



HAL
open science

Écologie du paysage et écologie sensorielle : prendre en compte les pollutions lumineuses, sonores et olfactives dans les trames écologiques. De la connaissance à l'action

Romain Sordello

► To cite this version:

Romain Sordello. Écologie du paysage et écologie sensorielle : prendre en compte les pollutions lumineuses, sonores et olfactives dans les trames écologiques. De la connaissance à l'action. Biodiversité et Ecologie. Museum National d'Histoire Naturelle, 2024. Français. NNT : . tel-04645145

HAL Id: tel-04645145

<https://hal.science/tel-04645145v1>

Submitted on 11 Jul 2024

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 4.0 International License



MUSEUM NATIONAL D'HISTOIRE NATURELLE
Ecole Doctorale Sciences de la Nature et de l'Homme – ED 227

Année 2024

N° attribué par la bibliothèque

□□□□□□□□□□

THESE

Pour obtenir le grade de

DOCTEUR DU MUSEUM NATIONAL D'HISTOIRE NATURELLE

Spécialité : Sciences écologiques et agronomiques

Présentée et soutenue publiquement par

Romain Sordello

Le 13 juin 2024

**Ecologie du paysage et écologie sensorielle :
prendre en compte les pollutions lumineuses, sonores et
olfactives dans les trames écologiques**
De la connaissance à l'action

Sous la direction de : Aurélie Coulon et Yorick Reyjol

JURY :

Mme. Cécile Albert	Directrice de Recherche, CNRS	Rapportrice
M. Claude Miaud	Directeur d'Etudes, EPHE-PSL	Rapporteur
Mme. Nathalie Frascaria-Lacoste	Professeur, AgroParisTech	Examinatrice/Présidente du jury
M. Simon Potier	Docteur	Examineur
Mme. Aurélie Coulon	Maitre de conférences, CESCO/CEFE	Co-encadrante
M. Yorick Reyjol	Chef d'équipe, PatriNat	Co-encadrant
M. Olivier Pichard	Responsable d'études, Cerema	Invité

REMERCIEMENTS

Je remercie mes deux encadrants de thèse Aurélie Coulon et Yorick Reyjol. Je remercie la Direction de PatriNat, Julien Touroult et Laurent Poncet, ainsi que la Direction de la DSUED de l'OFB, François Hissel et Xavier Gayte, de m'avoir offert cette opportunité de soutenir un doctorat. Je remercie également Emmanuelle Porcher, Directrice du CESCO.

Je remercie mes collègues de bureau qui m'ont accompagné au quotidien pendant toute cette période, Léa Terray, Dakis-Yaoba Ouédraogo, Alix Lafitte et Benjamin Petiteau, sans oublier Maxence Gevaudan et Nassima Hernoun du CBNBP. Je remercie l'ensemble des collègues de PatriNat qui m'ont aidé et soutenu.

Je remercie l'Ecole doctorale 227, Nathalie Machon et Tristan Grunberg pour leur accompagnement ainsi que le secrétariat de PatriNat.

Je remercie chaleureusement Sylvie Vanpeene et Jeremie Cornuau pour leur accompagnement depuis le début de ce doctorat.

Je remercie les collègues co-auteurs des travaux présentés dans cette thèse qui n'ont pas déjà été remerciés : Samuel Busson, Alexis Dambry, Philippe Deverchère, Baptiste Faure, Frédérique Flammerie de Lachapelle, Cindy Fournier, Adrien Guetté, Franz Hölker, Christian Kerbirou, Thierry Lengagne, Isabelle Le Viol, Travis Longcore, Pascal Moeschler, Virginie Nicolas, Gael Obein, Jessica Ranzoni, Ophélie Ratel, Nicolas Ray, Michel Renou, Yoann Roulet, Sibylle Schroer, Jean Secondi, Chloé Thierry, Nicolas Valet, Sébastien Vauclair. Je remercie les structures partenaires de ces travaux, en particulier EDF/LNHE, l'Association Française de l'Éclairage (AFE), l'Association des Concepteurs Lumière et Éclairagistes (ACE).

Je remercie Christine Rollard pour sa connaissance et sa passion des araignées.

Je remercie la bibliothèque du Museum et en particulier Jade Ka pour la fourniture toujours extrêmement efficace et rapide des ouvrages dont j'ai eu besoin tout au long de la thèse.

Je remercie Fabien Paquier, Jennifer Amsallem et les autres collègues du centre de ressources TVB pour leur collaboration et leur soutien.

Je remercie les différentes personnes qui m'ont apporté leur éclairage dans leur domaine respectif et en particulier Guillaume Dutilleux et Michel Renou.

Je remercie l'ensemble des collègues avec lesquels j'ai interagis depuis désormais plusieurs années sur la pollution lumineuse et la pollution sonore.

Je remercie les personnes qui m'ont soutenu dans cet exercice, en particulier mes amis danseurs.

AVANT PROPOS

Contexte de la thèse

Cette thèse a été préparée à PatriNat (OFB-MNHN-CNRS-IRD), unité à laquelle je suis rattaché depuis 2009 (anciennement le Service du Patrimoine Naturel du MNHN). PatriNat assure des missions d'expertise et de gestion des connaissances sur la biodiversité et la géodiversité pour ses quatre tutelles que sont l'Office Français de la Biodiversité (OFB), le Muséum national d'Histoire naturelle (MNHN), le Centre National de la Recherche Scientifique (CNRS) et l'Institut pour la Recherche et le Développement (IRD). Notamment, dans le cadre de politiques publiques nationales et internationales, PatriNat apporte un appui technique et scientifique aux Ministères et services de l'Etat, aux collectivités territoriales, aux établissements publics chargés de la biodiversité et des espaces naturels ou encore aux acteurs socio-économiques qui mettent en place des actions en faveur de la biodiversité dans leur politique environnementale.

Ainsi, cette thèse s'inscrit dans la continuité d'une expertise développée depuis déjà plusieurs années dans deux domaines : sur les réseaux écologiques (Trame verte et bleue) d'une part, et sur la pollution lumineuse, d'autre part. Dans le contexte d'une montée en puissance des préoccupations environnementales, les trames écologiques ont une place centrale dans les politiques publiques, notamment en France depuis une vingtaine d'années. En parallèle, certaines pollutions peu considérées jusqu'ici - comme la pollution lumineuse - retiennent l'attention des scientifiques, politiques et citoyens depuis environ une décennie. Cette thèse est donc venue comme une suite logique visant à questionner les inter-relations entre ces deux dynamiques, à l'interface de l'écologie du paysage et de l'écologie sensorielle (en intégrant la lumière artificielle nocturne mais aussi d'autres perturbations sensorielles), dans une démarche exploratoire.

Cette thèse s'est déroulée sous l'encadrement d'Aurélie Coulon (CESCO/ CEFE) et de Yorick Reyjol (PatriNat). Elle s'appuie sur différents travaux menés dans les trois dernières années, intégrés exclusivement dans le manuscrit ou ayant fait l'objet de publications et notamment des articles scientifiques, soumis ou parus, insérés dans le corps du manuscrit.



Liste des articles intégrés à la thèse

En tout, 7 articles sont insérés dans le corps du manuscrit - 6 en premier auteur et 1 en second auteur, 4 soumis et 3 parus dans des revues à comité de relecture et essentiellement internationales - dont la liste est exposée ci-après.

Chapitre 2

1. **Sordello R.**, Ouédraogo D.Y., Chassoulier C., Aulagnier S., Coulon A., Reyjol Y. (Soumis). Does artificial light interfere with the activity of nocturnal mammals? An experimental study using road underpasses. *Biological Conservation*.

Chapitre 3

2. **Sordello R.**, Ratel O., Flamerie De Lachapelle F., Leger C., Dambry A., Vanpeene S. (2020). Evidence of the impact of noise pollution on biodiversity: a systematic map. *Environmental Evidence Journal*. 9:20. <https://doi.org/10.1186/s13750-020-00202-y>
3. **Sordello R.**, Fournier C., Tanaka T., Thierry C. (Soumis). What do we know about the impacts of artificial light on native terrestrial European mammals? A systematic review. *European Journal of Wildlife Research*.
4. **Sordello R.**, Coulon A., Reyjol Y. (Soumis). How do owls deal with light and anthropogenic noise? A systematic review. *Ibis*.
5. Renou M., **Sordello R.**, Reyjol Y. (2021). La biologie de la conservation doit-elle prendre en compte les paysages odorants ?. *Sciences Eaux et Territoires*. Articles hors-série 2021, 1–7. <https://doi.org/10.14758/SET-REVUE.2021.HS.03>

Chapitre 4

6. **Sordello R.**, Busson S., Cornuau J.H., Deverchère P., Faure B., Guetté A., Hölker F., Kerbiriou C., Lengagne T., Le Viol I., Longcore T., Moeschler P., Ranzoni J., Ray N., Reyjol Y., Roulet Y., Schroer S., Secondi J., Valet N., Vanpeene S., Vauclair S. (2022). A plea for a worldwide development of dark infrastructure for biodiversity – Practical examples and ways to go forward. *Landscape and Urban Planning*. 219:104332. <https://doi.org/10.1016/j.landurbplan.2021.104332>
7. **Sordello R.**, Cornuau J., Coulon A., Paquier F., Reyjol Y., Vanpeene S. (Soumis). Green infrastructure should be more than just 'green': How to encompass the real complexity of ecosystem functioning and biodiversity in ecological networks?. *Landscape and Urban Planning*.

RÉSUMÉ GÉNÉRAL

Notre manière d'aménager le territoire et nos activités se traduisent par une perte d'habitats naturels, leur dégradation et leur fragmentation. Ces modifications paysagères perturbent la biodiversité et figurent parmi les principales causes de son érosion. Pour prendre en compte ces pressions anthropiques, des politiques de trames écologiques se sont développées partout dans le monde depuis quelques décennies. Elles s'appuient sur les vertus de la connectivité reconnues par l'écologie du paysage et notamment le concept de réseaux écologiques : des ensembles d'espaces naturels reliés par des corridors, optimisant le fonctionnement écologique sur un territoire dans le contexte des changements globaux. Nous disposons aujourd'hui d'un recul de plusieurs années sur la manière dont ces politiques ont été implémentées et c'est notamment le cas de la Trame verte et bleue en France initiée en 2007. Nous pouvons constater que ces trames ont été construites en considérant essentiellement la dimension matérielle du paysage et en traitant majoritairement des obstacles physiques.

Pourtant, les animaux interagissent avec leur environnement par le biais des sens. Ils mobilisent la vue, l'ouïe ou l'odorat pour sélectionner leurs habitats et se déplacer (se repérer, détecter un partenaire, éviter des prédateurs, poursuivre une cible). Alors que le paysage a toujours été implicitement considéré avant tout comme diurne et visuel, il est en réalité aussi sonore et olfactif et propre à chaque individu. Par conséquent, la perception sensorielle joue potentiellement un rôle clef dans le fonctionnement des réseaux écologiques. Or, nos activités humaines - habitations, transports, industries, agriculture, loisirs, etc. - émettent de la lumière artificielle nocturne, des bruits ou des odeurs susceptibles d'interférer avec les stimuli sensoriels naturels auxquels les organismes sont habitués. Ces pollutions lumineuses, sonores et olfactives génèrent des dommages à différents niveaux (individus, populations, écosystèmes) et potentiellement à l'échelle du paysage, comme facteur de perte voire de fragmentation des habitats.

Dans ce contexte, cette thèse pose la question des interrelations entre écologie du paysage et écologie sensorielle, une interface disciplinaire qui n'a pour l'instant pas, ou très peu, été questionnée, ni par la Science ni d'un point de vue opérationnel.

J'ai tout d'abord dressé en introduction un état des lieux des connaissances, des enjeux et des pratiques afin de faire émerger la problématique suivante : ***Dans quelle mesure les trames écologiques devraient-elles tenir compte des pollutions lumineuses, sonores et olfactives ?***

J'ai décliné cette problématique en deux sous-questions de recherche :

- la première porte sur les **fondements scientifiques** : A quel point les pollutions sensorielles sont-elles susceptibles d'entraver la mobilité des espèces, de faire disparaître ou fragmenter des habitats et donc d'influer sur l'organisation spatiale de la biodiversité à l'échelle d'un paysage ?
- la seconde interroge les **implications opérationnelles** : Si la prise en compte de l'échelle paysagère en écologie politique repose sur les trames écologiques, de quelle manière ces politiques publiques pourraient-elles tenir compte des pollutions lumineuses, sonores et olfactives ?

Pour répondre à ces deux sous-questions, j'ai mobilisé différentes méthodes (décrites dans le chapitre 1) : l'expérimentation *in-situ* et *ex-situ* pour l'acquisition de connaissances sur les impacts, les cartes et revues systématiques pour une vision plus globale de la littérature et l'ingénierie écologique

pour transférer ces connaissances vers la sphère opérationnelle. Cette thèse compile ainsi 7 articles publiés (3) ou soumis (4) à des revues scientifiques et mobilise différents travaux menés à titre d'expert sur la thématique des pollutions sensorielles dans le cadre de mes missions à PatriNat (OFB-MNHN-CNRS-IRD).

Dans le chapitre 2, un protocole expérimental *ex-situ* de type contrôle-exposition mené sur le pholque phalangiste (*Pholcus phalangioides*) a montré que des bruits anthropiques sont susceptibles de perturber l'occupation spatiale de ces araignées en dégradant la qualité d'accueil de l'habitat. Une seconde expérimentation *in-situ* de type Avant/Pendant/Après, menée en collaboration avec un parc naturel régional, a mis en évidence que la lumière artificielle nocturne tend à perturber les déplacements de certaines espèces de mammifères selon les périodes de l'année.

Dans le chapitre 3, un travail de carte puis de revues systématiques a fait ressortir des effets néfastes des bruits anthropiques des activités récréatives et des émissions sonores des éoliennes, deux activités en pleine expansion. Par ailleurs, deux revues systématiques, l'une sur les rapaces nocturnes et l'autre sur les mammifères européens, ont révélé que les pollutions sonores et/ou lumineuses altèrent la qualité des habitats directement (évitement) ou indirectement (ex : baisse des ressources alimentaires, masquage des partenaires potentiels, modification des rythmes d'activités).

Dans le chapitre 4, plusieurs travaux ont permis de massifier la dynamique à l'œuvre sur la Trame noire (ex : guide technique, contribution au cadre national, plaidoyer international) et de proposer son extension aux autres pollutions sensorielles (bruits et odeurs). Ces propositions ont été abordées sous l'angle conceptuel mais aussi sous l'angle de la mise en œuvre. Sur ce deuxième point, l'exemple de la gestion de la lumière artificielle dans les continuités écologiques, et plus précisément du clignotement de ces lumières, a retracé le processus complet depuis une question de recherche jusqu'à des propositions réglementaires.

Cette thèse se termine par un chapitre de discussion qui capitalise sur l'ensemble des travaux présentés et soulève à la fois les limites et les implications pour la recherche et les décideurs. Cette discussion aborde par exemple les manques dans la connaissance scientifique et la complexité à comprendre la dimension sensorielle du vivant. Elle questionne aussi la définition qui pourrait être donnée à ces nouvelles "trames sensorielles", leur articulation avec les trames vertes et bleues existantes ou encore les limites auxquelles pourraient se heurter leur intégration concrète dans la planification territoriale.

Il ressort de cette thèse que la prise en compte des pollutions sensorielles dans les trames écologiques apparaît comme une progression logique au croisement, d'une part, de l'accroissement des connaissances scientifiques mettant en évidence les impacts de ces pressions anthropiques jusqu'ici méconnus et, d'autre part, de l'intérêt grandissant des infrastructures comme outil d'intégration de la biodiversité dans les territoires. Les résultats obtenus soulignent la nécessité d'élargir notre manière d'appréhender les continuités écologiques, ce qui implique une évolution de certaines notions comme celle d'habitat, de paysage, d'obstacles. Cet élargissement des trames écologiques aux pollutions sensorielles soulève de nombreuses questions (notamment méthodologiques ou réglementaires) car la protection de la nature, l'urbanisme ou encore le droit se sont construits essentiellement en lien avec la dimension physique de notre monde. Le chantier est donc très vaste et cette thèse se présente avant tout comme une invitation à engager un débat interdisciplinaire pour que la perception sensorielle soit davantage considérée, afin que nos actions en faveur de la biodiversité ne se limitent pas à la partie visible et tangible du monde.

GENERAL SUMMARY

The way we develop our land and our activities result in the loss, degradation and fragmentation of natural habitats. These landscape transformations disrupt biodiversity and are among the main causes of its extinction. To take account of these anthropogenic pressures, 'Green Infrastructure' policies have been developed throughout the world over the last few decades. They are based on the advantages of connectivity recognised by landscape ecology and in particular the concept of ecological networks: sets of natural habitats linked by corridors, optimising the ecological functioning of an area in the context of global change. We now have several years' hindsight on the way in which these policies have been implemented, and in particular the *'Trame verte et bleue'* in France initiated in 2007. We can see that these 'Green Infrastructure' have been built essentially by considering the material dimension of the landscape and dealing mainly with physical obstacles.

Yet, animals interact with their environment through their senses. They use sight, hearing and smell to select their habitats and move around (to find their way, detect a mate, avoid predators, pursue a target). Whereas until now the landscape has been implicitly considered to be primarily diurnal and visual, in reality it is also audible and olfactory and specific to each individual. As a result, sensory perception potentially plays a key role in the functioning of ecological networks. Our human activities - housing, transport, industry, agriculture, leisure, etc. - emit artificial light at night, noise and odours that can interfere with the natural sensory stimuli to which organisms are accustomed. This light, noise and odour pollution causes damage at various levels (individuals, populations, ecosystems) and potentially on landscapes, as a factor in the loss or even fragmentation of habitats.

In this context, this thesis addresses the question of the interrelationships between landscape ecology and sensory ecology, a disciplinary interface that has so far received little or no scientific or operational attention.

I began by taking stock of the current state of knowledge, issues and practices in order to raise the following question: ***To what extent should 'Green Infrastructure' take account of light, noise and odour pollution?***

I divided it into two research sub-questions:

- the first concerns **scientific foundations**: to what extent is sensory pollution likely to hinder the mobility of species, cause the loss or fragmentation of habitats and therefore influence the spatial organisation of biodiversity on a landscape scale?
- The second deals with **operational implications**: if 'Green Infrastructure' are the basis for addressing the landscape scale in political ecology, how can these public policies take account of light, noise and odour pollution?

To answer these two sub-questions, I have mobilised different methods (described in chapter 1): *in-situ* and *ex-situ* experimentation to acquire knowledge about impacts, maps and systematic reviews for a more global view of the literature, and ecological engineering to transfer this knowledge to the operational sphere. This thesis thus compiles 7 articles published (3) or submitted (4) to scientific journals and draws

on different work carried out as an expert on the subject of sensory pollution in the context of my missions at PatriNat (OFB-MNHN-CNRS-IRD).

In Chapter 2, an *ex-situ* experimental control-exposed protocol carried out with spiders *Pholcus phalangioides* showed that anthropogenic noise is likely to disturb the spatial occupation of individuals by degrading the quality of their habitat. A second *in-situ* Before/During/After experiment, carried out in collaboration with a regional nature park, showed that artificial night-time light tends to disrupt the movements of certain mammal species depending on the time of year.

In Chapter 3, a systematic map followed by systematic reviews highlighted the harmful effects of anthropogenic noise from recreational activities and noise emissions from wind turbines, two rapidly expanding activities. In addition, two systematic reviews, one on nocturnal raptors and the other on European mammals, revealed that noise and/or light pollutions alter the quality of habitats directly (avoidance) or indirectly (e.g. reduction in food resources, masking of potential partners, modification of activity rhythms).

In Chapter 4, several works have contributed to consolidate the implementation of a 'Dark Infrastructure' (e.g. technical guide, contribution to the French national framework, international advocacy) and to propose its extension to other forms of sensory pollutants (i.e. noise and odors). These proposals were addressed from both a conceptual and an implementation perspective. On this second point, the example of the mitigation of artificial light in 'Green Infrastructure', and more specifically the flickering of these lights, retraced the entire process from a research question to regulatory proposals.

This thesis concludes with a discussion chapter that capitalises on all the works presented and raises both the limits and the implications for research and decision-makers. This discussion addresses, for example, the gaps in scientific knowledge and the complexity of understanding the sensory dimension of living organisms. It also looks at the definition that could be given to these new 'Sensory Infrastructure', how they relate to existing 'Green and Blue Infrastructure', and the limits that could be encountered when integrating them into territorial planning.

This thesis shows that taking sensory pollutants into account in 'Green Infrastructure' is a logical progression at the crossroads between, on the one hand, the increase in scientific knowledge highlighting the adverse effects of these anthropogenic pressures that were unknown until now and, on the other hand, the growing interest in 'Green Infrastructure' as a tool for integrating biodiversity into territories. The results obtained stress the need to broaden our understanding of ecological networks, which implies a change in certain concepts such as habitat, landscape and barriers. This broadening of 'Green Infrastructure' to include sensory pollutants raises a number of issues (particularly methodological and regulatory), as nature conservation, town planning and law have all been built essentially around the physical dimension of our world. There is therefore a huge amount of work to be done, and this thesis is above all an invitation to engage in an interdisciplinary debate to ensure that sensory perception is given greater consideration, so that our actions in favour of biodiversity are not limited to the visible and tangible part of the world.

TABLE DES MATIERES



INTRODUCTION GENERALE

Contexte général : La diversité du vivant menacée

Partie 1 : Écologie du paysage, disparition et fragmentation des habitats, trames écologiques

I. Pouvoir se déplacer librement dans un espace géographique adapté : deux contraintes majeures pour la pérennité des populations

II. Ecologie du paysage

III. La disparition et la fragmentation des habitats naturels

IV. Les réseaux écologiques comme réponse

V. De plus en plus de politiques publiques de trames écologiques mises en place à travers le monde

Résumé de la partie 1

Partie 2 : L'écologie sensorielle ou comment les individus entrent en relation par le biais des sens

I. Les systèmes sensoriels, du récepteur au cerveau

II. La lumière et la vision

III. Le son et l'ouïe

IV. Les molécules volatiles et l'odorat

V. La perception sensorielle : un maillon indispensable du fonctionnement écologique

Résumé de la partie 2

Partie 3 : Écologie sensorielle et écologie du paysage, regards croisés

I. La perception sensorielle a des répercussions à l'échelle du paysage

II. Les stimuli sensoriels lumineux, sonores et olfactifs forment des paysages sensoriels

Résumé de la partie 3

Partie 4 : Des pressions anthropiques sensorielles : les pollutions lumineuse, sonore et olfactive

I. La lumière artificielle nocturne

II. Les sons anthropiques

III. Les odeurs anthropiques

IV. Les pollutions sensorielles : une préoccupation nouvelle pour l'écologie

Résumé de la partie 4

Partie 5 : Questions, travaux prévus et plan de la thèse

I. Problématique de la thèse

II. Fondements scientifiques : les pollutions sensorielles peuvent-elles être sources de disparition et de fragmentation des habitats ?

III. Modalités opérationnelles : une prise en compte balbutiante, les trames écologiques en embuscade

IV. Plan de thèse

Références citées

Annexes 1 à 8

CHAPITRE 1 : METHODES

I. Production, synthèse et transfert de connaissances

II. Acquisition de connaissances nouvelles par l'approche expérimentale

III. Mise à l'échelle par les cartes et revues systématiques

IV. Transfert vers la sphère opérationnelle via l'ingénierie écologique

Résumé du chapitre 1

Références citées

CHAPITRE 2 - EVALUER L'IMPACT DE PRESSIONS SENSORIELLES SUR LA FAUNE PAR L'APPROCHE EXPERIMENTALE

I. Impact du bruit anthropique sur les araignées

- A. Résumé de l'expérience
- B. Contexte
- C. Dispositif expérimental
- D. Modèle biologique choisi
- E. Considérations générales sur les prélèvements d'individus
- F. Expérience 1 (validation du dispositif) : Utilisation du dispositif réservoirs/corridor par les araignées
- G. Expérience 2 : Effet du bruit sur la qualité d'un réservoir
- H. Discussion

II. Impact de l'éclairage artificiel nocturne sur les déplacements de petits et moyens mammifères

 Article soumis à *Biological Conservation* en avril 2024
Sordello *et al.*, Soumis

III. Discussion et conclusion du chapitre 2

Résumé du chapitre 2

Références citées

Fichiers additionnels en ligne

CHAPITRE 3 : DISPOSER D'UNE VISION PLUS COMPLETE DES IMPACTS DES PRESSIONS SENSORIELLES A L'AIDE DES CARTES ET REVUES SYSTEMATIQUES

I. Visualiser l'état des connaissances sur la pollution sonore par la réalisation d'une carte systématique



Article publié dans *Environmental Evidence Journal*
Sordello *et al.*, 2020

II. Evaluer les conséquences du bruit et de la lumière artificielle par les revues systématiques

A. L'impact de deux types de bruits

B. L'impact de la lumière artificielle sur les mammifères terrestres sauvages européens



Article soumis à *European Journal of Wildlife Research* en avril 2024

C. L'impact du bruit et de la lumière sur les rapaces nocturnes



Article soumis à *Ibis* en septembre 2023
Sordello *et al.*, Soumis

III. Les conséquences biologiques et écologiques de la perturbation anthropique des paysages olfactifs



Article publié dans *Sciences Eaux & Territoires*
Renou *et al.*, 2021

IV. Synthèse et conclusion du chapitre 3

Résumé du chapitre 3

Références citées

Fichiers additionnels en ligne

CHAPITRE 4 - COMMENT PRENDRE EN COMPTE LES PRESSIONS SENSORIELLES DANS LES TRAMES ECOLOGIQUES : DES SAVOIRS SCIENTIFIQUES A L'ACTION

I. Massifier la dynamique émergente sur la Trame noire

- A. Rappel du contexte et objectifs
- B. Méthode et résultats



Article publié dans *Landscape and urban Planning*
Sordello *et al.*, 2022

II. Elargir les trames écologiques à la dimension sensorielle

- A. Rappel du contexte et objectifs
- B. Méthode



Article soumis à *Landscape and Urban Planning* en avril 2024
Sordello *et al.*, Soumis

III. Mettre en œuvre les trames sensorielles par la gestion des pressions : exemple de la lumière clignotante de la recherche à l'action

- A. Rappel du contexte et objectifs
- B. Méthode
- C. Résultats

Résumé du chapitre 4

Références citées

Annexes

Fichiers additionnels en ligne

CHAPITRE 5 : DISCUSSION GENERALE

- I. **Pourquoi les trames écologiques devraient-elles tenir compte des pollutions sensorielles ?**
 - A. Des facteurs de disparition et de fragmentation des habitats
 - B. Une connaissance à renforcer
 - C. Conclusion

- II. **Les trames écologiques élargies à la dimension sensorielle**
 - A. Débat d'ordre général sur les trames écologiques : une démarche pertinente sans être pour autant LA solution ?
 - B. Quelle définition donner à ces nouvelles trames "sensorielles" ?
 - C. Repenser notre conception de l'artificialisation des milieux et de la planification territoriale
 - D. Comment articuler ces différentes trames ?

- III. **Comment les pressions sensorielles peuvent-elles être intégrées dans les trames écologiques ?**
 - A. Comment diagnostiquer les pollutions sensorielles ?
 - B. Comment identifier des corridors et des réservoirs ?
 - C. Quelles actions de restauration mettre en œuvre ?

- IV. **Conclusion et perspectives**

INTRODUCTION GENERALE



Plan de l'introduction

Contexte général : La diversité du vivant menacée	5
Partie 1 : Écologie du paysage, disparition et fragmentation des habitats, trames écologiques	8
I. Pouvoir se déplacer librement dans un espace géographique adapté : deux contraintes majeures pour la pérennité des populations.....	8
A. Une surface optimale d'habitats	8
B. Pouvoir bouger librement.....	9
II. Écologie du paysage	10
A. Paysage : un terme polysémique.....	10
B. Le paysage de l'écologue.....	11
C. Lecture paysagère en écologie.....	11
III. La disparition et la fragmentation des habitats naturels.....	12
A. Le manque d'habitats favorables : un problème majeur pour la biodiversité.....	12
1) Un aménagement du territoire consommateur d'espace	12
2) Les impacts de la réduction des surfaces d'habitats.....	13
3) L'importance de la qualité écologique des habitats	14
B. Le manque de connexions entre habitats : un deuxième problème majeur pour la biodiversité	15
1) La fragmentation des habitats.....	15
2) Conséquences de la fragmentation sur la biodiversité	18
IV. Les réseaux écologiques comme réponse	20
A. De la fragmentation des habitats à la connectivité paysagère.....	20
1) L'intérêt de la connectivité	20
2) Connectivité structurelle, potentielle et fonctionnelle	21
B. Les réseaux écologiques : un outil de planification spatiale du territoire intégrant les enjeux de préservation de la biodiversité	23
1) Des ensembles de milieux naturels connectés	23
2) Intérêts des réseaux écologiques	24
3) Les corridors écologiques	25
V. De plus en plus de politiques publiques de trames écologiques mises en place à travers le monde	26
A. Des aires protégées aux trames écologiques	26
B. Le déploiement des infrastructures vertes.....	28
C. En France : la Trame verte et bleue	31
D. Enseignements méthodologiques et conceptuels.....	36
1) Des démarches par milieux : engendrant une vision trop matérialiste et fixiste des habitats ?.....	36
2) Des méthodes basées essentiellement sur les caractéristiques physiques du paysage	37
3) Les éléments physiques du paysage comme principales sources de fragmentation et de conflits	40

Partie 2 : L'Écologie sensorielle ou comment les individus entrent en relation par le biais des sens	44
I. Les systèmes sensoriels, du récepteur au cerveau	45
A. Qu'est-ce qu'un système sensoriel ?	45
B. Les récepteurs sensoriels.....	47
II. La lumière et la vision	48
A. La lumière, onde électromagnétique	48
B. Exemple d'un système sensoriel dédié à la vision	49
III. Le son et l'ouïe	53
A. Le son, une onde mécanique	53
B. Exemple de la perception acoustique chez les araignées	54
C. Exemple de la perception acoustique chez les oiseaux.....	56
IV. Les molécules volatiles et l'odorat	57
A. Les odeurs, un message moléculaire.....	57
B. Exemple du système olfactif d'un papillon diurne.....	58
V. La perception sensorielle : un maillon indispensable du fonctionnement écologique.....	60
A. Utilité générale des sens	60
B. La perception sensorielle, porte d'entrée du fonctionnement écologique	61
1) Recherche de nourriture.....	61
2) L'évitement de la prédation.....	61
3) La reproduction	62
4) Elevage des jeunes.....	62
C. Panoplie sensorielle	63
Partie 3 : Écologie sensorielle et écologie du paysage, regards croisés.....	65
I. La perception sensorielle a des répercussions à l'échelle du paysage.....	66
A. Écologie sensorielle et écologie du paysage : deux maillons d'une même chaîne ?	66
B. La sélection des habitats procède d'indices sensoriels.....	68
C. Les signaux sensoriels guident les déplacements	69
D. La perception sensorielle influence les réseaux écologiques	72
II. Les stimuli lumineux, sonores et olfactifs forment des paysages sensoriels	74
A. Du paysage physique au paysage sensoriel	74
B. La richesse des paysages sensoriels	75
C. Paysages nocturnes, sonores, olfactifs : les oubliés du paysage ?.....	75
Partie 4 : Des pressions anthropiques sensorielles : les pollutions lumineuse, sonore et olfactive	79
I. La lumière artificielle nocturne	80
A. L'Homme : animal diurne qui vit aussi la nuit	80
B. La lumière artificielle nocturne perturbe la biodiversité.....	83
II. Les sons anthropiques	86
A. De l'homme qui parle à l'homme bruyant.....	86
B. Les bruits anthropiques perturbent la biodiversité	88

III. Les odeurs anthropiques	91
A. Phénomène et quantification.....	91
B. Impacts sur la biodiversité : une littérature sommaire à ce stade.....	91
IV. Les pollutions sensorielles : une préoccupation nouvelle pour l'écologie.....	92
Partie 5 : Questions, travaux prévus et plan de la thèse	97
I. Problématique de la thèse	97
II. Fondements scientifiques : les pollutions sensorielles peuvent-elles être sources de disparition et de fragmentation des habitats ?	100
A. Des connaissances variables selon les pressions sensorielles.....	100
B. Les manques de connaissance auxquels la thèse va s'intéresser	101
III. Modalités opérationnelles : une prise en compte balbutiante, les trames écologiques en embuscade	103
A. Comment les pollutions lumineuses, sonores et olfactives sont-elles considérées aujourd'hui ? De la politique au terrain	103
1) Pollution lumineuse : la France à l'avant garde	103
2) Pollution sonore : une approche en silo centrée sur la santé humaine	105
3) Pollution olfactive : une considération marginale pour l'instant	107
B. Prise en compte dans les politiques de trames écologiques.....	109
1) La Trame noire : une trame sensorielle précurseur ouvrant la voie aux multitrames.....	109
2) Mettre en œuvre des trames sensorielles : exemple des lumières clignotantes	113
IV. Plan de thèse.....	115

CONTEXTE GENERAL : LA DIVERSITE DU VIVANT MENACEE

Le terme "biodiversité" a été introduit par la Convention sur la diversité biologique adoptée au Sommet de la Terre à Rio en 1992 qui le définit comme la « *variabilité des organismes vivants de toute origine y compris, entre autres, les écosystèmes terrestres, marins et autres écosystèmes aquatiques et les complexes écologiques dont ils font partie ; cela comprend la diversité au sein des espèces et entre espèces ainsi que celle des écosystèmes* » (Convention Sur La Diversité Biologique, 1992). Cette notion - désormais largement utilisée par les scientifiques, la sphère politique et la société - désigne donc l'ensemble de la diversité du vivant à toutes ses échelles d'organisation - incluant notamment la diversité génétique, spécifique et écosystémique.

Sur la base de divers indicateurs, les écologues et naturalistes mettent en évidence que la biodiversité décline depuis plusieurs décennies (Gill et al., 2015).

D'après le rapport du *Millenium Ecosystem Assessment* commandé par l'ONU en 2000, la diversité spécifique s'est érodée 1 000 fois plus vite ces dernières centaines d'années qu'au cours des temps géologiques (Millennium Ecosystem Assessment, 2005). Au moins 322 espèces de vertébrés terrestres se sont déjà éteintes depuis 1500 (Dirzo et al., 2014). Sur 128 918 espèces évaluées par la liste rouge de l'Union Internationale pour la Conservation de la Nature (IUCN) en 2020, tous taxons confondus, 28 % sont menacées d'extinction (IUCN, 2020). Certains groupes sont particulièrement menacés, comme les amphibiens (41 % des espèces).

Un effondrement des populations (aires de répartition et abondances) est observé chez de nombreux groupes biologiques, ce qui laisse présager une disparition massive d'espèces à court et moyen terme. Dans son *Living planet report* publié en 2022, le *World Wildlife Fund* (WWF) estime que les effectifs des vertébrés sauvages (32 000 espèces considérées) ont régressé de 69 % depuis 1970 (WWF, 2022). D'après l'évaluation mondiale de Ceballos *et al.* (2017) sur la période 1900-2015, 177 espèces de mammifères ont perdu au moins 30 % de leur aire de répartition et plus de 40 % d'entre elles ont perdu au moins 80 % des individus (Ceballos et al., 2017). Cet effondrement touche aussi des espèces dites "communes" ; par exemple les populations d'oiseaux communs en Europe ont diminué de 25 % entre 1980 et 2016 (Rigal et al., 2023) et on note une réduction de 30 % en France chez les oiseaux des milieux agricoles entre 1989 et 2019 (Fontaine et al., 2020). Les insectes, à la base de nombreuses chaînes alimentaires, subissent un déclin massif ; les populations de 39 % des papillons des prairies ont chuté en Europe depuis 1990 (Warren, 2021) et 67 % des populations d'invertébrés ont perdu 45 % en moyenne de leur abondance à travers le globe (Dirzo et al., 2014). Des tendances alarmantes sont détectées jusque dans les aires sensées être protégées, comme celles d'Allemagne où trois quart de la biomasse d'insectes a disparu entre 1989 et 2016 (Hallmann et al., 2017).

Cette crise de la biodiversité est engendrée par les sociétés humaines ; en particulier cinq facteurs anthropiques sont identifiés et encore rappelés récemment par le consortium mondial de scientifiques sur la biodiversité, l'IPBES (*Intergovernmental Science-Policy Platform on Biodiversity and Ecosystem Services*) : le changement d'usage des sols, la surexploitation des ressources, le

Introduction générale

changement climatique, les pollutions et les espèces au comportement invasif (IPBES, 2019) (Figure I.F1). Cette thèse de doctorat en écologie appliquée s'inscrit dans ce contexte d'érosion de la biodiversité et sa problématique se situe à l'interface entre deux de ces pressions anthropiques : le changement d'usage des sols et les pollutions.

Le changement d'usage des sols est un phénomène multifactoriel (Sánchez-Bayo & Wyckhuys, 2019; D. L. Wagner et al., 2021). Il résulte, entre autres, de l'intensification agricole (Albero et al., 2021; Jiménez-Navarro et al., 2023), de la déforestation (Franco et al., 2019; Negret et al., 2021) et de l'urbanisation (Sun et al., 2022; Szabó et al., 2023). Il conduit à des modifications paysagères telles que la dégradation, la destruction et la fragmentation des habitats (Godet & Devictor, 2018).

Concernant les pollutions, des substances chimiques (pesticides, métaux lourds, hydrocarbures, etc.) ou des éléments physiques (ex : microplastiques) ont depuis longtemps été mis en évidence comme des facteurs de dégradation de la qualité des écosystèmes, notamment des sols ou des eaux (Cristiano et al., 2021; Dulsat-Masvidal et al., 2023; L.-X. He et al., 2023; Pawan Kumar et al., 2023; Yang et al., 2023). Depuis peu, des pollutions de natures différentes (ondulatoires ou volatiles) et interférant avec la perception sensorielle des espèces attirent l'attention (Halfwerk & Slabbekoorn, 2015).

