



HAL
open science

La végétation herbacée sauvage des systèmes agroforestiers : un atout qu'il ne faut pas négliger

Sébastien Boinot, Delphine Mézière, Audrey Alignier

► To cite this version:

Sébastien Boinot, Delphine Mézière, Audrey Alignier. La végétation herbacée sauvage des systèmes agroforestiers : un atout qu'il ne faut pas négliger. *Sciences, Eaux et Territoires*, 2022, 40, pp.7221. 10.20870/Revue-SET.2022.40.7221 . hal-03858819

HAL Id: hal-03858819

<https://hal.inrae.fr/hal-03858819>

Submitted on 17 Nov 2022

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

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



Distributed under a Creative Commons Attribution - NonCommercial | 4.0 International License



Cet article est publié sous la licence Creative Commons (CC BY 4.0). La citation comme l'utilisation de tout ou partie du contenu de cet article doit obligatoirement mentionner les auteurs, l'année de publication, le titre, le nom de la revue, le volume, les pages et le DOI.



La végétation herbacée sauvage des systèmes agroforestiers : un atout qu'il ne faut pas négliger

Sébastien BOINOT¹, Delphine MÉZIÈRE², Audrey ALIGNIER¹

¹ INRAE, UMR BAGAP, Institut Agro, ESA, 65 rue de Saint-Brieuc, 35042, Rennes, France.

² INRAE, UMR ABSys, 2 place Viala, F-34060 Montpellier Cedex 2, France.

Auteur pour la correspondance : Sébastien BOINOT, sebastien.boinot@inrae.fr

Omniprésente dès lors que le sol n'est pas travaillé, la végétation herbacée pousse spontanément au pied des ligneux. Des paysages bocagers à l'agroforesterie intra-parcellaire, ces « petites » plantes s'avèrent être un atout de taille pour la transition agroécologique. À travers la présentation de résultats marquants, cet article explique comment profiter de la végétation herbacée sauvage des systèmes agroforestiers, en vue de conserver la biodiversité et de favoriser une production agricole durable.

Qu'est-ce que l'agroforesterie ? Pourquoi associer arbres et cultures ?

De tout temps et en maintes régions du monde, les humains ont utilisé les arbres en agriculture. Ce n'est que récemment, avec l'essor de l'agriculture intensive dans les pays développés, qu'a émergé le paradigme qui s'impose à l'esprit aujourd'hui : d'un côté les forêts, de l'autre les champs. Cependant, l'agroforesterie qui se définit comme un mode d'exploitation des terres agricoles associant des plantations d'arbres et des cultures ou des pâturages, connaît un fort regain d'intérêt sur ces deux dernières décennies (Dupraz et Liagre, 2011 ; Castle *et al.*, 2022). L'agroforesterie permet de diversifier les productions, par des fruits et du bois d'œuvre ou de chauffe par exemple. Les arbres et arbustes rendent également de nombreux services écosystémiques : protection des sols et des eaux (frein à l'érosion et au ruissellement), ombrage pour les troupeaux, stockage de carbone ou encore conservation de la biodiversité dont les auxiliaires de culture (pollinisateurs, ennemis naturels de bio-agresseurs, décomposeurs de matière organique). Les systèmes agroforestiers rendent également des services culturels non négligeables : esthétisme, inspiration, éducation et loisirs (promenades, observation de la nature, etc.). Enfin, les systèmes agroforestiers auraient de bonnes capacités d'adaptation face au changement climatique, aux événements climatiques extrêmes (sécheresse, tempêtes), aux invasions biologiques et aux pullulations de ravageurs qui peuvent en découler. Si l'on attribue généralement la fourniture de tous ces services aux arbres et arbustes, il est fort probable que la

