à 2023, **B.** Prix du tournesol ( $\text{€}\cdot\text{t}^{-1}$ ) de 2007 à 2023 rendu à Bordeaux (Agreste, 2020).

**Figure 1.2.** Principales stratégies d'adaptation à la sécheresse du tournesol (Maury et al., 2011a)

**Figure 1.3.** Gestion de l'interculture longue entre une céréale d'hiver et un tournesol : sol nu, CIMS implantée sur une période courte de 2 à 5 mois et CIMS implantée sur une période longue de 6 à 9 mois.

**Figure 1.4.** Performance du tournesol précédé de CIMS comparé au témoin sol nu ( $\text{Performance relative (\%)} = \frac{(\text{Performance CIMS} - \text{Performance sol nu})}{\text{Performance sol nu}} \times 100$ ). Les valeurs correspondent à la moyenne de la variable étudiée dans les études par composition de CIMS et par période d'implantation et la barre d'erreur correspond à l'erreur standard. La liste des références se trouve dans le tableau 1.1. La biomasse aérienne inclut la biomasse des graines.

**Figure 1.5.** Schéma conceptuel représentant les facteurs influençant les services et disservices fournis par les CIMS et les facteurs influençant la réponse du tournesol précédé de CIMS. Les facteurs étudiés dans la thèse sont représentés en blanc.

**Figure 1.6.** Schéma d'organisation méthodologique de la thèse structuré en 3 étapes : expérimentations en conditions semi-contrôlées, expérimentation en plein champ, modélisation

**Figure 1.7.** Tournesol sur la plateforme de phénotypage Heliaphen **A.** au stade végétatif (17 mai 2022), **B.** à floraison (20 juin 2022), **C.** à post floraison (12 juillet 2022).

**Figure 1.8.** Présentation du dispositif split-plot en blocs randomisés non complet sur le site de Toulouse **A.** Les traitements de CIMS en parcelle principale (17 janvier 2022) **B.** les variétés de tournesol dans des sous-parcelles (5 juillet 2022). Photos prises en vue aérienne par drone aux dates indiquées (Rémy Marandel et Mathieu Roy, 2022).

**Figure 1.9.** Photographie du champ de tournesol le 14 juin 2022 sur le site de Toulouse

**Figure 2.1.** (A) Seed weight ( $\text{g}\cdot\text{plant}^{-1}$ ) and (B) harvest index by sunflower variety as a function of water regime (water deficit (WD) or well-watered (WW)) and cover crop treatment (bare soil, rye or vetch). Each boxplot represents a mean of 6 replicates. Different letters indicate significant ( $p < 0.05$ ) differences among groups (water regimes by CC) for each variety according to Tukey's test.

**Figure 2.2.** Growth and water deficit response at the vegetative stage by sunflower variety as a function of water regime (water deficit (WD) or well-watered (WW)) and cover crop treatment (bare soil, rye or vetch). (A) Dynamics of total leaf area (from 35 days after sowing (DAS) (stage B6-B7) to 44 DAS). Means and standard errors represent 8 and 4 replicates under WD and WW, respectively. (B) Ratio of leaf expansion rate of sunflower under WD relative to that under WW from 7-10 days (41-44 DAS). Each boxplot represents a mean of 8 replicates under WD. Different letters indicate significant ( $p < 0.05$ ) differences among CC treatments by variety according to Tukey's test.

**Figure 2.3.** Influence of cover crop treatment (bare soil, rye or vetch) on sunflower growth. (A) Height, (B) total leaf number, (C) total leaf area and (D) collar diameter at flowering; (E) Leaf

senescence rate from flowering to harvest (leaf senescence ratio per 1000 growing degree days); **(F)** Vegetative tissues weight at harvest (g). Each boxplot represents a mean of 6 replicates. Different letters indicate significant ( $p < 0.05$ ) differences among CC treatments according to Tukey's test. Marker colors indicate varieties (CARRERA: red, MAS 86OL: green, MAS 89M: blue, MAS 98K: purple).

**Figure 3.1.** Weather characteristics in Auzeville (INRAE research station), France, during 2021-2022 and 2022-2023 agricultural sampling campaigns. **A** Monthly rainfall (R) (mm), potential evapotranspiration (PET) (mm), mean temperature (T) ( $^{\circ}\text{C}$ ), mean minimum temperature ( $T_{\min}$ ) ( $^{\circ}\text{C}$ ) and mean maximum temperature ( $T_{\max}$ ) ( $^{\circ}\text{C}$ ). **B** Effective rainfall (R – PET) (mm) calculated as the sum of daily measurements. **C** Mean soil water content (SWC) (mm) measured with a soil moisture sensor every 5 cm over a depth of 90 cm during three periods (G-V: germination to vegetative stages; V-F: vegetative to flowering stages; F-M: flowering to maturity stages).

**Figure 3.2.** Mean carbon (C) acquired by cover crops (CCs) ( $\text{t C}\cdot\text{ha}^{-1}$ ) and standard errors by CC treatment in 2021-2022 and 2022-2023. Species 1 and 2 for bispecific mixtures and Sorghum→Faba bean refer to the species listed in the name of the species composition. Species 1, 2 and 3 for trispecific mixtures refer to the species listed in the name of the species composition.

**Figure 3.3.** Mean nitrogen (N) uptake and standard errors by sunflower at vegetative (V), flowering (F) and maturity (M) stages as a function of fallow-period management during the 2021-2022 and 2022-2023 experiments. N uptake at maturity was further categorized into N in seeds or shoots. Different letters indicate significant ( $p < 0.05$ ) differences between fallow-period management for each stage of sunflower using Tukey's test.

**Figure 3.4.** Dynamics of sunflower biovolume ( $\text{m}^3$ ) over time (expressed as the sum of growing degree days (SGDD)) as a function of fallow-period management and sunflower variety in 2021-2022 and 2022-2023. The curves are second-degree polynomial functions.

**Figure 3.5.** Relationship between the environmental index and the aerial biomass, excluding seeds, of each variety. The environmental index is the mean value of the aerial biomass of all cultivars for each CC treatment (adapted from Finlay and Wilkinson (1963)). The slope of the regression (dark red) corresponds to the plasticity of aboveground biomass of each variety for the range of environmental indices generated by the cover crops.  $a$  represents the slope of the regression and  $R^2$  represents the coefficient of determination.

**Figure 3.6.** Amount of oil in seeds ( $\text{t oil}\cdot\text{ha}^{-1}$ ) as a function of fallow-period management and sunflower variety in 2021-2022 and 2022-2023. Different letters indicate significant ( $p < 0.05$ ) differences between fallow-period management for each sunflower variety and year, using Tukey's test. NS: not significant.

**Figure 3.7.** Summary of the functions provided by cover crops (CCs) and effects of fallow-period management on the establishment, N status, development, growth and productivity of sunflower. Variables in italics correspond to measurements taken only in 2022-2023.

**Figure 4.1.** Location of the 4 site-years in France (Toulouse in 2021-2022 and 2022-2023) and Spain (Madrid in 2022-2023 and Aranjuez in 2014-2015). The presence or absence of irrigation during sunflower flowering is indicated for each site.

**Figure 4.2.** Diagram summarizing the steps for parameter calibration and evaluation.

**Figure 4.3.** Evaluation of the fit quality of simulations for different variables in CC-sunflower sequences: **A.** At Toulouse site during the 2021-2022 and 2022-2023 seasons. **B.** At Aranjuez and Madrid sites. The model's fit quality is indicated using four statistical criteria (RMSE (rRMSE), EF, and MD). The observations correspond to the average of 4 or 3 repetitions of the variable. Error bars correspond to the 95% confidence interval.

**Figure 4.4.** Radar chart representing the multicriteria evaluation of the CC-sunflower rotation for the two years at the Toulouse, Aranjuez and Madrid sites. The red line represents the bare soil reference. The radar grid represents the response of CCs compared to bare soil. The selected simulated variables (in blue) are nitrate leaching, N<sub>2</sub>O emissions, drainage, and evapotranspiration (ETP). The selected observed variables are SMN and SWC at CC termination (SMN<sub>termination</sub> and SWC<sub>termination</sub>), NNI at flowering (NNI<sub>flowering</sub>), aerial biomass at sunflower harvest (Biomass<sub>harvest</sub>), amount of N absorbed by the sunflower (N uptake<sub>harvest</sub>), N concentration of sunflower seeds (Seed N concentration), and sunflower seed yield (Yield). In the absence of observed data for sunflower NNI after CC at the Aranjuez site, simulated data were used due to the good prediction quality of the model.

**Figure 5.1.** Résumé graphique de la réponse du tournesol précédé de CIMS comparé au sol nu en conditions irriguées et de déficit hydrique en phase végétative et du début de la floraison à la maturité (la CIMS présentée dans le résumé graphique est une espèce de légumineuse pure).

**Figure 5.2.** Performance du tournesol précédé de CIMS comparé au témoin sol nu ( $Performance\ relative\ (\%) = \frac{Performance\ CIMS - Performance\ sol\ nu}{Performance\ sol\ nu} \times 100$ ). Les valeurs correspondent à la moyenne de la variable étudiée pour les 2 années d'expérimentations sur le site de Toulouse par type de CIMS et la barre d'erreur correspond à l'erreur standard. La période entre la maturité et la floraison a été évaluée seulement en 2022-2023. Les quantités d'N et d'eau dans le sol sont mesurées au semis du tournesol.

**Figure 5.3.** Différentes opérations de travail du sol : broyage puis déchaumage et levée du tournesol (23 mai 2022) **A.** précédé du seigle **B.** précédé du mélange moutarde+féverole+phacélie

**Figure 5.4.** Vitesses contrastées de sénescence de la variété MAS 89M à deux dates (à floraison le 5 juillet 2023 et à post-floraison le 16 août 2023) **A.** précédé du sol nu **B.** précédé du mélange vesce+seigle+pois. Photos prises en vue aérienne par drone (Rémy Marandel et Mathieu Roy, 2023).

**Figure 5.5.** Dates de floraison du tournesol contrastées entre **A.** le sol nu et **B.** le seigle. Photos prises en vue aérienne par drone à la date du 5 juillet 2023 (Rémy Marandel et Mathieu Roy, 2023).

**Figure 5.6.** Réponses des variétés de tournesol précédées de CIMS face à un déficit hydrique. Les variétés sont caractérisées par leurs valeurs de paramètres de sensibilité au déficit hydrique indiquées sur 2 axes. Les indications en italique traduisent la productivité des variétés en fonction de l'N disponible en forte quantité (N+) et libéré tardivement (N tard +) et en fonction du déficit hydrique (eau-). Les expérimentations sont représentées en rouge pour les conditions semi-contrôlées et en bleu pour les conditions en plein champ sur Toulouse. [huile] : concentration en huile des graines. ET-TP : Expansion foliaire tardive - Transpiration précoce, EmP-TmP : Expansion foliaire mi-précoce - Transpiration mi-précoce, EmT-TmT : Expansion

foliaire mi-tardive – Transpiration mi-tardive, EP-TT : Expansion foliaire précoce – Transpiration tardive.

**Figure 5.7.** Régulation contrastée des adventices selon les CIMS **A.** Faible compétition du mélange vesce+pois vis-à-vis du ray-grass **B.** Levée de la féverole sous le mulch de broyat de sorgho. Photos prises le 20 novembre 2023 sur le site de Toulouse.

**Figure 5.8.** Résumé graphique de la performance du tournesol en fonction des services écosystémiques fournis par les différentes CIMS étudiées (services d’approvisionnement, de support et de régulation) sur l’expérimentation en plein champ du site de Toulouse.

## Liste des Tableaux

**Tableau 1.1.** Références utilisées pour réaliser la figure 1.4. représentant les performances du tournesol précédé de CIMS par rapport au sol nu. Les quantités d’N et d’eau dans le sol sont mesurées au semis du tournesol.

**Table 2.1.** Parameters for the water-deficit response in the SUNFLO crop model for the sunflower varieties studied (Casadebaig et al., 2008; Gosseau et al., 2019 and INRAE data). Values correspond to the model parameter describing the shape of the response of the physiological process to FTSW. The terms in parentheses indicate how early or late the process responds to water deficit (i.e., at lower or higher water deficit, respectively).

**Table 2.2.** Mean ( $\pm 1$  standard error) soil mineral nitrogen (mg N.kg<sup>-1</sup>) in the soil on 12 Jul (the end of flowering) (n = 4) and 29 Aug (harvest) (n = 12) by water regime (well-watered or water deficit) and cover crop treatment (vetch, rye or bare soil). n.d.: no data.

**Table 2.3.** Aboveground dry biomass (cover crop (CC), weeds and total (CC + weeds)) per pot (g), nitrogen (N) content (%) and C:N ratio of residues used in the study.

**Table 2.4.** Mean ratios ( $\pm$  standard error) of the leaf transpiration rate of water-deficit plants (n = 8) relative to that of irrigated plants, 44 days after sowing, for each sunflower variety as a function of cover crop treatment: vetch, rye or bare soil. Different letters indicate significant ( $p < 0.05$ ) differences between treatments for each variety using Tukey’s test.

**Table 3.1.** Climate characteristics, cover crops and sunflower management. The fallow period corresponds to the duration between harvest of the preceding crop and sunflower sowing. The sunflower growing season (GS) starts at sowing and stops at maturity. R: Rainfall, SGDD: Sum of growing degree days, Tb: Base temperature, T: Temperature, PET: Potential evapotranspiration, DAS: Days after sowing.

**Table 3.2.** Oil type, flowering and maturity earliness, and varietal parameters for the ecophysiological response of sunflower to soil water deficit as implemented in the SUNFLO crop model for the four varieties studied (Casadebaig et al., 2008b; Gosseau et al., 2019; Souques et al., 2024). Values correspond to model parameters that describe the shape of the response of the physiological processes (leaf expansion and transpiration) to the fraction of transpirable soil water. The terms in parentheses indicate how early or late the process responds to water deficit (i.e., at lower or higher water deficit, respectively). TKW: thousand-kernel weight

**Table 3.3.** Mean total cover crop (CC) (and standard error) biomass (t DM.ha<sup>-1</sup>), carbon (C) acquired (t.ha<sup>-1</sup>), nitrogen (N) acquired (kgN.ha<sup>-1</sup>), C:N ratio for aboveground and belowground biomass of CC species, percentage of weeds in aboveground biomass and biochemical composition of CCs aboveground biomass (i.e., lignin, hemicellulose and cellulose percentages) without weeds at CC termination in 2021-2022 and 2022-2023. For Sorghum→Faba bean, biomass and C acquired were determined using total sorghum biomass at sorghum termination in October; N acquired and C:N ratio were calculated using sorghum mulch at CC termination, as indicated by highlighted data (unpublished data from previous INRAE studies). Composition was not measured for sorghum in Sorghum→Faba bean mixture. Different letters indicate significant ( $p < 0.05$ ) differences between CC treatments using Tukey’s test. NS: not significant.

**Table 3.4.** Mean percentages of flowering plants on date 1 (5 July 2022 and 3 July 2023) and date 2 (12 July 2022 and 2023) (standard error), sum of growing degree days (SGDD in  $T_b = 4.8$  °C) from flowering to maturity and from sowing to maturity (°C.d) by cover crop (CC) treatment in 2021-2022 and 2022-2023. Different letters indicate significant ( $p < 0.05$ ) differences between CC treatments each year, using Tukey's test. NS: not significant. N.D: no data.

**Table 4.1.** Main pedoclimatic characteristics of the experimental sites (Tou: Toulouse, Aran: Aranjuez, Mad: Madrid). The climatic variables are measured from the sowing of the CCs to the sunflower harvest, and the soil characteristics are defined for the topsoil layer (0-30 cm for the Toulouse site and 0-20 cm for the Aranjuez and Madrid sites). T: average temperature, R: cumulative rainfall, ETP: average evapotranspiration, R-ETP: difference between rainfall and evapotranspiration, Arg.: clay content, Lim.: silt content, Sab.: sand content, OM: organic matter content, BD: bulk density.

**Table 4.2.** Description of the management of CCs and sunflower for the 4 site-years studied. DAS: Days After Sowing.

**Table 4.3.** The different stages of calibrating sunflower cultivation preceded by CC treatments.  $V_{max1}$ : maximum specific N uptake rate with the low affinity transport system,  $V_{max2}$ : maximum specific N uptake rate with the high affinity transport system,  $K_{max}$ : maximum crop coefficient for water requirements,  $C_{grain}$ : slope of the relationship between grain number and growth rate,  $I_{rmax}$ : maximum harvest index,  $V_{itirazo}$ : rate of increase of N harvest index over time,  $I_{razomax}$ : maximum N harvest index.

**Table 4.4.** Mean total aerial biomass of CCs (and standard error) (t/ha), carbon (C) acquired ( $t \cdot ha^{-1}$ ), N acquired ( $kgN \cdot ha^{-1}$ ), and C:N ratio of CC treatments across the studied 4 site-years. Different letters indicate significant differences ( $p < 0.05$ ) between CC treatments across all site-years combined using the Tukey test. NS: not significant. P+V: Pea+Vetch, R+P+V: Rye+Pea+Vetch, V: Vetch, B: Barley, V+O: Vetch+Oat.

**Table 4.5.** Mean soil mineral nitrogen (standard error) ( $kgN \cdot ha^{-1}$ ) and soil water content (mm) by depth for different cover crop treatments and bare soil at sunflower sowing across the 4 site-years studied. NS: not significant. Different letters indicate significant differences ( $p < 0.05$ ) between CC treatments for each site-year using Tukey's test. NS: not significant. P+V: Pea+Vetch, R+P+V: Rye+Pea+Vetch, V: Vetch, B: Barley, V+O: Vetch+Oat.

**Table 4.6.** Mean aerial biomass (and standard error) ( $t \cdot ha^{-1}$ ), N uptake ( $kgN \cdot ha^{-1}$ ), N nutrition index at flowering (NNI), and total biomass (seed+shoot) ( $t \cdot ha^{-1}$ ), grain yield ( $t \cdot ha^{-1}$ ), N concentration in seeds (%), and harvest index (HI) of sunflower across the 4 site-years studied. Different letters indicate significant differences ( $p < 0.05$ ) between CC treatments using Tukey's test. NS: not significant. Tou: Toulouse, Aran: Aranjuez, Mad: Madrid, PV: Pea+Vetch, RPV: Rye+Pea+Vetch, V: Vetch, B: Barley, VO: Vetch+Oat. NNI: Nitrogen nutrition index.

**Table 4.7.** Evaluation of the prediction quality of the STICS model using the prediction criterion RMSEp for each site and globally.

**Table 4.8.** Drainage, transpiration, evaporation, nitrate leaching,  $N_2O$  emissions, and amount of mineralized N predicted by the STICS model during the fallow period (FP) and the sunflower cycle (S) at Toulouse sites (2021-2022 and 2022-2023), at Aranjuez and Madrid sites, depending on the treatments.  $N_2O$ :  $N_2O$  emissions, N min: amount of mineralized N. The

treatments are: bare soil (BS), V+P (Vetch+Pea), S+P+V (Rye+Peas+Vetch), V (Vetch), O (Barley), V+A (Vetch+Oat).

**Table 4.9.** Indices of water stress (stomatal: water stress related to reduced transpiration and biomass accumulation; foliar: water stress related to reduced foliar growth) and N stress (N stress related to reduced biomass accumulation) from the STICS model for the vegetative (V) and reproductive (R) phases of sunflower at Toulouse site (2021-2022 and 2022-2023), Aranjuez and Madrid sites, depending on the treatments. The treatments are: bare soil (SN), V+P (Vetch+Pea), S+P+V (Rye+Pea+Vetch), V (Vetch), O (Barley), V+A (Vetch+Oat).

**Table 4.10.** Simulated and observed water use efficiency (standard error) ( $\text{kg}\cdot\text{ha}^{-1}\cdot\text{mm}^{-1}$ ), N use efficiency (%), and sunflower yield ( $\text{t ha}^{-1}$ ) at the four site-years studied. Different letters indicate significant differences ( $p < 0.05$ ) between treatments by site-year using Tukey's test. NS: not significant.





## Introduction générale

Les projections climatiques indiquent un réchauffement planétaire moyen de 1.5°C entre 2030 et 2052 au-dessus des niveaux préindustriels (1850-1900) s'il continue d'augmenter au rythme actuel, provoquant de graves conséquences sur les systèmes naturels et humains (GIEC, 2019). L'accroissement des émissions de gaz à effet de serre est la principale cause du changement climatique en cours qui impacte différents secteurs économiques (Forster et al., 2007). Parmi eux, le secteur agricole est particulièrement exposé au changement climatique, menaçant la production alimentaire. L'augmentation des températures et de la fréquence des événements extrêmes ainsi que la diminution des précipitations vont entraîner des stress pour les cultures (Pachauri et al., 2014). Ces stress se traduisent par des modifications physiologiques telles qu'un avancement des principaux stades phénologiques, un raccourcissement du cycle de croissance et une augmentation de la fréquence des stress thermiques pendant la floraison (Moriondo et al., 2011). Toutefois, les changements de rendement peuvent varier en fonction de la phénologie de la culture (par exemple, culture d'hiver ou de printemps). En tant que culture de printemps, le tournesol (*Helianthus annuus* L.) est largement cultivé dans les régions du Sud et de l'Est de l'Europe et est donc plus soumis aux effets des stress thermiques et hydriques, résultant en des réductions de rendement pouvant aller jusqu'à 20 à 40% d'ici l'horizon 2071-2100 en Europe (Moriondo et al., 2011). En parallèle, le secteur agricole est la deuxième source d'émissions de gaz à effet de serre, après la consommation en énergie (Kwiatkowski et al., 2023). La fertilisation azotée, en particulier la production industrielle de fertilisants azotés, contribue en grande partie aux émissions de gaz à effet de serre en grandes cultures (Guardia et al., 2019). Dans le monde entier, l'adoption des fertilisants azotés au cours du 20<sup>ème</sup> siècle a contribué à l'augmentation des rendements agricoles, fournissant aujourd'hui l'alimentation de 50 % de la population humaine (Ladha et al., 2005). En Europe, l'agriculture conventionnelle, qui dépend fortement de l'utilisation des fertilisants azotés, représente 75 % des terres agricoles (Eurostat, 2019). Outre l'utilisation intensive de fertilisants azotés, la faible efficacité d'absorption de l'azote (N) des engrais par la culture fertilisée (de l'ordre de 30 à 50 %) conditionne directement les pertes d'N dans l'environnement (eau, air, sol) (Ladha et al., 2005; Lassaletta et al., 2016). Les pertes d'N comprennent les pertes de nitrate (NO<sub>3</sub><sup>-</sup>) par lixiviation et dénitrification, les pertes d'ammoniac (NH<sub>3</sub>) par volatilisation à partir de fumier et d'engrais, les pertes de monoxyde d'azote (NO) et de protoxyde d'azote (N<sub>2</sub>O) en raison de la nitrification et de la dénitrification et les pertes d'N organique et d'ammonium (NH<sub>4</sub><sup>+</sup>) par érosion éolienne et hydrique (Cassman et al., 2002; Cavigelli et al., 2012). L'érosion hydrique

des sols est un phénomène naturel majeur de la dégradation des sols affectant 17 % de la surface de l'Europe et 18 % de la France, et nuisant à la productivité des sols par la perte de la couche supérieure du sol (Gis sol, 2000). L'augmentation des pluies extrêmes dans certaines régions en lien avec le changement climatique pourrait conduire à une érosion des sols plus importante (Morán-Ordóñez et al., 2020).

Face à ces enjeux, l'agroécologie est une alternative à une agriculture intensive basée sur l'utilisation d'intrants de synthèse (engrais, produits phytopharmaceutiques) et d'énergies fossiles. Le passage d'une agriculture conventionnelle à un système alimentaire durable et équitable pour tous est basé sur 5 niveaux de l'agroécologie d'après Gliessman (2016). Les deux premiers niveaux impliquent une conversion de l'agriculture conventionnelle à des systèmes plus écologiques à travers l'augmentation de l'efficacité des intrants et la substitution des pratiques et des intrants utilisés en agriculture conventionnelle. Le troisième niveau prend en compte la reconception de l'agroécosystème d'une exploitation agricole ou d'une région basée sur des processus écologiques comme la réintroduction d'une diversité de cultures dans les exploitations agricoles. La diversification des systèmes de culture, en tant que pilier essentiel de la transition agroécologique, est une voie pour diminuer la dépendance des systèmes agricoles aux intrants de synthèse et pour limiter leurs impacts environnementaux en promouvant la fourniture de services écosystémiques (Alletto et al., 2022b; Beillouin et al., 2021; Couëdel et al., 2018a). Le tournesol, composante clé des agrosystèmes de grandes cultures français, est souvent considéré comme respectueux de l'environnement pour son économie en intrants (engrais azotés, irrigation, produits phytopharmaceutiques) et son potentiel à fournir plusieurs services écosystémiques dans des systèmes de culture diversifiés (Bonnet et al., 2021; Debaeke et al., 2017a). En raison de ses faibles exigences en eau et en N, l'introduction du tournesol dans une rotation peut réduire les émissions de gaz à effet de serre de 95 % par rapport à la culture du maïs (*Zea mays* L.) (Guardia et al., 2019). En dépit des nombreux atouts du tournesol et du progrès génétique constant, les rendements du tournesol en France stagnent entre 2.0 et 2.5 t.ha<sup>-1</sup> sous l'effet de facteurs biotiques (oiseaux, lièvres, maladies fongiques) et abiotiques (sécheresse) (Jouffret et al., 2011; Terres Inovia, 2024). L'amélioration de la productivité passe avant tout par la gestion de la culture de tournesol (choix de variété, date et densité de semis) et la sélection génétique (Debaeke et al., 2021). La sélection génétique permet d'apporter des solutions face à ces contraintes, par exemple grâce à la sélection de variétés plus tolérantes à la sécheresse et adaptées aux nouveaux systèmes diversifiés (Debaeke et al., 2021; Rauf, 2008; Rauf et al., 2009).

Dans un contexte général de changement climatique, de dégradation globale de la qualité des sols et de réduction des intrants, l'amélioration ou le maintien des performances du tournesol peut également passer par l'introduction de cultures intermédiaires. L'évolution de la terminologie des cultures intermédiaires reflète les préoccupations agricoles, passant du terme des engrais verts en lien avec la fourniture d'N dans les années 1970-1980 au terme de cultures intermédiaires piège à nitrate (CIPAN) dans les années 1990-2001 pour protéger les eaux contre la pollution par le nitrate d'origine agricole (Justes and Richard, 2017). La Directive Nitrate 91/676/CEE du Conseil Européen adoptée en 1991, déclinée en programmes d'actions nationaux et régionaux, vise à réduire la pollution des eaux par le nitrate et l'eutrophisation issues des activités agricoles ainsi qu'à prévenir de l'extension de ces pollutions. En France, la Directive Nitrate oblige une couverture du sol durant au moins deux mois dans le cadre d'une interculture longue positionnée dans les zones vulnérables aux pertes en nitrate. Une interculture longue est définie comme la période comprise entre une culture principale récoltée en été ou en automne et une culture principale semée à compter du début de l'hiver, d'après l'arrêté du 19 décembre 2011 relatif au programme d'actions national de la Directive Nitrate. Dans les années 2010, la notion de Cultures Intermédiaires Multi-Services (CIMS) met en avant la diversité de services écosystémiques fournis (Justes and Richard, 2017). Les services écosystémiques représentent les bénéfices que les humains obtiennent des écosystèmes (MEA, 2005). Les fonctions écologiques correspondent aux processus biologiques de fonctionnement et de maintien des écosystèmes et sont à la base des services écosystémiques (Costanza et al., 1997). Ces services comprennent des services de soutien tels que la formation du sol et le cycle des nutriments, des services d'approvisionnement tels que la fourniture d'aliments et d'énergie, des services de régulation comme la régulation des bioagresseurs et du climat et pour finir, des services culturels tels que des bénéfices récréationnels, spirituels et religieux (MEA, 2005). Les CIMS sont aujourd'hui considérées comme un levier efficace de la transition agroécologique et de la diversification biologique des systèmes agricoles (Lamichhane and Alletto, 2022).

Dans ce contexte général, nous posons la question de recherche : **Dans quelle mesure les fonctions abiotiques fournies par des CIMS implantées sur une longue période impactent-elles la réponse des variétés du tournesol selon les conditions hydriques ?**

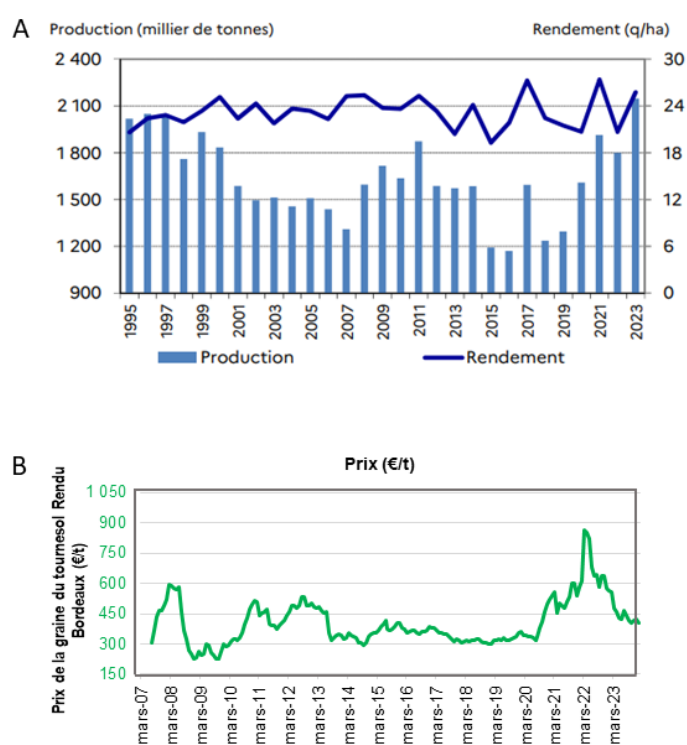


## 1. Chapitre 1 : Etat de l'art

### 1.1. La culture du tournesol

#### 1.1.1. La production du tournesol

Le tournesol issu de la famille botanique des Astéracées est le 4<sup>ème</sup> oléagineux le plus cultivé dans le monde, derrière le palmier à huile (*Elaeis guineensis* Jacq.), le soja (*Glycine max* (L.) Merr.) et le colza (*Brassica napus* L.). La production annuelle mondiale est d'environ 54 Mt en 2022-2023, une dynamique principalement portée par les pays de la mer Noire (Russie, Ukraine et Roumanie) au cours des vingt dernières années (FAO, 2023).



Source: Agreste

**Figure 1.1.** Evolution de production, rendement et prix du tournesol au cours du temps A. Production (millier de tonnes) et rendement (q.ha<sup>-1</sup>) en France du tournesol de 1995 à 2023, B. Prix du tournesol (€.t<sup>-1</sup>) de 2007 à 2023 rendu à Bordeaux (Agreste, 2020).

L'Union Européenne est le 3<sup>ème</sup> producteur mondial représentant environ 20% de la production mondiale. Au sein de l'Europe, la France est en 3<sup>ème</sup> position derrière la Roumanie et la Bulgarie, respectivement. Les surfaces et la production du tournesol dans le monde et l'Europe ont fortement progressé depuis 20 ans et pourraient s'étendre à d'autres territoires comme le nord de l'Europe (Bellarby et al., 2010). En France, les principales régions productrices sont par ordre décroissant de surface : Nouvelle Aquitaine, Occitanie et Centre.

Cependant, le tournesol s'étend dans le Nord et l'Est de la France, constituant une possibilité de diversification dans des contextes plus septentrionaux. La sole de tournesol en France est en nette progression depuis 2018 avec un maximum atteint de 831 000 ha en 2022 (Agreste, 2020). Couplée à la flambée des prix des engrais azotés, la situation de marché fortement incitative avec des prix records (graines, huile, tourteaux) suite à l'instabilité géopolitique a favorisé cette hausse de surface (Figure 1.1.). La production de tournesol en France tend à augmenter depuis 2018, malgré des rendements variables selon les années climatiques (Agreste, 2020) (Figure 1.1.). En effet, le rendement national du tournesol a été fortement impacté par la sécheresse de 2022 (21 q.ha<sup>-1</sup>) comparé à 2023 (27 q.ha<sup>-1</sup>).

Le tournesol est une plante à intérêts multiples pour ses débouchés notamment l'huile et le tourteau. L'huile alimentaire entre également dans la composition de biocarburants et de bioproduits (peinture, encre). D'autres débouchés existent avec des volumes plus limités comme la production de semences, l'oisellerie et la boulangerie. L'huile de tournesol est la première huile alimentaire consommée en France, pour sa richesse en acides gras insaturés ainsi qu'en vitamine E (Terres Univia, 2023). En France, deux principaux types de tournesol sont cultivés : le tournesol linoléique (ou « classique »), riche en acides gras linoléiques (oméga 6) et le tournesol oléique, riche en acides gras oléiques (oméga 9) qui lui donnent une excellente résistance aux températures élevées pour la friture. La production de tournesol oléique est largement dominante sur le marché français du tournesol avec 80% de surfaces en 2022 (FranceAgriMer, 2017). La France exporte majoritairement des graines oléiques vers l'Espagne, l'Allemagne et la Belgique et importe principalement des graines linoléiques en provenance de l'Est. Après l'extraction d'huile, les tourteaux produits sont utilisés dans l'alimentation animale et ont représenté 55% de la consommation en France en 2022, nécessitant une part d'importations (FranceAgriMer, 2017).

En France, les efforts de sélection par la recherche ont conduit à des progrès génétiques significatifs depuis l'introduction des variétés hybrides en 1962. Face à la demande en quantité et en qualité de la production, la recherche publique et privée a développé des variétés productives (rendement potentiel et qualité en huile). Progressivement, afin de s'adapter à l'évolution des bioagresseurs et des systèmes de production, la sélection a ciblé la robustesse des variétés face aux stress biotiques tels que les maladies fongiques comme le mildiou (*Plasmopara halstedii*), le verticillium (*Verticillium dahliae*), le phomopsis (*Phomopsis helianthi*) ou encore le sclérotinia (*Sclerotinia sclerotiorum*), et une plante parasite (*Orobanche cumana*), mais aussi aux stress abiotiques tels que la sécheresse.

Au niveau national, les principaux critères de choix d'une variété de tournesol par les agriculteurs sont par ordre décroissant le rendement, la précocité, le caractère Variétés Rendues Tolérantes aux Herbicides (VRTH), le comportement aux maladies et parasites et le débouché (Terres Inovia, 2024). Cependant, ces critères pourraient être amenés à évoluer dans de nouveaux environnements.

### 1.1.2. Les besoins du tournesol et sa sensibilité aux intrants

#### *Les besoins en eau et l'irrigation*

Le tournesol est majoritairement cultivé dans les climats arides et semi-arides en conditions pluviales ou irriguées, et en climat tempéré principalement sans irrigation (Garcia-Vila and Fereres, 2012). Cette culture est considérée comme une des plus tolérantes au déficit hydrique parmi les cultures semées au printemps, et est principalement cultivée sans irrigation dans les climats tempérés en raison de sa capacité accrue à extraire l'eau grâce à son système racinaire pivotant et profond et de sa capacité à mettre en place des mécanismes d'adaptation au déficit hydrique, qui seront présentés dans la partie 1.1.3. (Debaeke et al., 2011a; Debaeke and Izquierdo, 2021; Garcia-Vila and Fereres, 2012). Dans un contexte de ressources limitantes en période estivale (sécheresse, arrêté préfectoral de restriction des prélèvements d'eau pour un usage d'irrigation agricole), le maïs irrigué est progressivement remplacé par du tournesol irrigué. En France, seulement 6 % de la surface totale de tournesol est irriguée (Agreste, 2020), avec une application moyenne d'environ 70 mm qui est généralement divisée en deux applications en pré-floraison et fin floraison (Agreste, 2020; Champolivier et al., 2011). L'irrigation est moins répandue pour le tournesol que pour d'autres cultures de printemps telles que le maïs grain, dont 30 % de la superficie en France est irriguée avec une moyenne de 150 mm, ou le soja, dont près de 40 % de la superficie en France est irriguée avec une moyenne de 140 mm (Agreste, 2020, 2017). L'application moyenne de 70 mm d'irrigation sur le tournesol correspond aux besoins optimaux du tournesol durant la floraison pour assurer la fécondation. Les besoins optimaux en eau du tournesol sont en moyenne de 420 mm, ce qui correspond à une satisfaction de 70% des besoins contrairement au maïs qui nécessite 100% de satisfaction des besoins pour maximiser la production (Champolivier et al., 2011; Merrien and Grandin, 1983). Des niveaux équivalents de production à des tournesols alimentés en eau peuvent être obtenus pour des tournesols limités en eau durant la phase pré-florale et adaptés progressivement à la sécheresse, en raison de leurs surfaces foliaires modérées et des quantités d'eau consommées réduites (Merrien, 1992).



### *Les besoins en N et la fertilisation*

Quant au facteur N chez le tournesol, il a un rôle proche du facteur eau, en particulier dans la mise en place de la surface foliaire, le nombre d'akènes et la durée de surface foliaire post-floraison. Le tournesol est reconnu pour ses faibles exigences en fertilisant azoté. En effet, les apports d'N sur tournesol issu de fertilisant azoté minéral sont réalisés sur 78 % de la surface agricole utile avec une moyenne de 52 kgN.ha<sup>-1</sup>, comparé à la moyenne de 144 kgN.ha<sup>-1</sup> pour le maïs grain (Agreste, 2017). Les fertilisants azotés sont appliqués au semis ou avant le stade 14 feuilles pour une meilleure synchronisation avec les besoins du tournesol et limiter la lixiviation de nitrate (Lecomte, 2020). Le rendement en grain du tournesol est maximisé avec une consommation de 180 à 200 kgN.ha<sup>-1</sup> dont environ 2/3 de l'N est issu du reliquat azoté au semis et de la minéralisation de la matière organique du sol grâce à son système racinaire qui absorbe en profondeur (Dardanelli et al., 1997; Merrien, 1992). En effet, en réponse à une large gamme de fertilisants azotés (30 kgN.ha<sup>-1</sup> à 200 kgN.ha<sup>-1</sup>), le tournesol valorise moins l'engrais (inférieur à 30%) quelles que soient les conditions de culture et le stade de l'apport (Massignam et al., 2009; Merrien, 1992).

La courbe de dilution de l'N d'une culture est couramment utilisée pour diagnostiquer les déficiences en N, gérer la fertilisation azotée et simuler la consommation en N de la culture. D'après la courbe de dilution de l'N du tournesol, les exigences en N du tournesol pour atteindre le maximum de biomasse sont de 38 kgN.ha<sup>-1</sup> lors de l'apparition de l'initiation florale et 120 kgN.ha<sup>-1</sup> du stade de l'initiation florale jusqu'au stade mi-floraison (Debaeke et al., 2012; Steer et al., 1984). Un indice de nutrition azotée (INN) peut être calculé et correspond au ratio de la concentration en N des parties aériennes et de la concentration en N critique. Cette équation ne peut pas être appliquée lors des premiers stades de croissance du tournesol (< 0.75 t.ha<sup>-1</sup>), due à une faible exigence en N du tournesol à cette période. Des niveaux d'INN de 0.8-0.9 à la floraison apparaissent comme suffisants pour maximiser à la fois le rendement en grain et la teneur en huile (Debaeke et al., 2012). L'N apporté au tournesol permet d'améliorer le nombre de graines avant l'initiation florale et le poids d'une graine entre l'initiation florale et la floraison (Steer et al., 1984). La croissance du tournesol peut être limitée par un déficit en N durant la phase végétative avec des conséquences directes sur l'interception de la radiation par la réduction de la surface des feuilles et sur l'efficacité d'utilisation des radiations par la réduction de la concentration en N dans les feuilles (Massignam et al., 2009; Sadras and Connor, 1991).

Après floraison, le tournesol a la capacité d'absorber de l'N issu de fertilisants ou de spray foliaires durant le remplissage des grains, permettant de ralentir la vitesse de sénescence et améliorer le rendement (Goswami and Srivastava, 1988). Un déficit en N peut également retarder la floraison et réduire la durée de remplissage des grains, ayant un impact sur le rendement (Massignam et al., 2009).

Une importante variabilité génotypique chez le tournesol est associée aux mécanismes reliés à l'absorption d'N et à la redistribution de l'N des organes végétatifs vers les graines (Sheoran et al., 2016; Steer et al., 1985). L'étude de Sheoran et al. (2016) a révélé une meilleure capacité physiologique de certaines variétés à redistribuer les assimilats vers les graines d'autant plus que l'N apporté augmente, résultant en un indice de récolte, une efficacité d'utilisation de l'N et un rendement en graines plus élevés. Une redistribution efficace des assimilats vers les graines couplée à une absorption continue d'N après floraison a conduit à un meilleur rendement pour les variétés de tournesol disposant de ces capacités (Steer et al., 1985).

#### *Les interactions en eau et N*

Ainsi, l'N et l'eau sont les deux principaux facteurs limitants de la croissance et du rendement du tournesol, plus marqués en climats arides et semi-arides. En effet, une faible disponibilité de ces deux ressources limite le potentiel de production de la culture, appelée co-limitation (Cossani et al., 2010). La disponibilité en N dans le sol et les exigences en N de la culture influencent la quantité d'N absorbée par la culture. En ce qui concerne la disponibilité en N du sol, l'absorption d'N par les racines nécessite la présence d'eau dans le sol pour solubiliser les minéraux pour leur transport (Garwood and Williams, 1967) et pour la minéralisation et l'immobilisation de l'N présent dans le sol (Quemada, 2004). En ce qui concerne les exigences en N de la culture, le déficit hydrique réduit l'INN de la culture par la diminution de la croissance (Álvarez del Toro, 1987; Gonzalez-Dugo et al., 2010). Ainsi, dans des conditions de déficit hydrique, l'absorption en N par la culture est généralement réduite, même en présence d'N minéral présent dans le sol (Gonzalez-Dugo et al., 2005). Dans un contexte limitant en eau, les apports en N par les fertilisants azotés doivent être ajustés selon les besoins en N de la culture suivante, permettant d'optimiser les efficacités d'utilisation en N et en eau de la culture (Passioura and Angus, 2010; Quemada and Gabriel, 2016). Dans l'article de García-López et al. (2016), l'optimum de fertilisation azotée pour maximiser le rendement du tournesol est plus faible en conditions limitantes en eau (100 kgN.ha<sup>-1</sup>) qu'en conditions non limitantes en eau (150 kgN.ha<sup>-1</sup>).

A l'inverse, des doses excessives d'N en conditions de fort déficit hydrique peuvent induire un indice foliaire important dès le stade végétatif contribuant à l'épuisement précoce du réservoir utilisable en eau par une transpiration élevée, résultant en un plus faible rendement de la culture que les plantes fertilisées à un niveau plus faible, comme observé sur des graminées par Ashraf et al. (2001) et Nielsen and Halvorson (1991). Une fertilisation adaptée en N stimule la croissance foliaire et racinaire permettant l'augmentation de l'interception des radiations tout en favorisant l'extraction d'eau par l'exploration racinaire en profondeur (Dardanelli et al., 1997; Gregory et al., 1984). L'étude de Hussain et al. (2016) montre que la fertilisation azotée foliaire au stade végétatif ou reproductif a atténué les effets du déficit hydrique du tournesol. En effet, dans cette même étude, la fertilisation azotée a maintenu le potentiel de turgescence lié à la diminution du potentiel osmotique par l'augmentation des osmolytes synthétisés à partir d'N et par conséquent a amélioré le rendement en grain du tournesol. Une revue de la littérature qui recense les effets de la fertilisation azotée en conditions de déficit hydrique révèle le manque de recherches sur les effets de l'apport d'N sur l'atténuation de la réponse des cultures au déficit hydrique chez le tournesol (Ahmad et al., 2014). Outre la fertilisation azotée, une combinaison des approches agronomiques et de sélection génétique pourrait permettre d'améliorer la gestion du tournesol en conditions de déficit hydrique (Hussain et al., 2018). Des efforts de sélection simultanée pour l'eau et l'N doivent être entrepris comme la sélection de variétés de tournesol capables d'absorber l'N de manière plus efficace et de l'utiliser plus efficacement dans le processus de production de graines, en conditions de déficit hydrique (Quemada and Gabriel, 2016; Raya-Sereno et al., 2023).

### 1.1.3. Ecophysiologie des réponses au déficit hydrique chez le tournesol

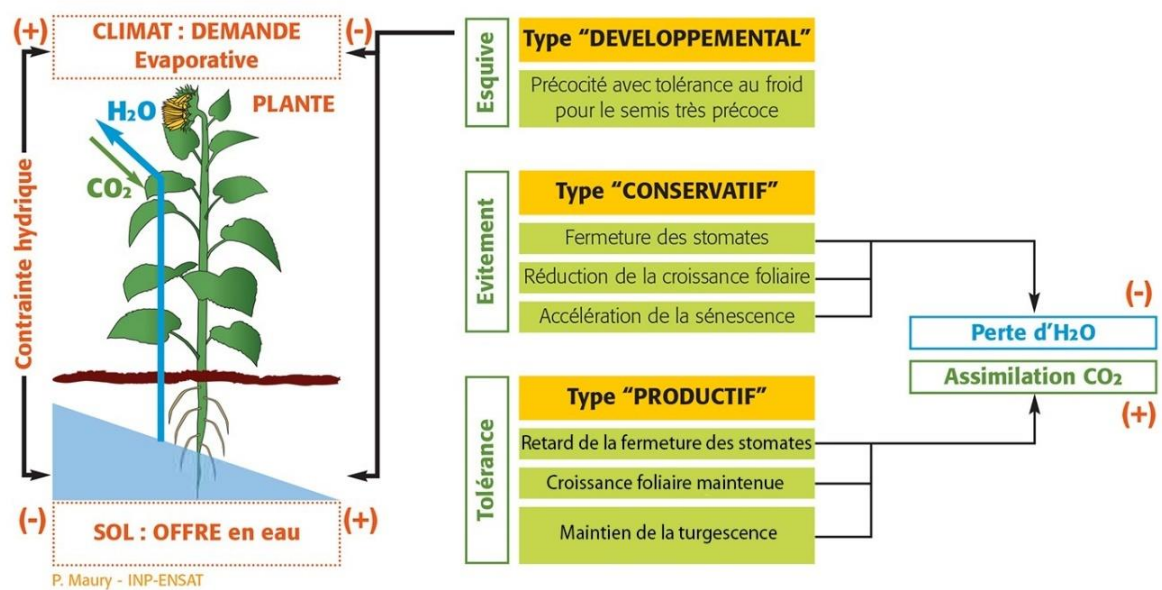
#### *Définition du déficit hydrique*

Plus particulièrement dans la période estivale, le tournesol peut être soumis à une forte demande évaporative de l'atmosphère au niveau des feuilles et à une faible disponibilité en eau du sol au contact des racines. Ces conditions peuvent résulter en une modification de l'état hydrique de la plante, provoquant un déficit hydrique de la plante (Tardieu et al., 2018). L'état hydrique de la plante dépend du potentiel hydrique du sol qui est déterminé par la teneur en eau du sol et de la transpiration de la plante. La réponse de la plante au déficit hydrique peut être étudiée de différentes manières en fonction du domaine d'étude et de l'échelle spatio-temporelle (Passioura, 2007). Dans les expérimentations en pots, la fraction d'eau transpirable du sol (FTSW), comprise entre 0 et 1, est généralement utilisée comme un indicateur du déficit hydrique de la plante et permet de quantifier la réponse de la plante au déficit hydrique (Sinclair,

2005). Au champ, la quantité d'eau dans le sol disponible pour la plante correspond au réservoir utilisable en eau du sol (RU) qui est la différence entre la quantité d'eau à la capacité au champ, après ressuyage, et la quantité d'eau au point de flétrissement permanent, correspondant à un niveau de rétention en eau par le sol en-dessous duquel les plantes ne peuvent plus extraire l'eau.

### *Stratégies d'adaptation au déficit hydrique*

Les réponses au déficit hydrique du tournesol, qui est plus vulnérable entre l'initiation florale et le début remplissage des graines, ont longtemps été étudiées au niveau physiologique et plus récemment au niveau moléculaire. Trois principales stratégies d'adaptation peuvent être mises en avant chez le tournesol. La stratégie d'esquive consiste à décaler la date de semis ou à choisir une variété précoce permettant de réduire l'exposition des stades sensibles du tournesol au déficit hydrique de la période estivale (Allinne et al., 2008) (Figure 1.2.). D'autres stratégies d'adaptation au déficit hydrique sont également mises en place par le tournesol pour maintenir un état hydrique favorable (stratégie d'évitement) et/ou tolérer la déshydratation des tissus (stratégie de tolérance) (Grieu et al., 2008; Maury et al., 2011a) (Figure 1.2.). Le maintien du potentiel hydrique foliaire du tournesol peut se faire d'une part au travers de la réduction de la transpiration par la fermeture des stomates et par la réduction de la surface foliaire. La réduction de la surface foliaire peut provenir d'une diminution de l'expansion foliaire durant un déficit hydrique précoce ou d'une sénescence accélérée des feuilles durant un déficit hydrique post-floraison. Le maintien de l'état hydrique du tournesol peut également se faire par une optimisation de l'absorption d'eau par les racines, en particulier via l'allocation du carbone vers les racines par rapport aux organes végétatifs (Flenet, 1994; Maury et al., 2011a). D'autre part, la tolérance à la déshydratation des tissus permet à la plante d'assurer ses fonctions physiologiques malgré une dégradation de son état hydrique, en particulier par le maintien de la turgescence lors d'un déficit hydrique nécessaire aux échanges gazeux. Le principal processus impliqué dans le maintien de la turgescence en conditions de déficit hydrique est l'ajustement osmotique qui consiste à une accumulation d'osmolytes (ions organiques, sucres solubles, acides aminés) permettant un maintien de la turgescence et donc de l'expansion foliaire (Aslam et al., 2015; Chimenti et al., 2002).



**Figure 1.2.** Principales stratégies d'adaptation à la sécheresse du tournesol (Maury et al., 2011a)

### Réponse variétale au déficit hydrique

Une importante variabilité génotypique est associée aux mécanismes d'adaptation au déficit hydrique chez le tournesol. Par exemple, la réduction de l'expansion foliaire, la fermeture des stomates et la capacité d'ajustement osmotique peuvent intervenir à des potentiels hydriques foliaires différents en fonction de la variété (Boyer, 1968; Maury et al., 2000; Mojayad and Planchon, 1994). La plateforme de phénotypage Phenotoul-Heliaphen a permis de déterminer des seuils de FTSW pour la réduction de l'expansion foliaire et pour la fermeture des stomates pour chaque variété (Casadebaig et al., 2008b; Gosseau et al., 2019). Les variétés à stratégie conservatrice réduisent leur expansion foliaire et ferment leurs stomates lorsque la FTSW est relativement élevée (déficit hydrique faible), tandis que les variétés à stratégie productive maintiennent leur expansion foliaire et ferment leurs stomates seulement avec une FTSW faible (déficit hydrique élevé), permettant le maintien de la photosynthèse (Figure 1.2.). Les variétés avec la stratégie conservatrice peuvent être mieux adaptées aux environnements avec un déficit hydrique sévère et prolongé (Casadebaig et al., 2008b). Dans des conditions de déficit hydrique court, fréquent et modéré, le maintien de l'expansion foliaire, de la photosynthèse et de la production de biomasse pourrait résulter en un meilleur maintien du rendement (Casadebaig and Debaeke, 2011).

Pour assurer des performances stables dans des conditions incertaines de contrainte hydrique, les variétés nouvellement développées doivent être non seulement tolérantes, c'est-à-dire adaptées dans des conditions stressantes, mais aussi plastiques, c'est-à-dire capables d'être performantes dans plusieurs conditions (présence de combinaisons ou absence de stress) et notamment dans celles fréquemment rencontrées dans une région donnée (Mangin et al., 2017; Sambatti and Caylor, 2007). Les efforts de recherche sur l'amélioration de la productivité du tournesol dans des environnements contraints en eau ont permis d'identifier les régions génomiques (Quantitative Trait Loci, QTL) qui confèrent au tournesol une tolérance au déficit hydrique et une plasticité du rendement aux stress abiotiques (Debaeke et al., 2020; Gosseau et al., 2019; Mangin et al., 2017; Rauf, 2008).

#### *Impact du déficit hydrique sur la productivité*

Les réponses physiologiques du tournesol au déficit hydrique ont des impacts sur les processus clés de l'élaboration du rendement. Le rendement, relié à l'indice foliaire à floraison et à la durée de vie de surface foliaire après floraison, peut être fortement impacté dans des conditions de déficit hydrique. La photosynthèse peut être limitée par la réduction de l'expansion foliaire si l'indice foliaire chute en dessous de 2.5 à la floraison lors de sécheresse précoce (Merrien, 1992) et par l'accélération de la sénescence foliaire après floraison dans le cas de déficits hydriques tardifs (Gregersen et al., 2013; Moschen et al., 2017). Néanmoins, le maintien d'une activité photosynthétique élevée en ralentissant la sénescence peut permettre d'allonger la phase de remplissage des graines, de redistribuer efficacement les nutriments et d'améliorer la synthèse en huile (Aguirrezábal et al., 2003; Moschen et al., 2019; Thomas and Howarth, 2000). La réduction de la conductance stomatique (échanges gazeux) lors d'un déficit hydrique, associée à une limitation interne à la fixation du CO<sub>2</sub> limite également la photosynthèse et ainsi le potentiel de production de biomasse (Andrianasolo et al., 2016a; Graan and Boyer, 1990). Toutefois, l'effet négatif du déficit hydrique sur le rendement peut être atténué si la redistribution des assimilats des organes végétatifs vers le capitule durant le remplissage des graines sont améliorées, augmentant l'indice de récolte et l'efficacité d'utilisation de l'eau (Flenet, 1994).

#### 1.1.4. Les performances du tournesol obtenues en systèmes à bas niveaux d'intrants

##### *Les systèmes de production en France*

Le tournesol, souvent implanté sans irrigation, est cultivé en France à 51% sur des sols superficiels de profondeur inférieure à 60 cm chez les agriculteurs (Debaeke et al., 2011).

Il est majoritairement cultivé en système à bas niveaux d'intrants en France en raison de l'absence des apports ou de la réduction des apports moyens en eau, N et produits phytopharmaceutiques comparé aux autres cultures potentiellement implantées dans la rotation (Debaeke et al., 2011a; Nolot and Debaeke, 2003). Le tournesol contribue à la diversification de la succession de cultures et à la résolution des problèmes de retour des bioagresseurs spécifiques des graminées. L'indice de fréquence de traitement (IFT) comprenant le traitement de semences est de 2.7 dont majoritairement des traitements herbicides (Agreste, 2017). En France, le tournesol est principalement inclus dans des rotations longues de 3 ans et plus. Toutefois, la rotation tournesol/blé dur ou blé tendre fortement utilisée dans le bassin historique de production du Sud-Ouest se stabilise à 32 % des surfaces en 2021 mais tend à s'allonger avec notamment l'introduction de cultures comme le soja ou le maïs, mais aussi par des modes de production diverses : agriculture biologique, travail de sol simplifié, tournesol en dérobé ou l'implantation de CIMS (Terres Inovia, 2021). Le tournesol maintient sa productivité et sa rentabilité même lorsque les apports d'engrais et de pesticides sont réduits dans les systèmes avec des mélanges de variétés, des CIMS ou du sorgho, par rapport à un système de culture commun blé dur/tournesol de 2 ans sans diminution des apports chimiques (Bonnet et al., 2021).

#### *Les systèmes en agriculture biologique*

L'adaptation du tournesol aux systèmes à bas niveaux d'intrants avec un itinéraire technique proche du conventionnel et la hausse des prix du tournesol ont favorisé la progression des surfaces de tournesol en agriculture biologique (9% en 2022) (Agence Bio, 2022). En agriculture biologique, les rendements moyens du tournesol peuvent atteindre jusqu'à 82 % de ceux de l'agriculture conventionnelle en France (Le Gall and Lecomte, 2019). Une baisse de rendement du tournesol allant de 5,6 % à 39 % a été observée dans le système blé tendre/tournesol/pois/féverole, cultivé en agriculture biologique, en comparaison au système conventionnel blé tendre/tournesol en Espagne (Pardo et al., 2014). Les pertes de rendement en agriculture biologique sont particulièrement liées à la gestion des adventices notamment dans les 4 à 6 semaines après le semis et aux carences en N de la culture (Johnson, 1971; Stockdale, 2001). L'effort de sélection de variétés de tournesol adaptées à l'agriculture biologique en France peut permettre de réduire l'écart de rendement entre l'agriculture biologique et l'agriculture conventionnelle, en particulier par leur forte vigueur au départ pour assurer une couverture de sol rapide et ainsi réguler les adventices concurrentielles pour le tournesol (GEVES, 2024).

### *Les systèmes en travail du sol simplifié*

La pratique du labour avant l'implantation du tournesol tend à diminuer au cours des années (67 % en 2011 et 49 % en 2021), au profit d'un travail du sol moins profond (Terres Inovia, 2021). En revanche, le tournesol est rarement conduit en semis direct car il nécessite un sol bien structuré pour la mise en place du pivot racinaire et d'une qualité satisfaisante du lit de semence pour maintenir le contact sol-graine, justifiant généralement un travail du sol voire un labour (Connor and Hall, 1997; Lecomte and Longueval, 2013). Des essais d'implantation du tournesol en travail du sol simplifié montrent une proportion de pieds levés moyens plus faible qu'en travail conventionnel, expliqué par une irrégularité de la profondeur de semis, un manque de terre fine, des résidus végétaux dans le sillon ou des ravageurs (Lecomte and Nolot, 2011). Cependant, les démarches de simplification du travail du sol permettent réduire les risques érosifs au cours de la période hivernale en particulier sur les coteaux argileux du Sud-Ouest et améliorer les teneurs en carbone (C) organique du sol. La réduction du travail du sol et la réduction des intrants peuvent s'accompagner de la mise en place de CIMS qui permettent d'améliorer la fertilité physique et chimique sur le long terme (Justes and Richard, 2017).

### *Adaptation aux systèmes à bas niveaux d'intrants*

Les réseaux d'évaluation avant et après inscription sur le catalogue officiel des variétés se différencient des situations de production des agriculteurs par des sols plus profonds, des irrigations plus fréquentes et des peuplements plus élevés (Barbet-Massin, 2011; Debaeke et al., 2011a). Pendant 2-3 ans après l'inscription sur le catalogue officiel, les variétés sont évaluées pour identifier celles qui performant le mieux dans les conditions locales et fournir des descriptions de leurs principales caractéristiques agronomiques et technologiques en accès libre sur le site de l'institut technique Terres Inovia (Terres Inovia, 2020). Une plus grande diversification des conditions environnementales (sol, climat, gestion) semble nécessaire pour évaluer les performances et la stabilité des variétés soumises à des réductions en intrants et de diversité de système de cultures et fournir une description plus complète du panel de variétés incluant des nouveaux traits (Casadebaig et al., 2016a; Debaeke et al., 2011a). Sur la base d'une revue de la littérature, de nouveaux traits d'intérêt pour le choix variétal ou la sélection sont proposés pour mieux adapter les variétés à des systèmes à bas niveaux d'intrants, ce qui nécessite la réflexion de nouveaux idéotypes, i.e. l'ensemble des traits pour atteindre les objectifs fixés (Debaeke et al., 2021; Gauffreteau, 2018). Le taux d'émergence, la vitesse de germination et la croissance rapide végétative et racinaire sont des traits reliés à la capacité de compétition vis-à-vis des adventices.



Les variétés capables de tolérer et d'utiliser des niveaux plus faibles de nutriments pourraient être intéressantes dans des systèmes à bas niveaux d'intrants en ciblant des fortes efficacités d'utilisation des nutriments, comme par exemple des systèmes intégrant des cultures intermédiaires (Keipp et al., 2019).

## 1.2. Effet des fonctions fournies par les CIMS sur la culture suivante

### 1.2.1. Définition des cultures intermédiaires multi-services

Dans cette étude, la définition retenue pour les CIMS est celle proposée par Justes and Richard, (2017) précisant que les cultures intermédiaires sont des cultures implantées entre la récolte d'une culture principale et le semis d'une culture principale pour fournir des services écosystémiques (Figure 1.3.).



**Figure 1.3.** Gestion de l'interculture longue entre une céréale d'hiver et un tournesol : sol nu, CIMS implantée sur une période courte de 2 à 5 mois et CIMS implantée sur une période longue de 6 à 9 mois.

Les CIMS ne sont pas récoltées et sont détruites avant l'implantation de la culture suivante et enfouies par destruction mécanique ou laissées sur le sol (broyage, destruction chimique ou naturelle par le gel) plusieurs semaines ou juste avant le semis de la culture suivante (Justes et al., 2012). La date de destruction des CIMS est à adapter à la durée de l'interculture qui est la période comprise entre la récolte d'une culture principale et le semis de la suivante. Une grande diversité de dates de destruction des CIMS existe en France (Pellerin et al., 2019).

La durée de l'interculture peut varier de quelques jours (après une récolte tardive suivie d'une culture d'hiver) à près de 9 mois (dans le cas d'un semis d'une culture de printemps). L'interculture longue entre une céréale d'hiver (ou une culture de printemps) et un tournesol semé dans la deuxième quinzaine d'avril offre la possibilité d'implanter des CIMS sur une longue période pouvant aller de 6-7 mois avec un semis des CIMS en septembre-octobre à 9 mois avec un semis des CIMS en juillet après la récolte de la céréale d'hiver. L'implantation des CIMS sur une longue période implique des dates tardives de destruction des CIMS entre quelques jours à 2 semaines avant le semis de la culture du tournesol. Dans le cadre d'une interculture longue, la date de destruction des CIMS est à réfléchir aussi en fonction des services écosystémiques visés. Une gestion appropriée des CIMS (composition spécifique et variétale, la densité de semis, les dates de semis et de destruction, les méthodes de destruction) permet d'optimiser les services écosystémiques des CIMS et de réduire les disservices des CIMS sur la culture suivante (Adetunji et al., 2020).

Dans le Sud-Ouest, le tournesol est cultivé essentiellement dans des argilo-calcaires superficiels (<40 cm de profondeur) ou moyennement profonds (de 40 à 80 cm). Les sols argileux nécessitant un travail précoce à l'automne difficilement compatible avec l'implantation d'une CIMS bénéficie de la dérogation de la Directive Nitrate (Justes et al., 2012). Dans le bassin Sud-Ouest, caractérisé par des sols argileux et des étés secs pouvant pénaliser la levée des CIMS, seulement 16 % des tournesols sont précédés de CIMS en 2020-2021, contre 41 % au niveau national en 2020-2021 (Terres Inovia, 2021) et 53 % en 2023-2024 (Terres Inovia, 2024). Une enquête réalisée en 2023 par des étudiants de l'Institut Agro Montpellier pour caractériser la gestion de l'interculture avant tournesol met en évidence la protection physique des sols pour limiter l'érosion des sols comme principale motivation des agriculteurs à mettre en place des CIMS en Occitanie (Institut Agro Montpellier, 2023). Le choix de la date de destruction des CIMS dépend de la date de semis de la culture suivante avec des dates de destruction allant de début novembre à mi-avril (Cavan et al., 2016). Les CIMS avant tournesol sont majoritairement détruites tardivement à 85 % en mars-avril dans le Sud-Ouest (Institut Agro Montpellier, 2023; Terres Inovia, 2021). Pour ce qui est du choix des CIMS, les mélanges à base de graminées et de légumineuses, de crucifères (ou en pur) ainsi que des mélanges de légumineuses et phacélie sont les plus cultivés avant tournesol en France (Terres inovia, 2021). Dans le Sud-Ouest, les CIMS avant tournesol sont majoritairement des légumineuses seules ou en mélange (Terres inovia, 2021).

Toutefois, quel que soit le type de culture suivante, le choix de la CIMS n'est que faiblement impacté par la culture suivante et dépend majoritairement du type de précédent et de la date de semis de la CIMS d'après Cavan et al. (2016). Les CIMS implantées après une céréale à paille sont principalement des moutardes en pur semées de mi-août à mi-septembre (61%), puis des graminées (11%) et enfin des CIMS en mélange (10%). En revanche, les CIMS implantées après un maïs grain imposant un semis plus tardif des CIMS sont en forte majorité des graminées (86 %) semées en octobre-novembre, puis de la moutarde (19 %). Le choix de la CIMS peut néanmoins influencer la nature et le niveau de services écosystémiques fournis à la culture suivante (Scavo et al., 2022)..

## 1.2.2. Les services de soutien des CIMS

### 1.2.1.1. Les propriétés physiques des sols

*Les CIMS impactent positivement la résistance à la pénétration et la stabilité structurale mais ont généralement peu d'impact sur la densité apparente du sol*

Les propriétés physiques des sols dépendent de la structure du sol, i.e. l'organisation des constituants du sol les uns avec les autres, dont en particulier l'organisation de la porosité du sol. La densité apparente du sol informe sur le niveau de porosité totale des horizons d'un sol. Les CIMS affectent la distribution de la taille des pores, qui détermine les flux d'eau, de chaleur et de gaz à travers le sol. Les CIMS peuvent améliorer la macroporosité du sol via les racines, mais ont peu d'impact sur les mésopores et micropores (Blanco-Canqui and Ruis, 2020; Carof et al., 2007). Les CIMS peuvent réduire la compaction du sol en diminuant la résistance à la pénétration du sol et la densité apparente du sol, en fonction des caractéristiques de leurs racines. En effet, les CIMS ayant des pivots racinaires profonds comme les crucifères (radis, colza) peuvent réduire la résistance à la pénétration des horizons de sol (Burr-Hersey et al., 2017; Chen and Weil, 2010). Peu de différences entre les espèces de CIMS et les durées d'implantation existent en ce qui concerne la modification de la densité apparente (Blanco-Canqui and Ruis, 2020). Dans 65% des cas étudiés dans la revue de littérature de Blanco-Canqui and Ruis (2020), les CIMS peuvent généralement réduire la résistance à la pénétration de 5 à 29%, mais dans seulement 31% des cas, elles réduisent la densité apparente du sol de 3 à 24 %, comparé au sol nu. Les CIMS peuvent également influencer la stabilité structurale du sol qui est la capacité du sol à résister aux perturbations comme le vent ou l'eau, en permettant une protection physique des sols, en contribuant à l'accroissement des stocks de C et en favorisant l'activité microbiologique des sols.

La stabilité est évaluée par le diamètre moyen des agrégats secs, qui estime les risques d'érosion éolienne, ou le diamètre moyen et la proportion des agrégats humides (Dabney et al., 2001; Liu et al., 2005). Dans 52% des cas étudiés, les CIMS peuvent augmenter la stabilité des agrégats humides dans les 10 premiers cm de sol, mais augmentent rarement la stabilité des agrégats secs (Blanco-Canqui and Ruis, 2020; García-González et al., 2018). Les CIMS fournissent par ailleurs une protection physique du sol via la couverture des sols. Les graminées et la plupart des légumineuses, possédant des systèmes racinaires fasciculés qui interagissent avec des plus gros volumes de sol que les systèmes racinaires pivotants, augmentent la stabilité des agrégats humides comparé aux crucifères et mélanges (Blanco-Canqui and Ruis, 2020; García-González et al., 2018). L'introduction des CIMS sur le long terme améliore la modification de la stabilité du sol par l'accumulation du C organique du sol, d'autant plus que la période d'implantation des CIMS est longue (Blanco-Canqui et al., 2011; Ruis and Blanco-Canqui, 2017).

*L'amélioration des propriétés physiques du sol par les CIMS peut améliorer le développement des racines de la culture suivante*

Les services liés aux propriétés physiques des sols fournis par les CIMS peuvent avoir un effet sur la culture suivante, en particulier sur leur enracinement qui conditionne leur capacité d'alimentation hydrominérale. Les biopores des racines de CIMS peuvent faciliter le développement des racines de la culture suivante, correspondant au processus de « biodrilling » (Cresswell and Kirkegaard, 1995). Les CIMS avec un système racinaire pivotant ont amélioré l'accès à l'eau des racines du maïs en créant des macropores en sols compactés, améliorant le rendement du maïs (Chen and Weil, 2011). De la même façon, le mélange radis fourrager et seigle a amélioré le rendement du soja comparé au sol nu en sol compacté et soumis à la sécheresse, par le processus de « biodrilling » (Williams and Weil, 2004). Sous des conditions de compaction de sol, les modifications de l'architecture, de l'exploration et de la croissance racinaire du tournesol affectent négativement la consommation et l'utilisation efficace des ressources du sol (Mirleau-Thebaud et al., 2017). Bien qu'il n'existe pas d'études sur le tournesol, les CIMS pourraient améliorer son rendement par un meilleur accès à l'eau via le processus de « biodrilling » comme observé sur le maïs et le soja.

#### 1.2.1.2. Les propriétés et le bilan hydriques du sol

Le bilan hydrique est égal à la variation de la quantité d'eau stockée dans un volume de sol soit la différence entre les flux d'eau entrants et les flux d'eau sortants.

*Les CIMS améliorent l'infiltration de l'eau dans le sol et ont un faible impact sur la capacité de rétention en eau du sol*

Les CIMS peuvent améliorer la quantité d'eau entrant dans le sol par une meilleure infiltration et la quantité d'eau stockée dans le sol par la capacité de rétention de l'eau dans le sol qui dépend du réservoir utilisable (RU) en eau du sol. Les CIMS augmentent la quantité d'eau contenue dans le RU de 0.8 à 3 % dans seulement 30% des cas étudiés dans la revue de littérature de Blanco-Canqui and Ruis (2020). Ainsi, la rétention d'eau, liée principalement aux méso- et micropores présentes dans le sol, est faiblement modifiée par les CIMS. Cependant, les CIMS permettent d'augmenter l'infiltration de l'eau dans le sol de 5 à 462% dans 82 % des cas étudiés (Blanco-Canqui and Ruis, 2020). Cette augmentation de l'infiltration peut induire une réduction du ruissellement de surface suite aux précipitations et peut être liée à une augmentation de la macroporosité du sol, comme vu précédemment (Blanco-Canqui, 2018). Le système racinaire fasciculé de la CIMS d'orge (*Hordeum vulgare* L.) a entraîné un meilleur taux d'infiltration de l'eau du sol et une meilleure capacité de rétention en eau à la capacité au champ comparé au sol nu dans le cadre d'une expérimentation sur 10 ans (García-González et al., 2018).

*Les CIMS réduisent le drainage et augmentent l'évapotranspiration de l'eau*

Les CIMS peuvent influencer sur les flux d'eau sortants : perdus par la transpiration de la culture et par l'évaporation de l'eau du sol, c'est-à-dire l'évapotranspiration (ETR), ou évacués de l'horizon de sol prospecté par les racines de la culture, c'est-à-dire le drainage. L'eau de drainage peut potentiellement recharger les nappes phréatiques. Les CIMS réduisent le drainage de 27 à 32 mm.an<sup>-1</sup> durant l'interculture comparé au sol nu d'après la revue de littérature de Meyer et al. (2018), mais les résultats ne font pas consensus (Nouri et al., 2022). La potentielle réduction du drainage pourrait induire une absence de drainage et par conséquent une absence de recharge des nappes phréatiques dans les zones sèches du Sud de la France. Une longue période d'implantation des CIMS (semis précoce et destruction tardive) réduit d'autant plus le drainage comparé à un sol nu (Meyer et al., 2022a). En effet, le niveau de réduction du drainage est fortement déterminé par le niveau d'augmentation de l'ETR. Les CIMS augmentent l'ETR, expliquée par la transpiration des CIMS durant l'interculture malgré la réduction de l'évaporation de l'eau du sol par la couverture de celui-ci, d'après les simulations avec le modèle de culture STICS (Meyer et al., 2022a). La date de destruction tardive des CIMS augmente d'autant plus l'ETR comparé au sol nu.

Cependant, le fait de laisser un mulch de résidus de CIMS à la surface du sol après la destruction permet d'atténuer l'augmentation de l'ETR par une diminution de l'évaporation du sol par le mulch durant le cycle de la culture suivante (Bescansa et al., 2006).

*Les CIMS ont des effets variables sur la quantité d'eau dans le sol*

La mesure de la quantité d'eau dans le sol après CIMS au semis de la culture suivante due à la transpiration des CIMS est facilement mesurable par prélèvement de sol et donne une indication sur la disponibilité en eau pour la culture suivante. Les CIMS ont peu d'impact sur la quantité d'eau dans le lit de semence de la culture suivante (0-10 cm), voire augmentent légèrement cette quantité dans le cadre d'un mulch de résidus comparé au sol nu, en raison de la forte dépendance avec les précédentes pluies (Meyer et al., 2022a; Wortman et al., 2012). Dans le cas d'abondantes pluies au printemps, la transpiration des CIMS au printemps peut ne pas réduire l'humidité du sol (Hunter et al., 2021) ou peut limiter l'excès d'eau dans le lit de semence avant la culture de printemps (Alletto et al., 2022a; Blanco-Canqui et al., 2011). L'étude de Wortman et al. (2012) a également montré des améliorations de 38 % de la quantité en eau du sol après la destruction des mélanges de CIMS plurispécifiques par rapport au sol nu lors d'une année humide. Ceci est expliqué par la couverture des exigences de transpiration des CIMS par les précipitations et la limitation de l'évaporation du sol par la forte biomasse de CIMS. Par la suite, durant le cycle de la culture suivante, une amélioration de l'humidité du sol a été observée après le mélange de CIMS à 8 espèces, potentiellement expliqué par une amélioration de l'infiltration de l'eau du sol et de la capacité de rétention en eau lors d'une année humide (Wortman et al., 2012).

Toutefois, dans des contextes tempérés ou semi-arides, les CIMS réduisent généralement l'eau disponible dans le profil de sol au semis de la culture suivante d'autant plus que les CIMS sont détruites tardivement (Alonso-Ayuso et al., 2014, 2018; Garba et al., 2022; Meyer et al., 2022a). La réduction de la quantité d'eau dans le sol au semis de la culture suivante est plus importante lors d'une destruction en avril qu'en mars (Alonso-Ayuso et al., 2018, 2014). La gestion des CIMS est cruciale pour limiter la réduction de la disponibilité en eau, en particulier la date de destruction mais aussi le choix des CIMS. Dans le cadre d'une destruction tardive et des conditions de sécheresse, la quantité d'eau dans le sol après destruction a été réduite de 46 % après la CIMS d'orge par rapport au sol nu et à la CIMS de vesce (García-González et al., 2016) et de 48 % après des mélanges plurispécifiques de CIMS (de 2 à 8 espèces) par rapport au sol nu (Wortman et al., 2012).

D'après les simulations dans l'article de Meyer et al. (2022a), la quantité d'eau dans le sol après la CIMS de ray-grass anglais (*Lolium perenne* L.) et le mélange de moutarde d'Abyssinie (*Brassica carinata*) et de trèfle incarnat (*Trifolium incarnatum*) au semis du tournesol est diminuée de moins de 5 mm en conditions humides et de 15 à 40 mm en conditions sèches.

*Impact de la modification de la disponibilité en eau par les CIMS sur le rendement de la culture suivante*

L'utilisation de l'eau par les CIMS peut être un sérieux problème dans des environnements limitants en eau où les précipitations et l'irrigation ne compensent pas rapidement la réduction en eau par les CIMS. La compétition préemptive pour l'eau traduit la réduction de la quantité d'eau dans le profil de sol par les CIMS comparé à un sol nu qui peut potentiellement impacter la culture suivante (Thorup-Kristensen et al., 2003). En effet, en climat semi-aride, les CIMS peuvent induire une compétition préemptive pour l'eau qui réduit la disponibilité en eau pour la culture suivante et par conséquent entraîne une réduction du rendement de la culture suivante (Holman et al., 2018; Meyer et al., 2020; Unger and Vigil, 1998). Néanmoins, parmi les quelques études ayant réalisées des mesures sur la quantité en eau du sol, le tournesol précédé de CIMS n'a pas été impacté par la diminution de la disponibilité en eau à destruction des CIMS. Ceci est expliqué par l'apport régulier d'eau irriguée sur le tournesol qui a masqué la diminution en eau au cours du cycle du tournesol (García-González et al., 2016) et par un fort stress hydrique impactant le tournesol quel que soit le traitement (Wortman et al., 2012). D'après les simulations de la culture du tournesol non irriguée précédé de CIMS à partir du modèle STICS, les CIMS ne semblent pas induire de stress hydrique du tournesol et par conséquent impacter négativement la biomasse et le rendement du tournesol, excepté dans le cas d'une destruction tardive (avril) de ray-grass d'Italie (*Lolium multiflorum* L.) et d'un mélange de trèfle incarnat et moutarde d'Abyssinie (*Trifolium incarnatum* et *Brassica carinata*) durant les années sèches (Meyer et al., 2022a). Les CIMS peuvent également avoir un effet positif sur le bilan hydrique de la culture suivante et améliorer le rendement, mais les études restent assez rares (Ogilvie et al., 2019). L'amélioration du rendement de la culture suivante est généralement expliquée par un meilleur accès à l'eau de la culture suivante par le processus de biodrilling mentionné précédemment (Chen and Weil, 2011; Williams and Weil, 2004), mais aussi la réduction de l'évaporation du sol en présence d'un mulch de résidus de CIMS, l'augmentation de l'infiltration ou l'augmentation de la rétention en eau du sol (Gabriel and Quemada, 2011; Muñoz-Carpena et al., 2008; Unger and Vigil, 1998).

Peu d'études quantifient les relations entre les services ou disservices fournis par les CIMS liés à l'eau, la fourniture en eau de la culture suivante, et le rendement de la culture suivante (Ogilvie et al., 2019). Les traits phénotypiques du tournesol caractérisant la réponse du tournesol non irrigué face à la modification du bilan hydrique par les CIMS nécessitent des travaux spécifiques.

#### *La sécheresse influence ou non les effets des CIMS sur la culture suivante*

En système non irrigué, le tournesol est plus susceptible d'être soumis au stress hydrique en conditions de sécheresse. Les effets des CIMS sur la culture suivante peuvent être réduits (Adeux et al., 2021) ou similaires par rapport à des conditions hydriques non limitantes (Hunter et al., 2021), sans que les CIMS aient modifié la disponibilité en eau du sol. Des conditions de sécheresse durant le cycle du tournesol ont potentiellement réduit l'effet engrais vert bénéfique de la CIMS de vesce velue (*Vicia villosa* Roth.) par rapport à la CIMS de moutarde brune (*Brassica juncea* L.) sur le rendement du tournesol (Adeux et al., 2021). L'étude de Hunter et al. (2021) montre que les effets des CIMS sur le maïs sont similaires en conditions simulées de déficit hydrique avec un abri roulant et en conditions ambiantes. Le choix variétal de la culture suivante pourrait être une solution pour tolérer le stress hydrique et absorber l'N minéralisé issu des CIMS en conditions limitantes en eau, comme observé dans l'étude de Raya-Sereno et al. (2023) avec des variétés tolérantes de blé (*Triticum aestivum* L.). Ces variétés ont probablement un système racinaire plus développé pour explorer un large volume de sol et améliorer l'utilisation des ressources (Touzy et al., 2019). Peu d'études démontrent les effets des CIMS sur la culture suivante en conditions de déficit hydrique comparé à des conditions non limitantes en eau comme c'est le cas dans l'étude de Hunter et al. (2021). Des recherches seraient nécessaires pour évaluer le potentiel des CIMS à atténuer la réponse des cultures au déficit hydrique.