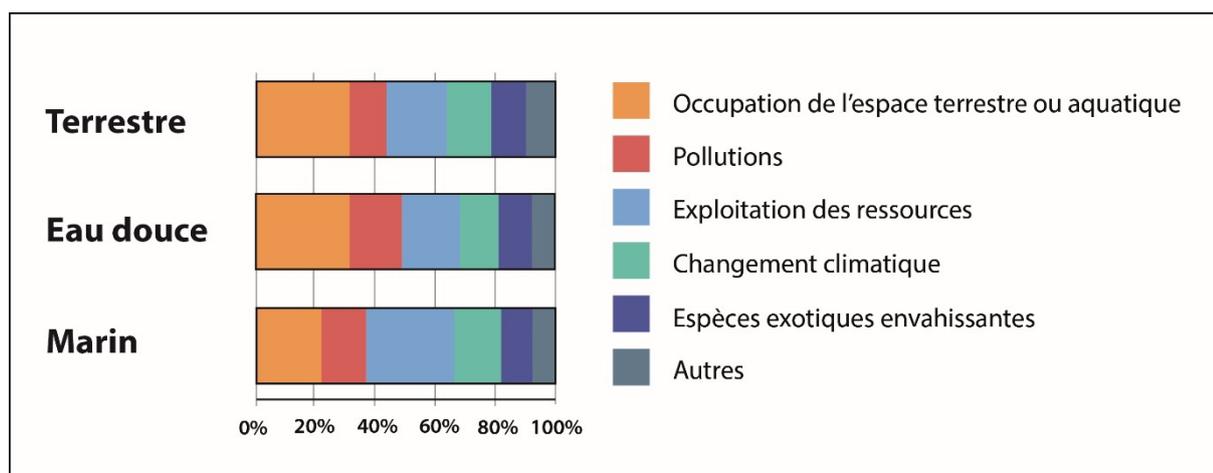


Figure I.F1 : Principales causes d'érosion de la biodiversité. Les bandes de couleur représentent l'impact relatif des différents facteurs de pression. Le changement d'usage des sols ressort comme le facteur d'impact prépondérant (environ un tiers) sur les écosystèmes terrestres.

Crédit : Romain Sordello

Source : IPBES, 2019

L'introduction qui suit déroule à travers 5 parties le cheminement intellectuel et fournit les savoirs essentiels à la compréhension de cette problématique.

La première partie de l'introduction tracera un premier axe, celui de l'écologie du paysage et des phénomènes paysagers qu'elle étudie - notamment la disparition et la fragmentation des habitats - jusqu'au développement des politiques de trames écologiques auquel elle a abouti, des politiques spatialisées basées sur les réseaux écologiques.

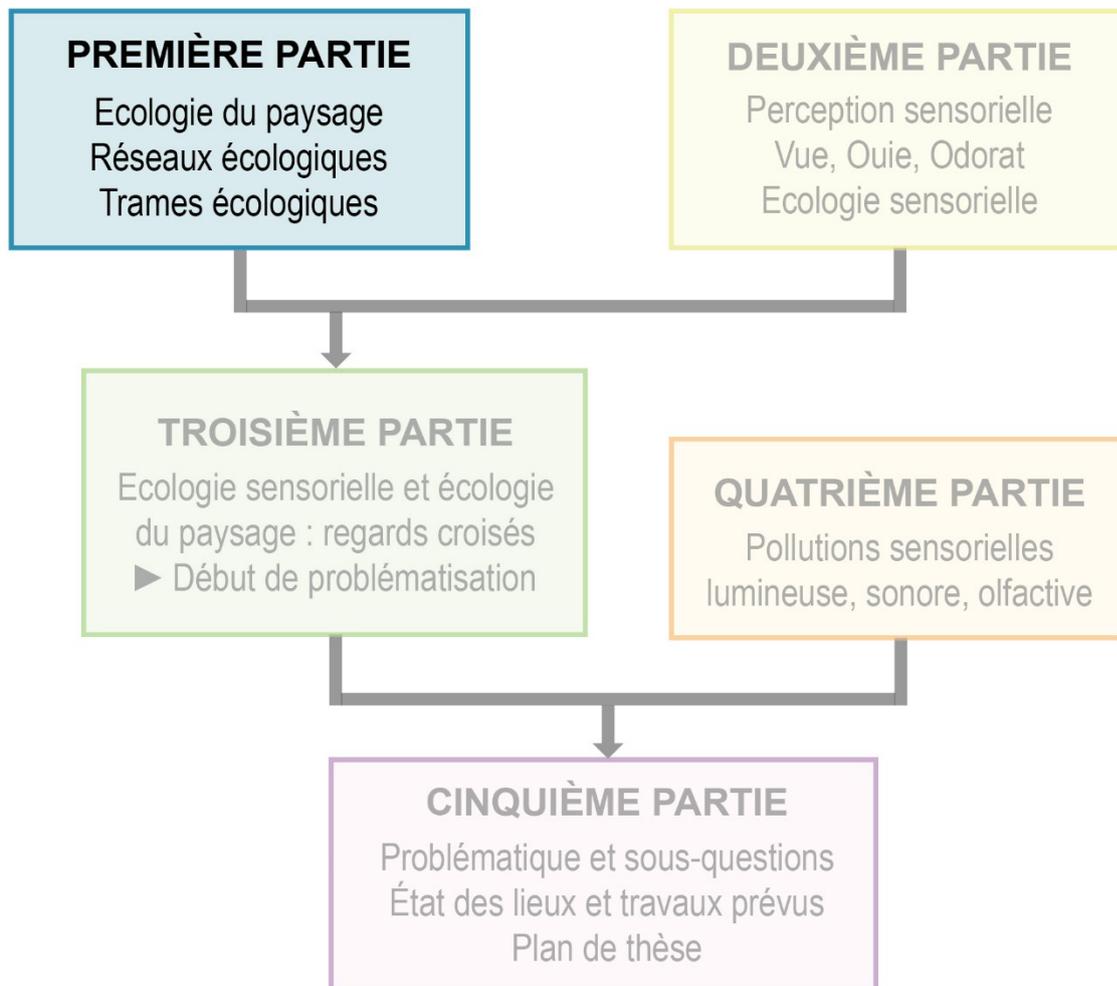
La deuxième partie de l'introduction développera un second axe, celui de la perception sensorielle - objet d'étude de l'écologie sensorielle - en donnant des éléments de compréhension sur les stimuli et les systèmes sensoriels auxquels cette thèse s'intéressera : la vue, l'ouïe et l'odorat et soulignant le rôle des sens dans le fonctionnement écologique.

En troisième partie, nous interrogerons les relations entre ces deux disciplines, l'écologie du paysage et l'écologie sensorielle, en recroisant ces deux premières parties, ce qui commencera à problématiser le sujet de thèse.

Dans une quatrième partie, nous introduirons les pollutions lumineuses, sonores et olfactives - trois pollutions sensorielles d'origine anthropique que cette thèse va considérer. Nous décrirons ces pollutions et les impacts qu'elles ont sur la biodiversité.

Enfin, dans la dernière partie, la problématique de la thèse sera clairement mise en exergue et nous déclinerons les questions précises à investiguer ainsi que le plan de thèse à dérouler.

PARTIE 1 : ÉCOLOGIE DU PAYSAGE, DISPARITION ET FRAGMENTATION DES HABITATS, TRAMES ÉCOLOGIQUES



I. Pouvoir se déplacer librement dans un espace géographique adapté : deux contraintes majeures pour la pérennité des populations

A. Une surface optimale d'habitats

Les espèces expriment des besoins qui leur sont propres pour vivre, ce qui nous amène à la notion de domaine vital. Ce dernier peut être défini comme la surface minimale qui permet à un individu d'assouvir ses besoins primaires réguliers (Burt, 1943). Cette zone est donc composée des habitats qui fournissent les conditions optimales et suffisantes à la vie d'un animal : ressources alimentaires, cachettes, zone d'hivernage, site de nidification, etc.

La notion d'habitat est polysémique (Maciejewski et al., 2016); elle peut s'entendre notamment comme :

- l'habitat d'espèce, défini alors comme « *le lieu où vit une espèce* », composé de « *son environnement immédiat à la fois biotique et abiotique* » (Ramade, 2003).

- un espace géographique donné, homogène par ses conditions stationnelles (climat, sol, relief) et sa biocénose. Précisément il est alors souvent décrit par sa végétation caractéristique (Rameau et al., 2000).

Le domaine vital ne doit pas être confondu avec le territoire qui correspond à la partie de domaine vital défendue par l'individu - vis-à-vis de concurrents par exemple - et qui n'existe donc pas nécessairement toute l'année (période de reproduction notamment) (Ramade, 2003).

On constate une grande palette de surfaces requises, au sein du règne animal, certaines espèces réalisant leurs besoins sur de petites étendues et d'autres en nécessitant de très grandes (Sordello et al., 2013). A titre d'exemple, le domaine vital d'un campagnol amphibie (*Arvicola sapidus*) est estimé à 3 600 m² (Rigaux et al., 2009), quand celui d'un cerf élaphe (*Cervus elaphus*) couvre 500 à 2000 ha pour les groupes matriarcaux (femelles et jeunes) et 1 100 à 3 000 ha pour les groupes de mâles (Storms & Hamann, 2008).

Cette grande variabilité peut s'expliquer par l'amplitude de la niche écologique liée à différents traits de vie, par exemple la diversité et la spécificité des habitats recherchés ou la plasticité ou non du régime alimentaire (Ramade, 2003). Certaines espèces sont ainsi qualifiées de spécialistes (niche écologique étroite) et d'autres sont considérées comme plus généralistes.

De manière assez logique, il découle de ce qui précède que la richesse en espèces suit une relation linéaire avec la surface d'habitats favorables (relation d'Arrhenius) : plus la surface d'habitats est grande plus une diversité d'exigences pourra être satisfaite (Arrhenius, 1921; Williamson et al., 2001). Le maintien de surfaces d'habitats favorables est donc un des premiers enjeux majeurs de la préservation de la biodiversité.

B. Pouvoir bouger librement

Au sein de son domaine vital, un animal est amené à se déplacer pour accomplir son cycle de vie. Ses besoins s'organisent généralement dans des espaces différents de son domaine vital (zones de chasse, zones d'hivernage, zones de repos, etc.) ce qui implique un transit. Certains habitats seront ainsi plutôt voués à une fonction de déplacement.

Pour cela, les animaux utilisent différents modes de déplacements actifs (nage, marche, course, vol, saut, etc.) ou parfois passifs. Ces trajets peuvent être quotidiens ou se faire épisodiquement. Par exemple, chez certaines espèces, les jeunes émancipés effectuent un déplacement caractéristique appelé la dispersion natale entre le lieu de naissance et le lieu de la première reproduction (Clobert, 2012). Par ailleurs, certains animaux sont migrateurs : ils effectuent deux fois par an un mouvement pendulaire à de grandes distances, parfois de plusieurs centaines ou milliers de kilomètres, entre leur zone d'hivernage et leur zone de reproduction (Ramade, 2003).

On constate donc là aussi une grande palette de distances pratiquées au sein du règne animal en lien avec différents traits de vie (fidélité au lieu de naissance, mode de déplacement, sédentarité, etc.) (Swingland, 1984) et différents facteurs motivant les déplacements (Lidicker & Stenseth, 1992; Matthysen, 2012). A titre d'exemple la dispersion juvénile du bouvreuil pivoine (*Pyrrhula pyrrhula*), oiseau plutôt fidèle à son lieu de naissance, est de l'ordre de 4,6 km en moyenne (Paradis et al., 1998) alors que chez la chouette de Tengmalm (*Aegolius funereus*), dont les jeunes émancipés sont très mobiles, les distances généralement observées vont de 10 à 20 km depuis le lieu de naissance et parfois jusqu'à 400-500 km (Mebs & Scherzinger, 2006).

Certains animaux se déplacent peu. Toutefois, le mouvement semble indispensable d'une manière ou d'une autre, dans la mesure où il permet *in fine* le brassage génétique de la reproduction sexuée, lui-même nécessaire à la pérennité des populations. Même chez la flore, où les individus peuvent être fixes, un mouvement est assuré par le transport du grain de pollen (gamétophyte mâle) ou de la graine (embryon végétal). Garantir au vivant la possibilité de se déplacer librement dans l'espace est donc un autre enjeu majeur de la préservation de la biodiversité.

Ces considérations de surfaces et de déplacements nous invitent logiquement à dépasser l'échelle de l'écosystème pour nous intéresser à une échelle plus vaste au sein de laquelle cette sélection d'habitats et ces flux biologiques se déroulent. C'est ici que le paysage intervient.

II. Écologie du paysage

A. Paysage : un terme polysémique

En 2000, le Conseil de l'Europe adopte à Florence une convention sur le paysage. Elle a vocation à mettre de la cohérence dans l'identification, la qualification, la gestion et la protection des paysages en Europe. Cette convention définit le paysage comme « *une partie de territoire telle que perçue par les populations, dont le caractère résulte de l'action de facteurs naturels et/ou humains et de leurs interrelations.* » (Convention Européenne Du Paysage, 2000).

Cette convention est le premier texte international dédié au paysage. Dès lors, elle fixe juridiquement le terme de "paysage", avec un certain parti pris : le paysage n'existe qu'en présence d'un observateur humain. Il est une réalité perçue - avant tout visuellement même si la définition ne le dit pas - à travers un filtre subjectif humain ; il se distingue en ce sens d'un simple espace, de la nature ou du cadre de vie.

Pourtant, sans retracer en détails l'origine et l'évolution du terme "paysage", celui-ci reste un objet atypique qui agrège différentes acceptions (Donadieu, 2007). Parfois confondu avec les termes de "point de vue", "perspective", "territoire", "site", le paysage est appréhendé aussi bien de manière esthétique que culturelle, historique ou patrimoniale. De par son côté "malléable" il a attiré l'attention de diverses disciplines comme l'art, la géographie ou la sociologie (Poullaouec-Gonidec et al., 2005). Dans les années 1980, c'est l'écologie qui se l'approprie, d'abord aux Etats-Unis puis en Europe et notamment en France, conduisant à l'émergence d'une nouvelle discipline, l'écologie du paysage (Décamps & Décamps, 2004).

B. Le paysage de l'écologie

Pour l'écologie, le paysage est débarrassé de ses attributs subjectifs. Il est défini objectivement, comme un cadre d'étude, un niveau d'organisation de la biosphère plus large que le niveau de l'écosystème (Burel & Baudry, 1999). Si l'échelle de l'écosystème est intéressante pour aborder les relations interspécifiques ou les cycles de la matière (carbone, eau, etc.), elle est moins opérante pour appréhender la dimension spatiale du vivant. L'échelle du paysage répond à ce besoin. Volontairement floue, cette échelle est définie au cas par cas comme l'échelle adaptée à la question posée.

L'écologie du paysage va ainsi étudier les processus écologiques à cette échelle intégratrice (Forman & Godron, 1986). Elle vise notamment à décrypter les dynamiques spatiales et temporelles du vivant - tels que les flux de gènes et d'individus - en cherchant à les expliquer au regard de la nature et de l'organisation des éléments naturels et/ou anthropiques qui composent ce paysage (Turner & Gardner, 2015).

Cette approche factuelle du paysage n'isole pas pour autant l'écologie des autres disciplines ayant trait elles-aussi au paysage. En effet, la configuration du paysage analysée par l'écologie résulte aujourd'hui en grande partie des sociétés humaines : de l'agriculture, de la sylviculture, de l'urbanisation et plus généralement de l'attachement des habitants à leur paysage, invitant de fait à une interdisciplinarité (Nassauer, 2013).

C. Lecture paysagère en écologie

Le paysage en écologie est souvent décrit selon sa composition (nature et qualité des éléments qui le constituent) et sa configuration (organisation de ces éléments) (Wiens, 2007). Des objets ont alors été définis pour lire le paysage (Farina, 1998).

La grille de lecture "tâches-corridors-matrice" est un des modèles proposés (Forman, 1995) (Figure I.F2) :

- les tâches (*patch* en anglais) correspondent aux ensembles surfaciques d'habitats relativement homogènes et favorables.
- les corridors sont les structures linéaires du paysage (haies, ripisylves, etc.) assurant donc plus spécifiquement une fonction de déplacement.
- la matrice représente le "reste" du paysage, un milieu plus ou moins hostile ne permettant pas de manière optimale la vie ou le déplacement des individus.

Bien que relevant d'une simplification de la réalité, cette grille de lecture offre de nombreuses possibilités pour analyser un paysage (Blandin, 2009). Les tâches et les corridors constituent des "motifs" pouvant être décrits (par leur nature, nombre, forme, surface, densité, répartition, connexions, etc.) afin de calculer divers indices paysagers (taille moyenne, indice d'agrégation, distance euclidienne moyenne au plus proche voisin, dimension fractale, indice de contagion, etc.) (Riitters et al., 1995). Ces indices traduisent la complexité et l'hétérogénéité du paysage, considérées comme des *proxy* de sa fonctionnalité écologique (Allouche et al., 2012; Benton et al.,

2003). L'évolution d'un même paysage peut être suivie au cours du temps ou modélisée et des paysages peuvent être comparés entre eux.

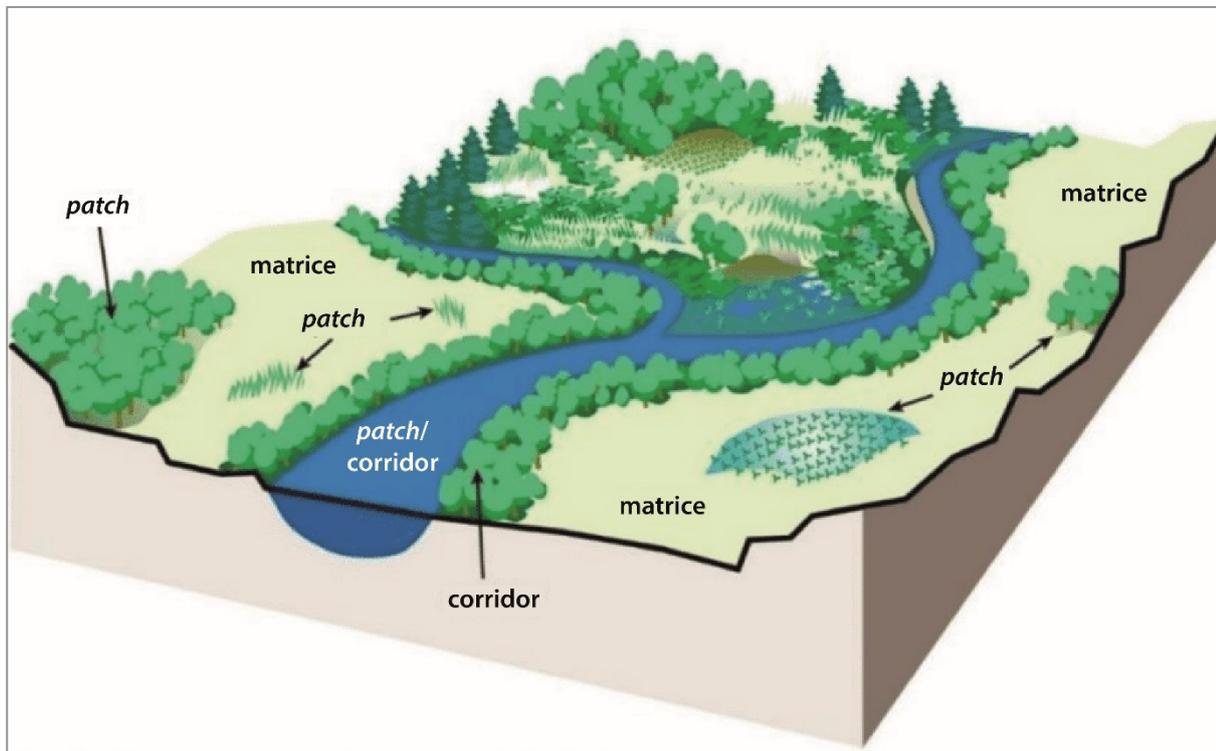


Figure I.F2 : Lecture d'un paysage en écologie avec la nomenclature patch-corrridor-matrice
Crédit : Romain Sordello d'après FISRWG (10/1998)

Il existe de nombreuses questions auxquelles l'écologie du paysage peut répondre. Néanmoins, historiquement, l'émergence de cette discipline est à mettre en relation avec la montée de préoccupations environnementales liées à la disparition et à la fragmentation des habitats sous l'influence des activités humaines, deux phénomènes que nous allons présenter dans la section qui suit.

III. La disparition et la fragmentation des habitats naturels

Deux modèles ont fortement présidé à la prise de conscience de l'importance de la disparition et de l'isolement des habitats en écologie du paysage - la théorie des îles et la métapopulation. Nous n'y reviendrons pas en détails ici mais ils sont présentés en Annexe I.A1.

A. Le manque d'habitats favorables : un problème majeur pour la biodiversité

1) Un aménagement du territoire consommateur d'espace

Notre manière d'aménager les territoires est très consommatrice de milieux naturels. Les forêts sont particulièrement touchées à l'échelle mondiale : selon la *Food and Agriculture Organization* (FAO), 420 millions d'hectares de forêt ont été détruits entre 1990 et 2020, à un rythme d'environ

10 millions d'hectares par an entre 2015-2020 (FAO, 2020). D'après le *Global Forest Watch*¹ qui permet de suivre en temps "réel" l'état des forêts mondiales, la superficie totale de la forêt primaire humide a diminué de 7,1 % entre 2002 et 2022 et 4,1 millions d'hectares de forêt primaire tropicale ont été perdus en 2022 (10 % de plus qu'en 2021). Des surfaces considérables de milieux naturels sont artificialisées chaque année par l'urbanisation. Les projections pour 2050 prévoient une augmentation de 78 % à 171 % par rapport à 2015 (Huang et al., 2019). La conversion des terres pour l'agriculture est également massive (Potapov et al., 2022). Au XX^{ème} siècle notre planète a connu une bascule en franchissant la barre des 50 % de sa surface terrestre désormais allouée à l'agriculture et à l'implantation humaine (Ellis et al., 2010).

En France métropolitaine, plus d'un demi-million d'hectares de terres agricoles et d'espaces naturels ont été perdus entre 2006 et 2015, ce qui représente autour de 65 000 ha artificialisés chaque année (ONB, 2019). En 2015, près de 10 % de notre territoire métropolitain était couvert par des surfaces artificialisées, soit une augmentation correspondant à la superficie d'un département moyen comme la Seine-et-Marne depuis 2006. Si la forêt est en croissance en France depuis la deuxième moitié du XIX^{ème} siècle (Cinotti, 1996), deux grands types d'habitats subissent une forte régression :

- les milieux semi-naturels alloués à l'agriculture : sur la période 1990 et 2018 ce sont 58 691 ha de prairies, pelouses et pâturages qui ont été perdus par artificialisation (Figure I.F3), une superficie équivalente à environ deux fois la taille du Luxembourg (ONB, 2020c).
- les zones humides : 80 % des sites humides emblématiques ont connu une régression entre 2010 et 2020 en métropole et en outre-mer (ONB, 2022).

2) Les impacts de la réduction des surfaces d'habitats

Cette disparition des surfaces d'habitats suscite des préoccupations de premier plan (Ananjeva et al., 2015; Brooks et al., 2002; Foley et al., 2005) car elle s'accompagne d'une contraction globale des aires de répartition des espèces (Ceballos & Ehrlich, 2002). L'expansion de l'urbanisation d'ici à 2050 devrait réduire encore drastiquement les aires de répartition (Simkin et al., 2022).

La perte de surfaces d'habitats se traduit par une diminution des ressources pour les espèces, qu'il s'agisse par exemple de ressources alimentaires ou de lieux potentiels pour se reproduire. Comme nous l'avons vu, plus les habitats sont grands, plus ils hébergent d'espèces. Il est donc logique que la disparition des habitats affecte négativement la richesse spécifique, mais aussi l'abondance d'espèces animales et végétales (Harcourt & Doherty, 2005; Kline & Joshi, 2020; Kurosawa & Askins, 2003; Martínez & Carvajal-Cogollo, 2022) ainsi que leur distribution (Botello et al., 2015). Notamment, la diversité d'endémiques est fortement diminuée par la suppression d'habitats (Green & Ostling, 2003; F. He & Hubbell, 2013, 2011; F. He & Legendre, 2002; Kinzig & Harte, 2023).

A terme, la destruction des habitats peut conduire à l'extinction d'espèces avec des effets en cascade par le jeu des relations trophiques et d'interdépendances (Fortuna & Bascompte, 2006; Häussler et al., 2020; Pimm & Raven, 2000; Vidal et al., 2019).

¹ <https://www.globalforestwatch.org/>

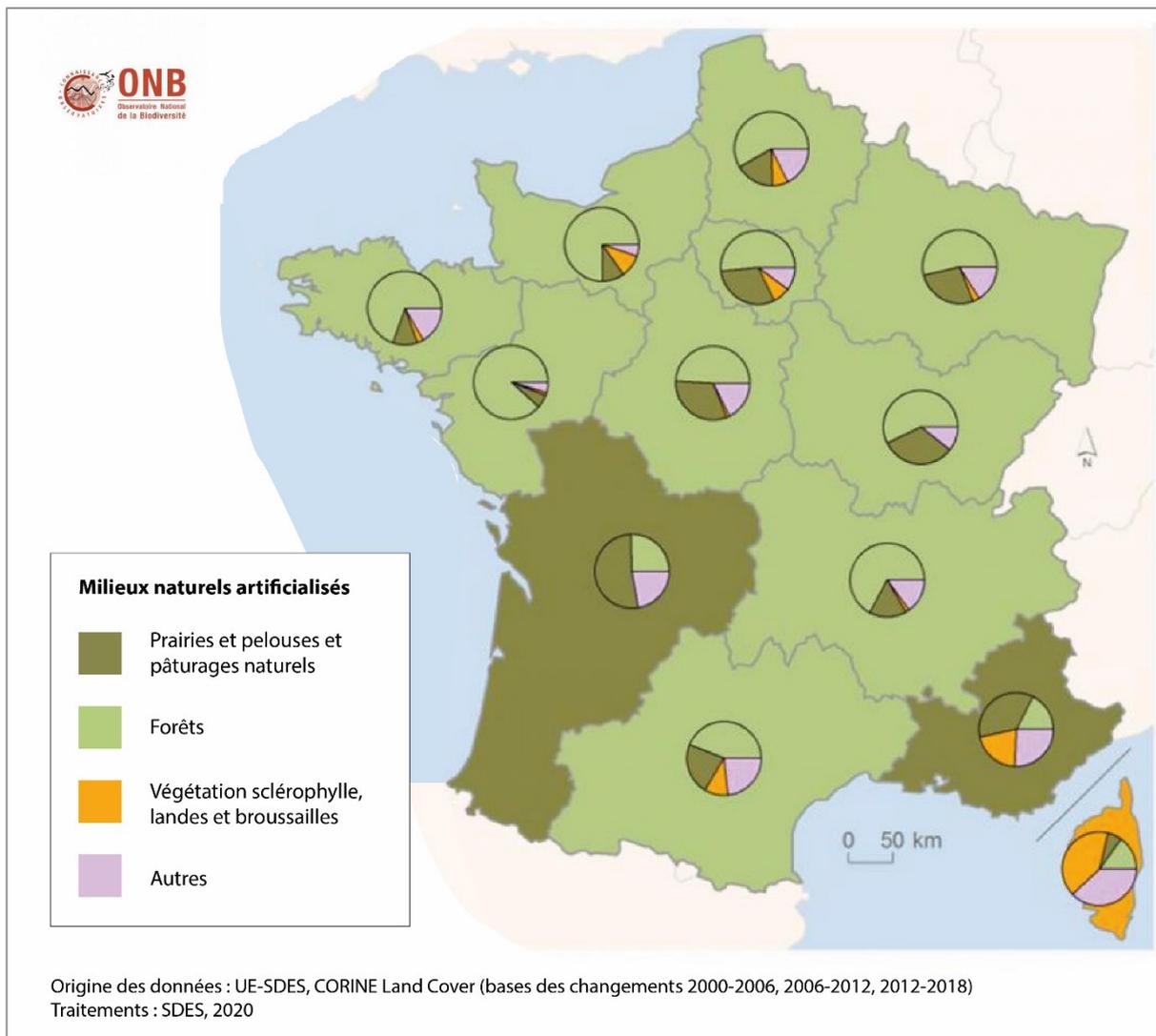


Figure I.F3 : Proportion des grands milieux détruits en France métropolitaine par artificialisation entre 1990 et 2018. La coloration retenue pour une région administrative donnée correspond à la couleur du milieu naturel majoritairement artificialisé

Crédit : Romain Sordello

Source : Nature France/ONB

3) L'importance de la qualité écologique des habitats

Quand les habitats ne sont pas supprimés, ils peuvent malgré tout être altérés par des pratiques humaines plus intensives, par exemple en agriculture (Brambilla et al., 2021; Hannappel & Fischer, 2020) ou en gestion forestière (Langridge et al., 2023; Ranius & Roberge, 2011). Des changements d'usages ou de pratiques peuvent aussi, tout en conservant une occupation du sol végétalisée, modifier radicalement l'habitat (ex : la transformation forêt-agriculture) (Cayuela et al., 2015; Kadoya et al., 2022). La disparition des habitats intègre donc aussi la dégradation de ces derniers, ce qui en fait un problème bien plus vaste. Le fait qu'un habitat soit favorable ou non pour telle ou telle biocénose peut dépendre de nombreux facteurs. En ce sens, la dégradation de la qualité des sols (structuration, caractéristiques pédologiques) ou des eaux (caractéristiques physicochimiques) peut représenter la perte d'un habitat pour certaines espèces (Gilroy et al., 2008; Korine et al., 2015; Puczko et al., 2018).

Rappelons que sur la période 2013-2018, seuls 20 % des habitats dits "d'intérêt communautaire" ont été jugés dans un état de conservation favorable en France (ONB, 2020a) et 15 % en Europe (European Environment Agency., 2020b). En France, seulement 6 % des sites humides ont été considérés en bon état de conservation sur la période 2013-2018 (ONB, 2020b) et l'état de 41 % des sites humides emblématiques s'est dégradé en 2010-2020 (ONB, 2021a). La forêt est un autre exemple particulièrement éloquent de découplage entre surface et qualité : alors que 40 % du territoire européen est recouvert de forêt (Milicevic, 2023), seulement 15 % des habitats forestiers d'intérêt communautaire (représentant 27 % du total des forêts) sont en bon état de conservation (European Environment Agency., 2020b).

Cette transformation des habitats amène petit à petit à leur homogénéisation, généralement à un niveau dégradé pouvant encore satisfaire des espèces généralistes au détriment des spécialistes (McKinney & Lockwood, 1999; Steffan-Dewenter, 2003) et conduisant ainsi à une homogénéisation des communautés (Do Carmo Pônzio et al., 2023). Ceci met en péril l'un des paradigmes fondateurs de l'écologie du paysage selon lequel l'hétérogénéité des habitats est un facteur favorable à la biodiversité (Fahrig, 2007; Katayama et al., 2014; Nichols et al., 1998).

Le maintien d'habitats avec des surfaces et des qualités optimales est donc un enjeu majeur dans le contexte actuel de préservation de la biodiversité. La diversité d'habitats dans un paysage, y compris des habitats semi-naturels comme les milieux agricoles, est également un facteur favorable pour soutenir les communautés (Martins et al., 2018). En outre, la préservation des habitats rentre en interaction avec le changement climatique (Jantz et al., 2015). En effet, ce dernier peut amplifier les impacts négatifs de la perte d'habitat (Mantyka-pringle et al., 2012). A l'inverse, la préservation d'habitats constitue un levier pour l'adaptation de la biodiversité au changement climatique (Fourcade et al., 2021; Hodgson et al., 2011) et l'atténuation de ce dernier, notamment par la préservation des écosystèmes fixateurs de carbone comme les forêts (Amoakwah et al., 2022), les prairies et les zones humides.

B. Le manque de connexions entre habitats : un deuxième problème majeur pour la biodiversité

1) La fragmentation des habitats

La fragmentation des habitats naturels est le processus qui conduit à scinder une "unité" d'habitat (par exemple une forêt) en au moins deux unités isolées (traduit de l'anglais : « *Fragmentation means dividing something into smaller pieces, i.e. for habitat it means decreasing fragment size and increasing degree of isolation between fragments* » (Andrén, 1997) (Figure I.F4). Notons que des éléments naturels peuvent jouer ce rôle de barrière dans le paysage (ex : un cours d'eau, une montagne, un désert, etc.) ; nous nous intéresserons ici uniquement à la fragmentation d'origine anthropique.

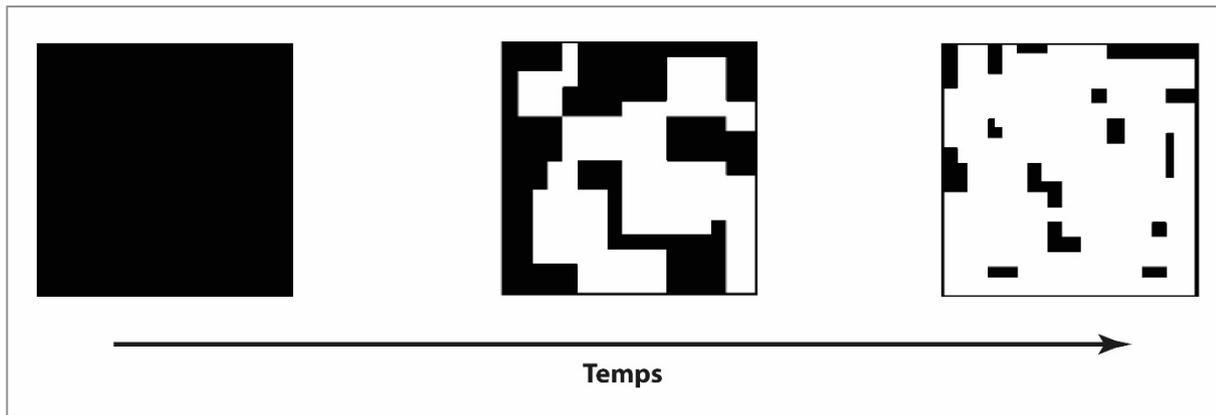


Figure I.F4 : Processus de fragmentation des habitats par lequel une unique et grande surface d'habitat est transformée en plusieurs îlots d'habitats plus petits, formant une superficie totale moindre, et isolés les uns des autres par une matrice d'habitats différents de l'original. Les zones noires représentent l'habitat et les zones blanches représentent la matrice.

Source : Fahrig, 2003²

Deux grandes sources de fragmentation anthropique des habitats naturels ont été mises en évidence depuis longtemps :

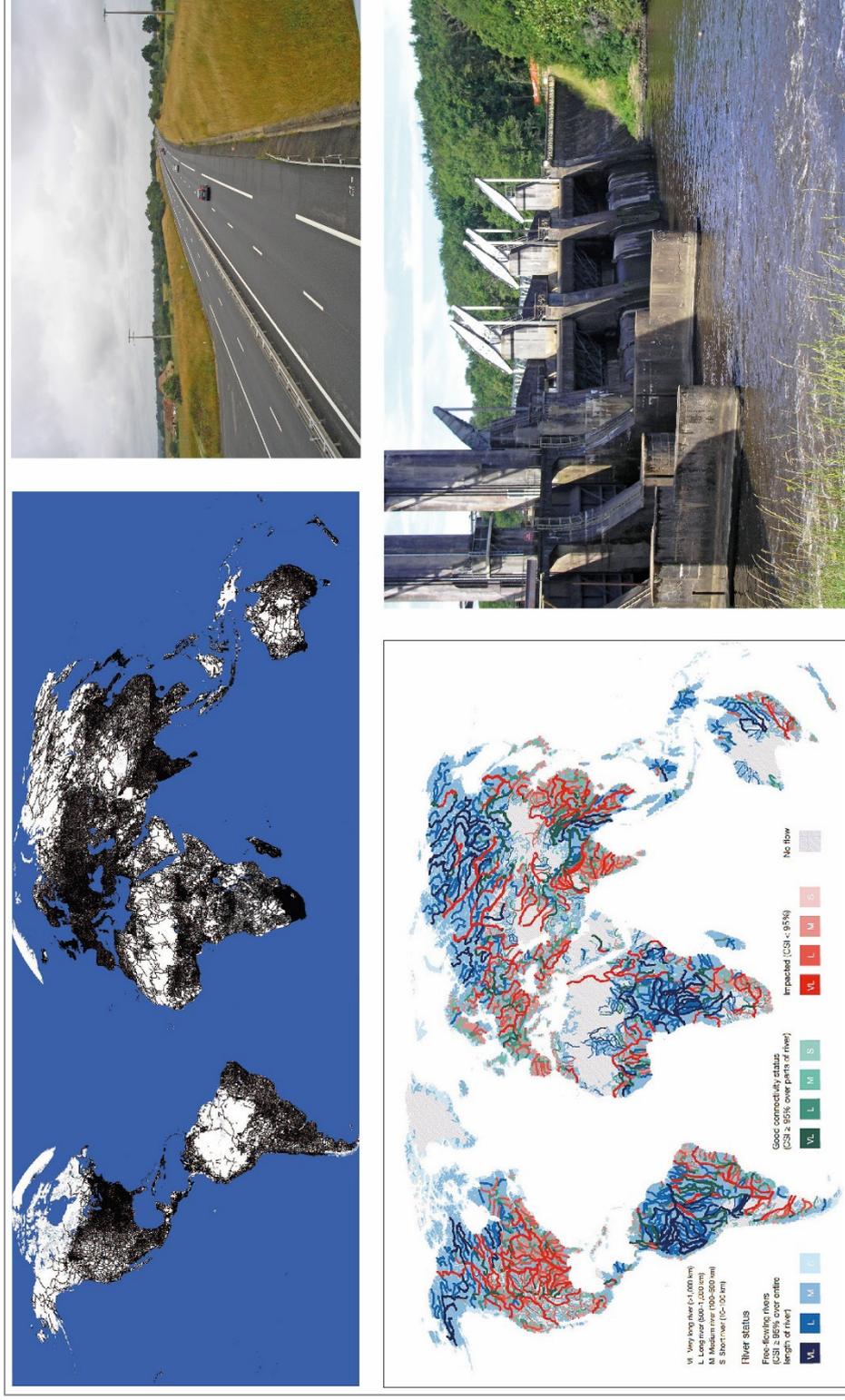
- les infrastructures linéaires de transport (routes/autoroutes/énergie) : Le déploiement des routes à travers le monde est un phénomène massif (Kleinschroth et al., 2019) (Figure I.F5) et ces infrastructures coupent de manière nette les milieux naturels (Laurance et al., 2009). La France est très concernée par ce phénomène avec des réseaux d'infrastructures de transport longs et variés : en 2016 elle comptait 1 million de kilomètres de routes soit le réseau le plus long d'Europe (l'Allemagne en seconde position n'a "que" 644 000 km de routes) et le plus dense rapporté au nombre d'habitants (16,6 km/1000 habitants) ; 9 400 km d'autoroutes ce qui est là encore le plus long réseau d'Europe ; et 30 300 km de voies ferrées soit le deuxième plus long réseau ferroviaire européen après l'Allemagne (41 300) (Service de l'observation et des statistiques, 2016).