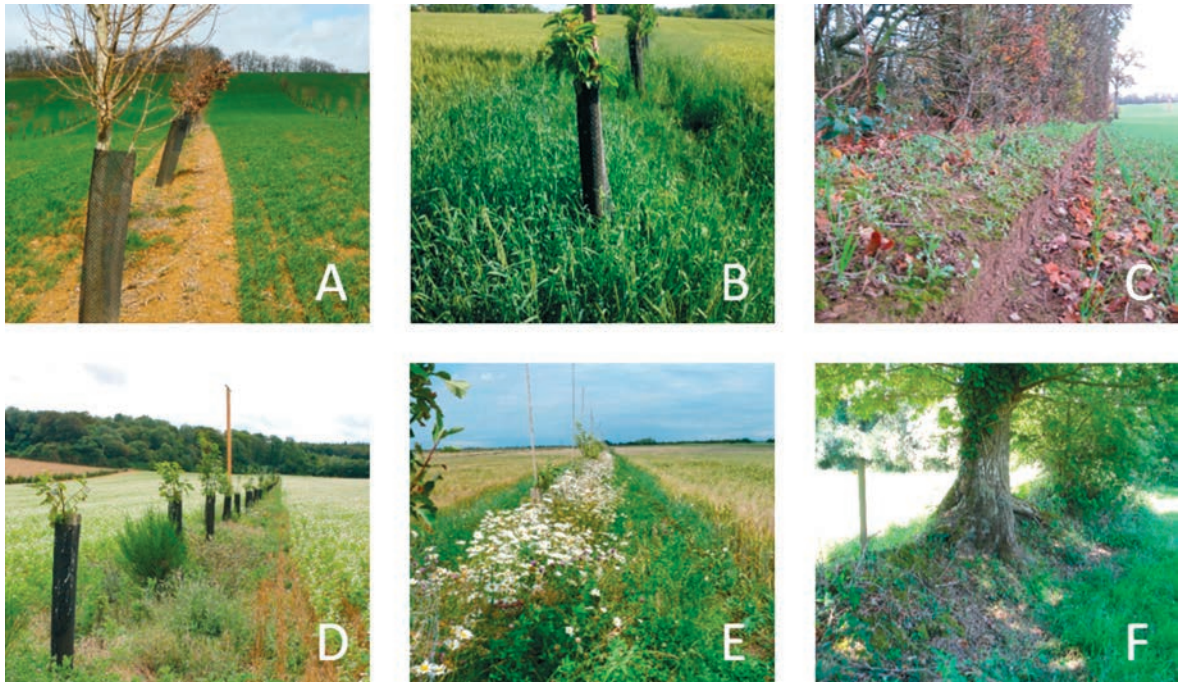
végétation herbacée sauvage des systèmes agroforestiers en assure une bonne partie, à condition toutefois d'adopter les bonnes pratiques (figure 1). Dans cet article, nous nous intéressons plus particulièrement au rôle de cette végétation herbacée sauvage pour la conservation des invertébrés, dont les auxiliaires de culture.

La végétation herbacée sauvage des haies dans les paysages bocagers

Les haies sont parmi les refuges les plus stables pour la biodiversité dans les paysages agricoles, fournissant des habitats et des ressources alimentaires à de nombreux organismes vivants. Malheureusement, l'intensification de l'agriculture a conduit à une suppression massive des haies, souvent perçues par les agriculteurs comme des contraintes, voire des menaces pour la production végétale. En Bretagne, 50 % des haies ont disparu entre 1960 et 1983, et 12 % de plus entre 1996 et 2008. Depuis 1950, 750 000 kilomètres de haies ont été arrachés en France sous l'effet du remembrement agricole et du déclin de l'activité d'élevage, selon l'Office français de la biodiversité (OFB). La destruction des habitats s'est accompagnée d'une utilisation massive de pesticides et d'engrais, dérivant des champs cultivés et compromettant la qualité environnementale des haies restantes. De récentes études européennes ont rapporté une augmentation des espèces végétales compétitives et nitrophiles dans les haies au cours des dernières décennies, vraisemblablement en raison de l'eutrophisation et du manque d'entretien des haies. En outre, certains agriculteurs craignent que les haies n'abritent des adventices



Figure 1 – La végétation herbacée sauvage des systèmes agroforestiers peut prendre bien des formes, et cela dépend en grande partie des pratiques de gestion. Un linéaire sous-arboré en agroforesterie intra-parcellaire, sujet à un traitement herbicide auquel seules quelques espèces adventives peuvent survivre. (B) Un linéaire sous-arboré colonisé par la folle avoine (*Avena fatua*) et le gaillet gratteron (*Galium aparine*), qui profitent de l'enrichissement des sols lié à la dérive des fertilisants chimiques. (C) Une haie bocagère dont la largeur au sol est restreinte au maximum par le travail du sol, ce qui peut favoriser le développement d'espèces adventives au détriment des espèces végétales plus sensibles aux perturbations agricoles. (D) Un linéaire sous-arboré assez large (environ 4 m) et présentant une forte diversité végétale. (E) Un linéaire sous-arboré comprenant un mélange de plantes sauvages et semées, offrant des ressources florales aux auxiliaires de culture. (F) Une haie sur talus comprenant des arbres de haut-jet et des arbustes, accueillant une flore herbacée forestière et offrant une diversité d'habitats pour les auxiliaires. Crédit photo : (A) J. Poulmarc'h, (B) D. Mézière, (C) S. Boinot, (D) L. Vervuut, (E) J. Smith, (F) A. Alignier.