#### 1.2.1.3. Fertilité chimique des sols

Les effets des CIMS sur le cycle de l'N ont été largement étudiés dans la littérature et plus récemment sur d'autres éléments minéraux du sol (P, K, S) (Hallama et al., 2019; Hansen et al., 2021). Les CIMS peuvent absorber l'N du sol et/ou fixer de l'N atmosphérique puis le restituer sous forme minérale via la destruction des résidus (Thorup-Kristensen et al., 2003).

#### *La fonction piège à nitrate des CIMS*

Les plantes absorbent l'N minéral, principalement sous forme d'ions nitrate ( $\text{NO}_3^-$ ) et ammonium ( $\text{NH}_4^+$ ).



Le nitrate, faiblement retenu par le sol et soluble dans l'eau, est soumis au processus de lixiviation (migration de nitrate par les eaux hors de l'horizon racinaire) en particulier durant les fortes pluies de la période hivernale. Les CIMS peuvent être une solution efficace pour diminuer la lixiviation, de près de 69%, comparé au sol nu par leur capacité à absorber l'N minéral, d'après la revue de littérature de Nouri et al. (2022). Les espèces non-légumineuses telles que des crucifères ou des graminées sont les plus efficaces pour absorber l'N minéral du sol et réduire la lixiviation du nitrate de 75% et 52 %, respectivement par rapport au sol nu (Nouri et al., 2022; Thorup-Kristensen et al., 2003). La capacité des espèces de légumineuses à fixer l'N atmosphérique diminue le potentiel de ces espèces à réduire la lixiviation (-32% par rapport au sol nu) (Nouri et al., 2022). Les mélanges de CIMS de légumineuses (50%) et crucifères (50%) peuvent produire un même niveau d'expression de la fonction piège à nitrate comparé à l'espèce pure de crucifère (Couëdel et al., 2018a). Outre le choix de l'espèce de CIMS, la date de destruction de la CIMS peut influencer sur la réduction de l'N au semis de la culture suivante. Une destruction tardive des CIMS en avril réduit la lixiviation mais peut diminuer 2 à 3 fois plus la quantité d'N au semis de la culture suivante qu'une destruction en novembre, d'après les simulations de Meyer et al. (2022a). L'implantation des CIMS sur une longue période permet d'améliorer leur productivité mais peut entraîner aussi une réduction de l'N du sol par rapport au sol nu et pouvant potentiellement impacter la culture suivante, il s'agit de compétition préemptive pour l'N (Alonso-Ayuso et al., 2018, 2014). Cependant, l'étude de Hakyemez and Kavdir (2008) ne montre aucune réduction de l'N du sol au semis du tournesol après des légumineuses en pur et des mélanges de légumineuses et de graminées par rapport au sol nu en destruction tardive en avril. Cette absence de réduction de l'N au semis du tournesol peut être expliquée par des biomasses de CIMS inférieures ou égales à 2 t.ha<sup>-1</sup>. Contrairement à cette étude, l'étude de de Sá Pereira et al. (2020) montre une réduction de l'N dans le sol au semis du tournesol après des légumineuses, des graminées et des mélanges de légumineuses et graminées cultivées sur une longue période atteignant des biomasses supérieures à 3 t.ha<sup>-1</sup>. Toutefois, dans le cadre d'une destruction plus précoce en décembre/février, les CIMS de légumineuses et crucifères en pur et en mélange, bien qu'ayant des biomasses supérieures à 2 t.ha<sup>-1</sup>, n'ont pas réduit la quantité d'N dans le sol au semis du tournesol en avril par rapport au sol nu, probablement du fait de la minéralisation précoce des CIMS (Ait Kaci Ahmed et al., 2022). Outre la réduction de la lixiviation, la date de destruction de la CIMS doit également être adaptée pour que la dynamique de décomposition et de minéralisation de l'N organique des résidus de CIMS se synchronise avec les besoins de la culture suivante (Crews and Peoples, 2005).

### *La fonction engrais vert des CIMS*

Durant la décomposition des résidus de CIMS par les microorganismes du sol, l'N organique est converti en N minéral. La plupart de l'N minéral libéré est rapidement immobilisé par la biomasse microbienne. La minéralisation des résidus de CIMS, et ainsi l'accumulation de l'N minéral dans le sol, se produit lorsque la quantité d'N libérée par les résidus dépasse les exigences d'N des microorganismes. Au contraire, l'immobilisation de l'N peut avoir lieu lorsque l'N minéral issu des résidus n'est pas suffisant, impliquant l'assimilation de l'N du sol par les microorganismes pour répondre à leurs exigences en N et se produit généralement dès les premiers stades de décomposition des CIMS (Nicolardot et al., 2001). La minéralisation ou bien l'immobilisation de l'N issu des résidus de CIMS dépend en partie du ratio C:N des résidus de CIMS compris généralement entre 10 et 40. Le seuil de ratio C:N entre minéralisation et immobilisation de l'N varie de 15 à plus de 20, selon les études (Frankenberger and Abdelmagid, 1985; Justes et al., 2009). Les espèces de CIMS légumineuses ont généralement une teneur en N plus élevée que les graminées et les autres familles botaniques (Couëdel et al., 2018b; Tribouillois et al., 2016), ce qui conduit à un rapport C:N plus faible et à la minéralisation plus rapide d'une plus grande quantité d'azote (Justes et al., 2009; Nicolardot et al., 2001). Généralement, 10 à 50 % de l'N acquis par les légumineuses est libéré lors de leur décomposition, contre -10 à +30 % pour les crucifères et -20 à +10 % pour les graminées (Justes et al., 2012). D'autre part, les mélanges de CIMS (50% de légumineuses et 50% de crucifères) peuvent produire une quantité d'N minéralisée supérieure à la crucifère en pur 6 mois après leur destruction (Couëdel et al., 2018b). Ces résultats peuvent s'expliquer par une meilleure acquisition d'N et des ratios C:N plus faibles au sein des mélanges de CIMS, grâce à une meilleure complémentarité (Ait Kaci Ahmed et al., 2022; Couëdel et al., 2018b; Elhakeem et al., 2021). La dynamique de décomposition des résidus de CIMS dans le sol est largement influencée par le ratio C:N mais aussi d'autres composants de la paroi des plantes tels que des composés solubles, l'hémicellulose, la cellulose et la lignine (Thorup-Kristensen et al., 2003). Ces composants influencent indirectement la concentration en N et le ratio C:N des résidus de CIMS, lesquels dépendent de l'espèce de CIMS et du stade de développement auquel les CIMS sont détruites (Alonso-Ayuso et al., 2014; Brockmueller et al., 2023; Nicolardot et al., 2001; Pittman et al., 2020). Une date de destruction tardive augmente la biomasse, la quantité d'N acquise, le ratio C:N et la concentration en composés pariétaux, expliqué par un stade de développement plus avancé mais améliore la quantité d'N minéralisée comparé à une destruction précoce, d'après Alonso-Ayuso et al. (2014).

Les estimations de la minéralisation de l'N par les résidus de CIMS peuvent être réalisées en incubant des résidus de CIMS dans des conditions contrôlées (Frankenberger and Abdelmagid, 1985; Quemada and Cabrera, 1997), en mesurant le devenir de l'<sup>15</sup>N des résidus de CIMS dans les cultures et le sol (Jensen, 1994) ou en mesurant l'N minéralisée *in situ* grâce à des résines échangeuses d'ions (Chim et al., 2022). Une dernière méthode combine des mesures de quantité d'N dans le sol après la destruction des résidus dans le sol nu couplées à des modèles de culture qui déterminent la dynamique de minéralisation de l'N des résidus de CIMS au cours du temps (Constantin et al., 2024; Justes et al., 2009, 1999; Quemada et al., 1997).

#### *Synchronisation de la dynamique de minéralisation de l'N des résidus de CIMS et des exigences en N de la culture*

Bien que la disponibilité globale en N pour la culture principale soit importante, la dynamique temporelle de minéralisation en N des résidus de CIMS au cours du cycle de la culture suivante doit se rapprocher au mieux des exigences en N de la culture suivante, afin de maximiser l'efficacité d'utilisation de l'N (Congreves et al., 2021; Crews and Peoples, 2005). Les légumineuses libèrent généralement l'N plus tôt que les non-légumineuses avec un décalage de 2 à 6 semaines après leur destruction (Alletto et al., 2022a; Chim et al., 2022). L'étude de Chim et al. (2022) montre que la plus forte minéralisation des résidus de CIMS de graminées ou de légumineuses s'est produit de 5 à 9 semaines après la destruction tardive des CIMS, correspondant aux stades de croissance 6 feuilles et de début de remplissage des grains pour le maïs, ce qui coïncide avec les pics de demande en N.

#### *Etude des fonctions des CIMS liées à l'N sur le tournesol*

Dans cette partie, nous allons présenter 13 études recensées dans le tableau 1.1. ciblant la performance du tournesol précédé de CIMS comparé à un sol nu sur des essais en plein champ. Ces études sont issues d'une recherche bibliographique réalisée en 2022 dans la base de données Web of Science avec l'équation de recherche suivante : ("cover crop\*" OR "green manure\*" OR "catch crop\*" OR "agro-ecological service crop\*") AND ("sunflower\*" OR "Helianthus annuus").

Les effets potentiels des CIMS de différentes familles botaniques en pur et en mélange peuvent être contrecarrés par la fertilisation minérale utilisée dans ces études sur le tournesol (Adeux et al., 2021; Ait Kaci Ahmed et al., 2022; Almoussawi et al., 2020; Bonnet et al., 2021; Rosner et al., 2018a; Thind et al., 2007; Wortman et al., 2012).

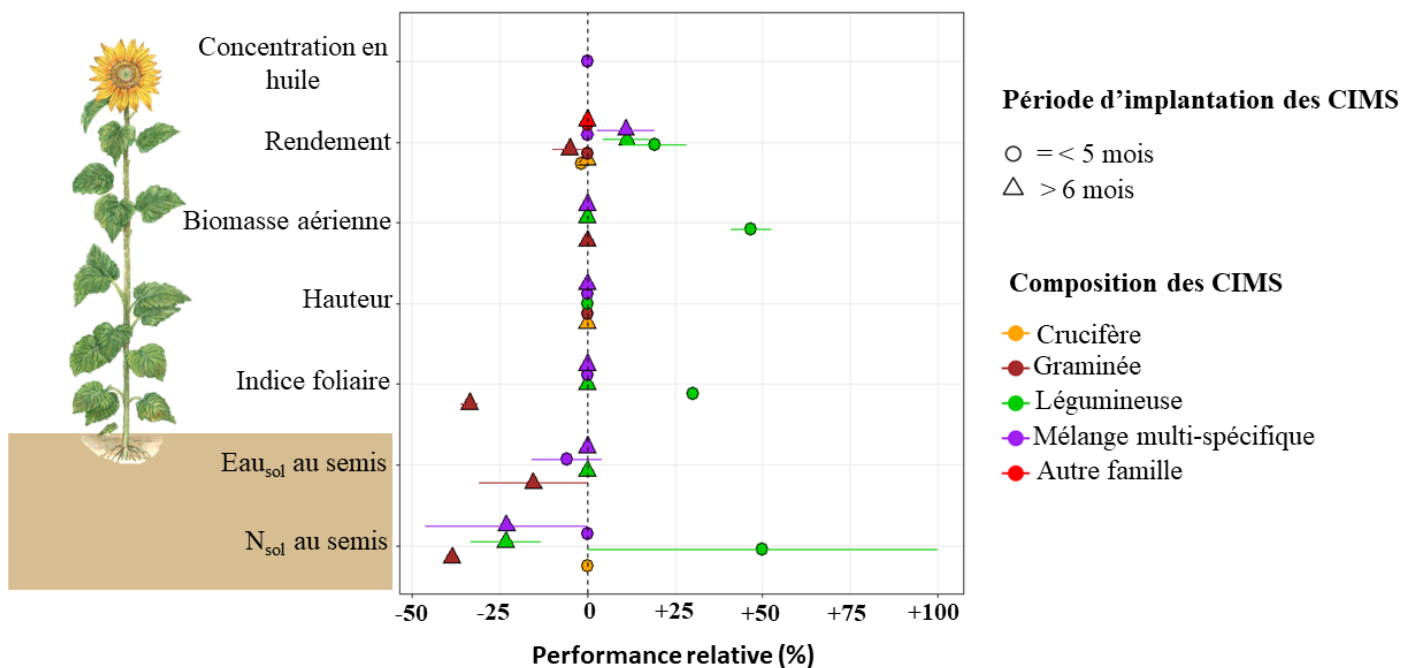
**Tableau 1.1.** Références utilisées pour réaliser la figure 1.4. représentant les performances du tournesol précédé de CIMS par rapport au sol nu. Les quantité d’N et d’eau dans le sol sont mesurées au semis du tournesol. La période d’implantation des CIMS est déterminée comme courte (< ou = à 5 mois) ou longue (> à 5 mois).

Références	Période d'implantation des CIMS	Composition des CIMS	Trait(s) mesuré(s)
(Ait Kaci Ahmed et al., 2022)	courte	Légumineuses, Crucifères, Mélanges	Rendement, Quantité d’N dans le sol
(Bonnet et al., 2021)	courte	Mélanges	Rendement, Concentration en huile
(Wortman et al., 2012)	courte	Mélanges	Rendement, Quantité d’eau dans le sol
(Thind et al., 2007)	courte	Légumineuses, Graminées, Mélanges	Indice foliaire, Hauteur, Rendement
(Venkateswarlu et al., 2007)	courte	Légumineuses	Rendement
(Sharanappa and Shivaraj, 1995)	courte	Légumineuses	Biomasse aérienne, Rendement
(Rosner et al., 2018)	courte et longue		
(Adeux et al., 2021)	longue	Légumineuse, Crucifère	Rendement
(de Sá Pereira et al., 2020)	longue	Légumineuses, Graminées, Mélanges	Biomasse aérienne, Rendement, Quantités d’N et d’eau dans le sol
(Almoussawi et al., 2020)	longue	Crucifères, Mélanges	Hauteur, Rendement
(García-González et al., 2016)	longue	Légumineuses, Graminées	Quantité d’eau dans le sol
(Skoufogianni et al., 2013)	longue	Légumineuses	Rendement
(Hakyemez and Kavdir, 2008)	longue	Légumineuses, Mélanges	Quantité d’N dans le sol, Rendement

Des niveaux de fertilisation allant de 50 à 150 kgN.ha<sup>-1</sup> au semis du tournesol masquent les différences entre traitements de CIMS dans l’étude de Adeux et al. (2021). Des effets neutres des CIMS par rapport au sol nu ont pu également être observés dans le cas d’une compensation de la compétition préemptive d’N par la minéralisation des résidus de CIMS de légumineuses en pur ou en mélange (de Sá Pereira et al., 2020).

En l'absence de compensation de la compétition préemptive d'N, les CIMS peuvent affecter négativement le rendement du tournesol, notamment en présence de graminées en pur (de Sá Pereira et al., 2020) (Figure 1.4.). Des effets négatifs de la moutarde brune ont été mis en évidence sur le rendement du tournesol par rapport à la vesce velue, seulement en absence de fertilisation, potentiellement dus à une immobilisation de l'azote, expliquée par un fort ratio C:N des résidus et par un épuisement des ressources en azote du sol durant l'implantation des CIMS (Adeux et al., 2021). En effet, dans cette étude, les CIMS, implantées sur une période de 6 mois, sont détruites mi-avril et peuvent induire un épuisement des ressources.

En plus du choix des espèces de CIMS, les effets des CIMS sur le rendement du tournesol sont expliqués par leur date de destruction. D'après des simulations du modèle de culture STICS établies dans le Sud-Ouest, la réduction du rendement du tournesol est principalement due à un stress azoté, induit par une faible quantité d'N du sol au semis du tournesol et une phase d'immobilisation de l'N, particulièrement lors de destruction tardive du ray-grass d'Italie et du mélange de trèfle et de moutarde.



**Figure 1.4.** Performance du tournesol précédé de CIMS comparé au témoin sol nu ( $Performance\ relative\ (\%) = \frac{Performance\ CIMS - Performance\ sol\ nu}{Performance\ sol\ nu} \times 100$ ). Les valeurs correspondent à la moyenne de la variable étudiée dans les études par composition de CIMS et par période d'implantation et la barre d'erreur correspond à l'erreur standard. La liste des références se trouve dans le tableau 1.1. La biomasse aérienne inclut la biomasse des graines.

Le rendement du tournesol augmente principalement après des espèces de légumineuses et dans une moindre mesure des mélanges bispécifiques incluant des légumineuses (Almoussawi et al., 2020; Meyer et al., 2022a; Thind et al., 2007) (Figure 1.4.). De plus, l'intégration des légumineuses dans une rotation semble amplifier les effets engrais vert des légumineuses, améliorant le rendement du tournesol sur le long terme (Sharanappa and Shivaraj, 1995; Skoufogianni et al., 2013; Venkateswarlu et al., 2007). Combiner des légumineuses et des non-légumineuses pourrait permettre de réduire la lixiviation sur des sites à fort risque et augmenter la quantité d'N minéralisée pour la culture suivante (Tosti et al., 2012; White et al., 2017; Wortman et al., 2012).

Les effets liés à la présence de CIMS en période d'interculture puis à leurs résidus durant le cycle du tournesol sont principalement décrits dans la littérature, en se basant sur le rendement de la culture (Figure 1.4.). Or, les CIMS peuvent avoir une influence sur l'implantation, la croissance et le développement du tournesol, induisant la variation du rendement. Une étude plus précise des traits morphologiques, physiologiques et phénologiques pourrait permettre de mieux comprendre la réponse du tournesol aux CIMS, dont en particulier la synchronisation de la minéralisation des résidus de CIMS avec les exigences du tournesol. Le choix des espèces de CIMS en fonction des exigences en N de la culture suivante permet de maximiser les bénéfices rendus par les CIMS ou d'atténuer les disservices potentiels. Une autre vision, rarement utilisée, serait de choisir également la culture suivante en fonction des performances des CIMS. Par exemple, le choix approprié de la précocité de la culture suivante pourrait être pris en compte dans le cas d'une destruction tardive des CIMS, induisant un semis de la culture plus tardif et donc une récolte plus tardive, comme suggéré dans l'article de Gesch et al. (2022). Une autre étude montre la possibilité de sélectionner des variétés qui améliorent leur biomasse et leur concentration en nutriments après différentes CIMS, comme démontré pour le chou (*Brassica oleracea* L. var. *acephala*) en agriculture biologique. Il reste à mettre en évidence une réponse génétique contrastée au sein des variétés de tournesol en lien avec l'implantation de CIMS.

### 1.2.3. Les services de régulation des CIMS

#### 1.2.2.1. Régulation des bioagresseurs

Outre la réduction de la lixiviation, les CIMS de crucifères peuvent réduire la pression des ravageurs ou des maladies dans le mélange légumineuses-crucifères.

Les CIMS de crucifères peuvent réguler les maladies du tournesol, en particulier la verticilliose provoquée par un champignon tellurique (*Verticillium dahliae*), via la production de glucosinolates dégradées en isothiocyanates, par les crucifères cultivées au champ et en pot (Ait Kaci Ahmed et al., 2022; Debaeke et al., 2017a). Utilisant ce principe, la biofumigation consiste en la mise en place, la destruction et l'incorporation de CIMS de crucifères permettant la production de composés biocides. Ce processus maximise l'hydrolyse des glucosinolates en composés biocides (les isothiocyanates, par exemple) qui a un effet suppressif sur les pathogènes telluriques par leur incorporation dans le sol, limitant leur volatilisation. Néanmoins, aucune régulation de la verticilliose n'a été démontrée en lien avec les mélanges légumineuses-crucifères, reliés à la réduction de la biomasse des crucifères et par conséquent à la réduction de la quantité de glucosinolates (Ait Kaci Ahmed et al., 2022). Un stade de destruction retardé pourrait permettre d'atteindre une biomasse suffisante pour réguler les bioagresseurs tels que les champignons mais aussi les adventices. En effet, une augmentation de la biomasse des CIMS par un allongement de la durée d'interculture peut induire une compétition pour la ressource vis-à-vis des adventices et diminuer la biomasse et la densité des adventices (Antichi et al., 2022; Cordeau and Moreau, 2017; Mirsky et al., 2011). Une destruction tardive de la vesce velue à l'aide d'un rouleau faca, offrant un effet suppressif supérieur à une destruction précoce, peut se substituer à l'utilisation de glyphosate pour détruire les CIMS (Antichi et al., 2022). Cette méthode permet également de laisser les résidus à la surface du sol en mulch, réduisant la quantité de lumière par la couverture du sol et affectant directement la germination et la levée d'adventices (Nagabhushana et al., 2001). D'autres traits des CIMS tels que la nitrophilie, l'allélopathie et la couverture rapide du sol peuvent contribuer à l'effet suppressif des adventices par les CIMS (Adeux et al., 2021).

#### 1.2.2.2. Stockage du carbone et réduction des émissions de gaz à effet de serre

L'introduction de CIMS permet d'augmenter la teneur en C organique du sol par la rhizodéposition des racines des CIMS durant leur implantation et le C contenu dans les résidus de CIMS (Pellerin et al., 2021; Poeplau and Don, 2015). L'incorporation de la biomasse de légumineuses a résulté en une amélioration de la teneur en matière organique du sol et du rendement du tournesol dans une rotation de trois à 10 ans (Skoufogianni et al., 2013; Venkateswarlu et al., 2007). Les CIMS permettent d'augmenter le stock de C organique des sols contribuant ainsi à compenser les émissions de gaz à effet de serre dans l'atmosphère sur une échelle de temps longue (Chenu et al., 2019; Guardia et al., 2019; Guidoboni et al., 2023; Launay et al., 2021; Poeplau and Don, 2015).

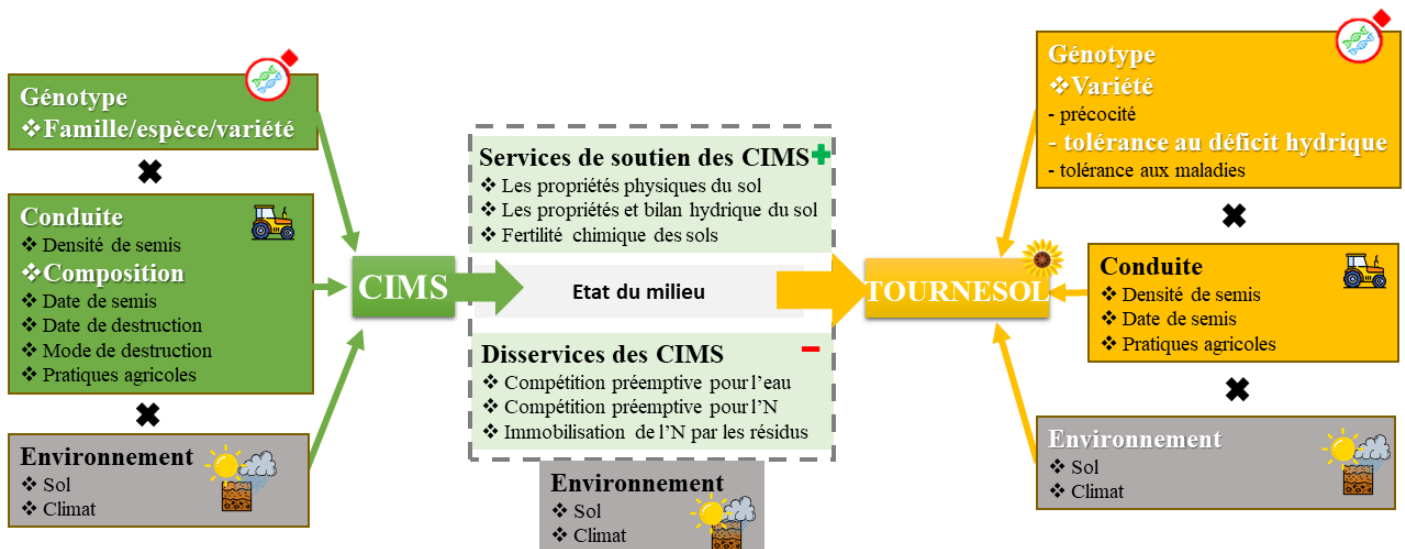
L'augmentation du stock de C organique du sol est favorisée par la fourniture d'une source de C issue des légumineuses plus facilement décomposables (Boddey et al., 2010) et par la biomasse racinaire dense des graminées (Ball et al., 2020). Les mélanges légumineuses et graminées, en raison de la complémentarité des espèces, ont montré qu'ils produisent une biomasse racinaire supérieure à celle des cultures pures et présentent un potentiel plus élevé pour une exploration efficace du sol par les racines (Heuermann et al., 2019). Outre le stockage de C organique, les CIMS, en particulier les légumineuses, peuvent également remplacer ou limiter l'utilisation d'engrais de synthèse sur la culture suivante, réduisant les émissions de gaz à effet de serre induits par la production d'engrais et les émissions potentielles de N<sub>2</sub>O (Guardia et al., 2019). Cette atténuation potentielle des émissions de gaz à effet de serre par les CIMS peut être améliorée par une gestion de la fertilisation de la culture suivante et est à raisonner en fonction des performances des CIMS utilisées (Guardia et al., 2019). Durant l'année de culture du tournesol non fertilisé, les CIMS ont fortement diminué les émissions de gaz à effet de serre (-1,7 et -1,9 kg CO<sub>2</sub> eq ha<sup>-1</sup>.an<sup>-1</sup> pour la vesce et l'orge, respectivement) par rapport au sol nu (116 kg eq ha<sup>-1</sup>.an<sup>-1</sup>).

### 1.3. Objectifs et questions de recherche de la thèse

Le tournesol est une composante clé des agrosystèmes offrant une possibilité de diversification notamment dans des systèmes sans irrigation et à bas niveaux d'intrants. L'introduction de CIMS dans les systèmes de culture permet la fourniture de nombreux services écosystémiques directement reliés à la culture suivante, dont en particulier l'amélioration des propriétés biologiques, chimiques, physiques et hydriques des sols (Tibi and Therond, 2017). Cependant, le choix des CIMS, parfois vécue comme une difficulté par les agriculteurs, dépend rarement de la culture suivante et de ses exigences en N (Cavan et al., 2016).

Afin de favoriser le choix des CIMS en fonction de la culture du tournesol dans un contexte à bas niveaux d'intrants, notre étude cible la réponse du tournesol précédé de différentes CIMS en conditions contrastées de limitation en eau. Le tournesol, en tant que culture de printemps cultivée principalement sans irrigation, a la capacité de mettre en place des processus d'adaptation au déficit hydrique, dépendants de la variété. Le choix des variétés de tournesol avec différentes sensibilités au déficit hydrique pourrait également influencer la réponse du tournesol précédé de CIMS en conditions de déficit hydrique. Dans le cadre de ce travail, les facteurs étudiés sur la succession CIMS-tournesol sont mis en évidence dans le schéma conceptuel ci-dessous (Figure 1.5.).





**Figure 1.5.** Schéma conceptuel représentant les facteurs influençant les services et disservices fournis par les CIMS et les facteurs influençant la réponse du tournesol précédé de CIMS. Les facteurs étudiés dans la thèse sont représentés en blanc.

Pour mieux comprendre les processus en jeu et créer un cadre pour produire des outils de conseil à la filière, il est essentiel de :

- Déterminer et quantifier les fonctions abiotiques des CIMS implantées sur une longue période durant l'interculture et durant le cycle du tournesol, principalement reliées à l'eau et à l'N ;
- Déterminer l'impact des CIMS sur l'implantation, le développement, la croissance et la productivité du tournesol dans des conditions limitantes en eau ;
- Déterminer les réponses de variétés de tournesol avec des sensibilités contrastées au déficit hydrique précédées de diverses CIMS.

De façon plus précise, nous aborderons quatre questions spécifiques dans cette étude.

En lien avec les exigences et l'absorption en N du tournesol au cours de son cycle ainsi que les dynamiques de minéralisation des résidus de CIMS, sur la base de l'état de l'art, nous émettons les hypothèses suivantes :

- La croissance et le rendement du tournesol sont améliorés s'il est précédé par une modalité de CIMS implantée sur une longue période à base de légumineuse en pure ou en mélange, ayant un ratio C:N inférieur à 20, en comparaison au sol nu.

- Les CIMS majoritairement constituées de non légumineuses, ayant des ratio C:N supérieurs à 25, réduisent la croissance et le rendement du tournesol en comparaison au sol nu, par une faible quantité d'N disponible dans le sol au semis du tournesol et une phase d'immobilisation nette de l'N.
- Les CIMS qui minéralisent tardivement l'N peuvent ralentir la vitesse de sénescence du tournesol permettant d'améliorer la teneur en huile ainsi que le remplissage des graines et par conséquent le rendement du tournesol.

*Ainsi, nous étudierons comment les CIMS implantées sur une longue période impactent les performances du tournesol au niveau physiologique et développemental dans un système non-fertilisé (Chapitres 2 et 3).*

En lien avec l'importante variabilité génétique du tournesol, associée à la sensibilité au déficit hydrique et à l'absorption et la redistribution de l'N, et les interactions connues entre l'eau et l'N, nous pouvons établir les hypothèses suivantes :

- Les variétés à expansion foliaire et/ou transpiration tardive (variétés à stratégie productive) face à un déficit hydrique ont la capacité d'absorber et d'utiliser l'N issu des CIMS, à l'inverse des variétés à expansion foliaire et transpiration précoces (stratégie conservative).
- Le choix variétal du tournesol permet d'atténuer les disservices des CIMS, plus particulièrement la compétition préemptive pour l'eau et l'immobilisation de l'N.

*Ainsi, nous étudierons comment les variétés de tournesol ayant des sensibilités variables au déficit hydrique répondent en présence des traitements de CIMS (Chapitres 2 et 3).*

En lien avec la nutrition azotée du tournesol en conditions de déficit hydrique et le disservice potentiel de compétition préemptive pour l'eau par les CIMS implantées sur une longue période, nous pouvons déduire de la littérature les hypothèses suivantes :

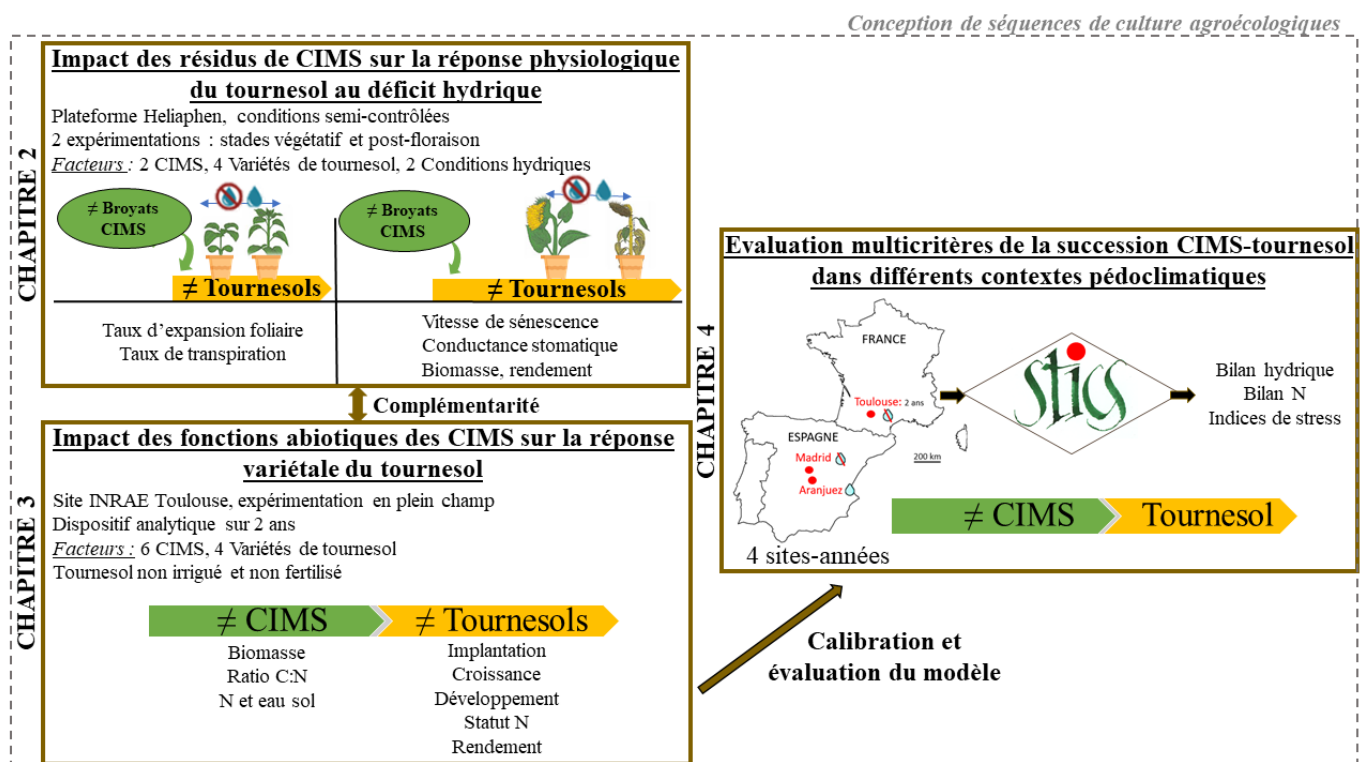
- Les CIMS à base de légumineuses atténuent la réponse du tournesol à un déficit hydrique court et modéré, par une meilleure nutrition azotée de la plante.
- Un déficit hydrique sévère annule les effets positifs des CIMS à base de légumineuses sur la réponse au déficit hydrique du tournesol.
- Les CIMS implantées sur une longue période à base de graminées en pur induisent une forte compétition préemptive pour l'eau, amplifiant le stress hydrique du tournesol.

Ainsi, nous aborderons comment les CIMS influencent les réponses au déficit hydrique du tournesol (*Chapitres 2 et 4*).

Au vu des connaissances et des outils de modélisation disponibles sur la succession CIMS-tournesol, nous développerons la modélisation de la succession CIMS-tournesol dans différents contextes pédoclimatiques à partir de données expérimentales et déterminerons s'il est possible d'approfondir la compréhension de la succession dans les sites étudiés et prédire les réponses du tournesol à plus grande échelle (*Chapitre 4*).

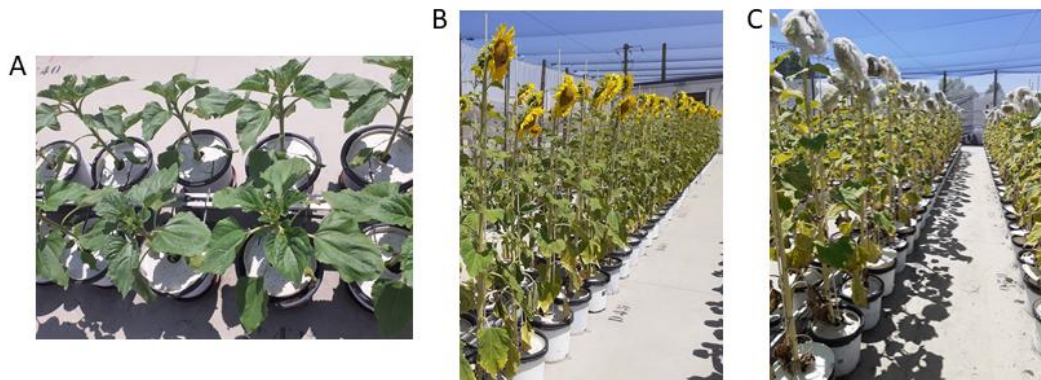
#### 1.4. Méthodologie générale et organisation du manuscrit de thèse

La démarche globale de la thèse est structurée en 3 axes afin d'apporter des réponses aux questions posées. Nous avons mis en place une démarche expérimentale pour tester les effets des CIMS sur le tournesol et les interactions CIMS et variétés de tournesol dans des conditions limitantes en eau. L'organisation de la thèse est représentée dans le schéma ci-dessous (Figure 1.6.).



**Figure 1.6.** Schéma d'organisation méthodologique de la thèse structurée en 3 axes : expérimentations en conditions semi-contrôlées, expérimentation en plein champ, modélisation

Pour commencer, une expérimentation a été réalisée en conditions semi-contrôlées pour simuler précisément l'intensité et la période du déficit hydrique et évaluer la réponse du tournesol en présence de résidus de CIMS en conditions de déficit hydrique par rapport à des conditions irriguées (cf. **Chapitre 2**). Pour cela, un dispositif combinant 2 traitements hydriques, 4 variétés de tournesol et 3 traitements de gestion de la période d'interculture a été mis en place sur la plateforme de phénotypage Heliaphen (INRAE Toulouse) (Figure 1.7.).



**Figure 1.7.** Tournesol sur la plateforme de phénotypage Heliaphen **A.** au stade végétatif (17 mai 2022), **B.** à floraison (20 juin 2022), **C.** à post floraison (12 juillet 2022).

Ensuite, une expérimentation a été mise en place au champ pour caractériser les services et disservices fournis par une diversité de CIMS implantées sur une longue période et les réponses de 4 variétés de tournesol suivant les CIMS dans un système à bas niveaux d'intrants (cf. **Chapitre 3**). Le tournesol a été géré sans aucune fertilisation azotée et aucune irrigation à floraison ou post-floraison, de façon à ne pas masquer les effets des CIMS. Les CIMS et les variétés de tournesol ont été organisées selon un dispositif split-plot en blocs randomisés non complet incluant les traitements de CIMS en parcelles principales et les variétés de tournesol dans des sous-parcelles (Figures 1.8. et 1.9.)



**Figure 1.8.** Présentation du dispositif split-plot en blocs randomisés non complet sur le site de Toulouse **A.** Les traitements de CIMS en parcelles principales (17 janvier 2022) **B.** Les variétés de tournesol dans des sous-parcelles (5 juillet 2022). Photos prises en vue aérienne par drone aux dates indiquées (Rémy Marandel et Mathieu Roy, 2022).



**Figure 1.9.** Photographie du champ de tournesol le 14 juin 2022 sur le site de Toulouse

Enfin, nous avons utilisé la modélisation pour appuyer la compréhension de la succession CIMS-tournesol en conditions limitantes en eau, en cibant les bilans hydrique et azoté et la combinaison des stress hydriques et azotés subis par le tournesol (cf. **Chapitre 4**). Les données expérimentales de successions CIMS-tournesol élargies à des contextes climatiques semi-arides ont été mobilisées pour ces travaux de modélisation à l'aide du modèle de culture STICS.

## **2. Chapter 2: Cover crop residues mitigate impacts of water deficit on sunflower during vegetative growth with varietal differences, but not during seed development**

Ce chapitre a été publié dans la revue *European Journal of Agronomy* en tant que :

Souques, L., Alletto, L., Blanchet, N., Casadebaig, P., Langlade, N.B., (2024). Cover crop residues mitigate impacts of water deficit on sunflower during vegetative growth with varietal differences, but not during seed development. *European Journal of Agronomy* 155, 127-139. <https://doi.org/10.1016/j.eja.2024.127139>

Résumé : La sécheresse, en tant que principal facteur environnemental limitant la croissance des plantes et la photosynthèse, constitue un défi majeur pour l'agriculture dans le contexte du changement climatique. Les températures élevées et le stress hydrique affectent les cultures en fonction de leur stade de développement et de leur tolérance génétique. Le choix de variétés de tournesol adaptées et de pratiques de gestion appropriées peut atténuer les impacts du déficit hydrique sur la croissance, la physiologie et la productivité, mais avec des interactions complexes entre le génotype et l'environnement. Les cultures intermédiaires multi-services (CIMS), principalement utilisées comme cultures pièges à nitrate et/ou engrais verts, peuvent libérer de l'azote minéral après destruction, influençant ainsi la croissance et le développement de la culture suivante. Ici, nous avons étudié comment la dynamique et la quantité d'azote libérée par les résidus de CIMS peuvent influencer les réponses du tournesol au déficit hydrique. Dans des expériences semi-contrôlées, en utilisant la plateforme de phénotypage à haut débit Heliaphen, nous avons testé les impacts du déficit hydrique sur les stades végétatifs et post-floraison de quatre variétés de tournesol en pots, dans lesquels des résidus de seigle (*Secale cereale* L.) ou de vesce (*Vicia villosa* R.) avaient été incorporés avant le semis. Nous avons étudié les impacts du déficit hydrique pendant le stade végétatif sur la croissance et la transpiration du tournesol et ceux du déficit hydrique pendant le stade post-floraison sur la physiologie et la productivité du tournesol. Dans des conditions bien irriguées, les résidus de vesce ont augmenté la croissance et la productivité du tournesol. Dans des conditions de déficit hydrique, les résidus de CIMS ont atténué la réponse au déficit hydrique lorsqu'ils étaient appliqués au stade végétatif, en limitant une diminution de l'expansion foliaire, mais ils ne l'ont pas atténuée après la floraison. En effet, pendant le remplissage des graines, un déficit hydrique sévère a annulé les effets positifs des CIMS sur la productivité. Les variétés ont réagi différemment aux résidus de CIMS pendant les stades végétatifs et post-floraison.

2. Chapter 2: Cover crop residues mitigate impacts of water deficit on sunflower during vegetative growth with varietal differences, but not during seed development

Des recherches supplémentaires sont nécessaires pour comprendre les impacts de l'intensité et de la période du déficit hydrique sur la croissance, la physiologie et le rendement des variétés de tournesol après les CIMS.



## Cover crop residues mitigate impacts of water deficit on sunflower during vegetative growth with varietal differences, but not during seed development

Lucie Souques<sup>a,b,c</sup>, Lionel Alletto<sup>b</sup>, Nicolas Blanchet<sup>c,d</sup>, Pierre Casadebaig<sup>b</sup>, Nicolas B. Langlade<sup>c\*</sup>

<sup>a</sup> AgroParisTech, 75005 Paris, France

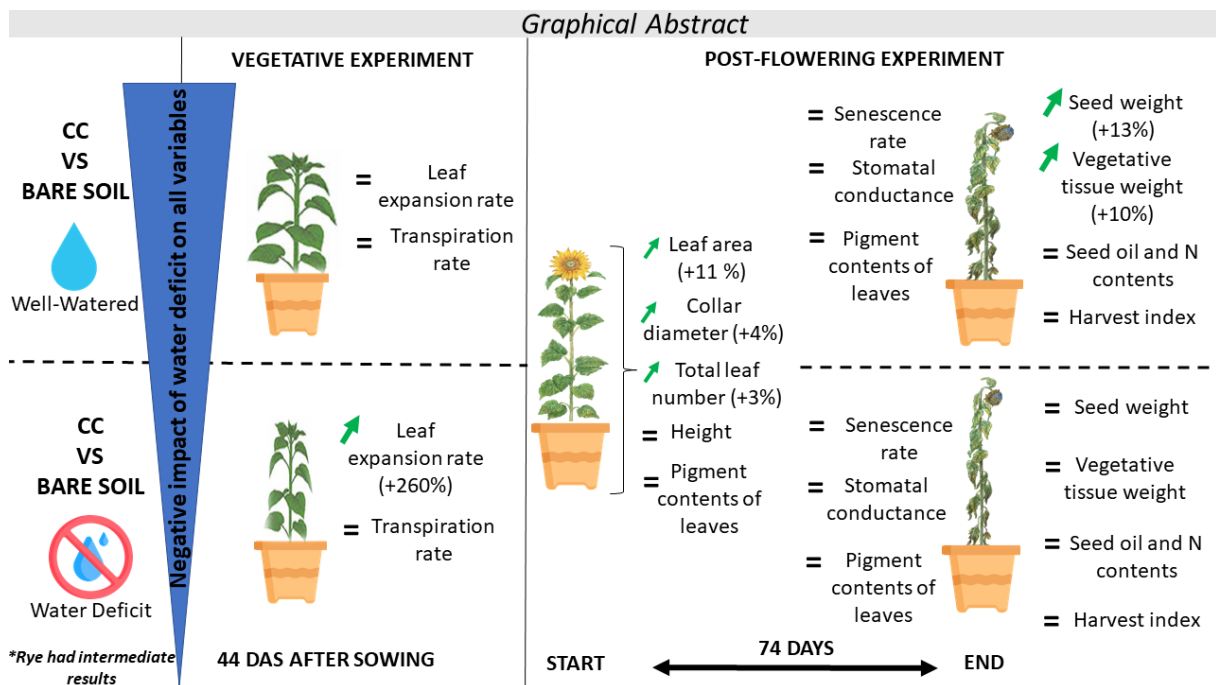
<sup>b</sup> Université de Toulouse, INRAE, UMR AGIR, F-31326, Castanet-Tolosan, France

<sup>c</sup> Université de Toulouse, INRAE, UMR LIPME, F-31326, Castanet-Tolosan, France

<sup>d</sup> Université de Toulouse, INRAE, UE APC, F-31326, Castanet-Tolosan, France

\*corresponding author: Nicolas B. Langlade, nicolas.langlade@inrae.fr

### Graphical Abstract



### Abstract

Drought, as a major environmental factor that limits plant growth and photosynthesis, is a challenge for agriculture in the context of climate change. High temperatures and drought stress impact crops as a function of their stage of development and genotypic tolerance. Choosing adapted sunflower (*Helianthus annuus* L.) varieties and management practices can mitigate impacts of water deficit on growth, physiology and productivity, but with complex genotype × environment interactions. Cover crops (CC), used mainly as catch crops and/or green manure, can release mineral nitrogen after destruction, which influences growth and development of the following crop. Here, we studied how nitrogen released by CC residues can influence water deficit responses of sunflower.



In semi-controlled experiments, using the high-throughput phenotyping platform Heliaphen, we tested impacts of water deficit on vegetative and post-flowering stages of four sunflower varieties in pots, in which CC residues of rye (*Secale cereale* L.) or vetch (*Vicia villosa* R.) had been incorporated before sowing. We studied impacts of water deficit during the vegetative stage on sunflower growth and transpiration and water deficit during the post-flowering stage on sunflower physiology and productivity. Under well-watered conditions, CC residues of vetch increased sunflower growth and productivity. Under water deficit conditions, CC residues mitigated the water-deficit response when applied during the vegetative stage, by limiting a decrease in growth, but they did not mitigate it post-flowering. Varieties responded differently to CC residues during vegetative and post-flowering stages. During seed development, severe water deficit cancelled out positive impacts of CC on productivity. Further research is needed to understand impacts of the intensity and period of water deficit on sunflower growth, physiology and yield following CC.

### **Highlights**

- \* Cover crop (CC) residues mitigate impacts of water deficit during vegetative stage on sunflower growth
- \* CC residues of vetch increase productivity under well-watered conditions
- \* Sunflower varieties respond differently to CC residues at vegetative and post-flowering stages
- \* Post-flowering water deficit cancels out positive effects of CC residues on yield productivity

**Keywords:** agroecological transition, climate change adaptation, drought, ecosystem services, vetch, rye

### 2.1. Introduction

Sunflower (*Helianthus annuus* L.) is known for its low water, nitrogen (N) and pesticide requirements and is thus the oilseed crop cultivated most in arid and semi-arid climates (irrigation or rainfed) and in temperate climates (primarily rainfed) (Garcia-Vila and Fereres, 2012). Sunflower cultivation is impacted by the increasing temperatures and drought stresses caused by climate change (Debaeke et al., 2017b). In France, only 6% of total sunflower area is irrigated (Agreste, 2020), with a mean application of ca.70 mm that is usually split into two applications (Agreste, 2017).

Irrigation is significantly less common for sunflower than for other spring crops such as grain maize (*Zea mays* L.), 30% of whose area in France is irrigated with a mean of 150 mm, or soybeans (*Glycine max* (L.) Merr.), nearly 40% of whose area in France is irrigated with a mean of 140 mm (Agreste, 2017, 2020). Sunflower is also known for its low requirements for N fertilizer, with a mean application of 44 kgN.ha<sup>-1</sup>, compared to 144 kg N.ha<sup>-1</sup> for grain maize (Agreste, 2017). N fertilizers are usually applied at sowing and/or before the stage 14 leaves during vegetative growth (Lecomte, 2020).

Worldwide, sunflower is usually grown in 3-4 year rotations with cereals (e.g. common wheat (*Triticum aestivum* L.), durum wheat (*Triticum turgidum* L. subsp. *durum*), maize (*Zea mays* L.), sorghum (*Sorghum bicolor* L.), soybean and beans (*Phaseolus vulgaris* L.). Sunflower is particularly well adapted to agroecological systems due to its short cycle, high disease and pest resistance and yield stability in low-input systems. In organic farming, mean sunflower yields can reach up to 90% of those in conventional farming in France (Lieven and Wagner, 2012). Sunflower maintains its productivity and profitability even when fertilizer and pesticide inputs are decreased in systems with cultivar mixtures, cover crops (CC) or sorghum, compared to a common 2-year durum wheat/sunflower cropping system with no decrease in chemical inputs (Bonnet et al., 2021).

The phenotypic plasticity (i.e. ability of a phenotype to adapt to environmental conditions) of sunflower is well-documented (Mangin et al., 2017; Nicotra et al., 2010; Temme et al., 2022). Sunflower is generally considered drought-tolerant, with larger ability to extract water than other crops (Anderson, 1979; Dardanelli et al., 1997; Garcia-Vila and Fereres, 2012). Water deficit changes plant water status when the soil water available does not meet the canopy's evaporative demand (Tardieu et al., 2018). Several studies have identified impacts of water deficit on leaf expansion, stomatal conductance and thus transpiration rate of sunflower genotypes (Connor et al., 1985; Connor and Jones, 1985; Connor and Sadras, 1992; Gimenez and Fereres, 1986). Before flowering, water deficit strongly influences leaf expansion, which influences growth, solar radiation interception and water use, while after flowering, stomatal conductance strongly influences the water status of a plant under water deficit, which influences cell extension and metabolic activity, and therefore photosynthesis, pollination and fecundation (Connor and Hall, 1997). Water deficit decreases leaf expansion and then stomatal conductance when the fraction of transpirable soil water (FTSW) falls below 0.85 and 0.40, respectively (Garcia-Vila and Fereres, 2012; Sadras et al., 1993). FTSW quantifies the degree of leaf expansion and transpiration responses to water deficit (Sinclair, 2005b).

Rate responses can be produced by different FTSW depending on the genotype (Mojayad and Planchon, 1994; Pereyra-Irujo et al., 2008a). Sunflower genotypes use two main drought-tolerance strategies: conservative or productive (Casadebaig et al., 2008b; Duruflé et al., 2023; Rengel et al., 2012). In the conservative strategy, sunflower responds to drought by decreasing leaf expansion and closing stomata when the FTSW is relatively high, i.e. lower decrease of water availability. In the productive strategy, sunflower maintains its leaf expansion and transpiration rate despite the water deficit. Genotypes with the conservative strategy would be most adapted to environments with severe water deficits, while genotypes with the productive strategy would be most adapted to environments with short, frequent and moderate water deficits that alternate with well-watered periods.

Flowering and seed filling are the stages most sensitive to water deficit, which can decrease seed weight and number and oil content (Anderson, 1979; Andrianasolo et al., 2014, 2016a). For example, water deficit can decrease pollination and fertilization during flowering and reduce photosynthesis, which provides most of the carbohydrates used for seed development and oil accumulation after flowering (Connor and Hall, 1997; Merrien, 1992). Water deficit after flowering can also increase leaf senescence and thus decrease yield by shortening the seed-filling stage (Moschen et al., 2019, 2017). However, higher N availability after flowering can decrease the senescence rate and increase yield, as observed in some studies (Goswami and Srivastava, 1988; B. Steer et al., 1985). After flowering, N supply helps maintaining the area of green leaves and photosynthesis, which influence the amount of solar radiation intercepted and carbon assimilated during seed filling, which in turn influence seed weight and oil content. Thus, water and N influence the growth, physiology and productivity of sunflower. Some studies have addressed effects of the interaction between water deficit and N supply on sunflower (Ahmad et al., 2014; Gonzalez-Dugo et al., 2010). N and water deficits are related because N mineralization depends on soil water and the solubilization of mineral N, which can be taken up by roots, as simulated by the SUNFLO crop model (Quemada and Gabriel, 2016). Thus, water deficit can decrease the amount of mineral N in the soil available for crops. In addition, water deficit can influence plant physiological mechanisms such as leaf expansion, which can in turn influence crop N demand. Increasing the N supply can increase biomass production by increasing the amount of solar radiation intercepted and can increase yield under moderate water deficit (Nielsen and Halvorson, 1991). However, under severe water deficit, the larger leaf area and thus water use can increase water deficit and further decrease plant growth and yield (Ashraf et al., 2001; Nielsen and Halvorson, 1991).

Adoption of CC by farmers is an important tool in the design of agroecological cropping systems (Lamichhane and Alletto, 2022). CC, which are grown either at the same time as a cash crop or during the fallow period between two cash crops, provide multiple ecosystem services, such as decreasing nitrate leaching for most CC species, improving soil structure and fertility, protecting soils from erosion and regulating pests (Blanco-Canqui et al., 2015; Justes and Richard, 2017). Most CC are not harvested and are usually terminated before sowing the following crop by plowing them into the soil or leaving them on the soil as mulch (e.g. after crushing, chemical destruction or frost) (Justes et al., 2012; Justes and Richard, 2017). The duration of the fallow period can range from a few days (e.g. sowing a winter crop after a late harvest) to nearly 9 months (e.g. for a spring crop). Most of the ecosystem services that CC provide are related to the functionality, diversity and biomass that they produce, which depends greatly on how long they grow and the species and variety cultivated (Couëdel et al., 2018; Thorup-Kristensen et al., 2003). Non-legume CC absorb large amounts of mineral N from the soil and decrease nitrate leaching effectively, while legume CC can fix atmospheric N through symbiosis and release it for the following cash crop (Couëdel et al., 2018; Thorup-Kristensen et al., 2003). Legume CC release more N than non-legume CC do, as reflected in their lower C:N ratio (10-20), which also leads to faster mineralization of legume CC residues. The higher C:N ratio of non-legume CC (20-30) results in lower and slower mineralization of their residues. A moderate C:N ratio (> 25) can lead to N immobilization by micro-organisms that assimilate soil mineral N to meet their N requirements (Nicolardot et al., 2001). Thus, the CC chosen is a key factor that influences potential ecosystem services or disservices of CC and can influence the yield of the following cash crop. Effects of CC during the fallow period and their residues during the sunflower cycle have been described in studies that focused mainly on the final yield. In the literature, most legume CC (in a monocrop or mixture) increased or did not decrease sunflower yield (Ait Kaci Ahmed et al., 2022; Rosner et al., 2018b; Wortman et al., 2012), while non-legume CC could decrease it (Adeux et al., 2021; Ait Kaci Ahmed et al., 2022; Meyer et al., 2022a), perhaps due to N immobilization and water deficits caused by late destruction and spring drought. Drought during the sunflower cycle can influence the effects of CC (Adeux et al., 2021). However, little is known about how ecosystem services of CC (especially N mineralization of residues) can influence water-deficit responses of sunflower. In the present study, we investigated morphological, phenological and physiological responses of sunflower varieties that differed in drought sensitivity using the semi-controlled environment of the Heliaphen phenotyping platform.

At vegetative and post-flowering stages, we characterized sunflower plasticity among varieties in response to water deficit and CC residues, and how CC can mitigate negative impacts of water deficit on growth and physiological processes.

## 2.2. Materials and Methods

### 2.2.1. Plant materials and growing conditions

The water-deficit experiments performed during the vegetative (code experiment 22HP05) and post-flowering (code experiment 22HP04) stages were performed in the outdoor Heliaphen phenotyping platform at the INRAE research station, Auzeville-Tolosane, France (43° 31' N, 1° 29' E). The Heliaphen platform is a 650 m<sup>2</sup> outdoor phenotyping platform in which an autonomous moving robot weighs, irrigates and phenotypes plants grown in pots. The platform allows the environment (e.g. soil) and management factors (e.g. irrigation, fertilization) to be controlled and plant responses to water deficit to be measured precisely (Gosseau et al., 2019). In each experiment, 144 plants, corresponding to 36 each of four sunflower varieties (MAS 86OL, MAS 89M, MAS 98K and CARRERA (MAS Seeds, France)), were grown in 15 L pots (28 cm diameter X 25 cm height). These varieties have contrasting water-deficit-response parameters for leaf expansion rate and transpiration rate, which were previously measured on the Heliaphen platform using the method of Casadebaig (2008) (Table 2.1).

**Table 2.1.** Parameters for the water-deficit response in the SUNFLO crop model for the sunflower varieties studied (Casadebaig et al., 2008; Gosseau et al., 2019 and INRAE data). Values correspond to the model parameter describing the shape of the response of the physiological process to FTSW. The terms in parentheses indicate how early or late the process responds to water deficit (i.e., at lower or higher water deficit, respectively).

Variety	Leaf expansion rate	Transpiration rate
MAS 86 OL	-2.40 (mid-early)	-7.64 (mid-early)
MAS 89 M	-2.15 (early)	-13.98 (late)
CARRERA CLP	-4.55 (late)	-5.40 (early)
MAS 98K	-3.68 (mid-late)	-8.68 (mid-late)

To represent different management strategies during the fallow period before sunflower cultivation, the pots contained either leached potting soil alone, to represent bare-soil fallow management, or the same soil supplemented with CC crushed rye (*Secale cereale* L.) (a grass) or CC hairy vetch (*Vicia villosa* Roth.) (a legume).

All three treatments were performed under well-watered (WW) or controlled water deficit (WD) conditions that were automatically monitored using the robot. Under water deficit conditions, irrigation was stopped. Further details are presented in the description of experiments. Each treatment had six replicates.

Each pot was filled with 15 L of potting soil (PAM 2 Proveen, Bas Van Buuren, Netherlands), composed of black and blond peats, clay and substrate fertilizer (PG MIX 12-14-24), and covered with a 3 mm silicone sheet to prevent evaporation from the soil. Before the experiment began, the pots were irrigated abundantly for one week to leach mineral N from the soil in order to homogenize and decrease its N stock. Using a planter, two soil cores (0.3 L/core) were sampled from each pot at sowing, flowering (12 July) and harvest (29 August), and they were combined to represent the pot's soil. Contents of mineral N (i.e. nitrate and ammonium) in the soil were measured using a continuous flow auto-analyzer (Skylar 51,000, Skalar Analytic, Erkelenz, Germany) (standard NF ISO 14256-2). At sowing, mean mineral N content of the soil was 31 mg N.kg<sup>-1</sup>. On 12 July and 29 August, the mineral N content of the potting soil was low (< 15 mg N.kg<sup>-1</sup>) and had not been influenced by the CC treatment. On 29 Aug, the mineral N content of the soil was slightly higher under WD than under WW (Table 2.2).

**Table 2.2.** Mean ( $\pm 1$  standard error) soil mineral nitrogen (mg N.kg<sup>-1</sup>) in the soil on 12 Jul (the end of flowering) (n = 4) and 29 Aug (harvest) (n = 12) by water regime (well-watered or water deficit) and cover crop treatment (vetch, rye or bare soil). n.d.: no data.

<b>Regime</b>	<b>Treatment</b>	<b>12 Jul</b>	<b>29 Aug</b>
<b>Well-watered</b>	Vetch	4.0 $\pm$ 0.5	7.0 $\pm$ 1.9
	Rye	6.0 $\pm$ 1.4	9.0 $\pm$ 4.6
	Bare soil	6.0 $\pm$ 1.4	9.0 $\pm$ 2.8
<b>Water deficit</b>	Vetch	n.d.	12.0 $\pm$ 4.9
	Rye	n.d.	15.0 $\pm$ 2.8
	Bare soil	n.d.	11.0 $\pm$ 4.8

The water status of plants was managed daily by the Heliaphen robot, as described by Gosseau et al. (2019). FTSW was used as an indicator of water deficit experienced by plants and estimated as follows:

$$\text{FTSW} = \text{ATSW}/\text{TTSW} \quad [\text{Eq. 1}]$$

where ATSW is the available transpirable soil water, and TTSW is the total transpirable soil water.

ATSW and TTSW were calculated as follows:

$$\text{ATSW} = w_d - (w_{full} \times 0.39) \quad [\text{Eq. 2}]$$

$$\text{TTSW} = w_{full} (1 - 0.39) \quad [\text{Eq. 3}]$$

where  $w_{full}$  is the mass of the pot at field capacity (g), and  $w_d$  is the mass of the pot on day  $d$  (g) (Blanchet et al., 2018).

CC were sown in Sep 2021 and sampled in Apr 2022 at INRAE, Auzeville-Tolosane. Fresh biomass including weeds (105 g fresh weight, corresponding to 24 or 30 g dry weight of hairy vetch or rye, respectively) were incorporated in the top 10 cm of soil in the pots five days before sowing sunflower on the Heliaphen platform. Rye and hairy vetch were chosen because they differ in the C:N ratio of their aboveground biomass. CC plots contained weeds (in majority, perennial ryegrass (*Lolium perenne* L.) that were collected with the CC and whose aboveground biomass, N content and C:N ratio were measured before use (Table 2.3).

**Table 2.3.** Aboveground dry biomass (cover crop (CC), weeds and total (CC + weeds)) per pot (g), nitrogen (N) content (%) and C:N ratio of residues used in the study.

Residue	Biomass (g)			N content (%)			C:N ratio		
	CC	Weeds	Total	CC	Weeds	Total	CC	Weeds	Total
Hairy vetch	12.0	12.0	24.0	3.0	1.5	2.3	15.0	29.0	22.0
Rye	24.0	6.0	30.0	2.0	1.0	1.5	28.0	42.0	31.0

To characterize the CC residues, a sample of each was dried at 80°C for 48 h, weighed and ground to measure total carbon and N concentrations via elemental analyses based on the Dumas method (MicroVario Cube, Elementar, Langenselbold, Germany) (Hansen, 1989). Climatic metadata from CLIMATIK, the agrometeorological database of INRAE, were collected from the station's weather station (no. 31035002; 43° 31' 44.4" N, 1° 30' 14.4" E).

## 2.2.2. Vegetative and post-flowering water-deficit experiments

### 2.2.2.1. Vegetative water-deficit experiment

The vegetative water-deficit experiment (22HP05) was performed from 7 Apr 2022 (sowing) to 21 May 2022.

After sowing but before beginning the water deficit, plants were fertilized with 1.5 g of the oligo-element product Hortrilon® (1 g.L<sup>-1</sup>) (0.5% boron, 2.5% copper, 5.0% iron, 2.5% manganese, 0.5% molybdenum and 0.5% zinc), but no N fertilizer was applied.

Under WD, irrigation was stopped from the B6-B7 stage (6-7 leaves) until 10 days later (i.e. 44 days after sowing). Meanwhile, under WW, plants were irrigated to maintain soil water at field capacity (FTSW = 1).

The plant transpiration rate ( $\text{g}\cdot\text{cm}^{-2}\cdot\text{d}^{-1}$ ) was calculated as the amount of water lost per unit of total leaf area per day and then normalized by dividing the value under WD by the mean value under WW, corresponding to the ratio of the transpiration rate.

The total amount of water lost per plant ( $\text{g}\cdot\text{d}^{-1}$ ) was estimated for each pot using an automated weighing robot (Blanchet et al., 2018; Gosseau et al., 2019).

Total leaf area ( $\text{cm}^2$ ) was predicted using a generalized linear model (GLM) based on features obtained from image analysis as described in Casadebaig et al. (2023). When weighing plants, a light-curtain sensor (Rapidoscan RS-C-025-768-ECT) was used to produce a black-and-white image of the plant's silhouette. Four features were then calculated by IPSO Phen software analysis of these images: projected area, hull area, bounding box area and plant height. The GLM was fitted to data from previous experiments 18HP10 and 19HP10 (available at <https://sunrise-archive.toulouse.inra.fr>), using 1238 plant observations under both WW and WD. The GLM predicted total leaf area with a mean squared error of  $2500 \text{ cm}^2$ . The relative error of 11% was sufficiently low to predict total plant area accurately in our experiments. The leaf expansion rate ( $\text{cm}^2\cdot\text{d}^{-1}$ ) was calculated as the difference between two successive daily measurements and then normalized by dividing the value under WD by the mean value under WW, corresponding to the ratio of the leaf expansion rate.

#### 2.2.2.2. Post-flowering water-deficit experiment

The post-flowering water-deficit experiment (22HP04) was performed from 7 Apr 2022 (sowing) to 29 Aug 2022 (harvest).

Under WD, irrigation was stopped from the flowering stage (F1) until FTSW in the soil in any pot decreased to 0.2 (Figure A.2.1.). At that point, the pots were irrigated to maintain the FTSW at 0.2 until 5 Aug to impose a severe water deficit but ensure adequate seed filling for harvest. In contrast, under WW, plants were irrigated to maintain soil water at field capacity (FTSW = 1) until 5 Aug.

Plants were fertilized with 8.1 g of the oligo-element product Hortrilon® ( $4.6 \text{ g}\cdot\text{L}^{-1}$ ) over seven weeks (from 7 May to 1 Jul) and with 2.8 g of Peters® Professional 17-07-27 NPK ( $12 \text{ g}\cdot\text{L}^{-1}$ ) once per week from 27 May to 1 Jul.



Plant height and collar diameter (cm) were measured, and the total number of leaves was counted at the flowering stage before the water deficit began. The flowering date of each plant was recorded.

Total leaf area was estimated at flowering using the method of Blanchet et al. (2018) because IPSO Phen software is calibrated only for sunflower plants at the vegetative stage.

The leaf senescence rate was determined as the slope of the leaf senescence ratio over time, which was calculated as the number of senescent leaves (i.e. with < 50% of green area) divided by the total number of leaves. The number of senescent leaves was counted at flowering and on 5, 13 and 29 Jul.

Chlorophyll, anthocyanin and flavonol contents of leaves and the N balance index (NBI) were measured on leaf N-5 with 3 readings per leaf, using an optical sensor (Dualex® Scientific +, FORCE-A, France), at flowering and on 30 Jun and 7, 13 and 21 Jul. Leaf stomatal conductance was also measured on leaf N-5 using a porometer (LI-600, LI-COR, Bad Homburg, Germany) on 30 Jun.

Aboveground biomass, seed weight, seed number and thousand-kernel weight (TKW) of each plant were measured at harvest (29 Aug). Aboveground biomass and seeds were ground to measure total N concentration via elemental analyses based on the Dumas method (MicroVario Cube). The harvest index was calculated as a plant's seed weight divided by its aboveground biomass at harvest. Water-use efficiency ( $\text{g}\cdot\text{L}^{-1}$ ) was calculated as sunflower dry yield divided by rainfall plus irrigation from flowering until harvest. Nitrogen utilization efficiency ( $\text{g seeds}\cdot\text{g}^{-1}\text{ N}$ ) was calculated as seed weight divided by the amount of N in total aboveground biomass at harvest (Congreves et al., 2021; Keipp et al., 2019). Seed oil content was measured using a *nuclear magnetic resonance* analyzer (minispec MQ10, Bruker, Billerica, Massachusetts, USA). The amount of oil in seeds was calculated as plant's oil seed content multiplied by its seed weight.

### 2.2.3. Statistical analysis

All data were analyzed using R software (R Core Team, 2023). The linear model used consisted of three factors – CC treatment ( $\beta 1$ ), water regime ( $\beta 2$ ) and sunflower variety ( $\beta 3$ ) – and their interactions:

$$Y_{ijk} = \beta 0 + \beta 1_i + \beta 2_j + \beta 3_k + (\beta 1 \beta 2)_{ij} + (\beta 1 \beta 3)_{ik} + (\beta 2 \beta 3)_{jk} + (\beta 1 \beta 2 \beta 3)_{ijk} + \epsilon_{ijk}$$

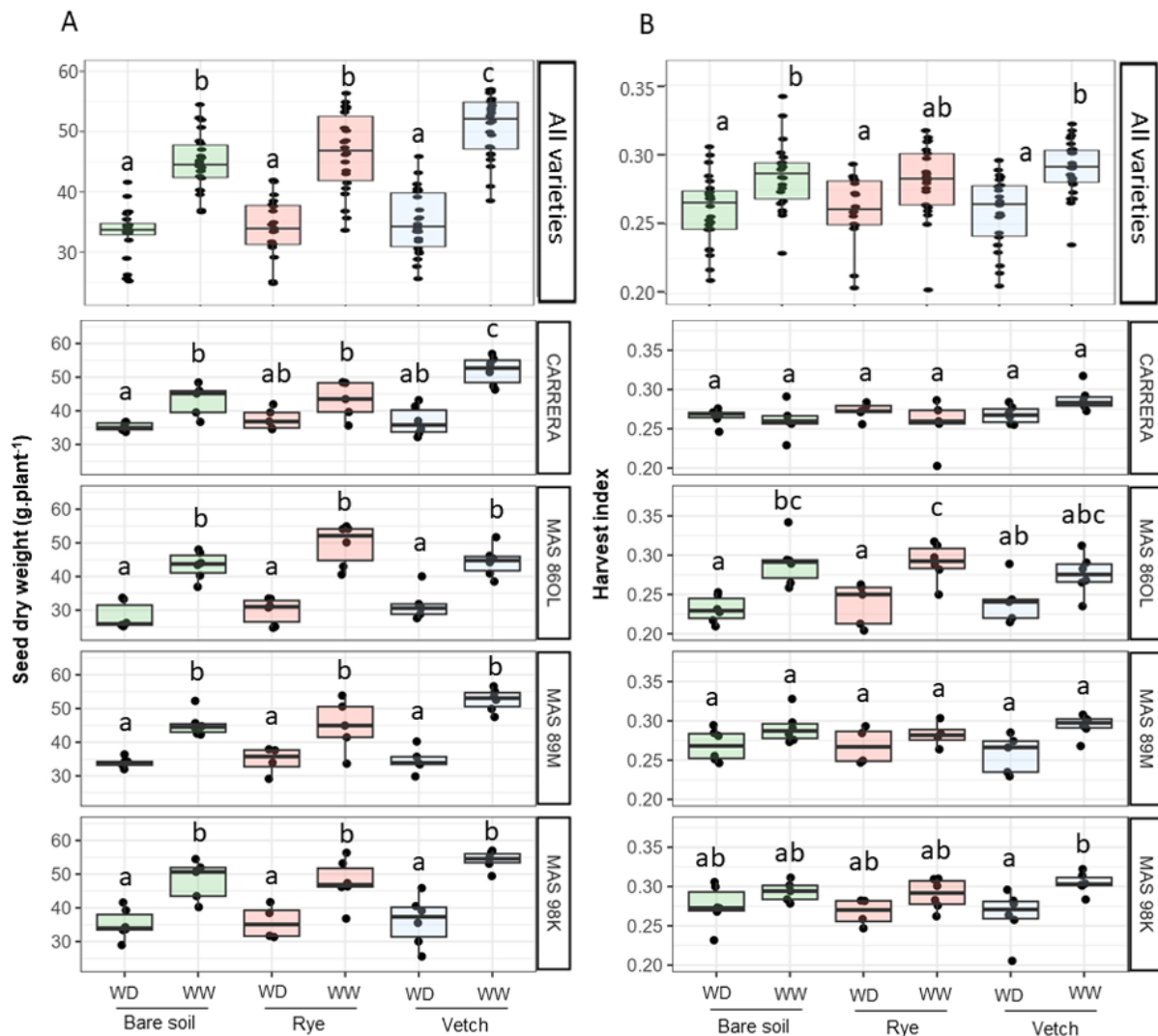
Analysis of variance was used to test effects of treatments on plant traits and productivity measured during each experiment. Temporal parameters (leaf expansion rate, transpiration rate) have been evaluated with the effect of time (as DAS) together with factors  $\beta_1$ ,  $\beta_2$ ,  $\beta_3$  in the above model and then tested for each day of measurement with this model. Post-hoc multiple comparisons (Tukey's test) were performed to compare treatments within a factor. Differences among treatments were considered significant at  $\alpha = 0.05$ .

## 2.3. Results

### 2.3.1. Impacts of cover crops and water deficit on seed production

The experimental conditions in outdoor pots allowed effects of the interaction of CC and water deficit on yield to be studied. In the study, the mean seed weight (32 g.plant<sup>-1</sup>) is agreed with that estimated for the mean French sunflower yield in 2022 (31.5 g.plant<sup>-1</sup>, corresponding to the mean yield of 2.05 t.ha<sup>-1</sup> and assuming a stand of 65 000 plants.ha<sup>-1</sup>). For all four varieties, water deficit decreased seed weight, seed number and TKW by 28%, 19% and 11%, respectively, compared to those under WW ( $p < 0.001$ ). Seed number differed significantly among MAS 86OL, MAS 89M, MAS 98K and CARRERA ( $p < 0.001$ ) only under WD (787, 931, 940 and 1143 seeds respectively), as did seed weight (30, 34, 36 and 37 g.plant<sup>-1</sup> respectively) ( $p = 0.04$ ). However, CARRERA had the lowest TKW for both water regimes.

The presence of CC significantly increased seed weight, seed number and TKW averaged over varieties, compared to those with bare soil ( $p < 0.001$ ,  $p = 0.045$  and  $p < 0.001$ , respectively) but in a contrasting way depending on the type of CC and water regime (Fig. 2.1). Under WW, rye and vetch residues increased seed weight by 9% and 13%, respectively, and TKW by 8% and 6%, respectively, compared to those with bare soil ( $p = 0.01$  and  $p < 0.0001$ , respectively). Under WW, vetch residues increased seed number by 7%, compared to that with bare soil ( $p = 0.02$ ). Under WD, CC did not significantly influence seed weight, seed number or TKW. The interaction between CC and variety significantly influenced TKW ( $p = 0.04$ ), with the strongest effect for MAS 89M under WW, with rye residues resulting in significantly higher TKW (48 g) than that with bare soil (38 g). In addition, vetch residues increased significantly seed weight compared to bare soil, only for CARRERA ( $p = 0.008$ ), particularly in WW conditions (Fig. 2.1).



**Figure 2.1.** (A) Seed weight (g. plant<sup>-1</sup>) and (B) harvest index by sunflower variety as a function of water regime (water deficit (WD) or well-watered (WW)) and cover crop treatment (bare soil, rye or vetch). Each boxplot represents a mean of 6 replicates. Different letters indicate significant ( $p < 0.05$ ) differences among groups (water regimes by CC) for each variety according to Tukey's test.

The harvest index decreased by 9% under WD (Fig. 2.1). Harvest-index responses of varieties differed significantly between water regimes ( $p < 0.001$ ). Under WW, MAS 98K had the highest harvest index (26.5), followed by MAS 86OL (24.8), MAS 89M (24.7) and CARRERA (24.5), whereas under WD, MAS 86OL had a lower harvest index (15.5) than the other varieties did (mean of 18.6). Overall, CC did not influence the harvest index.

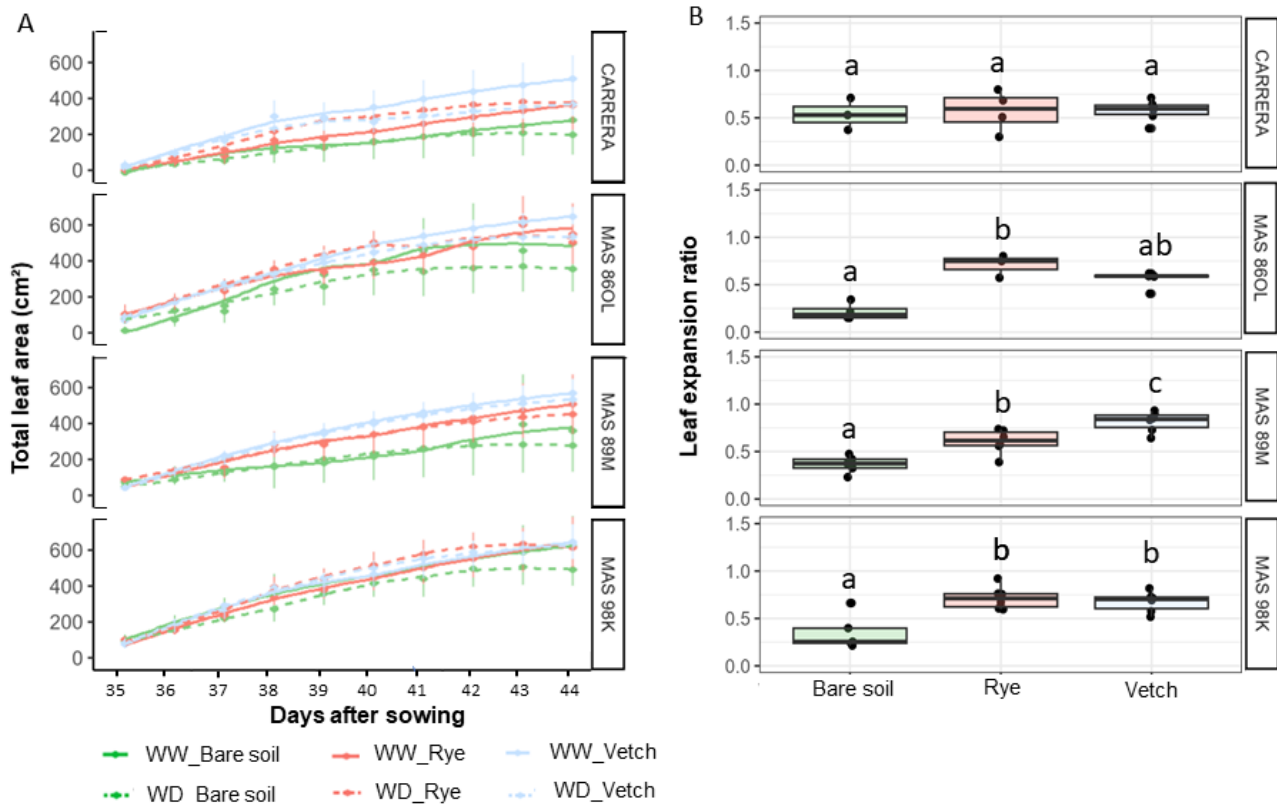
### 2.3.2. Impacts of cover crops and water deficit on seed quality

For all four varieties, water deficit generally had little effect on seed oil content, which was 52.9% under WW and 52.5% under WD ( $p = 0.04$ ) and decreased the amount of oil in seeds ( $p < 0.001$ ). However, varieties showed specific responses depending on the water regime, with significant differences among varieties under WW ( $p = 0.002$ ), in which seed oil content was highest for MAS 86OL (53.1%), intermediate for CARRERA (52.8%) and MAS 98K (52.4%), and lowest for MAS 89M (52.1%). Of note, vetch residues did not influence oil content but increased (+12%) the amount of oil in seeds compared to those with bare soil, particularly under WW ( $p = 0.005$ ). This positive impact was related to the increase in seed weight in the presence of CC.