- les éléments ponctuels sur les cours d'eau (barrages, seuils, etc.) qui entraînent une fragmentation aquatique et sédimentaire. D'après une évaluation récente, la connectivité des rivières mondiales est médiocre (Figure I.F5). Seulement 37 % des longs fleuves du monde (> 1 000 km) ont des niveaux jugés élevés de connectivité sur toute leur longueur, tandis que le reste est segmenté par des barrages et d'autres infrastructures fluviales artificielles (Grill et al., 2019). En France, on compte environ 60 000 obstacles à l'écoulement dans le référentiel national ROE³.

De manière générale, la bétonisation, au-delà de consommer des espaces naturels, crée des poches relictuelles d'habitats isolés par le biais de l'étalement et du mitage urbains. L'intensification agricole produit aussi une forme de fragmentation, en particulier par la disparition des haies, des bosquets, des arbres isolés qui constituent des supports de déplacements pour la faune dans un paysage de bocage (Boissinot, 2009; Delattre, 2010; Devictor, 2007).

² Fahrig L (2003) Effects of habitat fragmentation on biodiversity. *Annu Rev Ecol Evol Syst* 34:487–515.
<https://doi.org/10.1146/annurev.ecolsys.34.011802.132419>

³ <https://professionnels.ofb.fr/fr/node/367>



En haut : Fragmentation des milieux terrestres. Distribution mondiale des principales routes (tracés noirs). Photo d'une infrastructure routière (crédit R. Sordello)

En bas : Fragmentation des milieux aquatiques. Statut de connectivité des principales rivières dans le monde d'après Grill *et al.* (2019)². Du moins fragmenté (bleu) au plus fragmenté (rouge). Photo d'un barrage (crédit R. Sordello)

¹ Laurance WF, Clements GR, Sloan S, *et al.* (2014). A global strategy for road building. *Nature* 513:229–232. <https://doi.org/10.1038/nature13717>

² Grill G, Lehner B, Thieme M, *et al.* (2019). Mapping the world's free-flowing rivers. *Nature* 569:215–221. <https://doi.org/10.1038/s41586-019-1111-9>

Figure I.F5 : Aperçu de la fragmentation terrestre et aquatique dans le monde

Le niveau de fragmentation dans le monde est très variable selon les habitats et les endroits de la planète. En Europe, une évaluation de la fragmentation des forêts entre 1990 et 2000 montre que celle-ci est restée globalement stable mais que 10 % des régions européennes (au sens administratif) ont connu sur cette période une augmentation significative de leur fragmentation (> 10 %) (Saura et al., 2011). La fragmentation des habitats fait partie des préoccupations majeures de la conservation de la nature. A l'échelle mondiale, les mammifères terrestres dont les aires de répartition sont les plus fragmentées se retrouvent dans les catégories d'espèces les plus menacées d'extinction (Crooks et al., 2017). En 2024, un rapport a dressé pour la première fois un état des lieux sur les espèces migratrices, espèces pour lesquelles la mobilité est cruciale et la fragmentation des habitats un problème. Ce rapport a révélé une situation alarmante avec 44 % des 1200 espèces évaluées qui s'avèrent en déclin, certains groupes taxonomiques présentant un risque accru d'extinction comme les poissons (97 % des espèces sont menacées) (PNUE-WCMC, 2024).

2) Conséquences de la fragmentation sur la biodiversité

Les paysages fragmentés se caractérisent par une augmentation du nombre de *patch* d'habitats ce qui a deux grandes conséquences : 1/ une distance plus ou moins grande entre ces *patches* (effet isolement) et 2/ une augmentation de l'effet lisière. Ces phénomènes sont parfois difficilement dissociables de ceux de la disparition des habitats car disparition et fragmentation sont souvent intriquées (Fischer & Lindenmayer, 2007) ; pour approfondir ces aspects le lecteur peut consulter l'Annexe I.A2.

La fragmentation des habitats a des répercussions très diverses sur les écosystèmes (D. A. Saunders et al., 1991). Elle complique la capacité des espèces à se déplacer dans le paysage (Bergerot et al., 2012; Chetcuti et al., 2022). Cela peut aller jusqu'à modifier les mœurs de déplacements ; par exemple des gazelles de Mongolie (*Procapra gutturosa*) ont réduit leurs déplacements longue distance sous l'influence du trafic routier (Mendgen et al., 2023). La dispersion en milieu urbain est également très coûteuse pour certaines espèces (Finand et al., 2023). En limitant la dispersion, la fragmentation perturbe le fonctionnement méta-populationnel (León-Cortés et al., 2003; Niemelä, 2013; Wintle et al., 2005). Les espèces migratrices sont particulièrement exposées du fait des distances qu'elles parcourent (Kauffman et al., 2021) et le besoin qu'elles ont de synchroniser leur migration à des périodes particulières de l'année (Aikens et al., 2022).

La fragmentation affecte la dynamique des populations en diminuant la reproduction - par exemple en réduisant la fécondité ou le succès de reproduction - chez la faune (Stephens et al., 2004; Temple & Cary, 1988) et aussi chez la flore (Aguilar et al., 2006). Les obstacles anthropiques dans un paysage génèrent de la mortalité directe par écrasements (Hels & Buchwald, 2001; Medrano-Vizcaíno et al., 2022), collisions (Loss et al., 2014), électrocutions (Sergio et al., 2004) ou barotraumatismes (Baerwald et al., 2008).

A moyen et long terme, la fragmentation limite le brassage génétique et crée de la distance génétique entre populations isolées (Cristóbal-Pérez et al., 2021; Keller et al., 2004; Keyghobadi et al., 2005). La persistance des populations d'espèces peut alors être mise en péril (Robinson et al., 1992), notamment si l'isolement est rapide (Habel & Zachos, 2012). En effet, il peut entraîner une dépression de consanguinité, exposant les populations au risque d'extinction (L. W. Andersen et al., 2004; Madsen et al., 1996), y compris les populations végétales (Lienert, 2004). Lorsque les

populations deviennent petites et isolées, les effets stochastiques se révèlent plus importants, pouvant accentuer une spirale vers l'extinction (Figure I.F6).

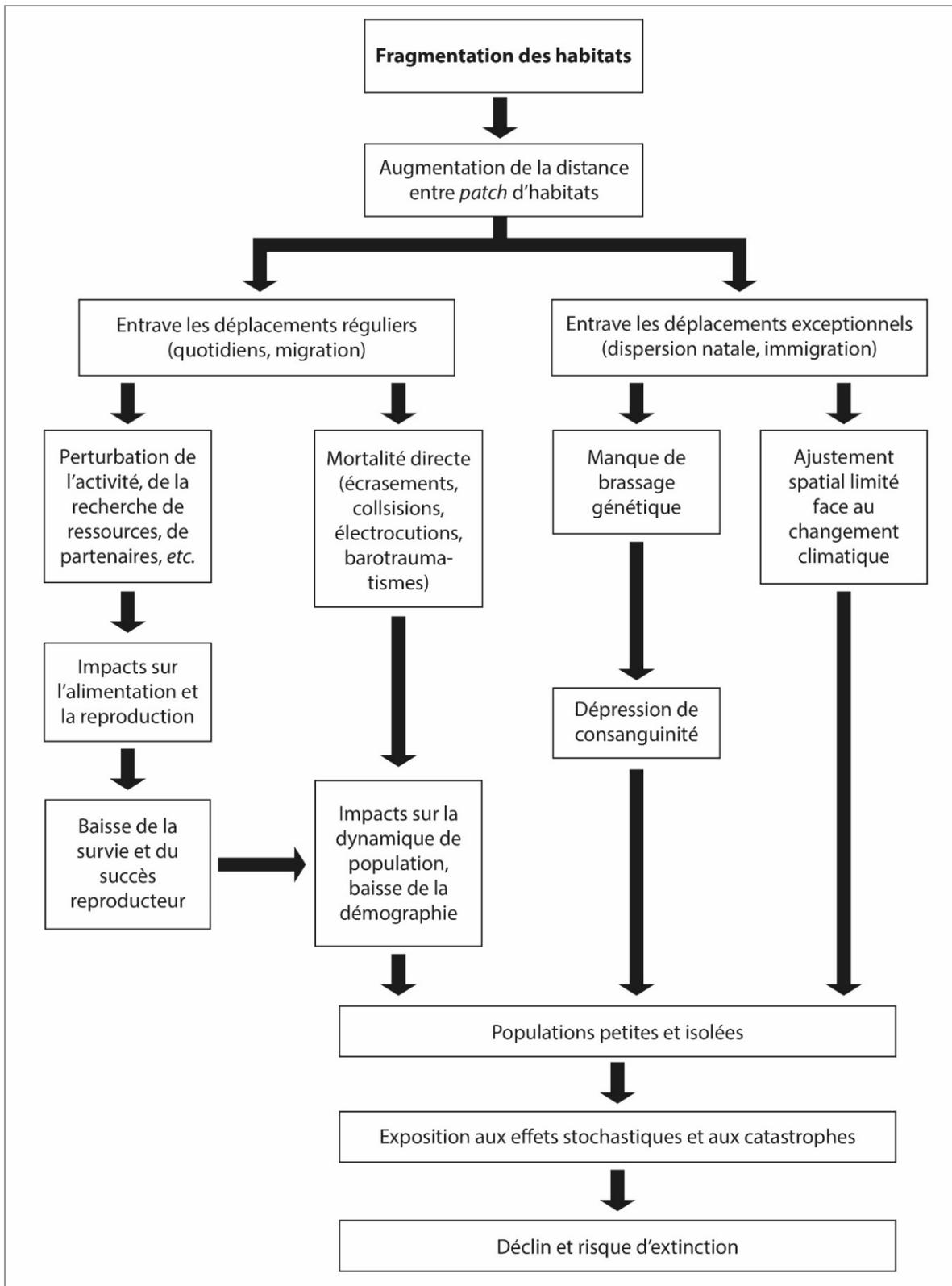


Figure I.F6 : Schéma simplifié des impacts que peut avoir l'augmentation de la distance entre *patch*

Crédit : Romain Sordello

Au final, les paysages fragmentés peuvent être moins riches en espèces (Horváth et al., 2019; Sam et al., 2014). Les populations sont également susceptibles d'être moins abondantes (Estrada & Coates-Estrada, 2002; Luiselli & Capizzi, 1997). Une étude couvrant de multiples biomes et échelles, cinq continents et 35 ans de données récoltées démontre que la fragmentation des habitats réduit la biodiversité de 13 à 75 % et nuit aux fonctions essentielles des écosystèmes en diminuant la biomasse et en modifiant les cycles des nutriments (Haddad et al., 2015).

Enfin, la fragmentation des habitats entrave l'ajustement spatial de la biodiversité nécessaire face au changement climatique (Holyoak & Heath, 2016; Opdam & Wascher, 2004). L'existence de barrières anthropiques dans le paysage limite les flux dispersifs via lesquels les espèces animales et végétales rejoignent des enveloppes climatiques plus favorables, vers le nord, en altitude ou encore du littoral vers l'intérieur des terres (Hof et al., 2012; Leimu et al., 2010; Scheller & Mladenoff, 2008; Van Daele et al., 2024).

Toutes les espèces n'ont pas la même sensibilité à la fragmentation paysagère (Crooks, 2002). Les espèces dites spécialistes sont souvent mentionnées comme étant logiquement les plus vulnérables (Berlinches de Gea et al., 2024; Devictor et al., 2008). Différents facteurs et prédispositions peuvent aussi entrer en compte comme la taille de la population, la rareté de l'habitat recherché, la région biogéographique et différents traits de vie liés à la mobilité, à la compétition, à la sensibilité aux perturbations (Henle et al., 2004; Meyer et al., 2008). Il en résulte que deux populations d'une même espèce ne réagiront pas de la même manière à l'isolement (Bellotto-Trigo et al., 2023).

La disparition et la fragmentation des habitats sont deux phénomènes majeurs qui affectent la biodiversité à l'échelle du paysage. Engendrés par nos activités humaines, ils figurent parmi les principaux facteurs d'érosion de la biodiversité. En réponse, les réseaux écologiques ont émergé comme un concept clef en écologie.

IV. Les réseaux écologiques comme réponse

A. De la fragmentation des habitats à la connectivité paysagère

1) L'intérêt de la connectivité

La connectivité d'un paysage traduit « dans quelle mesure ce paysage facilite ou entrave les mouvements entre les habitats » (traduit de l'anglais : « *Landscape connectivity is the degree to which the landscape facilitates or impedes movement among resource patches* » (P. D. Taylor et al., 1993)).

Alors que la fragmentation des habitats est préjudiciable aux déplacements, la connectivité apparaît logiquement comme un facteur facilitant la dispersion, la migration et les flux de gènes chez la faune - pour divers taxons : mammifères (Coulon et al., 2004), amphibiens (Todd et al., 2009), oiseaux (Radvan et al., 2023), insectes (Ouin et al., 2008) - et aussi chez la flore (Sork & Smouse, 2006). A titre d'exemple, la connectivité des forêts méditerranéennes en Europe a joué un rôle dans l'expansion du pic épeiche (*Dendrocopos major*) et du pic noir (*Dryocopus martius*) (Gil-Tena et al., 2013).

Au-delà des déplacements, de nombreux travaux illustrent l'intérêt de disposer d'habitats connectés pour divers aspects écologiques ; par exemple des forêts continues augmentent l'occurrence d'amphibiens (Almeida-Gomes & Rocha, 2014) et la connectivité de milieux prairiaux est bénéfique aux associations plantes/insectes (Rotchés-Ribalta et al., 2018). Des réseaux de zones humides proches déterminent les communautés de coléoptères aquatiques (Liao et al., 2022), favorisent la reproduction de salamandres (C. Allen et al., 2020), contribuent à la persistance de populations de crapauds (V. M. Stevens & Baguette, 2008) et améliorent la survie des tortues d'eau (Serrano et al., 2020). Une connectivité globale, y compris entre habitats différents, associant les milieux terrestres, aquatiques et d'interfaces, est ainsi encouragée (Clauzel et al., 2024; Hyseni et al., 2021; Jonsen & Taylor, 2000).

2) Connectivité structurelle, potentielle et fonctionnelle

Il existe de très nombreuses manières de mesurer la connectivité d'un paysage (Kindlmann & Burel, 2008). Si l'on revient à la définition originelle, With *et al.* (1997) définissent la connectivité comme « *le lien fonctionnel entre les habitats* » (traduit de l'anglais : « *Landscape connectivity refers to the functional relationship among habitat patches* ») (With et al., 1997). Celle-ci résulte donc à la fois de la structure physique du paysage et de la manière dont les espèces répondent à cette structure (traits de vie, mouvements, comportements). Pour différencier ces deux aspects on distingue généralement la connectivité structurelle et la connectivité fonctionnelle (Keeley et al., 2021) (Figure I.F7).

La connectivité structurelle se base uniquement sur les caractéristiques du paysage (Dunning et al., 1992; Gustafson, 1998; Metzger & Décamps, 1997; Moilanen & Nieminen, 2002). Elle est mesurable avec des métriques variées telles que le nombre, la taille et la forme des habitats et les distances qui les séparent. Divers indices ont ainsi été établis pour rendre compte de la connectivité structurelle, tels que le degré de division paysagère (D), l'indice de fractionnement (S) ou la taille effective de maille (m) (Jaeger, 2000).

La connectivité fonctionnelle quantifie les flux réels dans la zone d'étude. Partant de cette définition, il faut d'emblée admettre que nous ne pouvons toujours avoir que des estimations des flux réels même si différents outils permettent de s'en approcher. On peut effectuer des suivis par pièges photographiques (Chakraborty et al., 2021; Gracanic & Mikac, 2022), radiotélémetrie (Laforge et al., 2021; Schüttler et al., 2017), RFID (*Radio Frequency IDentification*) (Blight et al., 2023; Testud et al., 2022) ou GPS (Stevenson et al., 2013). On peut également utiliser des indices et traces de passage de la faune. La mesure des flux de gènes dans le paysage est un autre indicateur pertinent (Lino et al., 2019; Rivera-Ortiz et al., 2015). C'est tout l'objet de la génétique du paysage, discipline développée dans les années 2000 qui croise génétique des populations et écologie du paysage (Manel et al., 2003; Storfer et al., 2007). Cette discipline étudie la structuration et la diversité génétiques des populations au sein d'un paysage et cherche à expliquer ces *patterns* par les facteurs paysagers, en particulier ceux d'origine anthropique. Par un plan d'échantillonnage adapté, le prélèvement de matériel génétique dans un paysage sur un lot d'individus en nombre suffisant peut révéler l'organisation spatiale des populations et l'état des flux biologiques, en lien avec l'urbanisation (Miles et al., 2019), une infrastructure linéaire (Luqman et al., 2018), un barrage

hydroélectrique (Samarasin et al., 2017) ou encore les pratiques agricoles (Fuentes-Contreras et al., 2014; Villemey, 2015). Les données démographiques peuvent aussi nourrir une estimation de la connectivité fonctionnelle (Drake et al., 2022). Enfin, par sa connaissance fine d'un territoire (habitudes de la faune, lieux de passages réguliers, etc.), le dire d'expert renseigne lui-aussi sur une forme de connectivité fonctionnelle.

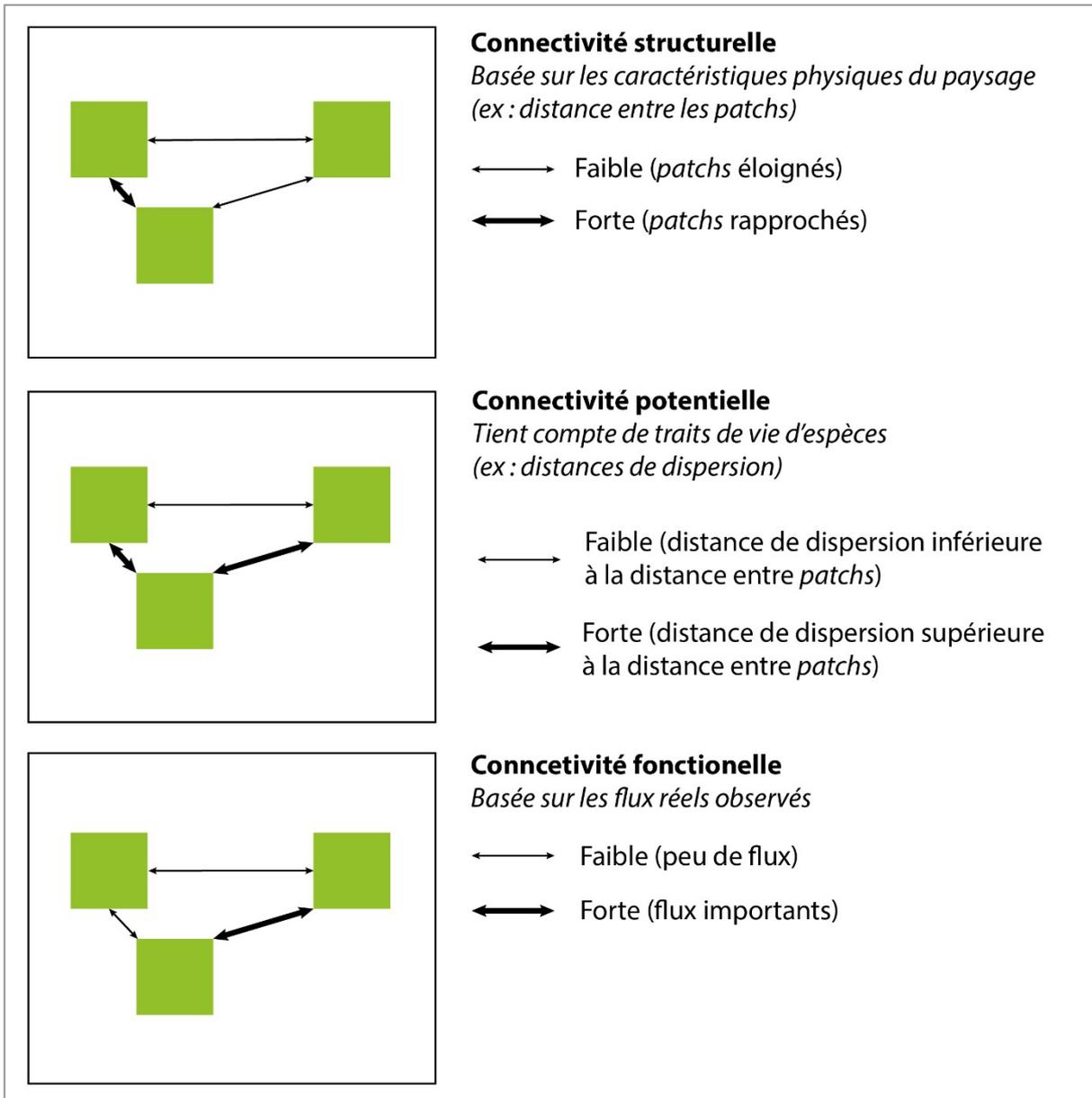


Figure I.F7 : Les trois types de connectivités structurelle, potentielle, fonctionnelle.
Crédit : Romain Sordello d'après Calabrese & Fagan, 2004⁴

Dans les faits, la connectivité fonctionnelle étant plus compliquée ou "coûteuse" à mesurer, on observe que les études tendent à se focaliser sur la connectivité structurelle (P. Taylor et al., 2006). Toutefois, de plus en plus d'outils sont développés pour estimer une connectivité potentielle, à mi-chemin entre la connectivité structurelle et la connectivité fonctionnelle (Figure I.F7). La

⁴ Calabrese, J.M. and Fagan, W.F. (2004), A comparison-shopper's guide to connectivity metrics. *Frontiers in Ecology and the Environment*, 2: 529-536. [https://doi.org/10.1890/1540-9295\(2004\)002\[0529:ACGTTCM\]2.0.CO;2](https://doi.org/10.1890/1540-9295(2004)002[0529:ACGTTCM]2.0.CO;2)

connectivité potentielle se base sur les caractéristiques du paysage mais prend en compte des données biologiques, en s'appuyant sur une ou plusieurs espèces (Baggio et al., 2011; Decout et al., 2012; A. J. Hansen & Urban, 1992; Meurant et al., 2018). Il peut s'agir de données d'occurrence et de connaissances sur les traits de vie des taxons considérés (distance de dispersion, fidélité au site, etc.) (Moulherat, 2014). Ces données vont alimenter des modèles permettant de prévoir les déplacements et l'occupation spatiale des espèces dans le paysage (par exemple les taux de déplacements à travers le paysage, l'aire de dispersion, la mortalité pendant la dispersion, etc.) (Brodie et al., 2015; Dondina et al., 2019; Guarenghi et al., 2023).

B. Les réseaux écologiques : un outil de planification spatiale du territoire intégrant les enjeux de préservation de la biodiversité

1) Des ensembles de milieux naturels connectés

Le besoin de prendre en compte la connectivité paysagère a fait émerger la notion de "réseaux écologiques" (Boitani et al., 2007). Construits sur le modèle "tâches-corradors-matrice" évoqué précédemment, les réseaux écologiques correspondent à des ensembles d'habitats (milieux naturels et semi-naturels) de qualité optimale et offrant une bonne perméabilité paysagère (Jongman, 2004). Ces réseaux sont ainsi constitués de noyaux resserrés ou rapprochés voire réellement reliés entre eux par des corridors (J. A. Hilty et al., 2006), le reste constituant la matrice (Figure I.F8).

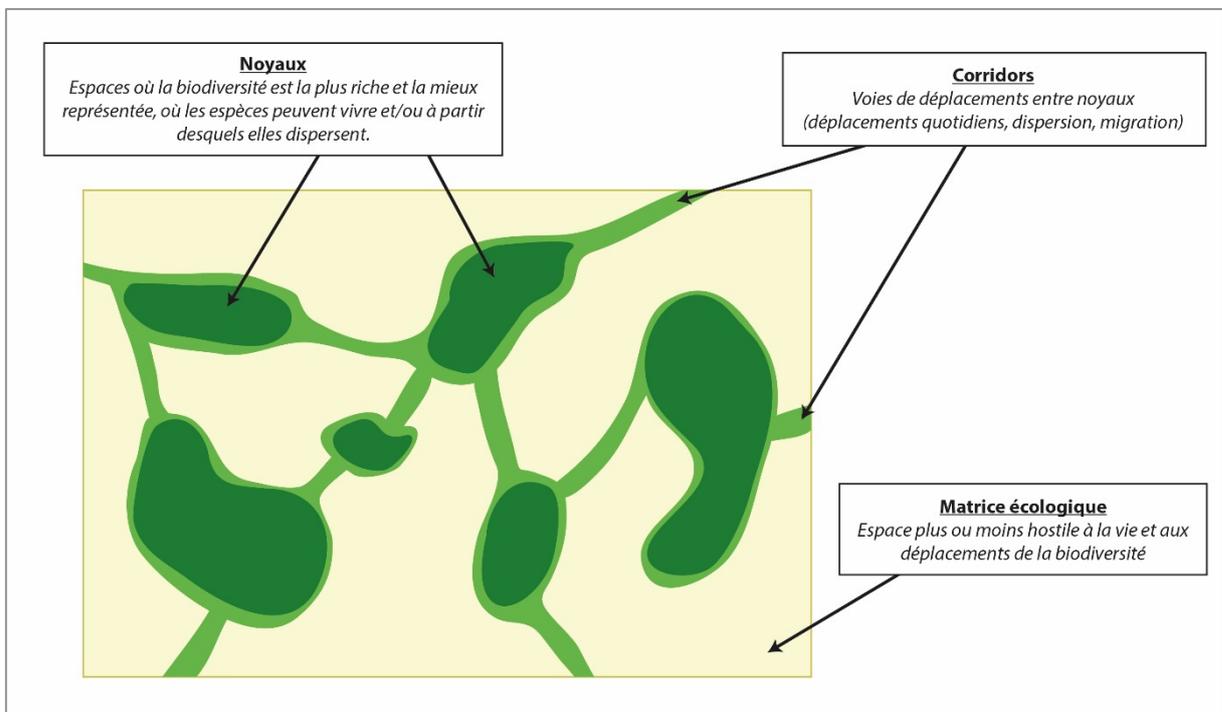


Figure I.F8 : Représentation schématique d'un réseau écologique
Crédit : Romain Sordello

Les noyaux peuvent être définis comme les zones présentant une forte biodiversité ou constituant une zone d'habitat bien définie pour une ou des espèces spécifiques. Les corridors sont quant à eux

Introduction générale

des enveloppes linéaires et continues d'habitats qui relient les noyaux (Puth & Wilson, 2001; D. Saunders & Hobbs, 1991). Une image simple à se représenter est celle de boisements (noyaux) reliés par des haies (corridors) dans un espace agricole (matrice) (Décamps & Décamps, 2007).

Les réseaux écologiques ont ainsi vocation à intégrer une grande diversité d'éléments du paysage en fonction des contextes : les forêts (López-Mendoza et al., 2022), les rivières (Jongman, 1998) et ripisylves (Meier et al., 2005), les zones humides (Roe & Georges, 2007) et certains milieux ouverts (Reisch et al., 2017). Les éléments paysagers agricoles tels que les haies (Wehling & Diekmann, 2009), prairies (Herrera et al., 2017) ou pelouses calcicoles pâturées (H. H. Wagner et al., 2013), les jachères (Fourie et al., 2015), les bords de champs (Guiller et al., 2016) sont également à considérer. De même, des éléments anthropiques mais présentant un caractère semi-naturel peuvent, selon les cas, contribuer aux réseaux écologiques comme habitats ou corridors, tels que les bords de routes (G. E. Andersen et al., 2017), les emprises de lignes électriques (D. L. Wagner et al., 2019), les toits végétalisés (Louis-lucas et al., 2022), les jardins domestiques (Mimet et al., 2020), les bassins (Deacon et al., 2018), les canaux (Zulka, 2008), etc.

2) Intérêts des réseaux écologiques

L'objectif des réseaux écologiques est de répondre à la fois au besoin d'habitats et au besoin de déplacements des espèces, en réponse à la disparition et à la fragmentation des milieux naturels (J. A. Hilty et al., 2019). Ils visent à assurer la persistance des espèces, le brassage génétique et les fonctions écologiques.

Les réseaux écologiques se différencient des démarches historiques de la conservation de la nature par le fait qu'ils englobent les espèces dites "ordinaires" et qu'ils apportent deux innovations majeures :

- ils dépassent la préservation d'habitats individuels en incluant la connectivité inter-habitats/inter-sites (Battisti, 2003). Le terme de "réseau" ne fait donc pas référence simplement à un ensemble de sites (ex : réseau d'aires protégées), mais bel et bien à un maillage qui fonctionne ensemble.
- ils ont vocation à s'implanter partout et pas seulement dans les zones les plus sensibles. Ils se présentent en effet comme un outil d'aide à la planification territoriale qui se révèle pertinent à différentes échelles du national au local (Pietsch, 2018; Wickham et al., 2010) et aussi bien en contexte naturel (Samways & Pryke, 2016) qu'en contexte urbain (Hamid & Tan, 2017).

Enfin, dans l'éventail des mesures d'adaptation à mettre en œuvre face au changement climatique les réseaux écologiques figurent parmi celles qui sont les plus plébiscitées par les scientifiques (Heller & Zavaleta, 2009; Prober et al., 2019). Ces réseaux sont vus comme un moyen de favoriser l'ajustement spatial des aires de répartition (Opdam et al., 2006; Rüter et al., 2014; Su et al., 2021). Par exemple, Hardy *et al.* (2010) ont montré que des réseaux de prairies pouvaient permettre au papillon aurore (*Anthocharis cardamines*) de suivre les effets du changement climatique en "déplaçant" sa répartition en altitude (Hardy et al., 2010). L'identification des réseaux peut se faire en tenant compte des évolutions attendues des répartitions d'habitats dans le contexte du changement global (Albert et al., 2017). Pour optimiser l'ajustement spatial, une des préconisations

est aussi d'orienter certains corridors du réseau perpendiculairement aux enveloppes climatiques (Nuñez et al., 2013; Olson et al., 2009).

3) Les corridors écologiques

Comme nous l'avons vu, l'une des plus-values évidentes des réseaux écologiques est d'intégrer la connectivité paysagère. En particulier les corridors écologiques apparaissent comme un objet nouveau destiné à promouvoir les déplacements entre deux noyaux (*patch* d'habitats).

Le rôle des corridors comme facilitateurs des déplacements des espèces dans le paysage a été observé ou démontré par de nombreuses études (Beier & Noss, 1998). Ces études concernent un large panel de vertébrés (Bolger et al., 2001; Dixon et al., 2006; Torres et al., 2022), en particulier les petits mammifères (Aars & Ims, 1999; Andreassen et al., 1998; A. F. Bennett, 1990; Henein & Merriam, 1990; Tischendorf & Wissel, 1997) mais aussi les oiseaux que l'on pourrait penser moins sensibles à la fragmentation en raison de leur capacité de vol pour se déplacer d'habitat en habitat (Bolger et al., 2001; Dmowski & Kozakiewicz, 1990; Gillies & Clair, 2008; Machtans et al., 1996). Les insectes font également l'objet de plusieurs travaux (Do et al., 2017; Gutiérrez-Chacón et al., 2020; Noordijk et al., 2011) ainsi que la flore vasculaire (Humphrey et al., 2015). Les corridors apportent un bénéfice aussi en ville (Vergnes et al., 2012, 2013).

Dans le même temps, la connectivité d'un réseau écologique ne se limite pas aux corridors (Tischendorf & Fahrig, 2000). Cette confusion amène à des débats réguliers dans lesquels les corridors sont parfois présentés comme un concept simpliste (Chetkiewicz et al., 2006; Simberloff & Cox, 1987). Pourtant, les corridors ne sont qu'une approche possible, qui présente des avantages et des inconvénients (Noss, 1987). Surtout, il existe une multitude de corridors possibles (forme, taille, largeur, hétérogénéité, etc.) allant de structures linéaires et contiguës à des éléments en pas japonais (Rosenberg et al., 1997) (Figure I.F9). Tout dépend également de l'échelle considérée : des éléments d'habitats peuvent former un corridor à plus vaste échelle. Ainsi, des paysages perméables peuvent constituer des corridors à leur échelle. Enfin, la connectivité peut être assurée entre deux habitats proches sans corridor matérialisé, notamment selon les espèces (mode de déplacement, distance de dispersion, etc.) (Gustafsson & Hansson, 1997).

Le modèle noyaux/corridors des réseaux écologiques est schématique mais il est pratique et opérationnel, notamment dans les territoires où l'espace est contraint et soumis à des arbitrages politiques récurrents entre la préservation de la biodiversité et l'aménagement. Ce modèle n'exonère pas de protéger la nature et de réduire la pression humaine partout où cela est possible et donc de porter aussi attention à la matrice paysagère, ces espaces en dehors du réseau écologique qui participent également au fonctionnement du paysage (Prevedello & Vieira, 2010).

Préserver et restaurer des réseaux écologiques est une des manières possibles de répondre au phénomène de disparition et de fragmentation des habitats. Dans les vingt dernières années, cette approche spatialisée et intégratrice s'est imposée à travers le monde comme un levier opérationnel pour prendre en compte la biodiversité dans l'aménagement du territoire.

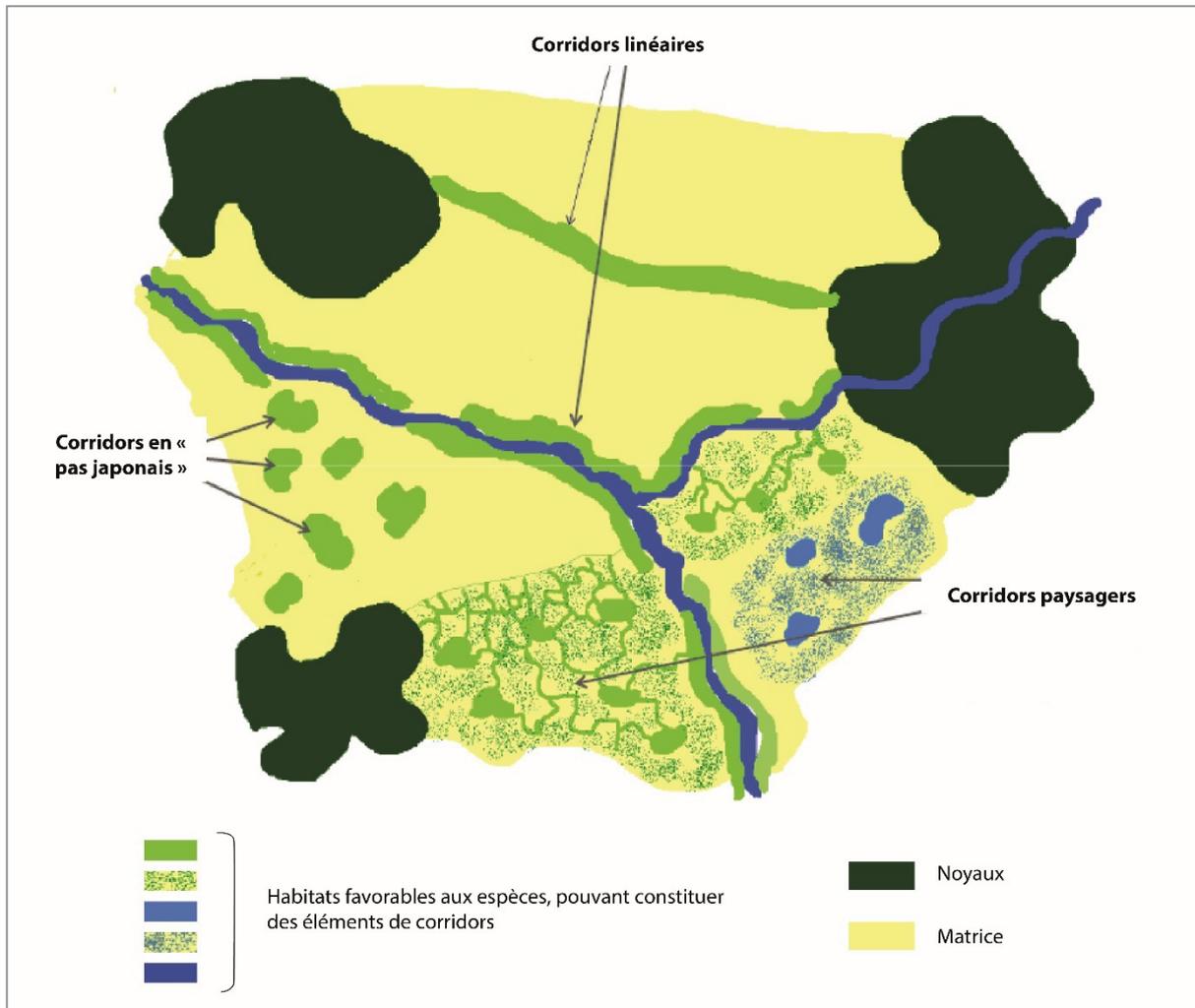


Figure I.F9 : Différentes formes de corridors écologiques
Crédit : Romain Sordello d'après FAJON Matthieu/Irstea

V. De plus en plus de politiques publiques de trames écologiques mises en place à travers le monde

A. Des aires protégées aux trames écologiques

Dans de nombreux pays, la conservation de la nature a généralement débuté par la protection de certaines zones sensibles (Gunnell, 2009). Les aires protégées ont ainsi été les premiers outils développés, basés sur un zonage généralement associé à une réglementation.

La littérature reste assez contradictoire sur l'efficacité des aires protégées, avec un bilan positif dans certains cas et moins dans d'autres (Y. Chen et al., 2017; Hidalgo-Mihart et al., 2023; Rayner et al., 2014). Leur efficacité semble beaucoup dépendre de la taille (Schödelbauerová et al., 2009) et de leur statut qui détermine la gestion qui y est pratiquée et les activités humaines qui y sont autorisées (Geldmann et al., 2013; Schulze et al., 2018).

Fatalement, les aires protégées rencontrent deux principales limites :

- elles forment des réseaux mais elles ne peuvent pas agir sur les espaces qui les séparent ; le besoin de connexions entre les sites n'est donc pas ou très peu considéré. Seulement 10 % des aires protégées de la planète s'avèrent structurellement connectées (Ward et al., 2020). Plusieurs évaluations soulignent le manque de connectivité entre sites Natura 2000 (Mazaris et al., 2013; Sahlean et al., 2020) et cette situation représente une fragilité face changement climatique (McKay, 2023; Parks et al., 2023).

- par définition les aires protégées sont limitées aux zones à forts enjeux de biodiversité (espèces menacées, *hotspots*). Le réseau Natura 2000 (Directives européennes "Oiseaux" et "Habitats, Faune Flore"), qui fut un précurseur des réseaux écologiques, reste malgré tout basé sur des espèces et des habitats patrimoniaux dits "d'intérêt communautaire". Les surfaces protégées dans le monde augmentent régulièrement - elles ont gagné 21 millions de km² entre 2010 et 2020 pour atteindre environ 17 % des écosystèmes terrestres et d'eau douce⁵ - mais en dépit de cette augmentation elles ne pourront pas s'étendre indéfiniment, sauf à perdre de leur intérêt en s'accommodant de certaines activités humaines.