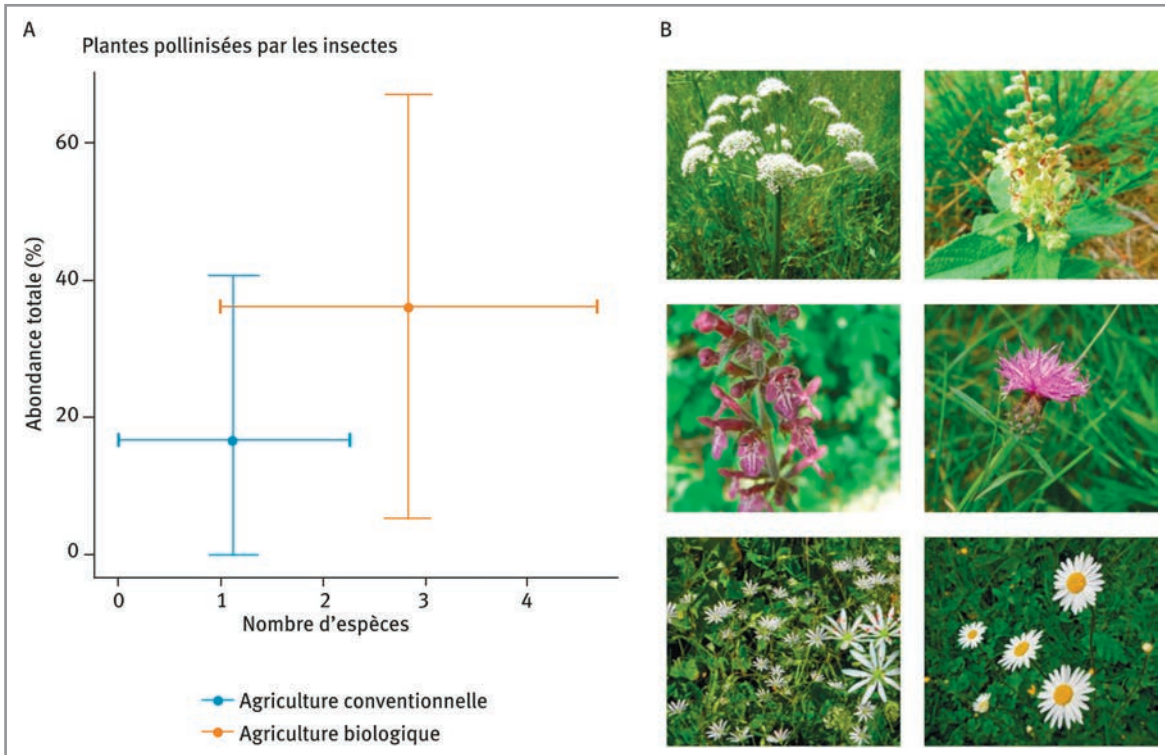
problématiques : ils recouvrent alors le sol de bâches en plastique lors de l'implantation des haies ou pulvérisent des herbicides directement à la base de la haie pour empêcher la végétation herbacée de se développer. La destruction, mais également l'altération de la végétation herbacée des haies compromettent leur potentiel de conservation de la biodiversité. Une étude menée par l'unité mixte de recherche « Biodiversité, agroécologie et aménagement du paysage » de INRAE à Rennes a mis en évidence des leviers pour favoriser la diversité végétale des haies tout en empêchant leur colonisation par des adventives problématiques (Boinot et Alignier, 2022). Des relevés de végétation ont été effectués dans 40 haies sur la zone atelier Armorique au sud de Rennes. Chaque haie était adjacente à un champ cultivé en agriculture conventionnelle ou en agriculture biologique (n = 20 haies par mode de production). De plus, les haies étaient localisées le long de deux gradients paysagers indépendants : un gradient de surface totale en habitats boisés (dont les haies) et un gradient de surface totale en agriculture biologique dans le paysage. Les effets relatifs des caractéristiques des haies (hauteur, largeur, densité, etc.), des pratiques agricoles adjacentes (agriculture conventionnelle vs biologique) et du contexte paysager ont été quantifiés. Parmi l'ensemble des facteurs considérés, il en ressort que l'agriculture

biologique à l'échelle locale est le principal levier pour préserver la diversité végétale des haies. En particulier, l'abondance des plantes herbacées pollinisées par les insectes était doublée et leur nombre d'espèces triplé dans les haies adjacentes aux champs en agriculture biologique en comparaison de l'agriculture conventionnelle (figure 2).