For all varieties, WD significantly increased seed N content by 32% compared to that under WW ( $p < 0.001$ ) and decreased the amount of N in seeds ( $p = 0.02$ ). Moreover, seed N content differed significantly among varieties under WD ( $p < 0.001$ ), being higher for MAS 86OL (2.4%) than for the other varieties (mean of 2.0%). CC did not influence seed N content, but vetch residues increased the amount of N in seeds by 16% compared to that with bare soil, particularly under WW ( $p = 0.02$ ). This increase was related to the increase in seed weight in the presence of vetch residues (Fig. 2.1A).

### 2.3.3. Cover crops increase early growth and mitigate impacts of water deficit during the vegetative stage

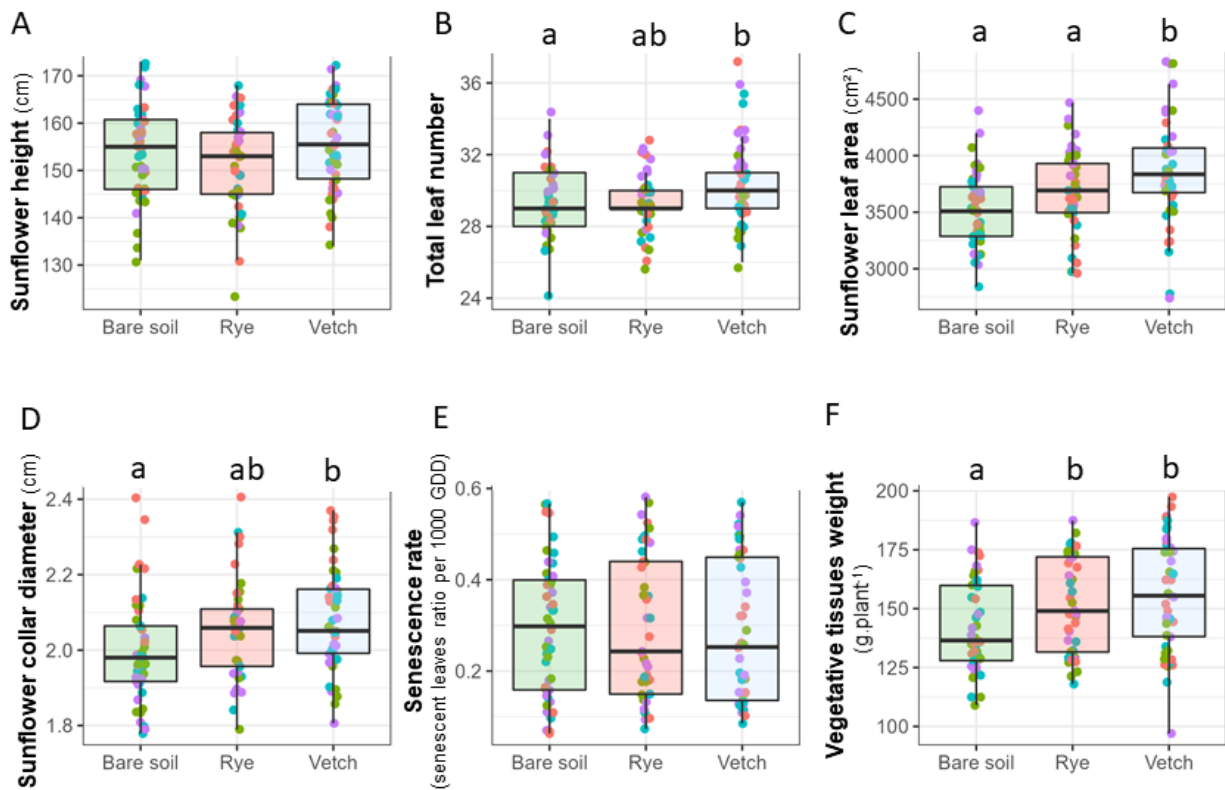
First, we tested a global model including time (DAS), CC, genotype, and water regime and identified that all factors impacted leaf expansion rate (respectively  $p_{time} < 0.001$ ,  $p_{CC} < 0.001$ ,  $p_{genotype} < 0.001$ ,  $p_{water} < 0.001$ ). In order to characterize when CC and water regimes acts, we studied their effects daily. Vetch and rye residues significantly increased the leaf expansion rate by 34% and 36%, respectively, compared to that of bare soil from 35-37 DAS, which corresponded to the B6-B7 stage under both water regimes ( $p < 0.001$ ). WD significantly decreased the leaf expansion rate beginning 41 DAS compared to that under WW ( $p < 0.05$ ) (i.e. by 63% from 41-44 DAS). From 41-44 DAS, CC did not influence the leaf expansion rate under WW but increased it under WD compared to that with bare soil (i.e. by 80 % for rye residues and by 260 % for vetch residues,  $p < 0.0001$ ). The response of the ratio of the leaf expansion rate in the presence of CC differed among varieties ( $p = 0.001$ , Fig. 2.2).



**Figure 2.2.** Growth and water deficit response at the vegetative stage by sunflower variety as a function of water regime (water deficit (WD) or well-watered (WW)) and cover crop treatment (bare soil, rye or vetch). **(A)** Dynamics of total leaf area (from 35 days after sowing (DAS) (stage B6-B7) to 44 DAS). Means and standard errors represent 8 and 4 replicates under WD and WW, respectively. **(B)** Ratio of leaf expansion rate of sunflower under WD relative to that under WW from 7-10 days (41-44 DAS). Each boxplot represents a mean of 8 replicates under WD. Different letters indicate significant ( $p < 0.05$ ) differences among CC treatments by variety according to Tukey's test.

CC residues increased the ratio of leaf expansion rate of MAS 86OL (only in rye residues), MAS 89M and MAS 98K ( $p < 0.001$ ,  $p < 0.001$  and  $p = 0.001$ , respectively), by respectively 50% and 35% for MAS 86OL, 25% and 45% for MAS 89M and 37% and 32% for MAS 98K, illustrating that CC mitigated water stress (Fig. 2.2B). In contrast, CC did not influence the leaf expansion ratio of CARRERA.

At flowering, vetch residues significantly increased total leaf number by 3%, collar diameter by 4% and total leaf area by 11%, but not height, compared to bare soil, while rye residues had intermediate increases (Fig. 2.3). Importantly, CC did not influence the flowering date (Table A.2.1). The morphological phenotypes of the four sunflower varieties at flowering studied did not respond differently to CC.



**Figure 2.3.** Influence of cover crop treatment (bare soil, rye or vetch) on sunflower growth. (A) Height, (B) total leaf number, (C) total leaf area and (D) collar diameter at flowering; (E) Leaf senescence rate from flowering to harvest (leaf senescence ratio per 1000 growing degree days); (F) Vegetative tissues weight at harvest (g). Each boxplot represents a mean of 6 replicates. Different letters indicate significant ( $p < 0.05$ ) differences among CC treatments according to Tukey's test. Marker colors indicate varieties (CARRERA: red, MAS 86OL: green, MAS 89M: blue, MAS 98K: purple).

After flowering, water deficit increased the senescence rate of all varieties by 144% and decreased the biomass of their vegetative tissues at harvest by 20% ( $p < 0.001$ ). Overall, CC did not significantly influence the senescence rate (Fig. 2.3), but interestingly, an interaction among CC, water regime and variety did influence it ( $p = 0.05$ ). In the presence of vetch residues, compared to bare soil, MAS 89M had the lowest senescence rate (-19%) under WW and the highest senescence rate (+56%) under WD. Vetch residues increased the biomass of vegetative tissue at harvest ( $p < 0.0001$ ) by 10% under WW compared to that with bare soil, while rye residues yielded intermediate results (Fig. 2.3).

#### 2.3.4. Impact of water deficit and cover crops on physiology

Similarly, to leaf expansion rate, we tested a global model including time (DAS), CC, genotype, and water regime and identified that all factors impacted transpiration rate (respectively  $p_{time} < 0.001$ ,  $p_{cc} < 0.001$ ,  $p_{genotype} < 0.001$ ,  $p_{water} < 0.001$ ). At the vegetative stage, WD decreased the transpiration rate beginning 41 DAS compared to that under WW ( $p < 0.001$ ), and the final transpiration rate decreased by 13% ( $p < 0.0001$ ). However, CC did not influence the responses of final transpiration rate under WD compared to those under WW, illustrating that CC did not mitigate effects of water deficit on the transpiration rate. Moreover, the ratio of the final transpiration rate differed among sunflower varieties only for MAS 89M ( $p = 0.03$ ), which had a higher transpiration rate with vetch residues than rye residues (Table 2.4).

**Table 2.4.** Mean ratios ( $\pm$  standard error) of the leaf transpiration rate of water-deficit plants ( $n = 8$ ) relative to that of irrigated plants, 44 days after sowing, for each sunflower variety as a function of cover crop treatment: vetch, rye or bare soil. Different letters indicate significant ( $p < 0.05$ ) differences between treatments for each variety using Tukey's test.

<b>Treatment</b>	<b>CARRERA</b>	<b>MAS 86OL</b>	<b>MAS 89M</b>	<b>MAS 98K</b>
<b>Vetch</b>	0.83 $\pm$ 0.15 a	0.87 $\pm$ 0.06 a	0.95 $\pm$ 0.07 b	0.82 $\pm$ 0.03 a
<b>Rye</b>	0.74 $\pm$ 0.06 a	0.73 $\pm$ 0.05 a	0.70 $\pm$ 0.03 a	0.84 $\pm$ 0.05 a
<b>Bare soil</b>	0.85 $\pm$ 0.09 a	0.63 $\pm$ 0.16 a	0.78 $\pm$ 0.09 ab	0.84 $\pm$ 0.04 a

From flowering to harvest, water deficit increased water-use efficiency, with 4 and 1 g L<sup>-1</sup> of plants and seeds, respectively, under WW vs. 8 and 2 g L<sup>-1</sup> of plants and seeds, respectively, under WD ( $p < 0.001$ ). However, CC did not significantly influence water-use efficiency. In contrast, stomatal conductance confirmed an 82% decrease in transpiration on 30 June under WD ( $p < 0.001$ ). Stomatal conductance differed among varieties only under WW ( $p < 0.001$ ), being highest for CARRERA and MAS 89M, intermediate for MAS 86OL and lowest for MAS 98K. Interestingly, the interaction among CC, water regime, and variety had a significant effect ( $p = 0.003$ ): stomatal conductance of MAS 89M was lower with rye residues under WD and higher with rye residues under WW.

From 30 Jun to 21 Jul, the chlorophyll content of leaves and NBI decreased under WW by 28% and 21%, respectively, and increased under WD by 61% and 221%, respectively ( $p < 0.001$ ). Water deficit significantly influenced the contents of chlorophyll (+135%), anthocyanin (+27%) and flavonol (-13%) of leaves and NBI (+177%) only on 102 DAS (21 Jul).

Varieties differed significantly in chlorophyll and flavonol contents and NBI only under WD: MAS 89M and MAS 86OL had the highest chlorophyll content and NBI and lowest flavonol content. CC did not significantly influence chlorophyll, anthocyanin or flavonol contents of leaves or the NBI at flowering and under WD (Table A.2.1).

CC did not influence the N-utilization efficiency, N content of vegetative tissue or seed N content at harvest, but it did increase the amount of N in total aboveground biomass, particularly under WW ( $p = 0.006$ ). However, water deficit decreased N-utilization efficiency by 22%, increased N content of vegetative tissues by 8% and that of seeds by 32%, and decreased the amount of N in total aboveground biomass at harvest by 8%.

#### 2.4. Discussion

Compared to bare soil, sowing CC before sunflower usually positively influences a variety of sunflower growth and development parameters, such as leaf area, leaf number, collar diameter, seed weight, seed number and TKW. These effects appeared mainly during the vegetative stage, although they also influenced sunflower throughout its cycle. The experiment performed during the vegetative stage showed effects of incorporating rye or vetch residues from the critical 6-7-leaf stage, which corresponds to the end of leaf differentiation and the beginning of floral initiation. During this stage, N supply can increase leaf surface area and its duration of photosynthesis, which strongly influences floral differentiation and thus potential seed production (Merrien, 1992; Steer et al., 1985). The type of the CC seemed to influence the magnitude of these effects: vetch usually had stronger effects than rye in the present study, and for most of the response variables studied. These results could be due to legumes having higher N content than grasses and other botanical families used as CC (Couëdel et al., 2018b; Tribouillois et al., 2016), leading to a lower C:N ratio and faster mineralization of a larger amount of N (Justes et al., 2009). Experimental and modelling studies of maize have shown that mineralization peaks of CC depend on the C:N ratio, which in turn depends on the stage at which CC are destroyed and returned to the soil, and that legumes generally release N earlier than non-legumes, with a time lag of 2-6 weeks depending on the CC (Alletto et al., 2022a; Chim et al., 2022). This time lag may have been responsible for the differences in sunflower response observed in the present study. Furthermore, CC can have an impact on the soil mineral N content during their growth, through rhizodeposition and decomposition of litter material for legume crops and high N absorption for non-legume CC (Couëdel et al., 2018). Considering this other ecosystem function of CC might affect the magnitude of CC effect.



Positive effects of CC under WD were identified for the leaf expansion rate during the vegetative stage compared to that with bare soil. In particular, vetch and rye residues mitigated the decrease in leaf expansion caused by water deficit by nearly 40% which can be explained by several processes. For example, N, which occurs in many plant cell components (e.g. chlorophyll, amino acids, nucleic acids), strongly influences cell metabolism, which in turn influences crop response to water deficit. One influential process could be an increase in N-containing osmolytes (e.g. glycine-betaine, amino acids) via higher N uptake, which decreases osmotic potential due to accumulation of solutes and thus maintains a higher turgor potential, which may help limit the decrease in leaf expansion, as shown by Hussain et al. (2016). This result is consistent with the biosynthesis of osmolytes under water deficit, which contributes to osmotic adjustment, as shown in our previous study under the same experimental conditions (Fernandez et al., 2019). Osmolytes could also be involved in other mechanisms associated with tolerance to water deficit, such as detoxification of reactive oxygen species (ROS) (Maury et al., 2011b). Altogether, the increased N supply that CC provide can improve the water relations and photosynthetic activities of sunflower under water deficit, as observed in certain studies (Ashraf et al., 2001; Hussain et al., 2016).

The effects of CC on sunflower biomass production, explained mainly by the increase in leaf area in the presence of vetch residues, were observed until flowering, the stage with the largest leaf area before senescence begins. This positive and contrasting effect on leaf area index depending on the type of CC (legume or grass) agrees with observations in other studies (Thind et al., 2007). In the present study, CC did not influence the date that senescence began or the dynamics of senescence, regardless of the water regime. Keeping photosynthetic activity high by slowing senescence is a major challenge if the goal is to lengthen the seed-filling stage and redistribute nutrients efficiently (Aguirrezábal et al., 2003; Moschen et al., 2017). Under normal growth, a leaf's senescence is governed by its developmental age, which depends on hormones and other regulatory factors. Leaves can also senesce prematurely under stressful environmental conditions (e.g. water or mineral deficit) (Großkinsky et al., 2018), but maintaining an optimal N supply during seed filling can delay this (Goswami and Srivastava, 1988). CC must therefore be able to generate effects based on combining species that decompose rapidly (to supply N at the beginning of the cycle) with those that decompose slowly (to supply N during seed filling), which highlights the importance of studying mixtures to identify species with complementary ecosystem functions (Lamichhane and Alletto, 2022).

Recent field experimental and modelling studies have shown that using legumes as CC can increase sunflower productivity compared to using bare soil or other botanical CC families (Adeux et al., 2021; Ait Kaci Ahmed et al., 2022; Hakyemez and Kavdir, 2008; Meyer et al., 2022a). The present study shows that under non-limiting water conditions, CC, especially vetch, increased seed weight and number (i.e., by 13% and 7% for vetch, respectively) compared to those with bare soil. These increases can be explained by greater carbon assimilation via increased interception of solar radiation, mainly due to an increase in leaf area, although we observed no change in senescence rate, which can also influence sunflower productivity (Connor et al., 1985). We also observed no differences in harvest indexes and thus in the redistribution of nutrients to seeds between the treatments with and without CC, which agrees with observations of Escalente-Estrada et al. (2022), who observed no increase in the redistribution of nutrients to sunflower seeds when the amounts of N inputs increased. Nonetheless, since total sunflower biomass (i.e. stems, leaves and seeds) increased with CC, especially vetch under WW, the amount of N in seeds also increased compared to that with bare soil.

Under WD, however, CC had mixed effects on seed weight and number, with a decrease in seed number with all CC treatments, possibly due to an increase in abortion (Yegappan et al., 1982), and a general decrease in seed weight regardless of treatment. These results are consistent on one hand with those of other studies that highlighted major effects of high water deficit on sunflower productivity, even though it is one of the most water-tolerant summer crops (Debaeke et al., 2017b; Harris et al., 1978), and on the other hand to results of Hunter et al. (2021) where legume cover crop did not result in maize yield increase in drought conditions. Some consequences of water deficit after flowering include a decrease in the harvest index (Feres et al., 1986; Soriano et al., 2002) and stomatal conductance (Andrianasolo et al., 2016a; Sobrado and Turner, 1986), and an increase in the senescence rate (Großkinsky et al., 2018). Physiological reactions of plants to water deficit usually include production of ROS and, under certain conditions, complementary production of phenolic compounds known to trap these ROS (Ebrahimian and Bybordi, 2012; Ghobadi et al., 2013). The analysis of pigments in the present study did not identify effects of CC on the production of compounds that mitigate effects of water deficit. Further research should be performed on this subject. Furthermore, in our semi-controlled experiment, growing sunflower in 15 L pots without irrigation and in high temperature open-air can amplify the water deficit response compared to field conditions.

In the present study, CC did not influence the oil and N contents of the seeds, which is consistent with results of multi-year experiments on sunflower cultivated after bare soil or CC to an increase in leaf senescence or decrease in photosynthesis, as observed in other studies (Andrianasolo et al., 2014; A. Hall et al., 1995). Nonetheless, as mentioned, given equivalent seed N and oil contents, since seed weight and number increased after CC, the amount of N and oil in seeds also increased compared to those with bare soil. These results are consistent with those of previous studies that highlighted the importance of seed number in sunflower N responses (Ali and Ullah, 2012; Steer et al., 1984).

We also sought to better understand the varietal response of sunflower to water deficit by studying the interactions with the effects generated by the introduction of CC. In response to water deficit, sunflower shows genotypic variability in growth and physiology (Andrianasolo et al., 2016a; Casadebaig et al., 2008b; Pankovic, 1999; Pereyra-Irujo et al., 2008b; Virgona et al., 1990) and in productivity. To study these responses, we chose four varieties with contrasting conservative or productive responses to water deficit, which result in differences in leaf expansion and transpiration rates (Andrianasolo et al., 2016a; Casadebaig et al., 2008b). As mentioned, interactions between the water regime and variety significantly influenced seed weight, seed number, TKW and harvest index, with larger differences among varieties under WD. Thus, under WD, seed weight was highest for CARRERA and MAS 98K and lowest for MAS 86OL because CARRERA and MAS 98K had the highest seed number. The harvest index also varied among the varieties and in interaction with the water regime. In particular, it decreased under WD and was related to a decrease in seed number, as observed for MAS 86OL and in other studies (Feres et al., 1986).

Under WD, the productivity of the varieties did not respond differently to the use of CC, but their growth, transpiration and senescence did. Only CARRERA did not mitigate the decrease in leaf expansion under WD, potentially due to genotypic variability in osmotic adjustment in response to water deficit (Maury et al., 2000). The experiments highlighted other genotypic differences; for example, only MAS 89M reacted differently under WD in the presence of vetch, with a higher transpiration rate at the vegetative stage and higher senescence rate post-flowering, with no change in its productivity. Further research is required to better understand this physiological response, but MAS 89M's strategy, which is to maintain transpiration under water deficit, may increase senescence because the variety produces more biomass at flowering in response to the N supplied by vetch residues. These results are consistent with those that illustrate negative effects of mineral N inputs under water deficit, because they increase transpiration (Ashraf et al., 2001; Nielsen and Halvorson, 1991).

Thus, they could help farmers choose which CC to plant before sunflower depending on the practices used (e.g. irrigation or not) and the soil and climate conditions (e.g. water retention, rainfall), which result in different drought risks.

## 2.5. Conclusion

The study estimated impacts of CC and water deficit on the growth, physiology and productivity of sunflower. CC residues mitigated the response to water deficit at the vegetative stage by limiting the decrease in leaf expansion rate but did not do so at the post-flowering stage. CC residues induced the release of mineral N during the vegetative stage, which increased the leaf expansion rate and mitigated the decrease in leaf expansion under WD by 40% during the vegetative stage. This increase in growth caused by CC residues, particularly of vetch, can explain sunflower's higher productivity in the presence of CC, which could be due mainly to the increase in carbon assimilation, with more leaf area at flowering, via an increase in interception of solar radiation by leaves and in redistribution of assimilates from vegetative tissues to seeds. However, post-flowering water deficit canceled out the positive impacts of CC on productivity by decreasing carbon assimilation and redistribution of assimilates. Under water deficit, sunflower varieties responded differently in the presence of CC, specifically growth and the transpiration rate during the vegetative stage and the senescence rate during the post-flowering stage. Our results can guide variety selection and crop management to better match the CC residue N release with the response of subsequent cash crop during vegetative and post-flowering phase. Future experiments should focus on post-flowering water deficit responses of sunflower varieties and their productivity in the presence of CC under different intensities and periods of water deficit.

### **Credit authorship contribution statement**

Conceptualization: LS, NL, LA; Methodology: LS, NL, LA; Investigation: NB, LS; Visualization: LS, NL, LA; Writing original draft: LS, Initial corrections and editing: LA, NL; Final review, correction & editing: LS, LA, NL, PC, NB

### **Declaration of Competing Interest**

The authors declare that they have no known competing financial interests or personal relationships that could have appeared to influence the research described in this article.

### **Acknowledgements**

This study received funding from the Plant2Pro® Carnot Institute in the framework of its 2020 call for projects. Plant2Pro® is supported by the French National Research Agency (agreement #20-CARN-024-01 – 2021) and funding for LS from the French Ministry of Agriculture. This research used the PHENOME-EMPHASIS facility Phenotoul-Heliaphen (Phenome-ANR-11-INBS-0012) and was part of the French Laboratory of Excellence project TULIP (ANR-10-LABX-41; ANR-11-IDEX-0002-02). We thank the participants of these projects, especially Beatrice Quinquy for technical help and Philippe Debaeke and Rémi Mahmoud for sharing their extensive expertise.

### **3. Chapter 3: Phenotypic traits of sunflower varieties depend on the composition of cover crops**

Ce chapitre a été accepté avec révisions en cours à Field Crops Research en tant que :

Souques, L., Langlade, N.B., Debaeke, P., Labadie, M., Deschamps, N., Lackdari, R., Marchand, D., Lecloux, E., Tapy, C., Alletto, L. (2024). Phenotypic traits of sunflower varieties vary according to the composition of cover crops. *Field Crops Research*.

Résumé : L'introduction de mélanges de cultures intermédiaires multi-services (CIMS) est une approche prometteuse pour améliorer la multifonctionnalité des services écosystémiques fournis par les CIMS. Cependant, les mélanges de CIMS ont des effets contrastés sur le rendement de la culture suivante, en fonction de plusieurs facteurs tels que le type de culture suivante et la composition du mélange. Dans le contexte du changement climatique, le tournesol, qui est adapté aux environnements avec de faibles besoins en azote (N) et en eau, possède plusieurs variétés avec différentes stratégies de tolérance à la sécheresse. Cependant, il existe peu d'études sur la manière dont les variétés de tournesol tolérantes à la sécheresse réagissent aux CIMS dans des systèmes à bas niveaux d'intrants. Cette étude a visé à caractériser les services écosystémiques des CIMS liés principalement à l'N et à l'eau, et à étudier comment ces services influencent les réponses de variétés de tournesol ayant des sensibilités variables à la sécheresse. Les CIMS et les variétés de tournesol ont été organisées dans un dispositif split-plot en blocs aléatoires non complets avec un aménagement en parcelles divisées en 2021-2022 et 2022-2023. Les traitements de CIMS ont consisté en une CIMS de graminée pure (seigle), un mélange de légumineuses (vesce pourpre+pois fourrager), trois mélanges de légumineuses et non-légumineuses (féverole+moutarde brune+phacélie ; pois fourrager+seigle+vesce pourpre et radis fourrager+vesce velue+moutarde blanche) et un traitement de CIMS en relais (sorgho fourrager puis féverole). Les variétés de tournesol ont présenté différentes stratégies de tolérance à la sécheresse pour l'expansion des feuilles et la transpiration. L'implantation, le développement, la croissance, le statut azoté et la productivité des variétés de tournesol précédées de CC ont été évalués par phénotypages à faible et haut débit. Plusieurs variables de croissance et de développement ont été évaluées en appliquant des outils de traitement d'image sur des images RGB prises par drone. Les résultats ont indiqué que les CIMS ont influencé l'absorption précoce et tardive de l'N par le tournesol, prolongeant ainsi la période de remplissage des graines. L'optimisation des CIMS choisies a permis d'obtenir des rendements équivalents à ceux d'un sol nu intensivement travaillé, tout en augmentant la quantité de carbone restituée au sol et le contrôle des adventices dans les systèmes de culture à bas niveaux d'intrants. En plus du choix de la CIMS, l'optimisation des variétés de tournesol

choisies pourrait améliorer la croissance du tournesol pendant les années sèches. Ces résultats peuvent éclairer les décisions concernant les CIMS, les variétés de tournesol et la gestion dans les systèmes à bas niveaux d'intrants afin de mieux adapter l'N libéré par les résidus de CIMS aux réponses des cultures de rente suivantes pendant les phases végétatives et post-floraison.

## **Phenotypic traits of sunflower varieties depend on the composition of cover crops**

Lucie Souques<sup>a,b,c</sup>, Nicolas B. Langlade<sup>c</sup>, Philippe Debaeke<sup>b</sup>, Marc Labadie<sup>d</sup>, Noémie Deschamps<sup>b</sup>, Rachel Lackdari<sup>b</sup>, Damien Marchand<sup>b</sup>, Eric Lecloux<sup>b</sup>, Camille Tapy<sup>c</sup>, Lionel Alletto<sup>b\*</sup>

<sup>a</sup> AgroParisTech, 75005 Paris, France

<sup>b</sup> Université de Toulouse, INRAE, UMR AGIR, F-31326, Castanet-Tolosan, France

<sup>c</sup> Université de Toulouse, INRAE, UMR LIPME, F-31326, Castanet-Tolosan, France

<sup>d</sup> Hiphen SAS, Avignon, France

\*corresponding author: Lionel Alletto, lionel.alletto@inrae.fr

### **Abstract**

**CONTEXT:** Introducing cover crop (CC) mixtures is a promising approach to enhance the multifunctionality of ecosystem services provided by CCs. However, CC mixtures have contrasting effects on subsequent crop yield, depending on multiple factors such as the type of subsequent crop and the mixture composition. In the context of climate change, sunflower (*Helianthus annuus* L.), which is adapted to environments with low nitrogen (N) and water requirements, has multiple varieties with different drought-tolerance strategies. However, little is known about how drought-tolerant sunflower varieties differ in their response to CCs in low-input systems.

**OBJECTIVE:** This study aimed to characterize CC ecosystem services related mainly to N and water and to investigate how CC ecosystem services influence the responses of sunflower varieties that differ in drought sensitivity.

**METHODS:** CCs and sunflower varieties were organized in a randomized non-complete block design with a split-plot arrangement in 2021-2022 and 2022-2023. CC treatments consisted of a pure grass CC (rye), a mixture of legume CCs (purple vetch/fodder pea), three mixtures of legume and non-legume CCs (faba bean/Indian mustard/phacelia; fodder pea/rye/purple vetch and fodder radish/hairy vetch/white mustard) and a relay CC treatment (fodder sorghum then faba bean). Sunflower varieties exhibited different drought-tolerance strategies for leaf expansion and transpiration. Establishment, development, growth, N status and productivity were evaluated for the sunflower varieties preceded by CCs through low- and high-throughput



phenotyping. Multiple variables of growth and development were assessed by applying image-processing tools to unmanned aerial vehicle (UAV) RGB images.

**RESULTS:** The results indicate that CCs influenced early and late N-release uptake by sunflower, thereby extending the seed-filling period. Optimizing the CC chosen allows for yields equivalent to those of intensively tilled bare soil, while increasing the amount of carbon returned to the soil and weed control in low-input cropping systems. Furthermore, in addition to the CC chosen, optimizing the sunflower varieties chosen can improve sunflower growth during dry years.

**IMPLICATIONS:** These results can inform decisions about CCs, sunflower variety and management in low-input systems to better match the nitrogen released from CC residues to subsequent cash crop responses during vegetative and post-flowering phases.

### **Highlights**

- When terminated late, cover crops (CCs) did not exacerbate the impact of water deficit but could amplify the impact of N stress on sunflower yield, depending on the CC species chosen.
- The composition of CCs influences the establishment, development, growth and productivity of sunflower.
- Choosing optimal CCs allows for sunflower yields equivalent to those on intensively tilled bare soil in low-input agricultural systems.
- Nitrogen released late by CCs influences the duration of seed filling, and thus seed oil concentration and yield, enhanced by the selection of a suitable variety.
- Choosing CCs and sunflower varieties that have contrasting drought tolerance is a way for maximizing sunflower biomass, while maintaining water-use efficiency.

**Keywords:** Agroecological transition; Climate change adaptation; Climate change attenuation; Drought; Ecosystem services

### 3.1. Introduction

Sunflower (*Helianthus annuus* L.), generally considered as a drought-tolerant crop, is cultivated mainly without irrigation in temperate climates due to its greater ability to extract water and preferential development of roots under water-deficit conditions (Maury *et al.*, 2011; Garcia-Vila and Fereres, 2012; Debaeke and Izquierdo, 2021).

However, water and heat stresses caused by climate change impact sunflower, generally advancing its flowering, shortening its growing season and decreasing its growth, which may decrease its yield in western Europe by up to 20-30% by 2100 when drought occurs during its growing season (Moriondo *et al.*, 2011; Debaeke *et al.*, 2017b). Under water-deficit conditions, sunflower can maintain its water content using several adaptive processes, such as decreasing the leaf-expansion rate before flowering and decreasing transpiration by closing stomata, thereby decreasing photosynthesis and accelerating leaf senescence (Connor and Hall, 1997; Maury *et al.*, 2011b). Water deficit first decreases leaf expansion and then stomatal conductance when the fraction of transpirable soil water (FTSW) falls below 0.60 and 0.40, respectively (Sadras *et al.*, 1993; Casadebaig *et al.*, 2008; Garcia-Vila and Fereres, 2012). FTSW quantifies the degree of leaf-expansion and transpiration responses to water deficit (Sinclair, 2005b), which depends on the genotype (Mojayad and Planchon, 1994; Pereyra-Irujo *et al.*, 2008). Two main drought-tolerance strategies have been identified for sunflower (Casadebaig *et al.*, 2008; Rengel *et al.*, 2012; Duruflé *et al.*, 2023). In the conservative strategy, sunflower decreases leaf expansion and transpiration when FTSW is relatively high, which decreases available soil water less; genotypes with this strategy may be better suited to environments with severe water deficit. In the productive strategy, sunflower maintains leaf expansion and transpiration despite a high water deficit. The net effect of these strategies on productivity depends on the intensity and frequency of water deficits. Similarly, the degree of water deficit can increase the harvest index and water-use efficiency (Flenet *et al.*, 1996). Studies have highlighted that too few environmental conditions (e.g. soil, weather, crop management) are tested when assessing the performance of varieties before and after commercial use (Debaeke *et al.*, 2011; Casadebaig *et al.*, 2016). Indeed, varieties are rarely tested under stressful abiotic conditions, which are increasingly observed in the context of climate change, water restrictions and diverse cropping systems, such as low-input systems or systems with cover crops (CCs).

Moreover, when testing varieties, the physical environment, constraints perceived by plants (e.g. water and nitrogen (N) stresses) and key traits (e.g. drought tolerance) are rarely characterized routinely. Sunflower ideotypes must be designed to adapt to new environments and cropping systems (Debaeke *et al.*, 2021). An ideotype was initially defined as a "biological model which is expected to perform or behave in a predictable manner within a defined environment" (Donald, 1968). In crop breeding, an ideotype can be extended to the crop phenotype that best meets a given objective. Plant breeders and agricultural advisors have recommended and ranked certain sunflower traits for water-limited environments and low-input

systems, such as the ability to efficiently use nutrients from the soil or fertilizers to produce near maximum yields by improving root systems and the harvest index, which increases water-use efficiency (Debaeke *et al.*, 2021). Moreover, low-input systems (*i.e.* lower N fertilization rate and plant density) could help decrease water use after flowering by decreasing leaf area and evapotranspiration and mitigating the risk of sunflower diseases compared to those of conventional systems (Sadras *et al.*, 1991; Debaeke *et al.*, 2014). In addition to the choice of cultivar, management decisions such as optimal sowing dates, N-fertilization practices and the introduction of CCs to mitigate impacts of crop water stress could help adapt sunflower to water-limited environments (Allinne *et al.*, 2008; García-López *et al.*, 2016; Souques *et al.*, 2024).

CCs are known to provide supporting services such as reducing soil erosion; improving water quality and soil physical, biological and chemical fertility and regulating services such as control weeds and plant pathogens (Van Eerd *et al.*, 2023). Introducing CC mixtures is a promising approach to increase the multifunctionality of the ecosystem services provided by CCs (Tribouillois *et al.*, 2016; Couëdel, 2018). Thus, the CCs chosen influence potential ecosystem services or disservices (*i.e.* negative effects) and can influence the yield of the following cash crop. In the literature, CC mixtures have contrasting effects on the yield of the subsequent crop, since their influence on yield depends on the type and management of CCs, the type of cash crop, fertilizer application to the cash crop (or not) and soil and climate conditions (Bourgeois *et al.*, 2022; Wojciechowski *et al.*, 2023). For sunflower, most legume CCs (in a monocrop or mixture) increased or did not influence yield (Wortman *et al.*, 2012; Rosner *et al.*, 2018a; Ait Kaci Ahmed *et al.*, 2022), while non-legume CCs could decrease it (Adeux *et al.*, 2021; Ait Kaci Ahmed *et al.*, 2022; Meyer *et al.*, 2022). The yield could decrease due to depletion of water caused by CCs terminated late and/or spring drought, both of which increase the water stress of sunflower (Meyer *et al.*, 2022), or by N immobilization caused mainly by non-legume CCs (in a monocrop or mixture) (Adeux *et al.*, 2021; Ait Kaci Ahmed *et al.*, 2022; Meyer *et al.*, 2022). Non-legume CCs take up large amounts of mineral N from the soil, decrease nitrate leaching effectively and release less N than legume CCs, as reflected in their higher C:N ratio (20-30), which also leads to lower and slower mineralization of CC residues (Thorup-Kristensen *et al.*, 2003; Couëdel, 2018). A moderate C:N ratio (> 25) can lead to N immobilization by micro-organisms that assimilate soil mineral N (SMN) to meet their N requirements (Nicolardot *et al.*, 2001).

Matching the N released from CC residues to the N demand of the subsequent cash crop is crucial to optimize the cash crop's N status and N uptake (Lara Cabezas *et al.*, 2004; Raimondi *et al.*, 2021). Improving the timing of mineralization of N from CCs to the N uptake of the subsequent crop could depend on the amount of N released by CCs (Raimondi *et al.*, 2023). This could be critical for sunflower, whose N requirements peak between floral initiation and anthesis (ca. 120 kgN.ha<sup>-1</sup>), according to its critical N-dilution curve (Debaeke *et al.*, 2012). Nevertheless, maintaining an optimal N supply during seed filling can delay leaf senescence after flowering, which is generally accelerated by water deficit (Goswami and Srivastava, 1988; Moschen *et al.*, 2017). Water and N influence the growth, physiology and productivity (e.g. grain yield, oil concentration) of sunflower (Debaeke and Izquierdo, 2021). Some studies have addressed effects of the interaction between water deficit and N supply on sunflower (Gonzalez-Dugo *et al.*, 2010; Ahmad *et al.*, 2014). Water deficit can decrease the amount of SMN available for crops, because water is needed to mineralize N and solubilize N fertilizers, which can be taken up by roots. Water deficit also influences physiological mechanisms such as leaf expansion, which can decrease crop N demand. However, little is known about how sunflower varieties with contrasting drought tolerance respond to different N-release patterns from CC residues (Souques *et al.*, 2024).

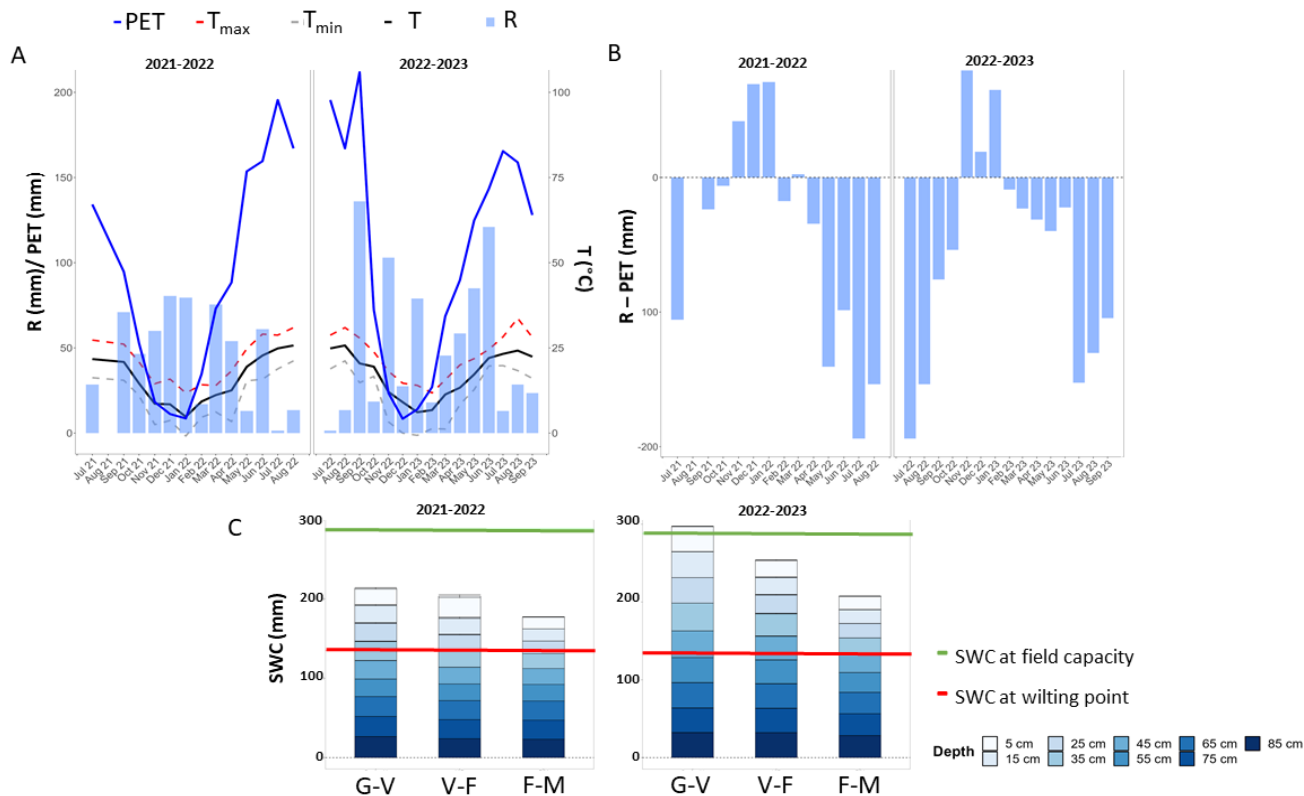
In the present study, we studied the field responses of sunflower varieties with differing drought sensitivity to a range of preceding CCs, during two growing seasons, in southwestern France. We characterized CC ecosystem services related mainly to soil water and N dynamics and their impacts on the establishment, development, growth and productivity of different sunflower varieties.

## 3.2. Materials and Methods

### 3.2.1. Experimental site

The field experiment, conducted over 2 years (2021-2022 and 2022-2023), was performed at the INRAE (French National Research Institute for Agriculture, Food and Environment) research station in Auzeville-Tolosane, southwestern France (43° 31' N, 1° 29' E). The experiment was carried out on two adjoining plots with deep clay-loam soil (ca. 1.6-1.8 m). The main characteristics of the soil differed among depths and years (Table A.3.1). The site has an oceanic climate with both Atlantic and Mediterranean influences. Daily weather data were collected from a weather station located at the experimental site (Fig. 3.1.A, B).

Soil water content (SWC) was monitored between sunflower sowing and harvest using capacitance probes, which measured SWC every 5 cm over a depth of 90 cm (Sentek Sensor Technologies, Australia) (Fig. 3.1.C).



**Figure 3.1.** Weather characteristics in Auzeville (INRAE research station), France, during 2021-2022 and 2022-2023 agricultural sampling campaigns. **A.** Monthly rainfall (R) (mm), potential evapotranspiration (PET) (mm), mean temperature (T) ( $^{\circ}$ C), mean minimum temperature ( $T_{\min}$ ) ( $^{\circ}$ C) and mean maximum temperature ( $T_{\max}$ ) ( $^{\circ}$ C). **B.** Effective rainfall (R – PET) (mm) calculated as the sum of daily measurements. **C.** Mean soil water content (SWC) (mm) measured with a soil moisture sensor every 5 cm over a depth of 90 cm during three periods (G-V: germination to vegetative stages; V-F: vegetative to flowering stages; F-M: flowering to maturity stages).

### 3.2.2 Treatments

The conventional cropping system in southwestern France consists of a short rotation of durum wheat (*Triticum turgidum* L. subsp. *durum* Desf.) and sunflower. In this study, the long fallow period between durum wheat and sunflower was used to study six CC treatments and one bare soil treatment. The weather conditions and cropping operations varied during the experiments (Table 3.1). In both years, durum wheat was harvested at the end of June or beginning of July.

**Table 3.1.** Climate characteristics, cover crops and sunflower management. The fallow period corresponds to the duration between harvest of the preceding crop and sunflower sowing. The sunflower growing season (GS) starts at sowing and stops at maturity. R: Rainfall, SGDD: Sum of growing degree days, Tb: Base temperature, T: Temperature, PET: Potential evapotranspiration, DAS: Days after sowing.

Category	Characteristic	2021-2022	2022-2023
<b>Climate</b>	Cumulative R(mm) during the fallow period	527	383
	SGDD (°C.d) during the fallow period (Tb = 0°C)	3828	2620
	Mean T (°C) during the fallow period	12	12
	Mean PET (mm) during the fallow period	615	345
	Cumulative R (mm) during the sunflower GS	87	242
	SGDD (°C.d) during the sunflower GS (Tb = 4.8°C)	2202	2016
	Mean T (°C) during the sunflower GS	23	21
	Mean PET (mm) during the sunflower GS	663	573
<b>CC cycle</b>	<b>Sowing date</b>		
	<i>Fodder sorghum/Faba bean</i>	9 July 21/19 Oct 21	30 Jun 22/19 Oct 22
	<i>Other CC treatments</i>	13 Sept 21	12 Sept 22
	<b>Irrigation (mm)</b>		
	<i>Fodder sorghum/Faba bean</i>	0/0	60/30
	<i>Other CC treatments</i>	0	20
	<b>Termination date</b>		
	<i>Fodder sorghum</i>	20 Oct 21	24 Oct 22
<i>Other CC treatments</i>	7 Apr 22	18 Apr 23	
<b>Sunflower cycle</b>	<b>Sowing date</b>	28 Apr 22	24 Apr 23
	<b>Fertilization (kgN.ha<sup>-1</sup>)</b>	0	0
	<b>Irrigation (mm)</b>	20 (13 DAS)	0
	<b>Weed management</b>	chemical	chemical and mechanical

Six CC treatments were selected to represent the CC mainly used in France by farmers before sunflower (mixture of grass and legume, crucifers (pure or mixture) and mixture of legume and phacelia) (Agreste, 2017; Terres Inovia, 2021) and different dynamics of N mineralized by CCs. The six CC treatments consisted of the following:

- a "relay" CC treatment with fodder sorghum (*Sorghum bicolor* L. cv "Piper") sown immediately after wheat harvest, followed by faba bean CC (*Vicia faba* L. cv "Irena") sown in the fodder sorghum in autumn (on 19 October in both years). The fodder sorghum was grinded a few days after faba bean sowing, and the first frosts killed the sorghum plants, while the faba bean developed over the winter and spring.

- five CC treatments sown with a cereal seed drill around mid-September after seedbed preparation using a rotary harrow. These treatments consisted of (i) a pure rye CC (*Secale cereale* L. cv “Wastauro”), (ii) a mixture of fodder pea/purple vetch CC (*Pisum sativum* L. cv “Arkta”/*Vicia bengalensis* L. cv “Titane”), (iii) a mixture of rye/fodder pea/purple vetch CC, (iv) a mixture of faba bean/Indian mustard/phacelia CC (*V. faba* L. cv “Irena”/*Brassica juncea* L. cv “Vitasso”/*Phacelia tanacetifolia* Benth. cv “Maja”), and (v) a mixture of fodder radish/hairy vetch/white mustard CC (*Raphanus sativus* L. var. *oleiformis* Pers. cv “Terranova”/*Vicia villosa* Roth. cv “Savane”/*Sinapsis alba* L. cv “Abraham”).

A bare soil treatment was also included. Although keeping soils bare and untilled during the long fallow period is the most common practice that farmers use, the soil in this study was kept weed-free mechanically, using two passes of a cultivator (working depth: 12-15 cm). Farmers would probably use a single application of glyphosate, but this herbicide is no longer authorized on INRAE research stations. The two cultivator passes also improved the seedbed structure.

The experimental design was a randomized non-complete block design with a split-plot arrangement including CC treatments in main plots (48 m X 6 m) and sunflower varieties in subplots (4.5 m X 6 m), with four replicates in 2021-2022 and three replicates in 2022-2023.

CC treatments were irrigated at sowing in 2022-2023, due to a particularly dry summer in 2022. The proportion of species in CC mixtures was calculated as the recommended density of each sole crop divided by the number of species (Table A.3.2). CC was terminated in mid-April using a flail mower and quickly incorporated into the soil using a disc cultivator twice (working depth: 10-12 cm). A rotatory cultivator was used to refine the coarse seedbed between CC termination and sunflower sowing.

Sunflower was sown with 50 cm spacing between plant rows using an experimental seed drill at the end of April, once CC treatments had been terminated. A roller-crimper was used to ensure good seed-soil contact in 2022 due to sowing in wet furrows. The subplot factor consisted of sunflower cultivars with different drought tolerance strategies for leaf expansion (LE) and transpiration (TR): a conservative strategy for LE and TR (MAS 86OL), a conservative strategy for LE but a productive strategy for TR (MAS 89M), a productive strategy for LE but a conservative strategy for TR (CARRERA) and a productive strategy for LE and TR (MAS 98K) (Table 3.2).

**Table 3.2.** Oil type, flowering and maturity earliness, and varietal parameters for the ecophysiological response of sunflower to soil water deficit as implemented in the SUNFLO crop model for the four varieties studied (Casadebaig et al., 2008b; Gosseau et al., 2019; Souques et al., 2024). Values correspond to model parameters that describe the shape of the response of the physiological processes (leaf expansion and transpiration) to the fraction of transpirable soil water. The terms in parentheses indicate how early or late the process responds to water deficit (i.e., at lower or higher water deficit, respectively). TKW: thousand-kernel weight

Variety	Oil type	Flowering	Maturity	TKW (g)	Leaf expansion rate	Transpiration rate
MAS 86OL	oleic	mid-early	mid-late	70	-2.40 ( <b>mid-early</b> )	-7.64 ( <b>mid-early</b> )
MAS 89M	linoleic	mid-late	mid-late	57	-2.15 ( <b>early</b> )	-13.98 ( <b>late</b> )
MAS 98K	linoleic	mid-early	mid-late	63	-3.68 ( <b>mid-late</b> )	-8.68 ( <b>mid-late</b> )
CARRERA CLP	linoleic	late	late	76	-4.55 ( <b>late</b> )	-5.40 ( <b>early</b> )

The subplot factor also included a bare soil plot (*i.e.* without sunflower) in which weeds were controlled with a rotary cultivator or manually to estimate the decomposition of CC residues after termination. To focus on the drought strategies of sunflower cultivars, all cultivars had high resistance to fungal diseases. The sowing sunflower density was 88 000 seeds.ha<sup>-1</sup>. Wireworm (both years) and slug controls (only in 2022-2023) were applied at sowing, and a net was set up at sowing and maturity to protect seeds from birds. Irrigation was applied only once, 13 days after sowing (20 mm) in 2022, because a crust had formed, which could have decreased sunflower emergence. Weeds were managed with herbicides in both years (S-Metolachlore, 1.04 L.ha<sup>-1</sup>) and with an inter-row cultivator in 2023 due to high weed pressure. No N fertilizer was applied in order to reveal the CC green-manure effect on sunflower growth.

### 3.2.3 Measurements

#### 3.2.3.1 Cover crop and soil sampling

Before CC termination, shoot samples of each species in CC treatments were collected from 0.5 m<sup>2</sup> quadrats in each plot. Additionally, the shoots and roots of 10 plants of each species in CC treatments were collected to estimate root biomass and calculate the root:shoot ratio of CC species. The root biomass was extracted using a 30 cm shovel and cleaned with water. Fresh shoots and roots of each species were weighed. A sample of shoots and roots of each species in CC treatments was dried at 80°C for 48 h, then weighed and ground to measure total carbon (C) and N concentrations via elemental analyses using the Dumas method (MicroVario Cube, Elementar, Langensfeld, Germany) and to measure cellulose, hemicellulose and lignin concentrations using the Van Soest method (Van Soest *et al.*, 1991). N acquired by CCs results



from soil N uptake and biological N fixation in legumes and was calculated as N concentration multiplied by CC biomass.

At CC sowing and termination, five soil cores were randomly extracted from 0–30, 30–60 and 60–90 cm layers with a hydraulic core drill in each block (at CC sowing) and in each plot (at CC termination) and pooled by depth. Fresh and dry soil cores were weighed to evaluate the amount of soil water (mm). SMN ( $\text{kgN}\cdot\text{ha}^{-1}$ ) was calculated by measuring mineral N concentrations (i.e. nitrate and ammonium) in the pooled soil cores using a continuous flow auto-analyzer (Skylar 51,000, Skalar Analytic, Breda, Netherlands) (standard NF ISO 14256-2). The decrease in SMN due to N acquisition by CCs was assessed by comparing the SMN of tilled bare soil and to that of CCs at termination.

### 3.2.3.2 Sunflower establishment and development

Unmanned aerial vehicle (UAV) flights were operated each week from sunflower emergence to 28 July in 2022 and 11 September in 2023. A multispectral camera with a 5.7 mm focal length lens (acquiring  $1600\times 1300$  pixel images) was mounted on a quadcopter drone (Phantom 4, DJI). The drone flew at a controlled altitude of 20 m and a constant speed of  $2.2\text{ m}\cdot\text{s}^{-1}$  for ca. 20 min per flight, with images captured at 1 s intervals. Flights were performed during clear and cloudless days from 8:00-12:00. An automatic image-processing pipeline was applied to the images (Hiphen, Avignon, France) to count the emerged plants (BBCH stages 11-12) and flowering capitula (BBCH stages 61-65) detected by a deep-learning-based object-detection algorithm (Fast R-CNN) (Ren et al., 2017) in each plot each year. The stage of sunflower maturity was assessed through manual monitoring each week using the scale of Terres Inovia (Martin-Monjaret, 2019).

Additionally, to understand how CC influenced sunflower senescence, the area under the cover (AUC) of green cover ( $\%\cdot^{\circ}\text{C}\cdot\text{d}$ ) and of normalized green cover ( $^{\circ}\text{C}\cdot\text{d}$ ) based on the sum of degree days were determined from images acquired weekly after flowering (from 26 July) until maturity of the earliest treatments (23 August) in 2022-2023. Green cover (%) detection and quantification were achieved by determining the percentage of green pixels in each plot using the XGBoost method (Chen and Guestrin, 2016). This approach assesses the likelihood of a pixel being green by analyzing its values across various RGB and LAB color channels. The AUC of green cover, which equaled the green cover at each sum of degree days, was used as a proxy of the duration of photosynthetically active leaf area after flowering. In addition, normalized green cover, which equaled the green cover at each sum of degree days divided by

the maximum green cover, was used to estimate a proxy of the leaf senescence ratio. The leaf senescence ratio equaled the number of senescent leaves (*i.e.* with < 50% green area) divided by the total number of leaves at flowering, on 27 July, 8 and 22 August 2023.

### 3.2.3.3 Sunflower growth and N status

To calculate plant height and biovolume, we used 3D point-cloud data generated from photogrammetric processing using Agisoft Photoscan software (v1.91) on UAV RGB images for each plot. To our knowledge, no publications have been published on the use of biovolume for sunflower, but it has been used to estimate the above-ground biomass of forage crops (Sangjan *et al.*, 2022) and olive trees (Safonova *et al.*, 2021), with good correlations ( $r > 0.8$ ). For each plot, the soil baseline was determined as the lowest point in an expanded area (*i.e.* the soil buffer, including the plot area with soil). The maximum height of vegetation was calculated as the vertical distance between the soil baseline and the 99<sup>th</sup> percentile of the height distribution in the plot (*i.e.* the height exceeded by only 1% of all points measured in the plot). Similarly, the biovolume, which approximates biomass well, was calculated using a regular grid whose cell size was set as the resolution of the point-cloud data (*i.e.* 0.025 m). Biovolume is defined as the sum of the maximum height in each grid cell multiplied by the cell's area:

$$Biovolume_{plot} = \sum_1^n Max\ height_n \times cell\ area \quad Eq. 1$$

The biovolume rate ( $m^3 \cdot ^\circ C^{-1} \cdot d^{-1}$ ), used as a proxy for growth rate, equaled the slope of the biovolume from plant emergence to 5 July in 2022 and 3 July in 2023.

Leaf area index (LAI,  $m^2 \cdot m^{-2}$ ) was estimated by measuring the total leaf number, area and position of the largest leaf at flowering for 10 sunflowers on MAS 98K subplots in 2021-2022 and for subplots of all varieties in 2022-2023. LAI was estimated as a function of these plant-architecture descriptors in the SUNFLO crop model (Casadebaig *et al.*, 2008b).

To assess the N status of sunflower at vegetative and flowering stages, the shoots of five sunflower plants (variety MAS 98K) were sampled from 0.5  $m^2$  quadrats in each subplot. Fresh shoots were weighed and oven dried at 80°C for 48 h. The dried shoots were weighed and ground to measure total C and N concentrations via elemental analyses using the Dumas method (MicroVario Cube, Elementar, Langenselbold, Germany). The N uptake by sunflower plants ( $kgN \cdot ha^{-1}$ ) equaled shoot N concentration multiplied by shoot biomass.

The N Nutrition Index (NNI), an indicator of the N status of plants, was calculated for sunflower using the critical N-dilution curve during vegetative growth developed by Debaeke *et al.* (2012):

$$\text{NNI} = \frac{N_m}{N_c} \quad \text{Eq. 2}$$

$$N_c = 4.53 \times \text{DM}^{-0.42} \quad \text{Eq. 3}$$

where  $N_m$  is the shoot N concentration (%),  $N_c$  is the critical shoot N concentration (%) (*i.e.* minimum shoot N concentration needed to maximize crop growth), which was calculated using the critical N-dilution curve for sunflower and DM is the dry aboveground biomass. The vegetative and flowering stages corresponded to sunflower stages E1 and F1, respectively, of the scale used by Terres Inovia (Martin-Monjaret, 2019).

#### 3.2.3.4 Sunflower productivity

Aboveground biomass (shoot) ( $\text{t}\cdot\text{ha}^{-1}$ ), seed number, thousand-kernel weight (TKW, g) and yield ( $\text{t}\cdot\text{ha}^{-1}$ ) were measured by collecting 10 plants in each subplot at maturity. For one variety (MAS 98K), the shoots and roots of five plants were collected to estimate the root:shoot ratio and root biomass. Roots were extracted to a depth of 30 cm using a spade fork, which allowed the majority of roots to be collected for the species studied. The soil blocks were then immersed for 24 hours in the laboratory and gently washed with water. Dry shoot, seed and root biomass were ground to measure the total N concentration via elemental analyses using the Dumas method (MicroVario Cube) and to estimate the amount of N in shoots, seeds and roots as N concentration multiplied by its biomass per ha. The seed protein concentration was calculated as the seed N concentration multiplied by 5.3. Seed oil concentration (as a percentage of dry weight) was measured using a nuclear magnetic resonance analyzer (minispec MQ10, Bruker, Billerica, Massachusetts, USA). The amount of oil in seeds was calculated as the oil seed concentration multiplied by its grain yield.

The harvest index was calculated as the seed yield divided by total aboveground biomass at harvest. Water-use efficiency for total aboveground biomass ( $\text{kg}\cdot\text{ha}^{-1}\cdot\text{mm}^{-1}$ ) was calculated as sunflower total aboveground biomass divided by rainfall, irrigation from sowing until maturity plus variation of soil water content from sowing to harvest.

### 3.2.3.5 Sunflower soil sampling

Five soil cores were taken at three depths (i.e. 0-30, 30-60 and 60-90 cm) in each subplot using a hydraulic core drill during the sunflower growing season. Soil cores were also collected from a bare soil plot without sunflower plants during the growing season on 20 June 2022 and 22 June 2023, 6 July 2022 and 13 July 2023, and 20 September 2022 and 2023, which corresponded to the vegetative, flowering and maturity stages of the sunflower in the other plots, respectively. These dates were chosen to estimate the soil N available for sunflower during the growing season, including N mineralized by humus and CCs.

### 3.2.4 Statistical analysis

All data were analyzed using R software (R Core Team, 2023). The linear mixed model included four factors – CC treatment ( $\beta_1$ ), sunflower variety ( $\beta_2$ ), year ( $\beta_3$ ) and block ( $\beta_4$ ) – their interactions – the random effect with CC treatment nested within block ( $u$ ) and the residual error ( $\epsilon$ ), using the *lmerTest* package:

$$Y_{ijkl} = \mu + \beta_1 i + \beta_2 j + \beta_3 k + \beta_4 l + (\beta_1 \beta_2)_{ij} + (\beta_1 \beta_3)_{ik} + (\beta_2 \beta_3)_{jk} + (\beta_1 \beta_2 \beta_3)_{ijk} + u_{li} + \epsilon_{ijk}$$

First, analysis of variance was performed to test effects of treatments on sunflower establishment, development, N status, growth and productivity measured in 2021-2022 and 2022-2023. Then, analyses of variance were carried out separately for each sunflower variety in order to study the effects of the fallow period management method and the year on the variables studied and for each CC treatments in order to study the effects of the sunflower varieties and the year on the variables.

*Post-hoc* multiple comparisons (Tukey's test) were performed to compare treatments within a factor. Correlation and regression models were used to assess relationships between variables for all sunflower varieties and then for each variety individually. Differences among treatments were considered significant at  $\alpha = 0.05$ .

The phenotypic plasticity method of Finlay and Wilkinson (1963) was used to study the variability in sunflower aboveground biomass as a function of CC treatment across all sunflower varieties and to analyze the response of drought tolerance strategy for each variety over both years (Fig. 3.5 et Fig. A.3.4.). The sunflower cultivar aboveground biomass is the mean sunflower aboveground biomass of each sunflower variety for each CC treatment. The environmental mean of sunflower aboveground biomass was determined as the mean of biomass over all varieties for each CC treatment.

### 3.3. Results

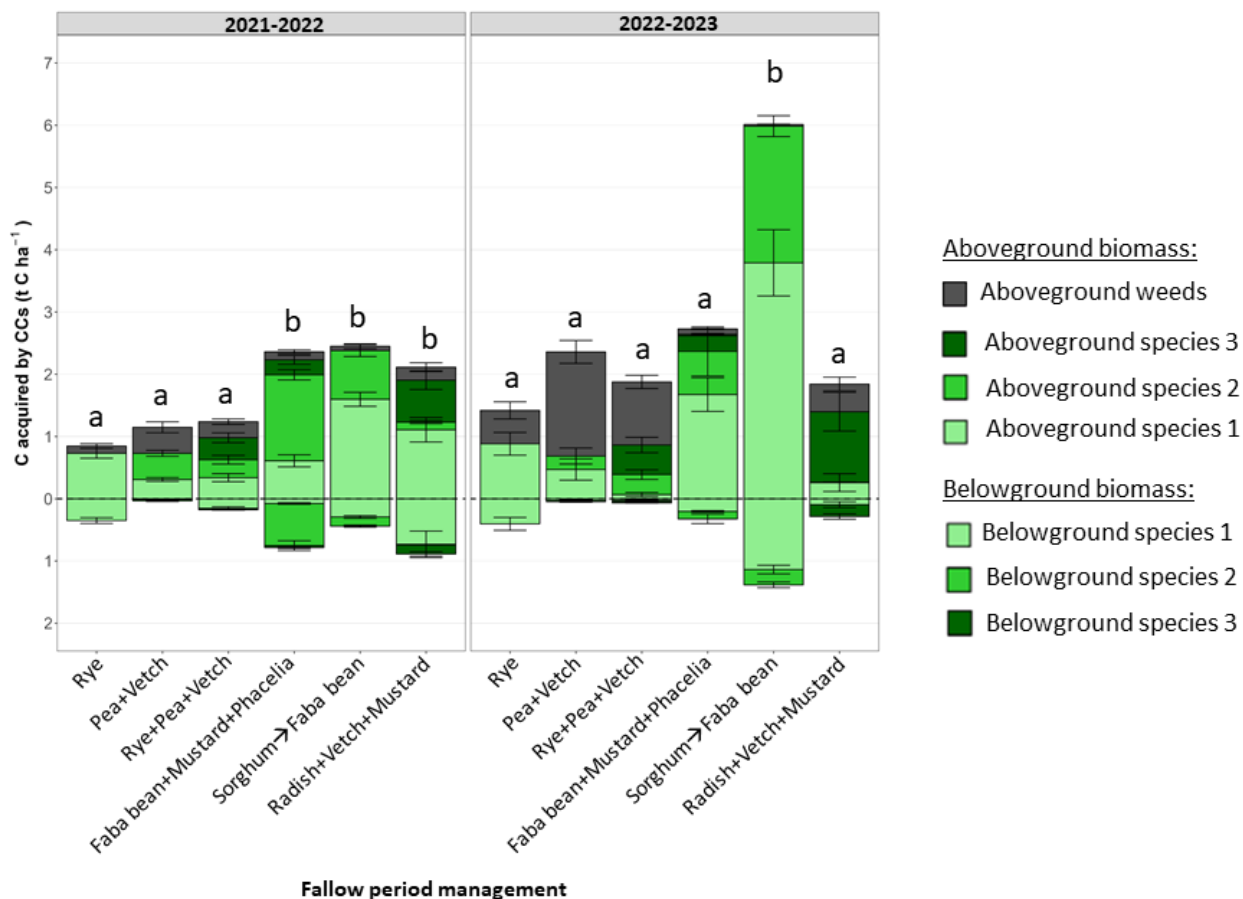
#### 3.3.1. Cover crop functions

The mean total biomass of CCs at CC termination varied from 2.7 t.ha<sup>-1</sup> for the Pea+Vetch mixture in 2021-2022 to 17.3 t.ha<sup>-1</sup> for the Sorghum→Faba bean in 2022-2023 (Table 3.3). CCs had higher mean total biomass over the fallow period of 2022-2023 than over that of 2021-2022.

Over the two years, the C concentration of the CCs varied from 42.3% for Rye to 46.1% for Faba bean+Mustard+Phacelia, which resulted in a total acquisition of C of 1.2-7.4 t C.ha<sup>-1</sup>. Faba bean+Mustard+Phacelia, Radish+Vetch+Mustard and Sorghum→Faba bean acquired the most C in both years (Fig. 3.2).

**Table 3.3.** Mean total cover crop (CC) (and standard error) biomass ( $\text{t}\cdot\text{ha}^{-1}$ ), carbon (C) acquired ( $\text{t}\cdot\text{ha}^{-1}$ ), nitrogen (N) acquired ( $\text{kgN}\cdot\text{ha}^{-1}$ ), C:N ratio for aboveground and belowground biomass of CC species, percentage of weeds in aboveground biomass and biochemical composition of CCs aboveground biomass (i.e., lignin, hemicellulose and cellulose percentages) without weeds at CC termination in 2021-2022 and 2022-2023. For Sorghum→Faba bean, biomass and C acquired were determined using total sorghum biomass at sorghum termination in October; N acquired and C:N ratio were calculated using sorghum mulch at CC termination, as indicated by highlighted data (unpublished data from previous INRAE studies). Composition was not measured for sorghum in Sorghum→Faba bean mixture. Different letters indicate significant ( $p < 0.05$ ) differences between CC treatments using Tukey's test. NS: not significant.

Cover crop treatment	Aboveground + Belowground				Aboveground			
	Biomass $\text{t}\cdot\text{ha}^{-1}$	C acquired $\text{t C}\cdot\text{ha}^{-1}$	N acquired $\text{kgN}\cdot\text{ha}^{-1}$	C:N ratio	Weed percentage %	Lignin %	Hemicellulose %	Cellulose %
<b>2021-2022</b>								
Rye	3.3 (0.1) a	1.2 (0.1) a	38.3 (1.3) a	34.0 (2.2) bc	13.4 (3.3) ab	3.2 (0.7) a	22.7 (0.5) c	16.7 (0.2) a
Pea+Vetch	2.7 (0.2) a	1.2 (0.1) a	71.2 (2.6) b	18.1 (1.8) a	40.6 (4.9) c	9.0 (0.7) b	12.1 (0.4) ab	17.5 (0.6) a
Rye+Pea+Vetch	3.2 (0.1) a	1.4 (0.1) a	77.2 (3.4) b	20.4 (0.5) a	19.9 (4.1) b	9.6 (0.3) b	16.6 (0.5) b	18.0 (0.2) a
Faba bean+Mustard+Phacelia	7.3 (0.4) b	3.1 (0.1) b	106.5 (9.3) cd	39.5 (2.4) c	5.8 (1.1) a	9.5 (0.3) b	11.8 (0.4) ab	23.0 (0.7) b
Sorghum→Faba bean	6.5 (0.4) b	2.9 (0.2) b	126.7 (9.2) d	31.0 (0.1) b	4.1 (0.9) a	5.2 (0.7) a	9.6 (2.7) a	14.3 (0.6) a
Radish+Vetch+Mustard	7.6 (0.2) b	3.0 (0.4) b	99.63 (3.7) c	40.5 (0.9) c	11.0 (2.5) ab	8.7 (0.3) b	11.6 (0.2) ab	24.7 (0.8) b
Year	5.1 (0.2) a	2.1 (0.2) a	86.5 (4.3) a	30.4 (1.3)	15.8 (2.8) a	7.5 (0.9) a	14.1 (0.3)	19.03 (0.5)
$p$ CC	<0.001	<0.001	<0.001	<0.001	<0.001	<0.001	<0.001	<0.001
<b>2022-2023</b>								
Rye	4.0 (0.4) a	1.8 (0.2) a	68.1 (7.4) a	28.1 (0.9) ab	44.3 (5.9) bc	4.3 (0.5) a	19.9 (0.2) c	19.4 (0.2) a
Pea+Vetch	5.2 (0.6) a	2.4 (0.2) a	109.7 (3.2) b	27.0 (3.7) ab	71.3 (4.7) d	11.3 (1.3) b	13.9 (0.8) b	17.6 (0.4) a
Rye+Pea+Vetch	4.1 (0.3) a	1.9 (0.2) a	96.8 (7.5) b	25.9 (2.0) ab	55.7 (4.7) cd	10.2 (0.1) b	14.3 (0.2) b	19.6 (0.2) a
Faba bean+Mustard+Phacelia	6.1 (0.5) a	2.8 (0.3) a	185.1 (15.5) c	18.7 (3.2) a	5.1 (1.7) a	10.3 (0.4) b	11 (0.6) ab	18.6 (1.0) a
Sorghum→Faba bean	17.3 (1.3) b	7.4 (0.3) b	250.4 (9.5) d	31.4 (4.6) ab	1.1 (0.5) a	7.9 (0.7) ab	9.0 (0.3) a	14 (0.5) a
Radish+Vetch+Mustard	4.7 (0.9) a	2.1 (0.4) a	67.5 (9.8) a	39.9 (1.5) b	29.6 (1.7) b	13.6 (0.9) b	14.2 (0.3) b	32.5 (1.0) b
Year	6.9 (0.7) b	3.1 (0.2) b	130.0 (8.0) b	28.7 (2.6)	34.5 (3.1) b	9.2 (0.7) b	13.7 (0.4)	20.3 (0.5)
$p$ CC	<0.001	<0.001	<0.001	<0.001	<0.001	<0.01	<0.001	<0.001
<b>2021-2022 and 2022-2023</b>								
$p$ CC	<0.001	<0.001	<0.001	<0.001	<0.001	<0.001	<0.001	<0.001
$p$ year	<0.001	<0.001	<0.001	NS	<0.001	<0.001	NS	NS
$p$ CC * year	<0.001	<0.001	<0.001	<0.001	<0.001	NS	NS	<0.001



**Figure 3.2.** Mean carbon (C) acquired by cover crops (CCs) ( $t C \cdot ha^{-1}$ ) and standard errors by CC treatment in 2021-2022 and 2022-2023. Species 1 and 2 for bispecific mixtures and Sorghum→Faba bean refer to the species listed in the name of the species composition. Species 1, 2 and 3 for trispecific mixtures refer to the species listed in the name of the species composition.

The mean total N acquired by CCs was 50% higher in 2022-2023 than in 2021-2022 ( $p < 0.001$ ), due to higher biomass and N concentration. Total N acquired by CCs ranged from  $38 \text{ kgN} \cdot ha^{-1}$  for Rye to  $250 \text{ kgN} \cdot ha^{-1}$  for Sorghum→Faba bean (Table 3.3). The percentage of total N acquired by belowground biomass of CCs ranged from 3% for Pea+Vetch to 22% for Rye (Table A.3.3).

CCs decreased SMN by a mean of  $19 \text{ kgN} \cdot ha^{-1}$  in 2021-2022 and  $66 \text{ kgN} \cdot ha^{-1}$  in 2022-2023, resulting in low SMN at CC termination (mean of  $20 \text{ kgN} \cdot ha^{-1}$  both years) (Table A.3.4) (both  $p < 0.001$ ).

SWC at CC termination (60% and 100% of available soil water in 2021-2022 and 2022-2023 for tilled bare soil) did not differ among CC treatments and tilled bare soil in 2021-2022. Conversely, at CC termination in 2022-2023, SWC was higher for tilled bare soil than for all CC treatments ( $p < 0.001$ ) (Table A.3.4). CC mixture Pea+Vetch in 2022-2023 had the lowest SWC among CC treatments (20% lower than that in bare soil).

Two indicators were used to assess N mineralization dynamics as a function of CC treatment: the C:N ratio of CCs (shoots + roots) and SMN in a bare soil (during the sunflower growing season) vs. that with decomposing CC residues 65 and 84 days after termination (DAT) (in 2022 and 2023, respectively), 102 and 106 DAT (2022 and 2023, respectively), and 176 DAT, corresponding to vegetative, flowering stage and maturity stages of sunflower, respectively. The total C:N ratio ranged from 18-41, with differences observed among CC treatments and between years (Table 3.3). The lowest total C:N ratio was measured for Pea+Vetch (18) and Rye+Pea+Vetch (20) compared to other CC treatments in 2021-2022 (mean C:N ratio of 36) ( $p < 0.001$ ) and Faba bean+Mustard+Phacelia (19) compared to Radish+Vetch+Mustard (40) in 2022-2023 ( $p < 0.001$ ). Moreover, SMN (in a bare soil) at vegetative and flowering stages was higher in 2021-2022 than in 2022-2023. N mineralization dynamics varied among CCs, with some CC residues releasing N early at sunflower's vegetative stage (e.g. Pea+Vetch in 2021-2022, Sorghum→Faba bean and Faba bean+Mustard+Phacelia in 2022-2023), while others released N later (Rye+Pea+Vetch in 2022-2023) or immobilized soil N during the vegetative stage (Rye and Radish+Vetch+Mustard) (Fig. A.3.1).

The biochemical composition of CC residues did not differ significantly between years, except for higher lignin concentration in 2022-2023 ( $p < 0.001$ ) (Table 3.3). Rye grown alone had lower lignin and higher hemicellulose concentrations than other CCs did ( $p < 0.001$ ). Total cellulose concentration was higher for mixtures of Faba bean+Mustard+Phacelia and Radish+Vetch+Mustard in 2021-2022 and for Radish+Vetch+Mustard in 2022-2023 than for other CC treatments, due mainly to a higher cellulose concentration in mustard residues ( $p < 0.001$ ).

The higher SMN at CC sowing in 2022-2023 stimulated weed growth, leading to higher weed biomass compared to that in 2021-2022 for certain CC mixtures ( $p < 0.001$ ) (Tables 3.3 and A.3.1). Weed-control levels by CCs varied, with more control by certain mixtures (e.g. Sorghum→Faba bean and Faba bean+Mustard+Phacelia) and less control for others composed of less weed-competitive legumes (e.g. Pea+Vetch and Rye+Pea+Vetch) (Table 3.3).

### 3.3.2 Impact of cover crops on varietal traits of sunflower

The experimental design enabled study of effects of CCs on the establishment, growth, development and productivity of sunflower varieties, as well as effects of interactions between CC treatment and sunflower variety, and among CC treatment, sunflower variety and year. Sunflower traits varied among the varieties (Tables A.3.13 and A.3.14).

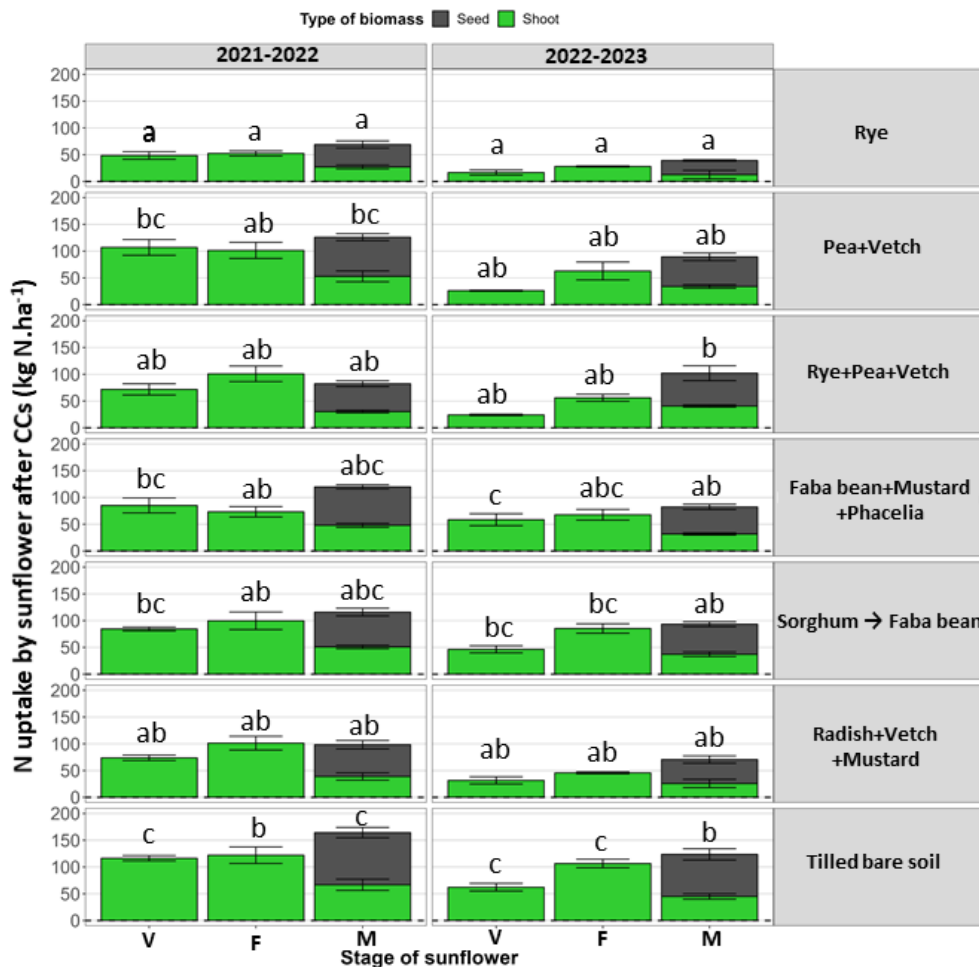


### 3.3.2.1 Establishment of sunflower varieties

The final emergence rate of sunflower was higher in 2022-2023 (7.1 plants.m<sup>2</sup>) than in 2021-2022 (5.7 plants.m<sup>2</sup>), as a reminder, the sowing density was 8.8 plants.m<sup>-2</sup>. The effects of CCs on sunflower emergence varied among CC treatments and between years. In 2022, sunflower emergence in plots with CCs was at best equivalent to that in bare soil ( $\approx$  6.6 plants.m<sup>2</sup>), but often lower, particularly after Pea+Vetch and Rye. In 2023, however, sunflower emergence after Pea+Vetch (5.7 plants.m<sup>2</sup>) remained lower than that in bare soil (7.4 plants.m<sup>2</sup>), but was equivalent to or higher than that in bare soil for other CC treatments, particularly after Faba bean+Mustard+Phacelia (7.5 plants.m<sup>2</sup>) (Table A.3.5). No interaction between CC treatment and sunflower variety on sunflower emergence was identified.