Ces limites ont rapidement fait ressortir le besoin d'outils complémentaires pour prendre en compte la préservation - non plus seulement de la nature mais de la biodiversité - de manière plus globale et au-delà des périmètres (Blandin, 2019). Ce besoin a trouvé une forme de réponse dans les réseaux écologiques qui, comme nous l'avons vu, proposent une vision holistique du paysage et prennent en compte la connectivité. La protection de la nature a ainsi connu un changement de paradigme dans les années 1990 au profit d'une approche plus intégrative et dynamique (Clauzel, 2022) (Figure I.F10). Depuis plus de 20 ans désormais, l'UICN met en avant les réseaux écologiques comme un outil clef pour la conservation de la nature (A. F. Bennett, 2003; J. Hilty et al., 2020).

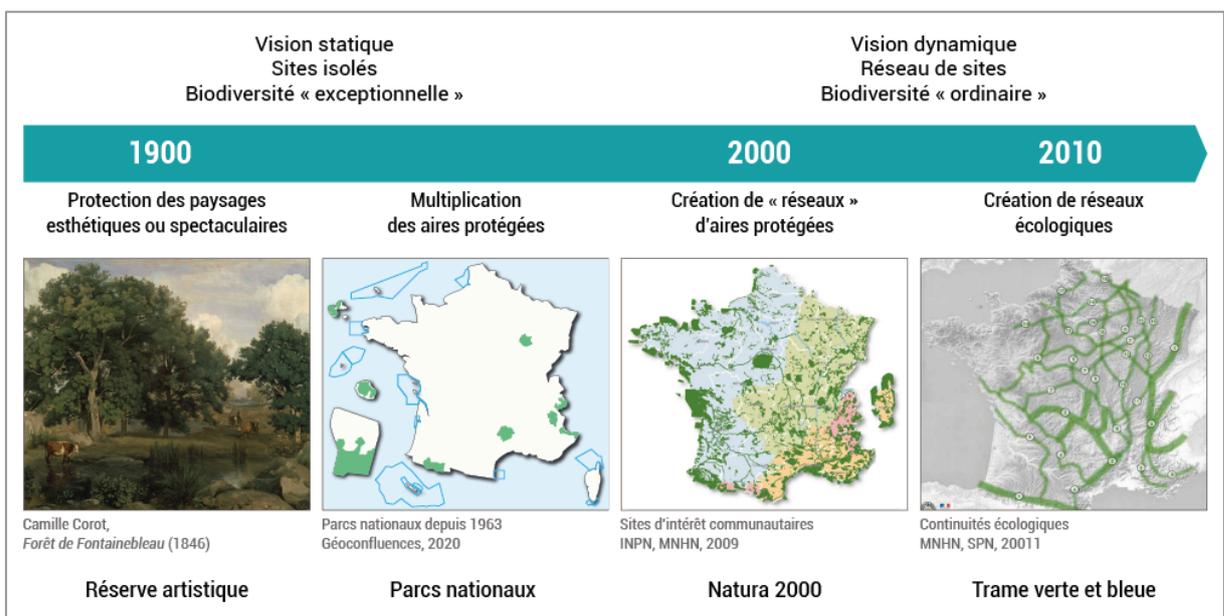


Figure I.F10 : Évolutions des politiques de conservation de la nature

Crédit : Clauzel, 2022

⁵ <https://livereport.protectedplanet.net/chapter-3>

B. Le déploiement des infrastructures vertes

Les différents sommets mondiaux autour de la biodiversité ont régulièrement inscrit les réseaux écologiques dans les objectifs de leurs plans d'action. En 2002, le Sommet de Johannesburg acte de « *promouvoir l'établissement de réseaux et de corridors écologiques aux niveaux national et régional* » afin d'assurer la conservation et l'utilisation durable de la biodiversité (objectif 44.g). Le plan stratégique adopté à Nagoya en 2010 invite à l'augmentation d'aires protégées sous la forme « *de réseaux écologiquement représentatifs et bien reliés d'aires protégées [...] intégrées dans l'ensemble du paysage* » (objectif 11). Plus récemment, les *Objectifs d'Aichi pour la biodiversité 2011-2020* ambitionnent : « *D'ici à 2020, [...] la dégradation et la fragmentation sont réduites de manière significative.* » (objectif 5). En 2024, à l'occasion de la 14^{ème} conférence des parties de la convention de Bonn sur les espèces migratrices, un appel à l'action mondiale, immédiate et coordonnée a été formulé pour l'amélioration de la connectivité. En marge de ce sommet, plusieurs organisations environnementales et quelques Etats, dont la France, ont initié un Partenariat mondial sur la connectivité écologique (GPEC).

En Europe, les Etats membres de l'Union Européenne (UE) se sont engagés dans la constitution d'un réseau écologique paneuropéen dès 1992, pour permettre la conservation des écosystèmes et des habitats en Europe, à mettre en œuvre aux niveaux national, régional ou local (Jongman, 1995). Cette initiative a néanmoins été peu suivie d'effet. En 2013, la démarche a pris davantage d'ampleur avec la promotion par la Commission européenne de la *Green Infrastructure* (Green Infrastructure (GI) — Enhancing Europe's Natural Capital, 2013). Celle-ci est définie comme un « *réseau stratégiquement planifié de zones naturelles et semi-naturelles avec d'autres caractéristiques environnementales, conçu et géré pour contribuer au maintien de la biodiversité dans un paysage fragmenté et pour fournir un large éventail de services écosystémiques* ». L'expression *Blue infrastructure* est parfois utilisée pour désigner spécifiquement les habitats aquatiques mais, dans la pratique, le nom de *Green Infrastructure* s'est aujourd'hui imposé comme un terme générique qui inclut à la fois les habitats terrestres et aquatiques (Silva & Wheeler, 2017). L'infrastructure verte est destinée à favoriser la biodiversité mais aussi les services qu'elle fournit aux populations (qualité de vie, régulation des risques naturels, pollinisation, etc.) (European Commission, 2019a; Science for Environment Policy, 2012). Aujourd'hui elle fait partie de la stratégie globale de l'UE pour la biodiversité à l'horizon 2030⁶.

Dans le monde, de nombreux États ont mis en œuvre des politiques de réseaux écologiques depuis la fin des années 1990 environ (G. Bennett et al., 2006). Dans l'UE, les pays membres sont aujourd'hui nombreux à avoir initié ce type de programme national (European Commission, 2019b; Jongman et al., 2004) : par exemple la Belgique (*Wlaams Ecologisch Netwerk* en Flandres et *Structure Ecologique Principale* en Wallonie), l'Estonie (*Green Network*), la France (Trame verte et bleue, voir plus loin), l'Allemagne (*Biotopverbund*) et la Hongrie (*National Ecological Network*).

⁶ https://environment.ec.europa.eu/strategy/biodiversity-strategy-2030_en

Encadré I.E1 : Exemples d'infrastructures vertes dans le monde

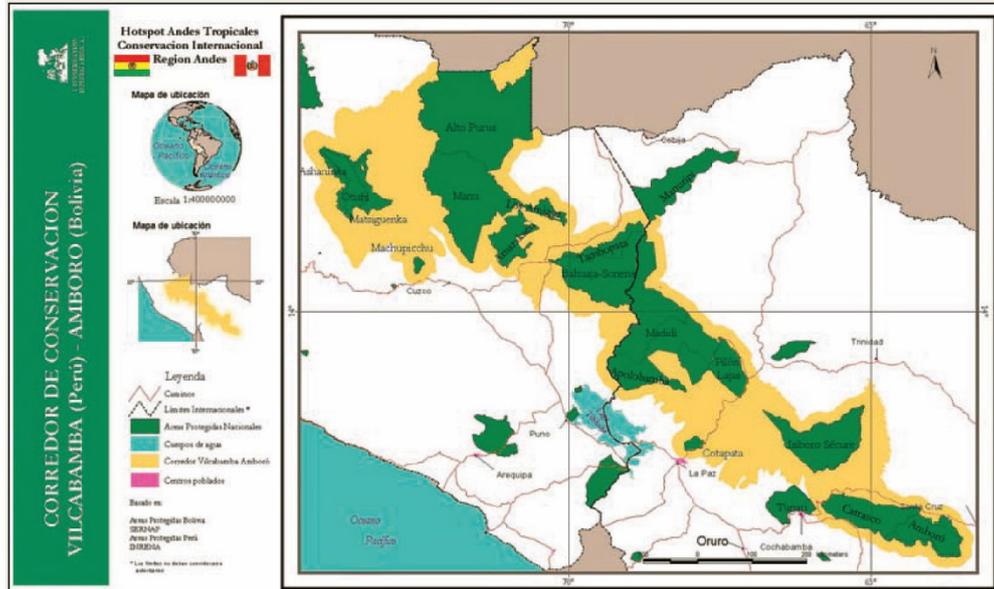
EXEMPLES D'INFRASTRUCTURES VERTES À L'ÉCHELLE NATIONALE ET SUPRA

**Echelle internationale :
infrastructure verte entre le Pérou et la Bolivie**

En vert : noyaux (aires protégées)

En jaune : corridors

Source : Bennet *et al.*, 2006 ¹



**Echelle nationale :
infrastructure verte aux Pays-Bas**

En vert foncé : noyaux (dont sites Natura 2000)

En vert clair : corridors



Source : Bennet *et al.*, 2006 ¹

¹ Bennett G. 1 Mulongoy K.J. (2006). *Review of experience with ecological networks, corridors and buffer zones*. Secretariat of the Convention on Biological Diversity. N°23. 100p.

**Echelle intranationale :
infrastructure verte en Australie
Great Eastern Ranges Corridor**

En vert : noyaux
(dont aires protégées et forêts d'Etat)

En jaune : corridor



Source : GERI, 2015 ²

² Great Eastern Ranges Initiative (2015) *The Great Eastern Ranges Initiative 2011-2015: building for the future*. 79p.

EXEMPLES D'INFRASTRUCTURES VERTES À L'ÉCHELLE LOCALE

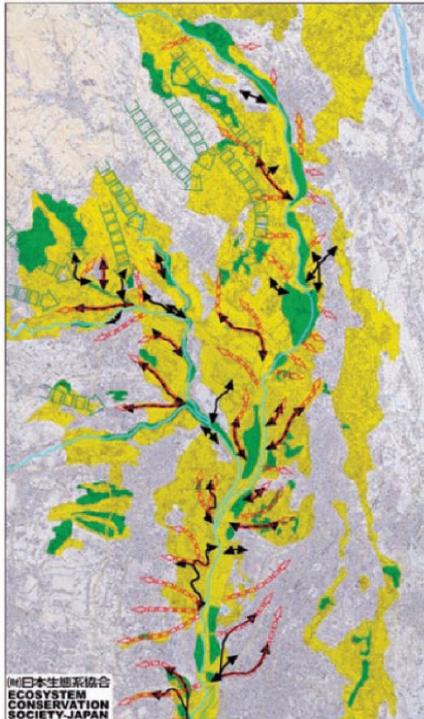
Infrastructure verte rivulaire au Japon

Arakawa River Ecological Network

En vert : noyaux

En jaune : corridors potentiels longitudinaux au cours d'eau

Flèches noirs/rouges : corridors potentiels transversaux



Source : Bennet *et al.*, 2006 ¹

Construction participative d'une infrastructure verte et bleue basée sur les interstices urbains publics et privés (jardins, toits végétalisés, bassins, etc.)

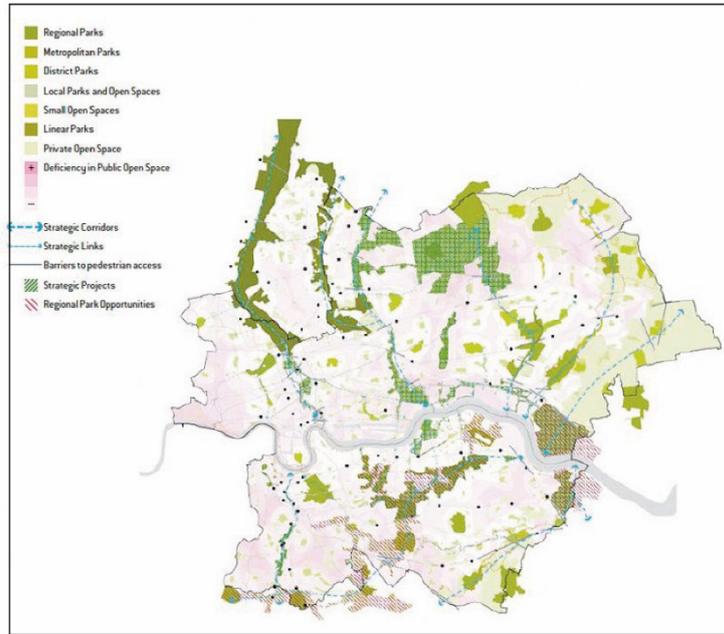
Points verts : existant
Points bleus : en création
Points jaunes : en projet

Métropole de Londres

London Green Grid Framework

En vert : éléments surfaciques (parcs privés et publics)

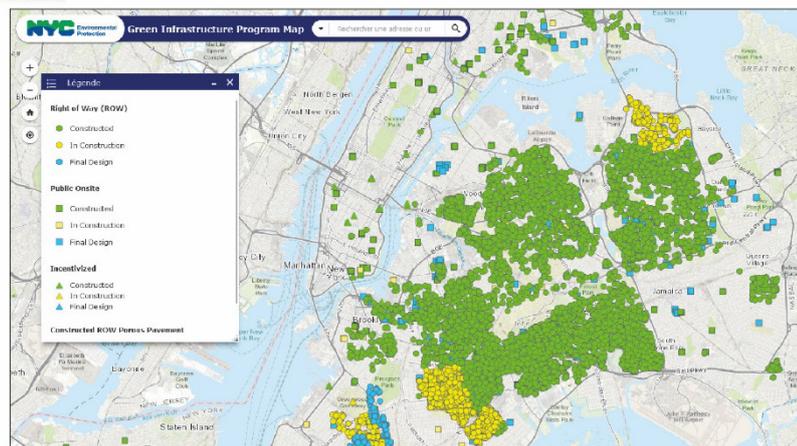
Flèches bleues : corridors stratégiques



Source : London Green Grid Framework Plan, 2012 ³

Ville de New York

Green Infrastructure Project



Source : New York Environmental Protection ⁴

³ Mayor of London. (2012). Green infrastructure and open environments: the all london green grid. 144p.

⁴ <https://www.nyc.gov/site/dep/water/green-infrastructure.page>

Les infrastructures vertes s’implantent aussi aux échelles infranationales. Par exemple, elles sont devenues un outil incontournable de la transition écologique des métropoles : à Londres (Morley et al., 2014), à Madrid (Velázquez Melero & Rodríguez-Espinosa, 2023), à New-York (Meerow, 2020), à Tokyo (Aleksejeva et al., 2022). Elles y sont envisagées comme une mise en cohérence spatiale des mesures de préservation et de restauration de la biodiversité urbaine, en lien avec l’évolution des transports (mobilités douces, recul de la voiture), l’adaptation au changement climatique (réduction des îlots de chaleurs, sobriété en eau, etc.) et les aménités paysagères (accès à la nature, bien être, cadre de vie).

Les infrastructures vertes sont des objets politiques même si elles se basent sur le savoir scientifique. En ce sens, elles ne correspondent pas à l’ensemble des continuités écologiques d’un territoire. Elles peuvent aussi s’intéresser à des continuités écologiques répondant à des préoccupations plus sociétales qu’écologiques (services écosystémiques). Le passage du réseau écologique à l’infrastructure verte se fait par le filtre de la gouvernance, de la concertation, de l’arbitrage politique. Pour cette raison aussi des visions relativement variées cohabitent, de même que la forme que prennent les rendus. L’encadré I.E1 montre quelques exemples de politiques d’infrastructures vertes à différentes échelles dans le monde. Ces politiques ne sont généralement pas contraignantes. Elles se présentent comme des politiques de planification destinées à guider la prise de décision dans l’aménagement et trouvent leur applicabilité par des processus d’incitation ou d’opposabilité juridique envers les projets, plans et programmes.

C. En France : la Trame verte et bleue

Dans la continuité des démarches portées par des territoires pionniers (ex : nombreux parcs naturels régionaux, département de l’Isère, Région Rhône-Alpes, etc.), une nouvelle politique nationale consacrée aux continuités écologiques a été officiellement lancée en 2007 en France lors du Grenelle de l’environnement, sous l’impulsion des associations de protection de la nature : la Trame verte et bleue (TVB).

S’inscrivant dans la dynamique décrite précédemment, la TVB vise à freiner l’érosion de la biodiversité résultant de l’artificialisation et de la fragmentation des espaces, en particulier par la préservation et la remise en bon état des continuités écologiques, afin que les populations d’espèces animales et végétales puissent se déplacer et accomplir leur cycle de vie (alimentation, reproduction, repos, etc.) dans des conditions favorables. Si la TVB possède avant tout des objectifs écologiques, elle affiche aussi des objectifs sociaux et économiques, par le maintien de services rendus par la biodiversité ou la mise en valeur paysagère et culturelle des espaces qui la composent. Enfin, elle contribue également à l’adaptation au changement climatique de la biodiversité (notamment l’ajustement spatial).

Inscrite dans les lois Grenelle I (2009) et II (2010), la TVB a fait l’objet d’un corpus réglementaire posant son cadre et diverses définitions (voir notamment le décret relatif à la Trame verte et bleue n° 2012-1492 du 27 décembre 2012⁷). En reprenant en grande partie les concepts de l’écologie du paysage décrits précédemment, la TVB a ainsi été définie comme « *un réseau formé de continuités*

⁷ <https://www.legifrance.gouv.fr/jorf/id/JORFTEXT000026855992>

écologiques terrestres et aquatiques » (article R371-19.-I). Plus précisément, « *les continuités écologiques constituant la trame verte et bleue comprennent des réservoirs de biodiversité et des corridors écologiques* » (article R371-19.-I).

Le déploiement de cette politique publique s'articule autour de trois échelles territoriales : nationale, régionale et locale (voir l'Encadré I.E2 et l'Annexe I.A3 pour plus de détails) :

- à l'échelle nationale, un document cadre intitulé *Orientations nationales pour la préservation et la remise en bon état des continuités écologiques* (ON TVB) fixe les grandes lignes directrices de la politique et définit des enjeux nationaux (espèces, habitats, grandes continuités d'importance nationale) à prendre en compte par les déclinaisons régionales.

- à l'échelle régionale, le dispositif a reposé jusqu'en 2016 sur les Schémas Régionaux de Cohérence Écologique (SRCE) élaborés conjointement par l'Etat et les Régions⁸. Depuis 2016, les continuités écologiques régionales sont identifiées au travers des Schémas Régionaux d'Aménagement, de Développement Durable et d'Égalité des Territoires (Sraddet) portés uniquement par les Régions - excepté en Ile-de-France qui conserve son SRCE. Un travail colossal a été effectué à l'époque des SRCE des 21 régions métropolitaines pour aboutir à l'identification de 15,7 millions d'hectares de réservoirs de biodiversité (29 % du territoire continental français) et de 50 717 km de corridors linéaires, à préserver ou restaurer (Billon & Sordello, 2017) (Figure I.F11).

- à l'échelle locale, la TVB est intégrée dans les documents de planification et les documents d'urbanisme. Un éventail très large de schémas, plans et programmes sont ainsi concernés, avec en premier lieu les Schémas de Cohérence Territoriale (SCoT) et les Plans Locaux d'Urbanisme (PLU) (Belmont et al., 2010; Bertaina et al., 2012; Brouard-Masson et al., 2013).

En outre, la mise en œuvre de la TVB se traduit concrètement par des actions de terrain pour restaurer les continuités écologiques, à l'initiative des collectivités, associations, entreprises et même des particuliers (voir Encadré I.E2 et l'Annexe I.A3 pour plus de détails). On peut citer la création de passages à faune pour le franchissement sécurisé des infrastructures de transport (Cerema, 2021) et la réduction ou l'effacement des obstacles à l'écoulement (Larinier et al., 2006). Au-delà de ces actions "phares", une multitude de mesures plus ou moins ciblées sur la TVB contribuent en réalité au rétablissement des continuités écologiques (plantation de haies, réouverture de cours d'eau, gestion des emprises d'infrastructures, etc.). Divers outils permettent cette mise en œuvre, qu'il s'agisse d'outils d'inventaires, contractuels, fonciers, incitatifs ou financiers (atlas de la biodiversité des communes, obligations réelles environnementales, mesures agro-environnementales, contrats de rivière, etc.) (CDR TVB, 2017; Landas, 2013).

Ces actions concernent les espaces naturels et ruraux (Hamon, 2010) mais en ville aussi les trames vertes et bleues ont connu un succès grandissant. Ces trames urbaines sont le vecteur du retour de la nature en ville au croisement entre écologie, urbanisme, géographie et sociologie. La liste des villes françaises, grandes comme moyennes, qui disposent d'une politique publique en ce sens est

⁸ Notons que dans les territoires d'Outre-mer et en Corse, le document porteur de la TVB est respectivement les Schéma d'Aménagement Régional (SAR) et le Plan d'Aménagement et de Développement DURable de Corse (PADDUC)

désormais longue - à titre d'exemples : Marseille, Paris, Angers, Nantes, Strasbourg, Montpellier ou encore Rennes (Clergeau & Blanc, 2013).

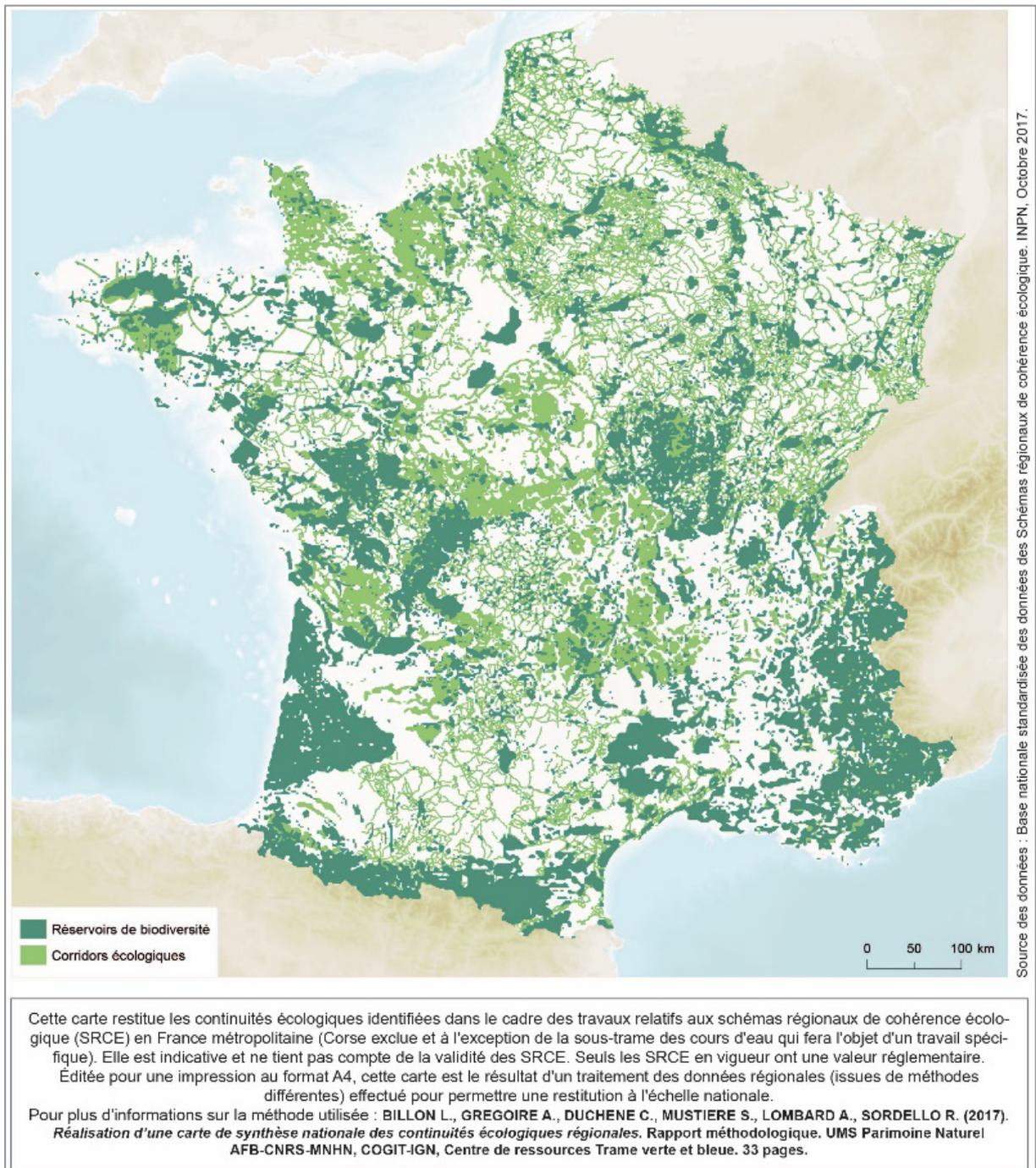


Figure I.F11 : Carte de France des données de SRCE

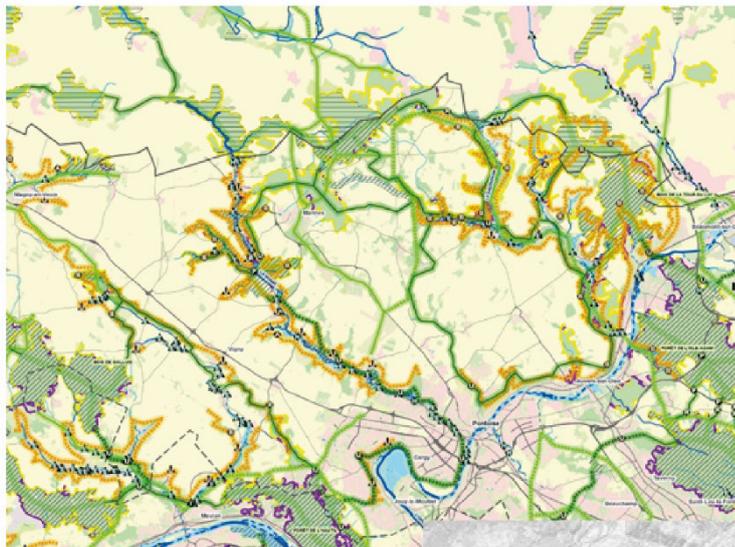
Source : Billon *et al.*, 2017b, 2020^{9 10}

⁹ Billon L, Duchêne C, Gomes S, et al (2020) Mapping the French green infrastructure – an exercise in homogenizing heterogeneous regional data. *International Journal of Cartography* 6:241–262.

<https://doi.org/10.1080/23729333.2020.1717843>

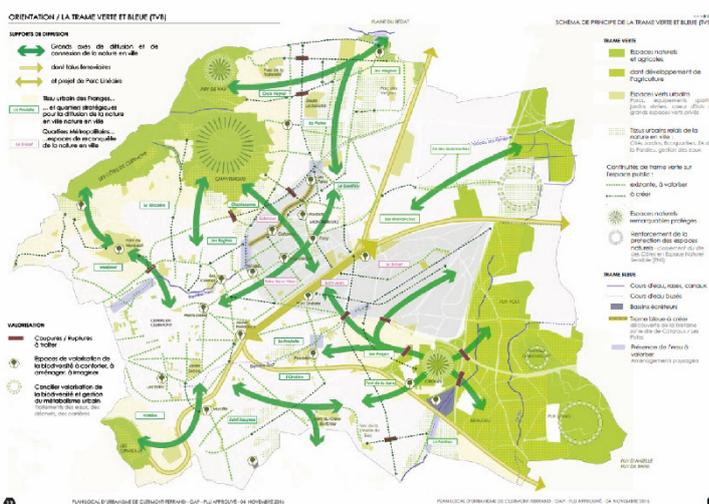
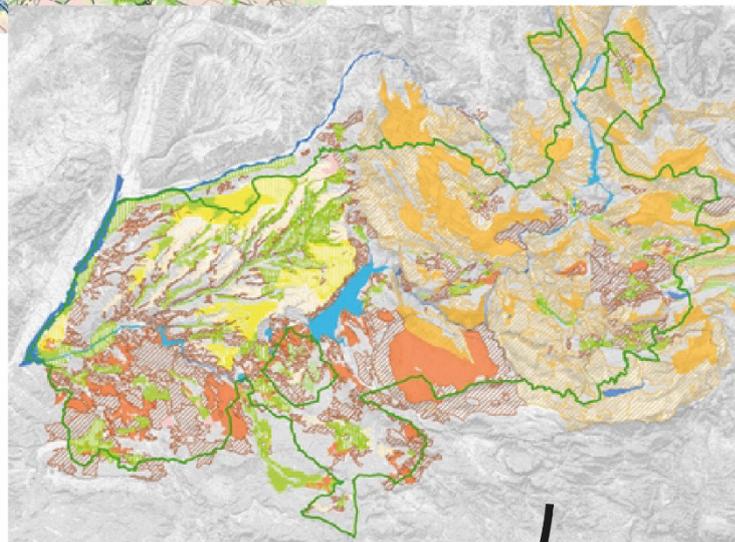
¹⁰ Billon L, Grégoire A, Duchene C, et al (2017b). *Réalisation d'une carte de synthèse nationale des continuités écologiques régionales - Rapport méthodologique.* UMS 2006 Patrimoine naturel, AFB/CNRS/MNHN.

Encadré I.E2 : Implémentation de la Trame Verte et Bleue française à différentes échelles



TVB à l'échelle régionale
Extrait du SRCE Ile-de-France
(2013)

**TVB à l'échelle d'un parc
naturel régional (PNR)**
Exemple du PNR du verdon



**TVB à l'échelle d'une
commune (plan local
d'urbanisme, PLU)**
OAP du PLU de
Clermont-Ferrand (2016)

Compte tenu de la complexité sémiologique des différentes cartes leurs légendes respectives n'ont pas été intégrées. L'objectif de cette planche est simplement de donner un aperçu des rendus cartographiques à différentes échelles territoriales.

Restauration d'un corridor vert et bleu sur la commune de Strasbourg



Emplacement du corridor restauré (flèche blanche) à gauche et aperçu (à droite).



Source : Bois P. *et al.* (2019). Integrated Blue and Green Corridor Restoration in Strasbourg: Green Toads, Citizens, and Long-Term Issues. In: Achal V, Mukherjee A (eds) Ecological Wisdom Inspired Restoration Engineering. Springer Singapore, Singapore, pp 151–169

Restauration d'une continuité écologique par la plantation de haies sur la commune d'Eybens (Isère)



Source : <https://www.eybens.fr/192-trame-bleue-et-verte.htm>



Localisation de la haie à planter (cercle rouge) à gauche et photo de la haie plantée à droite.

Restauration d'un franchissement sécurisé pour la faune sur une ligne à grande vitesse



Passage pour la petite faune (à gauche) et la grande faune (à droite)

Crédit : Romain Sordello

D. Enseignements méthodologiques et conceptuels

Nous disposons désormais de plusieurs années voire décennies de recul sur les politiques de trames écologiques menées dans le monde. Nous pouvons donc en tirer des enseignements sur la manière dont les infrastructures vertes sont identifiées et implémentées.

Une masse d'information est disponible dans divers guides méthodologiques destinés aux praticiens pour la conception des infrastructures vertes et dans de nombreux recueils de retours d'expériences (European Commission, 2019b; J. Hilty et al., 2020; Naumann et al., 2011; Science for Environment Policy, 2012). En France, un travail important de capitalisation a été effectué sur les trames régionales en 2017 pour les 21 régions métropolitaines de l'époque (Billon et al., 2017; Sordello et al., 2017; Vanpeene et al., 2017). Nous utiliserons ici ces bilans français, non pas pour décrire de manière exhaustive les méthodes et approches existantes, mais pour souligner des marges de progrès qui vont nourrir plus tard la problématique de cette thèse.

1) Des démarches par milieu : engendrant une vision trop matérialiste et fixiste des habitats ?

Nous notons en premier lieu que ces trames se déclinent généralement par grands milieu (forêts, landes, rivières, etc.). En France, la notion de "sous-trame" a été instaurée par le décret relatif à la TVB (n°2012-1492 du 27 décembre 2012). Le Code de l'environnement demande ainsi que les réservoirs et les corridors soient rattachés à cinq grands milieu - « *a) Milieu boisés ; b) Milieu ouverts ; c) Milieu humides ; d) Cours d'eau ; e) Milieu littoraux, pour les régions littorales* » (article R371-27) ; la Trame verte et bleue résulte alors de la superposition de ces sous-trames (Figure I.F12).

Le bilan des trames régionales françaises montre que le nombre de sous-trames varie de 4 à 11 par région avec une moyenne de 6 (Sordello et al., 2017). Parfois, des sous-trames basées sur des niveaux typologiques plus fins ont été imbriquées dans les grands habitats ; par exemple pour les milieu forestiers, selon l'altitude, le type de peuplement ou de sol ou encore l'âge des forêts (ex : en Midi-Pyrénées "milieu boisés de plaine et milieu boisés d'altitude" et en Picardie "réseaux de vieux bois, gros bois").

Cette approche par sous-trame apporte le bénéfice évident de simplifier la démarche en évitant d'identifier une trame pour chaque espèce. Elle part du principe que les cortèges d'espèces ayant des niches écologiques similaires bénéficieront chacune de la ou des sous-trames correspondantes et qu'au final toutes les espèces seront couvertes par le réseau. Dans le même temps, cette approche cantonne la notion de niche écologique aux préférences d'habitats et plus précisément à la dimension tangible des habitats (milieu boisé, milieu ouvert, milieu aquatique, etc.). Elle se place également dans un espace-temps figé : la sous-trame de forêt est vue comme intemporelle, elle ignore notamment la différence qu'il peut y avoir entre le fonctionnement d'une forêt la nuit ou le jour.

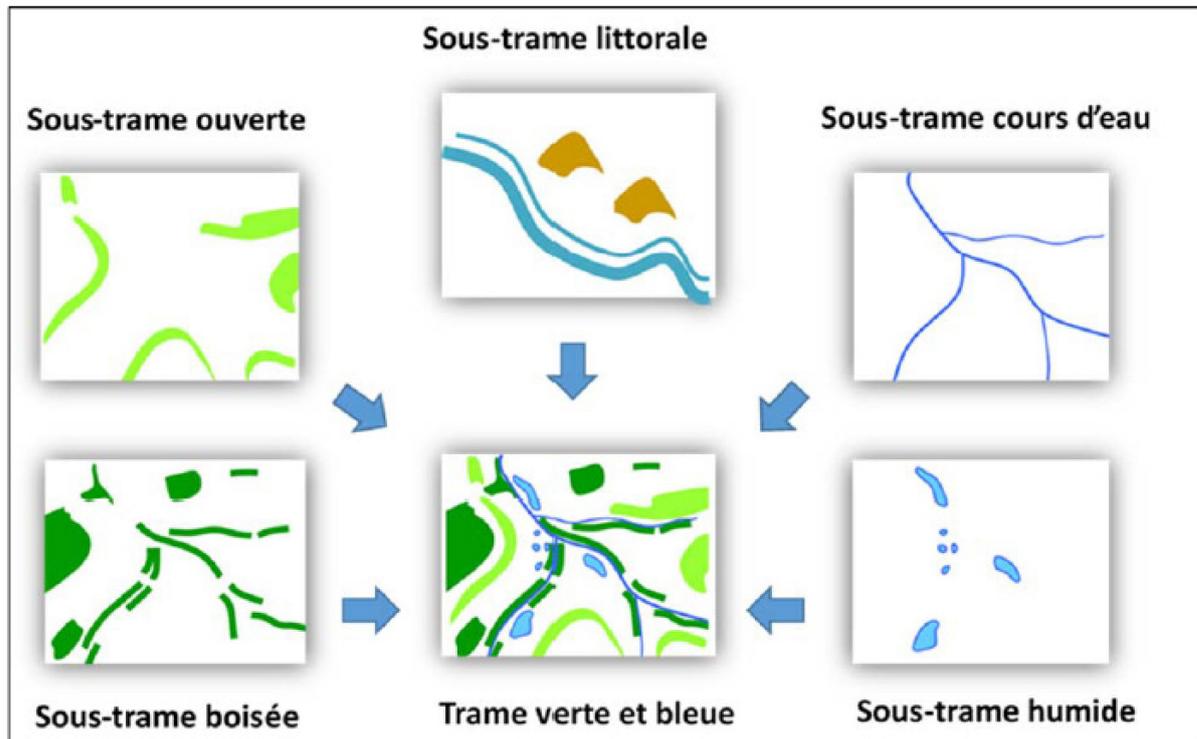


Figure I.F12 : Les cinq sous-trames identifiées par le Code de l'environnement

Source : MNHN-SPN 2016, d'après Allag-Dhuisme et al., 2010

2) Des méthodes basées essentiellement sur les caractéristiques physiques du paysage

Nous constatons l'emploi d'une diversité de méthodes pour identifier les éléments de trames, en l'occurrence des réservoirs et des corridors de la TVB en France (Sordello et al., 2017).

Pour les réservoirs de biodiversité, en plus de l'intégration obligatoire de certains zonages existants, les régions françaises ont notamment utilisé des données d'habitats ou plus généralement d'occupation du sol (forêts, étangs, bocages, landes, etc.). Des critères ont été appliqués, seuls ou en combinaison, par polygone ou par maille, pour identifier les réservoirs. Il peut s'agir de critères de forme (ex : compacité des éléments), de surface (ex : en Basse-Normandie, seuls les boisements de 500 ha ou plus ont été retenus en réservoirs), de densité (ex : densité de haies pour des réservoirs de bocages) (Figure I.F13). Ces critères sont donc exclusivement basés sur les caractéristiques "tangibles" des éléments paysagers.