La dérive des produits phytosanitaires dans les haies jouxtant les champs en agriculture conventionnelle favorise notamment les graminées nitrophiles et compétitives telles que le brome stérile (*Anisantha sterilis*) et la folle avoine (*Avena fatua*). Par ailleurs, de nombreuses études montrent que l'agriculture biologique favorise également la conservation des pollinisateurs, par l'absence de traitements pesticides (moins de létalité), mais aussi par la complexification des rotations culturales et la diversification de la flore adventive qui favorisent l'abondance et la diversité des ressources florales. Les pollinisateurs assurent la reproduction de la majorité des espèces végétales, et contribueraient ainsi à leur maintien dans les haies en agriculture biologique. En conséquence, les haies en agriculture biologique hébergeraient une plus forte diversité d'insectes utiles à l'agriculture (abeilles sauvages, syrphes, coccinelles, guêpes parasitoïdes, etc.) qui profitent de ressources florales abondantes et diversifiées.



Figure 2 – (A) Les plantes herbacées pollinisées par les insectes sont en moyenne deux fois plus abondantes et trois fois plus diversifiées dans les haies adjacentes aux champs en agriculture biologique, en comparaison des haies adjacentes aux champs en agriculture conventionnelle. (B) Les espèces végétales qui bénéficient de l'absence de perturbations chimiques, et sans doute d'une meilleure conservation des pollinisateurs en agriculture biologique, sont par exemple (de gauche à droite et de haut en bas) : *Oenanthe crocata*, *Teucrium scorodonia*, *Stachys sylvatica*, *Centaurea nigra*, *Stellaria graminea* et *Leucanthemum vulgare*. Ces espèces offrent une diversité de ressources florales qui favorisent les auxiliaires de culture tels que les pollinisateurs, mais aussi de nombreux ennemis naturels de ravageurs et des décomposeurs de matière organique, qui se nourrissent de pollen et/ou de nectar à un moment donné de leur cycle de vie. Crédit photo : M. Menand, P. Guillaumeau, M. Menand, J.-L. Gorremans, J.-L. Cheype, G. Lecq (licence CC BY-SA via Tela Botanica). Source des données : Boinot et Alignier (2022).



La végétation herbacée sauvage des linéaires d'arbres et les invertébrés associés en agroforesterie intra-parcellaire

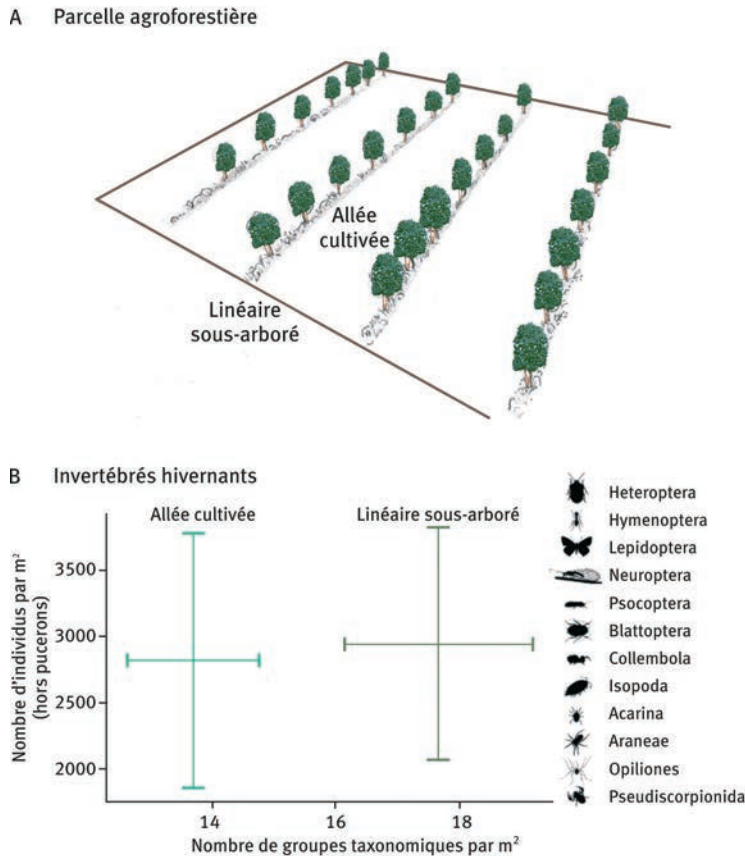
Le déclin massif des insectes a fait couler beaucoup d'encre ces dernières années. L'intensification agricole est en grande partie responsable de ce déclin, par la réduction drastique de la diversité cultivée, l'utilisation massive de produits phytosanitaires et la destruction des habitats semi-naturels tels que les haies. Les habitats semi-naturels sont particulièrement importants pour les invertébrés ; ils leur servent de refuges lors des travaux agricoles, mais surtout ils constituent des sites permanents d'alimentation, de reproduction et d'hivernation. À cet égard, le succès de l'hivernation des auxiliaires conditionne leur abondance et leur diversité au printemps dans les parcelles, avec des implications fortes sur le contrôle biologique des bio-agresseurs (une communauté abondante et diversifiée d'auxiliaires aura un plus fort impact sur un large panel de bio-agresseurs). L'agroforesterie intra-parcellaire, une des formes d'agroforesterie qui consiste à associer arbres et grandes cultures au sein d'une même parcelle, représente une grande opportunité pour la réintégration des habitats semi-naturels dans les champs. En l'absence de travail