### 3.2.3. Nitrogen status of sunflower varieties

NNI and N uptake were significantly higher in 2021-2022 than in 2022-2023 at both stages ( $p < 0.001$ ) (Fig. 3.3 and Table A.3.6). NNI was higher for tilled bare soil and Sorghum→Faba bean (mean of 0.8 and 0.7 at the vegetative and flowering stage, respectively) and lower for Rye (0.5 and 0.4, respectively) in both years ( $p < 0.001$ ) (Table A.3.6). Concerning N uptake, sunflower took up more N and did so earlier, beginning with the vegetative stage after tilled bare soil, Pea+Vetch in 2021-2022, Faba bean+Mustard+Phacelia and Sorghum→Faba bean in both 2021-2022 and 2022-2023, compared to Rye in both years. Sunflower also took up N after flowering, particularly after Rye+Pea+Vetch in 2022-2023, as indicated by the significant increase in N uptake between flowering and maturity (Fig. 3.3). The N uptake by sunflower at maturity was correlated with SMN in a bare soil at maturity ( $r = 0.58$ ,  $p < 0.001$  in 2021-2022 and  $r = 0.49$ ,  $p = 0.04$  in 2022-2023) (Fig. A.3.2).



**Figure 3.3.** Mean nitrogen (N) uptake and standard errors by sunflower at vegetative (V), flowering (F) and maturity (M) stages as a function of fallow-period management during the 2021-2022 and 2022-2023 experiments. N uptake at maturity was further categorized into N in seeds or shoots. Different letters indicate significant ( $p < 0.05$ ) differences between fallow-period management for each stage of sunflower using Tukey's test.

### 3.3.2.2 Development of sunflower varieties

Sunflower flowering was significantly influenced by the use of CCs during the previous fallow period. In particular, Rye delayed flowering in both years (32% and 55% of flowering plants) compared to other CC treatments and tilled bare soil (mean of 62% and 80% of flowering plants) ( $p < 0.001$ ) (Table 3.4). This effect of the CCs interacted with the sunflower variety: the MAS 98K variety exhibited less delay in flowering than did CARRERA and MAS 89M varieties in both years.

Concerning the maturity stage, sunflower matured the latest after Faba bean+Mustard+Phacelia (delay of 194 °C.d) in 2021-2022 and after Rye+Pea+Vetch (delay of 202 °C.d) in 2022-2023 compared to tilled bare soil and Sorghum→Faba bean, as shown by the significant interaction between CC treatment and year ( $p < 0.001$ ).

In 2022-2023, the maturation period (from flowering to maturity) was extended by a mean of 342°C.d for the Rye+Pea+Vetch treatment compared to tilled bare soil and Sorghum→Faba bean (Table 3.4). Maturity date was positively correlated with seed oil concentration in both years, particularly 2022-2023 ( $r = 0.58$  for all varieties,  $p < 0.001$ ), and negatively correlated with LAI ( $r = -0.61$ ,  $p < 0.001$  for all varieties in 2021-2022 and  $r = -0.57$ ,  $p < 0.001$  for all varieties in 2022-2023).

**Table 3.4.** Mean percentages of flowering plants on date 1 (5 July 2022 and 3 July 2023) and date 2 (12 July 2022 and 2023) (standard error), sum of growing degree days (SGDD in Tb = 4.8 °C) from flowering to maturity and from sowing to maturity (°C.d) by cover crop (CC) treatment in 2021-2022 and 2022-2023. Different letters indicate significant ( $p < 0.05$ ) differences between CC treatments each year, using Tukey's test. NS: not significant. N.D: no data.

Year	Cover crop treatment	Flowering		Maturity	
		Proportion of flowering plant at date 1 %	Proportion of flowering plant at date 2 %	SGDD from flowering to maturity °C.d	SGDD from sowing to maturity °C.d
2021-2022	Rye	32 (10) a	86 (4)	N.D.	2384 (59) bc
	Pea+Vetch	55 (12) bc	87 (5)	N.D.	2270 (38) abc
	Rye+Pea+Vetch	64 (6) bc	91 (7)	N.D.	2257 (17) abc
	Faba bean+Mustard+Phacelia	67 (7) bc	90 (3)	N.D.	2399 (40) c
	Sorghum→Faba bean	56 (4) b	89 (5)	N.D.	2251 (45) ab
	Radish+Vetch+Mustard	55 (10) b	89 (5)	N.D.	2338 (44) bc
	Tilled bare soil	74 (7) c	90 (5)	N.D.	2159 (34) a
	<i>p</i> CC	$p < 0.001$	NS	N.D.	$p < 0.001$
	<i>p</i> sunflower varieties	$p < 0.001$	0.01	N.D.	0.02
	<i>p</i> CC X sunflower varieties	0.05	NS	N.D.	NS
2022-2023	Rye	0 (0) a	55 (20) a	957 (44) b	2188 (49) ab
	Pea+Vetch	3 (3) b	78 (10) bc	1029 (65) bc	2208 (57) ab
	Rye+Pea+Vetch	2 (2) ab	79 (10) bc	1151 (107) c	2330 (53) b
	Faba bean+Mustard+Phacelia	13 (7) c	86 (10) c	1058 (93) bc	2153 (69) ab
	Sorghum→Faba bean	0 (0) ab	73 (10) b	814 (28) a	2015 (29) a
	Radish+Vetch+Mustard	1 (1) ab	80 (0) bc	1027 (89) bc	2194 (21) ab
	Tilled bare soil	1 (1) ab	83 (0) bc	805 (49) a	1957 (62) a
	<i>p</i> CC	$p < 0.001$	$p < 0.001$	$p < 0.001$	$p < 0.01$
	<i>p</i> sunflower varieties	NS	$p < 0.001$	0.02	$p < 0.001$
	<i>p</i> CC X sunflower varieties	$p < 0.001$	$p < 0.001$	NS	NS
<i>p</i> year	$p < 0.001$	$p < 0.001$	N.D.	$p < 0.001$	
<i>p</i> sunflower varieties	$p < 0.001$	0.02	N.D.	$p < 0.01$	
<i>p</i> CC	$p < 0.001$	$p < 0.001$	N.D.	$p < 0.001$	
<i>p</i> CC X sunflower varieties	NS	0.03	N.D.	NS	
<i>p</i> CC X year	$p < 0.001$	$p < 0.001$	N.D.	$p < 0.001$	
<i>p</i> sunflower varieties X year	$p < 0.001$	$p < 0.001$	N.D.	NS	
<i>p</i> CC X sunflower varieties X year	NS	NS	N.D.	NS	

We observed that the AUC of normalized green cover from flowering to maturity was correlated with the leaf senescence ratio on the MAS 98K variety ( $r = -0.53$ ;  $p = 0.01$ ), with a stronger correlation observed on August ( $r = -0.79$ ;  $p < 0.0001$ ). Using this proxy for leaf senescence, tilled bare soil and Sorghum→Faba bean induced more rapid leaf senescence than did Pea+Vetch, Rye and Rye+Pea+Vetch, which explained the differences observed in the length of the growing season ( $p = 0.03$ ) (Table A.3.7). Moreover, the AUC of normalized green cover during the growing season was correlated with the maturity date of sunflower ( $r = 0.70$  for all varieties,  $p < 0.001$ ) and negatively correlated with LAI in 2022-2023 ( $r = -0.58$ ,  $p < 0.001$ ). The AUC of green cover from flowering to maturity was positively correlated with aboveground biomass at maturity in 2022-2023 ( $r = 0.47$ ,  $p < 0.001$ ) (Fig. A.3.3.). The AUC of green cover from flowering to maturity was higher for Pea+Vetch tilled bare soil, Rye+Pea+Vetch and Faba bean+Mustard+Phacelia than for Rye ( $p < 0.01$ ) (Table A.3.7). It was positively correlated with sunflower yield in 2022-2023 ( $r = 0.56$ ,  $p < 0.001$ ).

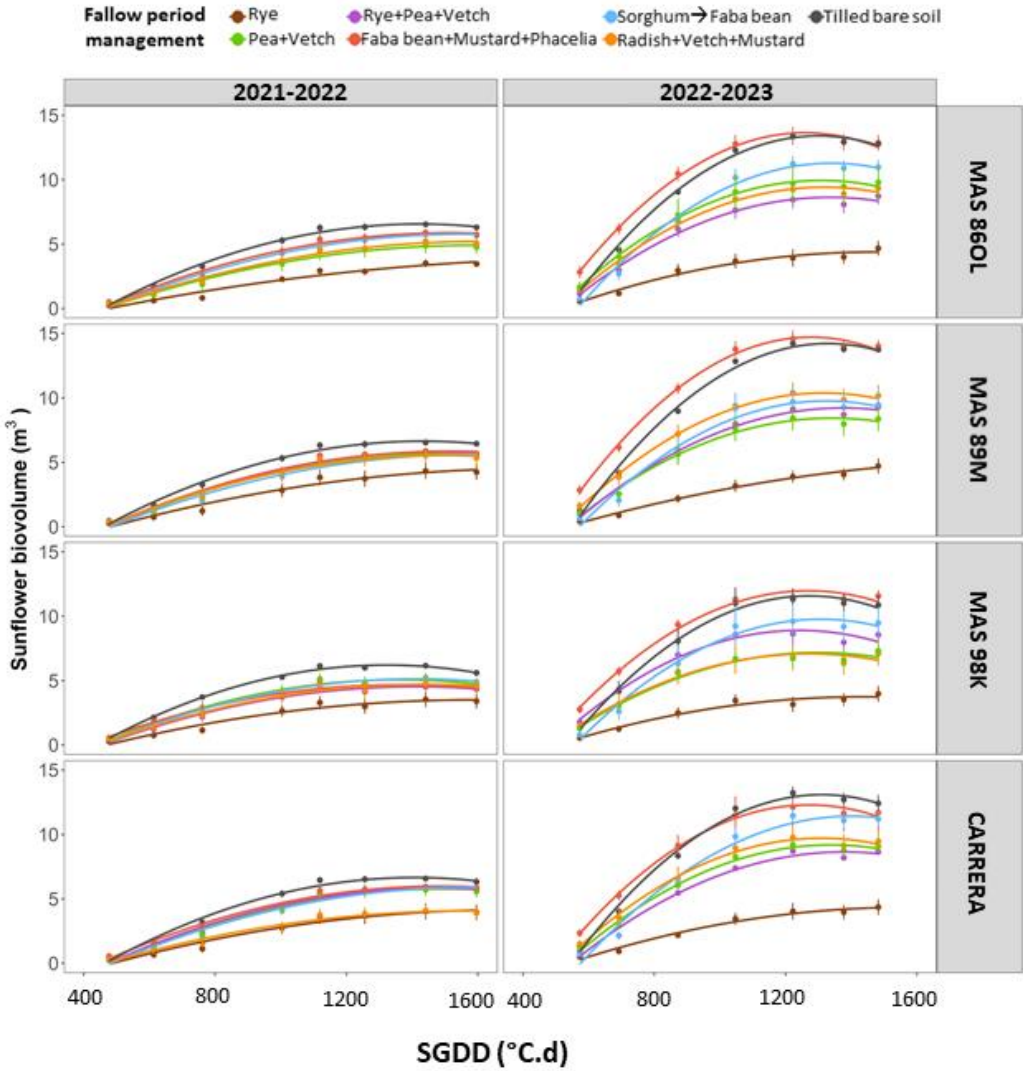
### 3.3.2.3 Growth of sunflower varieties

We observed for the MAS 98K variety that maximum biovolume was correlated with aboveground biomass at flowering ( $r = 0.60$ ;  $p < 0.001$  in 2021-2022 and  $r = 0.80$ ;  $p < 0.001$  in 2022-2023) and LAI ( $r = 0.80$ ;  $p < 0.001$  in 2021-2022 and  $r = 0.70$ ;  $p < 0.001$  in 2022-2023) (Fig. A.3.3.).

The maximum biovolume, biovolume rate and maximum height were greater in 2022-2023 than in 2021-2022 ( $p < 0.001$  for all variables) (Fig. 3.4 and Table A.3.8). In both years, the maximum biovolume and biovolume rate was higher after tilled bare soil, Faba bean+Mustard+Phacelia and Sorghum→Faba bean than after Rye ( $p < 0.001$  for both variables), and the maximum height was higher after tilled bare soil and Faba bean+Mustard+Phacelia than after Rye ( $p < 0.001$ ). No interaction between CC treatment and sunflower variety was observed for the maximum biovolume, biovolume rate or height. Maximum biovolume was strongly correlated with yield ( $r = 0.69$ ,  $p < 0.001$  in 2021-2022 and  $r = 0.78$ ,  $p < 0.001$  in 2022-2023).

The mean LAI of sunflower measured at flowering was higher in 2022-2023 (2.3) than in 2021-2022 (1.8) ( $p < 0.001$ ). In both years, LAI was significantly higher in the tilled bare soil treatment (3.1) than in the Rye treatment (1.2).

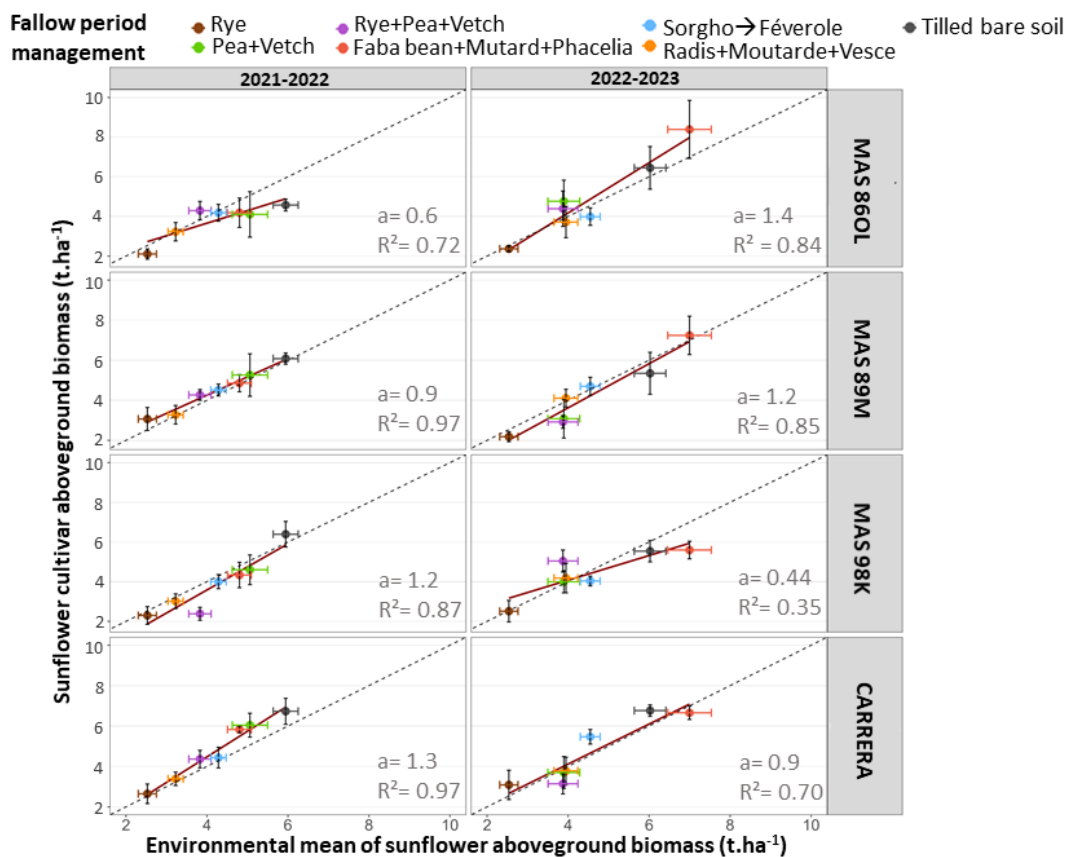
The other CCs behaved slightly differently: in 2021-2022, they resulted in similar LAI that was intermediate between the previous treatments, whereas in 2022-2023, LAI after Faba bean+Mustard+Phacelia and Sorghum→Faba bean (mean of 3.2) was equivalent to those under tilled bare soil, and the other CCs had LAI equivalent to those after Rye (mean of 1.6) ( $p < 0.001$ ). In 2022-2023, no interaction between CC treatment and sunflower variety was observed for LAI (assessed only for MAS 98K in 2021-2022) (Table A.3.9). LAI was correlated with NNI at the vegetative stage ( $r = 0.54, p < 0.01$  in 2021-2022 and  $r = 0.72, p < 0.001$  in 2022-2023), NNI at the flowering stage ( $r = 0.54, p < 0.001$  in 2021-2022 and  $r = 0.69, p < 0.001$  in 2022-2023), aboveground biomass at maturity ( $r = 0.56, p < 0.001$  in 2021-2022 and  $r = 0.33, p < 0.001$  in 2022-2023) and seed yield ( $r = 0.67, p < 0.001$  in 2021-2022 and  $r = 0.48, p = 0.03$  in 2022-2023) (Fig. A.3.2 and Fig. A.3.3).



**Figure 3.4.** Dynamics of sunflower biovolume ( $m^3$ ) over time (expressed as the sum of growing degree days (SGDD)) as a function of fallow-period management and sunflower variety in 2021-2022 and 2022-2023. The curves are second-degree polynomial functions.

Mean aboveground biomass (shoot) at sunflower maturity was higher in 2022-2023 (4.7 t.ha<sup>-1</sup>) than in 2021-2022 (4.2 t.ha<sup>-1</sup>) ( $p = 0.01$ ). The interaction between CC treatment, sunflower variety or year was significant ( $p = 0.02$ ) (Fig. 3.5). In 2021-2022 (a dry year), aboveground biomass was significantly higher for CARRERA after tilled bare soil, Pea+Vetch and Faba bean+Mustard+Phacelia treatments (6.2 t.ha<sup>-1</sup>) than for MAS 98K (5.1 t.ha<sup>-1</sup>) and MAS 86OL (4.3 t.ha<sup>-1</sup>), compared to Rye (mean of 2.4 t.ha<sup>-1</sup>). In 2022-2023, higher biomass was measured for MAS 86OL after Faba bean+Mustard+Phacelia (8.4 t.ha<sup>-1</sup>) and tilled bare soil (6.4 t.ha<sup>-1</sup>) and MAS 89M after Faba bean+Mustard+Phacelia (7.2 t.ha<sup>-1</sup>) compared to Rye (2.3 t.ha<sup>-1</sup>) (Fig. 3.5). Overall, across all sunflower varieties and both years, aboveground biomass was higher after Faba bean+Mustard+Phacelia and tilled bare soil, intermediate for Pea+Vetch and lower for Rye ( $p < 0.001$ ).

The final root:shoot ratio and root biomass of sunflower was higher in 2021-2022 (0.15, 1 t.ha<sup>-1</sup>) than in 2022-2023 (0.09, 0.6 t.ha<sup>-1</sup>) ( $p < 0.001$  for root:shoot ratio and  $p = 0.01$  for root biomass), with higher root:shoot ratio averaged over both years for Faba bean+Mustard+Phacelia, Sorghum→Faba bean and Rye+Pea+Vetch (mean of 0.14) than Rye (0.08) and higher root biomass for tilled bare soil (1 t.ha<sup>-1</sup>) and Sorghum→Faba bean (1 t.ha<sup>-1</sup>) compared to Rye (0.4 t.ha<sup>-1</sup>) over both years ( $p < 0.001$ ) (Table A.3.10).



**Figure 3.5.** Relationship between the environmental index and the aerial biomass, excluding seeds, of each variety. The environmental index is the mean value of the aerial biomass of all cultivars for each CC treatment (adapted from Finlay and Wilkinson (1963)). The slope of the regression (dark red) corresponds to the plasticity of aboveground biomass of each variety for the range of environmental indices generated by the cover crops.  $a$  represents the slope of the regression and  $R^2$  represents the coefficient of determination.

Harvest index and water-use efficiency for total aboveground biomass were higher in 2021-2022 (0.40 and 37 kg.ha<sup>-1</sup>.mm<sup>-1</sup>) than in 2022-2023 (0.36 and 23 kg.ha<sup>-1</sup>.mm<sup>-1</sup>) ( $p < 0.001$ ) (Table A.3.8). Harvest index was lower for MAS 89M (0.38) and CARRERA (0.38) in 2021-2022 and MAS 86OL (0.34) in 2022-2023 compared to MAS 98K both years (0.44 in 2021-2022 and 0.39 in 2022-2023), corresponding to the interaction between year and varieties ( $p < 0.01$ ). In 2021-2022, the harvest index was higher after Rye (0.44) and Rye+Pea+Vetch (0.43) compared to tilled bare soil (0.37) and Pea+Vetch (0.38) ( $p < 0.001$ ). In 2022-2023, no significant difference between CC modalities was observed for the harvest index. For water-use efficiency, differences between varieties only existed in 2021-2022 for total aboveground biomass with higher water-use efficiency for CARRERA (40.1 kg.ha<sup>-1</sup>.mm<sup>-1</sup>) than MAS 86OL (33.7 kg.ha<sup>-1</sup>.mm<sup>-1</sup>) ( $p < 0.01$ ) (Table A.14). For both years, water-use efficiencies for total aboveground biomass were higher after Faba bean+Mustard+Phacelia and tilled bare soil (mean

of 39 kg.ha<sup>-1</sup>.mm<sup>-1</sup>) than Radish+Vetch+Mustard and Rye (mean of 21 kg.ha<sup>-1</sup>.mm<sup>-1</sup>) ( $p < 0.001$ ).

#### 3.3.2.4 Productivity of sunflower varieties

Sunflower yield was influenced by the (i) year, with a mean value of 2.8 ± 0.1 t.ha<sup>-1</sup> in 2022 against 2.5 ± 0.1 t.ha<sup>-1</sup> in 2023, (ii) CC treatments (Table A.3.11).

Sunflower yield differed significantly among CC treatments with higher yield after tilled bare soil (3.4 t.ha<sup>-1</sup>) and Faba bean+Mustard+Phacelia (3.2 t.ha<sup>-1</sup>) than Radish+Mustard+Vetch (2.3 t.ha<sup>-1</sup>) and Rye (1.6 t.ha<sup>-1</sup>) ( $p < 0.001$ ). No difference was significant between sunflower varieties. Yield was correlated with total CC N acquisition ( $r = 0.29$ ,  $p < 0.01$  in 2021-2022, and  $r = 0.42$ ,  $p < 0.001$  in 2022-2023), total CC N concentration ( $r = 0.41$ ,  $p < 0.001$  in 2021-2022 and  $r = 0.65$ ,  $p < 0.001$  in 2022-2023) and total CC C:N ratio ( $r = -0.20$ ,  $p = 0.05$  in 2021-2022, and  $r = -0.37$ ,  $p < 0.01$  in 2022-2023). Yield was also correlated with hemicellulose concentration of CCs ( $r = -0.47$ ,  $p < 0.001$  for both years) and lignin concentration of leaves ( $r = 0.23$ ,  $p < 0.01$  for both years).

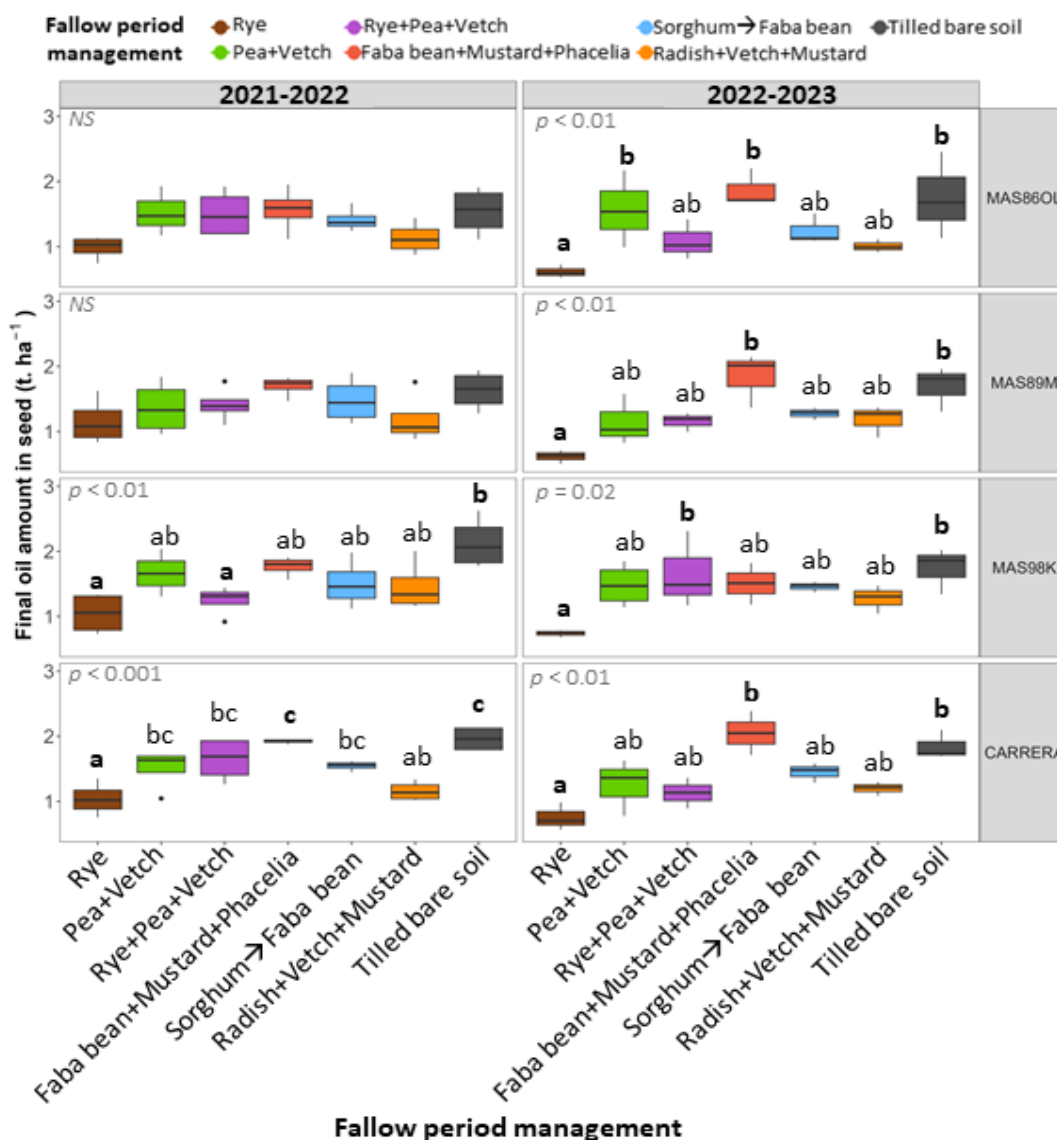
Sunflower seed number and TKW were higher in 2021-2022 (973 and 49 g, respectively) than in 2022-2023 (822 and 41 g, respectively) ( $p < 0.001$ ) (Table A.3.11). Interaction year X CC treatments was significant for seed number ( $p = 0.03$ ) and for TKW ( $p < 0.001$ ). Higher seed numbers were measured after tilled bare soil and Faba bean+Mustard+Phacelia for both years and Pea+Vetch in 2021-2022 compared to Rye for both years. Higher TKW were observed after Pea+Vetch, Faba bean+Mustard+Phacelia for both years and bare soil only for 2022-2023 compared to Rye for both years.

The mean seed oil concentration of all varieties was higher for Faba bean+Mustard+Phacelia (55%), Rye (55%) for both years and Rye+Pea+Vetch (55%) in 2022-2023 than for tilled bare soil (52%) for both years, Pea+Vetch (52%) in 2021-2022 and Sorgho→Faba bean (53 %) in 2022-2023 ( $p < 0.01$ ), according to the interaction year X CCs ( $p = 0.03$ ) (Table A.3.11). The mean seed oil concentration was significantly higher for CARRERA compared to the others varieties ( $p < 0.001$ ). The amount of oil in seeds averaged over both years, strongly related to seed weight, was higher after tilled bare soil (1.8 t.ha<sup>-1</sup>) and Faba bean+Mustard+Phacelia (1.7 t.ha<sup>-1</sup>) and lower after Rye (1.1 t.ha<sup>-1</sup>) ( $p < 0.001$ ) (Fig. 3.6). The amount of oil in seeds was positively correlated with the amount of protein in seeds, strongly dependent on seed yield of sunflower ( $r = 0.91$ ,  $p < 0.001$  in 2021-2022 and  $r = 0.93$ ,  $p < 0.001$  in 2022-2023). However, seed oil concentration was negatively correlated with seed protein concentration of sunflower



( $r = -0.55$ ,  $p < 0.001$  in 2021-2022 and  $r = -0.49$ ,  $p < 0.001$  in 2022-2023) and positively correlated with AUC of normalized green cover from flowering to maturity ( $r = 0.59$ ,  $p < 0.001$  in 2022-2023).

The mean seed protein concentration of all varieties was higher after tilled bare soil and Pea+Vetch (12.7%) for both years, Rye+Pea+Vetch in 2021-2022 (12.7%) than after Rye (11.1%) and Radish+Vetch+Mustard (10.6 %) for both years and Rye+Pea+Vetch in 2022-2023 (10.1 %) ( $p < 0.001$ ), according to the interaction year X CCs (Table A.3.11).

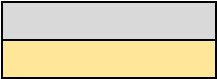
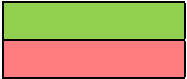


**Figure 3.6.** Amount of oil in seeds ( $t \text{ oil.ha}^{-1}$ ) as a function of fallow-period management and sunflower variety in 2021-2022 and 2022-2023. Different letters indicate significant ( $p < 0.05$ ) differences between fallow-period management for each sunflower variety and year, using Tukey’s test. NS: not significant.

### 3.4. Discussion

Growing CCs during a prolonged fallow period can increase CC biomass production but may also deplete soil water and N resources for the subsequent cash crop, thus potentially reducing its yield (Thorup-Kristensen *et al.*, 2003; Alonso-Ayuso *et al.*, 2014). In the present study, soil water content at CC termination was significantly lower under CC treatments compared to tilled bare soil in 2023, with the lowest value after the Pea+Vetch mixture dominated by winter growing ryegrass, but soil water content at CC termination was similar between all treatments in 2022 (Table A.3.4). However, unlike soil water, late termination of CCs and the low risk of nitrate losses during the fallow period resulted systematically in low SMN at sunflower sowing, regardless of CC species (Meyer *et al.*, 2022) (Table A.3.4). The reduction in SMN observed in both years may be mitigated by the positive effects of N mineralization from CC residues compared to tilled bare soil on sunflower growth. After CC termination, inorganic N is released through the mineralization of their residues, particularly in legume-dominated mixtures (Tribouillois *et al.*, 2016; Couëdel *et al.*, 2018). This process is facilitated by the lower C:N ratio of legume residues, which accelerates the mineralization of a larger nitrogen pool (Vigil and Kissel, 1991; Justes *et al.*, 2009). Consequently, CC mixtures containing legumes can result in higher net N mineralization from their residues (Tosti *et al.*, 2012; White *et al.*, 2017), thus increasing sunflower yield (Thind *et al.*, 2007; Rosner *et al.*, 2018; Almoussawi *et al.*, 2020; Meyer *et al.*, 2022) compared to that in bare soil. Mixtures with a C:N ratio less than 19, which represented more than 60% of legume biomass, resulted in higher yields than other CC treatments did but resulted in yields similar to those in tilled bare soil. These results are consistent with those of Ait-Kaci *et al.* (2022), who observed similar sunflower yields after CC mixtures with legumes and bare soil over a four-year field experiment. However, sunflower yield in the present study was decreased by mixtures dominated by Brassicaceae species, attributed to their high C:N ratio (40) and subsequent N immobilization, which agrees with results of Adeux *et al.* (2021) in systems without N fertilization. The variability in sunflower response to CCs may be influenced by other factors, such as the N acquired by CCs, the allelopathic effect and cell-wall components. The high N acquisition by Faba bean+Mustard+Phacelia in 2021-2022 may have helped increase sunflower yield, despite its high C:N ratio (40). Furthermore, the substantial decrease in yield after Rye could be have been due to N immobilization of CC residues, as observed by Rosecrance *et al.* (2000), along with potential allelopathic effects, which increase when CCs are terminated later (Barnes and Putnam, 1986; Silva and Bagavathiannan, 2023), or the biochemical composition of CC

residues. This composition, including soluble compounds, hemicellulose, cellulose and lignin, indirectly influences the C:N ratio of CC residues and N concentration, both of which are related to CC development and species (Nicolardot *et al.*, 2001; Alonso-Ayuso *et al.*, 2014; Pittman *et al.*, 2020; Brockmueller *et al.*, 2023). In the present study, each CC species had specific biochemical concentrations, such as high hemicellulose and low lignin concentrations in rye and high cellulose concentration in mustard (Pittman *et al.*, 2020; Brockmueller *et al.*, 2023). Identifying the relationship between CC composition and N mineralization is challenging due to the complex relationship between N content, morphology, arrangement of biochemical fractions and decomposition of CC residues (Henriksen and Breland, 1999; Nicolardot *et al.*, 2001; Cosgrove and Jarvis, 2012). Overall, CCs provide several functions and have multiple effects on sunflower traits (Fig. 3.7).

Category	Function/effect	Rye	Pea+Vetch	Rye+Pea+Vetch	Faba bean+Mustard+Phacelia	Sorghum → Faba bean	Radish+Vetch+Mustard	Tilled bare soil
<b>CC</b>	Biomass				+/-		+/-	
	Carbon:nitrogen ratio		+/-		+/-			
	Weed regulation							
	Carbon acquired				+/-		+/-	
	Nitrogen acquired						+/-	
	Soil water content		+/-		+/-	+/-		
	Soil mineral nitrogen							
<b>Establishment</b>	Emergence rate							
<b>N status</b>	Nitrogen Nutrition Index, stage E1			+/-				
	Nitrogen Nutrition Index, stage F1				+/-		+/-	
<b>Development</b>	Timing to anthesis (early)	VAR						
	Timing to maturity (late)			+/-	+/-			
	<i>Leaf active duration post-flowering</i>							
	<i>Senescence rate (delayed)</i>							
	Biovolume rate							
<b>Growth</b>	Maximum biovolume							
	Leaf area index				+/-			
	Maximum height							
	Final aboveground biomass		VAR		VAR			VAR
<b>Productivity</b>	Yield		+/-	VAR				
	Seed number		VAR					
	Thousand-kernel weight			VAR		+/-		+/-
	Percentage of oil in seeds			+/-	VAR			
	Percentage of protein in seeds	VAR						
	Harvest index	+/-	+/-	+/-				+/-
					Interaction CC × Sunflower variety			

**Figure 3.7.** Summary of the functions provided by cover crops (CCs) and effects of fallow-period management on the establishment, N status, development, growth and productivity of sunflower. Variables in italics correspond to measurements taken only in 2022-2023.

In the present study, the availability of inorganic N emerged as a critical factor that influenced the growth and development of sunflower. The NNI of sunflower, which influences LAI and thus light interception and seed number during vegetative and flowering stages, revealed severe N deficiency, particularly after Rye, which resulted in delayed flowering, consistent with results of Massignam *et al.* (2009) under low N fertilization (Table A.3.6). CC mixtures with legumes (Faba bean+Mustard+Phacelia in 2021-2022 and Rye+Pea+Vetch in 2022-2023) delayed

maturity, thereby extending the seed-filling period (Table 3.4.). The larger amount of N released by CCs after flowering helped maintain green leaf area and photosynthesis, which delayed senescence and increased yield and oil concentration (Fig. 3.6 and Table A.3.12), as observed in previous studies (Steer *et al.*, 1985; Goswami and Srivastava, 1988; Aguirrezzabal *et al.*, 2003).

To increase productivity, sunflower must efficiently redistribute to seeds nutrients taken up later, a trait observed in the variety MAS 98K (Fig. 3.6 and Table A.3.12), (Aguirrezábal *et al.*, 2003; Moschen *et al.*, 2017). The selection of sunflower varieties could be pivotal in mitigating potential challenges posed by CCs. An obstacle to using CCs before sunflower could be the latter's demand for optimal sowing quality, which influences its yield (Connor and Hall, 1997; Lecomte and Longueval, 2013). The presence of poorly buried coarse residues, such as grass weeds (especially perennial ryegrass, rye and fodder radish), decreased the sunflower emergence rate (Table A.3.5) However, choosing varieties with characteristics similar to those of MAS 98K and MAS 89M could mitigate the loss of plant density (Table A.3.13), perhaps due to having smaller seeds than other varieties, thus increasing the germination capacity (Torres *et al.*, 1990).

Sunflower is impacted by climate change but exhibits adaptability to water-restricted conditions due to its drought tolerance and suitability for low-input systems with low N and pesticide requirements (Garcia-Vila and Fereres, 2012; Debaeke *et al.*, 2017a). In response to drought conditions during the entire growing season in 2022, sunflower accelerated flowering to escape drought, reduced leaf area to minimize water loss, maintained root growth (perhaps due to allocating more C to roots than to shoots), and increased the harvest index and water-use efficiency, which maintained productivity without irrigation during flowering (Tables A.3.10, 13, 14) (Flenet *et al.*, 1996; Maury *et al.*, 2011b). Moreover, lower NNI and N uptake in sunflower in 2023 than in 2022 (Figures 3.3 and A.3.6) may have been due to increased weed biomass increasing N and light competition with sunflower, especially in early stages (Reddy *et al.*, 2008; Moreau *et al.*, 2014), and higher density of emerged plants (Marin and Ion, 2022).

One strategy for adapting to climate change is to select varieties with drought-tolerance strategies (Casadebaig *et al.*, 2008; Rengel *et al.*, 2012; Duruflé *et al.*, 2023), which could interact with N supply (Raya-Sereno *et al.*, 2023). Although application of N fertilizer under severe drought can increase water deficit due to larger leaf area and water use (Nielsen and Halvorson, 1991; Ashraf *et al.*, 2001), the larger amount of N released by CCs increased aboveground biomass production during the dry year for varieties with a productive strategy

for leaf expansion rate (CARRERA) compared to varieties with a conservative strategy (MAS 86OL), without exacerbating the impact of water deficit on yield, by maintaining water-use efficiency (Fig. 3.5 and Table A.3.14). Variety MAS 86OL, known to decrease the leaf expansion rate and close stomata when FTSW is relatively high, may have lower N demand and uptake during dry years than other varieties (Ahmad *et al.*, 2014). Morpho-physiological traits can be identified for adapting to new cropping systems and conditions such as drought (Debaeke *et al.*, 2021). Desirable traits for adapting to drought in low-N-input systems with CCs could include greater growth before flowering, thus influencing seed number, the maintenance of active leaf area after flowering and efficient water use, which correspond to traits of variety CARRERA (Tables A.3. 13 and 14). Other traits conducive to late N release by CCs could include efficient nutrient redistribution, thus influencing TKW, which corresponds to a trait of variety MAS 98K (Table A.3.14). Results of the present study can thus help farmers select sunflower varieties with traits adapted to low-N-input systems that include CCs for a long period, in the context of climate change.

In systems with low N and water inputs, selecting optimal CCs allows for yields equivalent to those of intensively tilled bare soil, regardless of the degree of water deficit, while also providing valuable ecosystem services. For example, incorporating CCs into sunflower-durum wheat rotations, which are common in southwestern France, increases the amount of C returned to the soil (Table 3.3), as demonstrated in the present study, and may increase soil organic C stocks, thereby mitigating climate change compared to intensive tillage of bare soil (Poeplau and Don, 2015; Guardia *et al.*, 2019; Launay *et al.*, 2021; Guidoboni *et al.*, 2023). Another significant ecosystem service provided by CCs in low-input agricultural systems is weed control. In the present study, most weeds were perennial ryegrass, a known nitrophilic species (Moreau *et al.*, 2014). CC treatments that included Poaceae and Brassicaceae species (e.g. Sorghum→Faba bean, Radish+Vetch+Mustard, Faba bean+Mustard+Phacelia and Rye) controlled weeds more at termination than the Pea+Vetch mixture did (Fig. 3.2), mainly due to differences in biomass production and CC species composition (Cordeau and Moreau, 2017; Adeux *et al.*, 2021; Rouge *et al.*, 2022). The significant weed control by Sorghum→Faba bean observed could have been due in particular to the thicker mulch layer of sorghum (Nagabhushana *et al.*, 2001). Therefore, selecting suitable CC species can enhance ecosystem services while maintaining sunflower yield compared to intensively tilled bare soil. In our study with low-N-input systems in South-West of France, the mixture Faba bean+Indian

Mustard+Phacelia improved ecosystem services, mitigated disservices and maintained sunflower yield.

### 3.5. Conclusion

This study quantified ecosystem functions provided by CCs included for a long period, focusing mainly on N and water dynamics, and their influence on the establishment, development, growth and productivity of several sunflower varieties. Using CCs before sunflower managed without N fertilization or irrigation during flowering revealed little risk of preemptive water competition with sunflower. However, in scenarios with low risk of winter nitrate losses, there was a large decrease in SMN at CC termination, regardless of CC species. Nonetheless, judicious selection of CCs resulted in yields similar to those in intensively tilled bare-soil systems. The increase in sunflower yield was influenced mainly by N mineralization facilitated by CCs, which depended on factors such as CC composition (*e.g.* C:N ratio, N acquisition) and cell-wall components. In systems without N fertilization, inorganic N emerged as the main factor that limited sunflower growth, development and productivity. Sole Rye CC and mixtures with mainly Brassicaceae CC limited the growth and productivity of sunflower. Conversely, CC mixtures with legumes extended the seed-filling period due to later N release, potentially increasing oil concentration and/or yield, enhanced by the selection of a suitable variety. Adopting varieties with drought-tolerance traits could be a strategy for adapting to drought conditions by increasing biomass production in the presence of increased N supply, without exacerbating crop water stress. However, NNI should be sustained at a moderate level to prevent fungal diseases and negative impacts on seed oil concentration (Debaeke *et al.*, 2014; Debaeke and Izquierdo, 2021). In the context of climate change, including CCs in low-input systems is a valuable approach for controlling weeds and increasing the amount of C returned to the soil, while maintaining a yield similar to that in intensively tilled bare-soil systems.

#### **Credit authorship contribution statement**

Conceptualization: LS, LA, NL; Methodology: LS, LA, NL, ML, PD, RL, EL, DM, ND, CT; Investigation: LS, RL, ND, EL, DM, CT; Visualization: LS, LA, NL; Writing original draft: LS, Initial corrections and editing: LA, NL, PD; Final review, correction & editing: LS, LA, NL, PD, ML, EL.

### **Declaration of Competing Interests**

The authors declare that they have no known competing financial interests or personal relationships that could have appeared to influence the research described in this article.

### **Acknowledgements**

This study received funding from the Plant2Pro® Carnot Institute in the framework of its 2020 call for projects. Plant2Pro® is supported by the French National Research Agency (agreement #20-CARN-024-01 – 2021) and funding for LS from the French Ministry of Agriculture. We thank the participants of these projects, especially Frank Pagès, Sophie Ducos, Jean-François Garrigues, Nicolas Blanchet, Marianne Gani and Béatrice Quinquiry for technical help, technicians from the UE APC 0802 for field operations and UAV flights and Michael Corson for reviewing the English language.





## **4. Chapter 4: Multi-criteria evaluation of the effects of fallow period management on sunflower response through experimentation and modelling**

Ce chapitre présente des travaux réalisés dans le cadre d'un séjour professionnel (2 mois) au Centro de Estudios e Investigación para la Gestión de Riesgos Agrarios y Medioambientales (CEIGRAM, Madrid, Espagne), en collaboration avec Dr. Miguel Quemada.

Les tournesols cultivés dans les régions du bassin méditerranéen sont souvent affectés par les stress thermiques et hydriques, qui devraient s'intensifier avec l'impact du changement climatique. De nombreuses stratégies d'atténuation et d'adaptation sont développées dans l'agriculture, notamment l'utilisation de CIMS pendant l'interculture, qui peuvent modifier les réponses du tournesol en conditions limitantes en eau. Parmi les différents modèles de culture, le modèle Simulateur mulTidisciplinaire pour les Cultures Standard (STICS) peut simplifier les processus agronomiques complexes, tels que les effets de l'interaction de l'eau et de l'azote sur les cultures à l'échelle journalière. Cette étude a pour intérêt d'approfondir la compréhension de la succession CIMS-tournesol dans différents contextes pédoclimatiques à travers de la modélisation avec STICS couplée à de l'expérimentation en plein champ et de prédire la réponse du tournesol dans des conditions de limitation en eau. Nous avons examiné les effets des CIMS sur les performances agronomiques, les flux d'eau et d'azote et les stress hydriques et azotés dans une séquence CIMS-tournesol, à travers différents contextes agropédoclimatiques. Les sites-années étudiés sont les 2 sites-années de Toulouse (cf. Chapitre 3) et les sites d'Aranjuez et de Madrid en Espagne. Les simulations avec le modèle STICS ont permis une évaluation multicritères de la succession CIMS-tournesol sur 4 sites années à l'aide d'une calibration du fichier plante/variété spécifique au site. Les CIMS réduisent en moyenne la lixiviation des nitrates de 33 % et le drainage de 24 % durant la succession CIMS-tournesol et augmentent l'évapotranspiration de 43 % pendant l'interculture. Cette évapotranspiration accrue peut être atténuée en laissant les résidus des CIMS en mulch sur le sol. Malgré une réduction de l'humidité du sol à la fin des CIMS suite à l'évapotranspiration, l'introduction des CIMS n'entraîne pas de stress hydrique pour le tournesol, quel que soit les conditions de limitation en eau. Toutefois, les CIMS à base de graminées ont entraîné un stress azoté pour le tournesol, expliquant la perte de rendement. De plus, l'effet engrais vert des légumineuses et des mélanges légumineuses-graminées n'augmente pas le rendement du tournesol, en raison des conditions de sécheresse en Espagne et de la faible teneur en azote minéral en France. Des recherches supplémentaires sont nécessaires pour mieux prédire les réponses des variétés de tournesol dans des conditions de stress hydrique à plus grande échelle et dans les années futures.

#### 4.1. Introduction

Sunflower cultivated in the Mediterranean regions are often impacted by thermal stress during flowering and water stress throughout the cropping cycle, exacerbated by rising temperatures and decreasing precipitation linked to climate change (Debaeke et al., 2017b). These stresses on sunflower will result in physiological changes such as an advancement of the flowering period, a shortening of the cropping cycle, a reduced growth, and yield reductions that could reach 20 to 30% by the horizon 2071-2100 in Western Europe (Moriondo et al., 2011). Yield differences of about 1 ton per hectare on average have been already observed between neighbouring countries like France and Spain from 1975 to 1990 (Moriondo et al., 2011). Thus, the issues related to climate change are particularly concerning in Southern European regions and are expected to intensify with the increasing risks of drought occurring throughout the different seasons (Minguez et al., 2007).

Agricultural responses to climate change focus on both mitigation strategies, aimed at reducing greenhouse gas emissions, and adaptation strategies, aimed at decreasing the vulnerability of societies and ecosystems (Locatelli, 2010). Numerous mitigation and adaptation strategies are being developed in agriculture, including the use of cover crops (CC) during fallow periods. CCs can mitigate greenhouse gas emissions by approximately 100 to 150 g CO<sub>2</sub> e.m<sup>-2</sup>.year<sup>-1</sup> through improved carbon sequestration and reduced reliance on synthetic fertilizers (Kaye and Quemada, 2017). Besides mitigating climate change, CCs can also improve resilience to intense rainfall events by reducing the kinetic energy of rain, which in turn lessens soil erosion by maintaining adequate soil cover (Dabney et al., 2001; Kaye and Quemada, 2017). During the autumn and winter periods, CCs can also reduce nitrate leaching by 60% for grasses, 75% for brassicas, and 25 to 40% for legumes compared to bare soil, thereby minimizing N losses during rainfall events (Justes et al., 2012; Kaye and Quemada, 2017; Tribouillois et al., 2016).

In addition to extreme rainfall events, climate change is exacerbating drought episodes particularly in semi-arid regions (Minguez et al., 2007). In these climates, the transpiration of CCs during their growing period can reduce the amount of the soil available water for the subsequent crop by up to 60 mm, as observed in Spain (Kaye and Quemada, 2017; Unger and Vigil, 1998). Nevertheless, CCs can, in turn, improve infiltration and the rooting depth of the following crop through the bioporosity created by their roots, limit soil evaporation, and ensure sufficient moisture at the seeding of the next crop, particularly through the presence of mulch left on the soil after their termination (Alonso-Ayuso et al., 2014; Chen and Weil, 2011).

Additionally, the timing of CC termination in spring can be adjusted according to the year's weather conditions to mitigate this potential disservice of depleting the soil available water content, early termination, for example, may be advisable during a dry spring (Alonso-Ayuso et al., 2014). Introducing mixtures of CC species is an agroecological lever to enhance the multifunctionality of ecosystem services provided by CCs, allowing for the optimization of catch crop and soil structuring effects through crucifers and grasses, as well as a green manure effect from legumes (Couëdel et al., 2018b; Tosti et al., 2012; Tribouillois et al., 2016). In regard of green manure effect by CCs, N inputs should be carefully adjusted in order to meet the needs of the subsequent crop in water-limited conditions, thereby optimizing nitrogen use efficiency (Passioura and Angus, 2010; Quemada and Gabriel, 2016). Moreover, water applications should be aligned with crop requirements to prevent N losses through nitrate leaching (Quemada and Gabriel, 2016).

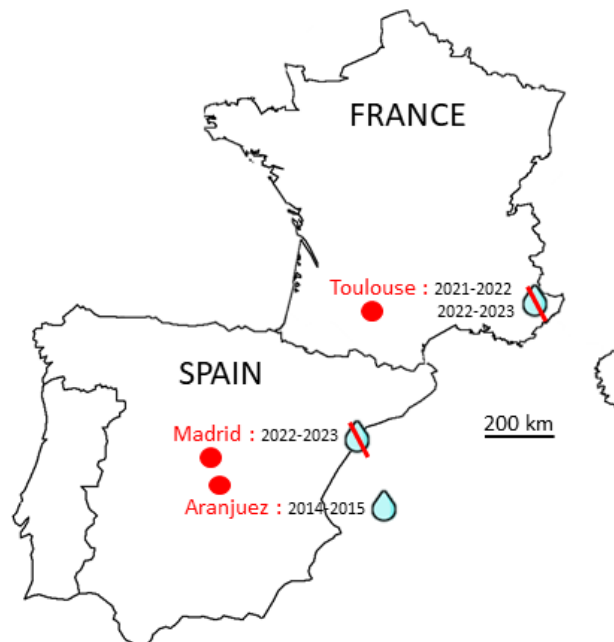
Mechanistic models use quantitative equations and experimentally derived input variables to simplify complex agronomic processes, such as the interconnected responses of crops to water and N. Among the various crop models, the *Simulateur mulTidisciplinaire pour les Cultures Standard* (STICS) model can simulate the effects of water and N interaction on crops on a daily scale. However, while the STICS model has been extensively applied to crops like maize and wheat (Alletto et al., 2022a; Brisson et al., 1998), its application to sunflower has been less explored. The model is known for simulating accurately the soil water availability for sunflower (Constantin et al., 2015). However, its predictions of sunflower yield, particularly under water deficit conditions, are less precise. This limitation arises because the model calibration for sunflower was based on a limited range of conditions, underscoring the need for further calibration specifically under water-deficit scenarios (Constantin et al., 2015; Launay, 2023). The water stress and N stress indices in the model consider the fraction of transpirable soil water and the crop's N nutrition index, respectively (Brisson et al., 2009). These stresses negatively impact biomass accumulation by reducing photosynthesis and radiation use efficiency, leaf area index formation by reducing leaf expansion, and leaf senescence (Brisson et al., 2009; Gonzalez-Dugo et al., 2010). Furthermore, the model accounts for the impact of soil organic matter mineralization by the soil water level above the wilting point (Brisson et al., 2009).

In this study, we investigate the performance of "fallow period – sunflower" sequences in different climatic contexts using the STICS model. The study has several key objectives :i) to model the CC-sunflower sequence under different agropedoclimatic conditions, ii) to simulate the impact of CCs on water and N cycles, providing access to variables that are challenging to measure in field experiments, such as drainage, evapotranspiration, leaching, N<sub>2</sub>O emissions, or the amount of mineralized N from CCs, and iii) to analyze the impact of CCs on the sunflower's response to water and N stresses under different pedoclimatic conditions and growing seasons.

## 4.2. Materials and Methods

### 4.2.1. Description of sites

The first studied site is located at the INRAE site in Toulouse, in South-West of France (43° 31' N, 1° 29' E), corresponding to 2 years of experimental trials in 2021-2022 and 2022-2023 (see Chapter 3). The second site is located in Aranjuez, South of Madrid in Spain, with a trial established in 2014-2015 (40° 02' N, 3° 36' W). The third site is at the CEIGRAM (Research Centre for the Management of Agricultural and Environmental Risks) research center in Madrid, Spain, where a trial was conducted in 2022-2023 (40° 26' N and 3° 43' W) (Figure 4.1.).



**Figure 4.1.** Location of the 4 site-years in France (Toulouse in 2021-2022 and 2022-2023) and Spain (Madrid in 2022-2023 and Aranjuez in 2014-2015). The presence or absence of irrigation during sunflower flowering is indicated for each site.

These experimental trials differ depending on their climatic variability (oceanic climate with Mediterranean influence in South-West France and semi-arid climate in Central Spain) (Table 4.1). The average annual temperatures and rainfalls are 11.7 °C and 14.1 °C and 842 mm and 623 mm in France and Spain, respectively (period from 1991 to 2020) (Castro et al., 2005; The World Bank Group, 2021). The climatic data from each experimental trial was used for the simulations. Soil textures also vary between sites, with clay-loam soil in Toulouse, loam soil in Aranjuez, and sandy-loam soil in Madrid (Table 4.1).

**Table 4.1.** Main pedoclimatic characteristics of the experimental sites (Tou: Toulouse, Aran: Aranjuez, Mad: Madrid). The climatic variables are measured from the sowing of the CCs to the sunflower harvest, and the soil characteristics are defined for the topsoil layer (0-30 cm for the Toulouse site and 0-20 cm for the Aranjuez and Madrid sites). T: average temperature, R: cumulative rainfall, ETP: average evapotranspiration, R-ETP: difference between rainfall and evapotranspiration, Clay: clay content, Silt: silt content, Sand.: sand content, OM: organic matter content, BD: bulk density.

Site	Year	Climate				Soil characteristics in the first layer							
		T °C	R mm	PET mm	R- PET mm	Clay %	Silt %	Sand %	CaCO <sub>3</sub> %	OM %	C:N	pH	BD g.cm <sup>-3</sup>
Tou	2021-2022	14.3	534	1013	-479	35	30	36	0.3	1.3	8.4	8.3	1.56
Tou	2022-2023	15.0	654	959	-305	40	40	21	0.3	1.3	8.4	8.3	1.56
Aran	2014-2015	13.9	349	1033	-684	25	49	26	19.8	1.0	10.2	8.2	1.36
Mad	2022-2023	15.4	344	1153	-809	14	19	68	18.6	1.3	11.1	8.0	1.35

For the Toulouse site, the experimental setup corresponds to an incomplete randomized block design (4 blocks in 2021-2022 and 3 blocks in 2022-2023) with a split-plot arrangement including CC treatments in the main plots (see Chapter 3). The setups in Aranjuez and Madrid are designed with 4 randomized blocks.

#### 4.2.2. Description of treatments

The trials at the 3 sites involve the sowing of CCs during the summer/early autumn, which are then terminated at the sowing of the sunflower crop. CCs were selected based on the variability of their N mineralization dynamics, particularly legumes for high and early N release, grasses for low and late N release, and mixtures of legumes and grasses for intermediate N release.

The establishment period (mid-September to early October) and the termination date of the CCs (mid-April to early May) are similar across all sites. However, the methods of CC termination and the management of sunflower differ depending on the experimental trials (Table 4.2.).

The selected CC treatments are:

- For the Toulouse site, the CCs were sown in mid-September 2021 and 2022 after soil preparation with a rotary harrow. They include a mixture of forage pea and purple vetch (*Pisum sativum* L. cv “Arkta” / *Vicia benghalensis* L. cv “Titane”) (seeding densities of 43 kg.ha<sup>-1</sup> and 16 kg.ha<sup>-1</sup>, respectively) and a mixture of forage rye, forage pea, and purple vetch (*Secale cereale* L. cv “Wastauro” / *Pisum sativum* L. cv “Arkta” / *Vicia benghalensis* L. cv “Titane”) (seeding densities of 24 kg.ha<sup>-1</sup>, 36 kg.ha<sup>-1</sup>, and 14 kg.ha<sup>-1</sup>, respectively).
- For the Aranjuez site in Spain, the CCs were sown in early October after soil preparation with a cultivator and include only single-species crops: a CC of common vetch (*Vicia sativa* L., cv “Aitana”) (seeding density of 150 kg.ha<sup>-1</sup>) and a CC of common barley (*Hordeum vulgare* L., cv “Vanessa”) (seeding density of 180 kg.ha<sup>-1</sup>).
- For the Madrid site in Spain, the CC sown in early October is a mixture of common oat (*Avena sativa*) and common vetch (*Vicia sativa* L., cv “Aitana”) (seeding densities of 70 kg.ha<sup>-1</sup> and 70 kg.ha<sup>-1</sup>, respectively).

Bare soil controls were included at all three sites. The controls were not tilled for the two sites in Spain (low weed pressure due to low rainfall). At the Toulouse site, the control was tilled each year with two passes of a cultivator to control weed growth.

The CCs were irrigated at sowing in 2022 in France only, due to the severe drought of summer 2022 (25 mm irrigation). The CCs were terminated in mid-April in both years using a mower and incorporated with a disk cultivator at the Toulouse site. For the other sites, the CCs were terminated in mid-April by applying an herbicide (glyphosate-based) and left as mulch on the soil at the Aranjuez site, and terminated in early May using a disk cultivator at the Madrid site.

Soil preparation before sunflower sowing was performed only at the Toulouse site. The sunflower was sown at all the three sites within 5 days to 3 weeks after the termination of the CCs. Sunflower was sown at the end of April for the two trial-years at the Toulouse and Aranjuez sites using a direct seeder, and sown in early May for the Madrid site.

The selected varieties were PR64A15 and P64HE118 for the Aranjuez and Madrid sites, respectively (early flowering), and the MAS 98K variety for the Toulouse site (mid-early flowering). The sunflower sowing density was 88 000 seeds per hectare for the Toulouse site and 80 000 seeds per hectare for the two sites in Spain. Irrigation at sowing (20 mm) was applied to the sunflower at the Toulouse site in 2022 only, to mitigate soil crust formation. At the Aranjuez site, frequent sprinkler irrigation between 10 and 25 mm was applied weekly from May 18, 2015 (vegetative phase) to July 20, 2015 (flowering) (120 mm of water provided over the period). At the Toulouse site, where ryegrass (*Lolium perenne* L.) as a weed is particularly prevalent, a combined approach of chemical and mechanical methods was adopted to control weeds in 2023. No N fertilizer was applied in the experimental trials to reveal the green manure effect of the CCs.

**Table 4.2.** Description of the management of CCs and sunflower for the 4 site-years studied. DAS: Days After Sowing.

Year		Toulouse		Aranjuez	Madrid
		2021-2022	2022-2023	2014-2015	2022-2023
<b>CC</b>	Sowing date	13 Sept 21	12 Sept 22	1 Oct 14	4 Oct 22
	Irrigation (mm)	0	20	0	0
	Termination date	7 Apr 22	18 Avr 23	20 Apr 15	3 May 23
	Method of termination	Cultivator	Cultivator	Herbicide	Cultivator
<b>Sunflower</b>	Sowing date	28 Apr 22	24 Apr 23	28 Apr 15	8 May 23
	Fertilization (kgN.ha <sup>-1</sup> )	0	0	0	0
	Irrigation (mm)	20 (13 DAS)	0	120	0
	Weed management	Chemical	Chemical and mechanical	no	no

#### 4.2.3. Soil and plant measurements

##### 4.2.3.1. Soil mineral nitrogen

Soil samples were collected at different depths: 0-30 cm, 30-60 cm, and 60-90 cm in France, and 0-20 cm, 20-40 cm, 40-60 cm, 60-80 cm, and 80-100 cm in Spain, at the sowing of CCs, at their termination, and at the sunflower harvest (except for the Madrid site, where the soil was too dry to sample).



At the Toulouse site, additional soil samples were taken between mid-June and mid-July in both years, corresponding to the stages of floral initiation and flowering of the sunflower. Soil mineral nitrogen (SMN) ( $\text{kgN}\cdot\text{ha}^{-1}$ ) was calculated by measuring the mineral N concentration ( $\text{NO}_3^-$  and  $\text{NH}_4^+$ ) of the soil samples using a continuous flow analyzer (Skylar 51000, Skalar Analytic, Breda, Netherlands) (standard NF ISO 14256-2).

#### 4.2.3.2. Soil water content

Soil water content (SWC) was measured using probes at different depths: 0-30 cm, 30-60 cm, and 60-90 cm from sunflower sowing following the bare soil control to sunflower harvest at the Toulouse site, and at 0-20 cm, 20-40 cm, 40-60 cm, 60-80 cm, and 80-100 cm from CC sowing to sunflower harvest for each CC treatment at the Aranjuez site.

#### 4.2.3.3. Biomass, N uptake by CC and sunflower

Before the termination of CCs, plant part samples from each CC species were collected from each block of the trials, dried at  $80^\circ\text{C}$  for 48 hours, then weighed and ground to measure C and N concentrations via elemental analyses based on the Dumas method (MicroVario Cube, Elementar, Langensfeld, Germany). The sunflower was harvested at maturity to measure seed yield (0% seed moisture) and seed N concentration.

#### 4.2.4. Modelling

##### 4.2.4.1. STICS model description

The advantage of choosing the STICS model lies in its ability to reproduce water and N cycles by accounting for climate, soil, plant, and management practices (Brisson et al., 2003). The STICS model can simulate a variety of cash crops as well as CCs with a daily time step at the field scale (Constantin et al., 2012). STICS has been validated on over 1 800 crop production scenarios in France, thus encompassing a wide range of agro-environmental conditions (Coucheney et al., 2015). In particular, the STICS model is capable of representing crop responses to water stress, which is a major current issue (Brisson, 2008). STICS initially simulates soil water stress and the climatic demand on the crop. The consequences of water stress on the crop mainly involve changes in foliage development and net photosynthesis. For this study, version 10.0.0 of STICS, available at the start of the modelling work, was used.

#### 4.2.4.2. Soil Parameterization and Initialization

For each site and plot, a soil type was parameterized based on the measured characteristics (Table 4.1). For the two plots in Toulouse and the Aranjuez site, the data on SWC at each depth horizon allowed for the optimization of gravimetric water contents at field capacity and the wilting point. The mineralization of soil organic matter was adjusted according to the maximum soil depth with active biological activity and the initial inert fraction of organic matter, following the measured data on SMN. For initialization, the average SWC and SMN for each horizon at the sowing of the CCs were used as input parameters for each site-year.

#### 4.2.4.3. Cover crop calibration

A wide variety of CCs are calibrated in the STICS model (Constantin et al., 2012), but as of now, it is not yet possible to model mixtures of CC species. To best simulate the dynamics of N and water for legume and grass mixtures, two strategies were employed: calibration of the species with the dominant biomass in the mixture (Toulouse site) or calibration of the grass species when the proportions of legumes and non-legumes in the mixture are equivalent, while combining it with the symbiotic N fixation of the legume (Madrid site), following the procedures used in Meyer et al. (2022a) and Alletto et al. (2022a). Therefore, the species used in the simulations are:

- Purple vetch to represent the legume mixtures (pea+vetch) and the legume and grass mixture (rye+pea+vetch) at Toulouse in 2021-2022.
- Italian ryegrass to represent the two mixtures at Toulouse in 2022-2023, as the CC treatments were dominated by ryegrass as a weed.
- Common vetch and barley to represent the two pure CCs at Aranjuez.
- Black oat to represent the vetch + oat mixture at Madrid.

For each CC treatment, the parameters for development, N and water absorption were optimized based on the biomass and N uptake by CCs.

#### 4.2.4.4. Sunflower calibration

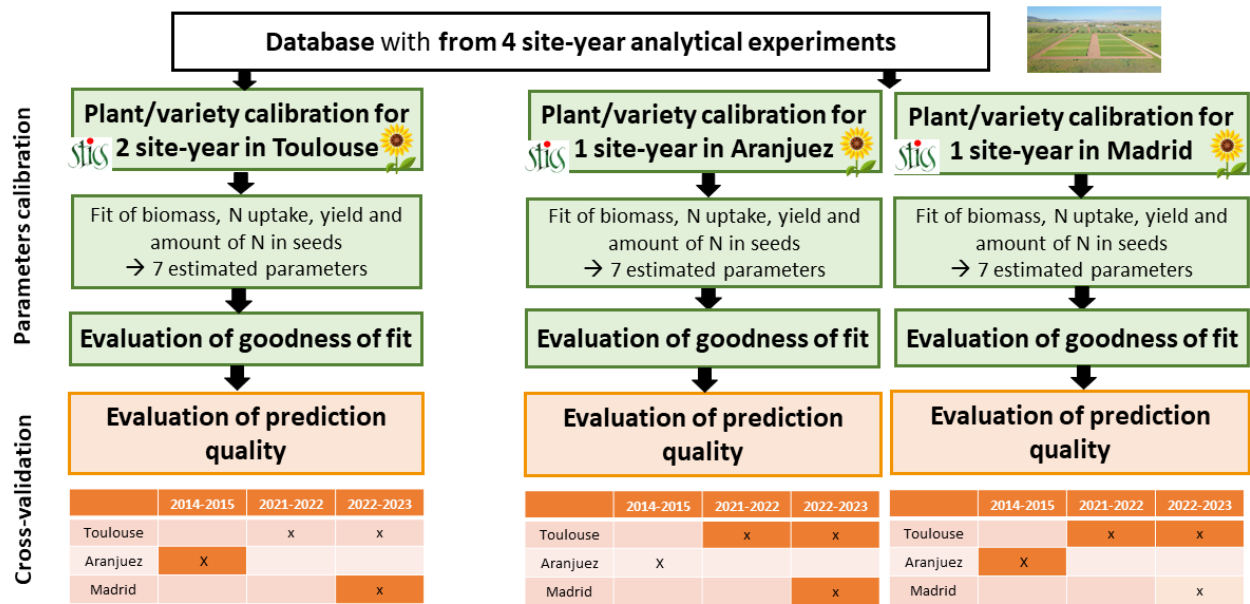
To establish the levels of water and N stresses on the crop, the stress modules were activated in the model's general settings. The calibration and evaluation strategies are summarised in Figure 4.2. Calibration of the plant/variety file was carried out for each site.

Various steps were undertaken to calibrate sunflower. Initially, the development stages were adjusted at the varietal parameters of the model according to the stages measured in the trials. Subsequently, the optimization of plant parameters was performed on variables of interest: i) related to growth, N absorption, and sensitivity to water stress on biomass production and N uptake, ii) related to seed number and carbon redistribution in seeds on seed yield, iii) related to N redistribution on the amount of N in seeds (Tableau 4.3).

The variables of interest and parameters to calibrate were chosen based on expert knowledge using the STICS crop model and the three-step procedure identified as most effective for improving model calibration and evaluation in the article of Guillaume et al. (2011). The parameter optimization was conducted using the R software (R Core Team, 2023), with the SticsRFiles version 1.3.0 and CroPlotR version 0.10.0 packages.

**Table 4.3.** The different steps of calibrating sunflower cultivation preceded by CC treatments. Vmax1: maximum specific N uptake rate with the low affinity transport system, Vmax2: maximum specific N uptake rate with the high affinity transport system, Kmax: maximum crop coefficient for water requirements, Cgrain: slope of the relationship between grain number and growth rate, Irmx: maximum harvest index, Vitirazo: rate of increase of N harvest index over time, Irazomax: maximum N harvest index.

Step	Process	Parameter to calibrate	Variable of interest	Optimized value		
				Toulouse	Aranjuez	Madrid
1	Growth, N and water uptake	Vmax1/Vmax2/ Kmax	Biomass, N uptake	0.01/0.1 /0.8	0.0011/0.002 /0.8	0.00046/0.002 /0.8
2	Yield	Cgrain/Irmx	Yield	0.095/0.5	0.095/0.6	0.095/0.6
3	Redistribution of N	Vitirazo/Irazomax	Amount of N in seeds	0.04/0.7	0.04/0.7	0.04/0.7



**Figure 4.2.** Diagram summarizing the steps for parameter calibration and evaluation.

#### 4.2.4.5. Modelling performance

Two assessments were conducted to determine the quality of the model under various agro-pedoclimatic conditions. Firstly, the fitting quality of model to the data is evaluated using four statistical criteria: the model efficiency (EF) (Eq.1), the bias (MD) (Eq.2), and the root mean square error and relative root mean square error (RMSE (Eq.3) and rRMSE (Eq.4), respectively), calculated as follows:

$$EF = 1 - \frac{\sum_{i=1}^N (S_i - O_i)^2}{\sum_{i=1}^N (O_i - O_m)^2} \quad [\text{Eq.1}]$$

$$MD = \frac{1}{N} \sum_{i=1}^N (S_i - O_i) \quad [\text{Eq.2}]$$

$$RMSE = \sqrt{\frac{1}{N} \sum_{i=1}^N [S_i - O_i]^2} \quad [\text{Eq.3}]$$

$$rRMSE = \frac{RMSE}{O_m} \quad [\text{Eq.4}]$$

Where N represents the number of observations,  $S_i$  and  $O_i$  are the predicted and observed values, respectively, and  $O_m$  is the mean of the observed values.

The model efficiency ranges from  $-\infty$  to 1. An efficiency above 0.8 indicates a good model performance, whereas values below 0 suggest poorer performance than the mean of the observations.

Secondly, the prediction quality of model was evaluated through cross-validation using a dataset that was not used for plant/variety calibration (Figure 4.2). The selected prediction criterion is the root mean square error of prediction (RMSEp), calculated per site (Eq.5) such as:

$$RMSEp = \sqrt{\frac{1}{N} \sum_{i=1}^N [S_i - O_i]^2} \quad \text{[Eq.5]}$$

Where N represents the number of observations,  $S_i$  and  $O_i$  are the predicted and observed values, respectively.

The evaluations were conducted on the "fallow period management → sunflower" sequence using R software (R Core Team, 2023), using the SticsRFiles version 1.3.0 and CroPlotR version 0.10.0 packages. The variables used to assess the model include SMN and SWC in the soil profile, biomass of CCs and sunflower, N uptake by CCs and sunflower in plant tissues and seeds, N concentration in the plant tissues of CCs and in the plant tissues and seeds of the sunflower, and the sunflower seed yield.

#### 4.2.4.6. Simulated variables

The chosen variables simulated by the model for this study include actual evapotranspiration, drainage, nitrate leaching,  $N_2O$  emissions over the crop sequence, and the amount of mineralized N from the decomposition of CCs for each treatment at each site-year.

Additionally, water and N stress indices were predicted using the STICS model. The model simulates water stress indices related to reduced transpiration and biomass accumulation and related to reduced leaf growth, as well as N stress indices related to reduced biomass accumulation for the vegetative (V) and reproductive (R) phases of sunflower. These stress indices are functions ranging from 0 to 1, which reduce the physiological processes of the crop depending on the fraction of transpirable water in the soil for water stress indices and the N nutrition index for N stress indices. The greater the stress is, the lower the stress index is (tending towards 0).

The water and N use efficiencies were calculated from observed and simulated data. The observed water use efficiency for sunflower yield ( $\text{kg}\cdot\text{ha}^{-1}\cdot\text{mm}^{-1}$ ) was calculated as the dry yield of sunflower divided by the rainfall, irrigation from sowing to maturity, and the change in SWC from sowing to harvest. The simulated water use efficiency for sunflower yield ( $\text{kg}\cdot\text{ha}^{-1}\cdot\text{mm}^{-1}$ ) was calculated as the simulated dry yield of sunflower divided by the simulated evapotranspiration of sunflower. For the observed N use efficiency for sunflower yield, the calculation is the observed amount of N in the seeds divided by observed SMN at sowing and the simulated amount of mineralized N by the CCs. The simulated N use efficiency for sunflower yield is the simulated amount of N in the seeds divided by the simulated SMN at sowing and the simulated amount of mineralized N by CCs.

### 4.3. Results

#### 4.3.1. Main results of experiments in different agro-pedoclimatic contexts

##### 4.3.1.1. CC performances

The biomass of CC includes the aboveground biomass of CC species and weeds. Weed biomass is considered as negligible at the Aranjuez and Madrid sites. The CC biomasses range from approximately 2 to 5  $\text{t}\cdot\text{ha}^{-1}$  across different site-years (Table 4.4.).

**Table 4.4.** Mean total aerial biomass of CCs (and standard error) ( $\text{t}/\text{ha}$ ), carbon (C) acquired ( $\text{t}\cdot\text{ha}^{-1}$ ), N acquired ( $\text{kgN}\cdot\text{ha}^{-1}$ ), and C:N ratio of CC treatments across the studied 4 site-years. Different letters indicate significant differences ( $p < 0.05$ ) between CC treatments across all site-years combined using the Tukey test. NS: not significant. P+V: Pea+Vetch, R+P+V: Rye+Pea+Vetch, V: Vetch, B: Barley, V+O: Vetch+Oat.

Site	Year	Treatment	C			
			Biomass $\text{t}\cdot\text{ha}^{-1}$	acquired $\text{tC}\cdot\text{ha}^{-1}$	N acquired $\text{kgN}\cdot\text{ha}^{-1}$	C:N ratio
Toulouse	2021-2022	P+V	2.7 (0.2) ab	1.2 (0.1) ab	70.5 (1.7) bc	17.5 (1.4) ab
		R+P+V	2.6 (0.2) a	1.4 (0.1) a	70.1 (7.4) ab	18.4 (0.5) b
Toulouse	2022-2023	P+V	5.1 (0.6) c	2.4 (0.2) c	105.8 (3.1) d	27.3 (3.7) c
		R+P+V	4.0 (0.3) ab	1.9 (0.2) b	92.4 (7.3) cd	26.3 (2.1) bc
Aranjuez	2014-2015	V	4.1 (0.2) b	1.7 (0.1) b	123.0 (10.9) de	13.9 (0.6) a
		B	3.7 (0.5) ab	1.6 (0.2) ab	32.8 (4.0) a	47.9 (0.2) d
Madrid	2022-2023	V+O	2.4 (0.1) a	1.0 (0.1) a	55.1 (2.0) ab	18.8 (0.4) ab
<i>p</i>			<0.001	<0.001	<0.001	<0.001

**Table 4.5.** Mean soil mineral nitrogen (standard error) (kgN.ha<sup>-1</sup>) and soil water content (mm) by depth for different cover crop treatments and bare soil at sunflower sowing across the 4 site-years studied. NS: not significant. Different letters indicate significant differences ( $p < 0.05$ ) between CC treatments for each site-year using Tukey's test. NS: not significant. P+V: Pea+Vetch, R+P+V: Rye+Pea+Vetch, V: Vetch, B: Barley, V+O: Vetch+Oat.

Site	Year	Treatment	Depth	SMN (kgN.ha <sup>-1</sup> )	SWC (mm)	
Toulouse	2021-2022	BS	0-30	18 (4)	71 (2)	
			30-60	18 (1)	75 (0)	
			60-90	13 (2)	82 (1)	
			<i>Total</i>	<b>50 (2) b</b>	<b>228 (2)</b>	
		P+V	0-30	12 (2)	73 (5)	
			30-60	9 (1)	75 (5)	
			60-90	5 (1)	82 (4)	
			<i>Total</i>	<b>26 (3) a</b>	<b>230 (14)</b>	
		R+P+V	0-30	9 (2)	71 (4)	
			30-60	8 (1)	72 (2)	
			60-90	5 (1)	80 (1)	
			<i>Total</i>	<b>22 (1) a</b>	<b>224 (6)</b>	
				<i>p</i>	0.04	NS
		Toulouse	2022-2023	BS	0-30	33 (5)
30-60	27 (3)				101 (4)	
60-90	28 (2)				102 (7)	
<i>Total</i>	<b>88 (8) b</b>				<b>288 (13) b</b>	
P+V	0-30			9 (1)	61 (2)	
	30-60			7 (1)	78 (4)	
	60-90			4 (1)	89 (9)	
	<i>Total</i>			<b>21 (2) a</b>	<b>229 (13) a</b>	
R+P+V	0-30			10 (1)	65 (3)	
	30-60			7 (0)	83 (3)	
	60-90			3 (0)	95 (6)	
	<i>Total</i>			<b>21 (1) a</b>	<b>244 (8) a</b>	
				<i>p</i>	<0.001	<0.001
Araniuez	2014-2015			BS	0-20	15 (1)
		20-40	16 (2)		41 (4)	
		40-60	7 (1)		37 (2)	
		60-80	5 (2)		43 (3)	
		80-100	6 (4)		50 (6)	
		<i>Total</i>	<b>49 (2) b</b>	<b>207 (6) b</b>		
		V	0-20	12 (2)	43 (3)	
			20-40	12 (3)	34 (4)	
			40-60	9 (1)	33 (2)	
			60-80	9 (3)	43 (3)	
			80-100	8 (1)	49 (2)	
		<i>Total</i>	<b>50 (3) b</b>	<b>202 (5) b</b>		
		B	0-20	6 (1)	28 (2)	
			20-40	6 (2)	31 (5)	
			40-60	3 (1)	26 (6)	
			60-80	1 (0)	34 (2)	
			80-100	1 (0)	40 (2)	
		<i>Total</i>	<b>17 (1) a</b>	<b>159 (11) a</b>		
				<i>p</i>	<0.001	<0.001
		Madrid	2022-2023	BS	0-20	18 (1)
20-40	15 (2)				44 (1)	
40-60	6 (1)				46 (2)	
60-80	4 (1)				46 (1)	
80-100	5 (2)				50 (2)	
<i>Total</i>	<b>48 (2)</b>			<b>236 (3)</b>		
V+O	0-20			17 (2)	48 (1)	
	20-40			11 (1)	44 (1)	
	40-60			6 (1)	46 (4)	
	60-80			5 (1)	46 (1)	
	80-100			7 (3)	50 (1)	
<i>Total</i>	<b>45 (1)</b>			<b>234 (2)</b>		
				<i>p</i>	NS	NS

The N acquired by CC and the C:N ratio of CC vary from 32 kgN.ha<sup>-1</sup> and 50, respectively, for pure barley to 123 kgN.ha<sup>-1</sup> and 14, respectively, for pure vetch. CC mixtures have intermediate values for both N acquired and C:N ratios (Table 4.4).

The SMN at CC sowing vary by site-year, with 126 ± 20 kgN.ha<sup>-1</sup> at Toulouse in 2022-2023, 54 ± 5 kgN.ha<sup>-1</sup> at the Madrid site, and 44 ± 2 kgN.ha<sup>-1</sup> at Toulouse in 2021-2022. The lowest SMN at CC sowing are at the Aranjuez site, with variability depending on the CC treatments used in multi-year rotations (11 ± 1 kgN.ha<sup>-1</sup> for sowing barley, 15 ± 2 kgN.ha<sup>-1</sup> for bare soil, and 25 ± 8 kgN.ha<sup>-1</sup> for vetch).