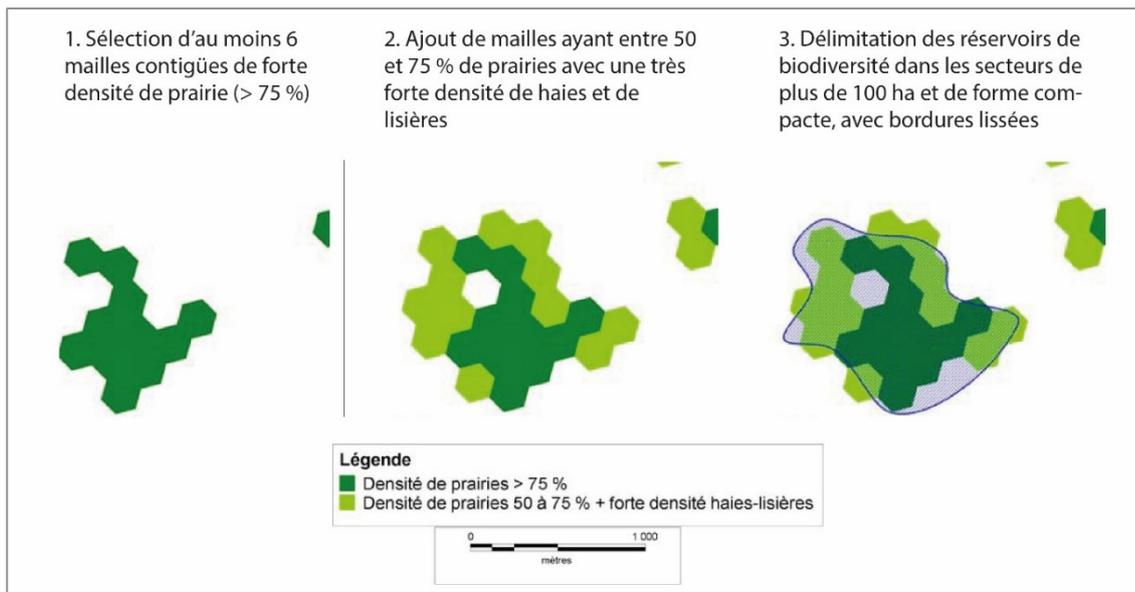


Figure I.F13 : Identification de réservoirs de prairies en Champagne-Ardenne à partir de critères structurels

Source : SRCE Champagne-Ardenne 2015 (Tome 3 : Rapport méthodologique pour la définition des composantes de la TVB régionale, page 35)

Pour l'identification des corridors, il existe aussi différentes méthodes (Sordello et al., 2017). Dans les cas les plus simples, la démarche repose sur une photo-interprétation visuelle (photographies aériennes et/ou cartes de l'occupation du sol) et consiste à tracer "manuellement" les chemins jugés optimaux entre deux réservoirs de même habitat. La plupart du temps, l'identification des corridors est automatisée sous SIG, en ayant recours entre autres :

- à la dilatation/érosion, ce qui consiste à analyser les distances entre les polygones d'habitats naturels et à mettre en évidence les chemins les plus directs pour les relier à partir d'un seuil fixé.
- aux chemins de moindre coût, ce qui consiste à identifier les trajets entre réservoirs les moins "coûteux" pour les animaux en fonction de la "rugosité" de l'occupation du sol qui les sépare.

Pour ce faire, des espèces-cibles sont utilisées, jugées représentatives de l'ensemble des espèces d'une sous-trame donnée. Par exemple, pour la dilatation-érosion, le seuil de distance peut correspondre à la distance de dispersion maximale d'une espèce indicatrice. Pour les chemins de moindre coût, des coefficients de rugosité (ou de friction) sont affectés à l'occupation du sol, en fonction des préférences d'habitats d'une ou plusieurs espèces (Figure I.F14). Nous voyons donc que ces méthodes se basent sur une connectivité potentielle et non fonctionnelle. Par ailleurs, elles reposent là encore sur des paramètres physiques (distances) ou des préférences d'habitats limitées à la végétation (ex : partant du principe qu'une espèce forestière dispersera mieux dans la forêt que dans une prairie).

Occupation du sol	Espèces du continuum boisé (feuillu et mixte)	Espèces du continuum boisé (conifères)	Espèces du continuum humide/aquatique	Espèces du continuum ouvert/semi-ouvert	Espèces du continuum bocager
<i>Forêts de feuillus</i>	1	3	10	40	10
<i>Forêts de conifères</i>	15	1	20	30	20
<i>Forêts mélangées</i>	1	2	15	35	15
<i>Forêts et végétations arbustives en mutation</i>	20	4	20	25	10
<i>Espaces verts urbains boisés</i>	20	20	40	35	30
<i>Zone arborée : boisements intra-massif landais</i>	15	1	20	30	20
<i>Zone arborée : boisements</i>	1	2	15	35	15
<i>Zone abordée : haies</i>	2	5	10	35	1

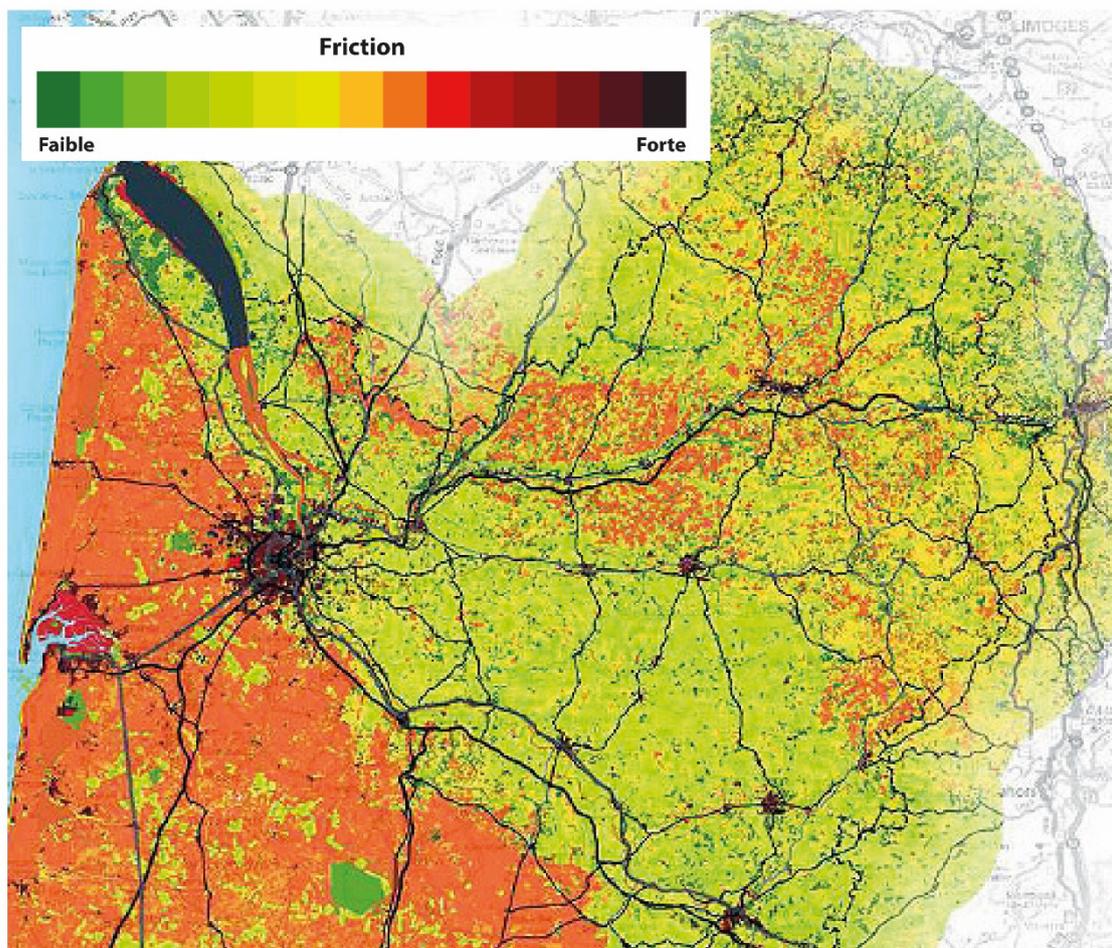


Figure I.F14 : Coûts moyens de déplacement fixés pour unité de distance et carte de friction pour l'identification des corridors du continuum de milieux ouverts et semi-ouverts en Aquitaine
 Source : SRCE Aquitaine 2015 (Volet B : Continuités écologiques de la TVB, pages 37-38)

3) Les éléments physiques du paysage comme principales sources de fragmentation et de conflits

Les projets de trames écologiques commencent généralement par dresser un diagnostic du territoire concerné et notamment une évaluation de son niveau de fragmentation. Un bilan a été dressé à ce sujet en 2017 concernant les trames régionales françaises, à partir des différents tomes des SRCE, de leur évaluation environnementale et de leur déclaration environnementale (Vanpeene et al., 2017). Ce bilan montre que, à quelques nuances près, les sources de fragmentation prises en compte dans les diagnostics territoriaux des SRCE sont les infrastructures linéaires de transport (routes, rails, canaux et lignes électriques), l'urbanisation et les obstacles sur les cours d'eau. Différentes méthodes apparaissent pour quantifier et représenter ce niveau de fragmentation "physique", par exemple par des analyses multifactorielles aboutissant à des cartes de pression globale (ou cartes d'empreinte humaine), principalement alimentées par les agglomérations et les réseaux de transport de personnes et d'énergie (Figure I.F15). Dans ces indicateurs, les nuisances sonores et lumineuses sont prises en compte à la marge (voir un exemple dans le SRCE Auvergne "Diagnostic et enjeux", page 24).

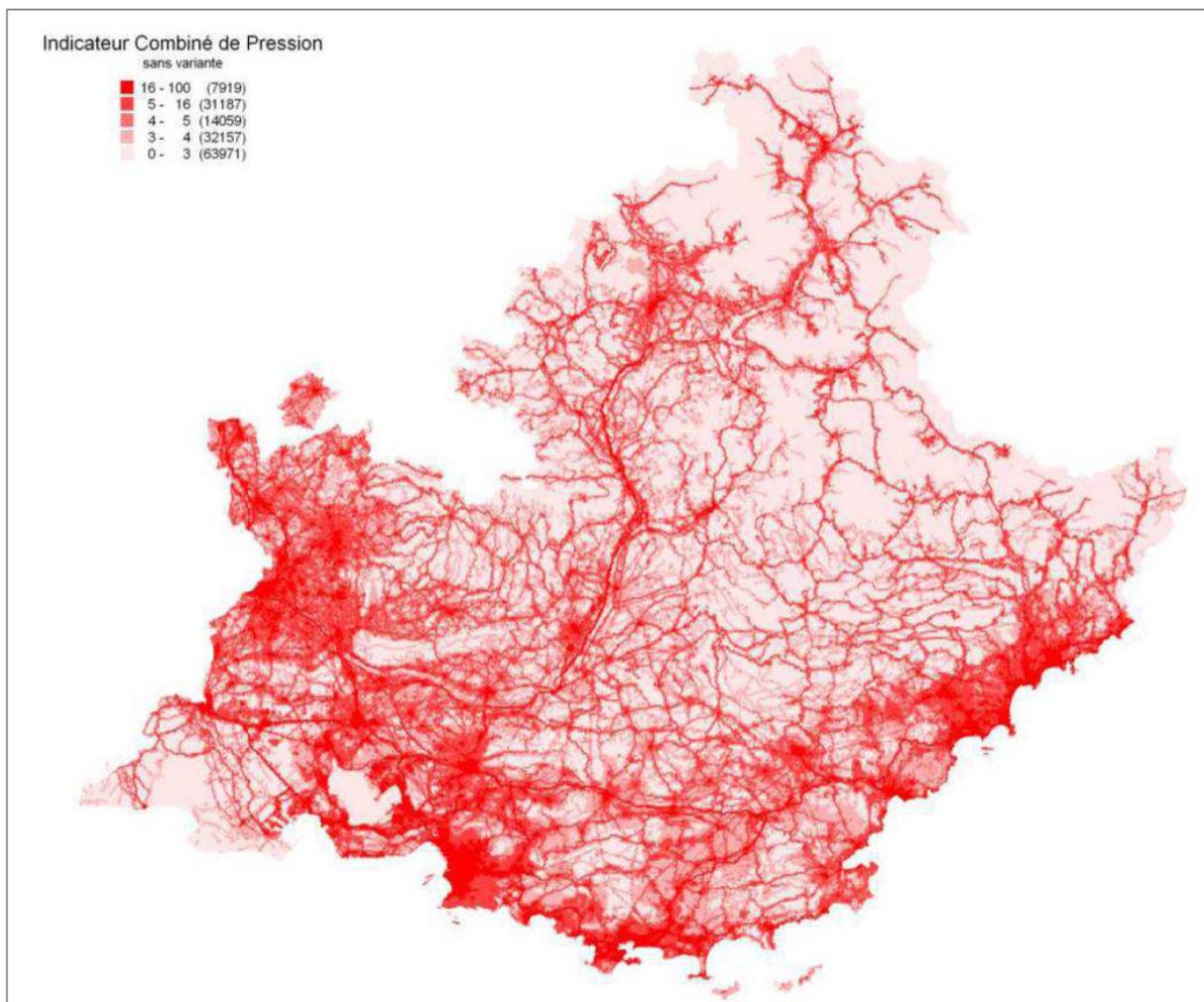


Figure I.F15 : Exemple de carte de fragmentation élaborée en région PACA. L'indicateur résulte de la combinaison de plusieurs indices de pressions pondérés : réseau de transport (x4), démographie (x2), bâti (x2), transport d'énergie (x1), canaux (x1).

Source : SRCE PACA 2014 (Diagnostic & Plan d'action stratégique, page 109)

Une fois les trames écologiques identifiées et cartographiées, les continuités écologiques sont souvent croisées avec les éléments du paysage susceptibles de leur faire obstacle. En France le Code de l'environnement (article R371-27) demande ainsi que soient détaillées « *la localisation, la caractérisation et la hiérarchisation des obstacles* » aux continuités écologiques, ce que l'on appelle communément les points de conflits (ou points noirs, points de fragilité, etc.).

Cette étape est importante car elle va permettre de définir ensuite la fonctionnalité des continuités écologiques en leur attribuant un objectif de préservation (si la fonctionnalité est jugée optimale) ou de remise en état (si la fonctionnalité est jugée dégradée) (articles R371-27 et R371-29 du Code de l'environnement). Elle détermine donc la phase mise en œuvre de la politique publique qui suivra la phase de conception.

En capitalisant sur les trames régionales françaises, nous constatons que les points de conflits recherchés concernent là aussi essentiellement les éléments physiques du paysage, notamment les obstacles à l'écoulement (éléments ponctuels) et les infrastructures de transport (éléments linaires) (Vanpeene et al., 2017). Les taches d'urbanisation sont également prises en compte en s'appuyant sur l'occupation du sol ; comme elles sont surfaciques elles sont généralement moins considérées comme des éléments fragmentants que comme des zones à enjeux ou de vigilance.

En ce qui concerne les obstacles à l'écoulement, la définition est cadrée par le Code de l'environnement (article R214-109) ; il s'agit forcément d'un ouvrage, donc d'un élément physique du paysage, qui « *ne permet pas la libre circulation des espèces biologiques [...], empêche le bon déroulement du transport naturel des sédiments, interrompt les connexions latérales avec les réservoirs biologiques ou affecte substantiellement l'hydrologie des réservoirs biologiques* ». La totalité des SRCE se sont ainsi appuyés sur le ROE (évoqué en section III.C de cette Partie 1), référentiel qui recense en France les obstacles à l'écoulement et précise leur degré de franchissabilité (Figure I.F16).

Pour les infrastructures de transport, les éléments considérés en premier lieu sont les routes et les autoroutes et dans une moindre mesure le réseau ferré et les canaux. La plupart du temps il s'agit de croisements cartographiques mettant donc en évidence des obstacles potentiels résultants des intersections entre ces infrastructures et les continuités écologiques sans vérification de terrain (connectivité structurelle).

Résumé Partie 1

Les animaux ont besoin de surfaces minimales d'habitats et doivent pouvoir bouger librement pour accomplir leur cycle de vie. Leurs activités et leurs déplacements s'organisent ainsi dans le paysage au sein de leur domaine vital.

Le terme de paysage est polysémique ; il a rencontré notamment l'écologie pour faire émerger une nouvelle discipline dans les années 1980 : l'écologie du paysage. Le paysage de l'écologue est un cadre d'étude dans lequel l'expert analyse la composition et l'organisation spatiale des éléments paysagers. La finalité est de comprendre les processus écologiques dans le temps et l'espace et de chercher à les expliquer par les facteurs paysagers naturels ou anthropiques.

L'écologie du paysage s'est notamment intéressée à la surface des éléments et à leur connectivité, et donc à la disparition des habitats et à leur fragmentation sous l'effet des activités humaines.

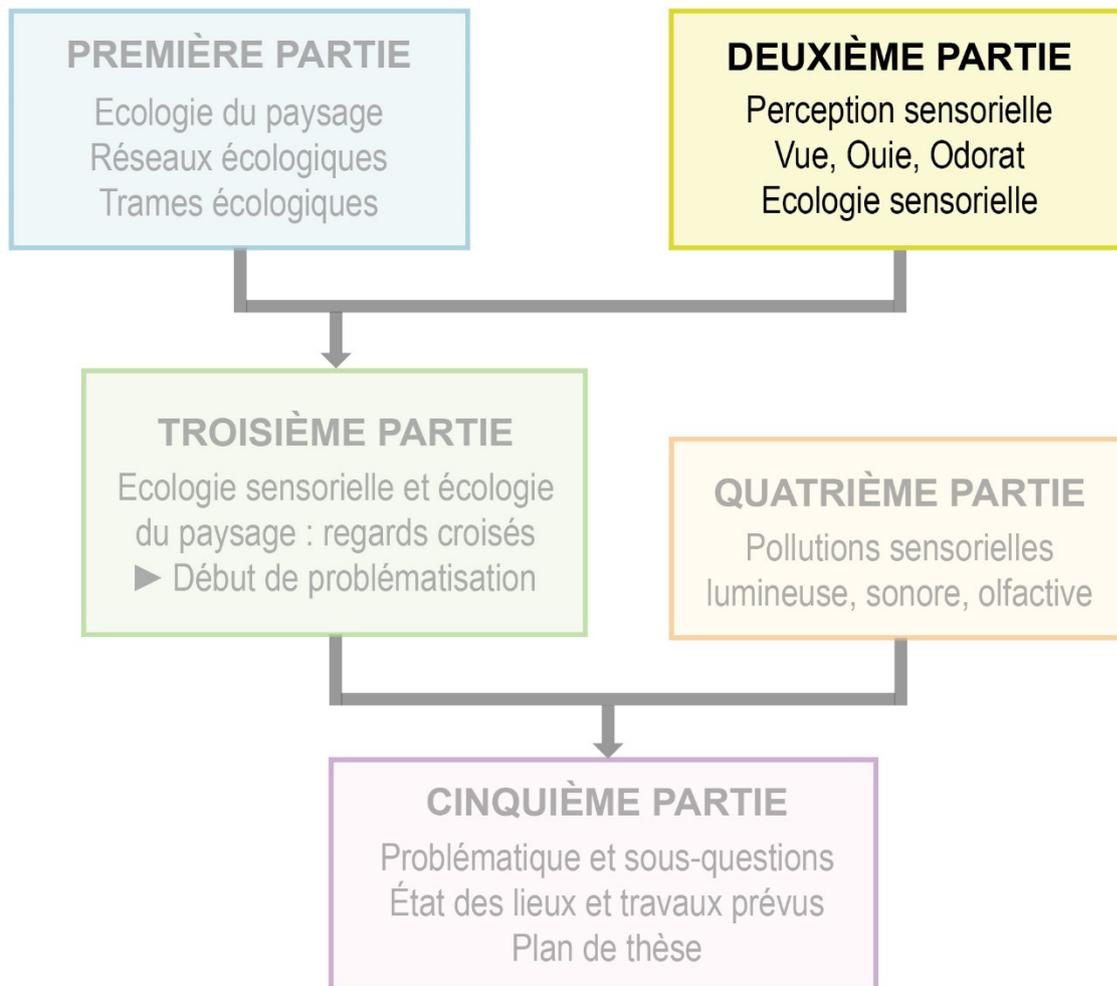
La littérature montre que le manque d'habitats et leur isolement ont des effets néfastes sur la biodiversité. A l'inverse, le fonctionnement des populations est amélioré si les habitats forment un ensemble suffisamment étendu et connecté : les réseaux écologiques.

Depuis les années 1990, cette doctrine a séduit la sphère opérationnelle et politique et a propulsé le développement des trames écologiques en tant que politiques publiques. Dans les pays industrialisés où le paysage est contraint, l'identification, la préservation et la restauration de réseaux de réservoirs et de corridors permettent en effet de trouver un certain équilibre entre protection de la biodiversité et aménagement du territoire.

Ces *Green infrastructure* ont été développées dans de nombreux pays à travers le monde. En France, c'est la Trame verte et bleue qui porte cette approche basée sur les continuités écologiques à toutes les échelles du territoire, du national au local. Aujourd'hui nous disposons d'un retour d'expérience de plus de 15 ans sur cette politique publique initiée en 2007.

Sur cette base, nous pouvons identifier des marges de progrès dans la conception de ces infrastructures vertes. Notamment, elles sont souvent déclinées par grands milieux (forêts, zones humides, cours d'eau, etc.) en se focalisant sur la dimension tangible de niches écologiques sans lien avec le cycle jour/nuit. En outre, elles identifient leurs éléments constitutifs (réservoirs et corridors) sur la base de critères essentiellement physiques (surfaces, distances, préférences d'habitats). Enfin, elles considèrent comme obstacles principalement les éléments matériels du paysage (obstacles à l'écoulement, réseaux de transport, urbanisation).

PARTIE 2 : L'ÉCOLOGIE SENSORIELLE OU COMMENT LES INDIVIDUS ENTRENT EN RELATION PAR LE BIAIS DES SENS



Les organismes vivants ont besoin d'informations pour résoudre différents problèmes tels que localiser des ressources ou répondre à des menaces (capture d'une proie, détection d'un prédateur, etc.) (Bowdan & Wyse, 1996).

Ces informations sont toujours transmises depuis une source - qui peut être abiotique mais aussi biotique (Gibson, 1983). En effet, les organismes eux-mêmes ont besoin d'échanger des informations par le biais de différents stimuli (bioluminescence, chants/cris, phéromones, etc.) afin d'influencer le comportement d'autrui : s'identifier entre individus apparentés, avertir les congénères d'un danger, coordonner des activités au sein d'un groupe de conspécifiques ou encore tromper un prédateur.

Toutes ces informations sont véhiculées par un vecteur, parmi lesquels figurent des ondes (lumière, son) ou des substances chimiques. Ces stimuli sont ensuite captés par les organismes au moyen de systèmes sensoriels.

Cette perception sensorielle est le maillon indispensable qui connecte les êtres vivants les uns aux autres et les relie à leur environnement. En effet, la réception d'une information sensorielle par un individu tend à réduire son niveau d'incertitude et à l'amener vers une meilleure connaissance (voire une meilleure "conscience") de ce qui l'entoure, augmentant ainsi la probabilité qu'il prenne une décision appropriée.

Dans cette partie nous allons fournir des éléments de compréhension de base sur les systèmes sensoriels et en particulier trois d'entre eux - la vue, l'ouïe et l'odorat - en présentant à la fois la nature des stimuli et les organes récepteurs associés. Nous approfondirons ensuite le rôle essentiel que joue cette perception sensorielle dans la manière dont les individus interagissent entre eux et avec leur environnement.

I. Les systèmes sensoriels, du récepteur au cerveau

A. Qu'est-ce qu'un système sensoriel ?

La manière avec laquelle un animal interagit avec son environnement dépend à la fois de ses capacités à recevoir les informations extérieures (qui dépend par exemple des types de capteurs) et de ses facultés d'intégration (voire de cognition) qui déterminent comment l'information sensorielle disponible dans des circonstances environnementales particulières est interprétée pour engendrer un comportement.

Un "système sensoriel" comprend donc l'ensemble des tissus formant un circuit sensitif au sein d'un individu, depuis la réception d'un stimulus jusqu'à l'interprétation qui en découle. Il regroupe les récepteurs sensoriels, les voies de transmission et les parties du système nerveux central responsables du traitement de l'information.

Le circuit sensitif est semblable quel que soit le système (Figure I.F17) :

- 1/ Un stimulus est capté par un récepteur sensoriel.
- 2/ Une transformation d'énergie s'opère dans le neurone sensoriel afin de changer ce stimulus en influx nerveux, c'est la transduction.
- 3/ L'influx nerveux, codé sous forme de trains de potentiels d'action, est transmis par les axones des neurones, assemblés en un faisceau nerveux, jusqu'au système nerveux central.
- 4/ Le système nerveux central intègre et analyse l'influx nerveux de différents neurones sensoriels (dans des aires spécialisées).

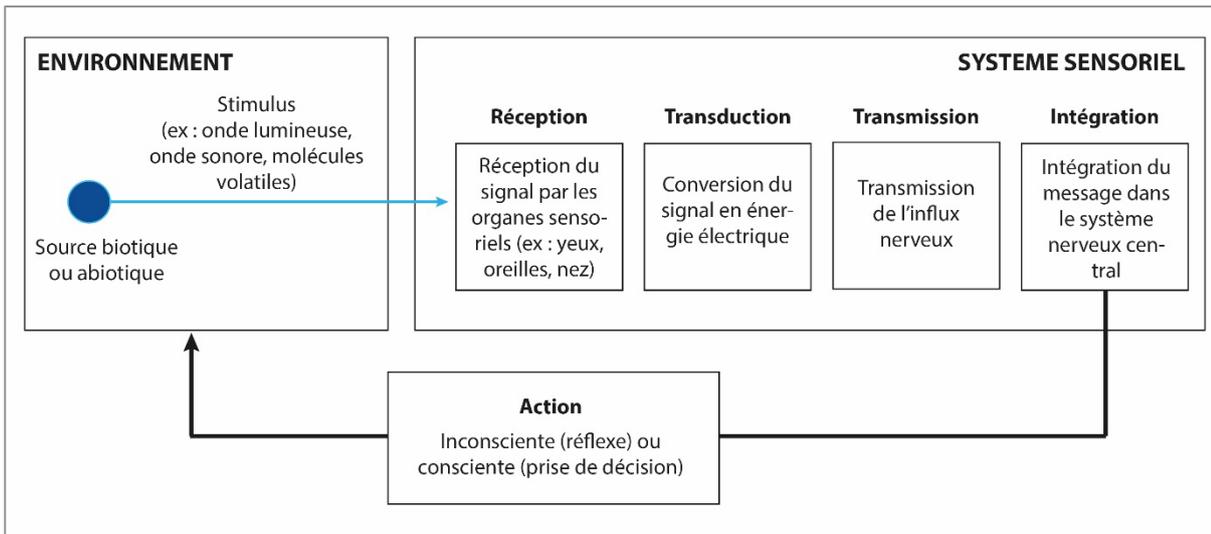


Figure I.F17 : Schéma type d'un circuit sensoriel

Crédit : Romain Sordello

La chronologie d'apparition des systèmes sensoriels au cours de l'évolution reste difficile à élucider. Les tout premiers organismes sur Terre (bactéries, eucaryotes unicellulaires) avaient déjà très probablement des récepteurs membranaires leur permettant d'acquérir de l'information de leur environnement, de type chimiorécepteurs, mécanorécepteurs, voire des photorécepteurs (Carbone & Narbonne, 2014; Himmel et al., 2019). C'est ensuite au moment de "l'explosion cambrienne", il y a environ 500 Ma, que des systèmes sensoriels complexes se sont développés (Mángano & Buatois, 2016). Cette période charnière dans l'histoire de la vie est caractérisée par l'apparition "brutale et rapide" d'organismes pluricellulaires et macroscopiques (Hsieh et al., 2022). Par un jeu d'adaptations, notamment entre proies et prédateurs, une "course à l'armement" se serait alors déclenchée, engendrant une complexification des systèmes sensoriels en parallèle d'un enrichissement des signaux sensoriels eux-mêmes (Plotnick et al., 2010). Certains scientifiques parlent d'une véritable "révolution de l'information".

Aujourd'hui on connaît plusieurs systèmes sensoriels spécialisés au sein du vivant - plus ou moins présents et développés en fonction des taxons - notamment : les systèmes visuel, auditif, olfactif, gustatif et tactile - respectivement vecteurs des sens de la vision, de l'ouïe, de l'odorat, du goût et du toucher (voir exemple en Tableau I.T2 chez les vertébrés).

Tableau I.T2 : Récapitulatif des différentes étapes simplifiées du circuit sensitif pour les principaux sens chez un mammifère

Sens	Stimulus	Organe sensoriel	Récepteur	Signal	Conducteur	Analyseur ¹
Vision	Lumière	Oeil	Rétine	Influx nerveux	Nerf optique	Aire visuelle du cerveau
Ouïe	Son	Oreille	Cochlée		Nerf auditif	Aire auditive du cerveau
Odorat	Odeur	Nez	Epithélium		Nerf olfactif	Aire olfactive du cerveau
Gout	Saveur	Langue	Bourgeons gustatifs		Nerfs crâniens et tronc cérébral	Aire gustative du cerveau
Toucher	Pressions, douleur et température	Peau	Terminaisons nerveuses		Nerf sensitif, moelle épinière et tronc cérébral	Aire du toucher du cerveau

¹ Il existe en réalité plusieurs aires sensorielles pour un sens donné (primaires, secondaires, etc.).

B. Les récepteurs sensoriels

On distingue plusieurs types de récepteurs sensoriels selon la nature du stimulus qu'ils sont capables de détecter et notamment (Poinsot et al., 2018):

- les **photorécepteurs** qui réagissent à la lumière.
- les **mécanorécepteurs** qui détectent des déformations des tissus, des vibrations ou des variations de pression et sont donc impliqués dans l'ouïe et le toucher.
- les **chimiorécepteurs** qui sont stimulés par certaines molécules et sont donc impliqués dans l'olfaction (odeurs) ou le goût (saveurs).
- les **thermorécepteurs** qui réagissent à des variations de la température.

Ces récepteurs sensoriels sont des neurones ; ils convertissent le signal extérieur (ex : molécule odorante, onde sonore, lumière) en signal nerveux (influx électrique). Chez les organismes complexes ils sont situés dans/sur les organes sensoriels (ex : œil, oreille, cavité nasale, peau, langue).

Dans la suite de cette section nous allons décrire plus précisément trois systèmes sensoriels en lien avec le sujet de la thèse - la vision, l'ouïe et l'odorat - et la nature des stimuli qui leur sont associés. Sans rechercher une exhaustivité, l'objectif est de fournir des notions de base de biologie, illustrées par quelques exemples de systèmes sensoriels, pour mieux comprendre comment cette perception sensorielle se déroule.

II. La lumière et la vision

A. La lumière, onde électromagnétique

La lumière est une onde électromagnétique. C'est donc une oscillation qui peut se caractériser par sa longueur d'onde - trajet parcouru par l'onde pendant une période (ou dit autrement la distance horizontale entre deux creux ou crêtes consécutifs de l'onde) - et par sa fréquence (nombre d'oscillations par seconde) (Figure I.F18). La lumière se déplace à environ 300 000 km/s dans le vide. Tout en étant une onde, la lumière véhicule des particules élémentaires, les photons. La lumière présente ainsi des propriétés ondulatoires et des propriétés corpusculaires (dualité onde-particule).

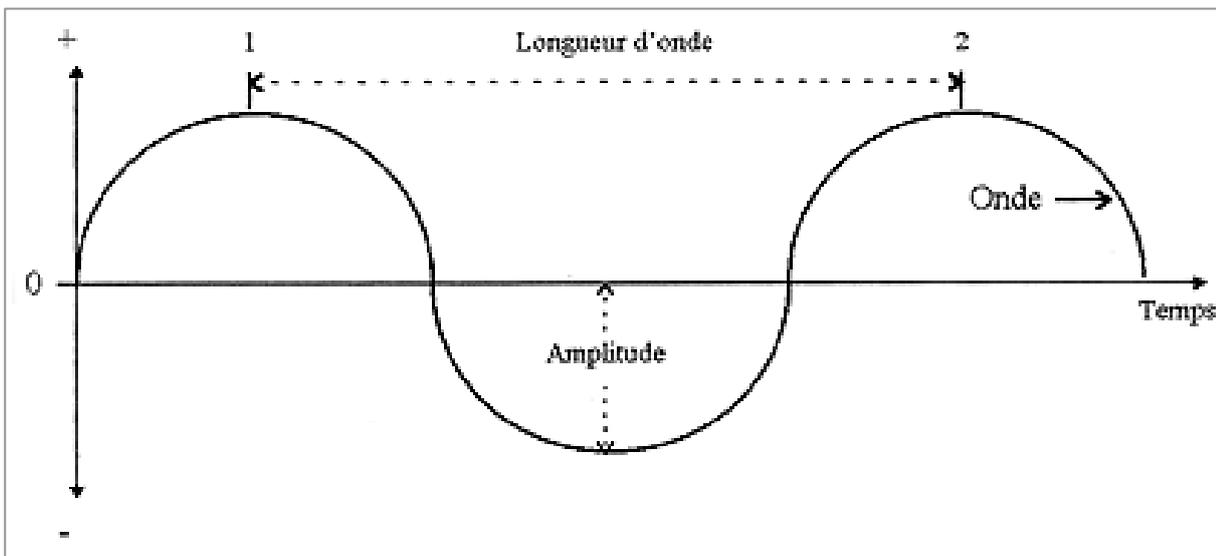


Figure I.F18 : Fréquence et longueur d'onde
Crédit : Romain Sordello

Le terme "lumière" fait généralement référence à la partie du spectre électromagnétique visible par les humains, qui s'étend à peu près de 400 nm (violet) à 800 nm (rouge) (Figure I.F19). Au-delà se trouvent les énergies qui ont une plus basse fréquence (et donc une plus grande longueur d'onde) : rayonnements infrarouges, microondes, ondes radio. En deçà, on trouve les énergies de plus hautes fréquences (plus petite longueur d'onde) : rayonnements ultraviolets (UV), rayons-X et rayons gamma.

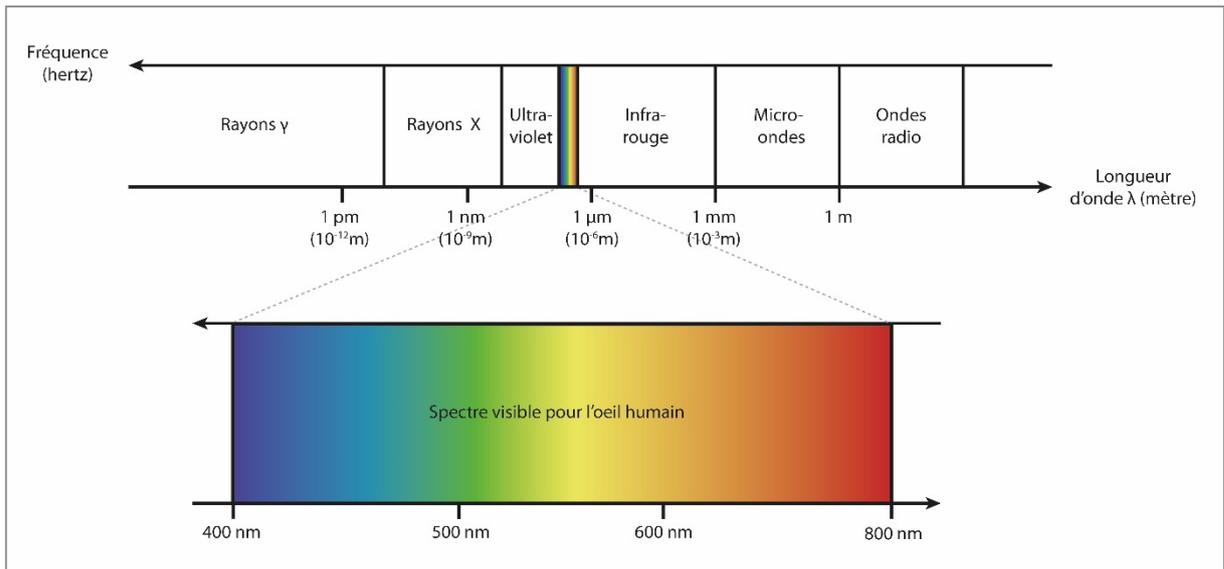


Figure I.F19 : Plages de longueur d'onde et lumière visible pour l'être humain
Crédit : Romain Sordello

B. Exemple d'un système sensoriel dédié à la vision

Les yeux sont les organes sensoriels du système visuel. Ils ont pour fonction de réceptionner l'énergie lumineuse (photons) et de la guider vers des cellules réceptrices spécialisées (photorécepteurs) qui - comme nous l'avons vu précédemment - vont traduire cette énergie photonique en énergie électrique (influx nerveux). Certains organismes sont dotés d'organes photosensibles mais qui n'aboutissent pas à la formation d'images et ne sont donc pas considérés comme des organes de la vision. Au sein de la diversité des yeux, on peut distinguer deux grands types : les yeux simples, présents notamment chez les vertébrés et les araignées, et les yeux composés que possèdent par exemple les insectes. Comme cette thèse s'intéressera aux impacts de la pollution lumineuse sur les mammifères et les oiseaux nocturnes dans ses chapitres 2 et 3, nous décrirons ci-après le système visuel des vertébrés. Si le lecteur souhaite avoir un aperçu d'un deuxième système visuel totalement différent, les yeux composés des insectes sont présentés en Annexe I.A4.

Tous les vertébrés sont dotés d'yeux simples avec une structure qui a peu évolué depuis les poissons primitifs. L'œil, ou globe oculaire, a la forme d'une cavité globalement sphérique. Il se compose de différentes tuniques, d'un cristallin et de liquides (Figure I.F20). La tunique la plus interne est la rétine, dont la couche interne renferme les photorécepteurs ainsi que les cellules traitant et acheminant l'information visuelle vers le cerveau. Les fibres nerveuses efférentes sortent de l'œil par le nerf optique.