du sol et de semis sous les arbres, des bandes de végétation herbacée sauvage se forment, que l'on appelle linéaires sous-arborés. Une étude menée par l'unité mixte de recherche « Agrosystèmes biodiversifiés » de INRAE à Montpellier sur sept parcelles agroforestières, sur le domaine de Restinclières (Hérault), a permis d'évaluer l'intérêt des linéaires sous-arborés pour l'hivernation des invertébrés, en comparaison des allées cultivées perturbées par le travail du sol. Des tentes à émergences ont été installées dans les parcelles afin de capturer les invertébrés qui hivernent dans le sol et la végétation herbacée. L'étude révèle que les linéaires sous-arborés sont des sites d'hivernation importants pour les invertébrés (figure 3).

En effet, 55 % des groupes taxonomiques (n = 12/22) observés étaient significativement plus abondants dans les linéaires sous-arborés que dans les allées cultivées, avec des différences d'abondance souvent très élevées. Ces groupes incluent notamment des décomposeurs de matière organique (blattes, collembolles et cloportes), des prédateurs ou parasitoïdes de ravageurs (nevroptères, hyménoptères, araignées, opilions). D'autres groupes peuvent avoir des fonctions ambivalentes, contenant à la fois des ravageurs et des auxiliaires pollinisateurs ou prédateurs (punaises, papillons, acariens). En contrepartie,



Figure 3 – (A) En parcelle agroforestière conduite en agriculture conventionnelle, les linéaires sous-arborés représentent des habitats relativement stables et peu perturbés en comparaison des allées cultivées. (B) Les linéaires sous-arborés des systèmes agroforestiers intra-parcellaires sont des sites d'hivernation importants pour les invertébrés (les groupes taxonomiques plus abondants dans les linéaires sous-arborés sont listés à droite du graphique). Le nombre total d'individus par mètre carré est calculé en excluant les pucerons, qui atteignent des proportions écrasantes sous les tentes à émergence dans les allées cultivées. Source des données : Boinot *et al.* (2019).



seulement 14 % des groupes (coléoptères, homoptères et myriapodes) étaient plus abondants dans les allées cultivées. Une identification plus fine des invertébrés au sein de chaque groupe montre que les ravageurs de culture dominants (pucerons, limaces et taupins) hivernaient majoritairement dans les allées cultivées, ce qui suggère que les linéaires sous-arborés ne facilitent pas l'hivernation des ravageurs et donc la colonisation des parcelles au printemps.

Une seconde étude menée par la même équipe a mis en évidence l'importance des linéaires sous-arborés pour favoriser l'activité printanière des prédateurs de ravageurs généralistes (c'est-à-dire s'attaquant à une diversité de proies). Les carabes et araignées coureuses ont été capturés dans six parcelles agroforestière et six parcelles sans arbres (témoin agricole) appariées, dans le département du Gers. Chaque paire de parcelles (agroforesterie vs témoin agricole) était cultivée par un même agriculteur, avec un itinéraire technique similaire, en céréale d'hiver au moment des relevés. La moitié des parcelles étaient cultivée en agriculture conventionnelle et l'autre moitié en agriculture biologique. L'étude révèle que l'effet des linéaires sous-arborés sur les communau-