The SMN at CC termination was significantly reduced by CC compared to bare soil in 3 out of 4 site-years (Table 4.5). Specifically, at the Toulouse site, CC reduced SMN by an average of 26 kgN.ha<sup>-1</sup> in 2022 and 67 kgN.ha<sup>-1</sup> in 2023 compared to bare soil. At the Aranjuez site, only barley reduced SMN by 32 kgN.ha<sup>-1</sup> compared to bare soil and vetch. No difference in SMN at CC termination was observed between the vetch+oat mixture and bare soil at the Madrid site.

The SWC at CC termination was significantly reduced by CC compared to bare soil in 2 out of 4 site-years (Table 4.5). The SWC at CC termination was reduced by an average of 52 mm after CC in 2022-2023 at the Toulouse site and by 48 mm after barley at the Aranjuez site compared to bare soil. However, at the Aranjuez site, vetch did not lead to a reduction in SWC at the time of destruction compared to bare soil. Additionally, no significant difference in SWC between CC and bare soil was observed in 2021-2022 at Toulouse and Madrid sites.

#### 4.3.1.2. Sunflower performances following cover crops

At flowering, no significant difference between CC and bare soil was observed for biomass, N uptake and the NNI of sunflower for each site-year (Table 4.6).

At sunflower maturity, only the rye+pea+vetch mixture in 2021-2022 in Toulouse significantly reduced biomass, N uptake and sunflower yield, while increasing the harvest index compared to bare soil. The CC treatments in 2022-2023 in Toulouse and Madrid did not result in any significant differences in sunflower biomass, N uptake, or yield compared to bare soil. However, in the Aranjuez site, increases in biomass, N uptake, yield, and N concentration of sunflower seeds were observed with the vetch CC compared to the barley CC (Table 4.6).



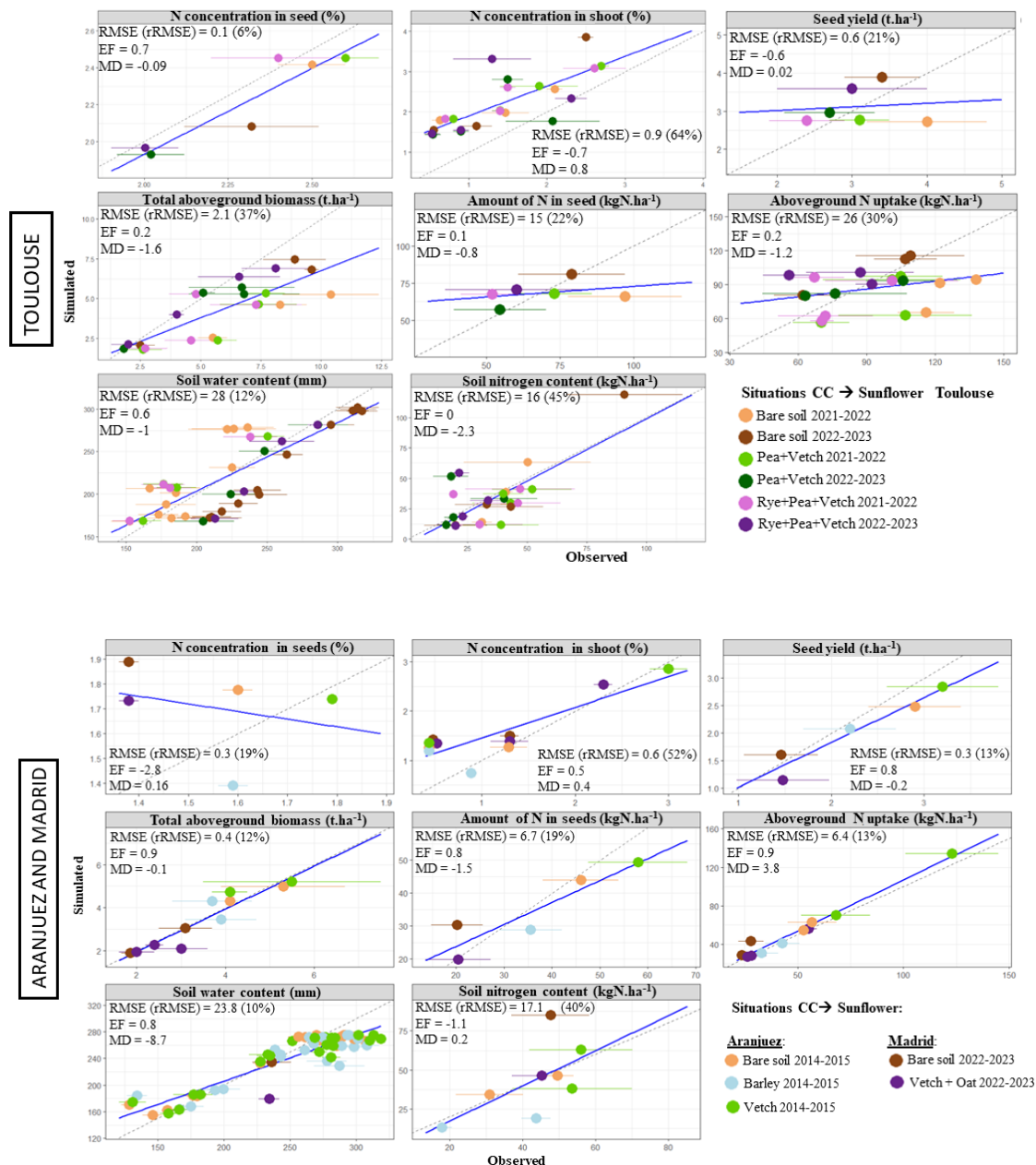
**Table 4.6.** Mean aerial biomass (and standard error) ( $t. ha^{-1}$ ), N uptake ( $kgN.ha^{-1}$ ), N nutrition index (NNI) at flowering, and total biomass (seed+shoot) ( $t. ha^{-1}$ ), grain yield ( $t. ha^{-1}$ ), N concentration in seeds (%), and harvest index (HI) of sunflower across the 4 site-years studied. Different letters indicate significant differences ( $p < 0.05$ ) between CC treatments using Tukey's test. NS: not significant. Tou: Toulouse, Aran: Aranjuez, Mad: Madrid, P+V: Pea+Vetch, R+P+V: Rye+Pea+Vetch, V: Vetch, B: Barley, V+O: Vetch+Oat. NNI: Nitrogen nutrition index.

Site	Year	Treatment	Flowering			Harvest				
			Biomass $t.ha^{-1}$	N uptake $kgN.ha^{-1}$	NNI	Biomass $t.ha^{-1}$	N uptake $kgN.ha^{-1}$	Yield $t.ha^{-1}$	N concentration in seeds %	Harvest index
Toulouse	2021-2022	BS	8.3 (0.6)	122.1 (15.5)	0.79 (0.09)	10.4 (1.0) b	138.3 (16.0) b	4.0 (0.5) b	2.4 (0.1)	0.39 (0.03) a
		P+V	7.4 (0.8)	101.4 (15.1)	0.66 (0.05)	7.7 (1.1) b	104.7 (13.3) ab	3.1 (0.4) ab	2.3 (0.2)	0.42 (0.05) a
		R+P+V	6.3 (0.9)	100.8 (14.6)	0.70 (0.04)	4.8 (0.6) a	66.9 (6.6) a	2.4 (0.2) a	2.2 (0.1)	0.51 (0.03) b
		NS	NS	NS	<0.001	0.02	0.02	NS	<0.001	
Toulouse	2022-2023	BS	9.6 (0.1)	106.5 (7.9)	0.63 (0.04)	8.9 (0.8)	106.5 (7.9)	3.4 (0.3)	2.3 (0.1) b	0.38 (0.04)
		P+V	6.8 (0.7)	62.7 (16.7)	0.45 (0.07)	6.7 (0.9)	75.3 (5.7)	2.7 (0.4)	2.4 (0.2) b	0.41 (0.04)
		R+P+V	6.6 (0.5)	56.1 (6.5)	0.42 (0.02)	8.1 (0.8)	86.6 (7.8)	3.0 (0.6)	2.0 (0.1) a	0.37 (0.09)
		NS	NS	NS	NS	NS	NS	NS	NS	
Aranjuez	2014-2015	BS	4.1 (0.3)	52.7 (3.8)	1.4 (0.04)	5.3 (0.1)	56.8 (5.7) ab	2.9 (0.5) ab	1.60 (0.02) a	0.55 (0.03)
		V	-	-	-	5.5 (0.1)	68.0 (8.2) b	3.2 (0.5) b	1.79 (0.01) b	0.63 (0.09)
		B	-	-	-	3.9 (0.4)	42.7 (4.0) a	2.2 (0.2) a	1.59 (0.01) a	0.58 (0.02)
		NS	NS	NS	NS	<0.01	0.02	<0.0001	NS	
Madrid	2022-2023	BS	1.8 (0.3)	23.5 (3.9)	0.73 (0.02)	3.1 (0.3)	27.9 (3.0)	1.5 (0.2)	1.38 (0.01)	0.47 (0.03)
		V+O	2.0 (0.3)	26.2 (3.6)	0.72 (0.02)	3.0 (0.3)	28.2 (3.6)	1.5 (0.3)	1.38 (0.01)	0.48 (0.04)
		NS	NS	NS	NS	NS	NS	NS	NS	

#### 4.3.2. Modelling of "fallow period – sunflower" sequences in different agro-pedoclimatic contexts

##### 4.3.2.1. Modelling performance assessment

The simulated values of SWC dynamics over time using the STICS model are consistent with observed values in Toulouse (RMSE = 28 mm and EF = 0.6) (Figure 4.3.A) and at the two sites in Spain (RMSE = 24 mm and EF = 0.8) (Figure 4.3.B). However, for SMN, the simulations are less accurate in Toulouse (RMSE = 16  $kgN.ha^{-1}$  and EF = 0) and in Spain (RMSE = 17  $kgN.ha^{-1}$  and EF = -1.1). The low EF value in Spain is primarily explained by a single observed point (corresponding to the average of 3 repetitions) in 2022-2023 in Madrid, representing an overestimation of SMN after bare soil at sunflower sowing (EF = 0.14 when this value is removed).



**Figure 4.3.** Evaluation of the fit quality of simulations for different variables in CC-sunflower sequences: **A.** At Toulouse site during the 2021-2022 and 2022-2023 seasons. **B.** At Aranjuez and Madrid sites. The model's fit quality is indicated using four statistical criteria (RMSE (rRMSE), EF, and MD). The observations correspond to the average of 4 or 3 repetitions of the variables. Error bars correspond to the 95% confidence interval. Total aboveground biomass corresponds to shoot and seed.

At the Toulouse site, the model's fit underestimates biomass dynamics (EF = 0.2 and MD = -1.6) and N uptake by CC and sunflower (EF = 0.2 and MD = -0.8), which is explained by high variability between years and CC treatments.

An overestimation of N concentration in sunflower plant tissues, particularly at harvest, reduces the model's efficiency for this variable (EF = -0.7). However, the prediction quality remains acceptable for amount of N in sunflower seeds (RMSE = 15 kgN.ha<sup>-1</sup> and EF = 0.1) and very satisfactory for N concentration in seeds (RMSE = 0.1% and EF = 0.7). The observed sunflower seed yield is poorly predicted by the model (RMSE = 0.6 t.ha<sup>-1</sup> and EF = -0.6) (Figure 4.3.A).

For the Aranjuez and Madrid sites, the model's quality is very satisfactory for biomass (RMSE = 0.4 t.ha<sup>-1</sup> and EF = 0.9), N uptake (RMSE = 6.4 kgN.ha<sup>-1</sup> and EF = 0.9), and N concentration in plant tissues (RMSE = 0.6 % and EF = 0.5) of the CC and sunflower. The simulation of sunflower seed yield is also very consistent with observed values (RMSE = 0.3 t.ha<sup>-1</sup> and EF = 0.8). However, the prediction quality for N concentration in sunflower seeds is poor due to a high dispersion of treatment values (RMSE = 0.3% and EF = -2.8) (Figure 4.3.B).

The prediction quality of model is poor based on the high RMSE<sub>p</sub> values calculated in Table 4.7, particularly because of the simulation of sunflower response. Therefore, it is difficult to consider prospective scenarios for CC-sunflower crop sequences in our study. Moving forward, we will estimate the simulated water and N fluxes for CC-sunflower sequences based on the calibration of the sunflower plant/variety file performed for each site.

**Table 4.7.** Evaluation of the prediction quality of the STICS model for the fallow period-sunflower sequences using the prediction criterion RMSE<sub>p</sub> for each site.

Variables	RMSE <sub>p</sub>		
	Toulouse	Aranjuez	Madrid
N concentration in seeds (%)	1.66	0.68	0.70
N concentration in shoot (%)	0.92	0.67	0.49
Amount of N in seeds (kgN.ha <sup>-1</sup> )	37.23	30.92	39.73
Aboveground N uptake (kgN.ha <sup>-1</sup> )	51.97	46.38	54.42
Seed yield (t.ha <sup>-1</sup> )	0.62	0.98	1.32
Aboveground biomass (t.ha <sup>-1</sup> )	1.91	3.48	3.96
Soil mineral nitrogen (kgN.ha <sup>-1</sup> )	24.54	32.08	43.44
Soil water content (mm)	24.47	31.88	26.69

#### 4.3.2.2. Model-based estimation of water and N fluxes during "fallow period-sunflower" sequences in different agro-pedoclimatic contexts

Differences in water and N fluxes are observed at the site scale. Indeed, drainage, nitrate leaching, and N<sub>2</sub>O emissions are reduced at Madrid and Aranjuez sites compared to Toulouse site.

CCs reduce drainage by only 4 mm at the Madrid site to 40 mm in 2022-2023 at the Toulouse site during the fallow period, and by 10 mm at the Toulouse site in 2021-2022 to 47 mm at the Toulouse site in 2022-2023 during the sunflower cycle (Table 4.8).

CCs increase evapotranspiration by between 30 and 60 mm at the Toulouse site in 2021-2022 and at the Madrid site, and by between 70 and 90 mm at the Toulouse site in 2022-2023 and at the Aranjuez site, due to the significant transpiration of CC. In contrast, evapotranspiration during the sunflower cycle is reduced by 42 mm after pure vetch and by 66 mm after pure barley, explained by the reduction in evaporation from CC residues left as mulch in the sunflower crop (Table 4.8).

**Table 4.8.** Drainage, transpiration, evaporation, nitrate leaching, N<sub>2</sub>O emissions, and amount of mineralized N predicted by the STICS model during the fallow period (FP) and the sunflower cycle (S) at Toulouse sites (2021-2022 and 2022-2023), at Aranjuez and Madrid sites, depending on the treatments. N<sub>2</sub>O: N<sub>2</sub>O emissions, N min: amount of mineralized N. The treatments are: bare soil (BS), V+P (Vetch+Pea), R+P+V (Rye+Pea+Vetch), V (Vetch), O (Barley), V+O (Vetch+Oat).

Site	Treatment	Drainage		Transpiration		Evaporation		Leaching		N <sub>2</sub> O		N min
		FP	S	FP	S	FP	S	FP	S	FP	S	S
		mm.ha <sup>-1</sup>		mm.ha <sup>-1</sup>		mm.ha <sup>-1</sup>		kgN.ha <sup>-1</sup>		kgN.ha <sup>-1</sup>		kgN.ha <sup>-1</sup>
Toulouse 2021-2022	BS	207	35	0	113	150	133	40	8	1.35	1.16	0
	V+P	184	25	57	111	127	134	32	4	1.11	1.7	26
	R+P+V	183	24	60	111	126	134	32	4	1.09	1.7	26
Toulouse 2022-2023	BS	164	96	0	137	151	155	67	44	2.03	0.9	0
	P+V	124	49	127	131	111	166	41	15	1.48	0.7	12
	R+P+V	129	59	97	136	125	157	41	16	1.52	1.3	27
Aranjuez 2014-2015	BS	162	18	0	145	144	144	8	1	0.13	0.3	0
	V	132	5	118	160	104	87	12	0	0.11	0.5	34
	B	130	0	131	149	86	74	2	0	0.1	0.2	-2
Madrid 2022-2023	BS	112	36	0	131	126	72	19	10	0.14	0.2	0
	V+O	108	0	66	111	118	75	18	0	0.10	0.2	15

At the Toulouse site, CCs reduce nitrate leaching by only 8 kgN.ha<sup>-1</sup> during the fallow period and by 4 kgN.ha<sup>-1</sup> during the sunflower cycle in 2021-2022, compared to bare soil.

However, at the same site in 2022-2023, CCs have led to a significant reduction in leaching of  $85 \text{ kgN.ha}^{-1}$ , with  $56 \text{ kgN.ha}^{-1}$  during the fallow period and  $29 \text{ kgN.ha}^{-1}$  during the sunflower cycle. At the Aranjuez and Madrid sites, the reduction in leaching by CC is minimal, with the amount of leached N ranging from  $-6 \text{ kgN.ha}^{-1}$  after barley to  $+4 \text{ kgN.ha}^{-1}$  after vetch during the fallow period (Table 4.8).

At all sites, CCs have led to reductions in  $\text{N}_2\text{O}$  emissions during the fallow period compared to bare soil, explained by the reduction in nitrate leaching by CCs. However,  $\text{N}_2\text{O}$  emissions range from  $-1.0$  to  $+0.3 \text{ kgN.ha}^{-1}$  throughout CC-sunflower sequence compared to bare soil-sunflower sequence. The increase in  $\text{N}_2\text{O}$  emissions is explained by the higher mineralization of CC residues, at the Toulouse site in 2021-2022 and after pure vetch at the Aranjuez site. The amount of mineralized N by CC residues varies from  $-2 \text{ kgN.ha}^{-1}$  in the case of N immobilization by pure barley residues to  $34 \text{ kgN.ha}^{-1}$  after pure vetch (Table 4.8).

#### 4.3.2.3. Model-based estimation of water and N stresses on sunflower in different agro-pedoclimatic contexts

At the Toulouse site, the water stress indices for sunflower at the vegetative stage are lower in 2022 than in 2023, regardless of the fallow period management. At the Madrid site, a significant reduction in the water stress index is observed during the reproductive stage of sunflower (Table 4.9).

At all the three sites, there are few differences in water stress indices between the bare soil and CC treatments. Similarly, there are few differences in N stress indices between bare soil and CCs at the Toulouse site in 2022 and at the Madrid site. However, in 2023 at Toulouse site, the N stress index is reduced after the pea+vetch mixture, which mainly contains ryegrass, compared to bare soil. N stress indices are also reduced after barley at the Aranjuez site (Table 4.9).

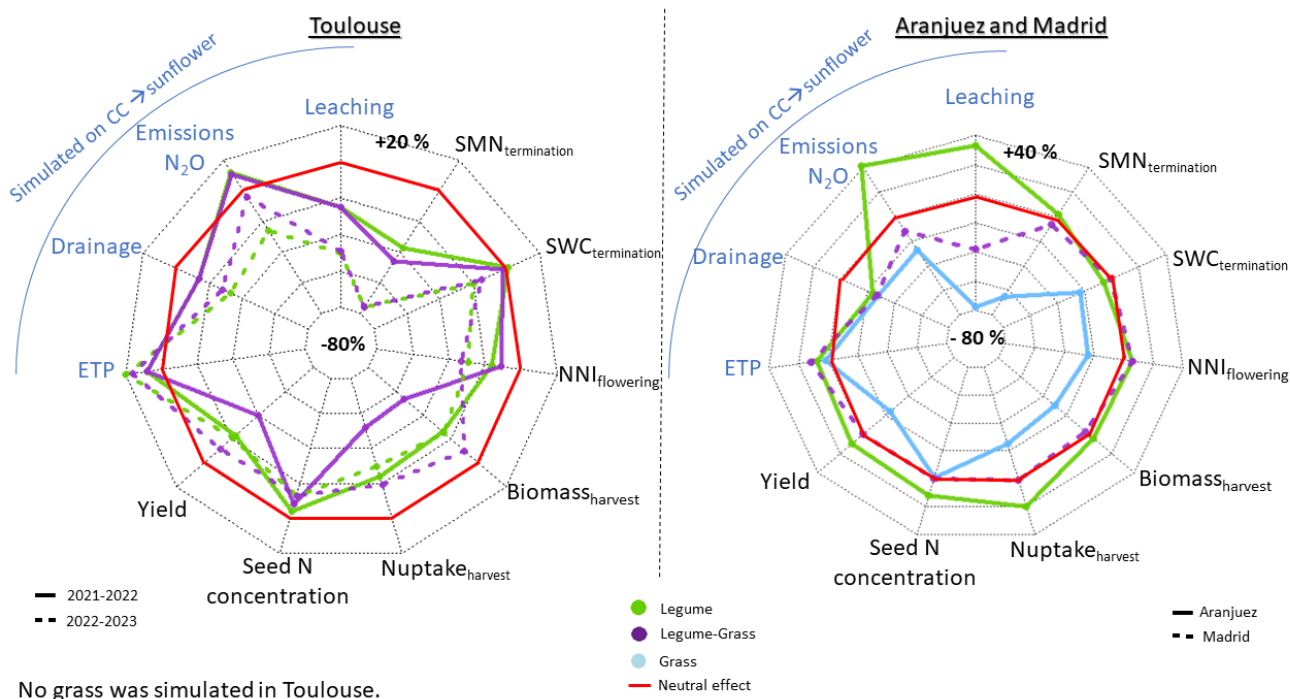
**Table 4.9.** Indices of water stress (stomatal: water stress related to reduced transpiration and biomass accumulation; foliar: water stress related to reduced foliar growth) and N stress (N stress related to reduced biomass accumulation) from the STICS model for the vegetative (V) and reproductive (R) phases of sunflower at Toulouse site (2021-2022 and 2022-2023), Aranjuez and Madrid sites, depending on the treatments. The treatments are: bare soil (SN), V+P (Vetch+Pea), R+P+V (Rye+Pea+Vetch), V (Vetch), O (Barley), V+O (Vetch+Oat).

Site	Treatment	Stomatal water stress index		Leaf water stress index		Nitrogen nutrition index	
		V	R	V	R	V	R
Toulouse 2021-	BS	0.79	0.83	0.75	0.83	0.93	0.78
	P+V	0.81	0.82	0.77	0.81	0.94	0.80
	R+P+V	0.81	0.82	0.77	0.81	0.93	0.79
Toulouse 2022-	BS	0.90	0.82	0.88	0.81	0.96	0.79
	P+V	0.90	0.86	0.88	0.85	0.88	0.66
	R+P+V	0.90	0.84	0.88	0.84	0.93	0.72
Aranjuez	BS	0.88	0.89	0.86	0.88	0.74	0.55
	V	0.89	0.87	0.87	0.87	0.75	0.60
	B	0.91	0.89	0.89	0.87	0.63	0.44
Madrid	BS	0.86	0.27	0.85	0.24	0.71	0.51
	V+O	0.83	0.27	0.81	0.23	0.68	0.43

#### 4.3.3. Multicriteria evaluation of the performance of "fallow period – sunflower" successions

CCs can reduce leaching by up to 25% with a legume mixture at Toulouse in 2021-2022, and up to 77% with a barley CC at the Aranjuez site. However, there is a 33% increase in leaching after vetch CC (8 kgN.ha<sup>-1</sup>) at Aranjuez, though this remains negligible in absolute terms compared to bare soil (12 kgN.ha<sup>-1</sup>), which is explained by a higher nitrate concentration in leached water when vetch is used (Figure 4.4).

N<sub>2</sub>O emissions can be increased by the mineralization of CC residues and, indirectly, reduced by the lower nitrate leaching due to CC. At all the three sites, CCs have contrasting effects on N<sub>2</sub>O emissions: either a reduction in emissions with low mineralization of CC residues, up to 30% (barley, vetch+oat, pea+vetch, and rye+pea+vetch in 2022-2023 at Toulouse), or an increase in emissions ranging from 11% to 40% in the presence of vetch residue mineralization of 34 kgN.ha<sup>-1</sup> (Figure 4.4).



**Figure 4.4.** Radar chart representing the multicriteria evaluation of the CC-sunflower succession for the two years at the Toulouse, Aranjeuz and Madrid sites. The red line represents the bare soil reference. The radar grid represents the response of CCs compared to bare soil. The selected simulated variables (in blue) are nitrate leaching, N<sub>2</sub>O emissions, drainage, and evapotranspiration (ETP). The selected observed variables are SMN and SWC at CC termination (SMN<sub>termination</sub> and SWC<sub>termination</sub>), NNI at flowering (NNI<sub>flowering</sub>), total aerial biomass at sunflower harvest (Biomass<sub>harvest</sub>), amount of N absorbed by the sunflower (N uptake<sub>harvest</sub>), N concentration of sunflower seeds (Seed N concentration), and sunflower seed yield (Yield). In the absence of observed data for sunflower NNI after CC at the Aranjeuz site, simulated data were used due to the good prediction quality of the model.

CCs reduce drainage in the CC-sunflower sequence by 14% to 33% and increase evapotranspiration by 7% with CC residue mulch at Aranjeuz and with CC planted in 2021-2022 at Toulouse, up to 21% with a pea+vetch mixture that produced 5 t.ha<sup>-1</sup> of biomass in 2023 at Toulouse (Figure 4.4).

At sunflower sowing, SMN and SWC are similar to or reduced in the presence of CCs. At the Aranjeuz and Madrid sites, SMN and SWC are hardly reduced (-5 to 0%) by CCs, except for barley CC, which reduces SMN by 65% and SWC by 23% at sunflower sowing. At the Toulouse site, CCs result in a lower reduction of N (-18% on average) and water (0% on average) in 2022 compared to 2023 (-40% for N and -76% for water).

The NNI of sunflower was also positively affected after vetch at Aranjuez and the vetch+oat mixture at Madrid (+6%), and negatively affected with a reduction ranging from 11% to 30% on average after CCs at the Toulouse site in 2022-2023, due to the presence of grass weeds in the mixtures (Figure 4.4).

The amount of N absorbed by sunflower and yield follow the same trend, with effects ranging from -52% and -40%, respectively, after the rye+pea+vetch mixture in Toulouse in 2021-2022 to +20% and +10%, respectively, after pure vetch at Aranjuez. However, CCs have a minor impact on the N concentration in sunflower seeds (from -12% to +13%) (Figure 4.4).

**Table 4.10.** Simulated and observed water use efficiency (standard error) ( $\text{kg}\cdot\text{ha}^{-1}\cdot\text{mm}^{-1}$ ), N use efficiency (%), and sunflower yield ( $\text{t}\cdot\text{ha}^{-1}$ ) at the four site-years studied. Different letters indicate significant differences ( $p < 0.05$ ) between treatments by site-year using Tukey's test. NS: not significant.

Site	Year	Treatment	WUEy	WUEy	NUEy	NUEy	Yield	Yield
			simulated	observed	simulated	observed	simulated	observed
			$\text{kg}\cdot\text{ha}^{-1}\cdot\text{mm}^{-1}$	$\text{kg}\cdot\text{ha}^{-1}\cdot\text{mm}^{-1}$	%	%	$\text{t}\cdot\text{ha}^{-1}$	$\text{t}\cdot\text{ha}^{-1}$
Toulouse	2021-2022	BS	11	16 (2) b	138	231(55)	2.7	4.0 (0.5) b
		P+V	11	13 (1) ab	121	138 (12)	2.8	3.1 (0.4) ab
		R+P+V	11	9 (1) a	158	142 (16)	2.8	2.4 (0.2) a
<i>p</i>				0.02		NS		<0.001
Toulouse	2022-2023	BS	13	9 (1)	90	88 (5) a	3.9	3.4 (0.3)
		P+V	10	9 (1)	228	186 (20) b	3.0	2.7 (0.4)
		R+P+V	12	9 (1)	270	235 (53) b	3.6	3.0 (0.6)
<i>p</i>				NS		<0.001		NS
Aranjuez	2014-2015	BS	9	10 (1) a	88	98 (15) a	2.5	2.9 (0.5) ab
		V	11	14 (1) b	56	70 (7) a	2.8	3.2 (0.5) b
		B	9	8 (1) a	181	253 (33) b	2.1	2.2 (0.2) a
<i>p</i>				<0.001		<0.001		0.02
Madrid	2022-2023	BS	8	-	58	45 (9)	1.6	1.5 (0.2)
		V+O	7	-	40	35 (8)	1.4	1.5 (0.3)
<i>p</i>						NS		NS

The simulated sunflower water use efficiency, which takes into account its evapotranspiration, shows little difference between CC treatments and bare soil (Table 4.10). However, differences in sunflower water use efficiency are observed between treatments at the Toulouse site in 2021-2022, where higher efficiency is observed after bare soil compared to the rye+pea+vetch mixture, and at the Aranjuez site after vetch CC compared to bare soil. The differences in observed and simulated sunflower water are particularly noticeable after bare soil at Toulouse in 2021-2022, which can be explained by the model's underestimation of yield. Observed and simulated N use efficiencies of sunflower are higher after CC in 2023 at Toulouse and after the barley CC at the Aranjuez site compared to bare soil.



This can be explained by the significant reduction in nitrate leaching by the cover crops compared to bare soil, which limits nitrogen losses and improves sunflower nitrogen use efficiency.

#### 4.4. Discussion

##### 4.4.1. Analysis of modelling performance and perspectives of improvement

The calibration of the fallow period-sunflower succession in different pedoclimatic contexts, along with evaluations of the qualities of fit and prediction, highlighted the strengths and perspectives for improvement of the STICS model in relation to the calibration set used in this study.

Firstly, STICS accurately predicts the water dynamics in the soil profile during the CC and sunflower cycles for the four site-years, with a RMSE ranging from 24 to 28 mm and an EF ranging from 0.6 to 0.8. These results are consistent with the good performance of the model in predicting soil water availability (Constantin et al., 2015), suggesting that simulations of water fluxes, such as drainage, are reliable.

Regarding soil water dynamics, predictions of SMN vary, with a slight underestimation of soil N during the sunflower growing season in the dry year 2021-2022 in Toulouse, and an overestimation of soil N in April 2023 in Toulouse, which could be explained by the strong weed pressure in the trial that is not accounted for by the model (Affholder et al., 2003). On the dry site in Madrid, an overestimation of organic matter mineralization is observed in May in bare soil, despite adjustments to parameters controlling this mineralization, such as humus mineralization depth and stable C proportion. The sensitivity of soil characteristics on N uptake by crops during the vegetative and flowering stages varies between dry and wet climates (Buis et al., 2011). In dry climates, factors like clay content, organic nitrogen, and limestone, which influence organic matter mineralization, are less sensitive, and mineralization processes are reduced under dry conditions (Buis et al., 2011). However, the equation for organic matter mineralization was developed using a dataset representing the pedoclimatic conditions of 39 sites in France (Clivot et al., 2017). The overestimation of SMN by the model compared to observed data can be explained by differences in organic matter mineralization in pedoclimatic contexts different from those in France. Despite the model's overestimations, the direction of variations in SMN is well represented, with a RMSE of 16-17 kgN.ha<sup>-1</sup> across the four site-years, indicating an acceptable prediction for estimating nitrate leaching.

Secondly, the calibration of the sunflower file improved the fit quality of model for each site studied under different water-limiting conditions. Water deficit leads to a decrease in the N demand of plant, associated with reduced biomass accumulation and limited N availability in the soil due to the absence of water (Pandey et al., 2000; Raya-Sereno et al., 2023). An optimization of parameters related to N uptake and organic matter mineralization was carefully calibrated for each site to improve the model's fit for N uptake under water-limiting conditions, particularly pronounced in the non-irrigated system in Madrid. N uptake in STICS depends on the distribution of roots in the soil and the N nutritional status of plant, which is linked to the N dilution curve. The specific uptake capacity of plant, involving the maximum N uptake rate (referred to as  $V_{max}$ ), is modeled by two transport systems: one with high affinity ( $V_{max1}$ ) for low N availability in the soil, and one with low affinity ( $V_{max2}$ ) for high N availability in the soil (Buis et al., 2011). The calibration of the maximum N uptake rate significantly improved the model's fit in the pedoclimatic context of Aranjuez and Madrid. However, at the Toulouse site, an underestimation of biomass and N uptake was observed, particularly in 2021-2022, explained by an overexpression of the effect of water stress on biomass accumulation and sunflower leaf expansion. At the Toulouse site, sunflower impacted by water stress at the vegetative stage in 2022 activated processes to maintain its water status, such as sustaining root growth to optimize water uptake from the soil, thereby maintaining water use efficiency and biomass (Flenet et al., 1996; Maury et al., 2011b; Souques et al., 2024). However, it seems that adaptation to drought of sunflower is not correctly accounted for in the model, as noted by Launay (2023). Similarly, a study conducted in Southwestern France revealed that the model predicted sunflower yield less accurately than maize yield, particularly under water stress conditions, due to the fact that sunflower calibration was performed for a narrow range of conditions (Constantin et al., 2015).

The different optimization of the N absorption parameter according to the pedoclimatic context seems to highlight the low robustness of the calibration set when faced with changes in pedoclimatic conditions. Proposals can be made to improve the calibration strategy and the model. To enhance the calibration strategy for the sunflower file, different procedural methodologies could be compared by testing parameter estimation simultaneously in a single step or in successive steps, as in the article by Guillaume et al. (2011). Another proposal would be to improve knowledge on the N absorption capacity according to sunflower varieties under water-limiting conditions, particularly the variability in root growth rate, which affects N absorption (Nakamura et al., 2002), and in N uptake rate (Gonzalez-Dugo et al., 2010).

Moreover, due to the low sensitivity of varietal parameters of STICS related to the response to water stress (psisto, psiturg, kmax) for biomass, a potential research avenue could be the improvement of the formalism of the equations defining the SWC thresholds below which transpiration and leaf growth are reduced. The model could perform better with improvements in the genetic parameters of plant for N absorption capacity and/or for water stress responses on N absorption by the plant.

#### 4.4.2. Effect of fallow period management practices on simulated environmental performance

Water and N fluxes, and N<sub>2</sub>O emissions are reduced in Spain due to the semi-arid climate. These processes largely depend on the soil and climate of the site (Meyer et al., 2022a). Reductions in drainage by CCs during the fallow period, compared to bare soil, range from 4 mm in Madrid to 40 mm in 2022-2023 in Toulouse. Drainage reduction in Toulouse in 2021-2022 and in Aranjuez are consistent with the findings of Meyer et al. (2018), which indicate a range of drainage reduction values between 27 and 32 mm per year during the fallow period compared to bare soil. During the subsequent crop cycle, a reduction in drainage by CCs may occur due to high evapotranspiration, which reduces the amount of available water in soil and consequently decreases drainage in the crop (Alletto et al., 2022a). In fact, the high evapotranspiration of CCs can potentially explain the reduction of 42 mm in drainage during the sunflower cycle in 2023 in Toulouse. That same year, the biomass exceeding 4 t.ha<sup>-1</sup> of CCs reduced nitrate leaching by 26 kgN.ha<sup>-1</sup> during the fallow period and by 29 kgN.ha<sup>-1</sup> during the sunflower cycle, in the presence of frequent rains. Across all sites, the amount of leached N during the fallow period-sunflower succession ranges between -55 and +4 kgN.ha<sup>-1</sup>. The greatest reduction by sites occurs in the presence of pure grass or grass present as weeds in the CC on the Toulouse site, as described by Nouri et al. (2022). The slight increase in leaching (+ 4 kgN.ha<sup>-1</sup>) after the vetch CC at the Aranjuez site after 2 years of vetch-maize succession is explained by the higher residual N in the soil in the vetch treatment after maize harvest, leading to a temporary increase in nitrate concentration in the leached water and consequently in leaching, though this remains negligible. However, the inclusion of the vetch CC in the rotation of vetch-maize/vetch-maize/vetch-sunflower at the Aranjuez site led to a greater amount of residual N at the time of CC termination, which could be explained by the decoupling between N release from vetch residues and N uptake by maize, as observed in the studies by Caporali et al. (2021) and Restovich et al. (2012).

#### 4.4.3. Effect of fallow period management practices on stress experienced by sunflower

Regardless of the level of water stress across sites, CC do not seem to negatively affect the water stress indices of sunflower estimated by the model. However, they do impact N stress indices, particularly when pure grasses or grass-dominant mixtures are used as CCs. This N stress arises due to reduced SMN at the time of sunflower sowing and the immobilization of nitrogen by CC residues during their decomposition. These combined effects often lead to a yield reduction compared to bare soil, particularly in cases of late termination of CCs, as indicated by Meyer et al. (2022a). It is also known that CCs can deplete soil water resources for the following cash crop, potentially reducing its yield in cases of late termination (Alonso-Ayuso et al., 2014; Thorup-Kristensen et al., 2003). In our study, a reduction in SWC after CC termination was observed at 2 out of 4 site-years with CC biomass production equivalent to or greater than 4 t.ha<sup>-1</sup>, but this did not impact sunflower yield. Specifically, SWC at CC termination decreased by 44 mm after rye+pea+vetch (4.1 t.ha<sup>-1</sup>) to 59 mm after pea+vetch (5.1 t.ha<sup>-1</sup>) over the 0-90 cm depth in Toulouse in 2022-2023, and by 48 mm after barley (3.7 t.ha<sup>-1</sup>) over 0-100 cm in Aranjuez. These findings are consistent with those of Meyer et al. (2022a), who observed similar results in cases of important CC growth in spring and in dry sites. However, subsequent water inputs after sunflower sowing compensated for the reduced soil water caused by the CCs within 20 days after sowing through rainfall in Toulouse in 2022-2023 and through irrigation in Aranjuez. Evaluating the CC-sunflower sequence under future climate scenarios could provide insights into whether long-term cover cropping exacerbates water stress in sunflower cultivated in non-irrigated systems.

#### 4.4.4. Perspectives for optimizing the management of the CC-sunflower sequence

A balanced approach to managing CCs is necessary to maximize the benefits of reduced nitrate pollution through decreased leaching while minimizing the drawbacks associated with reduced drainage, which can impact groundwater recharge (Meyer et al., 2018). Indeed, an average reduction of 27 mm may correspond to the groundwater recharge during dry years, but some CC management practices can offset this reduction in drainage, such as irrigation implemented at sunflower sowing in 2021-2022 in Toulouse and during the vegetative stage of sunflower in Aranjuez. At the Aranjuez site, the strategy of frequent sprinkler irrigation of 15 to 25 mm allows for adjusting water inputs to more closely match the water needs of sunflower and weather conditions, while also limiting potential N losses through leaching (Quemada and Gabriel, 2016; Vázquez et al., 2006).

Mulching at the Aranjuez site also helped to conserve soil surface moisture by reducing soil evaporation from 60 mm with vetch to 70 mm with barley compared to bare soil. The reduction in evapotranspiration through mulching during the sunflower cycle (-54 mm) mitigated 72% of the increase in evapotranspiration of the previous CC (+75 mm), compared to bare soil. Bescansa et al. (2006) also reported better SWC in conservation tillage systems, partly attributed to the effect of residue mulch in semi-arid climates. However, mulching can also lead to slower decomposition dynamics of organic matter compared to incorporation, increasing the risk of ammonia (NH<sub>3</sub>) volatilization when synthetic fertilizers are applied, as they remain on the soil surface (Quemada and Cabrera, 1997). Ammonia volatilization, which increased by 78% between 1980 and 2018 globally, is a major source of pollution contributing to nitrous oxide (N<sub>2</sub>O) emissions (Eggleston et al., 2006; Liu et al., 2022). NH<sub>3</sub> volatilization leads to N losses, with N<sub>2</sub>O emissions resulting primarily from the application of synthetic and organic fertilizers (Hurtado et al., 2024). CCs generally show potential for mitigating greenhouse gas emissions in an integrated soil fertility management system that reduces the use of synthetic fertilizers in the presence of legumes, compared to conventionally fertilized bare soil (Guardia et al., 2019). At the three non-fertilized sites in our study, CCs generally reduce SMN at crop sowing compared to bare soil, also reducing N<sub>2</sub>O emissions to the atmosphere. However, they may also contribute to higher denitrification rates during the decomposition of legumes after destruction compared to bare soil, leading to a slight increase in N<sub>2</sub>O emissions.

At the scale of a cropping system, excessive water inputs, either from rain or irrigation, increase losses through nitrate leaching. Adapting N management can mitigate N losses and thus increase N use efficiency (Quemada and Gabriel, 2016). At the Toulouse site in 2023, N use efficiency for sunflower is significantly reduced after bare soil compared to other CC treatments, which can be explained by high N losses due to leaching during the sunflower cycle (44 kgN.ha<sup>-1</sup>). The N use efficiency greater than 100% after CC at the Toulouse site reflects the ability of sunflower to absorb N from the soil due to its deep root system (Garcia-Vila and Fereres, 2012). Management practices such as CC residue mulching can reduce soil water evaporation and increase crop water use efficiency (Quemada and Gabriel, 2016). Sunflower following vetch CC at the Aranjuez site have better water use efficiency compared to other treatments, potentially explained by a combination of better N absorption through improved water conservation by mulching compared to bare soil and simulated mineralization of CC residues of 34 kgN.ha<sup>-1</sup>, which increased sunflower yield compared to barley CC.

However, despite the mineralization of CC residues, water deficit can reduce plant N demand (Pandey et al., 2000; Raya-Sereno et al., 2023). The specific climatic conditions of Madrid, combined with the lack of irrigation, led to pronounced water stress for sunflower, particularly after flowering. At this site, sunflower following a vetch and oat mixture did not benefit from the N mineralized from CC compared to bare soil, due to dry conditions, resulting in a similar yield to sunflower after bare soil.

#### 4.5. Conclusion

This study highlights the impacts of late-terminated CCs on agronomic performance and predicted water and N fluxes in CC-sunflower sequence across different agro-ecological contexts, as well as on water and N stresses in sunflower predicted by the STICS crop model. The introduction of CCs reduces nitrate leaching by an average of 33%, primarily during the winter period but also in the first months after sunflower sowing in cases of heavy rainfall, thereby improving the nitrogen use efficiency of sunflower. However, the composition of CCs influences N mineralization from their residues, potentially leading to N stress in sunflower, particularly when the CC consists mainly of grasses or pure grass mixtures, potentially resulting in reduced yields. Regarding water fluxes, CCs reduce drainage by an average of 24% during the CC-sunflower sequence and increase evapotranspiration by 43% during the fallow period. This increase can be mitigated by leaving residues as mulch on the soil surface, which reduces evapotranspiration by 20% compared to bare soil during the sunflower cycle. Despite a reduction in SWC at CC termination, mainly due to spring growth of grasses, the introduction of CC does not induce water stress compared to bare soil, regardless of the agro-ecological context. Across all sites, the green manure effect of legumes and legume-grass mixtures does not lead to an increase in sunflower yield compared to bare soil. This outcome is attributed to drought conditions in Spain, which reduce the N demand of sunflower by limiting its growth, and to the reduced SMN at CC termination in France. Simulations using the STICS model have provided a comprehensive multi-criteria analysis of the CC-sunflower sequence for various pedoclimatic contexts. However, further research is needed to better assess and predict sunflower responses at the varietal level under water-limiting conditions.



## 5. Discussion générale

Les trois études de la thèse analysées dans les trois chapitres précédents permettent de mieux comprendre l'impact des fonctions abiotiques fournies par les CIMS à durée d'implantation longue sur le tournesol sous différentes conditions hydriques et de mettre en avant les interactions entre différentes CIMS et quatre variétés de tournesol qui ont des sensibilités contrastées au déficit hydrique. Plus précisément, **l'expérimentation semi-contrôlée** réalisée sur la plateforme Heliaphen a permis de déterminer si la minéralisation des résidus de CIMS atténue la réponse des variétés de tournesol au déficit hydrique mis en place au stade végétatif et au stade post-floraison (cf. **Chapitre 2**). Afin de répondre à cette question, pour rappel, des broyats de résidus de légumineuses et de graminées cultivées en pur sur une longue période d'implantation ont été incorporés dans des pots de 15L de terreau dans lesquels les quatre variétés de tournesol choisies ont été implantées. Une plus grande diversité de CIMS, avec majoritairement des mélanges bi- et trispécifiques (7 traitements dont 6 CIMS et 1 témoin sol nu travaillé) a été mise en place durant 7-9 mois **en plein champ sur le site de Toulouse** dans le cadre d'un dispositif split-plot à bloc aléatoire non complet sur 2 années (cf. **Chapitre 3**). Dans ce même essai, après destruction des CIMS en avril, quatre variétés de tournesol ont été implantées peu après de façon à avoir des dates de destruction et de semis du tournesol proches. Ce dispositif a permis de déterminer s'il existe un type de CIMS favorisant les performances du tournesol tout en optimisant les services écosystémiques rendus et s'il existe une variété de tournesol adaptée à un type de CIMS. Pour finir, le dernier axe de la thèse a permis de déterminer si les CIMS impactent les niveaux de stress hydrique et azoté du tournesol par la modification des bilans hydrique et azoté. Pour répondre à ces questions, les données récoltées dans le cadre de l'expérimentation en plein champ sur le site de Toulouse et sur deux sites localisés en Espagne sous un climat semi-aride ont permis de calibrer **le modèle de culture STICS** afin de prédire les flux d'eau et d'N difficilement mesurables en plein champ tels que la lixiviation et le drainage, de façon à aboutir à une analyse multicritère de la succession CIMS-tournesol. Sur les deux sites d'expérimentation situés en Espagne (Aranjuez et Madrid), des dispositifs en blocs aléatoires ont été mis en place pour tester une succession de CIMS implantée sur une longue période suivie par une culture de tournesol dans des contextes agropédoclimatiques différents de ceux de Toulouse (cf. **Chapitre 4**).



La discussion générale du manuscrit s'intéresse i) aux principaux services et disservices abiotiques fournis par les CIMS à période d'implantation longue impactant le rendement du tournesol comparé au sol nu, ii) aux performances du tournesol précédé de CIMS en conditions de déficit hydrique, iii) au choix de la composition des CIMS pour une meilleure performance du tournesol, iv) au choix de la variété de tournesol adaptée au type de CIMS et enfin v) aux autres services écosystémiques fournis par les CIMS.

5.1. Service ou disservice abiotique des CIMS à période d'implantation longue vis-à-vis du rendement du tournesol ?

5.1.1. Une compétition préemptive pour l'azote par les CIMS diminue l'impact positif de la fonction engrais vert des CIMS sur le rendement du tournesol comparé au sol nu

La croissance et le rendement du tournesol précédé de CIMS en comparaison à un témoin sol nu ont été évalués dans des conditions semi-contrôlées et en plein champ sur les sites de Toulouse, et de Madrid et Aranjuez (Espagne). **L'expérimentation en conditions semi-contrôlées sur le site de Toulouse** a démontré que la composition des résidus de CIMS influence la croissance et la productivité du tournesol. En effet, les résidus de légumineuses en pur (ratio C:N aérien observé de 22) ont augmenté la croissance et la productivité du tournesol comparé au sol nu et aux résidus de graminées en pur (ratio C:N aérien observé de 31) en condition irriguée. **Les 2 années d'expérimentation en plein champ sur le site de Toulouse** ont également démontré que la composition des CIMS influence la croissance et la productivité du tournesol. Cependant, contrairement aux résultats de l'expérimentation en conditions semi-contrôlées sur la plateforme Heliaphen, aucune amélioration de la croissance et de la productivité n'a été observée par rapport au sol nu intensivement travaillé sur l'expérimentation en plein champ. Ces résultats contrastés peuvent être expliqués par la distinction entre **l'expérimentation en plein champ** où les CIMS sont implantées et incorporées sur la même parcelle et **l'expérimentation en conditions semi-contrôlées** où seuls les résidus des parties aériennes de CIMS récoltées sur une parcelle ont été incorporés dans les pots au semis du tournesol. Ainsi, dans **l'expérimentation en plein champ de Toulouse**, l'effet combiné de la réduction de l'azote dans le sol par les CIMS (compétition préemptive pour N) avant l'incorporation ( $-20 \text{ kgN.ha}^{-1}$  en 2022 et  $-66 \text{ kgN.ha}^{-1}$  en 2023, en moyenne) et de la minéralisation/immobilisation des résidus après l'incorporation (simulée  $-11$  à  $+26 \text{ kgN.ha}^{-1}$  en 2022 et  $-13$  à  $+48 \text{ kgN.ha}^{-1}$  en 2023, selon la composition des CIMS) a conduit à un effet neutre ou négatif des CIMS sur le rendement du tournesol, comparé au sol nu (Tableau A.5.1.).

En effet, les CIMS ont conduit d'une part à une réduction de la quantité d'N dans le sol comparé au sol nu, indépendamment de la composition des CIMS et d'autre part à une fourniture en N variable selon la composition des CIMS sur **l'expérimentation en plein champ de Toulouse**. L'absence de compétition préemptive pour l'N par les CIMS et la minéralisation d'N par certains résidus de CIMS permet d'améliorer le rendement du tournesol. Dans **le système de travail du sol réduit d'Aranjuez**, la CIMS de vesce en pur n'a pas induit de réduction de la quantité d'N du sol à destruction de la CIMS comparé au sol nu, ce qui peut s'expliquer en partie par la forte fixation symbiotique de la vesce et la faible quantité d'N du sol au semis des CIMS, conformément aux résultats de l'étude de Tonitto et al. (2006). Sur ce même site, l'effet engrais vert de la vesce (minéralisation simulée à 34 kgN.ha<sup>-1</sup> et ratio C:N aérien observé de 14) a permis d'augmenter la quantité d'N absorbée par le tournesol irrigué et par conséquent le rendement du tournesol comparé à la CIMS de graminée, comme observé dans **l'expérimentation en conditions semi-contrôlées sur Toulouse** et dans l'étude de Rosner et al. (2018) dans un système avec un travail du sol minimum ou absent. Dans **le cadre de l'étude en plein champ sur le site de Toulouse**, le travail du sol nu durant l'interculture pour gérer les adventices a potentiellement accentué la différence de réduction d'N du sol entre les CIMS et le sol nu en comparaison à un sol nu non travaillé (potentiellement plus fortement couvert par les adventices) et a entraîné une plus grande disponibilité en N pour le tournesol, comme indiqué dans les études de Rosner et al. (2018). D'après Meyer et al. (2022), la différence de quantité d'N du sol à destruction des CIMS avec le sol nu peut être expliquée par le site (climat et sol), la date de destruction et les espèces de CIMS utilisées. En effet, parmi les sites du Sud-Ouest étudiés dans l'article précédent, le contexte pédoclimatique de Toulouse témoignant d'un faible risque de lixiviation présente une forte réduction de la quantité d'N du sol à destruction des CIMS comparé au sol nu, comme observé sur **l'expérimentation en plein champ sur Toulouse**, qui est d'autant plus forte que la quantité d'N au semis des CIMS est élevée. La gestion de la date de destruction et des espèces de CIMS pourraient permettre de réduire la compétition préemptive pour l'N par les CIMS, tout en optimisant la réduction de la lixiviation du nitrate et l'effet engrais vert.

#### 5.1.2. Quel mélange d'espèces de CIMS pour limiter la lixiviation mais maintenir l'effet engrais vert ?

Un compromis dans le choix de la composition des CIMS doit être pris en compte pour réduire suffisamment la lixiviation pour éviter les pertes de nitrate et favoriser l'effet engrais vert.

Quelle que soit la composition du mélange de CIMS sur **l'expérimentation en plein champ du site de Toulouse**, les mélanges de légumineuses et non légumineuses ont produit un même niveau potentiel de la fonction piège à nitrate comparé à l'espèce pure de non légumineuse, le seigle dans notre étude, ce qui est cohérent avec les études de Couëdel et al. (2018) et White et al. (2017). Pour le mélange composé d'uniquement de légumineuses associant des espèces gélive (pois) et non gélive (vesce pourpre) **sur le site de Toulouse**, le salissement du mélange par les espèces adventices de graminées (40% en 2021-2022 et 70% du mélange en 2022-2023) et leur forte croissance fin hiver-début printemps ont contribué à diminuer les quantités d'N dans le sol de la même façon que le couvert de seigle et réduit la lixiviation de nitrate autant que les mélanges de légumineuses et graminées d'après **les simulations avec STICS** (-20 % en 2021-2022 et -40 % en 2022-2023 de réduction de la lixiviation du nitrate comparé au sol nu, durant l'implantation des CIMS). Ces résultats restent cohérents avec l'étude de White et al. (2017) qui démontre que l'augmentation de la proportion d'espèces non légumineuses dans les mélanges réduit la lixiviation de nitrate. **Sur le site d'Aranjuez**, l'introduction de légumineuses en pur n'a pas réduit la lixiviation du nitrate comparé au sol nu. Toutefois, en raison de la faible pluviométrie du site, la lixiviation après vesce a été négligeable sur ce site (simulé  $-4 \text{ kgN}\cdot\text{ha}^{-1}$  lixivié). Dans les sites pluvieux à fort risque de lixiviation, les mélanges de légumineuses et non légumineuses peuvent être essentiels pour combiner les fonctions piège à nitrate et engrais vert. Les mélanges de CIMS peuvent produire un niveau variable de la fonction d'engrais vert selon la proportion de l'espèce de légumineuse, comme l'indiquent Couëdel et al. (2018) et White et al. (2017). La proportion d'espèces de légumineuses dans les mélanges a conduit à des ratios C:N variables entre les années **sur le site de Toulouse** pour les mélanges vesce+pois (60% et 18 en 2021-2022, respectivement ; 30% et 27 en 2022-2023, respectivement) et moutarde+féverole+phacélie (22% et 40 en 2021-2022, respectivement ; 63% et 19 en 2022-2023, respectivement), démontrant l'importance de la proportion d'espèces de légumineuses dans les mélanges de CIMS. Dans notre étude, **le modèle STICS** permet d'estimer des quantités d'N minéralisées par les mélanges de CIMS sur les quatre sites-années étudiés, comprises entre  $-11$  et  $48 \text{ kgN}\cdot\text{ha}^{-1}$ , ce qui reste cohérent avec les résultats principaux de la base de données de la méthode de prédiction de l'N minéralisé par les résidus de CIMS (méthode MERCI) compris entre  $-20$  et  $80 \text{ kgN}\cdot\text{ha}^{-1}$  (Constantin et al., 2024). Mais, des efforts supplémentaires sont nécessaires pour évaluer les mélanges avec plus de 2 espèces afin de prédire au mieux la dynamique de minéralisation de l'N issu de mélanges de CIMS d'après l'article de Constantin et al. (2024).

### 5.1.3. La date de destruction des CIMS comme levier potentiel de limitation de la compétition préemptive pour l’N du tournesol

Adapter le choix de la date de destruction des CIMS est conseillé pour limiter la compétition préemptive pour l’N et dans une moindre mesure la lixiviation du nitrate (Alonso-Ayuso et al., 2014). Dans le cadre de **l’expérimentation en plein champ sur Toulouse**, la lixiviation du nitrate durant les premiers mois d’implantation des CIMS a été très importante (80 % d’N lixivié de septembre à janvier), pouvant supposer que la date de destruction des CIMS a un impact limité sur la réduction de celle-ci. Toutefois, une destruction tardive entraîne une réduction plus importante de l’N du sol en présence d’une forte quantité d’N disponible au semis des CIMS qu’en destruction précoce (Tableau A.5.2.), de façon similaire à Meyer et al. (2022b). Au cours des deux années **d’expérimentation en plein champ sur le site de Toulouse**, les CIMS implantées sur une longue période ont atteint des biomasses satisfaisantes, supérieures à 3 t.ha<sup>-1</sup> et des ratios C:N plus élevés comparativement à une destruction précoce (Tableau A.5.2.). Les résultats sont cohérents avec les résultats d’Alonso-Ayuso et al. (2014) qui montrent une amélioration de la biomasse, du ratio C:N et de la quantité d’N minéralisée par les résidus de CIMS en destruction tardive comparé à une destruction précoce. Malgré les niveaux contrastés des fonctions liées à l’N suivant la date de destruction des CIMS, l’impact des légumineuses cultivées en pur ou en mélange sur le rendement du tournesol par rapport au sol nu semblent similaires en destruction précoce ou tardive. En effet, comme illustré dans l’étude d’Ait Kaci Ahmed et al. (2022) réalisée également sur le site de Toulouse, une destruction précoce des légumineuses cultivées en pur ou en mélange diminue peu ou pas la quantité d’N du sol mais pour autant n’apporte que peu d’N au semis du tournesol qui a lieu trois mois après la destruction. D’autre part, une destruction tardive de légumineuses en mélange réduit la quantité d’N dans le sol au semis du tournesol comparé au sol nu mais améliore la fourniture en N par les CIMS, d’après **l’expérimentation en plein champ de 2 années sur Toulouse**. Afin d’approfondir les bénéfices d’une destruction tardive des CIMS, il serait intéressant de tester des mélanges multi-spécifiques, récoltés pour le fourrage ou pâturés, sur le rendement du tournesol et les services apportés, comme étudiés dans l’article de Hakyemez and Kavdir (2008) et dans une thèse en cours par Raul San Juan Heras (Université Polytechnique à Madrid).

5.1.4. Les CIMS ont généralement peu d'impact sur la quantité d'eau disponible mais réduisent le drainage, sans impact direct sur le rendement du tournesol

Les CIMS implantées sur une longue période et détruites proche du semis de la culture suivante peuvent épuiser les ressources en eau du sol via l'absorption d'eau durant l'implantation et induire une compétition préemptive pour l'eau sur la culture suivante (Alonso-Ayuso et al., 2014; Thorup-Kristensen et al., 2003).

D'après **les quatre sites-années étudiés** (dont deux années à Toulouse, une année à Aranjuez et une année à Madrid), les CIMS à période d'implantation longue impactent généralement peu le niveau de remplissage du réservoir utilisable en eau du sol même en climat semi-aride mais peuvent influencer sur le niveau de remplissage des nappes souterraines en réduisant le drainage de 24 mm en moyenne, comme le soulignent Meyer et al. (2018). Toutefois, dans le cas de biomasses de CIMS supérieures à 4 t.ha<sup>-1</sup> et à forte croissance au printemps (dans nos études, principalement des graminées pures ou majoritaires dans le mélange), la quantité d'eau du sol après la destruction des CIMS en comparaison au sol nu peut être réduite de 50 à 60 mm (Aranjuez et Toulouse en 2022-2023). Sur **les quatre environnements étudiés** (même dans le cas de réduction de la quantité d'eau du sol après des CIMS), **la simulation par le modèle de culture STICS** ne montre pas d'accentuation du stress hydrique du tournesol par les CIMS, en raison du remplissage rapide du réservoir utilisable en eau du sol par les précipitations avant ou après le semis du tournesol ou d'un apport d'eau par irrigation. L'absence d'effets négatifs des CIMS offre des perspectives futures intéressantes à étudier dans des scénarios prospectifs de changement climatique. Toutefois, la robustesse des simulations de la succession interculture-tournesol doit être améliorée par une meilleure compréhension de la réponse (notamment de la capacité d'absorption d'N) du tournesol à l'échelle variétale face à différentes conditions limitantes en eau.

Pour résumer, en l'absence de compétition préemptive pour l'N par les CIMS, les espèces de légumineuses pures (ratio C:N inférieur à 22) ont amélioré la croissance du tournesol par une meilleure absorption de l'N et par conséquent le rendement comparé au sol nu ou à une graminée en pur, dans des conditions irriguées. Par ailleurs, une compensation de la réduction de l'N du sol à destruction par la minéralisation des résidus de CIMS en mélange de légumineuses/non-légumineuses a permis de maintenir le rendement du tournesol par rapport au sol nu. Dans des systèmes à bas niveaux d'intrants et à faible pluviométrie, une proportion majoritaire de légumineuses (60%) dans le mélange de légumineuses-non légumineuses permet d'améliorer la minéralisation précoce d'N par les résidus de CIMS (ratio C:N < 20) tout en réduisant les potentiels risques de lixiviation durant l'interculture. De plus, parmi les quatre sites-années étudiés, les CIMS ont réduit la quantité d'eau du sol disponible en présence de fortes biomasses de graminées (4 t.ha<sup>-1</sup>), qu'elles soient pures ou majoritaires dans le mélange, mais n'ont pas accentué le stress hydrique du tournesol comparé au sol nu.

## 5.2. Les performances du tournesol précédé de CIMS en conditions hydriques contrastées

### 5.2.1. Mise en évidence des réponses différenciées au déficit hydrique selon les dispositifs

Les environnements variés étudiés dans le cadre de la thèse prennent en compte des climats contrastés tels que le climat océanique à influence méditerranéenne à **Toulouse** et le climat semi-aride en **Espagne** (Aranjuez et Madrid) et des niveaux variables de précipitations annuelles (2022 et 2023 à Toulouse) ou d'apport d'eau par irrigation (Aranjuez). Les **expérimentations en plein champ sur les 4 sites-années** ont permis de tester l'impact des CIMS dans des contextes agropédoclimatiques bien différenciés. Les niveaux de remplissage du réservoir utilisable en eau du sol durant la période d'initiation florale à floraison du tournesol sur **les 4 sites-années** établis à partir du modèle STICS ont atteint les seuils critiques de 60 % et 40 %, définis par Casadebaig et al. (2008), à partir desquels l'expansion foliaire (FTSW = 0.6) et la transpiration (FTSW = 0.4) sont réduites et ont continué à diminuer jusqu'à la récolte du tournesol. Dans le cadre de **l'expérimentation en conditions semi-contrôlées** sur une année, deux traitements hydriques (irrigation et arrêt de l'irrigation) ont été appliqués à des périodes clés (végétative et post-floraison) du cycle du tournesol sur deux expérimentations distinctes.

Les réponses du tournesol sont variables en fonction de la diversité des environnements étudiés sous contrainte hydrique. Les déficits hydriques sévères dès la floraison **en conditions semi-contrôlées à Toulouse** et **au champ à Madrid** ont entraîné les pertes de rendement de tournesol les plus fortes. **En conditions semi-contrôlées**, le déficit hydrique post-floraison a entraîné une diminution de l'indice de récolte, de la conductance stomatique et une augmentation de la vitesse de sénescence, comme décrits dans les articles suivants (Andrianasolo et al., 2016a; Großkinsky et al., 2018; Soriano et al., 2002). **A Madrid**, les faibles précipitations du semis à la maturité (107 mm) ont réduit la croissance et l'INN du tournesol (INN = 0.5 après un sol nu), effets généralement observés en déficit hydrique, suite à une limitation de la disponibilité en N dans le sol et de la croissance de la plante (Kunrath et al., 2018). Pour **l'expérimentation en plein champ menée à Toulouse**, deux années climatiques contrastées ont été observées pendant le cycle du tournesol. Durant le cycle du tournesol, 103 mm de précipitations ont été enregistrés en 2022 avec un déficit hydrique débutant dès l'initiation florale, tandis que 291 mm de précipitations ont été observés en 2023 avec un déficit hydrique survenant à partir de la floraison.

**Sur le site de Toulouse**, le principal facteur limitant la productivité est l'azote, en interaction avec le niveau de précipitations sur les deux années d'essai à Toulouse (75 mm en 2022 et 237 mm en 2023 du semis à floraison). Le tournesol sur le site de Toulouse en 2022 a subi un déficit hydrique précoce, atteignant 40 % du réservoir utilisable en eau du sol dès le début de l'initiation florale (48 jours après le semis). En réponse aux conditions de sécheresse pendant toute la période de végétation en 2022, le tournesol a mis en place des stratégies d'esquive et d'évitement au stress hydrique telles qu'une accélération de la date de floraison, la réduction de la surface foliaire pour maintenir l'état hydrique, le maintien de la croissance racinaire et l'augmentation de l'indice de récolte et de l'efficacité d'utilisation de l'eau comme décrits dans les articles de Flenet et al. (1996) et Maury et al. (2011). Ces adaptations ont permis d'atteindre des rendements similaires pour le tournesol précédé du sol nu pour les 2 années contrastées, comme l'indique Merrien (1992). Le déficit hydrique de 2022 a induit une diminution des exigences en N de la plante par la réduction de la croissance, ce qui a résulté en une nutrition azotée optimale en 2022 (INN = 0.8) comparé à 2023 (INN = 0.6), expliqué par la disponibilité en N dans le sol (Gonzalez-Dugo et al., 2010). Par ailleurs, la nutrition azotée d'une plante peut être réduite dans des conditions non limitantes en eau, si l'N disponible n'est pas suffisant pour combler les besoins de la plante, comme observé à Toulouse en 2023 (Gonzalez-Dugo et al., 2005; Onillon et al., 1995).

La diminution de l’N disponible en 2023 peut être expliquée par la forte lixiviation de nitrate simulée ( $44 \text{ kgN}\cdot\text{ha}^{-1}$  après le sol nu) durant le cycle du tournesol avec les pluies abondantes (220 mm) durant deux mois suivant le semis et par la compétition pour l’N par les adventices. La perte de nitrate a ainsi réduit l’efficacité d’utilisation de l’N du tournesol après le sol nu comparé au tournesol précédé de CIMS, comme expliqué dans les articles de Causapé et al. (2004) et Quemada et Gabriel (2016).

Les modèles mécanistes de culture, tels que le modèle STICS, sont des outils essentiels pour discriminer les effets liés à l’eau et à l’N sur la croissance et le développement de la plante à une échelle de temps journalière (Brisson, 2008). Cependant, une revue de la littérature sur le déficit hydrique et la nutrition azotée pointe un manque de connaissances, en particulier sur la difficulté à déterminer la vitesse d’absorption d’N au champ (Gonzalez-Dugo et al., 2010). La production de connaissances sur la nutrition azotée en conditions de déficit hydrique améliorerait la qualité de représentation de ce processus par la modélisation.

La compréhension de l’absorption et de la valorisation de l’N apporté par les CIMS à différentes périodes de développement du tournesol en conditions limitantes en eau constitue un enjeu majeur pour cette culture qui est largement utilisée dans des zones intermédiaires présentant des sols peu profonds, des conditions stressantes et de manière générale conduite sans irrigation d’appoint (94 % des surfaces ne sont pas irriguées).

### 5.2.2. Influence du déficit hydrique sur la magnitude des effets des CIMS sur les performances du tournesol

La période de sensibilité maximale du rendement au déficit hydrique s’étend de l’initiation florale jusqu’au début du remplissage des graines. A l’approche de la fin du cycle, l’intensité et la fréquence du déficit hydrique ne cessent d’augmenter comme l’ont démontré les études de Cantagallo et al. (1997) et Hall et al. (1995). Des conditions de sécheresse durant le cycle du tournesol ont potentiellement réduit l’effet engrais vert bénéfique de la vesce velue par rapport à la moutarde brune sur le rendement du tournesol, d’après l’étude d’Adeux et al. (2021). Ce résultat est en accord avec **les expérimentations en conditions semi-contrôlées sur Toulouse et en plein champ sur le site de Madrid**. Dans le cadre de **l’expérimentation en conditions semi-contrôlées**, le stress hydrique sévère en fin de cycle a annulé l’effet bénéfique de la fourniture en N par la vesce sur le rendement du tournesol, malgré une meilleure surface foliaire du tournesol à floraison avant le déficit hydrique et un meilleur rendement en conditions irriguées comparé au sol nu (Figure 5.1.).



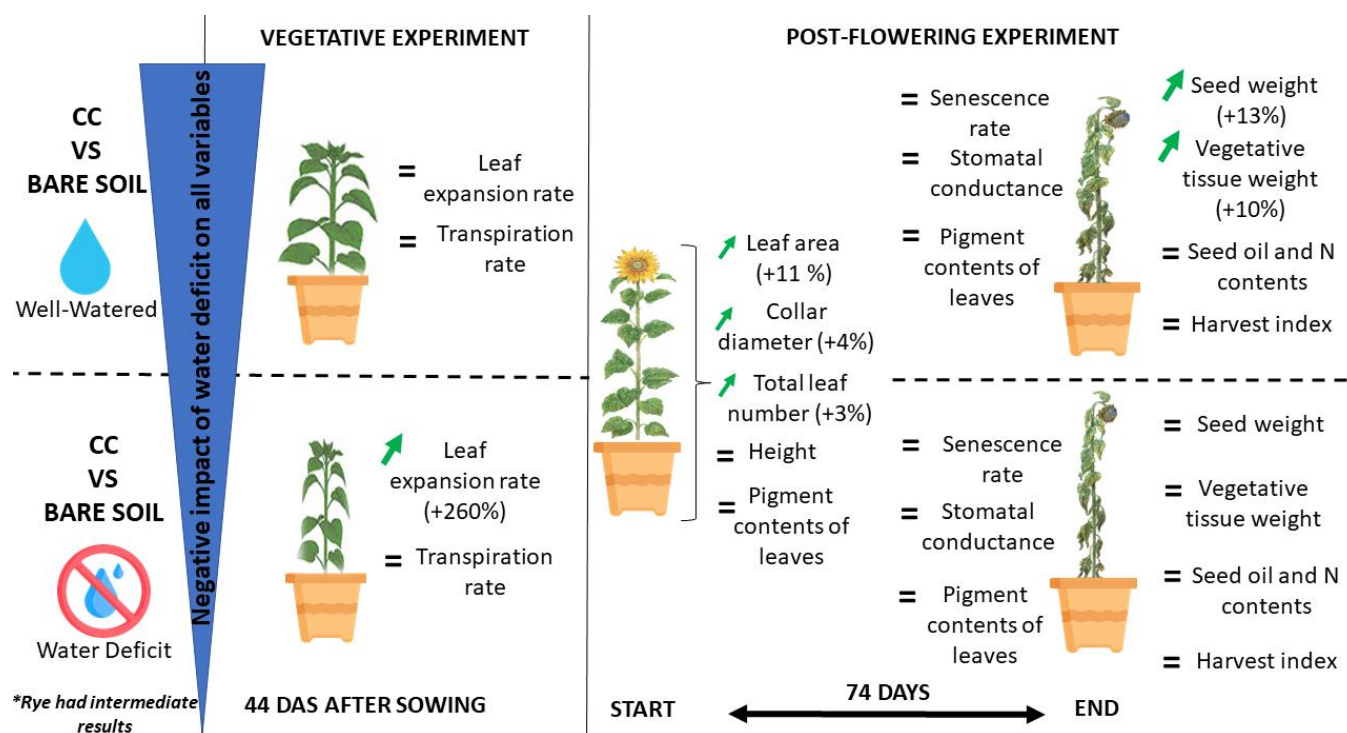
Sur le **site de Madrid**, les rendements du tournesol précédé de légumineuses en mélange ont été limités par une sécheresse extrême durant la phase reproductive, malgré la minéralisation de l'N fourni par les CIMS. Pour **l'expérimentation en conditions semi-contrôlées**, l'annulation de l'effet positif de la vesce sur le rendement du tournesol peut être expliquée par l'avortement du nombre d'akènes en raison de la faible disponibilité en eau mais également par une accélération de la vitesse de sénescence et de la fermeture des stomates (Souques et al., 2024).

L'application d'engrais azotés en cas de sécheresse sévère peut accroître le stress hydrique de la culture en raison de l'augmentation de la surface foliaire et de l'utilisation de l'eau (Ashraf et al., 2001; Nielsen and Halvorson, 1991). Lors de **l'expérimentation sur le site de Toulouse**, les tournesols précédés par un sol nu ou par la CIMS sorgho→féverole à l'origine de disponibilités en N élevées et précoces ont montré les plus grandes surfaces foliaires et les INN les plus élevés mais aussi des vitesses de sénescence plus rapides.

Cette accélération de la vitesse de sénescence, bien connue en tournesol peut être expliquée par une plus forte demande évaporative induisant un épuisement plus rapide et intense de la disponibilité en eau du sol, et donc amplifiant la tension entre l'eau disponible du sol et la demande évaporative ce qui déclenche précocement le programme de sénescence foliaire et l'accélère, comme étudié dans l'article de Moschen et al. (2017) (Figure A.5.1.). De plus, une concentration réduite en huile a été observée pour les tournesols précédés du sol nu et de sorgho→féverole, pouvant être expliquée par un excès de protéines dans les akènes, particulièrement après le sol nu ou un défaut de photosynthèse en post-floraison, comme décrits dans les articles de Andrianasolo et al. (2016b, 2014). Néanmoins, comme cela est souvent le cas avec l'utilisation de CIMS en système à base niveaux d'intrants, les risques d'impact négatif d'un excès d'N sur le rendement de la culture sont assez limités.

Nos résultats ont également pu montrer des effets des CIMS sur l'atténuation de la réponse du tournesol au déficit hydrique de deux manières distinctes, physiologique ou physique. Premièrement, dans **l'expérimentation en conditions semi-contrôlées** qui a provoqué un déficit hydrique de 10 jours au stade végétatif du tournesol, les CIMS ont limité la réduction de la croissance foliaire comparé au sol nu sans augmenter la transpiration du tournesol. Cette atténuation physiologique est potentiellement expliquée par le maintien de la turgescence via la présence d'osmolytes issus de l'N libéré par les CIMS (Hussain et al., 2016) (Figure 5.1).

Deuxièmement, sur le **site d'Aranjuez** en Espagne, une CIMS de vesce a atténué la réponse du tournesol au déficit hydrique grâce à son mulch de résidus, améliorant le rendement du tournesol comparé au couvert d'orge, comme observé dans la publication de Gabriel et Quemada (2011). Cette atténuation physique via le mulch a permis d'améliorer la conservation de l'eau en limitant l'évaporation de 60 mm et par conséquent d'améliorer l'absorption de l'N minéralisé par les résidus, puis l'efficacité d'utilisation de l'eau du tournesol comparé au sol nu. **L'expérimentation en plein champ sur le site de Toulouse** souligne que l'optimisation du choix de la composition des CIMS permet de maintenir la production du tournesol, même en conditions de déficit hydrique. Pour tester plus précisément l'hypothèse selon laquelle certains traitements de CIMS atténueraient la réponse du tournesol au déficit hydrique en plein champ, nous suggérons d'exploiter un système de toit roulant contrôlant les apports d'eau à différentes périodes du cycle de tournesol, comme réalisé dans l'expérimentation de Hunter et al. (2021) avec un dispositif en split-plot associant différentes CIMS et régimes hydriques.



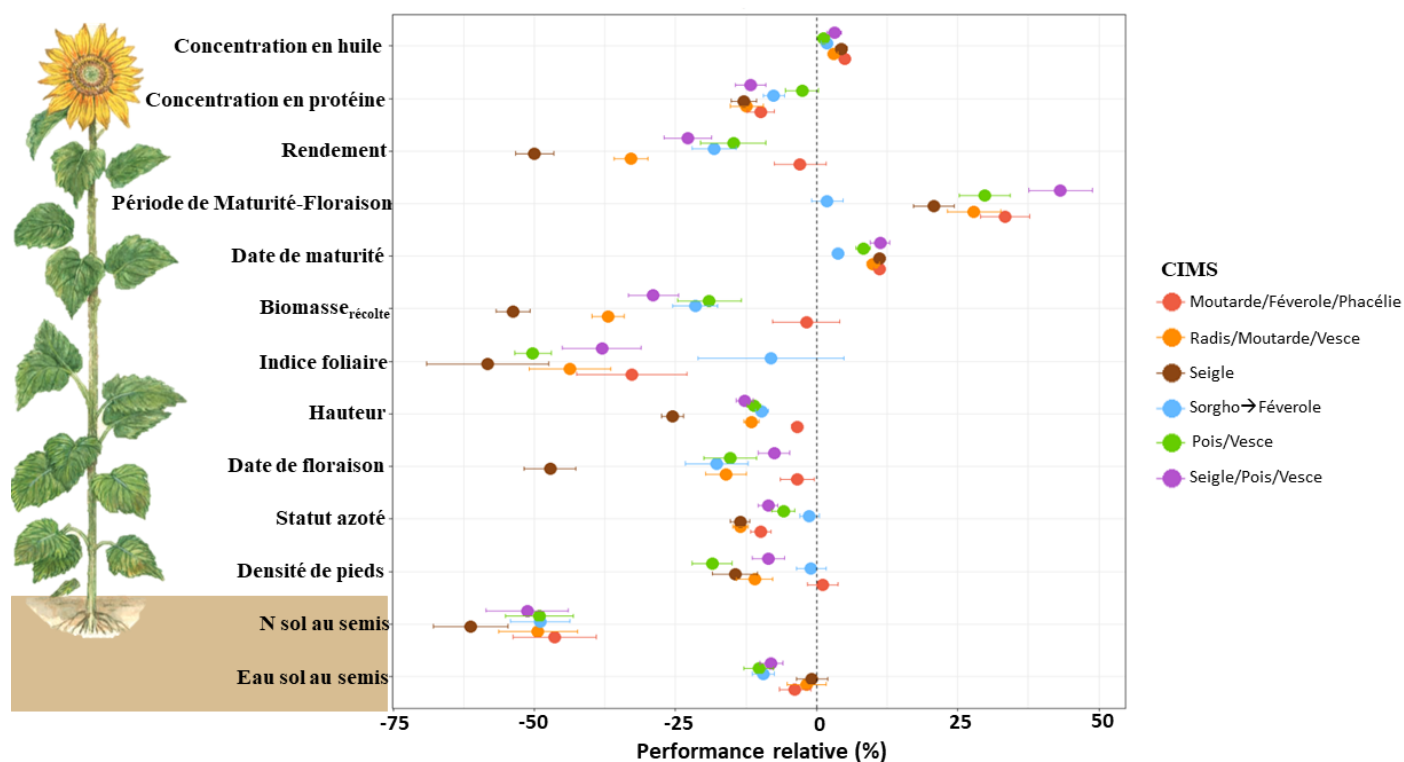
**Figure 5.1.** Résumé graphique de la réponse du tournesol précédé de CIMS comparé au sol nu en conditions irriguées et de déficit hydrique en phase végétative et du début de la floraison à la maturité (la CIMS présentée dans le résumé graphique est une espèce de légumineuse pure).

Pour conclure, les réponses du tournesol impliquées dans la nutrition azotée en conditions limitantes en eau sont variables suivant l'intensité, la durée et la période du déficit hydrique. En effet, un stress hydrique sévère post-floraison annule les effets positifs induits par la minéralisation de l'N par les CIMS. Néanmoins, dans le cas d'un déficit hydrique court en phase végétative (10 jours), une CIMS de légumineuse peut atténuer la réduction de la croissance par une meilleure nutrition en N, sans augmenter la transpiration. Par ailleurs, l'atténuation du déficit hydrique en climat semi-aride est d'autant plus forte par la présence d'un mulch de légumineuses, favorisant l'efficacité d'utilisation en eau du tournesol. Des disponibilités élevées et précoces en N peuvent accentuer le stress hydrique par un épuisement de la disponibilité en eau, sans impact majeur sur le rendement du tournesol.

### 5.3. Quel mélange de CIMS pour une meilleure performance du tournesol ?

Le choix des espèces de CIMS se base sur leur adaptation aux conditions climatiques locales, les caractéristiques pédologiques, les pratiques agronomiques, les objectifs visés et les ressources disponibles (Scavo et al., 2022). Dans le cadre de la thèse, nous avons ciblé le choix des espèces de CIMS en fonction des services recherchés.