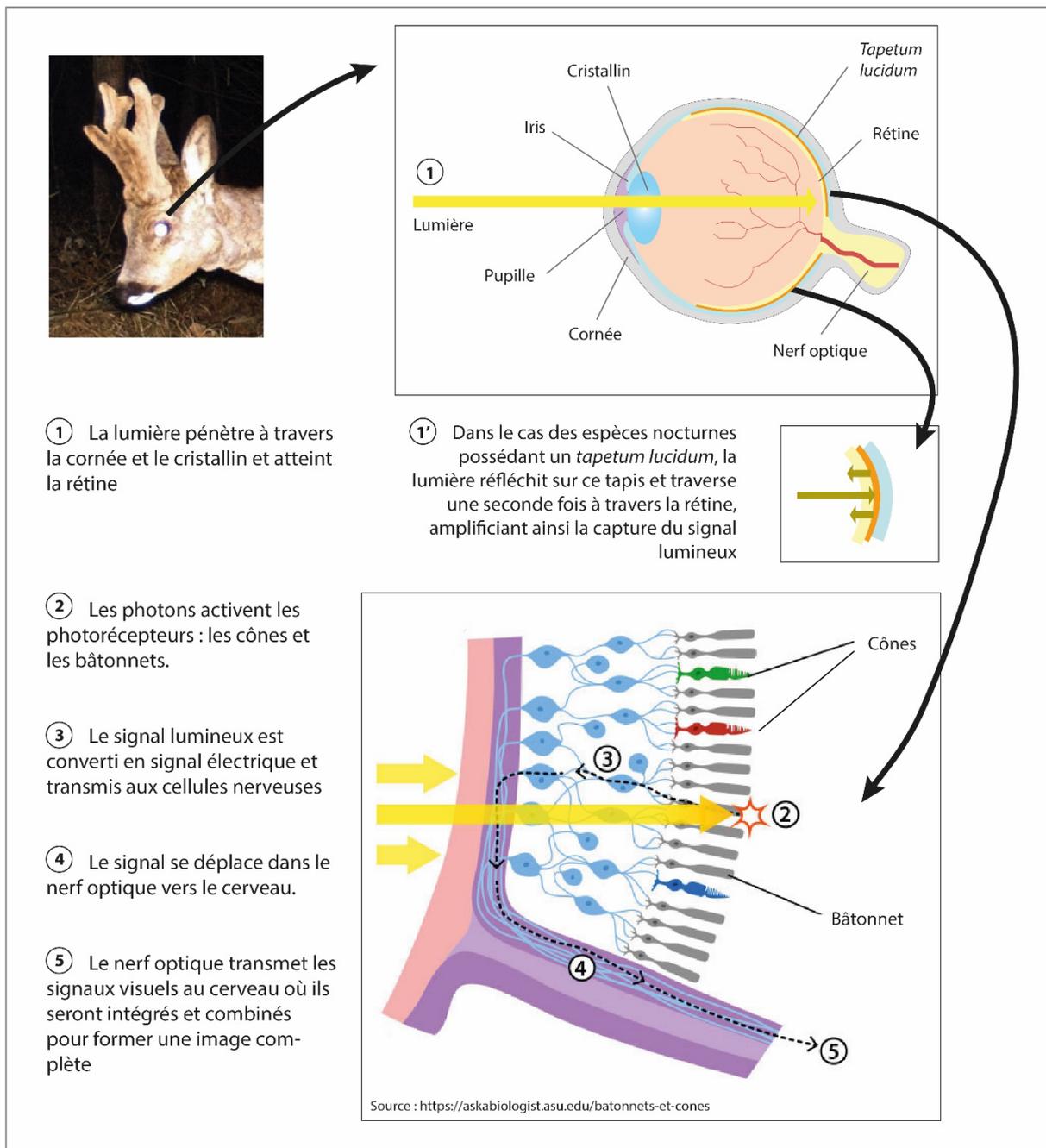


Figure I.F20 : Processus de formation d'une image visuelle chez un mammifère

Crédit : Romain Sordello

On recense deux types de photorécepteurs impliqués dans la formation d'images visuelles : les bâtonnets et les cônes. Les bâtonnets réagissent à de faibles quantités de lumières et sont donc impliqués dans la vision nocturne (vision scotopique). Les cônes ont besoin de beaucoup plus de lumière pour fonctionner et sont ainsi impliqués dans la vision diurne (vision photopique).

Chez certaines espèces, comme chez l'humain, il n'existe qu'un seul type de bâtonnet, aboutissant ainsi à une vision scotopique en nuance de gris. D'autres taxons ont plusieurs types de bâtonnets avec des pics d'absorption différents leur permettant ainsi de voir les couleurs la nuit.

Concernant les cônes, il en existe de nombreux types ayant chacun leur gamme de sensibilité (les insectes peuvent en avoir 12 différents) ; notamment 3 sont présents chez l'humain S, M, L (pour

Short, Medium et Long) dont le pic d'absorption est respectivement dans le bleu foncé, le vert et le jaune (Figure I.F21).

Il en résulte qu'au sein du vivant on constate une grande diversité de sensibilités spectrales diurnes et nocturnes selon les espèces (Figure I.F22).

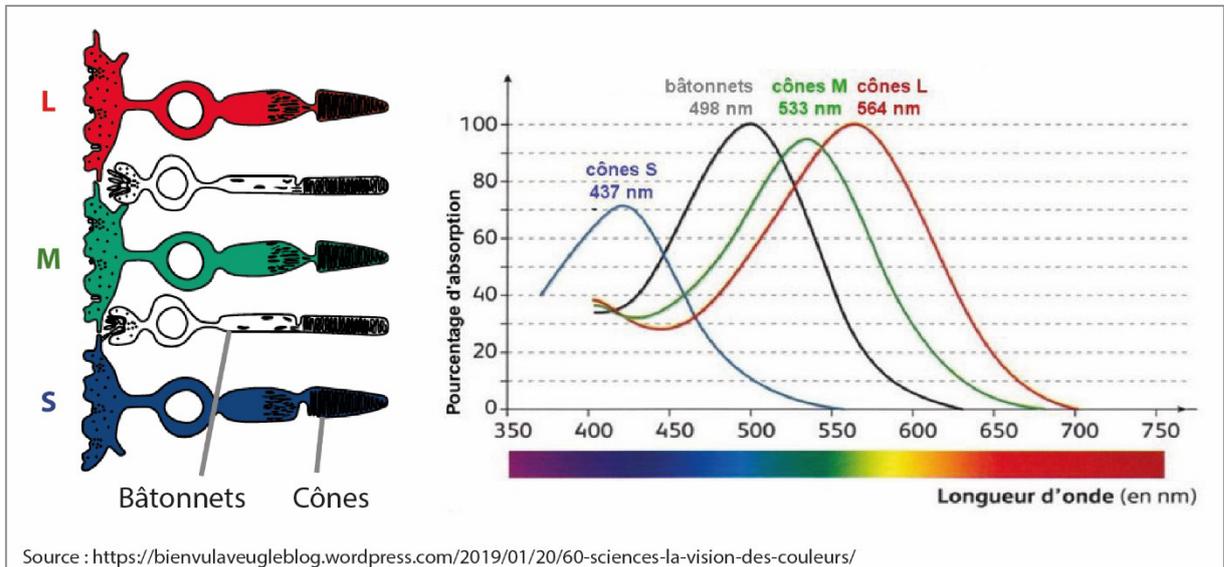


Figure I.F21 : Exemples de cônes et batônnetts, ici chez l'humain

La perception ou non d'une lumière clignotante est quant à elle définie par la fréquence de fusion critique propre à chaque espèce (*Critical Flicker Fusion Frequency, CFF*). Si la fréquence de l'onde lumineuse dépasse la CFF de l'animal, celui-ci percevra une lumière continue ; en dessous il percevra le clignotement. La CFF s'accroît avec l'intensité lumineuse jusqu'à atteindre une valeur maximale. A titre de repère, chez l'être humain, la CFF se situe autour de 50 Hz.

Bien que les yeux des vertébrés soient tous construits selon le même schéma, il existe de nombreuses variations morphologiques et cellulaires entre les taxons. Celles-ci conduisent à des performances visuelles très variables en cohérence avec les mœurs nocturnes ou diurnes des espèces, le milieu dans lequel elles vivent (milieu fermé ou ouvert), la rapidité avec laquelle elles se déplacent, des proies qu'elles doivent chasser et des prédateurs auxquels elles doivent échapper.

En particulier, les vertébrés nocturnes se caractérisent généralement par des yeux plus gros, une capacité à dilater davantage la pupille, des batônnetts plus nombreux ou encore la présence d'une membrane réfléchissante derrière la rétine à l'instar des insectes, le *tapetum lucidum*, qui fait en sorte que la lumière traverse deux fois la rétine (Figure I.F20). Des spécificités morphologiques (position des yeux) peuvent également amplifier la réception des ondes lumineuses. Par exemple, chez les rapaces nocturnes les yeux sont situés au fond de cuvettes formant un masque facial qui optimise la concentration des ondes lumineuses.

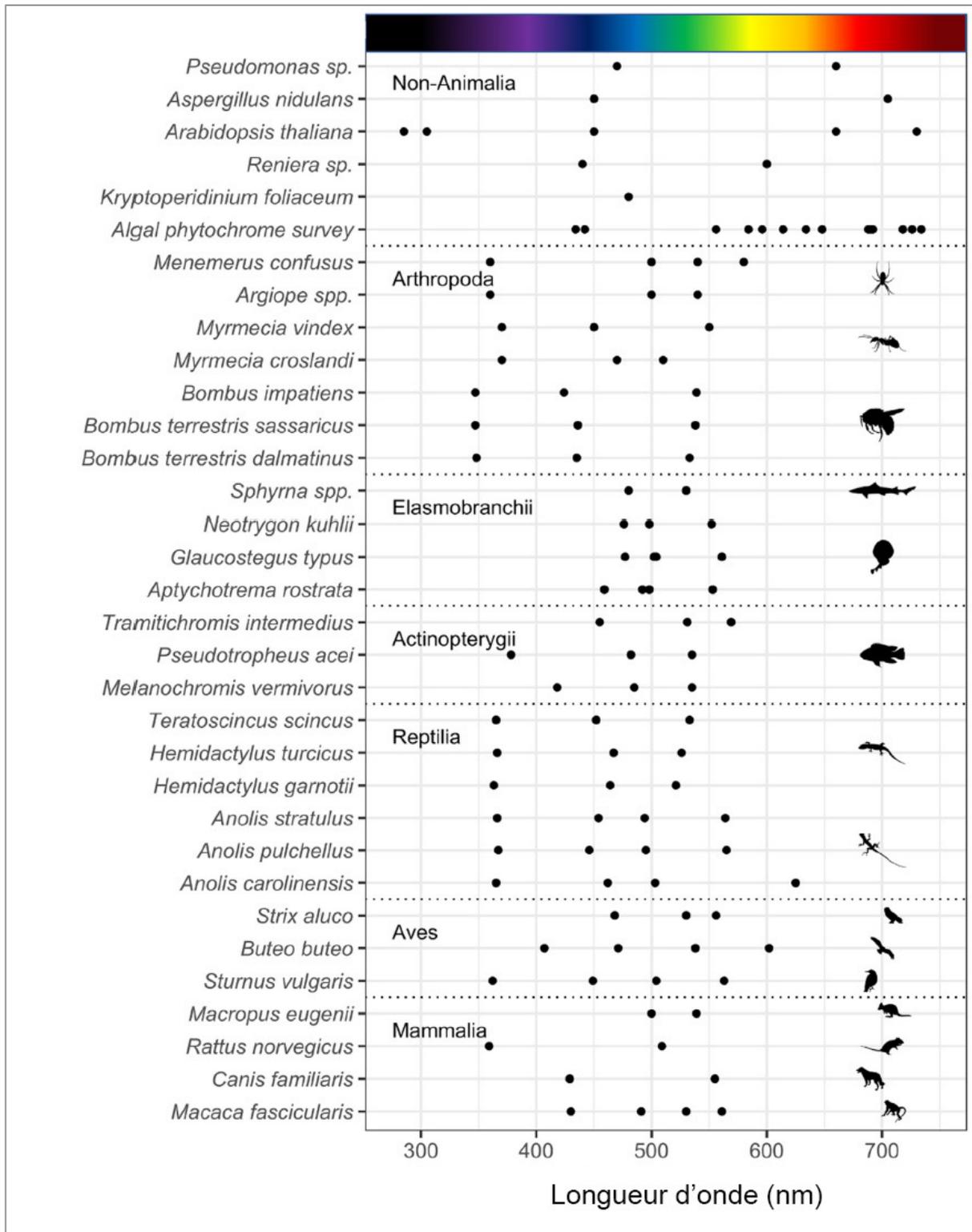


Figure I.F22 : Exemples de sensibilité spectrale pour diverses espèces
 Crédit : Alaasam et al., 2021

III. Le son et l'ouïe

A. Le son, une onde mécanique

Le son correspond à une onde, qui répond elle-même aux caractéristiques d'une onde mécanique. L'onde sonore n'est donc pas de même nature que l'onde lumineuse (onde électromagnétique comme exposé plus haut). Elle ne se propage pas dans le vide, elle nécessite un milieu matériel pour se déplacer, milieu qui peut être solide, liquide ou gazeux (ex : le sol, l'eau, l'air). L'onde sonore est formée depuis une source exerçant une "pression acoustique" sur ce milieu. Comme cette perturbation se propage de proche en proche dans le milieu sans transport de matière, on parle d'onde "progressive".

A l'instar de la lumière, l'onde sonore peut se caractériser par sa longueur d'onde (rappel : période spatiale) et par sa fréquence (rappel : nombre d'oscillations par seconde) (Figure I.F18 plus haut). Plus la fréquence est élevée plus le son est aigu et inversement, plus la fréquence est basse plus le son est grave. La gamme d'audition humaine comprend des fréquences comprises entre 20 Hz et 20 kHz. En-dessous de 20 Hz se trouvent les infrasons et au-dessus de 20 kHz, les ultrasons. En fonction des taxons, la gamme d'audition sera variable et pourra couvrir les infrasons et/ou les ultrasons (Figure I.F23).

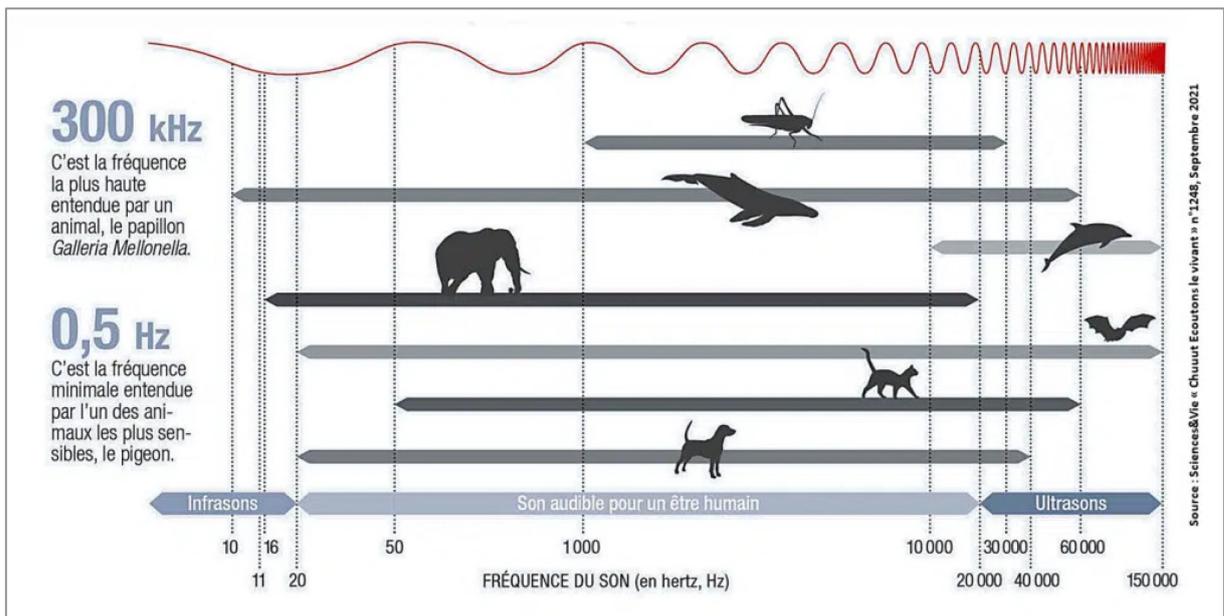


Figure I.F23 : Gamme des fréquences audibles chez plusieurs espèces
Crédit : Science et Vie, 2021

L'onde sonore peut également se caractériser par sa vitesse (célérité). Celle-ci dépend du milieu de propagation et non pas de la fréquence de l'onde sonore. La vitesse du son dans l'air est voisine de 340 m/s. Enfin, l'amplitude mesure l'écart entre les crêtes et les creux de l'onde sonore. Plus l'amplitude d'une onde sonore est grande, plus le son sera perçu comme fort. L'amplitude est couramment exprimée en décibel (dB) et notamment en dB(A) (pondération conçue pour tenir

compte des fréquences audibles à l'oreille humaine). La plage d'amplitude est différente pour chaque espèce, caractérisée par un seuil en-dessous duquel le son n'est pas entendu.

Nous allons maintenant décrire brièvement deux systèmes auditifs, tout d'abord celui des araignées puisqu'une expérimentation *ex-situ* sur l'impact de bruits anthropiques sera menée sur ces animaux dans le chapitre 2, puis celui des oiseaux puisque le chapitre 3 inclura une revue systématique des effets de la pollution sonore sur les rapaces nocturnes. Ces deux exemples donnent un premier aperçu de la diversité au sein du vivant pour la perception acoustique des ondes mécaniques.

B. Exemple de la perception acoustique chez les araignées

Les araignées sont capables de détecter des stimuli lumineux, chimiques et vibratoires (Uetz & Roberts, 2002). Concernant les vibrations, il reste difficile à ce jour de dire si ces animaux sont capables de percevoir distinctement des vibrations mécaniques (*substrate-borne vibration*) - par exemple du sol ou de la toile - et des vibrations de l'air (*airborne vibration*) autrement dit des ondes sonores. L'identification d'un système sensoriel spécialisé dans l'audition comme on le connaît chez les vertébrés reste mal décrit encore aujourd'hui chez les araignées. Le fait est qu'aucune structure tympanique n'a été trouvée chez aucun arachnide (Shamble et al., 2016). Pourtant, des études témoignent bien d'une sensibilité aux sons chez les araignées.

L'expérience récente de Shamble *et al.* (2016) basée sur les réponses neuronales de l'espèce *Phidippus audax* montre qu'elle est capable de détecter des signaux sonores de 80 Hz, à 65 dB, à 3 m de la source (Shamble et al., 2016). Dès 1966, Frings & Frings avaient mis en évidence que les réactions de plusieurs espèces (*Araneus cavaticus*, *Argiope aurantia* et *Argiope avara*) à l'agitation de la toile et aux sons aériens sont différentes (Frings & Frings, 1966). D'une part, les araignées réagissent à l'agitation de la toile (vibrations mécaniques) en attaquant la source comme elles le font avec les insectes piégés. D'autre part, elles réagissent aux sons (vibrations aériennes) par des mouvements défensifs sans que la toile ne soit nécessaire pour cette perception. Ces auteurs en ont donc déduit qu'il existait deux types de récepteurs différents pour le toucher (vibrations mécaniques) et pour l'ouïe (vibrations de l'air).

Frings & Frings (1996) ont suggéré que ces récepteurs acoustiques soient localisés au niveau des pattes. En effet, la perception sensorielle chez les araignées passe par deux grands vecteurs identifiés :

- leurs yeux : il s'agit d'yeux simples qui détectent les mouvements et/ou les images avec des degrés de résolution variables et qui sont équipés d'un *tapetum lucidum* chez les espèces nocturnes. Les araignées peuvent avoir 6 à 8 yeux, le plus souvent en deux rangées de quatre (Canard & Rollard, 2015).

- leurs soies et notamment celles situées sur les pattes, des soies sensorielles appelées trichobothries (Canard & Rollard, 2023; Jones et al., 2000) (Figure I.F24). Ces soies possèdent des récepteurs du goût, de l'olfaction et du toucher. Elles jouent un rôle prépondérant dans la récupération d'information extérieure, probablement plus que la vue, pour la réalisation de certaines tâches comme la capture de proies. Par exemple, une expérience menée sur *Cupiennius salei* a montré que des individus privés de leurs trichobothries mais avec leurs yeux intacts ne

sautent jamais en l'air pour attraper une proie volante alors qu'ils le font lorsque leurs yeux sont masqués et leurs trichobothries intactes (F. Barth et al., 1995). Par conséquent, l'implication des trichobothries dans la perception acoustique est pressentie. Pour cette raison, nous les présentons ci-dessous plus en détails tout en sachant que nous touchons ici aux limites de la connaissance.

Chez *Cupiennius salei* les trichobothries mesurent entre 100 et 1400 μm (F. Barth et al., 1993). Elles sont distribuées sur les tarsi, les tibias et les méta-tarsi. Une araignée peut donc en posséder plusieurs centaines ; chez l'espèce *Cupiennius salei*, 1000 trichobothries ont été recensées sur l'ensemble des 8 pattes et des pédipalpes. Elles forment un cercle de capteurs à la périphérie de l'animal, permettant la réception d'information provenant de toutes les directions. Elles sont elles-mêmes recouvertes de "poils" donnant une structure en "arbre" (*hair shaft*).

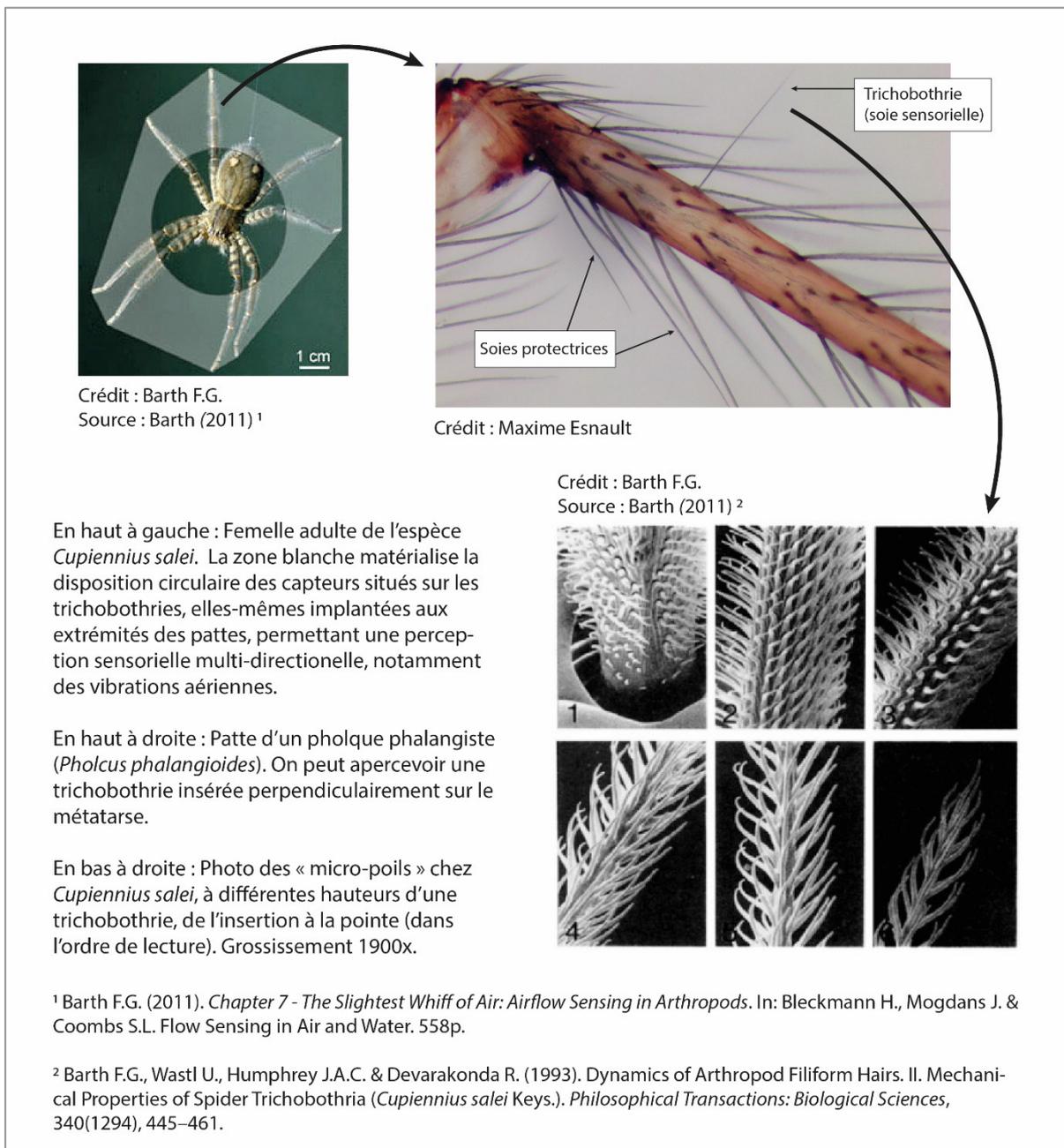


Figure I.F24 : Système auditif d'une araignée
Crédit : Romain Sordello

C. Exemple de la perception acoustique chez les oiseaux

L'évolution a généré des systèmes auditifs différents parmi les vertébrés en lien notamment avec la sortie des eaux (changement de milieu). Tous les vertébrés, y compris les poissons, ont en commun de posséder une oreille interne. Cependant, ils ne partagent pas forcément la présence d'une oreille externe. Chez les oiseaux, l'oreille externe est un simple canal en forme d'entonnoir qui mène au tympan (Figure I.F25).

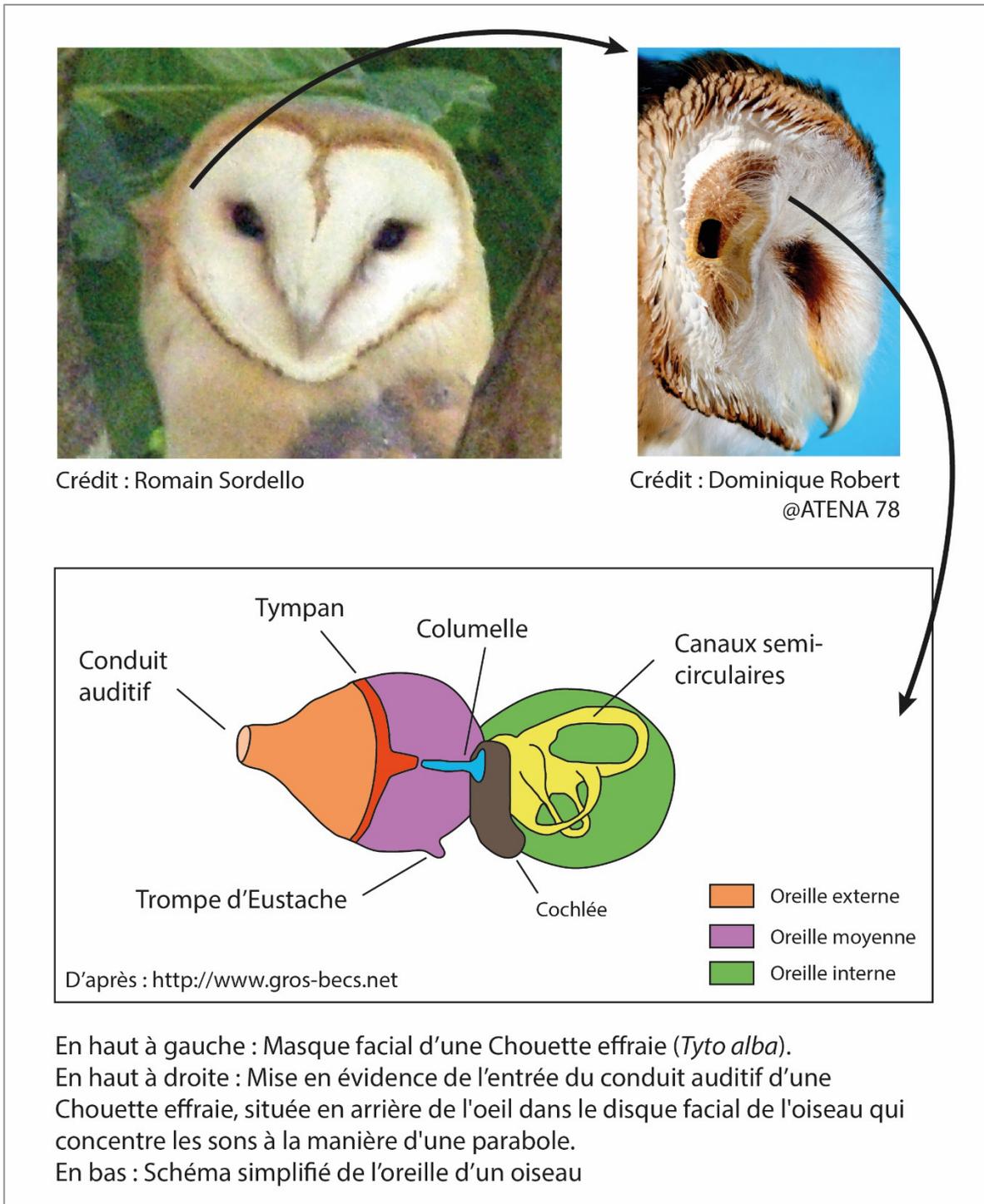


Figure I.F25 : Système auditif d'un rapace nocturne
Crédit : Romain Sordello

L'entrée de l'oreille externe est recouverte de plumes protectrices appelées oreillettes qui atténuent le bruit du vent. L'oreille moyenne est constituée d'un seul os, la columelle. L'oreille interne baigne dans un liquide et renferme notamment la cochlée (droite) qui traduit les informations acoustiques en impulsions nerveuses¹¹.

Chez les rapaces nocturnes, l'entrée des deux conduits auditifs se trouvent près des yeux, au sein des disques faciaux ; elles bénéficient ainsi de la forme parabolique qui concentre les ondes sonores. Deux plis cutanés peuvent fermer ou agrandir l'entrée du conduit (G. Martin, 1990). Les deux trous auriculaires sont asymétriques ce qui entraîne un léger décalage dans la perception du son entre les deux oreilles, permettant la localisation des sources sonores avec une grande précision.

IV. Les molécules volatiles et l'odorat

A. Les odeurs, un message moléculaire

Une odeur résulte de l'émanation de molécules se propageant dans l'air ou dans l'eau et qui entrent en contact avec un système olfactif. L'odeur a donc un statut différent des deux autres stimuli évoqués jusqu'ici (la lumière et le son) :

- d'une part, il ne s'agit pas d'une onde mais d'un stimulus chimique.
- d'autre part, l'odeur n'existe pas par elle-même, contrairement à l'onde lumineuse ou à l'onde sonore. Des molécules ne deviennent odorantes que si elles rencontrent des récepteurs biologiques qui les détectent comme telles. Selon l'espèce considérée, les molécules détectées par les récepteurs olfactifs entraîneront un message envoyé au système nerveux central qui sera assimilé à telle ou telle odeur plutôt qu'à rien.

De ce fait, la classification des odeurs est compliquée. Il est possible de les décrire sur un plan purement chimique comme n'importe quelle substance (concentration, types de molécules, *etc.*) mais il ne semble pas exister de logique particulière qui déterminera le caractère olfactif d'une molécule. Ce caractère peut dépendre :

- de la longueur des chaînes moléculaires et notamment du nombre de carbones constitutifs de la chaîne principale.
- de la présence de composés organiques : alcool, acide, aldéhyde, cétone, composé aromatique, *etc.*
- de la configuration spatiale des molécules (isomère, énantiomère).

Des molécules de compositions et de structures proches peuvent représenter des odeurs voisines mais dans de nombreux autres cas une toute petite nuance suffit à générer une odeur totalement différente.

¹¹ Pour en savoir plus : Martin, Graham R. (2017). The Sensory Ecology of Birds. *Oxford Avian Biology Series*. <https://doi.org/10.1093/oso/9780199694532.001.0001>

Introduction générale

Pour qu'une odeur soit perçue, les molécules doivent en revanche être :

- volatiles pour atteindre les animaux récepteurs à partir de la source d'émission (un végétal, un autre animal, une source abiotique).
- suffisamment concentrées (le seuil de détection est propre à chaque système olfactif mais peut aussi varier chez un même individu en fonction de son état physiologique).

Les composés odorants sont en général peu hydrosolubles. Des protéines de transport facilitent alors leur transit dans le mucus nasal ou la lymphe sensillaire qui leur permettent d'atteindre les récepteurs olfactifs.

Chez les espèces aquatiques, les composés générateurs d'odeurs sont en majorité des acides aminés ou des sels biliaries. Dans les écosystèmes terrestres, ils appartiennent à des familles chimiques très diverses mais on les regroupe sous le terme de Composés Organiques Volatils (COV) pour leur capacité à passer facilement de l'état liquide à l'état gazeux, dans les conditions normales de pression et de température. Leur volatilité est néanmoins variable (certaines phéromones par exemple sont des hydrocarbures à chaîne assez longue, peu volatils). Il existe aussi des composés volatils non organiques et à forte odeur (H₂S par exemple).

Parmi les molécules impliquées dans la communication olfactive, on distingue à part les phéromones qui transmettent des signaux innés et déclenchent des comportements sexuels et sociaux ainsi que des fonctions neuroendocrines.

Nous allons maintenant présenter un exemple de système olfactif, en prenant le cas d'un insecte lépidoptère afin de diversifier les taxons considérés. Pour le lecteur qui souhaite obtenir un deuxième exemple très différent, le système olfactif d'un serpent est présenté en Annexe I.A5.

B. Exemple du système olfactif d'un papillon diurne

Chez les insectes, dont les lépidoptères, les molécules odorantes sont détectées au niveau de leurs antennes qui possèdent des soies cuticulaires appelées "sensilles olfactives" (M. Stevens, 2013) (Figure I.F26). Ces soies sont recouvertes de pores par lesquels les molécules odorantes pénètrent. A l'intérieur elles sont composées de neurones récepteurs olfactifs (*Olfactory Receptor Neurons*, ORN) baignant dans une lymphe sensillaire qui sert d'interface liquide entre le milieu extérieur et les récepteurs olfactifs. Chaque ORN répond de façon spécifique à une molécule chimique ou à une famille de molécules chimiques ; certains sont sensibles aux phéromones et d'autres aux odeurs issues des plantes. Le "répertoire sensillaire" des insectes est donc très grand, en réponse à la diversité des molécules odorantes existantes (Picimbon, 2002). Les ORN sont reliés aux centres de l'olfaction du système nerveux central où l'information est intégrée : la reconnaissance de l'odeur découle d'une analyse combinée des différentes molécules perçues (notion de "codage sensoriel") (Renou, 2019).

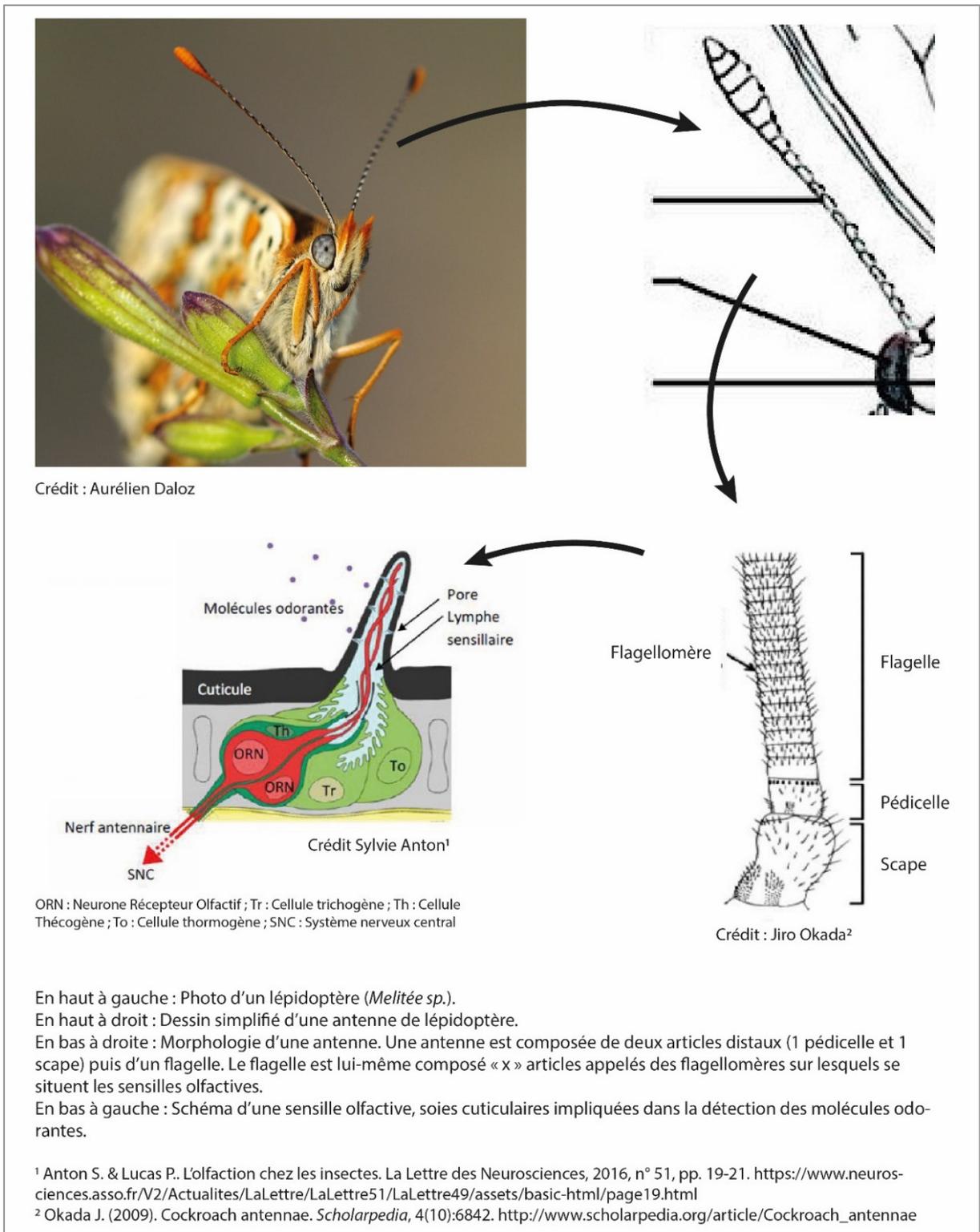


Figure I.F26 : Système olfactif d'un insecte
 Crédit : Romain Sordello

V. La perception sensorielle : un maillon indispensable du fonctionnement écologique

Dès le XIX^{ème} siècle, les éthologues ont essayé de comprendre quels signaux de l'environnement influençaient les comportements ; voir par exemple les expériences de Jean-Henri Fabre - entomologiste et précurseur de l'éthologie - sur les odeurs des papillons ¹². Au sein de l'écologie, la prise en compte de la perception sensorielle a été plus tardive et n'a été formalisée que dans les années 1990 sous l'impulsion du biologiste David Dusenbery qui publia un ouvrage de référence : *Sensory Ecology: How Organisms Acquire and Respond to Information* (Dusenbery, 1992). L'écologie sensorielle cherche à comprendre comment les organismes extraient des informations de leur environnement par le biais de leurs sens et comment ces informations influencent les communautés et les écosystèmes (F. G. Barth & Schmid, 2001). On peut évoquer également l'émergence dans les années 1960 d'une "Ecologie chimique" cherchant à décrire les interactions moléculaires entre les êtres vivants et avec leur environnement ; discipline qui s'est donc intéressée à la communication olfactive (Bagnères et al., 2012).

A. Utilité générale des sens

La vue conduit à la formation d'une image sur la rétine (chez les vertébrés), transmise au cerveau de l'animal, qui obtient donc une projection de son environnement (Gibson, 1986). Cette image lui permet de comprendre ce qui l'entoure, de repérer sa nourriture, de reconnaître un conspécifique, un parent, un enfant, de détecter l'arrivée d'un danger, de calculer des distances, des formes et des volumes. Comme nous l'avons vu, selon les capacités de chaque espèce, le champ visuel sera plus ou moins large, plus ou moins profond, plus ou moins riche en couleurs, les mouvements seront détectés plus ou moins rapidement, etc.