tés de prédateurs généralistes diffère selon le mode de production. En agriculture biologique, les linéaires sous-arborés favorisent nettement l'activité et la diversité des carabes granivores et omnivores dans les allées cultivées (figure 4), qui contribuent au contrôle biologique des bio-agresseurs, notamment des adventices en consommant les graines tombées au sol. En revanche, en agriculture conventionnelle, les linéaires sous-arborés ont un impact négatif sur l'activité des prédateurs en milieu cultivé, qui peut s'expliquer par deux mécanismes. Premièrement, les linéaires sous-arborés peuvent freiner le déplacement des prédateurs dominants établis dans les champs, qui hivernent et chassent dans les milieux perturbés et ouverts. C'est le cas des carabes carnivores et de petite taille (par exemple *Anchomenus dorsalis* et *Trechus* spp.), dont l'abondance est réduite de 50 % en moyenne dans les allées cultivées, en comparaison des témoins agricoles. Deuxièmement, les carabes consommant des graines adventices et les araignées coureuses, qui hivernent dans les linéaires sous-arborés, ont peu d'intérêt à se disperser vers les allées cultivées au printemps étant donné la faible quantité et diversité des ressources.

Ces résultats montrent que les arbres et la végétation herbacée sauvage associée sont parfois insuffisants pour promouvoir l'activité des prédateurs généralistes dans les milieux cultivés. Dans ce cas, le milieu cultivé lui-même doit être diversifié, que ce soit par la présence de la flore adventice ou de mélanges culturaux.

Comment tirer parti de la végétation herbacée sauvage en agroforesterie ?

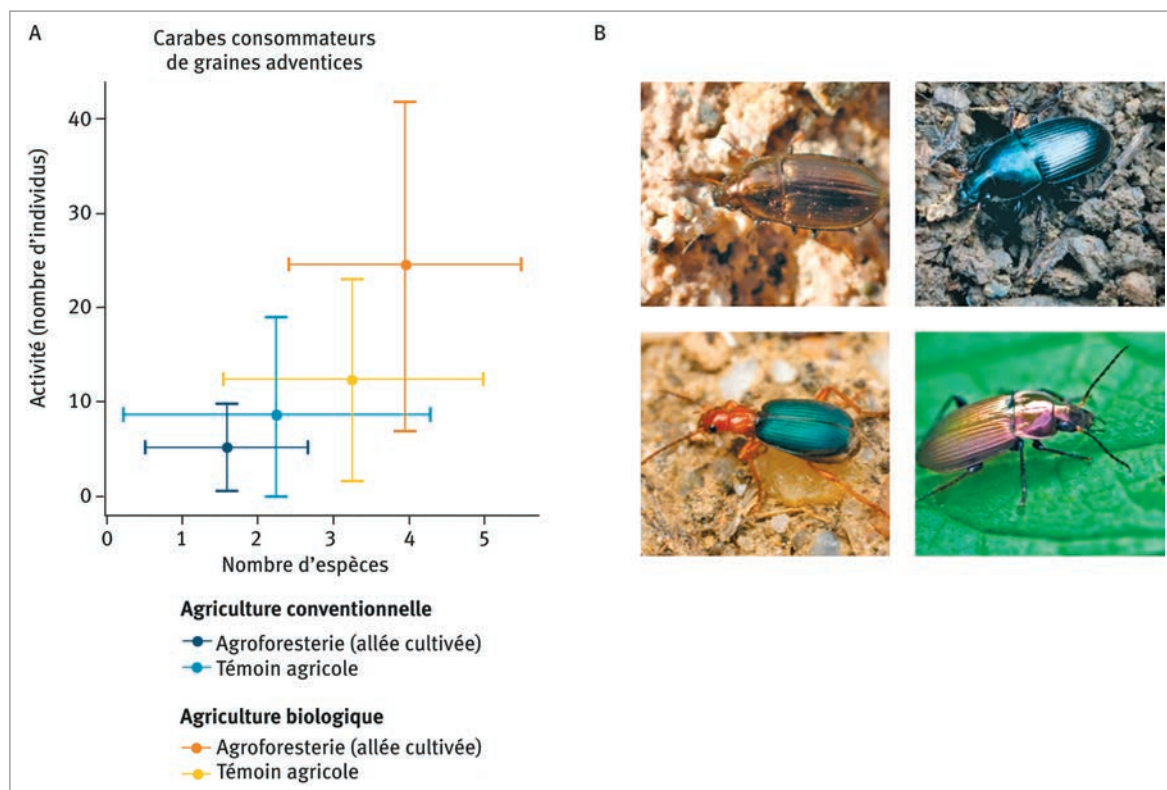
Les résultats présentés montrent que les agriculteurs bio profitent largement des avantages de l'agroforesterie relatifs aux auxiliaires de culture. En effet, d'une part la végétation herbacée sauvage des habitats linéaires (linéaires sous-arborés et haies) offre des ressources florales abondantes et diversifiées pour les auxiliaires de culture, que ce soit des pollinisateurs ou des ennemis naturels de bio-agresseurs. D'autre part, la dispersion des auxiliaires tels que les carabes vers les milieux cultivés est facilitée par l'absence de perturbation chimique et par la présence de ressources abondantes et diversifiées (par exemple, la flore adventice et les insectes associés). À l'inverse, en agriculture conventionnelle, les habitats linéaires peuvent héberger des adventices potentiellement problématiques, et exercent un effet de « rétention » sur les auxiliaires, qui ont peu d'intérêt à quitter les linéaires et à se disperser vers les milieux cultivés de façon intensive. Néanmoins, plusieurs leviers peuvent être envisagés afin de profiter pleinement du potentiel agroécologique des habitats linéaires et de leur végétation herbacée sauvage, notamment : (1) élargir les habitats linéaires, et (2) faucher partiellement la végétation. Ces leviers seraient particulièrement bénéfiques en agriculture conventionnelle, mais peuvent également être employés en agriculture biologique.