Les mélanges de CIMS permettent d'accroître le nombre de fonctions écosystémiques fournies par les CIMS telles que la limitation de la lixiviation de nitrate et la fourniture d'N minéralisée par les CIMS, comme nous avons vu précédemment dans la première partie de la discussion. Il est reconnu que les mélanges de CIMS ont des effets contrastés sur la culture suivante, dépendant de la composition des CIMS mais aussi du type de la culture suivante (Van Eerd et al., 2023). Nous allons ainsi caractériser au mieux la réponse du tournesol précédé de CIMS, de façon à suggérer des choix de composition de CIMS en fonction des caractéristiques du tournesol. La figure 5.2. résume la réponse du tournesol précédé de CIMS par rapport au sol.



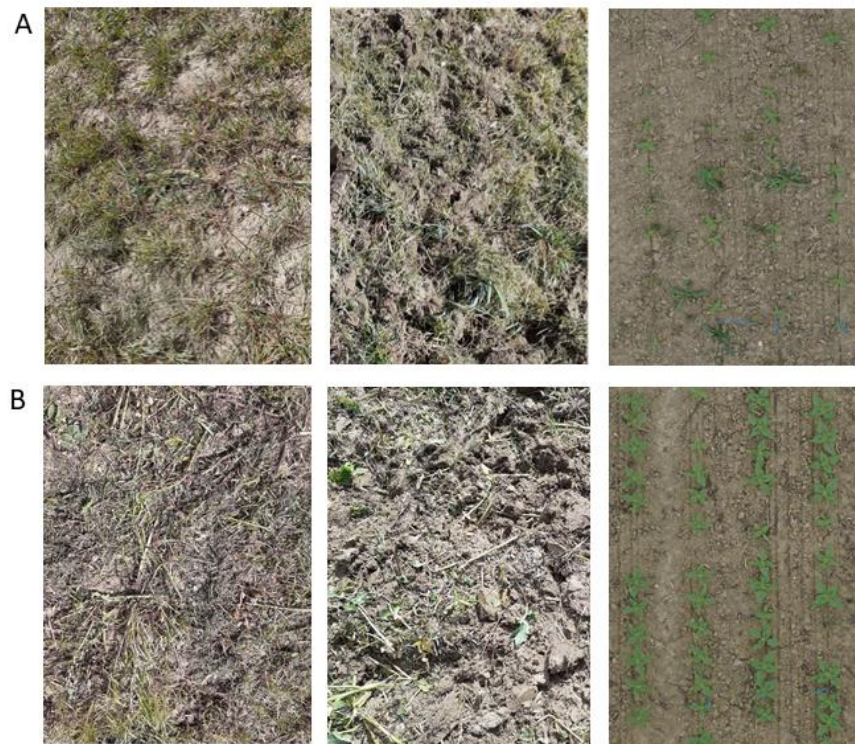
**Figure 5.2.** Performance du tournesol précédé de CIMS comparé au témoin sol nu ( $Performance\ relative\ (\%) = \frac{(Performance\ CIMS - Performance\ sol\ nu)}{Performance\ sol\ nu} \times 100$ ). Les valeurs correspondent à la moyenne de la variable étudiée pour les 2 années d'expérimentations sur le site de Toulouse par type de CIMS et la barre d'erreur correspond à l'erreur standard. La période entre la maturité et la floraison a été évaluée seulement en 2022-2023. Les quantités d'N et d'eau dans le sol sont mesurées au semis du tournesol. Biomasse<sub>récolte</sub> cooresponds à la biomasse des parties aériennes sans les graines.

### 5.3.1. La composition des CIMS impacte différemment l'implantation du tournesol

L'utilisation de CIMS avant le tournesol peut poser problème en raison de la nécessité d'une qualité de semis optimale pour le tournesol qui conditionne ses performances (Connor and Hall, 1997; Lecomte and Longueval, 2013).

Une destruction proche du semis restreint les possibilités de décomposition des résidus lors du semis du tournesol et les possibilités de préparation du lit de semence (Lecomte and Longueval, 2013). Lors **des deux années d'essai sur le site de Toulouse**, la destruction mécanique (passage du broyeur suivi de l'enfouissement des résidus par le déchaumeur à disques) a permis d'obtenir une densité optimale de 71 000 pieds.ha<sup>-1</sup> en moyenne après les CIMS de moutarde+féverole+phacélie et sorgho→féverole, similaire à celle obtenue sur un sol nu intensivement travaillé.

Cependant, outre la majoration de la densité de semis pour anticiper les taux de pertes, la présence d'adventices de graminées au stade épi 1 cm dans les CIMS vesce+pois et seigle n'ont permis d'atteindre qu'un nombre de pieds moyen de 58 000 pieds.ha<sup>-1</sup>, ce qui n'est pas une densité de levée limitante pour le rendement du tournesol (Marin et al., 2023; Marin and Ion, 2022) (Figure 5.3.).



**Figure 5.3.** Différentes opérations de travail du sol : broyage puis déchaumage et levée du tournesol (23 mai 2022) **A.** précédé du seigle **B.** précédé du mélange moutarde+féverole+phacélie

La diminution de la densité de plantes s'explique potentiellement par la faible sensibilité des graminées à la destruction par broyage mécanique conduisant à des résidus grossiers dans le sillon du semis du tournesol. D'après Mirsky et al. (2009), la destruction mécanique du seigle est améliorée à partir de la floraison de la graminée.

La présence d'équipements adaptés au semis direct sur les semoirs (chasse-débris) peut permettre d'améliorer la qualité du lit de semence en destruction tardive de CIMS (Lecomte and Longueval, 2013), et ainsi de palier l'impact négatif que peuvent avoir certaines CIMS sur le peuplement de tournesol. Une autre stratégie, compatible avec les systèmes de réduction du travail du sol, consiste en la destruction chimique des CIMS.

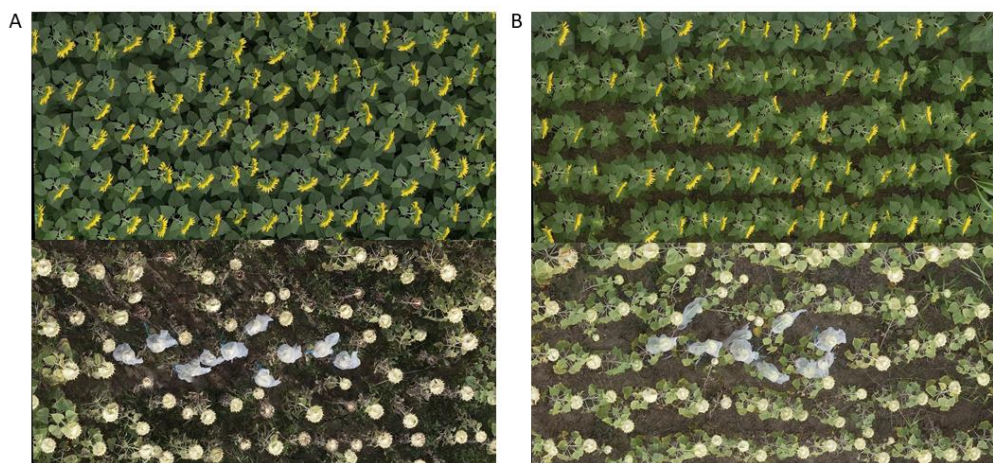
Celle-ci est compatible avec la persistance des résidus laissés à la surface du sol, facilite la destruction des graminées et permet de préserver l'humidité du sol pendant la culture suivante, comme observé dans le cadre de l'expérimentation sur **le site d'Aranjuez** et dans l'étude d'Alonso-Ayuso et al. (2014).

### 5.3.2. La croissance, le développement et la productivité du tournesol

Outre la réussite de la levée du tournesol, la croissance et le développement du tournesol au cours des phases végétative et reproductive du tournesol conditionnent les performances de la culture. L'N dont une partie est fournie par les CIMS constitue le facteur principal influençant la croissance, le développement et par conséquent la productivité du tournesol, dans les cas où le facteur eau est peu limitant. Les besoins en N du tournesol sont les plus élevés sur la période entre le début de l'initiation florale (30 jours après la levée) et la floraison car c'est une phase d'accroissement de la surface foliaire et de photosynthèse active (Merrien, 1992). Le rendement dépend d'un bon fonctionnement du tournesol durant tout le cycle, particulièrement d'une bonne croissance et nutrition de la plante durant la période de l'initiation foliaire qui détermine le nombre d'akènes, une bonne fécondation des akènes dépendant du niveau de satisfaction des besoins en eau et pour finir un bon remplissage des akènes via la persistance de l'activité des feuilles en lien avec la satisfaction des besoins en eau et en N (Merrien, 1992). Sur **le site de Toulouse**, les mélanges de CIMS ayant un ratio C:N total inférieur à 20, ce qui représente une proportion de biomasse de légumineuses supérieure à 60% (avec des stades allant de l'initiation florale à la floraison), résultent en des absorptions d'N précoces dès le stade de l'initiation florale, conduisant à des biomasses, des rendements et des concentrations en N plus élevés que les autres traitements de CIMS. Néanmoins, le mélange moutarde+féverole+phacélie ayant une proportion d'espèces de non légumineuses et un ratio C:N total variables entre les années (80% et 40 en 2021-2022 et 40% et 19 en 2022-2023, respectivement) induit une biomasse et un rendement élevés et similaires au sol nu pour les deux années (3.2 t.ha<sup>-1</sup> en moyenne). Les mélanges tri-spécifiques ayant une proportion majoritaire de non légumineuses au stade végétatif dans leur biomasse, des ratios C:N supérieurs à 25 et des quantités d'N acquises de 100 kgN.ha<sup>-1</sup> (moutarde+féverole+phacélie en 2021-2022 et pois+vesce+seigle en 2022-2023) ont entraîné un retard de maturité du tournesol possédant des INN modérés (Figure 5.4.).



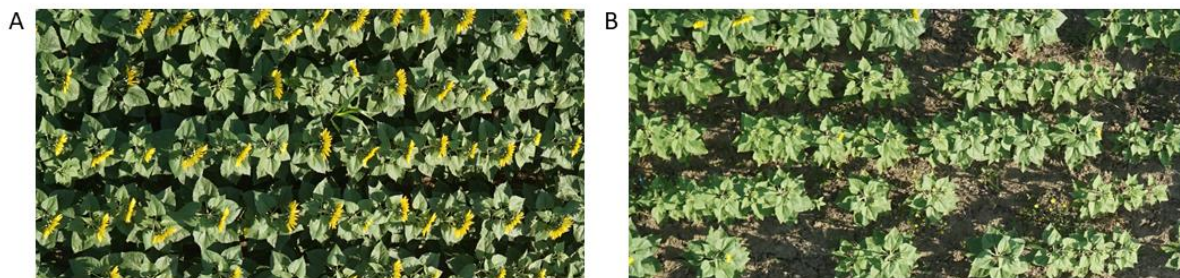
Ce retard de maturité est expliqué par un ralentissement de la vitesse de sénescence après floraison et donc une amélioration de la durée de surface foliaire active, potentiellement due à une absorption d’N issu de la minéralisation majoritairement tardive des CIMS ( $28 \text{ kgN}\cdot\text{ha}^{-1}$  absorbé par le tournesol en moyenne entre floraison et maturité), comme décrit dans la littérature en utilisant des fertilisants azotés (Goswami and Srivastava, 1988; Peltonen-Sainio et al., 2008; Schildhauer et al., 2008) ou un mulch de CIMS de vesce velue dans une culture de tomate (*Solanum lycopersicum* L.) (Abdul-baki and Teasdale, 1993; Teasdale and Abdul-Baki, 1997).



**Figure 5.4.** Vitesses contrastées de sénescence de la variété MAS 89M à deux dates (à floraison le 5 juillet 2023 et à post-floraison le 16 août 2023) **A.** précédé du sol nu **B.** précédé du mélange vesce+seigle+pois. Photos prises en vue aérienne par drone (Rémy Marandel et Mathieu Roy, 2023).

Durant le remplissage des graines de tournesol, il est reconnu que l’augmentation de l’interception de la radiation photosynthétique active améliore la concentration en huile des graines (Aguirrezábal et al., 2003). **Sur le site de Toulouse**, la persistance de l’activité des feuilles par l’apport d’N tardif a amélioré le potentiel d’assimilation tardive et par conséquent la teneur en huile des akènes du tournesol, comparé au sol nu. En conditions semi-contrôlées, la minéralisation des résidus de vesce velue et de seigle en pur dès le début de l’initiation florale n’a pas induit d’effet sur la vitesse de sénescence, potentiellement expliqué par une minéralisation de l’N précoce ou une biomasse de CIMS faible ( $3 \text{ t}\cdot\text{ha}^{-1}$ ). Dans l’étude de Kumar et al. (2005), les tomates cultivées sous une serre avec un mulch de  $6 \text{ t}\cdot\text{ha}^{-1}$  de résidus de biomasse aérienne de vesce velue et de seigle prélevés dans des parcelles de plein champ ont une sénescence retardée et un rendement plus élevé qu’en l’absence de mulch.

D'autre part, le mélange radis+moutarde+vesce ayant 70% de biomasse d'espèces de non légumineuses (dont les stades de développement se situent entre la floraison et la maturité) a un ratio C:N total de 40 induisant une immobilisation de l'N et par conséquent, pour le tournesol, un statut azoté faible, une diminution de biomasse et une baisse de rendement de 1 t.ha<sup>-1</sup> en moyenne **sur le site de Toulouse**. Lorsqu'il est précédé du seigle en pur, le tournesol est sévèrement carencé en N, ce qui a retardé la floraison au cours des **2 années à Toulouse**, conformément aux résultats de Massignam et al. (2009) sous une faible fertilisation en N (Figure 5.5.).



**Figure 5.5.** Dates de floraison du tournesol contrastées entre **A.** le sol nu et **B.** le seigle. Photos prises en vue aérienne par drone à la date du 5 juillet 2023 (Rémy Marandel et Mathieu Roy, 2023)

Ainsi, les réductions de -50% de la biomasse aérienne et du rendement du tournesol après le seigle par rapport au sol nu seraient expliquées par l'immobilisation de l'N (Rosecrance et al., 2000) et potentiellement par des composés allélopathiques libérés par les racines du seigle durant la décomposition des résidus, phénomène permis par la proximité de la destruction des CIMS et du semis du tournesol (Otte et al., 2020). Les racines des CIMS augmentant le ratio C:N total du mélange par leur concentration faible en N sur **le site de Toulouse** peuvent jouer un rôle important dans la fourniture en N représentant entre 1% et 27% de la quantité d'N acquise par la biomasse aérienne des CIMS mais restent rarement prises en compte dans la quantification de la fourniture en N des CIMS comme le démontrent Lavergne et al. (2021). Dans le cadre de **l'expérimentation en conditions semi-contrôlées**, seules les parties aériennes des CIMS de vesce et de seigle en pur ont été incorporées dans le terreau, contrairement à **l'expérimentation en plein champ sur Toulouse** où la plante entière a été enfouie. Sur **l'expérimentation en conditions semi-contrôlées**, les résidus aériens de seigle ont conduit à une meilleure croissance végétative et un rendement du tournesol identique au sol nu.



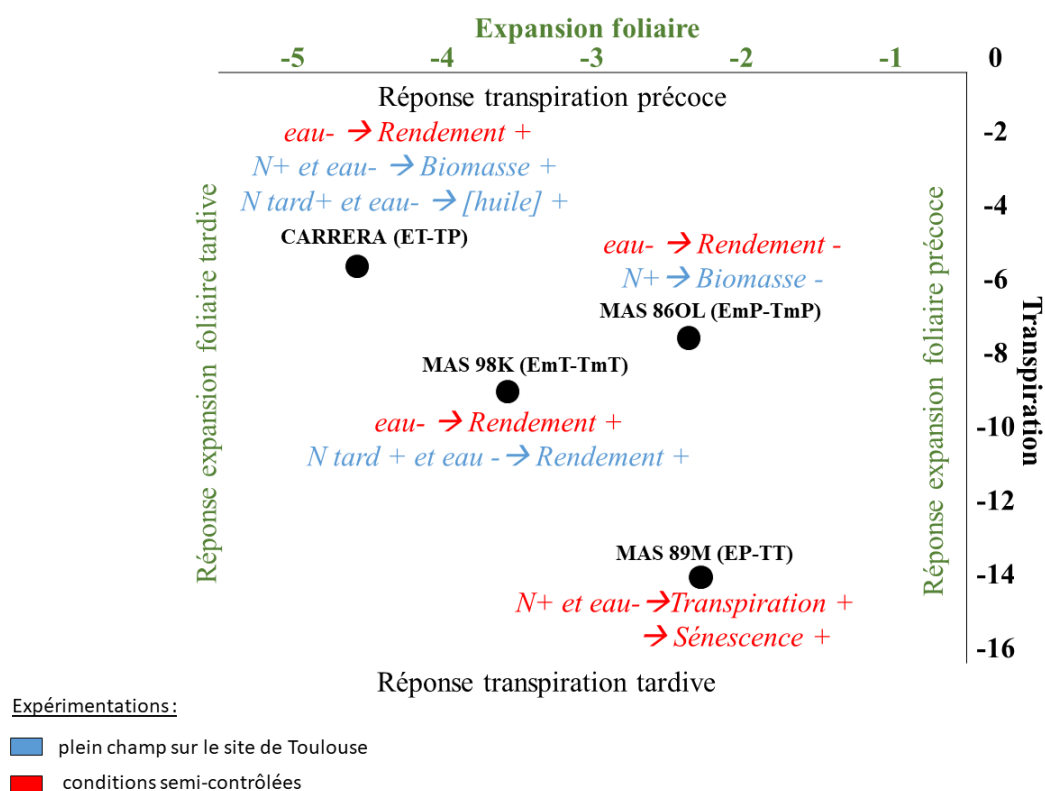
La différence de rendement du tournesol précédé du seigle comparé au sol nu entre **les expérimentations en plein champ** (-50%) et **en conditions semi-contrôlées** (pas d'effet) peut être expliquée par les substances allélopathiques et dans une moindre mesure par l'immobilisation de l'N par les racines dans l'expérimentation en plein champ. Pour prendre en compte la part de l'effet des CIMS due aux racines en conditions semi-contrôlées, les mélanges de CIMS étudiés en plein champ pourraient être semés au mois de septembre dans les pots sur la plateforme et détruits au mois d'avril avant le semis du tournesol, de façon à ce que les racines jouent également un rôle dans la minéralisation des résidus, comme présenté dans l'article d'Álvarez-Iglesias et al. (2018).

Pour conclure sur l'impact de la composition des CIMS, celle-ci joue un rôle déterminant sur la minéralisation de l'N et influence donc fortement la croissance, le développement et par conséquent le rendement du tournesol. Nos travaux montrent une minéralisation nette de toutes les CIMS, comprenant des légumineuses en pur ou en mélange avec une dynamique de minéralisation précoce ou tardive et une immobilisation de l'N pour le mélange radis+moutarde+vesce, le seigle et l'orge en pur. D'une part, les CIMS comprenant des légumineuses, seules ou en majorité (ratio C:N total < 20-22) ont influencé l'absorption précoce d'N du tournesol au début de l'initiation florale, et ont permis d'améliorer le statut azoté dès le stade végétatif du tournesol et par conséquent d'aboutir à un rendement similaire au sol nu. D'autre part, les mélanges de CIMS comprenant une majorité de non légumineuses au stade végétatif et une quantité d'N acquise de  $100 \text{ kgN} \cdot \text{ha}^{-1}$  (ratio C:N total compris entre 26 et 40) ont induit des statuts azotés et des surfaces foliaires à floraison modérés, et ont influencé l'absorption d'N tardive du tournesol à la floraison, permettant d'améliorer le rendement et la concentration en huile des graines. Pour finir, les CIMS comprenant en majorité des crucifères proches de la maturité et des graminées en pur (ratios C:N compris entre 28 et 41) ont réduit l'absorption d'N du tournesol durant tout le cycle de la culture et induit un statut azoté faible, ce qui a pénalisé la croissance et le rendement du tournesol. Par ailleurs, les graminées pures réduisent la densité de tournesol à la levée dans le cadre d'une destruction mécanique par broyage et enfouissement.

#### 5.4. Le choix de la variété de tournesol en relation avec les CIMS

Sur la base de nos résultats, il apparaît que la prise en compte des effets des CIMS sur la culture suivante de tournesol est un levier majeur dans l'optimisation du choix des CIMS.

De plus, le choix de la variété de tournesol pourrait être raisonné en fonction de la CIMS. Dans le cadre des expérimentations en conditions semi-contrôlées et en plein champ sur le site de Toulouse, les variétés de tournesol sélectionnées ont des stratégies variables de tolérance au déficit hydrique pour l'expansion foliaire et la transpiration. Ces paramètres de réponse, définis dans le cadre d'un modèle de culture SUNFLO (Casadebaig et al., 2011), sont caractérisés pour les variétés de tournesol en post-inscription (Casadebaig et al., 2023) et peuvent être utilisés pour caractériser des idéotypes de tournesol adaptés au changement climatique (Gosseau et al., 2019).



**Figure 5.6.** Réponses des variétés de tournesol précédées de CIMS face à un déficit hydrique. Les variétés sont caractérisées par leurs valeurs de paramètres de sensibilité au déficit hydrique indiquées sur 2 axes. Les indications en italique traduisent la productivité des variétés en fonction de l’N disponible en forte quantité (N+) et libéré tardivement (N tard +) et en fonction du déficit hydrique (eau-). Les expérimentations sont représentées en rouge pour les conditions semi-contrôlées et en bleu pour les conditions en plein champ sur Toulouse. [huile] : concentration en huile des graines. ET-TP : Expansion foliaire tardive - Transpiration précoce, EmP-TmP : Expansion foliaire mi-précoce - Transpiration mi-précoce, EmT-TmT : Expansion foliaire mi-tardive – Transpiration mi-tardive, EP-TT : Expansion foliaire précoce – Transpiration tardive.

En choisissant quatre variétés contrastées sur deux paramètres de sensibilité, notre objectif est de tester leurs comportements précédés de CIMS dans différentes conditions de scénarios hydriques, sans apport de fertilisation azotée, à partir de deux expérimentations. Les variétés ont été renommées par des initiales caractérisant les paramètres de sensibilités au déficit hydrique : expansion foliaire tardive et transpiration précoce (ET-TP) pour CARRERA, expansion foliaire et transpiration mi-tardives (EmT-TmT) pour MAS 98K, expansion foliaire et transpiration mi-précoces (EmP-TmP) pour MAS 86OL et expansion foliaire précoce et transpiration tardive (EP-TT) pour MAS 89M. La figure 5.6. résume les différentes réponses des variétés précédées de CIMS face au déficit hydrique.

### 5.4.1. Une réponse tardive de l'expansion foliaire permet une meilleure productivité du tournesol en présence d'une forte minéralisation de l'N par les résidus de CIMS

La possibilité d'utiliser ou de sélectionner des variétés de tournesol capables d'absorber l'N de manière plus efficiente et de l'utiliser plus efficacement dans le processus de production de graines apparaît comme un enjeu actuel dans des conditions limitantes en eau, comme l'indiquent Raya-Sereno et al. (2023) pour la culture du blé d'hiver. Dans **l'expérimentation en plein champ de Toulouse**, la forte minéralisation d'N par les résidus de CIMS (vesce+pois et moutarde+féverole+phacélie) précédant la variété ET-TP a augmenté la biomasse aérienne totale de  $2 \text{ t.ha}^{-1}$  comparé à la variété EmP-TmP, en conditions de déficit hydrique précoce en 2022. La stratégie productive de la variété ET-TP via le maintien de l'expansion foliaire tout en limitant la transpiration semble indiquer une meilleure efficacité d'utilisation de l'N tout en maintenant voire améliorant l'efficacité d'utilisation de l'eau, en conditions de déficit hydrique (Figure A.5.2.). D'après les articles de Quemada and Gabriel (2016) et Gabriel and Quemada (2011), l'introduction de CIMS peut améliorer simultanément l'efficacité d'utilisation de l'N et de l'eau. Contrairement à la stratégie productive de ET-TP, la stratégie conservatrice de la variété EmP-TmP via la limitation de son expansion foliaire et de sa transpiration, semble avoir une plus faible exigence en N et une moindre absorption d'N en conditions de déficit hydrique comparé aux autres variétés (Tableau A.5.3.). Cependant, la meilleure production de biomasse de la variété ET-TP n'a pas conduit à un meilleur rendement du tournesol comparé aux autres variétés malgré une tendance à améliorer le rendement au cours de l'année sèche 2022 **en plein champ à Toulouse**. Bien qu'il n'y ait pas de variation de rendement en fonction des CIMS en conditions de déficit hydrique sur **l'expérimentation en conditions semi-contrôlées**, la CIMS de vesce améliore le rendement du tournesol en conditions irriguées comparé au sol nu, en particulier pour la variété ET-TP.

Ainsi, la meilleure productivité de la variété ET-TP en présence de forte minéralisation d’N pourrait être expliquée par une meilleure synchronisation de ses besoins avec la minéralisation d’N issu des résidus de CIMS (Lara Cabezas et al., 2004). Sur **l’expérimentation en plein champ du site de Toulouse**, la variété EmT-TmT témoigne d’une meilleure productivité en présence de fortes quantités d’N libéré tardivement par les résidus de CIMS. En effet, la variété EmT-TmT a montré une augmentation du PMG et du rendement du tournesol précédé d’un mélange de CIMS à libération tardive d’N, comparé aux autres variétés.

#### 5.4.2. Amplification du stress hydrique de la variété EP-TT en présence de CIMS à libération précoce d’N

**L’expérimentation en conditions semi-contrôlées** a pu mettre en évidence des différences variétales avec la variété EP-TT qui a réagi différemment en conditions de déficit hydrique en présence de vesce, en affichant un taux de transpiration plus élevé au stade végétatif et un taux de sénescence plus élevé après la floraison mais sans affecter sa productivité. La stratégie productive de la variété EP-TT via le maintien de la transpiration en condition de déficit hydrique semble être à l’origine de l’augmentation du stress hydrique du tournesol due à la plus forte surface foliaire et consommation d’eau en présence de vesce (Nielsen and Halvorson, 1991; Ashraf *et al.*, 2001). Cependant, d’une façon générale, l’apport d’N provenant uniquement de l’introduction des CIMS n’a pas accentué le stress hydrique du tournesol, préservant ainsi la productivité des variétés au cours des **deux expérimentations en conditions semi-contrôlées et en plein champ sur le site de Toulouse**.

#### 5.4.3. Idéotypage du tournesol précédé de CIMS

Des caractéristiques morpho-physiologiques peuvent être identifiées pour s'adapter à de nouveaux systèmes de culture et conditions telles que la sécheresse (Debaeke et al., 2021). Dans le cadre de **l’expérimentation en conditions semi-contrôlées**, le rendement du tournesol est plus élevé pour les variétés ET-TP et EmT-TmT comparé à la variété EmP-TmP, en conditions de déficit hydrique post-floraison, ce qui est lié à leurs meilleures biomasses et à leurs nombres de grains plus élevés dans ces conditions. Les variétés de tournesol ont des stratégies productives pour l’expansion foliaire, i.e. elles ne réduisent leur expansion foliaire que lors d’un déficit hydrique fort. En plus de leur faible sensibilité à la sécheresse, ces variétés semblent améliorer l’efficacité d’utilisation de l’N issu de CIMS à forte minéralisation d’N pour la biomasse (ET-TP) et le rendement (EmT-TmT) dans **l’expérimentation en plein champ**.

L'étude de Raya-Sereno et al. (2023) avec des variétés tolérantes de blé d'hiver (*Triticum aestivum* L.) distingue des variétés qui tolèrent le stress hydrique, absorbent l'N minéralisé issu de résidus de CIMS en conditions limitantes en eau et améliorent leur productivité. Les traits désirables pour s'adapter à la sécheresse dans des systèmes introduisant des CIMS pourraient inclure une croissance accrue avant la floraison influençant ainsi le nombre de graines, le maintien d'une surface foliaire active après la floraison et une utilisation efficace de l'N et l'eau, ce qui correspond aux traits de la variété ET-TP. De plus, comme vu précédemment, certaines CIMS améliorent le maintien de la surface foliaire après floraison, qui est favorable à la synthèse de l'huile d'autant plus pour la variété ET-TP et au remplissage des graines améliorant le rendement du tournesol pour la variété EmT-TmT. La variété EmT-TmT possède une redistribution efficace des nutriments vers les graines, en conditions limitantes et non limitantes en eau sur **l'expérimentation en plein champ et l'expérimentation en conditions semi-contrôlées**, ce qui pourrait être un trait favorable pour l'utilisation de l'N minéralisé tardivement par les CIMS. D'autres recherches sont néanmoins nécessaires pour mieux comprendre l'alimentation en N des variétés de tournesol sous contrainte hydrique (Ahmad et al., 2014; Gonzalez-Dugo et al., 2010). Un autre trait déterminant pour atténuer la perte de densité du tournesol dans le cas d'une destruction tardive des CIMS pourrait être le choix de variétés ayant des caractéristiques de semences similaires aux variétés MAS 98K et MAS 89M. Ces variétés présentent un PMG plus faible favorisant potentiellement la vitesse de germination (Torres et al., 1990).

Pour conclure, les variétés de tournesol productives pour l'expansion foliaire (ET-TP et EmT-TmT) en conditions de déficit hydrique post-floraison ont atteint des biomasses et des rendements plus élevés, témoignant de leur plus faible sensibilité au déficit hydrique, comparé à la variété à comportement conservatif par rapport à l'eau (EmP-TmP). La variété ET-TP témoigne d'une biomasse végétative plus élevée en présence de CIMS favorisant une forte minéralisation de l'N et en conditions de déficit hydrique précoce, comparé à la variété EmP-TmP. Il semblerait que les besoins en N de la variété ET-TP ne soient pas réduits en cas de déficit hydrique permettant la production d'une meilleure biomasse, contrairement à la variété EmP-TmP qui limite son expansion foliaire et ses besoins en N. L'adoption de variétés de tournesol présentant des traits de tolérance à la sécheresse via le maintien de l'expansion foliaire en conditions de déficit hydrique pourrait être une stratégie d'adaptation aux conditions de sécheresse en augmentant la production de biomasse en présence d'une forte minéralisation de l'N issu des résidus de CIMS, sans aggraver le stress hydrique de la culture. De plus, les résultats soulignent la capacité des variétés à expansion foliaire tardive à absorber et à utiliser l'N minéralisé tardivement par les CIMS pour améliorer la concentration en huile ou le PMG, comparé aux autres variétés. Une vigilance particulière sur l'épuisement plus rapide des ressources en eau est requise pour les variétés de tournesol qui maintiennent leur transpiration en conditions de déficit hydrique, d'autant plus en présence d'N libéré par les résidus de CIMS.

### 5.5. Intégration des CIMS au cœur du système de culture

A l'échelle du système de culture, la mise en œuvre des CIMS est parfois vécue comme une contrainte par les agriculteurs, qui utilisent par exemple des espèces/variétés de CIMS qui ne sont pas toujours les mieux adaptées aux conditions pédoclimatiques ou aux systèmes de culture (Pellerin et al., 2019). Toutefois, les CIMS peuvent être un levier de reconception de ces systèmes dans une démarche stratégique de prévention de la lixiviation de nitrate, de recherche d'autonomie en N du système de culture, d'enrichissement du sol en C organique et de régulation des bioagresseurs, qui peut aboutir à changer l'assolement lui-même en fonction de l'objectif recherché. Dans cette partie, nous allons nous intéresser aux services fournis par les CIMS aux systèmes de cultures voire à l'échelle globale, sans impact direct sur la performance du tournesol dans le cadre de notre étude.

### 5.5.1. Amélioration potentielle du stockage de C sur le long terme par les CIMS

L'introduction des CIMS dans les successions de cultures permet d'augmenter les stocks de carbone organique du sol par la rhizodéposition des racines des CIMS durant leur implantation et le C issu des résidus de CIMS (Chenu et al., 2019; Guardia et al., 2019; Guidoboni et al., 2023; Launay et al., 2021; Poeplau and Don, 2015). Dans une rotation de culture de maïs et tournesol sur 10 ans, les CIMS ont atténué les émissions de gaz à effet de serre nécessaires à la production du rendement de la culture par 77 % pour l'orge et 92 % pour la vesce par rapport au sol nu (Guardia et al., 2019). Les CIMS et en particulier les légumineuses peuvent également remplacer ou réduire l'utilisation d'engrais de synthèse sur la culture suivante par rapport à un sol nu fertilisé de manière conventionnelle, réduisant les émissions de gaz à effet de serre (Guardia et al., 2019). En plus de la gestion intégrée de la fertilité du sol, l'utilisation de légumineuses est particulièrement efficace pour augmenter le C organique du sol, expliqué par une meilleure utilisation des résidus par la microflore du sol (Boddey et al., 2010). Durant **les 2 années d'expérimentation en plein champ** sur le site de Toulouse, le choix de CIMS non gélives implantées sur une longue période et qui ont atteint des biomasses aériennes et racinaires supérieures à 6 t.ha<sup>-1</sup> (i.e. le couvert relai sorgho→féverole et le mélange moutarde+féverole+phacélie) a favorisé l'acquisition de C par les CIMS. Ainsi, ces deux traitements de CIMS résultent en une quantité élevée de C retourné au sol allant de 3 à 7.4 t C.ha<sup>-1</sup> dont 1.0 à 1.6 t C.ha<sup>-1</sup> de biomasse racinaire. L'étude de Launay et al. (2021) montre que le scénario de stockage de C organique le plus prometteur à l'échelle de la France consiste en l'implantation de CIMS là où elles n'existent pas actuellement (en particulier en dehors des zones vulnérables "Nitrate"), l'augmentation de leur fréquence dans la succession et l'allongement des CIMS. Dans le prolongement des questions étudiées par ce travail, les connaissances ici produites permettraient de quantifier le stockage potentiel de C organique et la réduction potentielle des émissions de gaz à effet de serre en réalisant des scénarios d'introduction de mélanges de CIMS implantées sur une longue période dans une rotation tournesol-blé dur en comparaison à un sol nu travaillé à partir du modèle de culture STICS comme illustré dans l'article de Launay et al. (2021) ou avec le modèle SIMEOS-AMG.

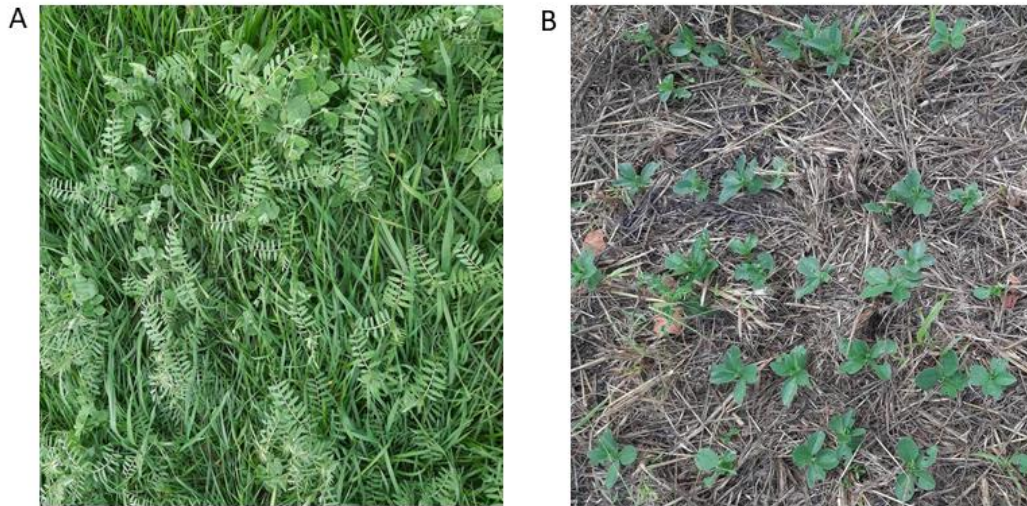
### 5.5.2. Amélioration des propriétés physiques et hydriques du sol par les CIMS

Les CIMS réduisent la densité apparente (porosité totale) de 3 à 24 % et améliorent le réservoir utilisable en eau du sol (méso- et microporosité) de 0.8 % à 3 % dans seulement 30% des cas étudiés dans la revue de littérature de Blanco-Canqui and Ruis (2020). Dans notre étude **en plein champ sur le site de Toulouse**, le système racinaire fasciculé de la CIMS de seigle a amélioré la densité apparente de 6 % sur 0-30 cm ( $1.5 \text{ g.cm}^{-3}$ ) une année sur deux, par rapport au sol nu intensivement travaillé ( $1.6 \text{ g.cm}^{-3}$ ) (Tableau A.5.4.). De plus, les CIMS n'ont pas amélioré la capacité de rétention en eau du sol au moment de la destruction, comparé au sol nu intensivement travaillé (Tableau A.5.4.). Le travail du sol nu ainsi que l'échelle temporelle courte d'une séquence de cultures ne nous a pas permis de déterminer des effets positifs majeurs des CIMS sur ces paramètres, ce qui reste cohérent avec la revue de littérature de Blanco-Canqui and Ruis (2020). Dans l'article de García-González et al. (2018), la CIMS d'orge a amélioré l'infiltration de l'eau dans le sol et la capacité de rétention en eau du sol à la capacité au champ comparé au sol nu non travaillé sur une rotation de 10 ans. Le nombre d'années d'utilisation consécutives des CIMS tend à augmenter certains effets des CIMS, dont notamment la capacité des CIMS à améliorer les propriétés physiques du sol (Blanco-Canqui and Ruis, 2020). L'amélioration de la fertilité physique du sol par les CIMS sur le long terme pourrait atténuer la réponse du tournesol au déficit hydrique, en favorisant la capacité de rétention en eau du sol, la stabilité des agrégats du sol et l'infiltration de l'eau et en réduisant l'évaporation de l'eau du sol. La pratique du mulch de résidus de CIMS semble être la stratégie la plus efficace sur le court-terme pour conserver l'eau dans le sol durant le cycle du tournesol, comme observée sur **le site d'Aranjuez en Espagne**.

### 5.5.3. Régulation des bioagresseurs par les CIMS

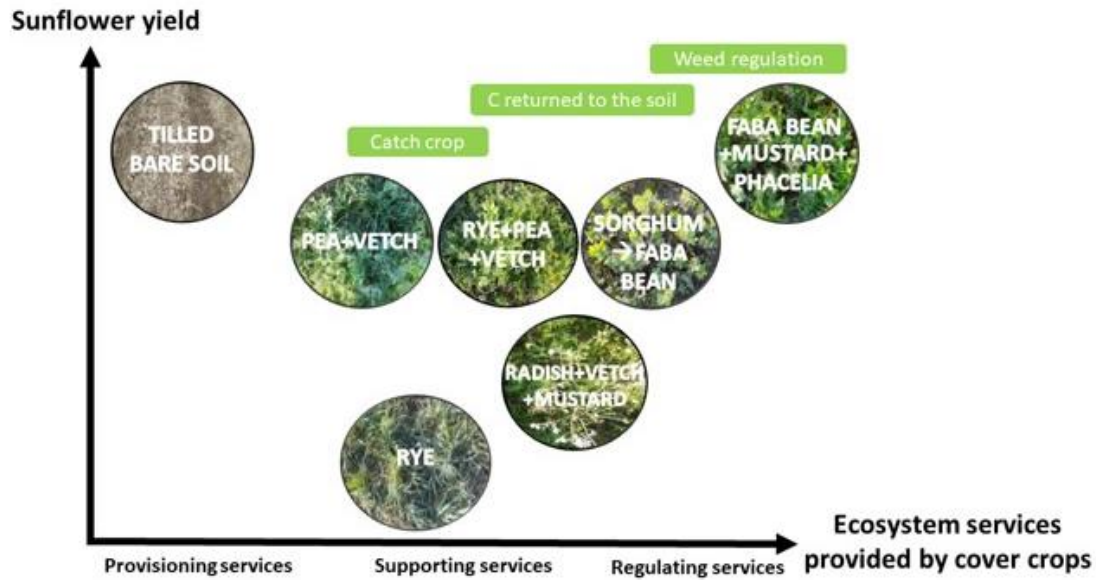
Les CIMS permettent de réguler les adventices par la compétition pour les ressources (lumière, eau, N) et/ou l'allélopathie (Cordeau and Moreau, 2017; Sánchez-Moreiras et al., 2003). Par ailleurs, une couverture de sol offerte par le mulch de résidus de CIMS réduit la quantité de lumière et affecte directement la germination et la levée d'adventices (Nagabhushana et al., 2001). La couche épaisse de sorgho broyée et laissée en mulch dès mi-octobre sur **l'expérimentation en plein champ sur le site de Toulouse** a permis de réguler significativement la pression de ray-grass anglais que ce soit au moment de la destruction de la féverole semée en relai ou au stade végétatif du tournesol (Tableau A.5.5. et Figure 5.7.).





**Figure 5.7.** Régulation contrastée des adventives selon les CIMS **A.** Faible compétition du mélange vesce+pois vis-à-vis du ray-grass **B.** Levée de la féverole sous le mulch de broyats de sorgho. Photos prises le 20 novembre 2023 sur le site de Toulouse.

Outre la régulation des adventives, les CIMS peuvent réguler certains pathogènes du tournesol dans les systèmes de culture (Ait-Kaci Ahmed et al., 2020). La pratique de la biofumigation qui consiste à broyer et incorporer une CIMS de crucifères est une stratégie permettant de libérer les substances biocides (les glucosinolates qui sont ensuite transformés en isothiocyanates aux effets biocides) pouvant réduire la sévérité de la Verticilliose du tournesol (Ait Kaci Ahmed et al., 2022). Sur les 2 années d'expérimentation en plein champ sur le site de Toulouse, des mesures d'incidence et de sévérité de la Verticilliose sur différentes variétés de tournesol précédées de mélanges de CIMS composés de crucifères permettrait de mettre en évidence des combinaisons de CIMS-variété avec une pression minimale de la maladie sur le tournesol.



**Figure 5.8.** Résumé graphique de la performance du tournesol en fonction des services écosystémiques fournis par les différentes CIMS étudiées (services d’approvisionnement, de support et de régulation) sur l’expérimentation en plein champ du site de Toulouse

Pour conclure, la CIMS relai sorgho → féverole et le mélange moutarde + féverole + phacélie ont optimisé la multifonctionnalité des services écosystémiques par la combinaison de la fonction piège à nitrate avec les espèces de non-légumineuses et la fonction engrais vert par l’intermédiaire des légumineuses mais également par l’acquisition de C dans les tissus végétaux des CIMS et la régulation des adventices. Le choix de la CIMS est donc un levier essentiel pour favoriser les performances du tournesol inséré dans un système de culture, par l’optimisation des services écosystémiques (Figure 5.8.).



## Conclusion générale

Les systèmes agricoles sont de plus en plus contraints par la difficulté de produire face à la progression du changement climatique, par l'augmentation de l'intensité ou de la fréquence des épisodes de sécheresse, mais aussi face à la dégradation de la qualité des sols. Les préoccupations environnementales autour de la réduction des pollutions par les intrants et de la perte de biodiversité ne cessent de grandir et posent des questions de diversification des systèmes agricoles pour promouvoir les services écosystémiques. Dans nos travaux, nous avons étudié la séquence de culture CIMS-variété de tournesol dans des conduites techniques à bas niveaux d'intrants, en caractérisant les fonctions fournies par les CIMS et la réponse de variétés de tournesol ayant des sensibilités variables au déficit hydrique précédées des CIMS. Pour répondre à ces objectifs, nous avons mis en place des expérimentations en conditions semi-contrôlées et en plein champ qui ont été couplées à de la modélisation avec le modèle de culture STICS. Un choix de CIMS adapté aux exigences en N de la culture du tournesol a permis d'augmenter le rendement du tournesol précédé de légumineuses pures de 10% par rapport à un sol nu en conditions irriguées et de maintenir le rendement du tournesol par rapport à un sol nu travaillé dans le cas de mélanges de légumineuses-non légumineuses, même en conditions de déficit hydrique. Les proportions de légumineuses et de non légumineuses dans le mélange ont conduit à des dynamiques variables de synchronisation de la minéralisation de l'N des résidus de CIMS, précoce ou tardive, et d'absorption d'N par le tournesol autour de l'initiation florale ou de la floraison. Cependant, une vigilance est requise dans le cas d'excès en N disponible au semis du tournesol après le sol nu ou après une forte minéralisation précoce des CIMS qui peut induire un risque d'épuisement du réservoir utilisable en eau du sol ainsi qu'une accélération de la vitesse de sénescence et des diminutions de concentrations en huile dans les graines. Les graminées pures ou les mélanges à proportion majoritaire de non légumineuses (graminées ou crucifères en post-floraison) sont déconseillés avant un tournesol cultivé à bas niveaux d'intrants. La réponse du tournesol précédé de CIMS en conditions de déficit hydrique est majoritairement similaire au sol nu dans le cas d'un stress hydrique sévère en post-floraison mais peut être atténuée par une limitation de la réduction de l'expansion foliaire de 40% dans le cas d'un déficit hydrique court. En conditions de déficit hydrique, les variétés de tournesol qui maintiennent leur expansion foliaire en conditions de déficit hydrique améliorent la productivité du tournesol et sont capables de mieux absorber et d'utiliser l'N fourni par les résidus de CIMS, notamment libéré tard, comparé à des variétés à profil conservatif vis-à-vis de l'eau.

Nos travaux apportent ainsi un éclairage aux agriculteurs sur l'intérêt de choisir la composition des CIMS en fonction des exigences en N du tournesol. Une seconde recommandation pour les agriculteurs ou sélectionneurs serait de choisir ou sélectionner des variétés de tournesol adaptées à l'introduction de CIMS et tolérantes au déficit hydrique. Le modèle de culture STICS a permis d'améliorer la compréhension de la succession CIMS-tournesol par une analyse multi-critères, mais des efforts de paramétrage et/ou amélioration du modèle doivent être poursuivis pour prédire la réponse du tournesol dans différents contextes pédoclimatiques. Les résultats de nos travaux offrent des perspectives futures intéressantes d'évaluation de la pratique agroécologique de l'introduction de CIMS dans des scénarios prospectifs de changement climatique.

## Références bibliographiques

- Abdul-baki, A., Teasdale, J., 1993. A no-tillage tomato production system using hairy vetch and subterranean clover mulches. *Hortscience*.
- Adetunji, A.T., Ncube, B., Mulidzi, R., Lewu, F.B., 2020. Management impact and benefit of cover crops on soil quality: A review. *Soil Tillage Res.* 204, 104717. <https://doi.org/10.1016/j.still.2020.104717>
- Adeux, G., Cordeau, S., Antichi, D., Carlesi, S., Mazzoncini, M., Munier-Jolain, N., Bàrberi, P., 2021. Cover crops promote crop productivity but do not enhance weed management in tillage-based cropping systems. *Eur. J. Agron.* 123, 126–221. <https://doi.org/10.1016/j.eja.2020.126221>
- Affholder, F., Scopel, E., Neto, J.M., Capillon, A., 2003. Diagnosis of the productivity gap using a crop model. Methodology and case study of small-scale maize production in central Brazil. *Agronomie* 23, 305–325. <https://doi.org/10.1051/agro:2003004>
- Agence Bio, 2022. Agence Bio [WWW Document]. URL <https://www.agencebio.org/> (accessed 7.3.24).
- Agreste, 2020. Pratiques de culture et d'élevage.
- Agreste, 2017. Enquête Pratiques culturelles en grandes cultures 2017.
- Aguirrezábal, L., Lavaud, Y., Dosio, G., Izquierdo, N., Andrade, F., González, L., 2003. Intercepted Solar Radiation during Seed Filling Determines Sunflower Weight per Seed and Oil Concentration. *Crop Sci.* 43. <https://doi.org/10.2135/cropsci2003.0152>
- Ahmad, R., Waraich, E.A., Ashraf, M.Y., Ahmad, S., Aziz, T., 2014. Does Nitrogen Fertilization Enhance Drought Tolerance in Sunflower? A Review. *J. Plant Nutr.* 37, 942–963. <https://doi.org/10.1080/01904167.2013.868480>
- Ait Kaci Ahmed, N., Galaup, B., Desplanques, J., Dechamp-Guillaume, G., Seassau, C., 2022. Ecosystem Services Provided by Cover Crops and Biofumigation in Sunflower Cultivation. *Agronomy* 12, 120. <https://doi.org/10.3390/agronomy12010120>
- Ait-Kaci Ahmed, N., Dechamp-Guillaume, G., Seassau, C., 2020. Biofumigation to protect oilseed crops: focus on management of soilborne fungi of sunflower. *OCL* 27, 59. <https://doi.org/10.1051/ocl/2020052>
- Ali, A., Ullah, S., 2012. Effect of Nitrogen on Achene Protein, Oil, Fatty Acid Profile, and Yield of Sunflower Hybrids. *Chil. J. Agric. Res.* 72, 564–567. <https://doi.org/10.4067/S0718-58392012000400016>
- Alletto, L., Cassigneul, A., Duchalais, A., Giuliano, S., Brechemier, J., Justes, E., 2022a. Cover crops maintain or improve agronomic performances of maize monoculture during the transition period from conventional to no-tillage. *Field Crops Research* 283, 108540. <https://doi.org/10.1016/j.fcr.2022.108540>
- Alletto, L., Celette, F., Drexler, D., Plaza-Bonilla, D., Reckling, M., 2022b. Editorial: crop diversification, a key pillar for the agroecological transition. *Frontiers in Agronomy* 4, 950822. <https://doi.org/10.3389/fagro.2022.950822>
- Allinne, C., Ghoribi, N., Maury, P., Maougal, R., Sarrafi, A., Ykhlef, N., Grieu, P., 2008. Early sowing as a means of drought escape in sunflower: effects on vegetative and reproductive stages.
- Almoussawi, A., Lenoir, J., Spicher, F., Dupont, F., Chabrierie, O., Closset-Kopp, D., Brasseur, B., Kobaiissi, A., Dubois, F., Decocq, G., 2020. Direct seeding associated with a mixture of winter cover crops decreases weed abundance while increasing cash-crop yields. *Soil and Tillage Research* 200, 104622. <https://doi.org/10.1016/j.still.2020.104622>
- Alonso-Ayuso, M., Gabriel, J.L., Quemada, M., 2014. The kill date as a management tool for cover cropping success. *PLoS One* 9, e109587. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0109587>

- Alonso-Ayuso, M., Quemada, M., Vanclooster, M., Ruiz-Ramos, M., Rodriguez, A., Gabriel, J.L., 2018. Assessing cover crop management under actual and climate change conditions. *Science of The Total Environment* 621, 1330–1341. <https://doi.org/10.1016/j.scitotenv.2017.10.095>
- Álvarez del Toro, J., 1987. Respuesta del girasol (*heliantus annus l.*) a un suministro variable de agua de riego y de nitrógeno (<http://purl.org/dc/dcmitype/Text>). Universidad de Córdoba (ESP).
- Álvarez-Iglesias, L., Puig, C.G., Revilla, P., Reigosa, M.J., Pedrol, N., 2018. Faba bean as green manure for field weed control in maize. *Weed Research* 58, 437–449. <https://doi.org/10.1111/wre.12335>
- Anderson, W., 1979. Water-Use of Sunflower Crops. *Aust. J. Exp. Agric.* 19, 233–240. <https://doi.org/10.1071/EA9790233>
- Andrianasolo, F.N., Casadebaig, P., Maza, E., Champolivier, L., Maury, P., Debaeke, P., 2014. Prediction of sunflower grain oil concentration as a function of variety, crop management and environment using statistical models. *Eur. J. Agron.* 54, 84–96. <https://doi.org/10.1016/j.eja.2013.12.002>
- Andrianasolo, F.N., Casadebaig, P., Langlade, N., Debaeke, P., Maury, P., 2016a. Effects of plant growth stage and leaf aging on the response of transpiration and photosynthesis to water deficit in sunflower. *Funct. Plant Biol.* 43, 797–805. <https://doi.org/10.1071/FP15235>
- Andrianasolo, F.N., Champolivier, L., Debaeke, P., Maury, P., 2016b. Source and sink indicators for determining nitrogen, plant density and genotype effects on oil and protein contents in sunflower achenes. *Field Crops Research* 192, 33–41. <https://doi.org/10.1016/j.fcr.2016.04.010>
- Antichi, D., Carlesi, S., Mazzoncini, M., Barberi, P., 2022. Targeted timing of hairy vetch cover crop termination with roller crimper can eliminate glyphosate requirements in no-till sunflower. *Agron. Sustain. Dev.* 42, 87. <https://doi.org/10.1007/s13593-022-00815-2>
- Ashraf, M., Shabaz, M., Mahmood, S., Rasul, E., 2001. Relationships between growth and photosynthetic characteristics in pearl millet (*Pennisetum glaucum*) under limited water deficit conditions with enhanced nitrogen supplies. *Belgian J. Bot.* 134, 131–144.
- Aslam, M., Maqbool, M.A., Cengiz, R., 2015. Mechanisms of Drought Resistance. pp. 19–36. [https://doi.org/10.1007/978-3-319-25442-5\\_3](https://doi.org/10.1007/978-3-319-25442-5_3)
- Ball, K.R., Baldock, J.A., Penfold, C., Power, S.A., Woodin, S.J., Smith, P., Pendall, E., 2020. Soil organic carbon and nitrogen pools are increased by mixed grass and legume cover crops in vineyard agroecosystems: Detecting short-term management effects using infrared spectroscopy. *Geoderma* 379, 114619. <https://doi.org/10.1016/j.geoderma.2020.114619>
- Barbet-Massin, C., 2011. Quelle représentativité des réseaux d'homologation variétale et de développement - Cas de Tournesol. Ecole d'Ingénieurs de Purpan, Toulouse.
- Barnes, J.P., Putnam, A.R., 1986. Evidence for Allelopathy by Residues and Aqueous Extracts of Rye (*Secale cereale*). *Weed Science* 34, 384–390. <https://doi.org/10.1017/S0043174500067035>
- Beillouin, D., Ben-Ari, T., Malézieux, E., Seufert, V., Makowski, D., 2021. Positive but variable effects of crop diversification on biodiversity and ecosystem services. *Global Change Biology* 27, 4697–4710. <https://doi.org/10.1111/gcb.15747>
- Bellarby, J., Wattenbach, M., Tuck, G., Glendining, M.J., Smith, P., 2010. The potential distribution of bioenergy crops in the UK under present and future climate. *Biomass and Bioenergy, Current and Potential Capabilities of Wood Production Systems in the Southeastern U.S.* 34, 1935–1945. <https://doi.org/10.1016/j.biombioe.2010.08.009>

- Bescansa, P., Imaz, M.J., Virto, I., Enrique, A., Hoogmoed, W.B., 2006. Soil water retention as affected by tillage and residue management in semiarid Spain. *Soil Tillage Res.* 87, 19–27. <https://doi.org/10.1016/j.still.2005.02.028>
- Blanchet, N., Casadebaig, P., Debaeke, P., Durufle, H., Gody, L., Gosseau, F., Langlade, N.B., Maury, P., 2018. Data describing the eco-physiological responses of twenty-four sunflower genotypes to water deficit. *Data Brief* 21, 1296–1301. <https://doi.org/10.1016/j.dib.2018.10.045>
- Blanco-Canqui, H., 2018. Cover Crops and Water Quality. *Agron. J.* 110, 1633–1647. <https://doi.org/10.2134/agronj2018.02.0077>
- Blanco-Canqui, H., Mikha, M.M., Presley, D.R., Claassen, M.M., 2011. Addition of Cover Crops Enhances No-Till Potential for Improving Soil Physical Properties. *Soil Sci. Soc. Am. J.* 75, 1471–1482. <https://doi.org/10.2136/sssaj2010.0430>
- Blanco-Canqui, H., Shaver, T., Lindquist, J., Shapiro, C., Elmore, R., Francis, C., Hergert, G., 2015. Cover Crops and Ecosystem Services: Insights from Studies in Temperate Soils. *Agronomy Journal* 107. <https://doi.org/10.2134/agronj15.0086>
- Blanco-Canqui, H., Ruis, S.J., 2020. Cover crop impacts on soil physical properties: A review. *Soil Sci. Soc. Am. J.* 84, 1527–1576. <https://doi.org/10.1002/saj2.20129>
- Boddey, R.M., Jantalia, C.P., Conceicao, P.C., Zanatta, J.A., Bayer, C., Mielniczuk, J., Dieckow, J., Dos Santos, H.P., Denardin, J.E., Aita, C., Giacomini, S.J., Alves, B.J.R., Urquiaga, S., 2010. Carbon accumulation at depth in Ferralsols under zero-till subtropical agriculture. *Glob. Change Biol.* 16, 784–795. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2486.2009.02020.x>
- Bonnet, C., Gaudio, N., Alletto, L., Raffailac, D., Bergez, J.-E., Debaeke, P., Gavaland, A., Willaume, M., Bedoussac, L., Justes, E., 2021. Design and multicriteria assessment of low-input cropping systems based on plant diversification in southwestern France. *Agron. Sustain. Dev.* 41, 65. <https://doi.org/10.1007/s13593-021-00719-7>
- Bourgeois, B., Charles, A., Van Eerd, L.L., Tremblay, N., Lynch, D., Bourgeois, G., Bastien, M., Bélanger, V., Landry, C., Vanasse, A., 2022. Interactive effects between cover crop management and the environment modulate benefits to cash crop yields: a meta-analysis. *Can. J. Plant Sci.* 1–23. <https://doi.org/10.1139/cjps-2021-0177>
- Boyer, J.S., 1968. Relationship of Water Potential to Growth of Leaves 1. *Plant Physiology* 43, 1056–1062. <https://doi.org/10.1104/pp.43.7.1056>
- Brisson, N., 2008. Modéliser la réponse des cultures à la contrainte hydrique avec le modèle STICS pour comparer des stratégies et anticiper les changements climatiques *Innovations Agronomiques* 2, 9-18. <https://doi.org/10.17180/ESHV-VC50>
- Brisson, N., Mary, B., Ripoche, D., Jeuffroy, M.-H., Ruget, F., Nicoullaud, B., Gate, P., Devienne-Barret, F., Antonioletti, R., Dürr, C., Richard, G., Beaudoin, N., Recous, S., Tayot, X., Plenet, D., Cellier, P., Mchet, J.M., Meynard, J.M., Delecolle, 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, 311–340. <https://doi.org/10.1051/agro:19980501>
- Brisson, N., Gary, C., Justes, E., Roche, R., Mary, B., Ripoche, D., Zimmer, D., Sierra, J., Bertuzzi, P., Burger, P., Bussièrre, F., Cabidoche, Y.M., Cellier, P., Debaeke, P., Gaudillère, J.P., Hénault, C., Maraux, F., Seguin, B., Sinoquet, H., 2003. An overview of the crop model stics. *European Journal of Agronomy, Modelling Cropping Systems: Science, Software and Applications* 18, 309–332. [https://doi.org/10.1016/S1161-0301\(02\)00110-7](https://doi.org/10.1016/S1161-0301(02)00110-7)
- Brisson, N., Launay, M., Mary, B., Beaudoin, N., 2009. Conceptual basis, formalisations and parameterization of the STICS crop model, Quae. ed. Versailles.



- Brockmueller, B., Sexton, P., Osborne, S.L., Chim, B.K., 2023. Winter Rye Cover Crop Seeding Rate and Termination Timing Effects on Cover Crop Biomass and Quality. *Communications in Soil Science and Plant Analysis* 54, 2360–2375. <https://doi.org/10.1080/00103624.2023.2221299>
- Buis, S., Wallach, D., Guillaume, S., Varella, H., Lecharpentier, P., Launay, M., Guerif, M., Bergez, J.-E., Justes, E., 2011. The STICS Crop Model and Associated Software for Analysis, Parameterization, and Evaluation, in: Ahuja, L.R., Ma, L. (Eds.), *Methods of introducing system models into agricultural research, Advances in Agricultural Systems Modeling-Transdisciplinary Research Synthesis and Applications*. Amer Soc Agronomy, Madison, pp. 395–426. <https://doi.org/10.2134/advagriscystmodel2.c14>
- Burr-Hersey, J., Mooney, S., Bengough, A., Mairhofer, S., Ritz, K., 2017. Developmental morphology of cover crop species exhibit contrasting behaviour to changes in soil bulk density, revealed by X-ray computed tomography. *PLOS ONE* 12, e0181872. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0181872>
- Cantagallo, J.E., Chimenti, C.A., Hall, A.J., 1997. Number of Seeds per Unit Area in Sunflower Correlates Well with a Photothermal Quotient. *Crop Science* 37, crops1997.0011183X003700060020x. <https://doi.org/10.2135/cropsci1997.0011183X003700060020x>
- Caporali, F., Mancinelli, R., Campiglia, E., 2021. Legumes for Organic Cropping Systems. *International Grassland Congress Proceedings*.
- Carof, M., de Tourdonnet, S., Coquet, Y., Hallaire, V., Roger-Estrade, J., 2007. Hydraulic conductivity and porosity under conventional and no-tillage and the effect of three species of cover crop in northern France. *Soil Use Manage.* 23, 230–237. <https://doi.org/10.1111/j.1475-2743.2007.00085.x>
- Casadebaig, P., Blanchet, N., Langlade, N.B., 2023. Prediction of sunflower leaf area at vegetative stage by image analysis and application to the estimation of water stress response parameters in post-registration varieties. <https://doi.org/10.48550/arXiv.2307.11110>
- Casadebaig, P., Debaeke, P., Lecoœur, J., 2008. Thresholds for leaf expansion and transpiration response to soil water deficit in a range of sunflower genotypes. *Eur. J. Agron.* 28, 646–654. <https://doi.org/10.1016/j.eja.2008.02.001>
- Casadebaig, P., Guilioni, L., Lecoœur, J., Christophe, A., Champolivier, L., Debaeke, P., 2011. SUNFLO, a model to simulate genotype-specific performance of the sunflower crop in contrasting environments. *Agric. For. Meteorol.* 151, 163–178. <https://doi.org/10.1016/j.agrformet.2010.09.012>
- Casadebaig, P., Debaeke, P., 2011. Using a crop model to assess genotype-environment interactions in multi-environment trials, *System Approaches to Crop Improvement. Aspects of Applied Biology*, 107.
- Casadebaig, P., Mestries, E., Debaeke, P., 2016. A model-based approach to assist variety evaluation in sunflower crop. *Eur. J. Agron.* 81, 92–105. <https://doi.org/10.1016/j.eja.2016.09.001>
- Cassman, K., Dobermann, A., Walters, D., 2002. Agroecosystems, Nitrogen-Use Efficiency, and Nitrogen Management. *Ambio* 31, 132–40. <https://doi.org/10.1579/0044-7447-31.2.132>
- Castro, M., Martin-Vide, J., Alonso, S., 2005. The climate of Spain: past, present and scenarios for the 21st century. A Preliminary General Assessment of the Impacts in Spain Due to the Effects of Climate Change 1–62.
- Causapé, J., Quílez, D., Aragüés, R., 2004. Assessment of irrigation and environmental quality at the hydrological basin level: II. Salt and nitrate loads in irrigation return flows.

- Agricultural Water Management 70, 211–228.  
<https://doi.org/10.1016/j.agwat.2004.06.006>
- Cavan, N., Labreuche, J., Wissocq, A., 2016. Cultures intermédiaires: des sols de plus en plus couverts. Perspectives Agricoles 433, 10–14.
- Cavigelli, M.A., Grosso, S.J.D., Liebig, M.A., Snyder, C.S., Fixen, P.E., Venterea, R.T., Leytem, A.B., McLain, J.E., Watts, D.B., 2012. US agricultural nitrous oxide emissions: context, status, and trends. *Frontiers in Ecology and the Environment* 10, 537–546.  
<https://doi.org/10.1890/120054>
- Champolivier, L., Debaeke, P.P., Merrien, A., 2011. Pourquoi irriguer le tournesol, une culture réputée tolérante à la sécheresse ? *Innovations Agronomiques* 14, 151–164.
- Chen, G., Weil, R.R., 2011. Root growth and yield of maize as affected by soil compaction and cover crops. *Soil and Tillage Research* 117, 17–27.  
<https://doi.org/10.1016/j.still.2011.08.001>
- Chen, G., Weil, R.R., 2010. Penetration of cover crop roots through compacted soils. *Plant Soil* 331, 31–43. <https://doi.org/10.1007/s11104-009-0223-7>
- Chenu, C., Angers, D.A., Barré, P., Derrien, D., Arrouays, D., Balesdent, J., 2019. Increasing organic stocks in agricultural soils: Knowledge gaps and potential innovations. *Soil and Tillage Research, Soil Carbon and Climate Change: the 4 per Mille Initiative* 188, 41–52. <https://doi.org/10.1016/j.still.2018.04.011>
- Chim, B.K., Osborne, S.L., Lehman, R.M., 2022. Short-term corn yield response associated with nitrogen dynamics from fall-seeded cover crops under no-till dryland conditions. *Agrosystems Geosci. Environ.* 5, 1–13. <https://doi.org/10.1002/agg2.20305>
- Chimenti, C.A., Pearson, J., Hall, A.J., 2002. Osmotic adjustment and yield maintenance under drought in sunflower. *Field Crop. Res.* 75, 235–246. [https://doi.org/10.1016/S0378-4290\(02\)00029-1](https://doi.org/10.1016/S0378-4290(02)00029-1)
- Clivot, H., Mary, B., Valé, M., Cohan, J.-P., Champolivier, L., Piraux, F., Laurent, F., Justes, E., 2017. Quantifying *in situ* and modeling net nitrogen mineralization from soil organic matter in arable cropping systems. *Soil Biology and Biochemistry* 111, 44–59.  
<https://doi.org/10.1016/j.soilbio.2017.03.010>
- Congreves, K.A., Otchere, O., Ferland, D., Farzadfar, S., Williams, S., Arcand, M.M., 2021. Nitrogen Use Efficiency Definitions of Today and Tomorrow. *Front Plant Sci* 12. <https://doi.org/10.3389/fpls.2021.637108>
- Connor, D.J., Hall, A.J., 1997. Sunflower Physiology, in: *Sunflower Technology and Production*. John Wiley & Sons, Ltd, pp. 113–182.  
<https://doi.org/10.2134/agronmonogr35.c4>
- Connor, D.J., Jones, T.R., 1985. Response of sunflower to strategies of irrigation II. Morphological and physiological responses to water stress. *Field Crop. Res.* 12, 91–103. [https://doi.org/10.1016/0378-4290\(85\)90056-5](https://doi.org/10.1016/0378-4290(85)90056-5)
- Connor, D.J., Palta, J.A., Jones, T.R., 1985. Response of sunflower to strategies of irrigation III. Crop photosynthesis and transpiration. *Field Crop. Res.* 12, 281–293.  
[https://doi.org/10.1016/0378-4290\(85\)90075-9](https://doi.org/10.1016/0378-4290(85)90075-9)
- Connor, D.J., Sadras, V.O., 1992. Physiology of yield expression in sunflower. *Field Crop. Res.* 30, 333–389. [https://doi.org/10.1016/0378-4290\(92\)90006-U](https://doi.org/10.1016/0378-4290(92)90006-U)
- Constantin, J., Beaudoin, N., Launay, M., Duval, J., Mary, B.B., 2012. Long-term nitrogen dynamics in various catch crop scenarios: Test and simulations with STICS model in a temperate climate. *Agriculture, Ecosystems and Environment* 147, 36–46.  
<https://doi.org/10.1016/j.agee.2011.06.006>
- Constantin, J., Minette, S., Vericel, G., Jordan-Meille, L., Justes, E., 2024. MERCI: a simple method and decision-support tool to estimate availability of nitrogen from a wide range

- of cover crops to the next cash crop. *Plant Soil* 494, 333–351. <https://doi.org/10.1007/s11104-023-06283-1>
- Constantin, J., Willaume, M., Murgue, C., Lacroix, B., Therond, O., 2015. The soil-crop models STICS and AqYield predict yield and soil water content for irrigated crops equally well with limited data. *Agricultural and Forest Meteorology* 206, 55–68. <https://doi.org/10.1016/j.agrformet.2015.02.011>
- Cordeau, S., Moreau, D., 2017. Gestion des adventices au moyen des cultures intermédiaires multi-services : potentiels et limites. <https://doi.org/10.15454/1.5174075019109001E12>
- Cosgrove, D., Jarvis, michael, 2012. Comparative structure and biomechanics of plant primary and secondary cell walls. *Frontiers in Plant Science* 3. <https://doi.org/10.3389/fpls.2012.00204>
- Cossani, C.M., Slafer, G.A., Savin, R., 2010. Co-limitation of nitrogen and water, and yield and resource-use efficiencies of wheat and barley. *Crop Pasture Sci.* 61, 844–851. <https://doi.org/10.1071/CP10018>
- Costanza, R., Arge, Groot, R., Farberk, S., Grasso, M., Hannon, B., Limburg, K., Naeem, S., neill, R., Paruelo, J., Raskin, R., Sutton, P., Belt, M., 1997. The Value of the World's Ecosystem Services and Natural Capital. *Nature* 387, 253–260. [https://doi.org/10.1016/S0921-8009\(98\)00020-2](https://doi.org/10.1016/S0921-8009(98)00020-2)
- Couëdel, A., 2018. Provision of multiple ecosystem services by crucifer-legume cover crop mixtures (Doctorat). Institut National Polytechnique, Toulouse.
- Couëdel, A., Alletto, L., Tribouillois, H., Justes, E., 2018. Cover crop crucifer-legume mixtures provide effective nitrate catch crop and nitrogen green manure ecosystem services. *Agriculture Ecosystems & Environment* 254, 50–59. <https://doi.org/10.1016/j.agee.2017.11.017>
- Cresswell, H.P., Kirkegaard, J.A., 1995. Subsoil amelioration by plant-roots - the process and the evidence. *Soil Res.* 33, 221–239. <https://doi.org/10.1071/sr9950221>
- Crews, T.E., Peoples, M.B., 2005. Can the Synchrony of Nitrogen Supply and Crop Demand be Improved in Legume and Fertilizer-based Agroecosystems? A Review. *Nutr Cycl Agroecosyst* 72, 101–120. <https://doi.org/10.1007/s10705-004-6480-1>
- Dabney, S.M., Delgado, J.A., Reeves, D.W., 2001. Using winter cover crops to improve soil and water quality. *Commun. Soil Sci. Plant Anal.* 32, 1221–1250. <https://doi.org/10.1081/CSS-100104110>
- Dardanelli, J.L., Bachmeier, O.A., Sereno, R., Gil, R., 1997. Rooting depth and soil water extraction patterns of different crops in a silty loam Haplustoll. *Field Crop. Res.* 54, 29–38. [https://doi.org/10.1016/S0378-4290\(97\)00017-8](https://doi.org/10.1016/S0378-4290(97)00017-8)
- de Sá Pereira, E., Arroquy, G., Minoldo, G., Galantini, J., Holzmann, A., Ducos, I., 2020. Cultivos de cobertura en ambiente subhúmedo bonaerense: poáceas y leguminosas antecesoras de girasol. *Fave. Sección ciencias agrarias* 19, 60–75.
- Debaeke, P., Casadebaig, P., Bret-Mestries, E., Palleau, J., Salvi, F., Bertoux, V., Uyttewaal, V., 2011. Evaluer et valoriser les interactions variété-milieu-conduite en tournesol. *Innovations Agronomiques* 14, 77–90.
- Debaeke, P., Bedoussac, L., Bonnet, C., Bret-Mestries, E., Seassau, C., Gavaland, A., Raffailac, D., Tribouillois, H., Véricel, G., Justes, E., 2017a. Sunflower crop: environmental-friendly and agroecological. *OCL* 24, D304. <https://doi.org/10.1051/ocl/2017020>
- Debaeke, P., Casadebaig, P., Flenet, F., Langlade, N., 2017b. Sunflower crop and climate change: vulnerability, adaptation, and mitigation potential from case-studies in Europe. *OCL* 24, D102. <https://doi.org/10.1051/ocl/2016052>
- Debaeke, P., Bret-Mestries, E., Aubertot, J.-N., Casadebaig, P., Champolivier, L., Dejoux, J.-F., Maury, P., Seassau, C., 2020. Sunflower agronomy: 10 years of research in

- partnership within the “Sunflower” Technological Joint Unit (UMT) in Toulouse. OCL Oilseed.Fats Crops Lipids 27, 14. <https://doi.org/10.1051/ocl/2020006>
- Debaeke, P., Casadebaig, P., Langlade, N.B., 2021. New challenges for sunflower ideotyping in changing environments and more ecological cropping systems. OCL Oilseed.Fats Crops Lipids 28, 29. <https://doi.org/10.1051/ocl/2021016>
- Debaeke, P., Izquierdo, N.G., 2021. Crop Physiology Case Histories for Major Crops. Academic Press.
- Debaeke, P., Oosterom, E., Justes, E., Champolivier, L., Merrien, A., Aguirrezábal, L., Gonzalez-dugo, V., Massignam, A., Montemurro, F., 2012. A species-specific critical nitrogen dilution curve for sunflower (*Helianthus annuus* L.). Field Crops Research 136, 76–84. <https://doi.org/10.1016/j.fcr.2012.07.024>
- Debaeke, P.P., Mestries, E., Desanlis, M., Seassau, C., 2014. Effects of crop management on the incidence and severity of fungal diseases in sunflower, in: Sunflowers: Growth and Development, Environmental Influences and Pests/Diseases, Botanical Research and Practices. Nova Science Publishers.
- Donald, C.M., 1968. The breeding of crop ideotypes. Euphytica 17, 385–403. <https://doi.org/10.1007/BF00056241>
- Durufflé, H., Balliau, T., Blanchet, N., Chaubet, A., Duhnen, A., Pouilly, N., Blein-Nicolas, M., Mangin, B., Maury, P., Langlade, N.B., Zivy, M., 2023. Sunflower Hybrids and Inbred Lines Adopt Different Physiological Strategies and Proteome Responses to Cope with Water Deficit. Biomolecules 13, 1110. <https://doi.org/10.3390/biom13071110>
- Ebrahimian, E., Bybordi, A., 2012. pier. J Food Agric Environ. 10, 1026–1030.
- Eggleston, H.S., Buendia, L., Miwa, K., Ngara, T., Tanabe, K., 2006. 2006 IPCC Guidelines for National Greenhouse Gas Inventories.
- Elhakeem, A., Bastiaans, L., Houben, S., Couwenberg, T., Makowski, D., van der Werf, W., 2021. Do cover crop mixtures give higher and more stable yields than pure stands? Field Crops Research 270, 108217. <https://doi.org/10.1016/j.fcr.2021.108217>
- Escalante-Estrada, J.A.S., Carpio, C.A., Escalante-Estrada, Y.I., 2022. Rendimiento, acumulación y distribución de biomasa en girasol en función de la salinidad y nitrógeno. Ecosistemas recur. agropecuarios 9. <https://doi.org/10.19136/era.a9n1.3116>
- Eurostat, 2019. Crop production in EU standard humidity. [WWW Document]. URL <https://ec.europa.eu/eurostat/data/database> (accessed 7.25.24).
- FAO, 2023. FAOSTAT [WWW Document]. URL <https://www.fao.org/faostat/fr/#home> (accessed 7.3.24).
- Fereres, E., Gimenez, C., Fernandez, J.M., 1986. Genetic variability in sunflower cultivars under drought. I. Yield relationships. Aust. J. Agric. Res. 37, 573–582. <https://doi.org/10.1071/ar9860573>
- Fernandez, O., Urrutia, M., Berton, T., Bernillon, S., Deborde, C., Jacob, D., Maucourt, M., Maury, P., Durufle, H., Gibon, Y., Langlade, N.B., Moing, A., 2019. Metabolomic characterization of sunflower leaf allows discriminating genotype groups or stress levels with a minimal set of metabolic markers. Metabolomics 15, 56. <https://doi.org/10.1007/s11306-019-1515-4>
- Finlay, K., Wilkinson, G., 1963. The analysis of adaptation in a plant-breeding programme. Aust. J. Agric. Res. 14, 742. <https://doi.org/10.1071/AR9630742>
- Flenet, F., 1994. Adaptation du tournesol à la sécheresse : influence de l’intensité et du stade d’application de la contrainte hydrique (These de doctorat). Toulouse 3.
- Flenet, F., Bouniols, A., Saraiva, C., 1996. Sunflower response to a range of soil water contents. European Journal of Agronomy 5, 161–167. [https://doi.org/10.1016/S1161-0301\(96\)02006-0](https://doi.org/10.1016/S1161-0301(96)02006-0)

- Forster, P., Ramaswamy, V., Artaxo, P., Berntsen, T., Betts, R., Fahey, D.W., Haywood, J., Lean, J., Lowe, D.C., Myhre, G., Nganga, J., Prinn, R., Raga, G., Schulz, M., Van Dorland, R., 2007. Changes in Atmospheric Constituents and in Radiative Forcing. Chapter 2.
- FranceAgriMer, 2017. Les productions françaises d'oléagineux de spécialité: diversité et segmentation.
- Frankenberger, W.T., Abdelmagid, H.M., 1985. Kinetic parameters of nitrogen mineralization rates of leguminous crops incorporated into soil. *Plant and Soil* 87, 257–271. <https://doi.org/10.1007/BF02181865>
- Gabriel, J.L., Quemada, M., 2011. Replacing bare fallow with cover crops in a maize cropping system: Yield, N uptake and fertiliser fate. *European Journal of Agronomy* 34, 133–143. <https://doi.org/10.1016/j.eja.2010.11.006>
- Garba, I.I., Bell, L.W., Williams, A., 2022. Cover crop legacy impacts on soil water and nitrogen dynamics, and on subsequent crop yields in drylands: a meta-analysis. *Agron. Sustain. Dev.* 42, 34. <https://doi.org/10.1007/s13593-022-00760-0>
- García-González, I., Hontoria, C., Gabriel, J.L., Alonso-Ayuso, M., Quemada, M., 2018. Cover crops to mitigate soil degradation and enhance soil functionality in irrigated land. *Geoderma* 322, 81–88. <https://doi.org/10.1016/j.geoderma.2018.02.024>
- García-González, I., Quemada, M., Gabriel, J.L., Hontoria, C., 2016. Arbuscular mycorrhizal fungal activity responses to winter cover crops in a sunflower and maize cropping system. *Applied Soil Ecology* 102, 10–18. <https://doi.org/10.1016/j.apsoil.2016.02.006>
- García-López, J., Lorite, I.J., García-Ruiz, R., Ordoñez, R., Dominguez, J., 2016. Yield response of sunflower to irrigation and fertilization under semi-arid conditions. *Agricultural Water Management* 176, 151–162. <https://doi.org/10.1016/j.agwat.2016.05.020>
- Garcia-Vila, M., Fereres, E., 2012. Sunflower, in: *Crop Yield Response to Water*, FAO Irrigation and Drainage Paper. Food and Agriculture Organization of the United Nations, Rome.
- Garwood, E.A., Williams, T.B., 1967. Growth, Water use and nutrient uptake from the subsoil by grass swards. *The Journal of Agricultural Science* 69, 125–130. <https://doi.org/10.1017/S002185960001652X>
- Gauffreteau, A., 2018. Using ideotypes to support selection and recommendation of varieties. *OCL* 25. <https://doi.org/10.1051/ocl/2018042>
- Gesch, R.W., Mohammed, Y.A., Walia, M.K., Hulke, B.S., Anderson, J., 2022. Double-cropping oilseed sunflower after winter camelina. *Ind. Crop. Prod.* 181, 114811. <https://doi.org/10.1016/j.indcrop.2022.114811>
- GEVES, 2024. 7 nouvelles variétés de Tournesol - GEVES [WWW Document]. <https://www.geves.fr/>. URL <https://www.geves.fr/actualites/7-nouvelles-varietes-de-tournesol-2/> (accessed 7.10.24).
- Ghobadi, M., Taherabadi, S., Ghobadi, M.-E., Mohammadi, G.-R., Jalali-Honarmand, S., 2013. Antioxidant capacity, photosynthetic characteristics and water relations of sunflower (*Helianthus annuus* L.) cultivars in response to drought stress. *Ind Crops Prod* 50, 29–38. <https://doi.org/10.1016/j.indcrop.2013.07.009>
- GIEC, 2019. Réchauffement planétaire de 1.5°C (Résumé à l'intention des décideurs).
- Gimenez, C., Fereres, E., 1986. Genetic variability in sunflower cultivars under drought. II. Growth and water relations. *Aust. J. Agric. Res.* 37, 583. <https://doi.org/10.1071/AR9860583>
- Gis sol, 2000. *Gis Sol* » Erosion des sols [WWW Document]. URL <https://www.gissol.fr/thematiques/erosion-des-sols-48>

- Gliessman, S., 2016. Transforming food systems with agroecology. *Agroecology and Sustainable Food Systems* 40, 187–189. <https://doi.org/10.1080/21683565.2015.1130765>
- Gonzalez-Dugo, V., Durand, J.-L., Gastal, F., 2010. Water deficit and nitrogen nutrition of crops. A review. *Agron. Sustain. Dev.* 30, 529–544. <https://doi.org/10.1051/agro/2009059>
- Gonzalez-Dugo, V., Durand, J.-L., Gastal, F., Picon-Cochard, C., 2005. Short-term response of the nitrogen nutrition status of tall fescue and Italian ryegrass swards under water deficit. *Aust. J. Agric. Res.* 56, 1269. <https://doi.org/10.1071/AR05064>
- Gosseau, F., Blanchet, N., Varès, D., Burger, P., Campergue, D., Colombet, C., Gody, L., Liévin, J.-F., Mangin, B., Tison, G., Vincourt, P., Casadebaig, P., Langlade, N., 2019. Heliaphen, an Outdoor High-Throughput Phenotyping Platform for Genetic Studies and Crop Modeling. *Front Plant Sci* 9, 1908. <https://doi.org/10.3389/fpls.2018.01908>
- Goswami, B., Srivastava, G., 1988. Effect of Foliar Application of Urea on Leaf Senescence and Photosynthesis in Sunflower (*helianthus-Annuus* L). *Photosynthetica* 22, 99–104.
- Graan, T., Boyer, J.S., 1990. Very high CO<sub>2</sub> partially restores photosynthesis in sunflower at low water potentials. *Planta* 181, 378–384. <https://doi.org/10.1007/BF00195891>
- Gregersen, P.L., Culetic, A., Boschian, L., Krupinska, K., 2013. Plant senescence and crop productivity. *Plant Mol Biol* 82, 603–622. <https://doi.org/10.1007/s11103-013-0013-8>
- Gregory, P., Shepherd, K., Cooper, P., 1984. Effects of Fertilizer on Root-Growth and Water-Use of Barley in Northern Syria. *J. Agric. Sci.* 103, 429–438. <https://doi.org/10.1017/S0021859600047407>
- Grieu, P., Maury, P., Debaeke, P., Sarrafi, A., 2008. Améliorer la tolérance à la sécheresse du tournesol : apports de l'écophysiologie et de la génétique. *Innovations Agronomiques* 2.
- Großkinsky, D.K., Syaifullah, S.J., Roitsch, T., 2018. Integration of multi-omics techniques and physiological phenotyping within a holistic phenomics approach to study senescence in model and crop plants. *J. Exp. Bot.* 69, 825–844. <https://doi.org/10.1093/jxb/erx333>
- Guardia, G., Aguilera, E., Vallejo, A., Sanz-Cobena, A., Alonso-Ayuso, M., Quemada, M., 2019. Effective climate change mitigation through cover cropping and integrated fertilization: A global warming potential assessment from a 10-year field experiment. *Journal of Cleaner Production* 241, 118307. <https://doi.org/10.1016/j.jclepro.2019.118307>
- Guidoboni, M.V., Duparque, A., Boissy, J., Mouny, J.-C., Auberger, J., Werf, H.M. van der, 2023. Conservation agriculture reduces climate change impact of a popcorn and wheat crop rotation. *PLOS ONE* 18, e0285586. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0285586>
- Guillaume, S., Bergez, J.-E., Wallach, D., Justes, E., 2011. Methodological comparison of calibration procedures for durum wheat parameters in the STICS model. *European Journal of Agronomy* 35, 115–126. <https://doi.org/10.1016/j.eja.2011.05.003>
- Hakyemez, H.B., Kavdir, Y., 2008. Effects of some forage crops and mixture on sunflower yield and soil nitrogen content. *Asian J. Chem.* 20, 2251–2256.
- Hall, A., Connor, D., Sadras, V., 1995. Radiation-Use Efficiency of Sunflower Crops - Effects of Specific Leaf Nitrogen and Ontogeny. *Field Crop. Res.* 41, 65–77. [https://doi.org/10.1016/0378-4290\(94\)00108-0](https://doi.org/10.1016/0378-4290(94)00108-0)
- Hall, A.J., Chimenti, C.A., Vilella, F., Freier, G., 1995. Timing of water stress effects on yield components in sunflower. Buenos Aires, Argentina.
- Hallama, M., Pekrun, C., Lambers, H., Kandeler, E., 2019. Hidden miners - the roles of cover crops and soil microorganisms in phosphorus cycling through agroecosystems. *Plant and Soil* 434, 7–45. <https://doi.org/10.1007/s11104-018-3810-7>

- Hansen, B., 1989. Determination of nitrogen as elementary N, an alternative to Kjeldahl. *Acta Agriculturae Scandinavica* 113–118. <https://doi.org/kee>
- Hansen, V., Eriksen, J., Jensen, L.S., Thorup-Kristensen, K., Magid, J., 2021. Towards integrated cover crop management: N, P and S release from aboveground and belowground residues. *Agriculture, Ecosystems & Environment* 313, 107392. <https://doi.org/10.1016/j.agee.2021.107392>
- Harris, H.C., McWilliam, J.R., Mason, W.K., 1978. Influence of temperature on oil content and composition of sunflower seed. *Aust. J. Agric. Res.* <https://doi.org/10.1071/AR9781203>
- Henriksen, T.M., Breland, T.A., 1999. Evaluation of criteria for describing crop residue degradability in a model of carbon and nitrogen turnover in soil. *Soil Biology and Biochemistry* 31, 1135–1149. [https://doi.org/10.1016/S0038-0717\(99\)00031-0](https://doi.org/10.1016/S0038-0717(99)00031-0)
- Heuermann, D., Gentsch, N., Boy, J., Schweneker, D., Feuerstein, U., Gross, J., Bauer, B., Guggenberger, G., von Wiren, N., 2019. Interspecific competition among catch crops modifies vertical root biomass distribution and nitrate scavenging in soils. *Sci Rep* 9, 11531. <https://doi.org/10.1038/s41598-019-48060-0>
- Holman, J.D., Arnet, K., Dille, J., Maxwell, S., Obour, A., Roberts, T., Roozeboom, K., Schlegel, A., 2018. Can Cover or Forage Crops Replace Fallow in the Semiarid Central Great Plains? *Crop Science* 58, 932–944. <https://doi.org/10.2135/cropsci2017.05.0324>
- Hunter, M.C., Kemanian, A.R., Mortensen, D.A., 2021. Cover crop effects on maize drought stress and yield. *Agriculture, Ecosystems & Environment* 311, 107294. <https://doi.org/10.1016/j.agee.2020.107294>
- Hurtado, J., Velázquez, E., Lassaletta, L., Guardia, G., Aguilera, E., Sanz-Cobena, A., 2024. Drivers of ammonia volatilization in Mediterranean climate cropping systems. *Environmental Pollution* 341, 122814. <https://doi.org/10.1016/j.envpol.2023.122814>
- Hussain, M., Farooq, S., Hasan, W., Ul-Allah, S., Tanveer, M., Farooq, M., Nawaz, A., 2018. Drought stress in sunflower: Physiological effects and its management through breeding and agronomic alternatives. *Agricultural Water Management* 201, 152–166. <https://doi.org/10.1016/j.agwat.2018.01.028>
- Hussain, R.A., Ahmad, R., Nawaz, F., Ashraf, M.Y., Waraich, E.A., 2016. Foliar NK application mitigates drought effects in sunflower (*Helianthus annuus* L.). *Acta Physiol. Plant.* 38, 83. <https://doi.org/10.1007/s11738-016-2104-z>
- INRAE, 2020. Décrypter les services rendus par les cultures intermédiaires sur le tournesol | INRAE [WWW Document]. URL <https://www.inrae.fr/actualites/decrypter-services-rendus-cultures-intermediaires-tournesol> (accessed 8.3.24).
- Institut Agro Montpellier, 2023. Caractérisation de la gestion de l'interculture avant tournesol : enquêtes et analyse des situations dans deux régions françaises, l'Occitanie et la Bourgogne-Franche-Comté. Montpellier.
- Jensen, E., 1994. Availability of nitrogen in <sup>15</sup>N-labelled mature pea residues to subsequent crops in the field. *Soil Biology and Biochemistry* 26, 465–472. [https://doi.org/10.1016/0038-0717\(94\)90178-3](https://doi.org/10.1016/0038-0717(94)90178-3)
- Johnson, B.J., 1971. Effect of Weed Competition on Sunflowers. *Weed Science* 19, 378–380. <https://doi.org/10.1017/S0043174500049183>
- Jouffret, P., Labalette, F., Thibierge, J., 2011. Atouts et besoins en innovations du tournesol pour une agriculture durable. *Innovations Agronomiques* 14, 1–17. <https://doi.org/10.17180/q8ws-cj34>
- Justes, E., Beaudoin, N., Bertuzzi, P., Charles, R., Constantin, J., Dürr, C., Hermon, C., Joannon, A., Le Bas, C., Mary, B., Mignolet, C., Montfort, F., Ruiz, L., Sarthou, J.-P., Souchère, V., Tournebize, J., 2012. The use of cover crops in the reduction of nitrate leaching: impact on the water and nitrogen balance and other ecosystem services.