Par le biais de l'ouïe, l'animal détecte les signaux sonores émis par son environnement biotique ou abiotique et qui peuvent traduire la présence d'un partenaire, d'un rival, d'un prédateur, d'une proie, ou renseigner sur la situation extérieure (présence d'un cours d'eau, vent, pluie, etc.). Avec l'ouïe, l'animal est capable d'évaluer une distance et une direction à laquelle se trouve un obstacle ou un être vivant, pour le poursuivre ou l'éviter. Certaines espèces - comme les cétacés ou les chauves-souris - disposent précisément d'un sonar avec lequel elles écholocalisent, c'est-à-dire qu'elles analysent l'écho de leurs propres sons, généralement en utilisant des ultrasons.

Enfin, l'odorat repose quant à lui sur un fonctionnement chimique permettant de pister une proie, détecter un danger, un concurrent, trouver et reconnaître un congénère disponible, identifier des ressources favorables (nourritures, soins) ou au contraire dangereuses (aliments avariés ou toxiques).

¹² <https://medias.pourlascience.fr/api/v1/files/5a82a5318fe56f4a406a09f8?alt=file>

B. La perception sensorielle, porte d'entrée du fonctionnement écologique

Les sens sont impliqués dans de nombreux processus déterminants pour le fonctionnement d'un écosystème. Sans chercher à être exhaustif nous montrerons l'importance des sens dans le fonctionnement des communautés en décrivant ici quelques-unes de leurs fonctions principales.

1) Recherche de nourriture

C'est par les sens que les animaux recherchent puis prélèvent/capturent leurs ressources alimentaires dans l'environnement, ce qui fait qu'un bon usage des sens a un impact direct sur leur condition physique et sur leur survie.

La vision est très largement utilisée, par exemple par les serpents (Mullin & Cooper, 1998), les amphibiens (Freed, 1988) et les rapaces (Potier et al., 2018) tels que les faucons (Kane & Zamani, 2014). Des indices de nourriture sont repérés par de nombreux vertébrés grâce à leur vision dans l'ultraviolet (Honkavaara et al., 2002; Lind et al., 2013). Des signaux visuels attirent les insectes dans les toiles des araignées (Craig et al., 1996). Les papillons repèrent les fleurs qu'ils recherchent par des indices visuels (Kinoshita & Arikawa, 2014).

De nombreuses espèces détectent aussi leurs proies par des stimuli sonores, par exemple les araignées (Stafstrom et al., 2020) et les oiseaux (H. Wagner et al., 2013). Le bruit des insectes qui marchent renseigne les prédateurs insectivores (Goerlitz et al., 2008); de même des vers de terre dans le sol peuvent être repérés par des indices acoustiques (Onrust et al., 2017).

L'odorat est fortement mobilisé chez les mammifères, carnivores comme herbivores, pour trouver leur nourriture (Conover, 2007; Howard et al., 1968; Sørensen et al., 2019). Les insectes nectarivores tels que les abeilles l'utilisent aussi pour repérer les fleurs (Howell & Alarcón, 2007; Tang et al., 2013) et les chauves-souris frugivores repèrent leur alimentation à l'odeur (Kshitish Acharya et al., 1998). Les oiseaux sont dotés d'odorat, notamment les oiseaux marins (Cunningham & Nevitt, 2011) et les rapaces (Potier, 2020). Des coléoptères détectent les odeurs de limaces dont ils se nourrissent (Thomas et al., 2008). Une olfaction sélective permet aux éléphants de discerner la nourriture favorable (McArthur et al., 2019).

2) L'évitement de la prédation

Les sens sont aussi directement impliqués dans la survie des animaux en leur permettant d'esquiver leurs prédateurs. C'est la réception de signaux sensoriels qui met en action des stratégies anti-prédation (fuite, repli, attaque, camouflage, etc.).

Ici, l'odorat semble tenir une place prépondérante chez beaucoup de taxons. Les mammifères réagissent aux odeurs de leurs prédateurs par la fuite, l'évitement ou une vigilance accrue (Brachetta et al., 2016; Sun et al., 2022; Van Beeck Calkoen et al., 2021; Wikenros et al., 2015). La détection d'odeurs de serpent entraîne un comportement de fuite chez les geckos (Cornelis et al., 2019) et les larves de salamandres répondent à des odeurs de poissons (Kats, 1988). Des serpents détectent leurs prédateurs par les odeurs, y compris des espèces invasives auxquelles ils ont été peu confrontés, soulignant la rapidité de l'apprentissage olfactif (C. Webster et al., 2018) également

mise en évidence chez des mammifères (Steindler & Letnic, 2021). La détection d'un prédateur peut ensuite être transmise à des conspécifiques, là encore par une communication sensorielle. Par exemple, des oisillons vocalisent pour appeler leurs parents en cas d'intrusion d'un prédateur dans le nid (Magrath et al., 2010; Wheatcroft, 2015) et chez le triton pygmée (*Triturus pygmaeus*) des cris d'alarme de conspécifiques relaient le signal d'un danger (Gonzalo et al., 2012).

3) La reproduction

Les sens sont le vecteur de la communication entre mâles et femelles et ils sont donc déterminants pour la reproduction, dont dépend la pérennité d'une population.

Ils permettent à deux conspécifiques de se trouver, de se courtiser et au final, de choisir le meilleur partenaire, ce qui a un impact direct sur la *fitness* et le brassage génétique des populations. Par exemple, le choix du partenaire implique des signaux auditifs chez les grenouilles (F. Jiang et al., 2015), des stimuli olfactifs chez les serpents (Mason, 1993) et les sauterelles (Ivy et al., 2005) et des indices visuels chez les odonates (Gorb, 1998; Winfrey & Fincke, 2017).

Les sens entrent également en jeu au sein d'un couple ; chez le macaque de Barbarie (*Macaca sylvanus*) les vocalisations des femelles renseignent les mâles sur leur disponibilité reproductive (Semple & McComb, 2000).

Les signaux sensoriels informent aussi sur la présence d'éventuels compétiteurs ou rivaux, par le biais des vocalisations chez les oiseaux (Matyjasiak, 2005) ou des odeurs chez les coléoptères (Lane et al., 2015).

4) Elevage des jeunes

Un autre phénomène directement relié à la dynamique d'une population est la communication parents-progénitures dont dépendent la survie juvénile et le succès reproducteur.

La reconnaissance des petits par leurs parents est indispensable pour éviter de dépenser de l'énergie dans une progéniture qui n'est pas la sienne et garantit ainsi la survie de ses descendants. Cette reconnaissance passe là-aussi par des stimuli sensoriels, par exemple des indices visuels chez les oiseaux (Johnson & Freedberg, 2014). De même, les petits reconnaissent leurs propres parents grâce à leur signature sensorielle ; des oisillons se fient aux vocalisations de leurs parents (Leonard et al., 1997; Medvin & Beecher, 1986) et des lézards à l'odeur de leur mère (Léna et al., 2000).

Les relations quotidiennes parents-petits, telles que le nourrissage, mettent également en jeu une communication sensorielle, notamment chez les insectes (Steiger & Stökl, 2017). Des études sur des coléoptères montrent que les parents informent leur progéniture de la préparation au ravitaillement en émettant une phéromone spéciale qui suscite en retour un comportement de quémandage (Takata et al., 2019). Chez le lapin la fixation au mamelon par les nouveau-nés se fait par communication phéromonale en mettant en jeu des indices olfactifs appris pendant la période prénatale (Coureaud et al., 2006; M. Luo, 2004).

C. Panoplie sensorielle

Chaque animal est doté d'une "boîte à outils sensorielle" et chaque sens possède des avantages et des inconvénients selon le contexte et la finalité. La vue, qui dépend du vecteur "lumière", sera surtout utilisée de jour ou dans des espaces dégagés. L'ouïe peut ainsi se révéler plus efficace que la vue dans d'autres contextes, notamment la nuit, ou bien le jour dans certains milieux (grands espaces où la vue s'arrête à l'horizon, milieux fermés denses sans visibilité, profondeurs marines, grottes, etc.). Les animaux peuvent ainsi privilégier l'usage de tel ou tel sens (Rubene et al., 2023).

Bien souvent, les animaux vont interpréter leur environnement en combinant des informations provenant de plusieurs sens (Munoz & Blumstein, 2012). La manière dont les différents stimuli sont intégrés et hiérarchisés reste encore à comprendre (Hebets & Papaj, 2005). Les exemples de complémentarité sensorielle sont nombreux, notamment entre vision et odorat. Chez le coyote (*Canis latrans*), la détection d'un prédateur mobilise ces deux sens (Lawson et al., 2019). Certains rapaces utilisent aussi de manière équivalente la vue et l'olfaction pour repérer leur nourriture (Potier et al., 2019), de même que des oiseaux insectivores pour repérer les arbres favorables (Rubene et al., 2019). Le choix des mâles chez l'araignée loup (*Schizocosa rovneri*) se fait par des indices visuels et olfactifs (Rutledge et al., 2010). La détection de nourriture chez les singes *Aotus nancymaae* implique l'audition, l'olfaction et la vue (Breitenbach et al., 2023). Ces trois sens sont également complémentaires dans la capture de proies par des geckos (Chou et al., 1988). Chez la drosophile (*Drosophila melanogaster*), la détection d'un concurrent mobilise une multitude d'indices sensoriels interchangeable - auditifs, olfactifs, visuels, tactiles (Bretman et al., 2011). Les couleurs et les odeurs sont les indices les plus importants chez les papillons *Papilio maackii* pour localiser la nourriture et les partenaires (S. Chen et al., 2021).

Résumé Partie 2

Les sens relient les êtres vivants entre eux et avec leur environnement. C'est le vecteur qui les renseigne sur ce qui se passe autour d'eux et leur permet de prendre des décisions adaptées.

Au fil de l'évolution, notamment à partir du Cambrien (-500 Ma), des systèmes sensoriels complexes se sont développés. On recense 5 systèmes sensoriels principaux chez les animaux et dans cette thèse nous nous intéressons à 3 d'entre eux : la vision, l'ouïe et l'odorat. Un système sensoriel correspond à un circuit sensitif au sein d'un individu. Ce système reçoit puis transforme des informations extérieures - ondes lumineuses, ondes sonores ou molécules odorantes - en influx nerveux générant ensuite une interprétation par le système nerveux et le cas échéant une action par le biais d'un réflexe ou d'un processus cognitif.

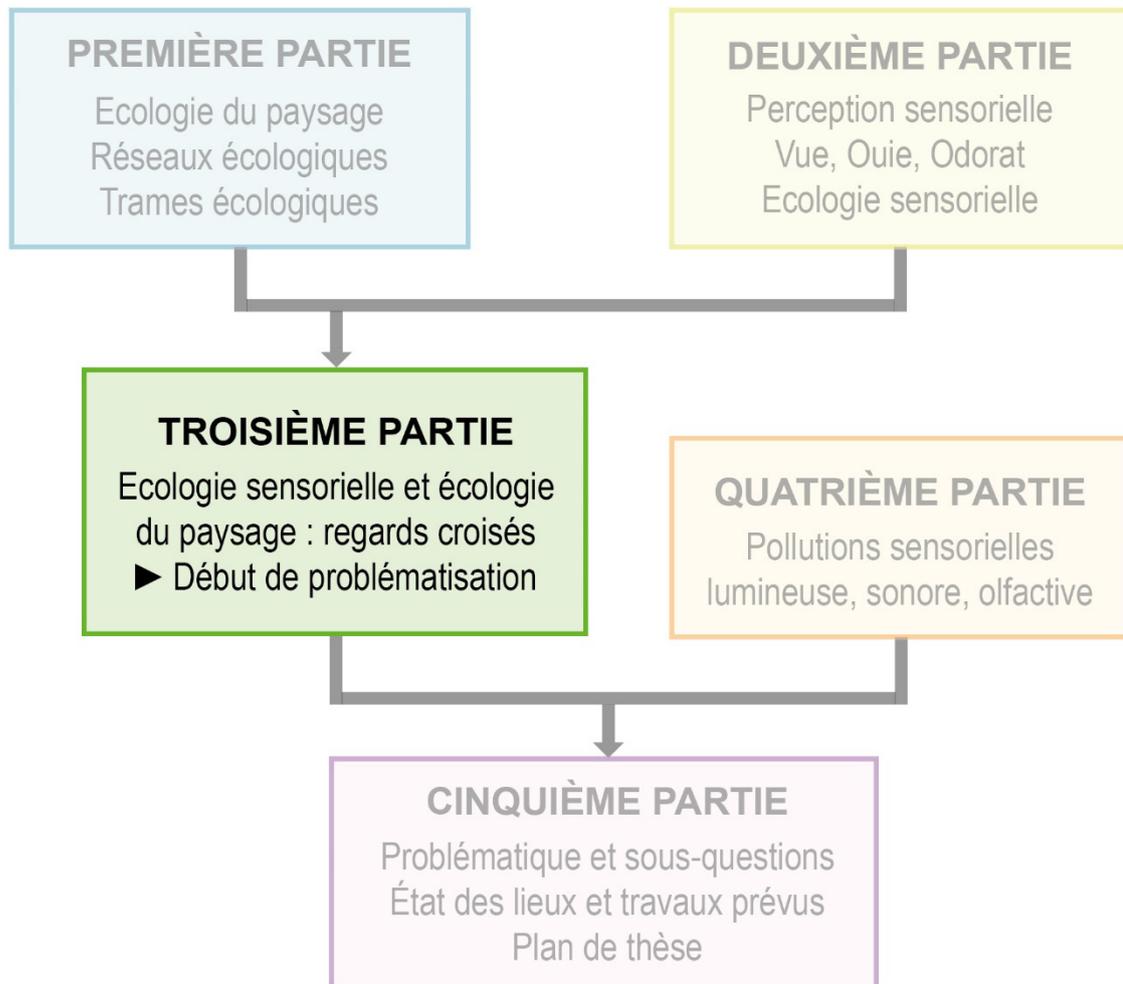
Les yeux sont les organes sensoriels sensibles à la lumière, onde électromagnétique. Ils permettent la vision c'est-à-dire la constitution d'une image projetée de l'environnement, au-delà d'une simple perception de la luminosité. On constate une grande diversité d'yeux dans le règne animal - incluant les yeux composés des insectes et les yeux simples des vertébrés. Chaque espèce possède ainsi des capacités visuelles propres, caractérisées notamment par les plages de longueurs d'onde (400-800 nm chez l'humain), l'intensité (vision photopique ou scotopique) ou la modulation temporelle de la lumière qu'elle est capable de percevoir ou non.

Apparue d'abord dans l'eau, l'ouïe a dû s'adapter à la vie sur Terre où les propriétés de propagations aériennes du son sont différentes. Les organes sensoriels de l'ouïe sont ceux qui permettent la perception auditive des ondes mécaniques. On rencontre une grande diversité de système auditifs, regroupant aussi bien les soies sensorielles des araignées que les oreilles des vertébrés. On rencontre une large gamme de fréquences perceptibles selon les animaux, bien plus large que la gamme de perception humaine (20 Hz-20 kHz).

L'olfaction est basée sur une communication moléculaire, en particulier de molécules volatiles dans l'air. Une odeur n'existe pas en tant que telle, le caractère odorant d'une molécule naît de sa rencontre avec un récepteur biologique qui l'interprètera comme telle. Cette communication chimique très répandue dans le règne animal pourrait être l'un des sens les plus ancestraux.

Cette perception sensorielle a attiré l'attention de l'écologie, en particulier depuis les années 1990 en formalisant la naissance d'une nouvelle discipline, l'écologie sensorielle. Les sens jouent en effet un rôle essentiel dans le fonctionnement écologique car ils sont, pour tout organisme, la seule porte d'entrée sur son environnement. Ils permettent aux animaux de communiquer entre conspécifiques et notamment entre partenaires ou parents, de repérer des ressources alimentaires (proies, fleurs, etc.) ou encore de détecter un danger comme un prédateur. La perception sensorielle a donc une influence directe sur des paramètres clés tels que la condition physique des individus, leur survie et celle de leur progéniture.

PARTIE 3 : ÉCOLOGIE SENSORIELLE ET ÉCOLOGIE DU PAYSAGE, REGARDS CROISÉS



Dans la première partie de l'introduction nous avons déroulé un premier axe scientifique : celui de l'écologie du paysage. Nous avons vu que les individus se déplacent dans le paysage et que les populations s'organisent spatialement. Nous avons décrit le paysage comme un cadre d'étude, au sein duquel la composition et la configuration des éléments sont analysées par les écologues pour expliquer les flux et la structuration spatiale du vivant. Nous avons mis en avant les bénéfices d'un paysage perméable composé d'habitats connectés formant des réseaux écologiques.

Dans la seconde partie de l'introduction, nous avons déroulé un deuxième axe disciplinaire : celui de l'écologie sensorielle. Nous avons vu que les individus interagissent entre eux et avec leur environnement par le biais des sens, notamment la vue, l'ouïe et l'odorat. Nous avons décrit le rôle clef que cette perception sensorielle joue dans le fonctionnement écologique, avec un impact sur des facteurs déterminants comme la survie ou la reproduction.

Dans cette troisième partie nous allons commencer à esquisser la problématique de la thèse qui va émerger de la rencontre de ces deux "univers" pour le moment dissociés. En effet, si la perception sensorielle est considérée depuis longtemps à l'échelle de l'individu (biologie, éthologie) ou même de l'écosystème (relation entre espèces), son intégration à des échelles plus larges, notamment celle du paysage, reste pour le moment inexplorée (Little et al., 2022). Pourtant, deux interactions émergent à première vue :

1- les sens ont une incidence sur le choix des habitats et guident les déplacements des individus ; ils ont donc des répercussions à l'échelle du paysage. En conséquence, la perception sensorielle a une influence évidente sur les réseaux écologiques.

2- les stimuli sensoriels ne sont pas isolés les uns des autres, ils se côtoient dans le paysage, jusqu'à former des paysages sensoriels. En conséquence, appréhender la perception sensorielle à l'échelle paysagère paraît très pertinent.

I. La perception sensorielle a des répercussions à l'échelle du paysage

A. Ecologie sensorielle et écologie du paysage : deux maillons d'une même chaîne ?

Selon certains auteurs, l'écologie sensorielle est considérée comme un maillon de l'écologie de l'information, une autre discipline plus large de l'écologie, qui se définit comme « *l'étude de la manière dont les organismes acquièrent et utilisent l'information dans la prise de décision pour gérer leur vie - par exemple trouver de la nourriture, sélectionner des habitats, éviter des prédateurs [...] - et sa signification pour les populations, les communautés, les paysages et les écosystèmes* » (Schmidt et al., 2010a).

L'écologie de l'information embrasse alors l'ensemble du processus: 1/ la réception de l'information, 2/ son traitement par l'individu, 3/ réactions réflexes/prises de décision et 4/ les conséquences de la prise de décision éclairée.

Sans que cela n'ait été véritablement conceptualisé jusqu'ici au sein de la science, cette grille de lecture relie donc intuitivement l'écologie sensorielle et l'écologie du paysage (Figure I.F27).

En effet, les premières étapes du processus informationnel constituent principalement les domaines de l'écologie sensorielle (réception/perception de l'information) et l'écologie du paysage pourrait se situer en fin de processus (conséquences de la prise de décision à l'échelle du paysage). En effet, l'écologie du paysage s'intéresse à la structuration spatiale et aux flux du vivant dans le paysage - qui ne sont autres que des conséquences de réactions et prises de décision. Or, ces réactions/décisions résultent de la perception sensorielle, objet d'étude de l'écologie sensorielle. Nous voyons donc que l'écologie sensorielle et l'écologie du paysage forment une continuité disciplinaire qui mérite d'être creusée. L'importance de développer ce type de regard croisé associant l'écologie du paysage et l'écologie sensorielle - pour comprendre comment les facteurs environnementaux naturels et anthropiques façonnent le flux d'informations - a été soulignée très récemment dans un *Edito* (Hrcir et al., 2023).

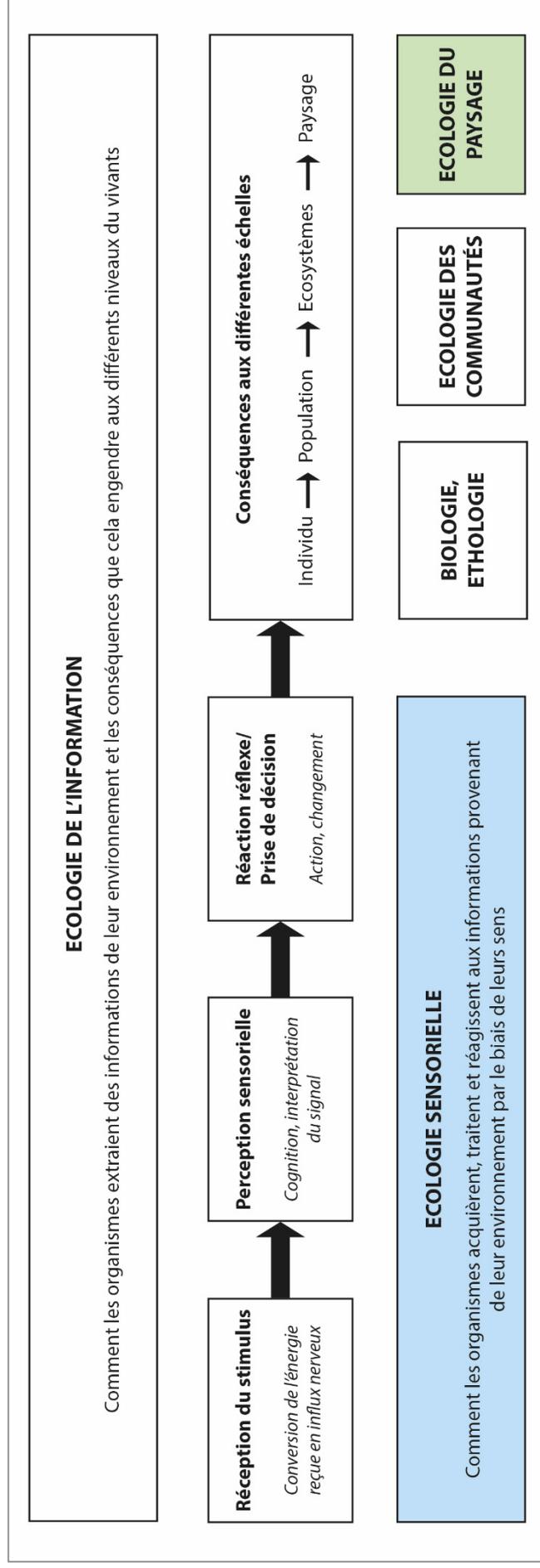


Figure I.F27 : Écologie sensorielle et écologie du paysage sont deux maillons d'une même chaîne
 Crédit : Romain Sordello, inspiré de Schmidt *et al.*, 2010 et Kooops 1998

B. La sélection des habitats procède d'indices sensoriels

Les individus sont sans cesse confrontés à des décisions à prendre et notamment choisir leurs habitats - tels que le lieu de reproduction, d'hibernation, de nourrissage (Owen et al., 2017). La sélection d'un habitat a des conséquences importantes pour un individu car des paramètres clefs comme sa condition physique, son succès reproducteur et sa survie en dépendent. En partie 1 nous avons vu que la surface d'un habitat était l'un des critères importants mais nous allons montrer ici que cette approche quantitative ne reflète qu'une facette de la réalité du vivant. En effet, les organismes tiennent compte d'indices sensoriels pour choisir leurs habitats au sein d'un paysage constitué de multiples possibilités plus ou moins favorables (Forsman & Kivelä, 2022).

Comme présenté précédemment, les signaux sensoriels vont fournir à l'individu les informations qu'ils recherchent pour apprécier la disponibilité en nourriture, la présence de conspécifiques ou encore le risque potentiel de rencontrer un prédateur dans un habitat (Endler, 1992). Il n'est pratiquement jamais possible pour les individus d'anticiper parfaitement les conséquences de leur choix vers tel ou tel habitat mais ils peuvent diminuer leur degré d'incertitude grâce à ces indices sensoriels (Szymkowiak & Schmidt, 2022).

Le niveau de ressources, le potentiel reproductif (alimentation, partenaire disponible, compétiteurs éventuels, etc.) ou encore la sécurité (quiétude sonore, absence de prédateur) sont des composantes essentielles d'un habitat, qui déterminent sa qualité, et cette qualité s'apprécie par le biais des sens (Stamps, 2001). Cette façon de voir les choses est nouvelle au regard des définitions communément données pour un habitat qui ne font pas référence à sa dimension sensorielle comme nous l'avons vu en partie 1.

Pourtant, les caractéristiques visuelles, acoustiques et olfactives d'un habitat sont des indices importants pour sa sélection ou non par un individu et peuvent même modifier les communautés d'espèces.

Par exemple, des moucheron piqueurs de grenouilles choisissent leur habitat en fonction de la signature acoustique du *chorus* de grenouilles (Aihara et al., 2016). A l'inverse, diffuser des chants d'oiseaux compétiteurs fait diminuer la richesse spécifique de l'avifaune sur un site (Fletcher Jr., 2008). Des études ont aussi montré que la présence d'un cours d'eau, engendrant un fond sonore permanent qui masque les stimuli sensoriels essentiels, peut constituer un critère négatif : cela modifie les assemblages des communautés d'amphibiens (Carvajal-Castro & Vargas-Salinas, 2016; Jiménez-Vargas et al., 2021) et dégrade l'habitat des écureuils (Le et al., 2019).

Les indices odorants sont aussi utilisés par de nombreux taxons dans la sélection de l'habitat et l'évaluation de son avantage/risque.

Chez des souris, les femelles préfèrent les odeurs des mâles vivant dans des habitats de meilleure qualité (Nunes et al., 2009). Des souris évitent aussi des zones de recherche de nourriture où des signaux sensoriels d'un prédateur sont disséminés (Powell & Banks, 2004). Une étude manipulative démontre que le guano de chauves-souris augmente la probabilité d'occurrence de leurs prédateurs (Threlfall et al., 2013). Une étude expérimentale sur des serpents révèle que des odeurs de proies sont un critère de sélection dans le choix des habitats (Theodoratus & Chiszar, 2000)

De nombreux insectes utilisent eux-aussi des "indices d'habitat" qui sont souvent des indices chimiques volatils libérés par la végétation sur une zone relativement étendue (B. Webster & Cardé, 2017). Ces indices détectables à longue distance les renseignent sur le fait qu'un site est propice, notamment que des plantes hôtes spécifiques sont susceptibles de s'y trouver. Des études manipulatoires prouvent que des indices chimiques influencent les préférences d'habitat chez des hyménoptères et des fourmis (Djipto-Lordon & Dejean, 1999; Honda & Walker, 1996; Monge & Cortesero, 1996).

Nous constatons donc que, là où les définitions classiques d'un habitat (cf. Partie 1) le considèrent comme un ensemble physique (topographie, végétation, structure), un habitat peut en réalité être vu comme un ensemble de stimuli sensoriels visuels, acoustiques et olfactifs lui conférant une certaine valeur. Ce portrait sensoriel est même la seule porte d'entrée par laquelle les individus peuvent apprécier la qualité d'un habitat (Figure I.F28).

C. Les signaux sensoriels guident les déplacements

En partie 1 nous avons présenté pourquoi les individus avaient besoin de se déplacer régulièrement dans un paysage : rechercher un partenaire, une ressource, un habitat, fuir un prédateur. Ces déplacements peuvent être quotidiens, pendulaires (migration) ou exceptionnels (dispersion natale).

Au cours de ces déplacements, les individus tirent là encore les informations de leur environnement par leurs sens, ce qui va leur permettre d'atteindre un but, optimiser un trajet, anticiper et éviter les dangers (Dall et al., 2005; Lewis et al., 2021) (Figure I.F28). En particulier, la vue, l'ouïe et l'odorat (contrairement au goût ou au toucher) fonctionnent en l'absence de contact direct avec la source du stimulus (Fletcher Jr., 2006). Ils sont donc très utiles pour jouer le rôle de repère dans l'espace. Un stimulus sensoriel pourra ainsi servir de cible, à éviter ou à atteindre, à plus ou moins grande distance : pister une proie, anticiper l'arrivée d'un prédateur, localiser un partenaire potentiel, détecter un habitat favorable dans la matrice, *etc.*

La navigation implique de percevoir et de répondre aux informations relatives à la structure spatio-temporelle de l'environnement sensoriel biotique et abiotique, faisant intervenir le cas échéant la mémoire d'expériences antérieures (Nathan et al., 2008).

Deux grandes stratégies de navigation ont été décrites en relation avec les indices sensoriels (Maria Menti et al 2022) :

- la stratégie de navigation orientée vers un objectif : l'animal poursuit un but et navigue dans sa direction par la perception directe d'indices sensoriels émanant de cette cible. Ce type de navigation est notamment utilisé pour traquer une proie ou suivre un conspécifique. Il peut s'agir de signaux visuels, auditifs (Buchler & Childs, 1981) ou olfactifs (panaches d'odeurs) (Vickers, 2000).
- l'intégration des trajectoires avec retour d'information : à partir d'un point de référence (par exemple le nid) l'animal enregistre la séquence de ses déplacements, les distances parcourues et les directions prises en s'appuyant sur des indices sensoriels, notamment visuels, olfactifs ou

magnétiques (Collett & Graham, 2004). Cette navigation est surtout utilisée pour des trajets où la cible est trop loin pour être directement perçue (ex : migration) ou carrément non identifiée (déplacements erratiques, en recherche d'opportunité) (Muheim et al., 2014). Son utilisation laisse penser que les animaux sont donc capables d'élaborer des "cartes mentales" sur des étendues plus ou moins vastes, en faisant intervenir leur mémoire (McNaughton et al., 2006). Celles-ci leur permettent ensuite d'élaborer des stratégies (prise de raccourcis, chemins à privilégier dans tel ou tel contexte, etc.) (Åkesson et al., 2014). Il a été suggéré que les animaux, notamment les oiseaux, peuvent ensuite moduler ces cartes mentales avec des paramètres contextuels comme les conditions météorologiques (par exemple le vent modifie les signaux sensoriels olfactifs).

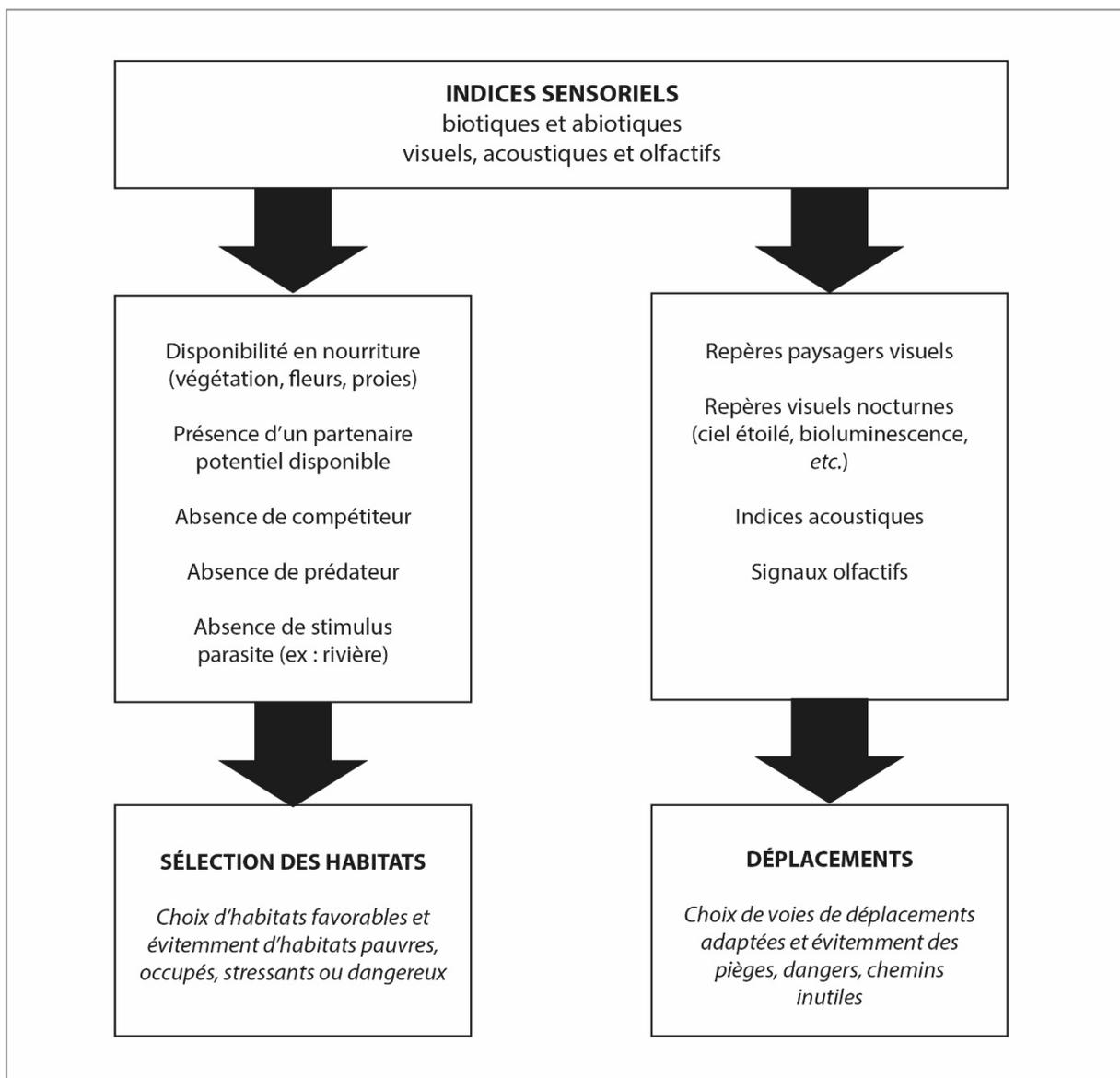


Figure I.F28 : La sélection des habitats et la navigation sont guidées par la perception sensorielle
Crédit : Romain Sordello

Les preuves que les animaux sollicitent leurs sens pour guider leur navigation sont multiples.

Le recours à l'olfaction est établi pour plusieurs taxons (Reddy et al., 2022) : des mammifères (Catania, 2013; Liu et al., 2020; Orlando et al., 2020), des oiseaux (Gagliardo, 2013; Papi, 1990; H. G.

Wallraff, 2004), des amphibiens (Miller & Kiepenheuer, 1976), des arthropodes (Steele et al., 2023). Chez les insectes le phénomène est particulièrement documenté (Murlis et al., 1992). Par exemple, des fourmis savent retrouver leur chemin uniquement par l'odorat (Buehlmann et al., 2015) ; des abeilles s'orientent aux odeurs des fleurs (Chaffiol et al., 2005) et évitent des fleurs occupées par des fourmis prédatrices grâce à l'olfaction (Sidhu & Wilson Rankin, 2016). La faune du sol - collemboles, vers de terre - est également attirée par l'odeur des champignons et microorganismes (Bengtsson, 1988; Zirbes et al., 2011).

La perception visuelle est un facteur majeur pour l'orientation des déplacements (Gibson, 1958), bien documentée chez les insectes (Freas & Spetch, 2023). De jour, le soleil représente un repère essentiel pour les animaux (Foà et al., 2009; Heinze & Reppert, 2011; Muheim et al., 2006). Des éléments ponctuels servent aussi d'indices visuels (Bahlai et al., 2008; McLeman et al., 2002; Pratt et al., 2001), par exemple la couleur des fleurs (Kheradmand & Nieh, 2019) ou la structure d'un arbre (Slagsvold & Wiebe, 2021). A plus vaste échelle, les éléments paysagers nourrissent la perception visuelle lors de la navigation (H. Wallraff, 2005). Le niveau de luminosité est en soi une information visuelle pour les déplacements de certaines espèces (Newman et al., 2023). De nuit, la vue reste un sens mobilisé par de nombreux animaux dotés d'une vision scotopique (Penteriani & Delgado, 2017; Warrant, 2004). Ils utilisent alors les repères lumineux naturels du ciel étoilé (Foster et al., 2018), via la configuration des étoiles (Mauck et al., 2008), la rotation du ciel nocturne autour du pôle céleste (Wiltschko et al., 2010), la Voie lactée (Dacke et al., 2013) ou la Lune (Cresci et al., 2019).

Les espèces équipées d'un sonar, comme les chauves-souris, naviguent en analysant l'écho de leurs propres sons - généralement des ultrasons - et souvent en complément de la vue (Danilovich & Yovel, 2019; Geva-Sagiv et al., 2015). Les oiseaux marins utiliseraient les infrasons dans leur navigation (Patrick et al., 2021).

Au final, les stimuli sensoriels peuvent générer deux comportements opposés, d'attraction ou d'aversion. Ce déplacement orienté, appelé tactisme (qualifié de positif ou négatif), est connu avec la lumière (phototactisme), le son (phonotactisme) et les odeurs (chimiotactisme) (Tableau I.T3). Par exemple, des preuves de phonotactisme existent chez les amphibiens (Bartlett-Healy et al., 2008; Bee, 2007; Diego-Rasilla & Luengo, 2004) et les arthropodes (Gribakin et al., 1990), notamment les orthoptères (Ando et al., 2021; Nolen & Hoy, 1986).

Tableau I.T3 : Exemple de tactisme pour les trois stimuli considérés dans cette thèse

	Positif	Négatif
Tactisme		
Phototactisme	Orientation avec le soleil ou le ciel nocturne Attraction mâle-femelle chez les espèces bioluminescentes	Effet lucifuge de la pleine Lune sur certains taxons Signaux lumineux aposématifs ¹³ contre des prédateurs
Phonotactisme	Repérage acoustique de partenaires potentiels ou de proies	Avertissements sonores contre des intrus (marquage de territoire) Evitement de prédateurs ou de zones hostiles par repérage acoustique
Chimiotactisme	Attraction vers des ressources ou des conspécifiques	Signaux olfactifs aversifs (prédateurs, zones hostiles)

D. La perception sensorielle influence les réseaux écologiques

De manière logique, il découle de tout ce qui précède que la perception sensorielle détermine la dynamique spatio-temporelle des réseaux écologiques : Quels habitats feront effectivement partie de ce réseau ou seront délaissés ? Quels corridors seront effectivement empruntés et non pas juste empruntables ? Le choix d'utiliser tels ou tels éléments paysagers pour la vie ou les déplacements - fonctions de base des réseaux écologiques - s'apprécie à l'échelle d'un individu par le biais de ses sens, seul vecteur par lequel il est capable de décrypter son environnement, tout ceci fluctuant aussi dans le temps.