L'élargissement des habitats linéaires agroforestiers

L'élargissement des habitats linéaires non cultivés diminue la surface de production agricole mais peut en contrepartie offrir de nombreux services. Des études ont



Figure 4 – (A) L'agroforesterie intra-parcellaire combinée à l'agriculture biologique favorise largement l'activité et la diversité des carabes consommateurs de graines adventices dans les allées cultivées. (B) Les espèces qui bénéficient des linéaires sous-arborés et de l'absence de perturbations chimiques sont par exemple (de gauche à droite et de haut en bas) : *Amara aenea*, *Harpalus dimidiatus*, *Brachinus crepitans* et *Peocilus cupreus*. Ces espèces sont particulièrement intéressantes pour les agriculteurs car elles contribuent notamment au contrôle biologique des adventices. Crédit photo : C. Reymonet, N. Alric, J. Joachim, E. Vandeboulque (licence CC BY-NC via Galerie du Monde des insectes). Source des données : Boinot *et al.* (2020).



montré que les bordures de champ (dont les haies) plus larges hébergent généralement plus d'espèces végétales et favorisent les espèces sensibles aux perturbations agricoles, au détriment d'espèces plus rudérales telles que les adventices. Ceci s'explique par la réduction de l'eutrophisation du sol dans les bordures plus larges, réduisant ainsi la dominance des graminées compétitives à croissance rapide, et favorisant l'établissement des plantes mellifères et des insectes auxiliaires associés. Par ailleurs, une plus grande surface en habitats semi-naturels aux abords des parcelles augmente la disponibilité en ressources et la présence de refuges pour les auxiliaires. Une étude menée par le *UK Centre for Ecology & Hydrology* (UKCEH) a montré que le maintien d'habitats favorables à la biodiversité augmente considérablement l'abondance des auxiliaires pollinisateurs et prédateurs dans les cultures adjacentes, résultant en une production agricole globale égale, voire plus élevée qu'en l'absence de ces habitats (+ 0 à + 35 %), malgré la perte de surface de production qui était de l'ordre de 3 à 8 % dans cette étude (Pywell *et al.*, 2015). Enfin, étant donné la concurrence entre les arbres et les cultures et les pertes de rendement qui peuvent en résulter, il serait préférable d'utiliser une part de la surface directement adjacente aux éléments boisés pour la conservation de la biodiversité (et les fonctions associées) plutôt que pour la production agricole. Cette surface pourrait être occupée par la végétation herbacée sauvage ou par des semis de bandes fleuries ou enherbées, par exemple.