- Summary of the Study Report. Institut National de la Recherche Agronomique (INRA), Paris, France.
- Justes, E., Mary, B., Nicolardot, B., 2009. Quantifying and modelling C and N mineralization kinetics of catch crop residues in soil: Parameterization of the residue decomposition module of STICS model for mature and non mature residues. *Plant Soil* 325, 171–185.
- Justes, E., Mary, B., Nicolardot, B., 1999. Comparing the effectiveness of radish cover crop, oilseed rape volunteers and oilseed rape residues incorporation for reducing nitrate leaching. *Nutrient Cycling in Agroecosystems* 55, 207–220. <https://doi.org/10.1023/A:1009870401779>
- Justes, E., Richard, G., 2017. Contexte, concepts et définition des cultures intermédiaires multi-services. *Innov. agron.* 62, 1–15. <https://doi.org/10.15454/1.5174017785695195E12>
- Kaye, J.P., Quemada, M., 2017. Using cover crops to mitigate and adapt to climate change. A review. *Agronomy for Sustainable Development* 37, 4. <https://doi.org/10.1007/s13593-016-0410-x>
- Keipp, K., Hütsch, B.W., Schubert, S., 2019. How does the harvest index affect water-use efficiency and nutrient-utilization efficiency of sunflowers (*Helianthus annuus* L.)? *J. Agron. Crop Sci.* 205, 519–532. <https://doi.org/10.1111/jac.12342>
- Kumar, V., Abdul-Baki, A., Anderson, J.D., Mattoo, A.K., 2005. Cover crop residues enhance growth, improve yield, and delay leaf senescence in greenhouse-grown tomatoes. *Hortscience* 40, 1307–1311. <https://doi.org/10.21273/HORTSCI.40.5.1307>
- Kunrath, T.R., Lemaire, G., Sadras, V.O., Gastal, F., 2018. Water use efficiency in perennial forage species: Interactions between nitrogen nutrition and water deficit. *Field Crops Research* 222, 1–11. <https://doi.org/10.1016/j.fcr.2018.02.031>
- Kwiatkowski, C.A., Pawłowska, M., Harasim, E., Pawłowski, L., 2023. Strategies of Climate Change Mitigation in Agriculture Plant Production—A Critical Review. *Energies* 16, 4225. <https://doi.org/10.3390/en16104225>
- Ladha, J.K., Pathak, H., J. Krupnik, T., Six, J., van Kessel, C., 2005. Efficiency of Fertilizer Nitrogen in Cereal Production: Retrospects and Prospects, in: *Advances in Agronomy*. Academic Press, pp. 85–156. [https://doi.org/10.1016/S0065-2113\(05\)87003-8](https://doi.org/10.1016/S0065-2113(05)87003-8)
- Lamichhane, J.R., Alletto, L., 2022. Ecosystem services of cover crops: a research roadmap. *Trends in Plant Science, Special issue: Climate change and sustainability II* 27, 758–768. <https://doi.org/10.1016/j.tplants.2022.03.014>
- Lara Cabezas, W.A.R., Alves, B.J.R., Caballero, S.S.U., Santana, D.G. de, 2004. Influence of the previous winter crop and nitrogen fertilization to corn productivity in no-tillage and conventional tillage. *Cienc. Rural* 34, 1005–1013. <https://doi.org/10.1590/S0103-84782004000400006>
- Lassaletta, L., Billen, G., Garnier, J., Bouwman, L., Velazquez, E., Mueller, N.D., Gerber, J.S., 2016. Nitrogen use in the global food system: past trends and future trajectories of agronomic performance, pollution, trade, and dietary demand. *Environ. Res. Lett.* 11, 095007. <https://doi.org/10.1088/1748-9326/11/9/095007>
- Launay, C., 2023. Insertion of energy cover crops in cropping systems in France : multi-scale assessment of potential production and water-nitrogen-carbon impacts. (Doctorat). Université Paris-Saclay.
- Launay, C., Constantin, J., Chlebowski, F., Houot, S., Graux, A.-I., Klumpp, K., Martin, R., Mary, B., Pellerin, S., Therond, O., 2021. Estimating the carbon storage potential and greenhouse gas emissions of French arable cropland using high-resolution modeling. *Global Change Biology* 27, 1645. <https://doi.org/10.1111/gcb.15512>
- Lavergne, S., Vanasse, A., Thivierge, M.-N., Halde, C., 2021. Using fall-seeded cover crop mixtures to enhance agroecosystem services: A review. *Agrosystems Geosciences & Environment* 4. <https://doi.org/10.1002/agg2.20161>



- Le Gall, C., Lecomte, V., 2019. Enquête « Tournesol bio » 2017 : un compromis à trouver entre différents objectifs. *Perspectives Agricoles*.
- Lecomte, V., 2020. Synthèse nationale sur les pratiques culturales du tournesol conventionnel. *Terres inovia* 1–8.
- Lecomte, V., Longueval, C., 2013. Implantation : difficile de trop simplifier en tournesol. *Perspect. Agric.* 402, 50–54.
- Lecomte, V., Nolot, J.-M., 2011. Place du tournesol dans le système de culture. *Innovations Agronomiques* 14, 59–76.
- Lieven, J., Wagner, D., 2012. Résultats de l'enquête 2011 sur les pratiques de tournesol en agriculture biologique. CETIOM.
- Liu, A., Ma, B.L., Bomke, A.A., 2005. Effects of Cover Crops on Soil Aggregate Stability, Total Organic Carbon, and Polysaccharides. *Soil Science Society of America Journal* 69, 2041–2048. <https://doi.org/10.2136/sssaj2005.0032>
- Liu, L., Xu, W., Lu, Xiankai, Zhong, B., Guo, Y., Lu, Xiao, Zhao, Y., He, W., Wang, S., Zhang, X., Liu, X., Vitousek, P., 2022. Exploring global changes in agricultural ammonia emissions and their contribution to nitrogen deposition since 1980. *Proceedings of the National Academy of Sciences* 119, e2121998119. <https://doi.org/10.1073/pnas.2121998119>
- Locatelli, B., 2010. Lutte contre le changement climatique. Local, global : intégrer atténuation et adaptation. *Perspective*. <https://doi.org/10.18167/agritrop/00011>
- Mangin, B., Casadebaig, P., Cadic, E., Blanchet, N., Boniface, M.-C., Carrere, S., Gouzy, J., Legrand, L., Mayjonade, B., Pouilly, N., Andre, T., Coque, M., Piquemal, J., Laporte, M., Vincourt, P., Munos, S., Langlade, N.B., 2017. Genetic control of plasticity of oil yield for combined abiotic stresses using a joint approach of crop modelling and genome-wide association. *Plant Cell Environ.* 40, 2276–2291. <https://doi.org/10.1111/pce.12961>
- Marin, V., Epure, L.I., Ion, V., 2023. Oil Content of Sunflower Grains According to Row Spacing and Plant Density. *Sci. Pap.-Ser. A-Agron.* 66, 539–544.
- Marin, V., Ion, V., 2022. Sunflower Grain Yield at Different Conditions of Row Spacing and Plant Density. *Sci. Pap.-Ser. A-Agron.* 65, 395–402.
- Martin-Monjaret, C., 2019. Les stades repères du tournesol [WWW Document]. *Terres Inovia*. URL <https://www.terresinovia.fr/-/les-stades-reperes-du-tournesol> (accessed 3.28.24).
- Massignam, A.M., Chapman, S.C., Hammer, G.L., Fukai, S., 2009. Physiological determinants of maize and sunflower grain yield as affected by nitrogen supply. *Field Crops Res.* 113, 256–267. <https://doi.org/10.1016/j.fcr.2009.06.001>
- Maury, P., Berger, M., Mojayad, F., Planchon, C., 2000. Leaf water characteristics and drought acclimation in sunflower genotypes. *Plant and Soil* 223, 155–162. <https://doi.org/10.1023/A:1004849509673>
- Maury, P., Langlade, N., Grieu, P., Rengel, D., Sarrafi, A., Debaeke, P., Vincourt, P., 2011a. Ecophysiologie et génétique de la tolérance à la sécheresse chez le tournesol. *Innovations Agronomiques* 14, 123–138.
- MEA, 2005. Millennium Ecosystem Assessment. *Ecosystems and human well-being: synthesis*.
- Merrien, A., 1992. *Physiologie du tournesol*, CETIOM. ed, Les points techniques du CETIOM. Paris.
- Merrien, A., Grandin, L., 1983. Comportement hydrique du tournesol : Synthèse des essais “Irrigation” 1983-1988. CETIOM 75–91.
- Meyer, N., Bergez, J.-E., Constantin, J., Belleville, P., Justes, E., 2020. Cover crops reduce drainage but not always soil water content due to interactions between rainfall distribution and management. *Agric. Water Manage.* 231, 105998. <https://doi.org/10.1016/j.agwat.2019.105998>

- Meyer, N., Bergez, J.-E., Constantin, J., Justes, E., 2018. Cover crops reduce water drainage in temperate climates: A meta-analysis. *Agron. Sustain. Dev.* 39, 3. <https://doi.org/10.1007/s13593-018-0546-y>
- Meyer, N., Bergez, J.-E., Justes, E., Constantin, J., 2022. Influence of cover crop on water and nitrogen balances and cash crop yield in a temperate climate: A modelling approach using the STICS soil-crop model. *Eur. J. Agron.* 132, 126416. <https://doi.org/10.1016/j.eja.2021.126416>
- Minguez, M., Ruiz-Ramos, M., Diaz-Ambrona, C.H., Quemada, M., Sau, F., 2007. First-order impacts on winter and summer crops assessed with various high-resolution climate models in the Iberian Peninsula. *Clim. Change* 81, 343–355. <https://doi.org/10.1007/s10584-006-9223-2>
- Mirleau-Thebaud, V., Dayde, J., Scheiner, J.D., 2017. Growth kinetics at early stages of sunflower (*Helianthus annuus* L.) under soil compaction. *J. Plant Nutr.* 40, 2494–2510. <https://doi.org/10.1080/01904167.2017.1380820>
- Mirsky, S.B., Curran, W.S., Mortensen, D.A., Ryan, M.R., Shumway, D.L., 2009. Control of Cereal Rye with a Roller/Crimper as Influenced by Cover Crop Phenology. *Agronomy Journal* 101, 1589–1596. <https://doi.org/10.2134/agronj2009.0130>
- Mirsky, S.B., Curran, W.S., Mortensen, D.M., Ryany, M.R., Shumway, D.L., 2011. Timing of Cover-Crop Management Effects on Weed Suppression in No-Till Planted Soybean using a Roller-Crimper. *Weed Science* 59, 380–389. <https://doi.org/10.1614/WS-D-10-00101.1>
- Mojayad, F., Planchon, C., 1994. Stomatal and Photosynthetic Adjustment to Water Deficit as the Expression of Heterosis in Sunflower. *Crop Sci.* 34, 103–107. <https://doi.org/10.2135/cropsci1994.0011183X003400010018x>
- Morán-Ordóñez, A., Duane, A., Gil-Tena, A., De Cáceres, M., Aquilué, N., Guerra, C.A., Geijzendorffer, I.R., Fortin, M.-J., Brotons, L., 2020. Future impact of climate extremes in the Mediterranean: Soil erosion projections when fire and extreme rainfall meet. *Land Degradation & Development* 31, 3040–3054. <https://doi.org/10.1002/ldr.3694>
- Moreau, D., Busset, H., Matejcek, A., Munier-Jolain, N., 2014. The ecophysiological determinants of nitrophily in annual weed species. *Weed Res.* 54, 335–346. <https://doi.org/10.1111/wre.12090>
- Moriondo, M., Giannakopoulos, C., Bindi, M., 2011. Climate change impact assessment: the role of climate extremes in crop yield simulation. *Climatic Change* 104, 679–701. <https://doi.org/10.1007/s10584-010-9871-0>
- Moschen, S., Gialdi, A.I.L., Paniego, N., Fernandez, P., Heinz, R.A., Moschen, S., Gialdi, A.I.L., Paniego, N., Fernandez, P., Heinz, R.A., 2017. Sunflower Leaf Senescence: A Complex Genetic Process with Economic Impact on Crop Production, in: *Senescence - Physiology or Pathology*. IntechOpen. <https://doi.org/10.5772/intechopen.68588>
- Moschen, S., Marino, J., Nicosia, S., Higgins, J., Alseekh, S., Astigueta, F., Bengoa Luoni, S., Rivarola, M., Fernie, A.R., Blanchet, N., Langlade, N.B., Paniego, N., Fernández, P., Heinz, R.A., 2019. Exploring gene networks in two sunflower lines with contrasting leaf senescence phenotype using a system biology approach. *BMC Plant Biology* 19, 446. <https://doi.org/10.1186/s12870-019-2021-6>
- Muñoz-Carpena, R., Ritter, A., Bosch, D.D., Schaffer, B., Potter, T.L., 2008. Summer cover crop impacts on soil percolation and nitrogen leaching from a winter corn field. *Agricultural Water Management* 95, 633–644.
- Nagabhushana, G.G., Worsham, A.D., Yenish, J.P., 2001. Allelopathic cover crops to reduce herbicide use in sustainable agricultural systems. *Allelopathy J.* 8, 133–146.
- Nakamura, T., Adu-Gyamfi, J.J., Yamamoto, A., Ishikawa, S., Nakano, H., Ito, O., 2002. Varietal differences in root growth as related to nitrogen uptake by sorghum plants in

- low-nitrogen environment. *Plant and Soil* 245, 17–24. <https://doi.org/10.1023/A:1020690501576>
- Nicolardot, B., Recous, S., Mary, B., 2001. Simulation of C and N mineralisation during crop residue decomposition: A simple dynamic model based on the C : N ratio of the residues. *Plant Soil* 228, 83–103. <https://doi.org/10.1023/A:1004813801728>
- Nicotra, A.B., Atkin, O.K., Bonser, S.P., Davidson, A.M., Finnegan, E.J., Mathesius, U., Poot, P., Purugganan, M.D., Richards, C.L., Valladares, F., Van Kleunen, M., 2010. Plant phenotypic plasticity in a changing climate. *Trends Plant Sci.* 15, 684–692. <https://doi.org/10.1016/j.tplants.2010.09.008>
- Nielsen, D.C., Halvorson, A.D., 1991. Nitrogen Fertility Influence on Water Stress and Yield of Winter Wheat. *Agron J.* 83, 1065–1070. <https://doi.org/10.2134/agronj1991.00021962008300060025x>
- Nolot, J.-M., Debaeke, P., 2003. Principes et outils de conception, conduite et évaluation de systèmes de culture. *Cahiers Agricultures* 12, 387-400 (1).
- Nouri, A., Lukas, S., Singh, Shikha, Singh, Surendra, Machado, S., 2022. When do cover crops reduce nitrate leaching? A global meta-analysis. *Global Change Biology* 1–14. <https://doi.org/10.1111/gcb.16269>
- Ogilvie, C.M., Deen, W., Martin, R.C., 2019. Service crop management to maximize crop water supply and improve agroecosystem resilience: A review. *J. Soil Water Conserv.* 74, 389–404. <https://doi.org/10.2489/jswc.74.4.389>
- Onillon, B., Durand, J.-L., Gastal, F., Tournebize, R., 1995. Drought effects on growth and carbon partitioning in a tall fescue sward grown at different rates of nitrogen fertilization. *European Journal of Agronomy* 4, 91–99. [https://doi.org/10.1016/S1161-0301\(14\)80020-8](https://doi.org/10.1016/S1161-0301(14)80020-8)
- Otte, B.A., Rice, C.P., Davis, B.W., Schomberg, H.H., Mirsky, S.B., Tully, K.L., 2020. Phenolic acids released to soil during cereal rye cover crop decomposition. *Chemoecology* 30, 25–34. <https://doi.org/10.1007/s00049-019-00295-z>
- Pachauri, R.K., Allen, M.R., Barros, V.R., Broome, J., Cramer, W., Christ, R., Church, J.A., Clarke, L., Dahe, Q.D., Dasgupta, P., Dubash, N.K., Edenhofer, O., Elgizouli, I., Field, C.B., Forster, P., Friedlingstein, P., Fuglestvedt, J., Gomez-Echeverri, L., Hallegatte, S., Hegerl, G., Howden, M., Jiang, K., Jimenez Cisneros, B., Kattsov, V., Lee, H., Mach, K.J., Marotzke, J., Mastrandrea, M.D., Meyer, L., Minx, J., Mulugetta, Y., O'Brien, K., Oppenheimer, M., Pereira, J.J., Pichs-Madruga, R., Plattner, G.-K., Pörtner, H.-O., Power, S.B., Preston, B., Ravindranath, N.H., Reisinger, A., Riahi, K., Rusticucci, M., Scholes, R., Seyboth, K., Sokona, Y., Stavins, R., Stocker, T.F., Tschakert, P., van Vuuren, D., van Ypersele, J.-P., 2014. Climate change 2014 synthesis report. contribution of working groups I, II, and III to the fifth assessment report of the Intergovernmental Panel on Climate Change. IPCC.
- Pandey, R.K., Maranville, J.W., Chetima, M.M., 2000. Deficit irrigation and nitrogen effects on maize in a Sahelian environment: II. Shoot growth, nitrogen uptake and water extraction. *Agricultural Water Management* 46, 15–27. [https://doi.org/10.1016/S0378-3774\(00\)00074-3](https://doi.org/10.1016/S0378-3774(00)00074-3)
- Pankovic, D., 1999. Acclimation to long-term water deficit in the leaves of two sunflower hybrids: photosynthesis, electron transport and carbon metabolism. *J. Exp. Bot.* 50, 127–138. <https://doi.org/10.1093/jexbot/50.330.127>
- Pardo, G., Perea, F., Martinez, Y., Urbano, J., 2014. Economic Profitability Analysis of Rainfed Organic Farming in SW Spain. *Outlook on Agriculture* 43. <https://doi.org/10.5367/oa.2014.0161>

- Passioura, J., 2007. The drought environment: physical, biological and agricultural perspectives. *Journal of Experimental Botany* 58, 113–117. <https://doi.org/10.1093/jxb/erl212>
- Passioura, J.B., Angus, J.F., 2010. Improving Productivity of Crops in Water-Limited Environments, in: Sparks, D.L. (Ed.), *Advances in Agronomy*, vol. 106. Elsevier Academic Press Inc, San Diego, pp. 37–75. [https://doi.org/10.1016/S0065-2113\(10\)06002-5](https://doi.org/10.1016/S0065-2113(10)06002-5)
- Pellerin, S., Bamière, L., Launay, C., Martin, R., Schiavo, M., Angers, D., Augusto, L., Balesdent, J., Basile-Doelsch, I., Bellassen, V., Cardinael, R., Cécillon, L., Ceschia, E., Chenu, C., Constantin, J., Darroussin, J., Delacote, P., Delame, N., Gastal, F., Gilbert, D., Graux, A.-I., Guenet, B., Houot, S., Klumpp, K., Letort, E., Litrico, I., Martin, M., Menasseri-Aubry, S., Meziere, D., Morvan, T., Mosnier, C., Roger-Estrade, J., Saint-André, L., Sierra, J., Therond, O., Viaud, V., Grateau, R., Le Perchec, S., Savini, I., Rechauchère, O., 2019. Stocker du carbone dans les sols français, quel potentiel au regard de l'objectif 4 pour 1000 et à quel coût ? (Contract). Agence de l'Environnement et de la Maîtrise de l'Energie. <https://doi.org/10.15454/1.5433098269609653E12>
- Pellerin, S., Bamière, L., Savini, I., Rechauchère, O., Launay, C., Martin, R., Schiavo, M., Angers, D., Augusto, L., Balesdent, J., Basile-Doelsch, I., Bellassen, V., Cardinael, R., Cécillon, L., Ceschia, E., Chenu, C., Constantin, J., Darroussin, J., Delacote, P., Delame, N., Gastal, F., Gilbert, D., Graux, A.-I., Guenet, B., Houot, S., Klumpp, K., Letort, E., Litrico, I., Martin, M., Menasseri-Aubry, S., Meziere, D., Morvan, T., Mosnier, C., Roger-Estrade, J., Saint-André, L., Sierra, J., Therond, O., Viaud, V., Grateau, R., Le Perchec, S., 2021. Stocker du carbone dans les sols français, Matière à débattre et décider. Éditions Quæ. <https://doi.org/10.35690/978-2-7592-3149-2>
- Peltonen-Sainio, P., Forsman, K., Poutala, T., 2008. Crop Management Effects on Pre-and Post-Anthesis Changes in Leaf Area Index and Leaf Area Duration and their Contribution to Grain Yield and Yield Components in Spring Cereals. *Journal of Agronomy and Crop Science* 179, 47–61. <https://doi.org/10.1111/j.1439-037X.1997.tb01146.x>
- Pereyra-Irujo, G.A., Velazquez, L., Lechner, L., Aguirrezabal, L.A.N., 2008. Genetic variability for leaf growth rate and duration under water deficit in sunflower: analysis of responses at cell, organ, and plant level. *J. Exp. Bot.* 59, 2221–2232. <https://doi.org/10.1093/jxb/ern087>
- Pittman, K.B., Barney, J.N., Flessner, M.L., 2020. Cover crop residue components and their effect on summer annual weed suppression in corn and soybean. *Weed Sci.* 68, 301–310. <https://doi.org/10.1017/wsc.2020.16>
- Poeplau, C., Don, A., 2015. Carbon sequestration in agricultural soils via cultivation of cover crops - A meta-analysis. *Agric. Ecosyst. Environ.* 200, 33–41. <https://doi.org/10.1016/j.agee.2014.10.024>
- Quemada, M., 2004. Predicting crop residue decomposition using moisture adjusted time scales. *Nutr. Cycl. Agroecosyst.* 70, 283–291. <https://doi.org/10.1007/s10705-004-0531-5>
- Quemada, M., Cabrera, M.L., 1997. Temperature and moisture effects on C and N mineralization from surface applied clover residue. *Plant and Soil*.
- Quemada, M., Cabrera, M.L., McCracken, D.V., 1997. Nitrogen Release from Surface-Applied Cover Crop Residues: Evaluating the CERES-N Submodel. *Agronomy Journal* 89, 723–729. <https://doi.org/10.2134/agronj1997.00021962008900050003x>
- Quemada, M., Gabriel, J.L., 2016. Approaches for increasing nitrogen and water use efficiency simultaneously. *Global Food Security* 9, 29–35. <https://doi.org/10.1016/j.gfs.2016.05.004>
- R Core Team, 2023. R: A language and environment for statistical computing.

- Raimondi, G., Maucieri, C., Borin, M., Pancorbo, J.L., Cabrera, M., Quemada, M., 2023. Satellite imagery and modeling contribute understanding cover crop effect on nitrogen dynamics and water availability. *Agron. Sustain. Dev.* 43, 66. <https://doi.org/10.1007/s13593-023-00922-8>
- Raimondi, G., Maucieri, C., Toffanin, A., Renella, G., Borin, M., 2021. Smart fertilizers: What should we mean and where should we go? *Ital. J. Agron.* 16, 1794. <https://doi.org/10.4081/ija.2021.1794>
- Rauf, S., 2008. Breeding sunflower (*Helianthus annuus* L.) for drought tolerance. *Communications in Biometry and Crop Science* 3(1).
- Rauf, S., Sadaqat, H., Ahmed, R., Khan, I.A., 2009. Genetics of root characteristics in sunflower (*Helianthus annuus* L.) under contrasting water regimes. *Indian Journal of Plant Physiology* 14, 319–327.
- Raya-Sereno, M.D., Pancorbo, J.L., Alonso-Ayuso, M., Gabriel, J.L., Quemada, M., 2023. Winter wheat genotype ability to recover nitrogen supply by precedent crops under combined nitrogen and water scenarios. *Field Crops Research* 290, 108758. <https://doi.org/10.1016/j.fcr.2022.108758>
- Reddy, A.M., Reddy, G.P., Reddy, D.S., 2008. Effect of crop-weed competition in sunflower. *Res. Crop.* 9, 580–581.
- Ren, S., He, K., Girshick, R., Sun, J., 2017. Faster R-CNN: Towards Real-Time Object Detection with Region Proposal Networks. *IEEE Transactions on Pattern Analysis and Machine Intelligence* 39, 1137–1149. <https://doi.org/10.1109/TPAMI.2016.2577031>
- Rengel, D., Arribat, S., Maury, P., Martin-Magniette, M.-L., Hourlier, T., Laporte, M., Varès, D., Carrère, S., Grieu, P., Balzergue, S., Gouzy, J., Vincourt, P., Langlade, N.B., 2012. A Gene-Phenotype Network Based on Genetic Variability for Drought Responses Reveals Key Physiological Processes in Controlled and Natural Environments. *PLoS ONE* 7, e45249. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0045249>
- Restovich, S.B., Andriulo, A.E., Portela, S.I., 2012. Introduction of cover crops in a maize-soybean rotation of the Humid Pampas: Effect on nitrogen and water dynamics. *Field Crop. Res.* 128, 62–70. <https://doi.org/10.1016/j.fcr.2011.12.012>
- Rosecrance, R.C., McCarty, G.W., Shelton, D.R., Teasdale, J.R., 2000. Denitrification and N mineralization from hairy vetch (*Vicia villosa* Roth) and rye (*Secale cereale* L.) cover crop monocultures and bicultures. *Plant and Soil* 227, 283–290. <https://doi.org/10.1023/A:1026582012290>
- Rosner, K., Bodner, G., Hage-Ahmed, K., Steinkellner, S., 2018. Long-term Soil Tillage and Cover Cropping Affected Arbuscular Mycorrhizal Fungi, Nutrient Concentrations, and Yield in Sunflower. *Agron J.* 110, 2664–2672. <https://doi.org/10.2134/agronj2018.03.0177>
- Rouge, A., Adeux, G., Busset, H., Hugard, R., Martin, J., Matejicek, A., Moreau, D., Guillemin, J.-P., Cordeau, S., 2022. Weed suppression in cover crop mixtures under contrasted levels of resource availability. *European Journal of Agronomy* 136, 126499. <https://doi.org/10.1016/j.eja.2022.126499>
- Ruis, S.J., Blanco-Canqui, H., 2017. Cover Crops Could Offset Crop Residue Removal Effects on Soil Carbon and Other Properties: A Review. *Agronomy Journal* 109, 1785–1805. <https://doi.org/10.2134/agronj2016.12.0735>
- Sadras, V., Whitfield, D., Connor, D., 1991. Transpiration Efficiency in Crops of Semidwarf and Standard-Height Sunflower. *Irrig. Sci.* 12, 87–91. <https://doi.org/10.1007/BF00190015>
- Sadras, V.O., Connor, D.J., 1991. Physiological basis of the response of harvest index to the fraction of water transpired after anthesis: A simple model to estimate harvest index for

- determinate species. *Field Crops Research* 26, 227–239. [https://doi.org/10.1016/0378-4290\(91\)90001-C](https://doi.org/10.1016/0378-4290(91)90001-C)
- Sadras, V.O., Villalobos, F.J., Fereres, E., 1993. Leaf expansion in Field-Grown Sunflower in Response to Soil and Leaf Water Status. *Agron J.* 85, 564–570.
- Sambatti, J.B.M., Caylor, K.K., 2007. When is breeding for drought tolerance optimal if drought is random? *New Phytologist* 175, 70–80. <https://doi.org/10.1111/j.1469-8137.2007.02067.x>
- Sánchez-Moreiras, A.M., Weiss, O.A., Reigosa-Roger, M.J., 2003. Allelopathic evidence in the Poaceae. *Bot. Rev.* 69, 300–319. [https://doi.org/10.1663/0006-8101\(2003\)069\[0300:AEITP\]2.0.CO;2](https://doi.org/10.1663/0006-8101(2003)069[0300:AEITP]2.0.CO;2)
- Scavo, A., Fontanazza, S., Restuccia, A., Pesce, G.R., Abbate, C., Mauromicale, G., 2022. The role of cover crops in improving soil fertility and plant nutritional status in temperate climates. A review. *Agron. Sustain. Dev.* 42, 93. <https://doi.org/10.1007/s13593-022-00825-0>
- Schildhauer, J., Wiedemuth, K., Humbeck, K., 2008. Supply of nitrogen can reverse senescence processes and affect expression of genes coding for plastidic glutamine synthetase and lysine-ketoglutarate reductase/saccharopine dehydrogenase. *Plant Biol.* 10, 76–84. <https://doi.org/10.1111/j.1438-8677.2008.00075.x>
- Sharanappa, Shivaraj, B., 1995. Influence of pre-season crops on productivity of rice (*Oryza sativa*)-sunflower (*Helianthus annuus*) sequences and soil-fertility status. *Indian Journal of Agronomy* 40, 538–543.
- Sheoran, P., Sardana, V., Singh, S., Kumar, A., Mann, A., Sharma, P., 2016. Agronomic and physiological assessment of nitrogen use, uptake and acquisition in sunflower. *Int. J. Plant Prod.* 10, 109–121.
- Silva, G.C., Bagavathiannan, M., 2023. Mechanisms of weed suppression by cereal rye cover crop: A review. *Agron. J.* <https://doi.org/10.1002/agj2.21347>
- Sinclair, 2005. Theoretical Analysis of Soil and Plant Traits Influencing Daily Plant Water Flux on Drying Soils. *Agronomy Journal* 97, 1148–1152. <https://doi.org/10.2134/agronj2004.0286>
- Skoufogianni, E., Danalatos, N.G., Dimoyiannis, D., Efthimiadis, P., 2013. Effects of Pea Cultivation as Cover Crop on Nitrogen-Use Efficiency and Nitrogen Uptake by Subsequent Maize and Sunflower Crops in a Sandy Soil in Central Greece. *Communications in Soil Science and Plant Analysis* 44, 861–868. <https://doi.org/10.1080/00103624.2013.749446>
- Sobrado, M., Turner, N., 1986. Photosynthesis, Dry-Matter Accumulation and Distribution in the Wild Sunflower *Helianthus-Petiolaris* and the Cultivated Sunflower *Helianthus annuus* as Influenced by Water Deficits. *Oecologia* 69, 181–187. <https://doi.org/10.1007/BF00377619>
- Soriano, M.A., Villalobos, F.J., Fereres, E., 2002. Stress timing effects on sunflower harvest index. Presented at the VII Congress of the European Society for Agronomy, Spain, pp. 141–142.
- Souques, L., Alletto, L., Blanchet, N., Casadebaig, P., Langlade, N.B., 2024. Cover crop residues mitigate impacts of water deficit on sunflower during vegetative growth with varietal differences, but not during seed development. *European Journal of Agronomy* 155, 127139. <https://doi.org/10.1016/j.eja.2024.127139>
- Steer, B., Low, A., Hocking, P.J., 1985. Nitrogen nutrition of sunflower (*Helianthus annuus* L.): Yield response of seven genotypes and interaction of heterosis with nitrogen supply. *Field Crops Research* 12, 1–16. [https://doi.org/10.1016/0378-4290\(85\)90050-4](https://doi.org/10.1016/0378-4290(85)90050-4)
- Steer, B.T., Hocking, P.J., Kortt, A.A., Roxburgh, C.M., 1984. Nitrogen nutrition of sunflower (*Helianthus annuus* L.): Yield components, the timing of their establishment and seed

- characteristics in response to nitrogen supply. *Field Crop. Res.* 9, 219–236. [https://doi.org/10.1016/0378-4290\(84\)90028-5](https://doi.org/10.1016/0378-4290(84)90028-5)
- Steer, Hocking, P.J., Low, A., 1985. Nitrogen nutrition of sunflower (*Helianthus annuus* L.): Concentrations, partitioning between organs and redistribution of N in seven genotypes in response to N supply. *Field Crops Research* 12, 17–32. [https://doi.org/10.1016/0378-4290\(85\)90051-6](https://doi.org/10.1016/0378-4290(85)90051-6)
- Stockdale, E., 2001. Agronomic and environmental implications of organic farming systems. *Adv. Agron.* 70, 261–327. [https://doi.org/10.1016/S0065-2113\(01\)70007-7](https://doi.org/10.1016/S0065-2113(01)70007-7)
- Tardieu, F., Simonneau, T., Muller, B., 2018. The Physiological Basis of Drought Tolerance in Crop Plants: A Scenario-Dependent Probabilistic Approach. *Annu. Rev. Plant Biol.* 69, 733–759. <https://doi.org/10.1146/annurev-arplant-042817-040218>
- Teasdale, J.R., Abdul-Baki, A.A., 1997. Growth Analysis of Tomatoes in Black Polyethylene and Hairy Vetch Production Systems. *HortScience* 32, 659–663. <https://doi.org/10.21273/HORTSCI.32.4.659>
- Temme, A.A., Kerr, K.L., Nolting, K.M., Dittmar, E.L., Masalia, R.R., Bucksch, A., Burke, J.M., Donovan, L.A., 2022. Exceeding expectations: the genomic basis of nitrogen utilization efficiency and integrated trait plasticity as avenues to improve nutrient stress tolerance in cultivated sunflower (*Helianthus annuus* L.). <https://doi.org/10.1101/2022.08.28.505579>
- Terres Inovia, 2024. Enquête tournesol 2023 [WWW Document]. Terres Inovia. URL <https://www.terresinovia.fr/-/enquete-tournesol-2023> (accessed 7.25.24).
- Terres Inovia, 2021. Enquête “pratiques culturelles” tournesol 2021.
- Terres Inovia, 2020. Myvar : L’outil de Terres Inovia pour connaître et choisir ses variétés [WWW Document]. URL <http://www.myvar.fr/> (accessed 3.20.21).
- Terres Univia, 2023. Tournesol – Cultures – Terres Univia [WWW Document]. URL <https://www.terresunivia.fr/cultures-et-utilisations/cultures/plantes-oleagineuses/tournesol> (accessed 7.3.24).
- The World Bank Group, 2021. World Bank Climate Change Knowledge Portal [WWW Document]. URL <https://climateknowledgeportal.worldbank.org/> (accessed 5.13.24).
- Thind, S.S., Sidhu, A.S., Sekhon, N.K., Hira, G.S., 2007. Integrated nutrient management for sustainable crop production in potato-sunflower sequence. *J. Sustain. Agric.* 29, 173–188. [https://doi.org/10.1300/J064v29n04\\_12](https://doi.org/10.1300/J064v29n04_12)
- Thomas, H., Howarth, C.J., 2000. Five ways to stay green. *J. Exp. Bot.* 51, 329–337. [https://doi.org/10.1093/jexbot/51.suppl\\_1.329](https://doi.org/10.1093/jexbot/51.suppl_1.329)
- Thorup-Kristensen, K., Magid, J., Jensen, L., 2003. Catch crops and green manures as biological tools in nitrogen management in temperate zones. *Adv. Agron.* 79, 227–302. [https://doi.org/10.1016/S0065-2113\(02\)79005-6](https://doi.org/10.1016/S0065-2113(02)79005-6)
- Tibi, A., Therond, O., 2017. Évaluation des services écosystémiques rendus par les écosystèmes agricoles. Une contribution au programme EFESE (Research Report). INRA. <https://doi.org/10.15454/1h4z-tq90>
- Tonitto, C., David, M.B., Drinkwater, L.E., 2006. Replacing bare fallows with cover crops in fertilizer-intensive cropping systems: A meta-analysis of crop yield and N dynamics. *Agric. Ecosyst. Environ.* 112, 58–72. <https://doi.org/10.1016/j.agee.2005.07.003>
- Torres, M., Martinez Honduvilla, C.J., Torres, M., Martinez Honduvilla, C.J., 1990. Effect of seed size on the germination and vigour of sunflower. *Agricultura Mediterranea* 120, 220–225.
- Tosti, G., Benincasa, P., Farneselli, M., Pace, R., Tei, F., Guiducci, M., Thorup-Kristensen, K., 2012. Green manuring effect of pure and mixed barley-hairy vetch winter cover crops on maize and processing tomato N nutrition. *Eur. J. Agron.* 43, 136–146. <https://doi.org/10.1016/j.eja.2012.06.004>

- Touzy, G., Rincant, R., Bogard, M., Lafarge, S., Dubreuil, P., Mini, A., Deswarte, J.-C., Beauchêne, K., Le Gouis, J., Praud, S., 2019. Using environmental clustering to identify specific drought tolerance QTLs in bread wheat (*T. aestivum* L.). *Theor Appl Genet* 132, 2859–2880. <https://doi.org/10.1007/s00122-019-03393-2>
- Tribouillois, H., Cohan, J.-P., Justes, E., 2016. Cover crop mixtures including legume produce ecosystem services of nitrate capture and green manuring: assessment combining experimentation and modelling. *Plant and Soil* 401, 347–364. <https://doi.org/10.1007/s11104-015-2734-8>
- Unger, P.W., Vigil, M.F., 1998. Cover crop effects on soil water relationships. *J. Soil Water Conserv.* 53, 200–207.
- Van Eerd, L.L., Chahal, I., Peng, Y., Awrey, J.C., 2023. Influence of cover crops at the four spheres: A review of ecosystem services, potential barriers, and future directions for North America. *Sci. Total Environ.* 858, 159990. <https://doi.org/10.1016/j.scitotenv.2022.159990>
- Van Soest, P.J., Robertson, J.B., Lewis, B.A., 1991. Methods for Dietary Fiber, Neutral Detergent Fiber, and Nonstarch Polysaccharides in Relation to Animal Nutrition. *Journal of Dairy Science* 74, 3583–3597. [https://doi.org/10.3168/jds.S0022-0302\(91\)78551-2](https://doi.org/10.3168/jds.S0022-0302(91)78551-2)
- Vázquez, N., Pardo, A., Suso, M.L., Quemada, M., 2006. Drainage and nitrate leaching under processing tomato growth with drip irrigation and plastic mulching. *Agric. Ecosyst. Environ.* 112, 313–323. <https://doi.org/10.1016/j.agee.2005.07.009>
- Venkateswarlu, B., Srinivasarao, Ch., Ramesh, G., Venkateswarlu, S., Katyal, J.C., 2007. Effects of long-term legume cover crop incorporation on soil organic carbon, microbial biomass, nutrient build-up and grain yields of sorghum/sunflower under rain-fed conditions. *Soil Use and Management* 23, 100–107. <https://doi.org/10.1111/j.1475-2743.2006.00068.x>
- Vigil, M.F., Kissel, D.E., 1991. Equations for Estimating the Amount of Nitrogen Mineralized from Crop Residues. *Soil Science Society of America Journal* 55, 757–761. <https://doi.org/10.2136/sssaj1991.03615995005500030020x>
- Virgona, J., Hubick, K., Rawson, H., Farquhar, G., Downes, R., 1990. Genotypic Variation in Transpiration Efficiency, Carbon-Isotope Discrimination and Carbon Allocation During Early Growth in Sunflower. *Functional Plant Biol.* 17, 207. <https://doi.org/10.1071/PP9900207>
- White, C.M., DuPont, S.T., Hautau, M., Hartman, D., Finney, D.M., Bradley, B., LaChance, J.C., Kaye, J.P., 2017. Managing the trade off between nitrogen supply and retention with cover crop mixtures. *Agriculture, Ecosystems & Environment* 237, 121–133. <https://doi.org/10.1016/j.agee.2016.12.016>
- Williams, S.M., Weil, R.R., 2004. Crop cover root channels may alleviate soil compaction effects on soybean crop. *Soil Sci. Soc. Am. J.* 68, 1403–1409. <https://doi.org/10.2136/sssaj2004.1403>
- Wojciechowski, A., Seassau, C., Soerensen, L., Alletto, L., Lamichhane, J.R., 2023. Effects of cover crops on maize establishment, root mycorrhizal colonization, plant growth and grain yield depend on their botanical family: A global meta-analysis. *Agric. Ecosyst. Environ.* 356, 108648. <https://doi.org/10.1016/j.agee.2023.108648>
- Wortman, S.E., Francis, C.A., Bernards, M.L., Drijber, R.A., Lindquist, J.L., 2012. Optimizing Cover Crop Benefits with Diverse Mixtures and an Alternative Termination Method. *Agron J* 104, 1425–1435. <https://doi.org/10.2134/agronj2012.0185>
- Yegappan, T., Paton, D., Gates, C., Muller, W., 1982. Water-Stress in Sunflower (*Helianthus annuus* L.) .3. Responses of Cypsela Size. *Ann. Bot.* 49, 69–75. <https://doi.org/10.1093/oxfordjournals.aob.a086231>



Zhang, X., Cai, X., 2011. Climate change impacts on global agricultural land availability. *Environ. Res. Lett.* 6, 014014. <https://doi.org/10.1088/1748-9326/6/1/014014>

## Annexes des Chapitres 2, 3 et 5

### Chapitre 2

#### Figures

**Figure A.2.1.** Stades phénologiques clés du tournesol

#### Tables

**Table A.2.1.** Statistical results of sunflower seed production, seed quality, growth and physiology by using the linear model described in section 2.4. Different symbols indicate significant (NS (not significant), . ( $p < 0.1$ ), \* ( $p < 0.05$ ), \*\* ( $p < 0.01$ ), \*\*\* ( $p < 0.001$ ) differences among groups according to analysis of variance.

### Chapitre 3

#### Figures

**Figure A.3.1.** Mean soil mineral nitrogen (and standard errors) measured in a bare soil with decomposing cover crop (CC) residues ( $\text{kgN}\cdot\text{ha}^{-1}$ ) on different sampling dates (CC termination, vegetative stage, flowering stage, maturity stage). Different letters indicate significant ( $p < 0.05$ ) differences between CC treatments for each sampling date using Tukey's test. NS: not significant.

**Figure A.3.2.** Relationships between cover crop (CC) characteristics (total nitrogen (N) acquired by CCs, total C:N ratio of CCs, hemicellulose concentration of CCs, soil mineral N (SMN) in a bare soil with decomposing CC residues at sunflower maturity), N status (N uptake by sunflower at maturity), LAI and productivity. The line represents the linear regression and the shaded area is the 95% confidence interval for the predictions of the linear model.

**Figure A.3.3.** Relationships between maximum of biovolume, yield, AUC of green cover from flowering to maturity, leaf area index and aboveground biomass at maturity, in 2021-2022 and 2022-2023. The line represents the linear regression and the shaded area is the 95% confidence interval for the predictions of the linear model.

**Figure A.3.4.** Variability in sunflower yield ( $\text{t DM}\cdot\text{ha}^{-1}$ ) as a function of fallow-period management in 2021-2022 and 2022-2023 (adapted from Finlay and Wilkinson (1963)). The sunflower cultivar yield is the mean sunflower yield of each sunflower variety for each CC treatment. The environmental mean of sunflower yield was determined as the mean yield over all varieties for each CC treatment. The slope of the regression (dark red) corresponds to the plasticity of yield.

#### Tables

**Table A.3.1.** Characteristics (mean and standard error) for three soil layers in 2021-2022 and 2022-2023.

**Table A.3.2.** Thousand-kernel weight (TKW) and target sowing rate of each species in cover crop treatments in 2021-2022 and 2022-2023

**Table A.3.3.** Mean cover crop (CC) aboveground and belowground biomass (and standard errors), N acquired, C:N ratio and CC aboveground biomass composition (lignin, hemicellulose, cellulose concentrations) of each CC species and weeds in CC treatments in each year (2021-2022 and 2022-2023) at CC termination (highlighted data indicate mulch of sorghum at CC termination (unpublished data from previous INRAE studies)). N.D.: no data.

**Table A.3.4.** Soil mineral nitrogen (SMN) (mean  $\pm$  standard errors) ( $\text{kgN}\cdot\text{ha}^{-1}$ ) and soil water (mm) for three depths (0-30, 30-60 and 60-90 cm) by cover crop (CC) treatment and tilled bare soil at cover crop (CC) termination in 2021-2022 and 2022-2023. NS: not significant. Different letters indicate significant ( $p < 0.05$ ) differences between CC treatments for each year, using Tukey's test. NS: not significant.

**Table A.3.5.** Mean final emergence rate of sunflower (and standard errors) by cover crop (CC) treatment in 2021-2022 and 2022-2023. The sowing density of sunflower was  $8.8 \text{ plants}\cdot\text{m}^{-2}$ . Different letters indicate significant ( $p < 0.05$ ) differences between CC treatments each year, using Tukey's test. NS: not significant.

**Table A.3.6.** Mean Nitrogen Nutrition Index (NNI) of sunflower (and standard errors) at vegetative and flowering stages on variety MAS 98K by cover crop (CC) treatment in 2021-2022 and 2022-2023. Different letters indicate significant ( $p < 0.05$ ) differences between CC treatments using Tukey's test. NS: not significant.

**Table A.3.7.** Area under the cover (AUC) of normalized green cover and of green cover of sunflower (mean  $\pm$  standard errors) based on the sum of degree days by cover crop (CC) treatment in 2022-2023. Different letters indicate significant ( $p < 0.05$ ) differences between CC, using Tukey's test. NS: not significant.

**Table A.3.8.** Results of analysis of variance for the effect of cover crop (CC) treatments and sunflower varieties and their interactions on sunflower growth in 2021-2022, 2022-2023 and both years combined. NS: not significant.

**Table A.3.9.** Leaf area index (LAI) (mean and standard error) of sunflower by cover crop (CC) treatment and varieties in 2021-2022 and 2022-2023. Different letters indicate significant ( $p < 0.05$ ) differences between CC treatments using Tukey's test. NS: not significant. N.D.: no data.

**Table A.3.10** Mean root:shoot biomass and root biomass of sunflower by cover crop (CC) treatment in 2021-2022, 2022-2023 and both years, at maturity stage. Different letters indicate significant ( $p < 0.05$ ) differences between CC treatments using Tukey's test. NS: not significant.

**Table A.3.11.** Results of analysis of variance for the effect of cover crop (CC) treatments and sunflower varieties and their interactions on sunflower productivity in 2021-2022, 2022-2023 and both years combined. NS: not significant.

**Table A.3.12.** Results of analysis of variance for each CC treatments (F+M+P: Faba bean+Mustard+Phacelia, R+P+V: Rye+Pea+Vetch, TBS: Tilled Bare Soil) in both years to study the effect of sunflower varieties on productivity. The mixtures Faba bean+Mustard+Phacelia in 2021-2022 and Rye+Pea+Vetch in 2022-2023 correspond to the both mixtures which extend the grain filling duration. NS: not significant. SGDD: Sum of Growing Degree Days

**Table A.3.13.** Variability in establishment, growth and development of sunflower varieties in 2021-2022 and 2022-2023. Different letters indicate significant ( $p < 0.05$ ) differences between

sunflower varieties each year, using Tukey's test. NS: no significant. N.D.: no data. SDGG: Sum of Growing Degree Days, AUC: Area Under the Curve

**Table A.3.14.** Mean variability in productivity of sunflower varieties (and standard error) in 2021-2022 and 2022-2023. Different letters indicate significant ( $p < 0.05$ ) differences between sunflower varieties each year, using Tukey's test. NS: not significant.

## Chapitre 5

### Figures

**Figure A.5.1.** Teneur en eau volumétrique de l'horizon de sol 0-30 cm lors de la culture du tournesol entre le semis et la récolte en 2021-2022 et 2022-2023 en fonction des traitements d'interculture (MFP, SOLNU et SF) et des variétés de tournesol (CARRERA, MAS 86OL, MAS 89M, MAS 98K). Les mesures ont été réalisées à l'aide de sondes. MFP : Moutarde+Féverole+Phacélie, SOLNU : Sol nu et SF : Sorgho→Féverole. Les tests statistiques à l'aide du test de Tukey indiquent des interactions entre les traitements d'interculture et les variétés de tournesol aux dates du 23 août 2022 et 2023 (dates de début de récolte manuelle). \*\*\* : différence significative entre 2 traitements d'interculture pour une même variété.

**Figure A.5.2.** Teneur en eau volumétrique de l'horizon de sol 0-30 cm dans la culture du tournesol entre le semis et la récolte en 2022 en fonction des variétés de tournesol (CARRERA, MAS 86OL, MAS 89M, MAS 98K). Les mesures ont été réalisées à l'aide de sondes. La teneur en eau volumétrique est plus élevée pour les variétés CARRERA puis MAS 98K comparées à MAS 89M et MAS 86OL d'après le test de Tukey ( $p < 0.001$ ) à la date du 23 août 2022 (correspondant à la date de début de récolte manuelle).

### Tables

**Tableau A.5.2.** Quantité d'N minéralisée par les résidus de CIMS simulée à l'aide du modèle de culture STICS. La décomposition des résidus de CIMS a été simulée en utilisant les biomasses des CIMS et les ratio C:N moyens à destruction.

**Tableau A.5.2.** Biomasse totale moyenne (erreur standard), quantité d'N acquise, ratio C:N total et quantité d'N dans le sol sur 0-90 cm en fonction des traitements de CIMS à deux périodes de mesure (mi-décembre pour simuler une destruction précoce (DP) et en avril au moment de la destruction tardive (DT)) sur le site de Toulouse. Les mesures prennent en compte les parties aériennes et racinaires des CIMS et les adventices. A mi-décembre, les adventices sont négligeables, excepté pour le mélange vesce+pois en 2022-2023. Les lettres minuscules indiquent des différences significatives ( $p < 0.005$ ) entre les traitements de CIMS pour chaque année avec le test de Tukey. Les lettres majuscules indiquent les différences significatives entre les 2 périodes de mesures. Les diminutions de biomasses ou de quantités d'N entre les dates de destruction précoce et tardive sont expliquées par le gel. P+V : Pois fourrager+vesce pourpre, F+M+P : Féverole+moutarde brune+phacélie, M+R+V : Moutarde blanche+radis fourrager+vesce velue, SN : Sol nu. NS : Non significatif.

**Tableau A.5.3.** Indice de statut azote (NBI) moyen (erreur standard) au stade initiation floral du tournesol en fonction des variétés sur 2 années. Le NBI est mesuré sur la N-5<sup>ème</sup> feuille (3 mesures par feuille) à l'aide d'un capteur optique (Dualect<sup>®</sup> Scientific +, FORCE-A, France).

**Tableau A.5.4.** Densité apparente, teneurs en eau volumique à la capacité au champ ( $\theta$  2.0) et au point de flétrissement ( $\theta$  4.2) et quantité d'eau contenue dans le réservoir utilisable en eau (RU) en fonction des différents traitements de CIMS au moment de leur destruction sur les 2 années d'essai sur le site de Toulouse.

**Tableau A.5.5.** Notation de la pression adventices au stade végétatif du tournesol selon la méthode Barralis en fonction des traitements de CIMS sur le site de Toulouse en 2023. Les classes sont les suivantes : 0, absence d'adventices ; 1, < 25 pieds par m<sup>2</sup> ; 2, entre 25 et 50 pieds par m<sup>2</sup> ; 3, > 50 pieds par m<sup>2</sup>. Chaque traitement correspond à la moyenne de 12 observations. L'erreur standard de la moyenne est indiquée entre parenthèses. Les moyennes suivies par une même lettre ne sont pas significativement différentes à  $\alpha = 0.05$ .

## Annexes du Chapitre 2

**Figure A.2.1.** Stades phénologiques clés du tournesol

**Germination - levée**



**Germination (09)**  
**Stade A1**  
Apparition des hypocotyles en crosse



**Levée (10)**  
**Stade A2**  
Emergence des cotylédons - cotylédons étalés

**Phase végétative stade B1/B2 (12)**

*La première paire de feuilles opposées apparaît entre les cotylédons et mesure environ 4 cm de long ; les pétioles sont visibles du dessus.*



**Stade B3/B4 (14)**  
La seconde paire de feuilles opposées apparaît et mesure environ 4 cm de long; les pétioles sont visibles du dessus.

**Stade B5 (15)**  
La cinquième feuille a 4 cm de long et son pétiole est visible du dessus.

**Stade Bn (19)**  
La nième feuille a 4cm de long et son pétiole est visible du dessus

**Phase bouton floral**



**Stade E1 (51)**  
Apparition du bouton floral étroitement inséré au milieu des jeunes feuilles : stade bouton étoilé.



**Stade E2 (53)**  
Le bouton se détache de la couronne foliaire. Son diamètre varie de 0.5 à 2 cm. Les bractées sont nettement distinguables des feuilles.



**Stade E4 (57)**  
Le bouton est nettement dégagé des feuilles à l'horizontale. Son diamètre varie de 5 à 8 cm. Une partie des bractées se déploie.

**Floraison**



**Stade F1 (61)**  
Début floraison. Le bouton floral s'incline; les fleurs ligulées sont perpendiculaires au plateau.



**Stade F2 (65)**  
Les trois cercles de fleurons les plus externes ont leurs anthères visibles et dégagées et leurs stigmates déployés. Les trois cercles suivants ont leurs anthères visibles et dégagées.



**Stade F4 (67)**  
Tous les fleurons ont fleuri. Les fleurs ligulées se fanent.

**Maturation**



**Stade M0 (80)**  
Début maturation. Chute des fleurs ligulées. Le dos du capitule est encore vert.



**Stade M3 (89)**  
Le dos du capitule est marbré de brun. Les bractées sont brunes. La tige se dessèche. L'humidité de la graine avoisine les 15%.



**Stade M4 (92)**  
Tous les organes de la plante sont brun foncé. L'humidité de la graine avoisine les 10%.

**Table A.2.1.** Statistical results of sunflower seed production, seed quality, growth and physiology by using the linear model described in section 2.4. Different symbols indicate significant (NS (not significant), . ( $p < 0.1$ ), \* ( $p < 0.05$ ), \*\* ( $p < 0.01$ ), \*\*\* ( $p < 0.001$ ) differences among groups according to analysis of variance.

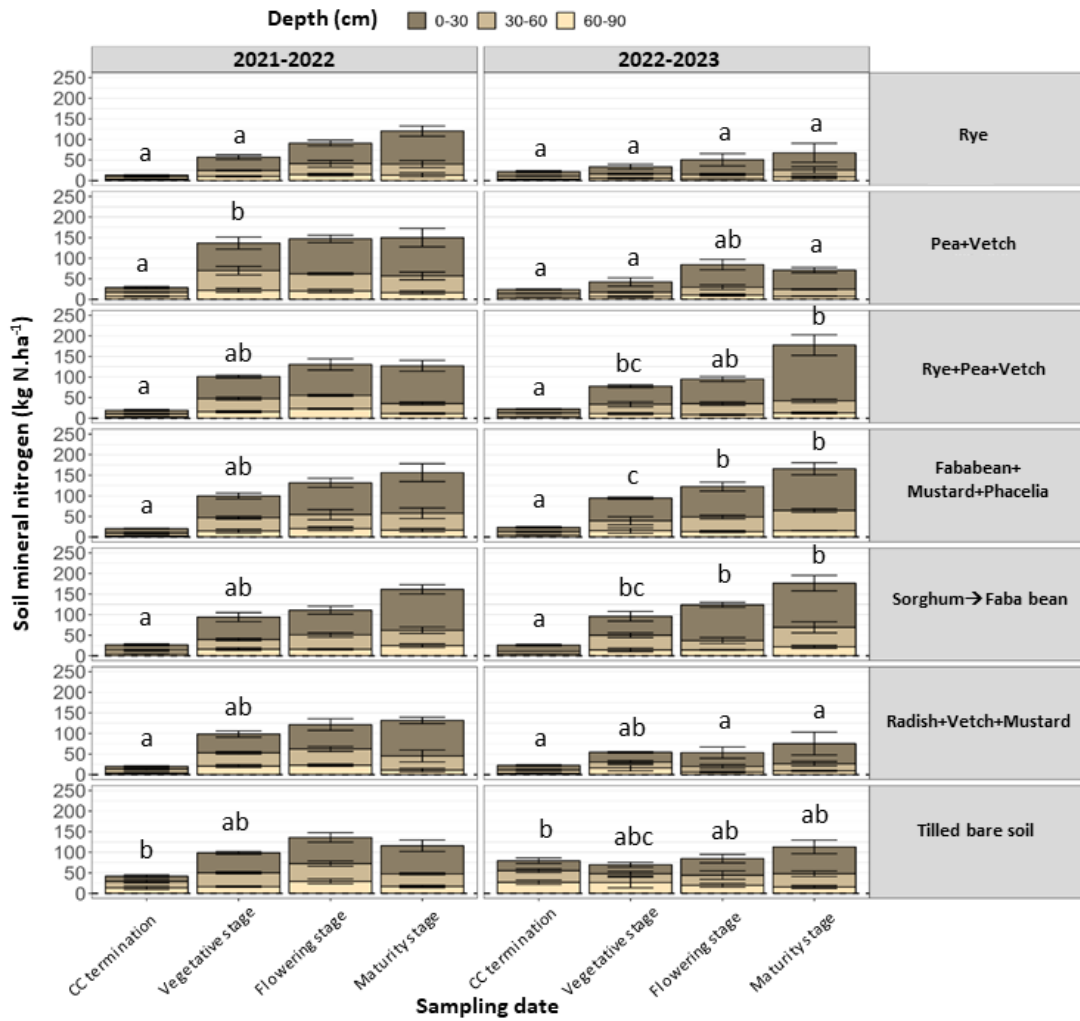
		<i>p value</i>						
		CC treatment	Sunflower variety	Water regime	CC: Sunflower variety	Water regime: CC	Water regime: Sunflower variety	Water regime: CC:Sunflower variety
Seed production	Seed weight (g.plant <sup>-1</sup> )	***	***	***	NS	.	*	NS
	Seed number	*	***	***	NS	NS	***	NS
	TKW (g)	***	***	***	*	NS	***	NS
	Harvest index	NS	**	***	NS	NS	***	NS
Seed quality	Seed oil concentration (%)	NS	.	*	NS	NS	*	NS
	Seed N concentration (%)	NS	***	***	NS	NS	***	NS
	Amount of oil in seeds (g.plant <sup>-1</sup> )	**	**	***	NS	NS	*	NS
	Amount of N in seeds (g.plant <sup>-1</sup> )	***	NS	*	NS	NS	NS	NS
Growth	Leaf expansion rate at 37 DAS (cm <sup>2</sup> .d <sup>-1</sup> )	***	**	NS	NS	NS	NS	NS
	Ratio of leaf expansion ratio at vegetative stage (41-44 DAS)	NS	NS		**			
	Leaf number at flowering	*	***		NS			
	Collar diameter at flowering (cm)	**	***		NS			
	Total leaf area at flowering (cm <sup>2</sup> )	***	***		NS			
	Height at flowering (cm)	.	***		NS			
	Vegetative tissue weight at flowering (g.plant <sup>-1</sup> )	***	**		NS			
	Flowering date	NS	***		NS			
	Senescence rate (senescent leaves ratio per 1000 GDD)	NS	*	***	NS	NS	NS	*
		Ratio of final transpiration rate at vegetative stage	.	NS		NS		
Physiology	Stomatal conductance after flowering (mol H <sub>2</sub> O.m <sup>-2</sup> .s <sup>-1</sup> ) (30 June)	**	***	***	NS	**	***	**
	Water-use efficiency from flowering to harvest (g.L <sup>-1</sup> )	NS	**	***	NS	NS	NS	NS
	Chlorophyll content of leaves at flowering (µg cm <sup>-2</sup> )	NS	***		NS			
	NBI at flowering	NS	***		NS			
	Anthocyanin content of leaves at flowering	NS	***		NS			
	Flavonol content of leaves at flowering	NS	***		NS			
	Chlorophyll content of leaves after flowering (µg cm <sup>-2</sup> ) (21 July)	NS	**	***	NS	NS	**	NS
	NBI after flowering (21 July)	NS	*	***	NS	NS	*	NS
	Anthocyanin content of leaves after flowering (21 July)	NS	*	***	NS	NS	**	NS
	Flavonol content of leaves after flowering (21 July)	NS	*	***	NS	NS	**	NS
	N utilization efficiency at harvest (g seed.g <sup>-1</sup> N)	NS	***	***	NS	NS	**	NS
	N content in total aboveground biomass at harvest (g N.plant <sup>-1</sup> )	***	NS	***	NS	NS	NS	.



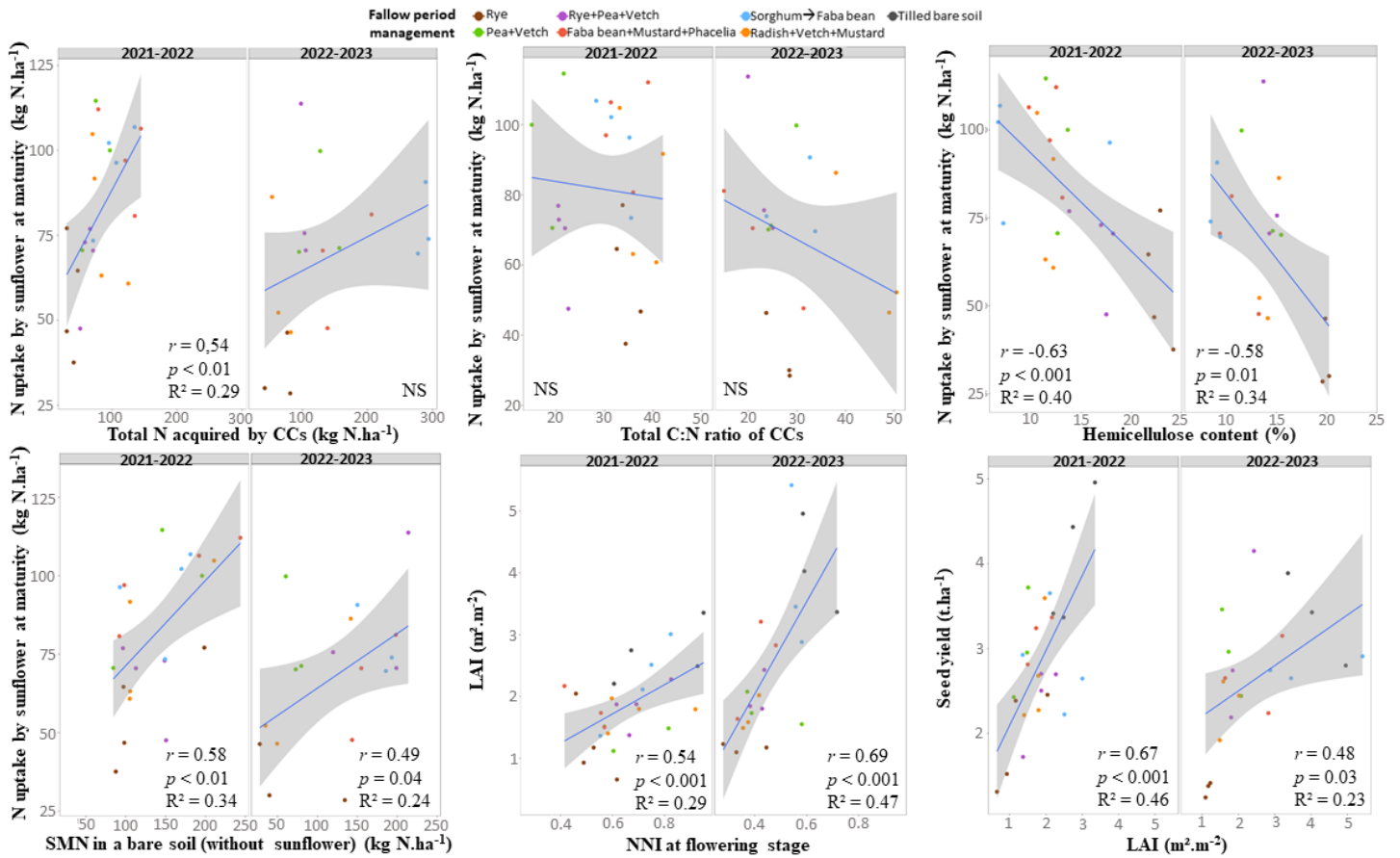


## Annexes du Chapitre 3

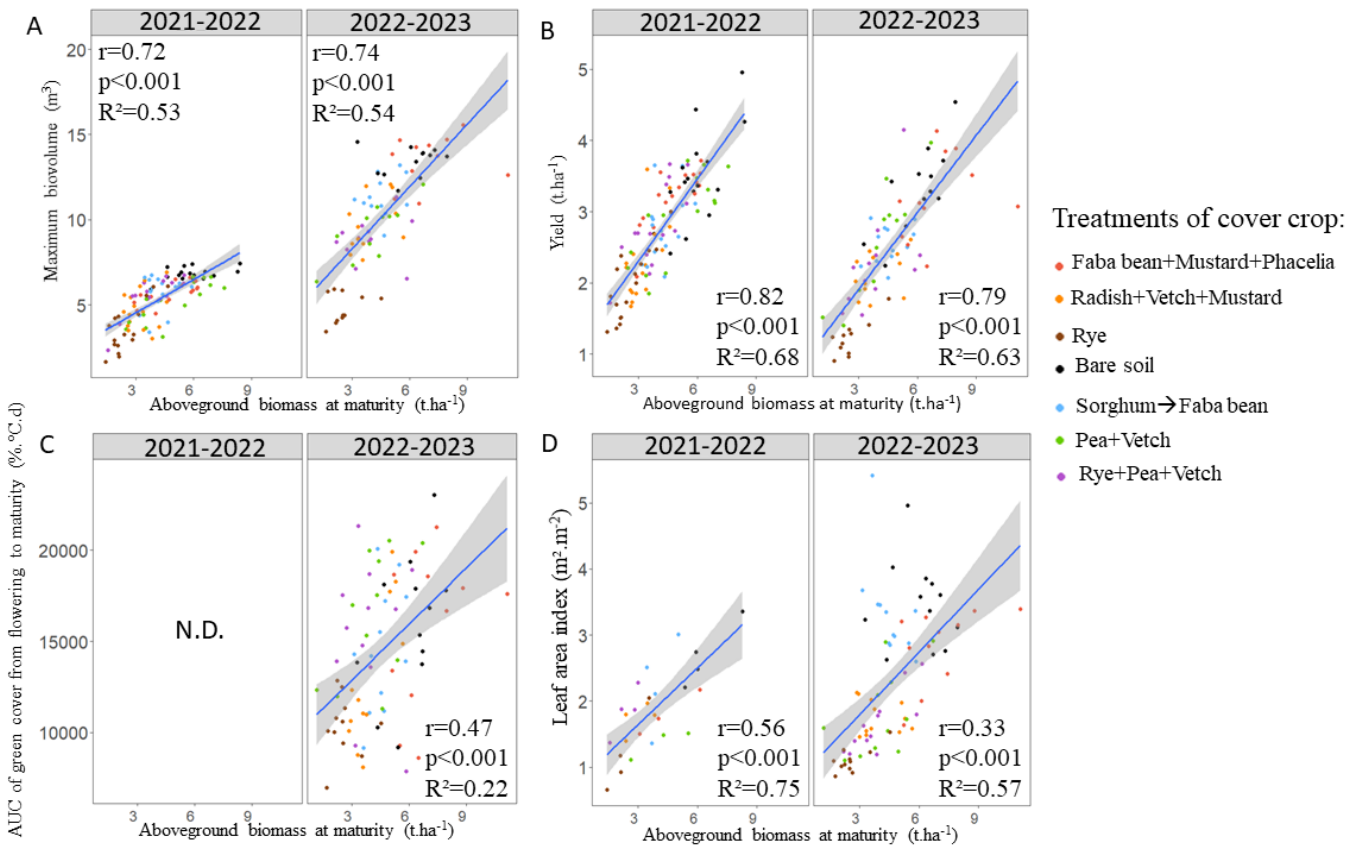
**Figure A.3.1.** Mean soil mineral nitrogen (and standard errors) measured in a bare soil with decomposing cover crop (CC) residues ( $\text{kgN}\cdot\text{ha}^{-1}$ ) on different sampling dates (CC termination, vegetative stage, flowering stage, maturity stage). Different letters indicate significant ( $p < 0.05$ ) differences between CC treatments for each sampling date using Tukey's test. NS: not significant.



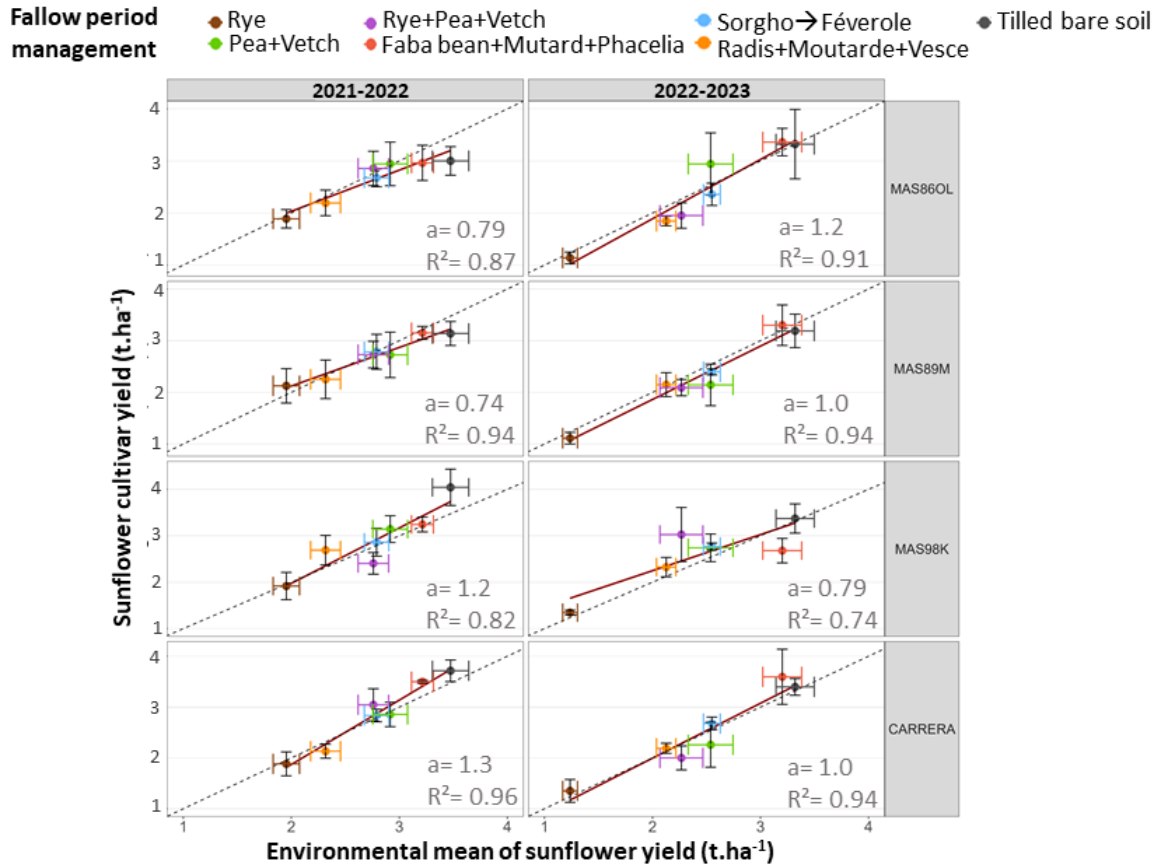
**Figure A.3.2.** Relationships between cover crop (CC) characteristics (total nitrogen (N) acquired by CCs, total C:N ratio of CCs, hemicellulose concentration of CCs, soil mineral N (SMN) in a bare soil with decomposing CC residues at sunflower maturity), N status (N uptake by sunflower at maturity), LAI and productivity. The line represents the linear regression and the shaded area is the 95% confidence interval for the predictions of the linear model.



**Figure A.3.3.** Relationships between aboveground biomass at maturity and **A** maximum of biovolume, **B** yield, **C** AUC of green cover from flowering to maturity and **D** leaf area index in 2021-2022 and 2022-2023. The line represents the linear regression and the shaded area is the 95% confidence interval for the predictions of the linear model. N.D.: no data



**Figure A.3.4.** Relationship between the environmental index and the sunflower yield ( $t \cdot ha^{-1}$ ). The environmental index is the mean value of the sunflower yield of all cultivars for each CC treatment (adapted from Finlay and Wilkinson (1963)). The slope of the regression (dark red) corresponds to the plasticity of aboveground biomass of each variety for the range of environmental indices generated by the cover crops.  $a$  represents the slope of the regression and  $R^2$  represents the coefficient of determination.



**Table A.3.1.** Characteristics (mean and standard error) for three soil layers in 2021-2022 and 2022-2023.

<b>Characteristic</b>	<b>2021-2022</b>	<b>2022-2023</b>
<b>Texture (clay/silt/sand) (%)</b>		
0-30 cm	35/30/36	40/40/21
30-60 cm	33/31/36	46/39/16
60-90 cm	28/25/39	51/38/11
<b>Bulk density (g.cm<sup>-3</sup>)</b>		
0-30 cm	1.60 (0.10)	1.50 (0.13)
30-60 cm	1.64 (0.09)	1.52 (0.07)
60-90 cm	1.67 (0.07)	1.53 (0.07)
<b>Organic matter content (%)</b>		
0-30 cm	1.3	1.8
30-60 cm	1.2	1.4
60-90 cm	0.4	0.7
<b>Soil mineral nitrogen (kgN.ha<sup>-1</sup>) at sowing</b>		
<i>Fodder sorghum (0-90 cm)</i>		
0-30 cm	52 (4)	103 (10)
30-60 cm	26 (2)	69 (9)
60-90 cm	18 (3)	21 (1)
<i>Other CC treatments (0-90 cm)</i>		
0-30 cm	7 (1)	13 (4)
30-60 cm	44 (2)	126 (20)
60-90 cm	21 (9)	72 (11)
	15 (5)	41 (11)
	7 (2)	13 (3)

**Table A.3.2.** Thousand-kernel weight (TKW) and target sowing rate of each species in cover crop treatments in 2021-2022 and 2022-2023

Year	Cover crop	Species	Scientific name	Cultivar	TKW (g)	Target sowing rate (kg.ha <sup>-1</sup> )	
2021-2022	Rye	Rye	<i>Secale cereale</i>	Wastauro	16.3	35.8	
	Fodder pea/Purple vetch	Fodder pea	<i>Pisum sativum</i> L.	Arkta	100.4	44.2	
		Purple vetch	<i>Vicia bengalensis</i> L.	Titane	37.0	16.3	
		Rye/Fodder pea/Purple vetch	Rye	<i>Secale cereale</i> L.	Wastauro	16.3	12.0
	Fodder pea/Purple vetch	Fodder pea	<i>Pisum sativum</i> L.	Arkta	100.4	29.8	
		Purple vetch	<i>Vicia bengalensis</i> L.	Titane	37.0	11.0	
		Faba bean/Indian mustard/Phacelia	Faba bean	<i>Vicia faba</i> L.	Irena	514.3	84.9
	Faba bean/Indian mustard/Phacelia	Indian mustard	<i>Brassica juncea</i> L.	Vitasso	1.5	1.0	
		Phacelia	<i>Phacelia tanacetifolia</i> Benth.	Maja	1.9	3.2	
		Forage sorghum/Faba bean	Faba bean	<i>Vicia faba</i> L.	Irena	514.3	150.0
	Forage sorghum/Faba bean	Forage sorghum	<i>Sorghum bicolor</i> L.	Piper	11.0	14.0	
		Fodder radish/Hairy vetch/White mustard	Fodder radish	<i>Raphanus sativus</i> L. var. <i>oleiformis</i> Pers.	Terranova	10.8	3.2
		Hairy vetch	<i>Vicia villosa</i> Roth.	Savane	25.0	8.1	
	Fodder radish/Hairy vetch/White mustard	White mustard	<i>Sinapsis alba</i> L.	Abraham	5.1	1.7	
	2022-2023	Rye	Rye	<i>Secale cereale</i>	Wastauro	16.3	36.0
Fodder pea/Purple vetch		Fodder pea	<i>Pisum sativum</i> L.	Arkta	93.9	41.3	
		Purple vetch	<i>Vicia bengalensis</i> L.	Titane	37.0	16.0	
		Rye/Fodder pea/Purple vetch	Rye	<i>Secale cereale</i> L.	Wastauro	16.3	36.0
Fodder pea/Purple vetch		Fodder pea	<i>Pisum sativum</i> L.	Arkta	93.9	41.3	
		Purple vetch	<i>Vicia bengalensis</i> L.	Titane	37.0	16.0	
		Faba bean/Indian mustard/Phacelia	Faba bean	<i>Vicia faba</i> L.	Irena	487.0	85.0
Faba bean/Indian mustard/Phacelia		Indian mustard	<i>Brassica juncea</i> L.	Vitasso	1.5	1.0	
		Phacelia	<i>Phacelia tanacetifolia</i> Benth.	Maja	2.0	5.0	
		Forage sorghum/Faba bean	Faba bean	<i>Vicia faba</i> L.	Irena	487.0	160.0
Forage sorghum/Faba bean		Forage sorghum	<i>Sorghum bicolor</i> L.	Piper	11.0	35.0	
		Fodder radish/Hairy vetch/White mustard	Fodder radish	<i>Raphanus sativus</i> L. var. <i>oleiformis</i> Pers.	Terranova	10.8	3.5
		Hairy vetch	<i>Vicia villosa</i> Roth.	Savane	25.0	9.0	
Fodder radish/Hairy vetch/White mustard		White mustard	<i>Sinapsis alba</i> L.	Abraham	5.0	2.0	



**Table A.3.3.** Mean cover crop (CC) aboveground and belowground biomass (and standard errors), N acquired, C:N ratio and CC aboveground biomass composition (lignin, hemicellulose, cellulose concentrations) of each CC species and weeds in CC treatments in each year (2021-2022 and 2022-2023) at CC termination (highlighted data indicate mulch of sorghum at CC termination (unpublished data from previous INRAE studies)). N.D.: no data.

Cover crop + Weed	Spring 2022									
	Species + Weed	Aboveground			Belowground			Aboveground		
		Biomass t.ha <sup>-1</sup>	N acquired kgN.ha <sup>-1</sup>	C:N ratio	Biomass t.ha <sup>-1</sup>	N acquired kgN.ha <sup>-1</sup>	C:N ratio	Lignin %	Hemicellulose %	Cellulose %
Rye	Rye	1.8 ± 0.2	28.5 ± 2.4	27.5 ± 0.3	1.27 ± 0.2	8.08 ± 0.71	43.03 ± 6.76	3.2 ± 0.7	22.7±0.5	16.7±0.2
	Weed	0.3 ± 0.1	2.9 ± 0.8		N.D.	N.D.	N.D.			
	<b>Total</b>	<b>2.1 ± 0.1 a</b>	<b>31.4 ± 1.7 a</b>	<b>28.7 ± 0.5 b</b>	<b>1.27 ± 0.2 bc</b>	<b>8.08 ± 0.71 ab</b>	<b>43.03 ± 6.76 ab</b>	<b>3.2 ± 0.7 a</b>	<b>22.7±0.5 c</b>	<b>16.7±0.2 a</b>
Fodder pea/Purple vetch	Fodder pea	0.7 ± 0.1	24.1 ± 3.4	13.5 ± 0.2	0.03 ± 0.00	0.71 ± 0.09	18.1 ± 0.82	6.0 ± 0.4	10.8±0.5	12.6±0.5
	Purple vetch	0.8 ± 0.1	24.1 ± 3.4	16.2 ± 0.5	0.05 ± 0.03	1.12 ± 0.65	20.07 ± 0.15	11.6 ± 1.4	13.3±0.8	21.7±0.7
	Weed	1.0 ± 0.2	21.9 ± 2.2	20.4 ± 2.5	N.D.	N.D.	N.D.			
	<b>Total</b>	<b>2.6 ± 0.2 a</b>	<b>70.1 ± 1.7 b</b>	<b>17.5 ± 1.4 a</b>	<b>0.08 ± 0.03 a</b>	<b>1.83 ± 0.71 a</b>	<b>19.02 ± 0.63 a</b>	<b>9.0 ± 0.7 b</b>	<b>12.1 ± 0.4 ab</b>	<b>17.5 ± 0.6 a</b>
Rye/Fodder pea/Purple vetch	Rye	0.7 ± 0.1	16.8 ± 2.8	19.6 ± 0.5	0.58 ± 0.17	5.66 ± 1.45	28.08 ± 0.74	6.4 ± 0.2	22.3±0.4	16.2±1.1
	Fodder pea	0.7 ± 0.1	21.1 ± 4.3	14.6 ± 0.2	0.01 ± 0.00	0.31 ± 0.05	18.77 ± 1.09	7.3 ± 0.3	11.4±0.6	13.2±1.0
	Purple vetch	0.8 ± 0.2	23.1 ± 5.7	16.3 ± 0.5	0.04 ± 0.02	0.74 ± 0.35	23.57 ± 2.77	14.5 ± 1	15.5±1	23.9±1.0
	Weed	0.5 ± 0.1	9.4 ± 1.6	24.8 ± 0.6	N.D.	N.D.	N.D.			
	<b>Total</b>	<b>2.7 ± 0.2 a</b>	<b>70.5 ± 7.4 b</b>	<b>18.4 ± 0.5 a</b>	<b>0.62 ± 0.15 ab</b>	<b>6.71 ± 1.16 ab</b>	<b>27.27 ± 0.39 a</b>	<b>9.6 ± 0.3 b</b>	<b>16.6 ± 0.5 b</b>	<b>18 ± 0.2 a</b>
Faba bean/Indian mustard/Phacelia	Faba bean	1.4 ± 0.2	35.6 ± 5.9	17.4 ± 1.5	0.20 ± 0.01	2.82 ± 0.22	32.40 ± 5.44	8.8 ± 0.6	9.5±0.5	18.5±3.0
	Indian mustard	3.2 ± 0.2	43.8 ± 3.5	31.0 ± 1.5	1.43 ± 0.21	8.27 ± 2.48	85.33 ± 16.45	9.5 ± 1.1	12.7±1.0	25±1.0
	Phacelia	0.5 ± 0.2	6.6 ± 2.2	37.3 ± 3.8	0.1 ± 0.03	0.61 ± 0.22	73.02 ± 1.8	10.3 ± 0.3	11.7±1.0	21.7±1.2
	Weed	0.3 ± 0.1	3.8 ± 0.9	31.1 ± 3.3	N.D.	N.D.	N.D.			
	<b>Total</b>	<b>5.3 ± 0.3 b</b>	<b>89.8 ± 8.5 b</b>	<b>28.7 ± 1 b</b>	<b>1.73 ± 0.22 bc</b>	<b>11.69 ± 2.46 b</b>	<b>77.62 ± 13.63 c</b>	<b>9.5 ± 0.3 b</b>	<b>11.8 ± 0.4 ab</b>	<b>23 ± 0.7 b</b>
Forage sorghum/Faba bean	Faba bean	1.9 ± 0.2	90.4 ± 7.2	11.9 ± 0.7	0.36 ± 0.02	8.32 ± 1.17	18.33 ± 2.32	5.2 ± 0.7	9.6±2.7	14.3±0.6
	Forage Sorghum	3.6 ± 0.2	47.0 ± 6.0	35.0 ± 2.4	0.62 ± 0.04	5.37 ± 0.55	51.83 ± 1.76	N.D.	N.D.	N.D.
		<b>2.2 ± 0.16</b>	<b>25.0 ± 0.3</b>	<b>50.1 ± 4.2</b>				N.D.	N.D.	N.D.
	Weed	0.2 ± 0.1	3.1 ± 1.3	24.1 ± 3.0	N.D.	N.D.	N.D.			
	<b>Total</b>	<b>5.7 ± 0.3 b</b>	<b>118.5 ± 7.5 c</b>	<b>27 ± 1.4 b</b>	<b>0.98 ± 0.03 ab</b>	<b>13.7 ± 0.9 b</b>	<b>39.61 ± 1.65 ab</b>	<b>5.2 ± 0.7 a</b>	<b>9.6 ± 2.7 a</b>	<b>14.3 ± 0.6 a</b>
Fodder radish/Hairy vetch/White mustard	Fodder radish	2.5 ± 0.0	40.1 ± 5.2	26.0 ± 1.1	1.94 ± 0.5	17.69 ± 2.84	44.1 ± 7.78	6.7 ± 0.6	8.7±0.6	20.2±2.2
	Hairy vetch	0.3 ± 0.1	11.3 ± 1.8	12.5 ± 0.3	0.02 ± 0.01	0.61 ± 0.32	16.01 ± 0.69	5.8 ± 0.1	10.3±0.5	18.8±1.0
	White mustard	1.5 ± 0.3	16.4 ± 1.6	39.5 ± 4	0.38 ± 0.06	1.37 ± 0.21	130.69 ± 1.26	12.8 ± 1.3	16.9±1.4	33.4±1.4
	Weed	0.4 ± 0.2	5.7 ± 1.7	30.7 ± 2.2	N.D.	N.D.	N.D.			
	<b>Total</b>	<b>4.7 ± 0.5 b</b>	<b>73.6 ± 6.5 b</b>	<b>30.4 ± 1.9 b</b>	<b>2.3 ± 0.44 c</b>	<b>19.7 ± 2.4 c</b>	<b>60.3 ± 4.2 bc</b>	<b>8.7 ± 0.3 b</b>	<b>11.6 ± 0.2 ab</b>	<b>24.7 ± 0.8 b</b>
<i>p</i> CC		<0.001	<0.001	<0.001	<0.001	<0.001	<0.001	<0.001	<0.001	<0.001

**Table A.3.3 (Continued)**

Cover crop + Weed	Spring 2023									
	Species + Weed	Aboveground			Belowground			Aboveground		
		Biomass t.ha <sup>-1</sup>	N acquired kg N.ha <sup>-1</sup>	C:N ratio	Biomass t.ha <sup>-1</sup>	N acquired kg N.ha <sup>-1</sup>	C:N ratio	Lignin %	Hemicellulose %	Cellulose %
Rye	Rye	1.8 ± 0.4	37.3 ± 5.6	22.5 ± 1.1	0.81 ± 0.17	14.84 ± 3.7	24.33 ± 2.01	4.3 ± 0.5	19.9 ± 0.2	19.4 ± 0.2
	Weed	1.4 ± 0.3	15.9 ± 2.4	36.6 ± 2.8	N.D.	N.D.	N.D.			
	<b>Total</b>	<b>3.2 ± 0.2 a</b>	<b>53.2 ± 4.1 a</b>	<b>29.1 ± 1.8 ab</b>	<b>0.81 ± 0.17 a</b>	<b>14.84 ± 3.70 ab</b>	<b>24.33 ± 2.01 a</b>	<b>4.3 ± 0.5 a</b>	<b>19.9 ± 0.2 c</b>	<b>19.4 ± 0.2 a</b>
Fodder pea/Purple vetch	Fodder pea	1.0 ± 0.3	39.9 ± 13.2	12.0 ± 0.4	0.07 ± 0.04	2.7 ± 1.32	11.59 ± 0.3	8.4 ± 1.0	12.8 ± 1.0	15.2 ± 1.2
	Purple vetch	0.4 ± 0.3	17.2 ± 11.6	15.3 ± 0.2	0.04 ± 0.02	1.2 ± 0.73	13.85 ± 0.38	22.1 ± 5.3	18.7 ± 3.2	20.1 ± 0.9
	<b>Total</b>	<b>5.1 ± 0.6 a</b>	<b>105.8 ± 3.1 b</b>	<b>27.3 ± 3.7 ab</b>	<b>0.11 ± 0.04 a</b>	<b>3.9 ± 1.29 a</b>	<b>12.35 ± 0.44 a</b>	<b>11.3 ± 1.3 b</b>	<b>13.9 ± 0.8 b</b>	<b>17.6 ± 0.4 a</b>
Rye/Fodder pea/Purple vetch	Rye	0.1 ± 0.1	4.7 ± 2.6	17.5 ± 1.3	0.05 ± 0.02	1.16 ± 0.47	19.46 ± 1.86	5 ± 0.5	20.6 ± 0.6	19.1 ± 1.2
	Fodder pea	0.7 ± 0.2	26.1 ± 5.5	12.3 ± 0.3	0.05 ± 0.01	1.86 ± 0.41	11.28 ± 0.30	9.2 ± 0.2	12.9 ± 0.2	15.6 ± 0.7
	<b>Total</b>	<b>4.0 ± 0.3 a</b>	<b>92.4 ± 7.3 ab</b>	<b>26.3 ± 2.1 ab</b>	<b>0.15 ± 0.01 a</b>	<b>4.43 ± 0.18 a</b>	<b>15.59 ± 1.12 a</b>	<b>10.2 ± 0.1 b</b>	<b>14.3 ± 0.2 b</b>	<b>19.6 ± 0.2 a</b>
Faba bean/Indian mustard/Phacelia	Faba bean	3.4 ± 0.4	128.6 ± 23.2	12.7 ± 0.7	0.47 ± 0.02	18.15 ± 0.99	11.57 ± 0.43	9.8 ± 1.1	10.2 ± 1.0	16.1 ± 0.9
	Indian mustard	1.6 ± 0.7	27.9 ± 11.1	23.3 ± 1.8	0.25 ± 0.13	1.44 ± 0.75	85.33 ± 0.00	9.7 ± 1.9	12.9 ± 1.0	22.3 ± 2.6
	<b>Total</b>	<b>5.4 ± 0.4 a</b>	<b>165.5 ± 15.3 c</b>	<b>16.4 ± 2.2 a</b>	<b>0.73 ± 0.12 a</b>	<b>19.61 ± 0.25 b</b>	<b>34.57 ± 8.67 a</b>	<b>10.3 ± 0.4 b</b>	<b>11.0 ± 0.6 ab</b>	<b>18.6 ± 1 a</b>
Forage sorghum/Faba bean	Faba bean	4.7 ± 0.2	169.5 ± 6.7	12.8 ± 1.1	0.55 ± 0.11	18.21 ± 1.71	13.17 ± 1.37	7.9 ± 0.7	9.0 ± 0.3	14 ± 0.5
	Forage Sorghum	8.2 ± 1.2	93.8 ± 8.5	40.6 ± 5.8	3.65 ± 0.39	28.73 ± 4.29	41.73 ± 7.80	N.D.	N.D.	N.D.
	<b>Total</b>	<b>13.1 ± 0.9 b</b>	<b>232.2 ± 8.6 d</b>	<b>30.7 ± 4.1 b</b>	<b>4.2 ± 0.44 b</b>	<b>46.9 ± 3.1 c</b>	<b>38.39 ± 7.35 a</b>	<b>7.9 ± 0.7 ab</b>	<b>9.0 ± 0.3 ab</b>	<b>14 ± 0.5 a</b>
Fodder radish/Hairy vetch/White mustard	Fodder radish	0.7 ± 0.3	15 ± 5.2	21 ± 3.7	0.24 ± 0.12	2.36 ± 1.15	44.1 ± 0.00	3 ± 0.5	7.8 ± 0.4	15.9 ± 0.8
	Hairy vetch	0.01 ± 0.00	0.8 ± 0.4	11.6 ± 0.5	0.00 ± 0.00	0.04 ± 0.02	11.00 ± 0.44	9.3 ± 2.1	9.8 ± 1.3	13 ± 1.5
	<b>Total</b>	<b>4.1 ± 0.7 a</b>	<b>63.7 ± 8.4 ab</b>	<b>31.3 ± 1.2 b</b>	<b>0.63 ± 0.2 a</b>	<b>3.81 ± 1.45 a</b>	<b>103.04 ± 8.92 b</b>	<b>13.6 ± 0.9 b</b>	<b>14.2 ± 0.3 b</b>	<b>32.5 ± 1 b</b>
<i>p</i> CC		<0.001	0.032	<0.001	<0.001	<0.001	<0.001	<0.01	<0.001	<0.001

**Table A.3.4.** Soil mineral nitrogen (SMN) (mean  $\pm$  standard errors) ( $\text{kgN}\cdot\text{ha}^{-1}$ ) and soil water (mm) for three depths (0-30, 30-60 and 60-90 cm) by cover crop (CC) treatment and tilled bare soil at cover crop (CC) termination in 2021-2022 and 2022-2023. NS: not significant. Different letters indicate significant ( $p < 0.05$ ) differences between CC treatments for each year, using Tukey's test. NS: not significant.

Cover crop + Weed	Depth	Spring 2022		Spring 2023	
		SMN $\text{kgN}\cdot\text{ha}^{-1}$	Soil water mm	SMN $\text{kgN}\cdot\text{ha}^{-1}$	Soil water mm
Rye	0-30	4 $\pm$ 2 a	78 $\pm$ 6	8 $\pm$ 1 a	72 $\pm$ 4 b
	30-60	9 $\pm$ 0 a	82 $\pm$ 7	6 $\pm$ 1 a	90 $\pm$ 4 c
	60-90	5 $\pm$ 1 a	87 $\pm$ 4	3 $\pm$ 0 a	90 $\pm$ 5
	<i>Total</i>	17 $\pm$ 1 a	247 $\pm$ 17	18 $\pm$ 2 a	252 $\pm$ 12 b
Fodder pea/Purple vetch	0-30	12 $\pm$ 2 c	73 $\pm$ 5	9 $\pm$ 1 a	61 $\pm$ 2 a
	30-60	9 $\pm$ 1 a	75 $\pm$ 5	7 $\pm$ 1 a	78 $\pm$ 4 a
	60-90	5 $\pm$ 1 a	82 $\pm$ 4	4 $\pm$ 1 a	89 $\pm$ 9
	<i>Total</i>	26 $\pm$ 1 a	230 $\pm$ 14	21 $\pm$ 2 a	229 $\pm$ 13 a
Rye/Fodder pea/Purple vetch	0-30	9 $\pm$ 2 bc	71 $\pm$ 4	10 $\pm$ 1 a	65 $\pm$ 3 ab
	30-60	8 $\pm$ 1 a	72 $\pm$ 2	7 $\pm$ 0 a	83 $\pm$ 3 abc
	60-90	5 $\pm$ 1 a	80 $\pm$ 1	3 $\pm$ 0 a	95 $\pm$ 6
	<i>Total</i>	22 $\pm$ 1 a	224 $\pm$ 6	21 $\pm$ 1 a	244 $\pm$ 8 ab
Faba bean/Indian mustard/Phacelia	0-30	9 $\pm$ 2 bc	71 $\pm$ 6	11 $\pm$ 1 a	66 $\pm$ 3 ab
	30-60	10 $\pm$ 1 a	77 $\pm$ 9	8 $\pm$ 1 a	90 $\pm$ 3 bc
	60-90	5 $\pm$ 1 a	86 $\pm$ 5	4 $\pm$ 0 a	98 $\pm$ 5
	<i>Total</i>	24 $\pm$ 1 a	234 $\pm$ 20	24 $\pm$ 2 a	255 $\pm$ 7 b
Forage sorghum/Faba bean	0-30	10 $\pm$ 1 bc	70 $\pm$ 5	14 $\pm$ 1 ab	68 $\pm$ 3 ab
	30-60	8 $\pm$ 1 a	72 $\pm$ 4	8 $\pm$ 1 a	80 $\pm$ 6 ab
	60-90	5 $\pm$ 1 a	81 $\pm$ 3	4 $\pm$ 0 a	92 $\pm$ 6
	<i>Total</i>	22 $\pm$ 1 a	222 $\pm$ 12	26 $\pm$ 1 a	240 $\pm$ 16 ab
Fodder radish/Hairy vetch/White mustard	0-30	8 $\pm$ 2 b	75 $\pm$ 8	10 $\pm$ 1 a	68 $\pm$ 4 ab
	30-60	11 $\pm$ 1 a	81 $\pm$ 11	8 $\pm$ 1 a	90 $\pm$ 5 c
	60-90	5 $\pm$ 1 a	87 $\pm$ 7	4 $\pm$ 1 a	94 $\pm$ 5
	<i>Total</i>	24 $\pm$ 1 a	242 $\pm$ 25	22 $\pm$ 2 a	252 $\pm$ 10 b
Bare soil	0-30	12 $\pm$ 4 c	71 $\pm$ 2	33 $\pm$ 5 b	85 $\pm$ 4 c
	30-60	16 $\pm$ 1 b	75 $\pm$ 0	27 $\pm$ 3 b	101 $\pm$ 4 d
	60-90	13 $\pm$ 2 b	82 $\pm$ 1	28 $\pm$ 2 b	102 $\pm$ 7
	<i>Total</i>	41 $\pm$ 2 b	228 $\pm$ 2	88 $\pm$ 8 b	288 $\pm$ 13 c
<i>p</i> CC	0-30	0.02	NS	0.033	<0.001
	30-60	<0.01	NS	<0.001	<0.001
	60-90	<0.01	NS	<0.001	0.06
	<i>Total</i>	<0.001	NS	0.035	<0.001

**Table A.3.5.** Mean final emergence rate of sunflower (and standard errors) by cover crop (CC) treatment in 2021-2022 and 2022-2023. The sowing density of sunflower was 8.8 plants.m<sup>-2</sup>. Different letters indicate significant ( $p < 0.05$ ) differences between CC treatments each year, using Tukey's test. NS: not significant.

Cover crop treatment	2021-2022	2022-2023
	Final emergence rate plant.m-2	Final emergence rate plant.m-2
Rye	5.4 (0.9) a	6.6 (0.6) ab
Pea+Vetch	5.4 (0.8) a	5.7 (0.7) a
Rye+Pea+Vetch	5.7 (0.2) ab	6.9 (0.7) bc
Faba bean+Mustard+Phacelia	6.2 (0.5) ab	8.0 (0.2) c
Sorghum→Faba bean	6.3 (0.3) ab	7.5 (0.4) bc
Radish+Vetch+Mustard	5.3 (0.7) a	7.3 (0.4) bc
Tilled bare soil	6.6 (0.4) b	7.4 (0.3) bc
Year	5.7 (0.5) a	7.1 (0.5) b
<i>p</i> CC	$p < 0.001$	$< 0.001$
<i>p</i> Sunflower varieties	$p < 0.001$	$< 0.01$
<i>p</i> CC X Sunflower varieties	NS	NS
<i>p</i> year		$< 0.001$
<i>p</i> CC		$< 0.001$
<i>p</i> Sunflower varieties		$< 0.001$
<i>p</i> CC X Sunflower varieties		NS
<i>p</i> CC X year		0.01
<i>p</i> Sunflower varieties X year		NS
<i>p</i> CC X Sunflower varieties X year		NS

**Table A.3.6.** Mean Nitrogen Nutrition Index (NNI) of sunflower (and standard errors) at vegetative and flowering stages on variety MAS 98K by cover crop (CC) treatment in 2021-2022 and 2022-2023. Different letters indicate significant ( $p < 0.05$ ) differences between CC treatments using Tukey's test. NS: not significant.

Year	Cover crop treatment	NNI at vegetative stage	NNI at flowering stage
2021-2022	Rye	0.54 (0.05) a	0.52 (0.03) a
	Pea+Vetch	0.76 (0.05) b	0.66 (0.05) a
	Rye+Pea+Vetch	0.65 (0.05) ab	0.70 (0.04) a
	Faba bean+Mustard+Phacelia	0.68 (0.07) ab	0.54 (0.04) a
	Sorghum→Faba bean	0.78 (0.03) b	0.71 (0.06) a
	Radish+Vetch+Mustard	0.66 (0.06) ab	0.70 (0.08) a
	Tilled bare soil	0.96 (0.03) c	0.79 (0.09) a
	Year	0.72 (0.05) b	0.66 (0.06) b
	$p$ CC	$p < 0.001$	NS
	2022-2023	Rye	0.43 (0.05) a
Pea+Vetch		0.41 (0.03) a	0.45 (0.07) abc
Rye+Pea+Vetch		0.36 (0.03) a	0.42 (0.02) ab
Faba bean+Mustard+Phacelia		0.65 (0.09) abc	0.41 (0.04) ab
Sorghum→Faba bean		0.74 (0.13) bc	0.56 (0.01) bc
Radish+Vetch+Mustard		0.49 (0.03) ab	0.38 (0.02) ab
Tilled bare soil		0.80 (0.04) c	0.63 (0.04) c
Year		0.51 (0.05) a	0.46 (0.04) a
$p$ CC		$p < 0.001$	$p < 0.01$
$p$ CC		$p < 0.001$	$p < 0.001$
$p$ year	$p < 0.001$	$p < 0.001$	
$p$ CC * year	NS	NS	

**Table A.3.7.** Area under the cover (AUC) of normalized green cover and of green cover of sunflower (mean  $\pm$  standard errors) based on the sum of degree days by cover crop (CC) treatment in 2022-2023. Different letters indicate significant ( $p < 0.05$ ) differences between CC, using Tukey's test. NS: not significant.

2022-2023 Cover crop + Weed	AUC of normalized green cover .°C.d	AUC of green cover %.°C.d
Rye	283.3 $\pm$ 9.0 c	10170.2 $\pm$ 1514.4 a
Pea/Vetch	277.1 $\pm$ 19.7 bc	15968.8 $\pm$ 1146.5 b
Rye/Pea/Vetch	289.3 $\pm$ 32.7 c	15435.1 $\pm$ 2172.1 b
Faba bean/Mustard/Phacelia	232.0 $\pm$ 4.0 ab	15389.3 $\pm$ 1280.6 b
Sorghum/Faba bean	218.2 $\pm$ 7.5 a	14617.6 $\pm$ 1493.4 ab
Radish/Vetch/Mustard	250.9 $\pm$ 12.9 abc	12881.3 $\pm$ 1576.5 ab
Tilled bare soil	213.9 $\pm$ 14.5 a	15823.8 $\pm$ 1736.9 b
<i>p</i> CC	0.03	< 0.01
<i>p</i> Sunflower varieties	0.02	0.03
<i>p</i> CC X Sunflower varieties	NS	NS

**Table A.3.8.** Results of analysis of variance for the effect of cover crop (CC) treatments and sunflower varieties and their interactions on sunflower growth in 2021-2022, 2022-2023 and both years combined. NS: not significant.

Year	Treatment	Biovolume rate m <sup>3</sup> .°C <sup>-1</sup> .d <sup>-1</sup>	Maximum of biovolume m <sup>3</sup>	Maximum of height m	Final aboveground biomass t.ha <sup>-1</sup>	Harvest index	Water use efficiency for biomass kg.ha <sup>-1</sup> .mm <sup>-1</sup>
2021-2022 & 2022-2023	Year	< 0.001	< 0.001	< 0.001	0.01	< 0.001	< 0.001
	CC	< 0.001	< 0.001	< 0.001	< 0.001	NS	< 0.001
	Sunflower varieties	< 0.001	< 0.01	< 0.001	0.08	< 0.001	0.02
	CC X Sunflower varieties	NS	NS	NS	NS	NS	NS
	Year X CC	< 0.001	< 0.001	< 0.001	< 0.001	< 0.001	< 0.001
	Year X Sunflower varieties	< 0.01	NS	0.02	0.01	< 0.01	< 0.01
	Year X CC X Sunflower varieties	NS	NS	NS	0.02	NS	NS
2021-2022	CC	< 0.001	< 0.001	< 0.01	< 0.001	< 0.001	< 0.001
	Sunflower varieties	< 0.001	NS	< 0.001	< 0.001	< 0.001	< 0.001
	CC X Sunflower varieties	NS	NS	NS	NS	NS	NS
2022-2023	CC	< 0.001	< 0.001	< 0.001	< 0.001	NS	< 0.001
	Sunflower varieties	< 0.001	< 0.01	< 0.01	NS	0.01	NS
	CC X Sunflower varieties	NS	NS	NS	NS	NS	NS

**Table A.3.9.** Leaf area index (LAI) (mean and standard error) of sunflower by cover crop (CC) treatment and varieties in 2021-2022 and 2022-2023. Different letters indicate significant ( $p < 0.05$ ) differences between CC treatments using Tukey's test. NS: not significant. N.D.: no data.

Cover crop treatment	2021-2022		2022-2023
	LAI of MAS 98K	LAI of MAS 98K	LAI of all sunflower varieties
Rye	1.2 (0.3) a	1.2 (0.3) a	1.1 (0.1) a
Pea+Vetch	1.4 (0.1) ab	1.8 (0.2) a	1.8 (0.3) a
Rye+Pea+Vetch	1.8 (0.2) ab	2.0 (0.3) ab	1.7 (0.3) a
Faba bean+Mustard+Phacelia	1.8 (0.2) ab	2.6 (0.2) ab	2.8 (0.2) b
Sorghum→Faba bean	2.2 (0.3) ab	3.9 (0.3) b	3.3 (0.4) b
Radish+Vetch+Mustard	1.7 (0.1) ab	1.7 (0.1) a	1.8 (0.1) a
Tilled bare soil	2.7 (0.2) b	4.1 (0.4) b	3.5 (0.5) b
<i>p</i> CC	$p < 0.01$	$p < 0.01$	$p < 0.001$
<i>p</i> sunflower varieties	N.D.	N.D.	NS
<i>p</i> CC X sunflower varieties	N.D.	N.D.	NS



**Table A.3.10** Mean root:shoot biomass and root biomass of sunflower by cover crop (CC) treatment in 2021-2022, 2022-2023 and both years, at maturity stage. Different letters indicate significant ( $p < 0.05$ ) differences between CC treatments using Tukey's test. NS: not significant.

Year	Cover crop treatment	Root:shoot biomass	Root biomass (t.ha <sup>-1</sup> )
2021-2022	Rye	0.12 (0.01)	0.5 (0.2) a
	Pea+Vetch	0.16 (0.02)	1.2 (0.1) b
	Rye+Pea+Vetch	0.19 (0.02)	0.9 (0.2) ab
	Faba bean+Mustard+Phacelia	0.14 (0.03)	1.1 (0.1) ab
	Sorghum→Faba bean	0.17 (0.00)	1.2 (0.2) b
	Radish+Vetch+Mustard	0.13 (0.01)	0.7 (0.1) ab
	Tilled bare soil	0.12 (0.01)	1.2 (0.1) b
	Year	0.15 (0.02) b	1.0 (0.2) b
	<i>p</i> CC	0.05	0.01
	2022-2023	Rye	0.07 (0.01)
Pea+Vetch		0.11 (0.01)	0.5 (0.1) ab
Rye+Pea+Vetch		0.11 (0.01)	0.6 (0.2) ab
Faba bean+Mustard+Phacelia		0.16 (0.05)	0.6 (0.1) ab
Sorghum→Faba bean		0.13 (0.01)	0.8 (0.1) b
Radish+Vetch+Mustard		0.08 (0.01)	0.5 (0.1) ab
Tilled bare soil		0.11 (0.01)	0.8 (0.1) b
Year		0.09 (0.02) a	0.6 (0.2) a
<i>p</i> CC		$p < 0.001$	0.03
2021-2022 2022-2023		Rye	0.08 (0.02) a
	Pea+Vetch	0.13 (0.02) ab	0.9 (0.3) ab
	Rye+Pea+Vetch	0.14 (0.03) b	0.8 (0.2) ab
	Faba bean+Mustard+Phacelia	0.14 (0.04) b	0.9 (0.3) ab
	Sorghum→Faba bean	0.14 (0.02) b	1.0 (0.2) b
	Radish+Vetch+Mustard	0.10 (0.02) ab	0.6 (0.1) ab
	Tilled bare soil	0.11 (0.01) ab	1.0 (0.2) b
	<i>p</i> CC	0.01	$p < 0.001$
	<i>p</i> year	$p < 0.001$	$p < 0.001$
	<i>p</i> CC * year	NS	NS

**Table A.3.11.** Results of analysis of variance for the effect of cover crop (CC) treatments and sunflower varieties and their interactions on sunflower productivity in 2021-2022, 2022-2023 and both years combined. NS: not significant.

Treatment	Yield t.ha <sup>-1</sup>	Seed number	TKW g	Oil %	Protein %
2021-2022	2.8 (0.1) b	973 (13) b	49 (0.6) b	53 (0.2) a	12.7 (0.02) b
2022-2023	2.5 (0.1) a	822 (16) a	41 (0.5) a	54 (0.2) b	11.1 (0.01) a
Year	<i>p</i>	< 0.001	< 0.001	< 0.001	< 0.001
Rye	1.6 (0.2) a	667 (30) a	41 (1) a	55 (0.5) c	11.1 (0.04) a
Pea+Vetch	2.7 (0.3) bcd	987 (31) cd	49 (1) c	53 (0.5) ab	12.7 (0.04) bc
Rye+Pea+Vetch	2.5 (0.1) bc	874 (30) bc	45 (1) abc	54 (0.5) bc	11.1 (0.03) a
Faba bean+Mustard+Phacelia	3.2 (0.1) cd	977 (32) cd	46 (1) bc	55 (0.5) c	11.7 (0.04) ab
Sorghum→Faba bean	2.7 (0.2) bc	903 (31) bc	43 (1) ab	53 (0.5) ab	12.2 (0.04) abc
Radish+Vetch+Mustard	2.3 (0.1) ab	806 (30) ab	45 (1) abc	54 (0.5) bc	10.6 (0.04) a
Tilled bare soil	3.4 (0.1) d	1066 (30) d	45 (1) abc	52 (0.6) a	12.7 (0.03) c
CC	<i>p</i>	< 0.001	< 0.001	< 0.001	< 0.001
MAS 86OL		916 (18) bc		53 (0.3) a	12.2 (0.03) c
MAS 89M		847 (17) a		53 (0.3) a	11.7 (0.03) ab
MAS 98K		875 (17) ab		54 (0.3) a	11.1 (0.03) a
CARRERA		950 (20) c		55 (0.2) b	12.2 (0.02) bc
Sunflower varieties	<i>p</i>	NS	< 0.001	NS	< 0.001
2021-2022	Rye	781 (34) bc	47 (1.4) cde	54 (0.6) abcdef	12.2 (0.1) bcd
	Pea+Vetch	1064 (36) e	51 (1.6) e	52 (0.6) ab	13.8 (0.1) d
	Rye+Pea+Vetch	1000 (35) de	49 (1.4) de	53 (0.6) abcde	12.7 (0.1) cd
	Faba bean+Mustard+Phacelia	1014 (35) de	51 (1.5) e	54 (0.6) abcdef	12.2 (0.1) cd
	Sorghum→Faba bean	957 (35) cde	46 (1.4) cde	53 (0.6) abcdef	12.2 (0.1) bcd
	Radish+Vetch+Mustard	872 (35) bcd	50 (1.5) e	53 (0.6) abcdef	12.2 (0.1) bcd
	Tilled bare soil	1120 (35) e	47 (1.4) cde	52 (0.6) abcd	13.3 (0.1) d
2022-2023	Rye	553 (39) a	35 (1.2) a	55 (0.7) abcdef	10.1 (0.1) a
	Pea+Vetch	912 (39) bcd	47 (1.6) cde	54 (0.7) cdef	11.1 (0.1) abc
	Rye+Pea+Vetch	749 (40) ab	42 (1.4) bc	55 (0.7) bcdef	10.1 (0.1) a
	Faba bean+Mustard+Phacelia	940 (42) bcde	42 (1.4) bcd	56 (0.7) ef	10.6 (0.1) ab
	Sorghum→Faba bean	850 (39) bcd	39 (1.4) ab	53 (0.7) abcdef	11.7 (0.1) abc
	Radish+Vetch+Mustard	739 (39) ab	41 (1.4) abc	55 (0.7) abcdef	10.1 (0.1) a
	Tilled bare soil	1012 (40) de	44 (1.5) bcde	53 (0.7) abcdef	12.2 (0.1) cd
Year X CC	<i>p</i>	NS	0.04	< 0.001	0.03
2021-2022	MAS 86OL				13.3 (0.03) d
	MAS 89M				12.6 (0.03) cd
	MAS 98K				11.9 (0.03) bc
	CARRERA				12.7 (0.03) d
2022-2023	MAS 86OL				11.2 (0.04) ab
	MAS 89M				10.4 (0.04) a
	MAS 98K				10.7 (0.04) a
	CARRERA				11.2 (0.04) ab
Year X Sunflower varieties	<i>p</i>	NS	NS	NS	NS
Year X CC X Sunflower varieties	<i>p</i>	NS	NS	NS	NS
CC X Sunflower varieties	<i>p</i>	NS	NS	NS	NS

**Table A.3.12.** Results of analysis of variance for each CC treatments (F+M+P: Faba bean+Mustard+Phacelia, R+P+V: Rye+Pea+Vetch, TBS: Tilled Bare Soil) in both years to study the effect of sunflower varieties on productivity. The mixtures Faba bean+Mustard+Phacelia in 2021-2022 and Rye+Pea+Vetch in 2022-2023 correspond to the both mixtures which extend the grain filling duration. NS: not significant. SGDD: Sum of Growing Degree Days

	Varieties	2021-2022			2022-2023		
		F+M+P	R+P+V	TBS	F+M+P	R+P+V	TBS
SGDD from sowing to maturity (°C.d)	<b>MAS 86OL</b>	2399 (45.8)	2271.8 (58.6)	2158.8 (41.8)	2212.3 (112.2)	2353.7 (122.3)	2026.3 (48.9)
	<b>MAS 89M</b>	2455 (30.6)	2271.8 (58.6)	2200.5 (48.2)	2067.3 (86.1)	2253.7 (101.7)	1904.7 (32.6)
	<b>MAS 98K</b>	2369.5 (53.9)	2242.3 (41.8)	2117 (0)	2203.7 (133.1)	2336.7 (114.8)	1904.7 (32.6)
	<b>CARRERA</b>	2372.5 (29.5)	2242.3 (41.8)	2158.8 (41.8)	2126.7 (69.5)	2374 (77.9)	1990.7 (14.7)
<i>p</i>		.	NS	NS	NS	.	NS
Yield (t.ha <sup>-1</sup> )	<b>MAS 86OL</b>	3 (0.3)	2.9 (0.3)	3 (0.3)	3.4 (0.3)	2.0 (0.2) a	3.3 (0.7)
	<b>MAS 89M</b>	3.2 (0.1)	2.7 (0.3)	3.1 (0.2)	3.3 (0.4)	2.1 (0.2) ab	3.2 (0.3)
	<b>MAS 98K</b>	3.2 (0.2)	2.4 (0.2)	4 (0.4)	2.7 (0.3)	3.0 (0.6) b	3.4 (0.3)
	<b>CARRERA</b>	3.5 (0.0)	3 (0.3)	3.7 (0.2)	3.2 (0.5)	2.0 (0.2) ab	3.4 (0.2)
<i>p</i>		NS	NS	NS	NS	0.05	NS
TKW (g)	<b>MAS 86OL</b>	50.4 (2.4)	48.3 (2.1)	46.2 (2.1)	42.1 (1.8)	41.7 (2.3) ab	44.4 (2.9)
	<b>MAS 89M</b>	50.4 (0.6)	47.4 (1.9)	45.9 (2.2)	42.2 (2.7)	40.7 (1.4) a	44.1 (3.1)
	<b>MAS 98K</b>	51.1 (2.6)	49.8 (1.8)	48 (0.9)	41.6 (1)	47.1 (3.7) b	46.3 (2.2)
	<b>CARRERA</b>	52.9 (0.9)	50.2 (2)	46.9 (1.7)	41.9 (0.3)	40.3 (3.1) a	42.7 (2.0)
<i>p</i>		NS	NS	NS	NS	0.02	NS
Seed oil concentration (%)	<b>MAS 86OL</b>	52.9 (0.3) a	52.6 (1.1)	50.9 (1.8)	55.6 (0.7)	55.1 (2.1)	52.4 (1.0)
	<b>MAS 89M</b>	53.7 (0.4) ab	51.7 (0.3)	51.8 (1.5)	55.6 (1.0)	55.3 (0.8)	52.9 (1.3)
	<b>MAS 98K</b>	54.6 (0.5) ab	51.9 (1.5)	52.8 (0.5)	55.9 (1.5)	54.5 (0.6)	51.4 (1.8)
	<b>CARRERA</b>	54.9 (0.2) b	54.0 (0.6)	52.9 (1.3)	55.9 (0.8)	56.4 (0.3)	54.1 (1.1)
<i>p</i>		0.03	NS	NS	NS	NS	NS
Seed N concentration (%)	<b>MAS 86OL</b>	2.5 (0.1)	2.4 (0.1) ab	2.6 (0.1)	2 (0.0)	2 (0.1)	2.4 (0.0)
	<b>MAS 89M</b>	2.3 (0.1)	2.5 (0.1) ab	2.4 (0.2)	2.1 (0.0)	1.8 (0.1)	2.4 (0.2)
	<b>MAS 98K</b>	2.2 (0.0)	2.2 (0.0) a	2.4 (0.1)	1.9 (0.0)	2 (0.1)	2.3 (0.1)
	<b>CARRERA</b>	2.3 (0.1)	2.5 (0.1) b	2.5 (0.2)	2.1 (0.2)	1.7 (0.1)	2.4 (0.1)
<i>p</i>		NS	0.03	NS	NS	NS	NS
Harvest index	<b>MAS 86OL</b>	0.4 (0.0)	0.4 (0.0) a	0.4 (0.0)	0.3 (0.0)	0.3 (0.0)	0.3 (0.0)
	<b>MAS 89M</b>	0.4 (0.0)	0.4 (0.0) a	0.3 (0.0)	0.3 (0.0)	0.4 (0.0)	0.4 (0.0)
	<b>MAS 98K</b>	0.4 (0.0)	0.5 (0.0) b	0.4 (0.0)	0.5 (0.1)	0.4 (0.1)	0.4 (0.0)
	<b>CARRERA</b>	0.4 (0.0)	0.4 (0.0) a	0.4 (0.0)	0.4 (0.0)	0.4 (0.0)	0.3 (0.0)
<i>p</i>		NS	0.001	NS	NS	NS	NS

**Table A.3.13.** Variability in establishment, growth and development of sunflower varieties in 2021-2022 and 2022-2023. Different letters indicate significant ( $p < 0.05$ ) differences between sunflower varieties each year, using Tukey's test. NS: no significant. N.D.: no data. SDGG: Sum of Growing Degree Days, AUC: Area Under the Curve

Characteristic	Variety	2021-2022	2022-2023
Final emergence rate (plants.m <sup>-2</sup> )	MAS 86OL	5.3 (0.3) a	6.8 (0.2) a
	MAS 89M	6.3 (0.1) b	7.1 (0.4) ab
	MAS 98K	6.2 (0.2) b	7.6 (0.2) b
	CARRERA	5.7 (0.3) ab	6.8 (0.4) a
<i>p</i>		0.001	0.001
Maximum biovolume (m <sup>3</sup> )	MAS 86OL	5.2 (0.4)	10.3 (1.1) b
	MAS 89M	5.6 (0.3)	10.5 (1.3) b
	MAS 98K	5.1 (0.4)	9.4 (1.1) a
	CARRERA	5.5 (0.5)	10.2 (1.2) ab
<i>p</i>		NS	0.001
Maximum height (m)	MAS 86OL	144.0 (3.3) c	174.2 (8.7) ab
	MAS 89M	141.0 (3.7) b	179.2 (10.3) b
	MAS 98K	136.2 (4.5) a	167.9 (8.2) a
	CARRERA	142.0 (3.2) bc	175.1 (8.3) ab
<i>p</i>		0.001	0.01
Final aboveground biomass (t.ha <sup>-1</sup> )	MAS 86OL	3.8 (0.3) a	4.9 (0.7)
	MAS 89M	4.5 (0.4) ab	4.2 (0.7)
	MAS 98K	3.9 (0.5) a	4.4 (0.4)
	CARRERA	4.8 (0.6) b	4.7 (0.6)
<i>p</i>		0.001	NS
Leaf Area Index (m <sup>2</sup> .m <sup>2</sup> )	MAS 86OL		2.3 (0.3)
	MAS 89M		2.2 (0.2)
	MAS 98K	N.D.	2.4 (0.3)
	CARRERA		2.2 (0.2)
<i>p</i>			NS
Percentage of flowering plant date 1 (%)	MAS 86OL	57 (2) b	0 (0)
	MAS 89M	56 (2) b	0 (0)
	MAS 98K	67 (1) c	0 (0)
	CARRERA	48 (2) a	0 (0)
<i>p</i>		0.001	NS
Percentage of flowering plant date 2 (%)	MAS 86OL	91 (1) ab	79 (1) bc
	MAS 89M	93 (0) b	75 (1) b
	MAS 98K	88 (0) a	80 (1) c
	CARRERA	91 (0) ab	70 (2) a
<i>p</i>		0.01	0.001
SDGG from sowing to maturity (°C.d)	MAS 86OL	2313.3 (32.8) b	2190 (43.6) c
	MAS 89M	2305.9 (34.6) ab	2100.2 (45.4) a
	MAS 98K	2254.8 (31.1) a	2131.5 (53.9) ab
	CARRERA	2301.7 (37.0) ab	2174.4 (51.3) bc
<i>p</i>		0.02	0.001
AUC of normalized green cover (°C.d)	MAS 86OL		243.8 (24.9) a
	MAS 89M	N.D.	254.0 (20.7) ab
	MAS 98K		243.8 (19.6) a
	CARRERA		266.9 (24.9) b
<i>p</i>			0.02
AUC of green cover (%.°C.d)	MAS 86OL		14486 (2197.0) ab
	MAS 89M		14423.6 (1846.3) ab
	MAS 98K	N.D.	12441.8 (2138.2) a
	CARRERA		15954.9 (2186.4) b
<i>p</i>			0.03

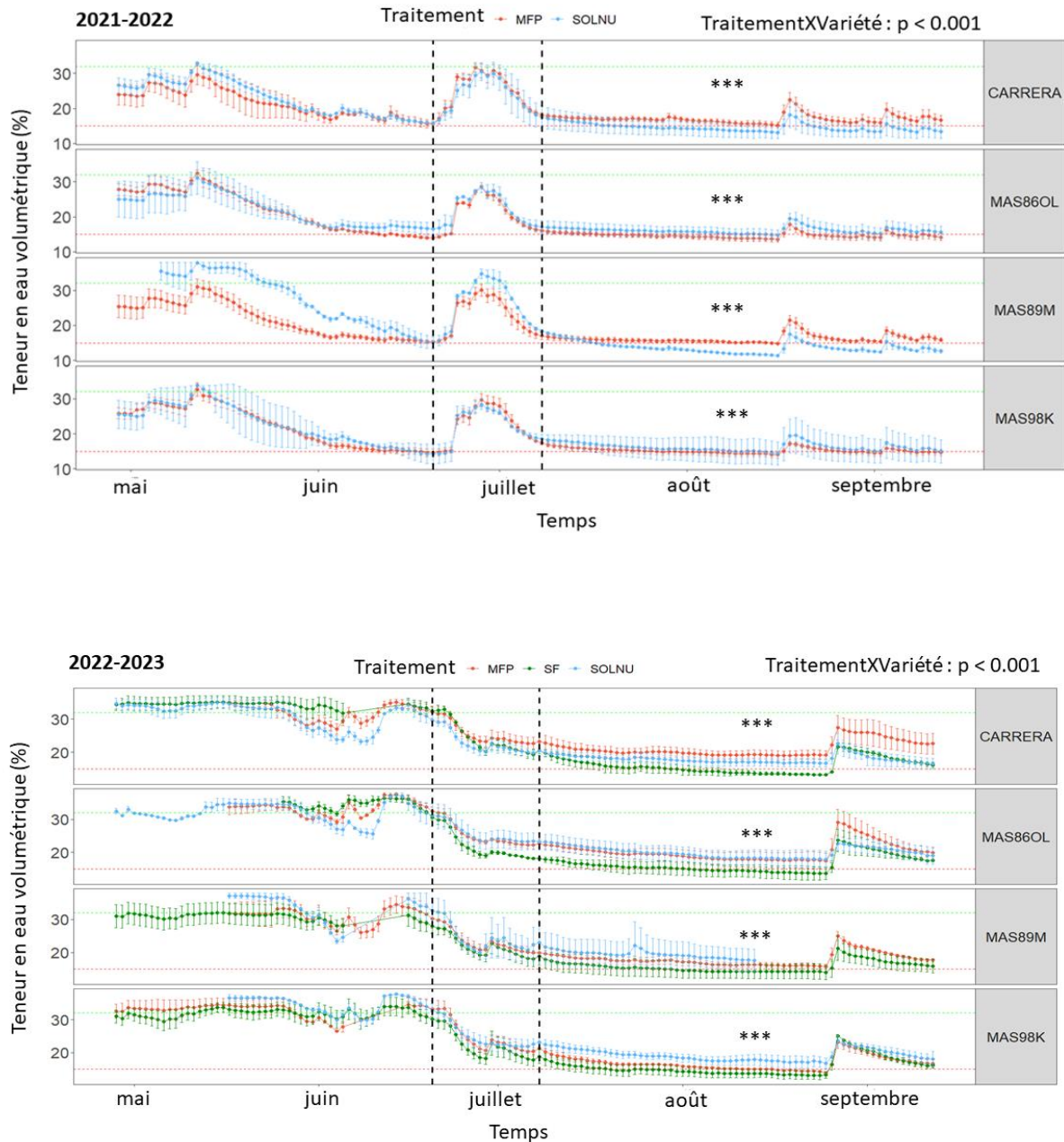
**Table A.3.14.** Mean variability in productivity of sunflower varieties (and standard error) in 2021-2022 and 2022-2023. Different letters indicate significant ( $p < 0.05$ ) differences between sunflower varieties each year, using Tukey's test. NS: not significant.

Characteristic	Varieties	2021-2022	2022-2023
<b>Seed number</b>	MAS 86OL	1016.9 (41.8) b	828.8 (79.5) ab
	MAS 89M	906.5 (36.8) a	796.6 (65.5) ab
	MAS 98K	965.1 (68.4) ab	788.9 (58.2) a
	CARRERA	1015.4 (49.6) b	884.7 (49.6) b
	<i>p</i>		0.001
<b>TKW (g)</b>	MAS 86OL	49.6 (1.5)	42.1 (1.5) ab
	MAS 89M	47.9 (0.6)	40.8 (1.7) a
	MAS 98K	48.9 (0.9)	43.5 (1.5) b
	CARRERA	49.7 (1)	40.5 (1.6) a
	<i>p</i>		NS
<b>Yield (t.ha<sup>-1</sup>)</b>	MAS 86OL	2.6 (0.2)	2.4 (0.3)
	MAS 89M	2.7 (0.1)	2.3 (0.3)
	MAS 98K	2.9 (0.3)	2.6 (0.2)
	CARRERA	2.9 (0.3)	2.4 (0.3)
	<i>p</i>		NS
<b>Seed N concentration (%)</b>	MAS 86OL	2.5 (0) c	2.1 (0.1)
	MAS 89M	2.4 (0.1) ab	1.9 (0.1) a
	MAS 98K	2.2 (0.0) a	2.0 (0.1) ab
	CARRERA	2.4 (0) bc	2.1 (0.1) b
	<i>p</i>		0.001
<b>Seed oil concentration (%)</b>	MAS 86OL	52.1 (0.3) a	53.9 (0.5) a
	MAS 89M	52.6 (0.5) ab	54.4 (0.4) ab
	MAS 98K	53.3 (0.4) bc	54 (0.6) a
	CARRERA	54.0 (0.4) c	55.2 (0.3) b
	<i>p</i>		0.001
<b>Harvest index</b>	MAS 86OL	0.42 (0.0) b	0.33 (0.0) a
	MAS 89M	0.38 (0.0) a	0.37 (0.0) ab
	MAS 98K	0.44 (0.0) b	0.39 (0.0) b
	CARRERA	0.38 (0.0) a	0.36 (0.0) ab
	<i>p</i>		0.001
<b>Water-use efficiency for yield (kg.ha<sup>-1</sup>.mm<sup>-1</sup>)</b>	MAS 86OL	13.8 (1.5)	8.1 (0.9)
	MAS 89M	13.9 (1.5)	7.9 (0.7)
	MAS 98K	15.3 (1.4)	10.8 (0.7)
	CARRERA	15.1 (1.2)	10.2 (0.8)
	<i>p</i>		NS
<b>Water-use efficiency for biomass (kg.ha<sup>-1</sup>.mm<sup>-1</sup>)</b>	MAS 86OL	33.7 (1.6) a	24.4 (1.3)
	MAS 89M	36.9 (1.5) ab	22.1 (1.2)
	MAS 98K	35.5 (1.5) ab	23.8 (1.3)
	CARRERA	40.1 (1.6) b	23.8 (1.2)
	<i>p</i>		0.001

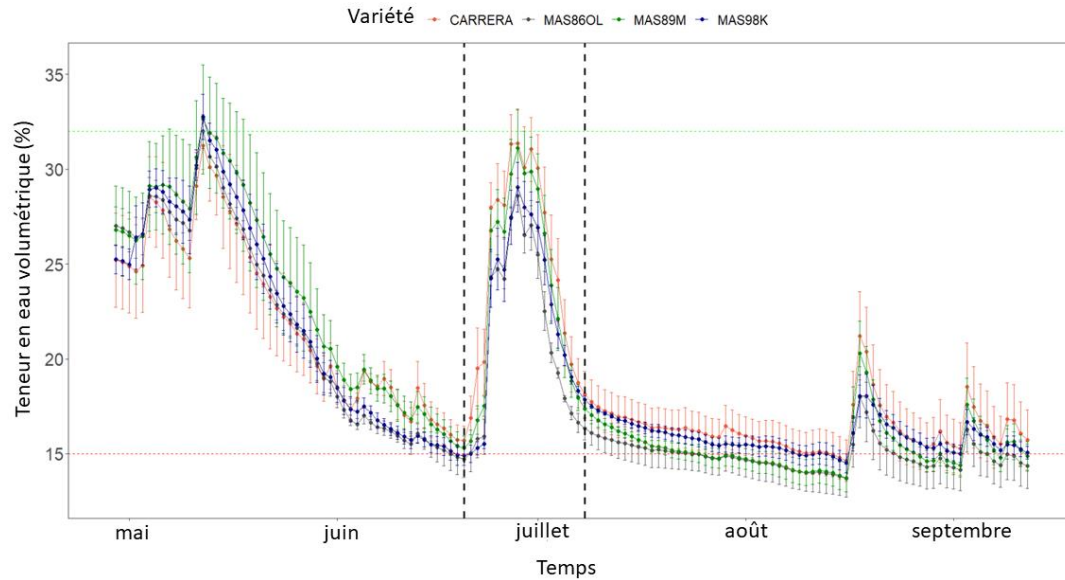
Annexes des Chapitres 2, 3 et 5

## Annexes du Chapitre 5

**Figure A.5.1.** Teneur en eau volumétrique de l'horizon de sol 0-30 cm lors de la culture du tournesol entre le semis et la récolte en 2021-2022 et 2022-2023 en fonction des traitements d'interculture (MFP, SOLNU et SF) et des variétés de tournesol (CARRERA, MAS 86OL, MAS 89M, MAS 98K). Les mesures ont été réalisées à l'aide de sondes. MFP : Moutarde+Féverole+Phacélie, SOLNU : Sol nu et SF : Sorgho→Féverole. Les tests statistiques à l'aide du test de Tukey indiquent des interactions entre les traitements d'interculture et les variétés de tournesol aux dates du 23 août 2022 et 2023 (dates de début de récolte manuelle). \*\*\* : différence significative entre 2 traitements d'interculture pour une même variété.



**Figure A.5.2.** Teneur en eau volumétrique de l'horizon de sol 0-30 cm dans la culture du tournesol entre le semis et la récolte en 2022 en fonction des variétés de tournesol (CARRERA, MAS 86OL, MAS 89M, MAS 98K). Les mesures ont été réalisées à l'aide de sondes. La teneur en eau volumétrique est plus élevée pour les variétés CARRERA puis MAS 98K comparées à MAS 89M et MAS 86OL d'après le test de Tukey ( $p < 0.001$ ) à la date du 23 août 2022 (correspondant à la date de début de récolte manuelle).





**Tableau A.5.2.** Quantité d’N minéralisée par les résidus de CIMS simulée à l’aide du modèle de culture STICS. La décomposition des résidus de CIMS a été simulée en utilisant les biomasses des CIMS et les ratio C:N moyens à destruction.

Site	Année	CIMS	N minéralisée des résidus de CIMS
Toulouse	2021-2022	Seigle	-3
		Pois fourrager+vesce pourpre	26
		Pois fourrager+vesce pourpre+seigle	26
		Féverole+moutarde brune+phacélie	-11
		Sorgho→Féverole	0.8
		Moutarde blanche+radis fourrager+vesce velue	-11
	2022-2023	Seigle	2.9
		Pois fourrager+vesce pourpre	12
		Pois fourrager+vesce pourpre+seigle	27
		Féverole+moutarde brune+phacélie	48
		Sorgho→Féverole	-2
		Moutarde blanche+radis fourrager+vesce velue	-13

**Tableau A.5.2.** Biomasse totale moyenne (erreur standard), quantité d’N acquise, ratio C:N total et quantité d’N dans le sol sur 0-90 cm en fonction des traitements de CIMS à deux périodes de mesure (mi-décembre pour simuler une destruction précoce (DP) et en avril au moment de la destruction tardive (DT)) sur le site de Toulouse. Les mesures prennent en compte les parties aériennes et racinaires des CIMS et les adventices. A mi-décembre, les adventices sont négligeables, excepté pour le mélange vesce+pois en 2022-2023. Les lettres minuscules indiquent des différences significatives ( $p < 0.005$ ) entre les traitements de CIMS pour chaque année avec le test de Tukey. Les lettres majuscules indiquent les différences significatives entre les 2 périodes de mesures. Les diminutions de biomasses ou de quantités d’N entre les dates de destruction précoce et tardive sont expliquées par le gel. P+V : Pois fourrager+vesce pourpre, F+M+P : Féverole+moutarde brune+phacélie, M+R+V : Moutarde blanche+radis fourrager+vesce velue, SN : Sol nu. NS : Non significatif.

Année	CIMS	DP	DT	DP	DT	DP	DT	DP	DT
		Biomasse totale t.ha <sup>-1</sup>		N acquis total kgN.ha <sup>-1</sup>		C/N ratio moyen		N sol kgN.ha <sup>-1</sup>	
2021- 2022	P+V	2.7 (0.1) c	2.7 (0.2) a	97.5 (1.2) B	71.2 (2.6) Aa	11.3 (0.0) Ac	18.1 (1.8) Ba	25 (3) ab	26 (1) a
	F+M+P	4.3 (0.1) Ab	7.3 (0.4) Bb	102.7 (2.4)	106.5 (9.3) bc	17.6 (0.3) Ab	39.5 (2.4) Bb	17 (2) b	24 (1) a
	M+R+V	5.4 (0.1) Aa	7.6 (0.2) Bb	105.6 (3.0)	99.63 (3.7) b	22.9 (0.5) Aa	40.5 (0.9) Bb	19 (2) b	24 (1) a
	SN	-	-	-	-	-	-	42 (3) a	41 (2) b
<i>p</i>	< 0.001	< 0.001	NS	<0.001	< 0.001	<0.001	0.02	NS	
2022- 2023	P+V	3.0 (0.1) Ab	5.2 (0.6) Ba	111.2 (4.6)	109.7 (3.2) b	11.1 (0.1) Ab	27.0 (3.7) Bab	45 (2) Bb	21 (2) Aa
	F+M+P	4.5 (0.1) Aa	6.1 (0.5) Ba	148.2 (7.6) A	185.1 (15.5) Bc	14.2 (0.6) Aab	18.7 (3.2) Ba	41 (2) Bb	24 (2) Aa
	M+R+V	5.0 (0.2) a	4.7 (0.9) a	136.9(10.5) B	67.5 (9.8) Aa	19.0 (1.2) Aa	39.9 (1.5) Bb	39 (3) Bb	22 (2) Aa
	SN	-	-	-	-	-	-	86 (5) a	88 (8) b
<i>p</i>	0.001	NS	NS	<0.001	0.030	<0.001	0.001	NS	

**Tableau A.5.3.** Indice de statut azote (NBI) moyen (erreur standard) au stade initiation floral du tournesol en fonction des variétés sur 2 années. Le NBI est mesuré sur la N-5<sup>ème</sup> feuille (3 mesures par feuille) à l'aide d'un capteur optique (Dualox® Scientific +, FORCE-A, France).

<b>Année</b>	<b>Variétés de tournesol</b>	<b>NBI</b>
2021-2022	MAS86OL	13.1 (0.1) c
	MAS98K	13.9 (0.2) d
	CARRERA	14.1 (0.1) d
	MAS89M	15.8 (0.2) e
2022-2023	MAS86OL	11.5 (0.2) a
	MAS98K	12.2 (0.2) ab
	MAS89M	12.3 (0.2) ab
	CARRERA	12.3 (0.2) b
<b>p</b>		<b>0.001</b>

**Tableau A.5.4.** Densité apparente, teneurs en eau volumique à la capacité au champ ( $\theta$  2.0) et au point de flétrissement ( $\theta$  4.2) et quantité d'eau contenue dans le réservoir utilisable en eau (RU) en fonction des différents traitements de CIMS au moment de leur destruction sur les 2 années d'essai sur le site de Toulouse.

Année	Traitements de CIMS	Horizon cm	Densité g.cm <sup>-3</sup>	$\theta$ 2.0 m <sup>3</sup> .m <sup>-3</sup>	$\theta$ 4.2 m <sup>3</sup> .m <sup>-3</sup>	RU mm
2022	Seigle	0-30 cm	1.50(0.05) b	0.33(0.01)	0.24(0.01)	29(3)
	Seigle	30-60 cm	1.62(0.03)	0.33(0.01)	0.24(0.01)	29(3)
	Seigle	60-90 cm	1.59(0.04)	0.31(0.02)	0.22(0.01)	24(2)
	Pois fourrager+vesce pourpre+seigle	0-30 cm	1.53(0.05) ab	0.32(0.01)	0.23(0.01)	26(2)
	Pois fourrager+vesce pourpre+seigle	30-60 cm	1.59(0.01)	0.31(0.01)	0.23(0.01)	25(6)
	Pois fourrager+vesce pourpre+seigle	60-90 cm	1.57(0.02)	0.35(0.02)	0.26(0.01)	28(1)
	Moutarde blanche+radis fourrager+vesce velue	0-30 cm	1.59(0.04) a	0.33(0.01)	0.25(0.01)	25(2)
	Moutarde blanche+radis fourrager+vesce velue	30-60 cm	1.64(0.02)	0.33(0.01)	0.25(0.01)	24(1)
	Moutarde blanche+radis fourrager+vesce velue	60-90 cm	1.66(0.03)	0.34(0.01)	0.26(0.01)	24(1)
	Sol nu	0-30 cm	1.60(0.04) a	0.32(0.01)	0.23(0.01)	26(1)
	Sol nu	30-60 cm	1.65(0.04)	0.31(0.01)	0.22(0.00)	26(4)
	Sol nu	60-90 cm	1.67(0.03)	0.31(0.02)	0.23(0.02)	23(3)
	<i>p</i>	0-30 cm	0.037	NS	NS	NS
		30-60 cm	NS	NS	NS	NS
		60-90 cm	NS	NS	NS	NS
2023	Seigle	0-30 cm	1.51(0.05)	0.25(0.01)	0.16(0.01)	27(1)
	Seigle	30-60 cm	1.53(0.03)	0.24(0.01)	0.16(0.01)	22(0)
	Seigle	60-90 cm	1.54(0.04)	0.24(0.02)	0.16(0.02)	27(3)
	Pois fourrager+vesce pourpre+seigle	0-30 cm	1.57(0.06)	0.25(0.01)	0.17(0.01)	22(2)
	Pois fourrager+vesce pourpre+seigle	30-60 cm	1.61(0.03)	0.23(0.01)	0.16(0.01)	21(3)
	Pois fourrager+vesce pourpre+seigle	60-90 cm	1.56(0.03)	0.25(0.01)	0.18(0.02)	21(2)
	Moutarde blanche+radis fourrager+vesce velue	0-30 cm	1.54(0.03)	0.24(0.02)	0.16(0.01)	24(3)
	Moutarde blanche+radis fourrager+vesce velue	30-60 cm	1.64(0.05)	0.23(0.01)	0.16(0.01)	20(2)
	Moutarde blanche+radis fourrager+vesce velue	60-90 cm	1.60(0.07)	0.24(0.01)	0.16(0.02)	24(5)
	Sol nu	0-30 cm	1.52(0.04)	0.25(0.01)	0.17(0.01)	22(2)
	Sol nu	30-60 cm	1.52(0.03)	0.24(0.01)	0.17(0.01)	22(4)
	Sol nu	60-90 cm	1.53(0.03)	0.27(0.01)	0.18(0.02)	26(3)
	<i>p</i>	0-30 cm	NS	NS	NS	NS
		30-60 cm	NS	NS	NS	NS
		60-90 cm	NS	NS	NS	NS

**Tableau A.5.5.** Notation de la pression adventices au stade végétatif du tournesol selon la méthode Barralis en fonction des traitements de CIMS sur le site de Toulouse en 2023. Les classes sont les suivantes : 0, absence d'adventices ; 1, < 25 pieds par m<sup>2</sup> ; 2, entre 25 et 50 pieds par m<sup>2</sup> ; 3, > 50 pieds par m<sup>2</sup>. Chaque traitement correspond à la moyenne de 12 observations. L'erreur standard de la moyenne est indiquée entre parenthèses. Les moyennes suivies par une même lettre ne sont pas significativement différentes à  $\alpha = 0.05$ .

Traitement de CIMS	Note pression adventices
	Classe de densité
Seigle	1.2 (0.2) b
Pois+Vesce	2.8 (0.1) c
Seigle+Pois+Vesce	2.7 (0.2) c
Moutarde+Féverole+Phacélie	1.2 (0.2) b
Sorgho->Féverole	0.3 (0.2) a
Radis+Moutarde+Vesce	2.4 (0.2) c
Sol nu	1.6 (0.2) b



**Titre :** Etude des services et disservices abiotiques fournis par les Cultures Intermédiaires Multi-Services à implantation longue sur la réponse variétale du tournesol dans des conditions hydriques contrastées

**Mots clés :** Cultures intermédiaires multi-services, Tournesol, Variétés, Services écosystémiques, Changement climatique, Sécheresse

**Résumé :** Le tournesol (*Helianthus annuus* L.), considéré comme tolérant au déficit hydrique, est majoritairement cultivé dans les climats arides et semi-arides en conditions pluviales ou irriguées, et en climat tempéré principalement sans irrigation. Le tournesol est en effet cultivé dans des environnements soumis à des stress hydriques et thermiques, amplifiés par l'augmentation des températures et la diminution des précipitations en lien avec le changement climatique. L'amélioration ou le maintien de la productivité du tournesol peut passer par l'utilisation de variétés tolérantes au déficit hydrique mais aussi par l'insertion de cultures intermédiaires multi-services (CIMS) dans le système de culture. Les CIMS, implantées entre deux cultures principales, peuvent fournir des services écosystémiques, influençant la culture suivante. Les travaux de recherche conduits se concentrent sur i) les fonctions abiotiques fournies par des CIMS implantées sur une longue période à l'échelle d'une séquence de cultures CIMS-tournesol, ii) l'impact de CIMS sur l'implantation, le développement, la croissance et la productivité du tournesol dans une conduite technique à bas niveaux d'intrants, iii) les réponses des variétés de tournesol ayant des sensibilités contrastées au déficit hydrique précédées de diverses CIMS. Pour y répondre, nous avons mis en place une démarche couplant des expérimentations en conditions semi-contrôlées et au champ à de la modélisation à partir du modèle de culture STICS. Les CIMS implantées sur une longue période n'ont pas amplifié l'impact du déficit hydrique mais ont induit un stress azoté sur le tournesol en présence de graminées pures ou de mélanges de crucifères. Un choix de CIMS adaptées aux exigences en azote (N) de la culture du tournesol a permis d'augmenter le rendement du tournesol précédé de légumineuses pures de 10% par rapport au sol nu dans des conditions irriguées et de maintenir ses performances en présence de mélanges de légumineuses et non légumineuses par rapport au sol nu dans des conditions variables de limitation en eau. Dans le cas d'un déficit hydrique court au stade végétatif, les CIMS ont atténué de 40% la réduction de l'expansion foliaire comparé au sol nu, sans augmenter la transpiration. Toutefois, un déficit hydrique sévère en post-floraison a annulé l'effet positif des CIMS sur la productivité du tournesol. Dans des conditions limitantes en eau, le choix de variétés tolérantes au déficit hydrique peut améliorer les performances du tournesol précédé de CIMS. En effet, les variétés de tournesol ont réagi différemment à l'N libéré tardivement par les CIMS, ce qui a influencé la durée du remplissage des graines, et donc le rendement et la concentration en huile des graines. Enfin, le modèle de culture STICS a amélioré la compréhension de la succession CIMS-tournesol conduite à bas niveaux d'intrants, mais des efforts de développement doivent être poursuivis afin de mieux prédire la réponse du tournesol dans différentes conditions de limitation en eau.

**Title:** Study of abiotic services and disservices provided by cover crops established over a long period on sunflower varietal response under contrasting water conditions

**Key words:** Cover crops, Sunflower, Varieties, Ecosystem services, Climate change, Drought

**Abstract:** Sunflower (*Helianthus annuus* L.), considered as drought-tolerant, is predominantly cultivated in arid and semi-arid climates under rainfed or irrigated conditions, and in temperate climates primarily without irrigation. Sunflower is indeed impacted by water and thermal stresses, exacerbated by rising temperatures and decreasing rainfall linked to climate change. Improving or maintaining sunflower productivity can be achieved through the use of drought-tolerant varieties as well as the introduction of cover crops (CCs) into the cropping system. Implanted between two main crops, CCs can provide ecosystem services that influence the following cash crop. The research conducted focuses on i) the abiotic functions provided by CCs established over a long period at the scale of a CC-sunflower crop sequence, ii) the impact of CCs on sunflower establishment, development, growth, and productivity under low-input management, iii) the responses of sunflower varieties with contrasting sensitivities to water deficit preceded by various CCs. To address these issues, we implemented an approach combining semi-controlled and field experiments with modelling based on the STICS crop model. CCs established over a long period did not exacerbate the impact of water deficit but induced nitrogen (N) stress on sunflower in the presence of pure grasses or crucifer mixtures. Selecting CCs that are compatible with the N requirements of sunflower increased sunflower yield by 10% when preceded by pure legumes compared to bare soil under irrigated conditions and maintained its performance in the presence of legume and non-legume mixtures compared to bare soil under varying water-limiting conditions. In the case of a short water deficit during the vegetative stage, CCs mitigated the reduction in leaf expansion by 40% compared to bare soil without increasing transpiration. However, a severe post-flowering water deficit cancels out positive effects of legume residues on yield productivity. Under water-limiting conditions, choosing drought-tolerant varieties can improve the performance of sunflower preceded by CCs. Indeed, sunflower varieties responded differently to late N released by CCs, which influenced the duration of seed filling, and thus yield and seed oil concentration. Finally, the STICS crop model enhanced the understanding of the CC-sunflower succession under low-input management, but further development efforts are needed to better predict sunflower responses under various water-limiting conditions.