La fauche partielle de la végétation herbacée sauvage

Dans les milieux très riches en nutriments, faucher la végétation permet de réduire la dominance des espèces végétales compétitives et de grande taille, augmentant ainsi la richesse en espèces et la provision de ressources florales pour les auxiliaires (Kirmer *et al.*, 2018). Beaucoup d'espèces dicotylédones sont en effet capables de se régénérer rapidement après la fauche, prolongeant ainsi la provision de fleurs jusqu'au début de l'automne. Il est toutefois important de retirer la biomasse fauchée pour (1) favoriser la croissance de nouvelles espèces, car une trop grande quantité de litière au sol peut empêcher la germination des graines, et (2) éviter le retour des nutriments dans le sol, qui crée des conditions défavorables aux espèces moins nitrophiles. Enfin, la fauche effectuée par les épaveuses forme des habitats très homogènes, épuisant temporairement les ressources, affectant le microclimat et tuant de nombreuses espèces animales. C'est pourquoi il est conseillé d'utiliser des outils manuels autant que possible, de façon à cibler les zones qui nécessitent vraiment une intervention. Dans l'ensemble, faucher une à deux fois par an maximum, avec retrait de la biomasse, semble constituer un régime de perturbations intermédiaire qui maintient une forte diversité en plantes et en insectes. Par ailleurs, il vaut mieux éviter la fauche en début de matinée car beaucoup d'insectes sont inactifs et cachés dans la végétation à ce moment de la journée. Il est



également recommandé de préserver des zones refuges non fauchées, sous la forme de patchs ou de bandes, et de déplacer ces zones d'année en année afin d'éviter que les graminées compétitives ne prennent le dessus. Ces zones refuges permettent notamment de maintenir les structures végétales (par exemple, les tiges creuses) qui servent de sites d'hivernation pour de nombreux insectes. En somme, la fauche partielle est un bon moyen de maintenir une diversité d'habitats – hébergeant des cortèges floristiques et faunistiques qui leur sont propres – au sein de chaque parcelle, exploitation, ou paysage.

Conclusion

Dans bien des cas, nous ne profitons pas pleinement du potentiel des systèmes agroforestiers. À l'heure actuelle, le

focus se fait évidemment sur les interactions entre arbres et cultures, qui jouent un rôle central sur le fonctionnement des systèmes agroforestiers. Néanmoins, la végétation herbacée sauvage occupe une place importante en agroforesterie, et joue certainement un rôle majeur dans la fourniture de services écosystémiques. Cet article fournit quelques pistes de gestion des habitats linéaires et de la végétation herbacée sauvage en vue d'améliorer la conservation de la biodiversité et les fonctions écosystémiques associées, telles que la pollinisation et le contrôle biologique des bio-agresseurs. Toutefois, la liste est loin d'être exhaustive. Que l'on soit agriculteur.rice ou chercheur.e, il est certain que nous avons encore beaucoup à apprendre sur le fonctionnement des systèmes agroforestiers, beaucoup d'expérimentations à mener et beaucoup de nouvelles idées à trouver.

RÉFÉRENCES

- Boinot S., Alignier A., 2022. On the restoration of hedgerow ground vegetation: Local and landscape drivers of plant diversity and weed colonization. *Journal of Environmental Management*, 307, 114530, <https://doi.org/10.1016/j.jenvman.2022.114530>.
- Boinot S., Mézière D., Poulmarc'h J., Saintilan A., Lauri P.-E., Sarthou J. P., 2020. Promoting generalist predators of crop pests in alley cropping agroforestry fields: Farming system matters. *Ecological Engineering*, 158, 106041, <https://doi.org/10.1016/j.ecoleng.2020.106041>.
- Boinot S., Poulmarc'h J., Mézière D., Lauri P.-É., Sarthou J. P., 2019. Distribution of overwintering invertebrates in temperate agroforestry systems: Implications for biodiversity conservation and biological control of crop pests, *Agriculture, Ecosystems & Environment*, 285, 106630, <https://doi.org/10.1016/j.agee.2019.106630>.
- Castle S.E., Miller D. C., Merten N., Ordonez P. J., Baylis K., 2022. Evidence for the impacts of agroforestry on ecosystem services and human well-being in high-income countries: a systematic map. *Environmental Evidence*, 11, <https://doi.org/10.1186/s13750-022-00260-4>.
- Dupraz C., Liagre F., 2011. Agroforesterie: Des arbres et des cultures. *France Agricole*, 432 p.
- Kirmer A., Rydgren K., Tischew S., 2018. Smart management is key for successful diversification of field margins in highly productive farmland, *Agriculture, Ecosystems & Environment*, 251, p. 88-98, <https://doi.org/10.1016/j.agee.2017.09.028>.
- Pywell R. F., Heard M. S., Woodcock B. A., Hinsley S., Ridding L., Nowakowski M., Bullock J. M., 2015. Wildlife-friendly farming increases crop yield: evidence for ecological intensification. *Proceedings Biological sciences*, 282, <https://doi.org/10.1098/rspb.2015.1740>.