La Figure I.F29 schématise cette proposition. Ce paysage comprend des stimuli aversifs (compétiteurs, prédateurs) et attractifs (ressources, partenaires disponibles). Au sein d'un paysage, nous suivons un animal représenté par le point noir à la recherche d'un habitat favorable. L'habitat (A) dans lequel se situe l'individu est suffisamment grand avec des ressources propices mais l'individu ne trouve pas de partenaire disponible, il quitte cet habitat. L'habitat (B) lui envoie immédiatement des stimuli aversifs par la présence de prédateurs, ce *patch* d'habitat - pourtant grand avec des ressources attractives - est donc ignoré. L'habitat (C) est intéressant mais de nombreux compétiteurs l'occupent déjà, il est transité mais ne sera pas sélectionné. De même l'habitat (D) est grand mais ne comprend finalement que peu de ressources utilisables. L'habitat (E) est trop petit. L'habitat (F) aurait été suffisamment grand, il dispose de ressources et de partenaires potentiels mais il est déconnecté du réseau donc l'individu ne peut pas l'atteindre. L'habitat (G) est finalement le seul habitat favorable que l'individu pourra sélectionner, répondant à toutes ses

¹³ Mécanisme de protection d'un animal, basé sur des signaux avertisseurs, prévenant d'éventuels prédateurs qu'il n'est pas comestible.

contraintes. Cette situation est vraie à un temps "t" dans la mesure où les compétiteurs, prédateurs et partenaires potentiels se déplacent eux-mêmes dans le paysage et que les ressources varient également dans le temps. Nous voyons en tous cas qu'une lecture classique de ce paysage, qui se limiterait à regarder la composition et la configuration des éléments physiques - surface des habitats et connexions éventuelles entre eux - serait insuffisante. La dimension sensorielle nous apporte des informations supplémentaires sur la manière dont ce réseau écologique fonctionne en réalité : signature olfactive des végétations, présence de compétiteurs ou de prédateurs, absence de ressource alimentaire détectée en dépit d'une surface d'habitat favorable, etc. La dimension sensorielle s'additionne au paysage physique puisque notre exemple montre que les critères de surfaces et de connectivité restent indispensables.

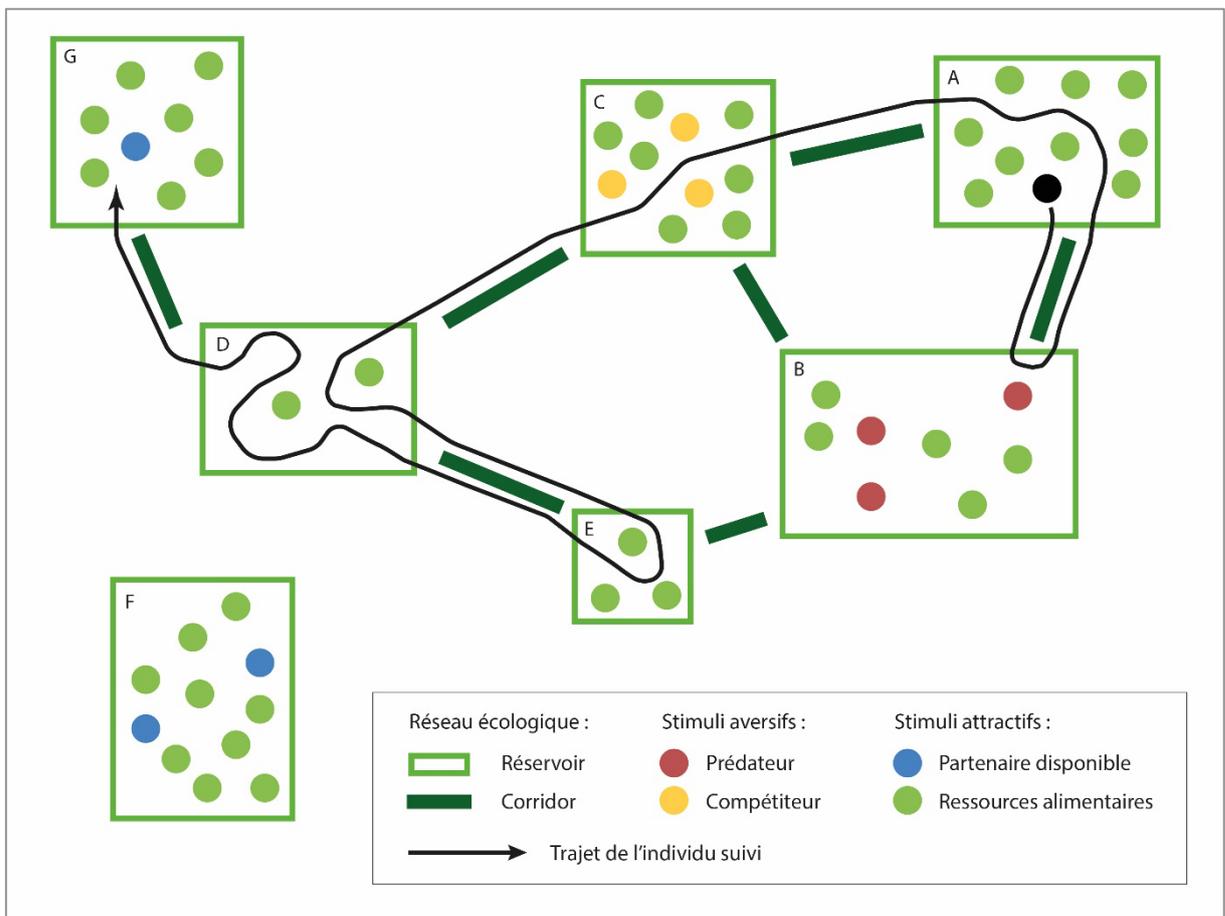


Figure I.F29 : Paysage "classique" et paysage sensoriel
Crédit : Romain Sordello

Cette approche semble relativement nouvelle à la fois pour la science et pour la sphère opérationnelle. Une étude illustre néanmoins ce propos. Des chercheurs ont manipulé des indices olfactifs de prédateurs et ont regardé l'utilisation du paysage par des petits mammifères (Brinkerhoff et al., 2005). Ils ont révélé que la recherche de nourriture des micromammifères était inhibée dans les habitats où les signaux olfactifs répulsifs avaient été disséminés et qu'elle avait augmenté dans les habitats adjacents connectés. Ce type d'étude démontre - *a priori* pour la première fois - que la perception sensorielle a des répercussions à l'échelle du paysage - et donc sur

le fonctionnement d'un réseau écologique - en amenant des individus à changer d'habitats, ceci étant possible par l'utilisation de corridors, en fonction des stimuli sensoriels reçus.

Nous comprenons donc que l'organisation spatiale des populations à l'échelle d'un paysage découle de la perception sensorielle des organismes. Il paraît alors logique que le paysage de l'écologue intègre cette dimension.

II. Les stimuli lumineux, sonores et olfactifs forment des paysages sensoriels

A. Du paysage physique au paysage sensoriel

L'exemple précédent illustré par la Figure 1.F2g fait ressortir qu'un paysage est constitué d'une multitude de signaux sensoriels. Ces stimuli sensoriels se côtoient, se cumulent, s'amplifient, se masquent dans le paysage. Par conséquent, non seulement les signaux sensoriels affectent la structuration spatiale du vivant à l'échelle du paysage mais ils sont aussi constitutifs du paysage : ils donnent naissance à un paysage sensoriel.

Le paysage sensoriel peut être défini comme « *la distribution spatiale et temporelle de tous les stimuli émis dans l'environnement d'un organisme* » (traduit de l'anglais : « *We define a sensory landscape as the spatial and temporal distribution of all of the stimuli within an organism's environment.* ») (Jurcak & Moore, 2014). La structure spatiale et temporelle des informations contenues dans le paysage sensoriel est déterminée par l'interaction des différents stimuli entre eux et avec les propriétés physiques et chimiques de l'environnement (air, eau, topographie, végétation, etc.) (Fairhurst et al., 2013; Moore & Crimaldi, 2004). Un animal lit, entend et sent son paysage par l'intermédiaire de ses sens. Dans le même temps, par un jeu d'action/réaction il contribue lui-même au paysage sensoriel des autres - par son apparence visuelle, ses manifestations vocales, ses émissions d'odeurs - ce qui souligne tout le caractère dynamique du paysage sensoriel.

A l'échelle de chaque individu son paysage sensoriel traduit la manière avec laquelle il perçoit le monde qui l'entoure, selon ses capacités sensorielles. Bien que partageant un même espace géographique aux caractéristiques physiques identiques, des organismes d'un même écosystème vivent donc des réalités extrêmement différentes. C'est ainsi que le biologiste allemand Jakob von Uexküll parle de "monde propre" (en allemand *Umwelt*) pour définir cette idée que chaque être vivant possède son propre monde sensoriel.

Cette dimension sensorielle n'est pas présente dans la manière d'aborder le paysage en écologie du paysage jusqu'à maintenant. Toutefois, la définition du paysage pour l'écologue posée en partie 1 - décrite comme un cadre d'étude au sein duquel les flux sont examinés - n'est pas incompatible avec cette nouvelle perspective. La perception sensorielle devient simplement une couche supplémentaire à prendre en compte pour expliquer la structuration des populations et les flux au sein du paysage. L'étude des flux sensoriels au sein du paysage peut aussi devenir un nouvel objet d'intérêt pour l'écologue du paysage, en complément des flux de gènes et d'individus. Comme le paysage physique, le paysage sensoriel peut s'analyser par sa composition (nature des stimuli et

leurs caractéristiques : intensité, durée, fréquence, direction, etc.) et son organisation (distribution spatio-temporelle des stimuli, hétérogénéité).

B. La richesse des paysages sensoriels

Comme nous l'avons décrit, un paysage sensoriel est composé de stimuli de natures différentes (lumière, sons, odeurs et autres), biotiques et abiotiques, attractifs et aversifs. A chaque instant tout animal se retrouve ainsi baigné dans un environnement sensoriel complexe. Dans ce "brouhaha" sensoriel, un organisme doit faire le tri, discerner les stimuli pertinents des stimuli parasites et hiérarchiser les informations perçues (Koops, 1998). Il lui revient ensuite de mettre en balance toutes les informations d'intérêt pour prendre les décisions adéquates. Par exemple, la détection d'un partenaire à proximité sera nuancée par la perception d'un prédateur proche, aboutissant peut-être au final à rester plutôt qu'à se déplacer ou bien à privilégier la fuite plutôt que l'attaque ou encore à emprunter un chemin plutôt qu'un autre.

Finnerty *et al.* (2022) ont proposé une grille à "4 F" : *Fear* (Risque de prédation) - *Fight* (Territorialité) - *Fornicate* (Reproduction) - *Food* (Alimentation). Le paysage sensoriel d'un individu est ainsi composé de stimuli associés à ces 4 F et l'individu doit les comparer avant de prendre une décision adaptée, par exemple se déplacer ou non (Finnerty *et al.*, 2022). Des travaux se sont particulièrement intéressés aux stimuli aversifs au sein d'un paysage, en particulier ceux impliqués dans la relation proies-prédateurs. Certains auteurs ont introduit la notion de "paysage de la peur" qui traduit la perception du risque par un individu, généralement une proie, à l'échelle de son paysage (Doherty & Ruehle, 2020; Gaynor *et al.*, 2019).

Les liens entre le paysage physique et le paysage sensoriel restent à explorer. Les travaux de Schmidt *et al.* (2022) tendent cependant à montrer que l'hétérogénéité des paysages est corrélée à des paysages sensoriels plus riches, ce qui paraît assez intuitif : plus un paysage est varié plus il aboutit à davantage d'informations sensorielles (Schmidt *et al.*, 2022). Cette richesse sensorielle permet aux individus de faire les bons choix, notamment de sélectionner les bons habitats alors qu'un paysage homogène sera pauvre en information sensorielle et pourrait au final être plus difficile à décrypter (Schmidt *et al.*, 2010b; Schmidt & Massol, 2019).

C. Paysages nocturnes, sonores, olfactifs : les oubliés du paysage ?

Jusqu'à présent le paysage a été essentiellement considéré en écologie, implicitement, comme un paysage diurne et perçu visuellement. Cette manière d'appréhender le paysage reste très partielle par rapport à la diversité des paysages sensoriels (Figure I.F30).

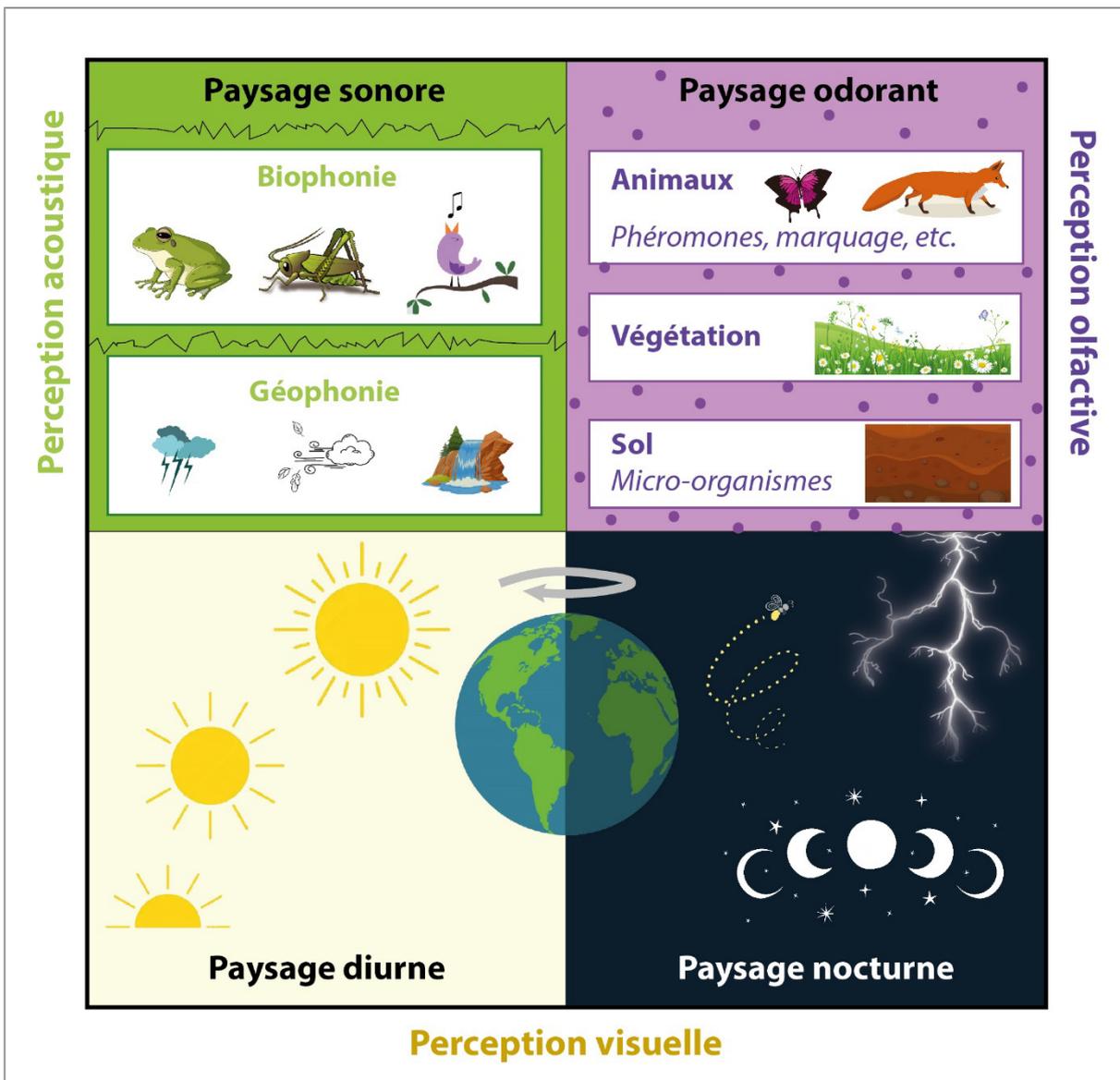


Figure I.F30 : Diversité des paysages sensoriels
 Crédit : Romain Sordello

L'alternance jour/nuit génère des paysages aux niveaux de luminosité très contrastés, distinguant des paysages diurnes et des paysages nocturnes. Pour se représenter l'ordre de grandeur, la luminance de la Lune est environ 6 millions de fois plus faible que celle du Soleil. Cette photopériode a structuré l'évolution du vivant, la formation des systèmes sensoriels et la répartition des niches écologiques temporelles avec, chez certains taxons, une dissymétrie au profit de l'activité nocturne (Wong & Didham, 2024).

Par ailleurs, les sons naturels émis à la fois par les sources biotiques (toutes les productions sonores des êtres vivants : chants, cris, rugissements, etc. formant la biophonie) et abiotiques (tonnerre, vent, pluie, torrents etc. formant la géophonie) créent les paysages sonores. Les paysages sonores connaissent une dynamique temporelle parfois marquée, sur la journée ou sur les saisons (par exemple l'activité vocale des oiseaux s'intensifie en début et en fin de journée au printemps donnant naissance à un *chorus*).

Enfin, les odeurs naturelles produites par les microorganismes du sol et la végétation créent les paysages odorants possédant leur propre signature olfactive. Ces odeurs ont donc une vraie répercussion sur la composition des écosystèmes en influant sur les cortèges d'animaux dépendants des plantes (herbivores, granivores, nectarivores, parasites, phytophages), influant à leur tour sur les cortèges de carnivores.

Trois fiches présentées en annexe décrivent plus en détails les caractéristiques de ces paysages diurnes/nocturnes (Annexe I.A6), sonores (Annexe I.A7) et olfactifs (Annexe I.A8).

Au terme de cette troisième partie de l'introduction, nous comprenons que la perception sensorielle et le paysage sont deux sujets intrinsèquement liés. Nous commençons donc à esquisser notre problème. La perception sensorielle devrait être prise en compte par l'écologie du paysage, au sein des réseaux écologiques et dans les politiques de trames associées. Or, comme nous l'avons vu en première partie cela n'est pas le cas. Ce manque prend encore plus d'ampleur en le resituant dans le contexte actuel où des activités anthropiques viennent interférer avec cette perception sensorielle par le biais de pollutions, ce que nous allons voir dans la quatrième partie.

Résumé Partie 3

Les disciplines de l'écologie du paysage et de l'écologie sensorielle ne semblent pas avoir été explicitement croisées jusqu'à présent alors que des liens évidents apparaissent entre elles.

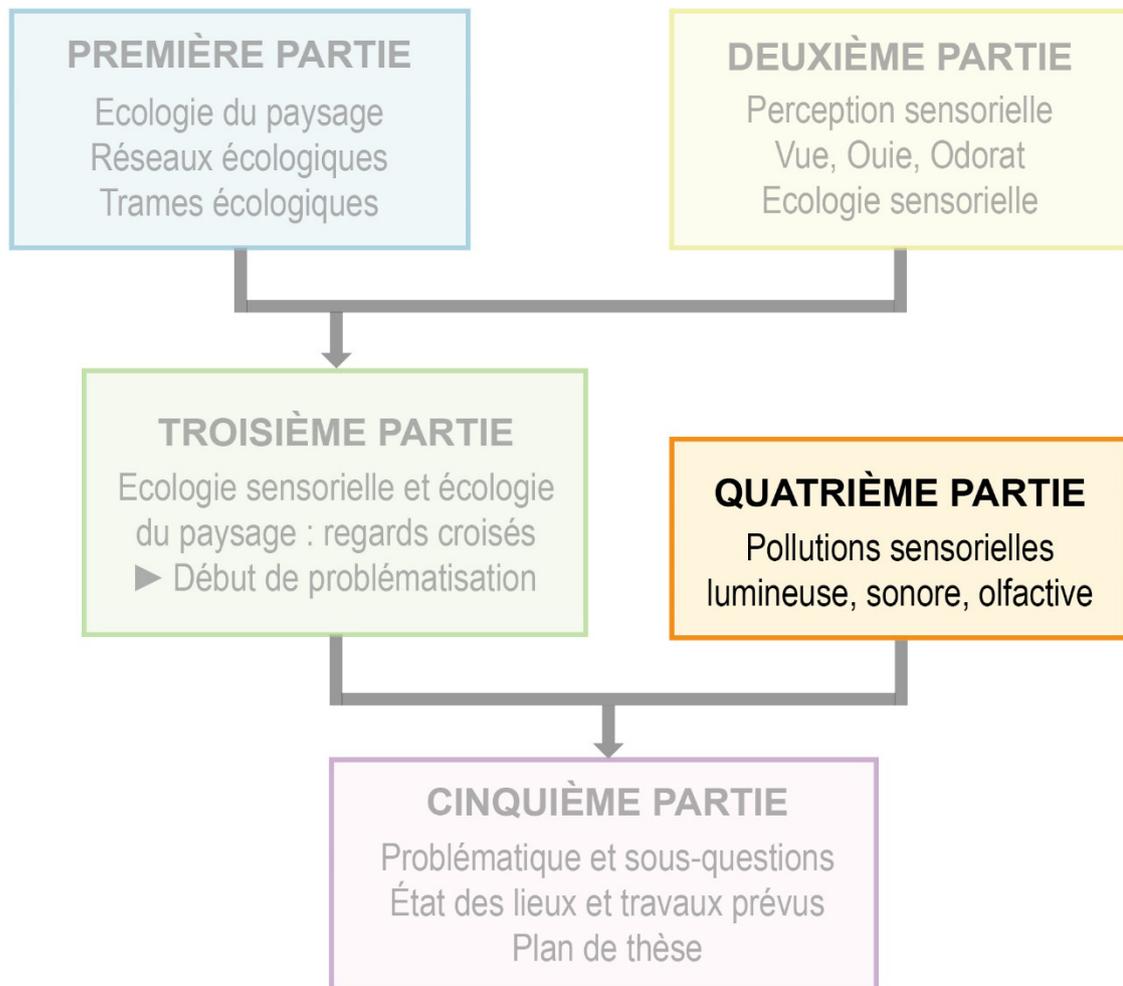
D'une part, la perception sensorielle a des répercussions à l'échelle du paysage. En effet, la sélection des habitats par les individus procède des signaux sensoriels qu'ils reçoivent - attractifs et aversifs - et qui les renseignent sur l'habitabilité de tel ou tel *patch* (présence d'un prédateur, de ressources, d'un partenaire potentiel, de concurrents, etc.). Les déplacements sont également guidés par les informations sensorielles que les individus reçoivent (repères visuels, panaches d'odeurs, stimuli acoustiques). Le fonctionnement des réseaux écologiques dépend donc directement de la dimension sensorielle.

D'autre part, les stimuli sensoriels ne sont pas isolés les uns des autres, ils se côtoient et composent ainsi des paysages sensoriels au sein desquels ils peuvent s'amplifier ou se masquer. Les individus sont donc baignés en permanence dans un environnement sensoriel complexe avec la nécessité de trier et hiérarchiser les signaux perçus pour prendre les bonnes décisions. Le paysage sensoriel, composé de stimuli biotiques et abiotiques, peut s'analyser, à l'instar du paysage physique, par sa composition et sa structuration spatio-temporelle.

Ainsi se forment des paysages sensoriels naturels. De manière naturelle la luminosité ambiante varie sous l'effet de la rotation de la Terre, selon un cycle circadien, générant des paysages diurnes et des paysages nocturnes dont le niveau de luminosité est très contrasté. Les sons naturels, abiotiques (géophonie) et biotiques (biophonie), composent des paysages sonores. Le sol et les associations végétales émettent des odeurs conférant une signature olfactive aux paysages, paysages dans lesquels les animaux laissent à leur tour leurs empreintes odorantes. La notion de paysage, implicitement basée à l'origine sur la vision diurne, s'élargit alors peu à peu pour tenir compte de cette sensorialité multiple, faisant émerger des paysages nocturnes, des paysages sonores et des paysages odorants.

Dans cette troisième partie, nous commençons donc à observer un problème. L'écologie du paysage devrait tenir compte de la dimension sensorielle du vivant pour appréhender le fonctionnement de la biodiversité dans les paysages. Cette connaissance devrait irriguer les politiques publiques de trames écologiques. Au final, il ressort comme un manque, d'autant plus fort que des activités humaines interfèrent avec les sens en émettant des pollutions de nature sensorielle.

PARTIE 4 : DES PRESSIONS ANTHROPIQUES SENSORIELLES : LES POLLUTIONS LUMINEUSE, SONORE ET OLFACTIVE



Nous avons décrit jusqu'ici comment les animaux interagissent naturellement par le biais des sens et en quoi cette perception sensorielle a des répercussions sur la structuration du vivant à l'échelle du paysage. Nous avons vu aussi qu'une multitude de signaux sensoriels formaient des paysages nouveaux, faits de stimuli naturels lumineux, acoustiques et olfactifs.

Nous allons montrer désormais que les humains, au-delà de leurs capacités naturelles, contribuent à ces paysages sensoriels par leurs activités. Celles-ci génèrent en effet des ondes ou des substances et ces émissions d'origines anthropiques sont susceptibles de constituer des stimuli sensoriels pour le vivant. Dans cette thèse, nous analyserons trois stimuli artificiels, en lien avec les sens décrits précédemment : la lumière artificielle nocturne, les sons et les odeurs anthropiques.

I. La lumière artificielle nocturne

A. L'Homme : animal diurne qui vit aussi la nuit

En tant qu'animal biologiquement diurne, l'être humain ne possède pas d'adaptation particulière à l'obscurité. La nuit est pour lui un temps de repos biologique et physiologique indispensable. Dans le même temps, la nuit a toujours représenté un moment particulier pour les humains, à la fois attirant - support de créativité et d'inspiration - et repoussant - source de peurs et d'insécurité. A travers cette relation complexe, les êtres humains ont depuis longtemps tenté de maîtriser voire de coloniser la nuit pour y prolonger leurs activités diurnes par la production de lumière artificielle. Historiquement, la domestication du feu, il y a environ 400 000 ans, fut une première étape majeure permettant de repousser les limites du jour (De Lumley, 2006). Pendant des millénaires, le feu restera la seule manière pour les humains d'éclairer volontairement la nuit (foyers aménagés, torches, réverbères à l'huile puis au gaz, *etc.*) (Reculin, 2017). Ce n'est qu'au début du XIX^{ème} siècle qu'apparaîtront les premières ampoules électriques à incandescence des temps modernes. Depuis les années 2010 les LED (*Light-Emitting Diode*) ont à leur tour fait leur apparition en éclairage extérieur, révolutionnant à nouveau notre manière d'éclairer la nuit.

En France, l'éclairage public n'a réellement fait son entrée qu'à la fin du XVII^{ème} siècle, imposé par la monarchie dans les principales villes du royaume (Reculin, 2017). Introduit initialement pour des motifs sécuritaires, l'éclairage artificiel remplit aujourd'hui de multiples fonctions. Il peut servir en effet à assurer la sécurité et le confort des personnes ou des biens (voirie, stationnement, chantier, entrepôts, *etc.*), il contribue à façonner l'esthétique nocturne par la mise en valeur des bâtiments et des jardins, il est aussi considéré comme un levier économique (vitrines, publicités, enseignes). Au final, toute activité humaine la nuit est généralement associée à une production de lumière artificielle (déplacement, sport, chantier, évènementiel, serre agricole, *etc.*).

De nos jours, cette lumière artificielle nocturne est répandue sur tous les continents, faisant ressortir une corrélation étroite avec la densité humaine et le taux d'urbanisation (Cox et al., 2020), même si cette relation varie selon les continents (Cox et al., 2022). Alors que, comme nous l'avons présenté précédemment, l'éclairement d'une nuit naturelle sous nos latitudes se cantonne à moins d'1 lux, les rues d'une ville ou un parking en France peuvent être éclairés jusqu'à 100 lux et même plus. La lumière émise par l'ensemble des points lumineux s'additionne et modifie les paysages nocturnes à grande échelle. Sur la base de leur atlas mondial, Falchi *et al.* (2016) estiment qu'un tiers de l'humanité ne peut plus observer la Voie lactée, notre galaxie (Falchi et al., 2016) (Figure I.F31). En Europe, l'obscurité aurait régressé de 15 % environ entre 1992 et 2010, y compris dans les aires protégées (Gaston et al., 2015). Ces espaces censés être préservés des pressions anthropiques sont en effet exposés aux perturbations lumineuses qui agissent à distance (rappelons que la lumière est une onde et se propage donc dans l'environnement) indépendamment des limites administratives (Guetté et al., 2018; W. Jiang et al., 2018). Aujourd'hui encore, les émissions de lumière artificielle nocturne continuent d'augmenter à l'échelle mondiale, d'environ 2 % par en quantité et en surface selon une estimation de 2017 (Kyba et al., 2017). Le déploiement des LED accentue encore cet étalement lumineux, par effet rebond ou par amplification du phénomène de diffusion de la lumière bleue (Gaston & Sánchez De Miguel, 2022).

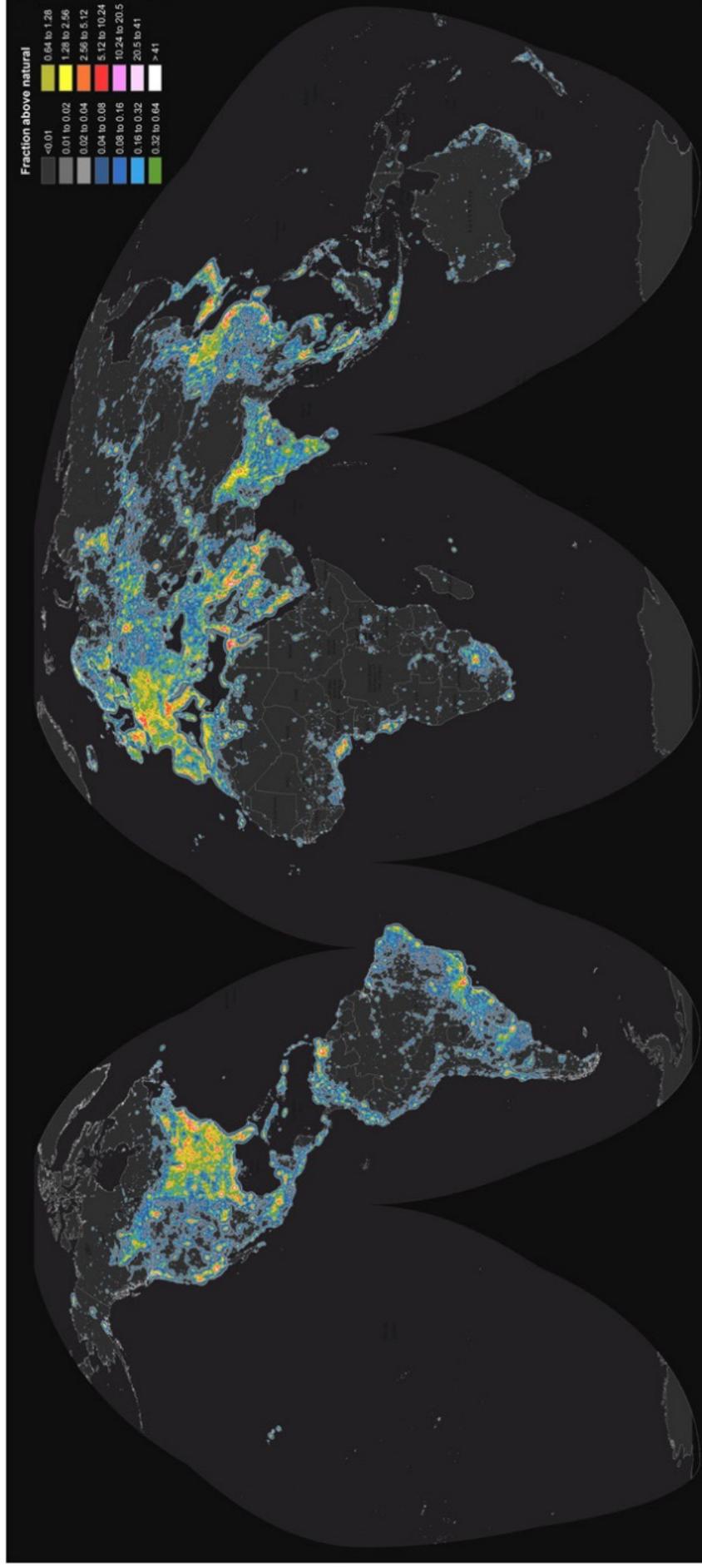


Figure I.F31 : Atlas mondial de la pollution lumineuse. Les zones colorées sont les zones polluées, selon un dégradé du noir (très peu polluées) au blanc (très polluées).

Crédit : Falchi *et al.*, 2016

Introduction générale

En France, l'OFB a produit un indicateur à partir des données satellites de la NASA (ONB, 2021b) (Figure I.F32). Celui-ci évalue à 85 % la proportion du territoire métropolitain polluée voire très fortement polluée et seules quelques poches d'obscurité relictuelles persistent (ex : Bretagne, Massif central, Morvan). En outre, ce constat alarmant reste une sous-estimation de la réalité car ce chiffre mesure essentiellement la lumière renvoyée vers le ciel - formant les halo lumineux - en cœur de nuit par temps clair. Pourtant, la diffusion de la lumière dans l'atmosphère, à l'origine du masquage des étoiles, n'est qu'un des différents phénomènes liés à cette lumière artificielle nocturne - phénomènes qui englobent aussi la visibilité directe des sources, la projection de lumière au sol ou dans les masses d'eau, la polarisation de la lumière par réflexion sur l'eau, etc. (Sordello, 2017b) (Figure I.F33).

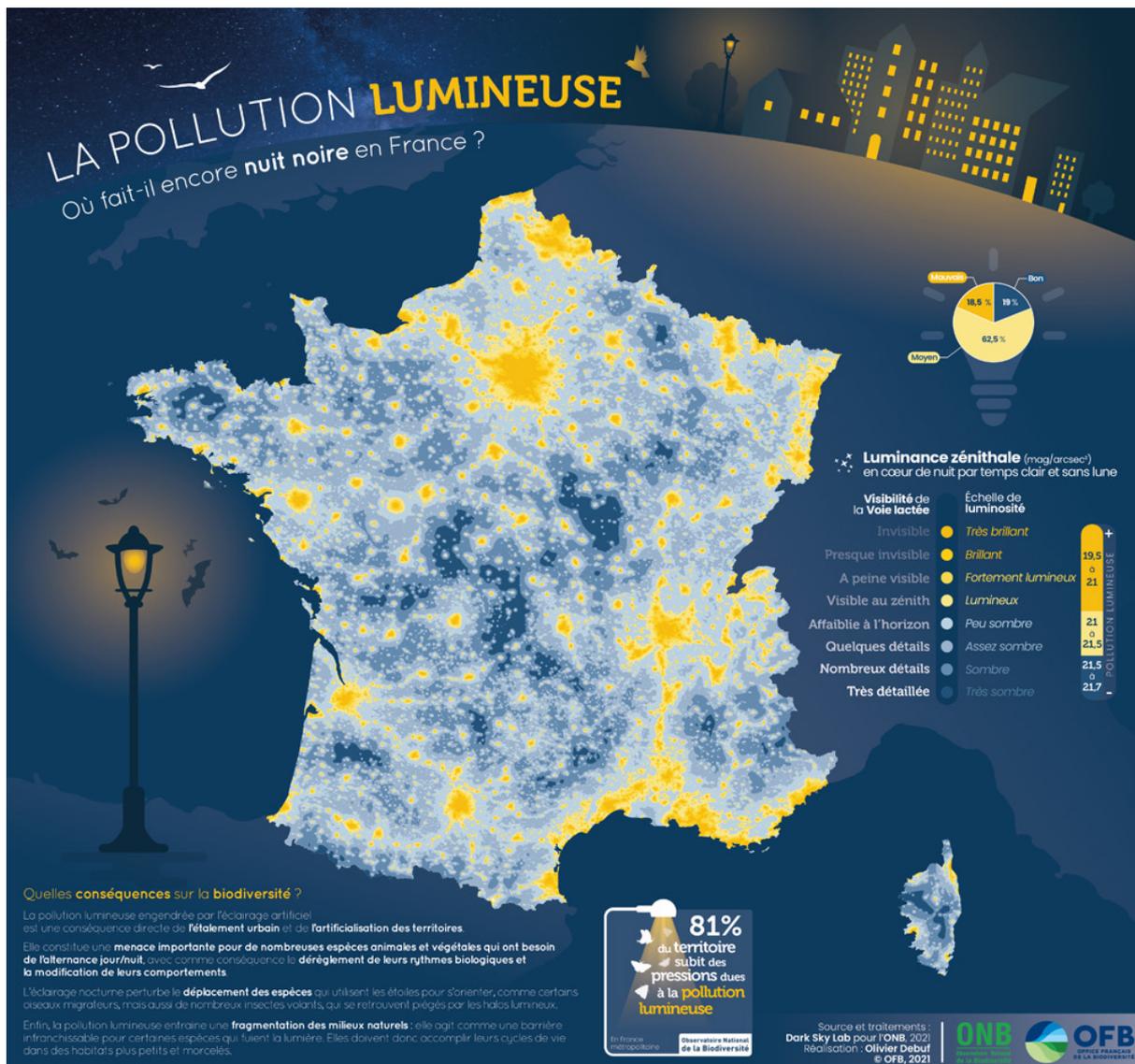


Figure I.F32 : Indicateur de luminance zénithale en cœur de nuit par temps clair en France métropolitaine

Crédit : ONB, 2021

Dès les années 1980 les astronomes ont fait de ce sujet leur cheval de bataille, suivis par d'autres et notamment les écologues. Aujourd'hui, la nécessaire transition énergétique remet également en

question les pratiques d'éclairage (Gouvernement français, 2022). L'éclairage nocturne se retrouve ainsi au cœur d'enjeux pluriels à la fois économiques (consommations d'énergie), écologiques (biodiversité), sanitaires et patrimoniaux (ciel étoilé, paysages nocturnes), invitant à une sobriété énergétique autant que lumineuse (Houel, 2020). Cette thématique est désormais abordée dans différentes sphères de la société comme en témoigne son évocation de plus en plus fréquente par les médias.

B. La lumière artificielle nocturne perturbe la biodiversité

Les premières connaissances de dégâts causés par la lumière artificielle nocturne sur la faune et la flore sont très anciennes. Certains phénomènes étaient déjà documentés par des naturalistes il y a un siècle. Par exemple, dès la fin du XIX^{ème} siècle des épisodes de mortalités massives d'oiseaux étaient observés au pied de tours de télécommunication ou des phares maritimes par désorientation des volatiles puis collisions ou épuisements (J. A. Allen, 1880; Squires & Hanson, 1918). En 1936, on constatait déjà que les arbres perdaient leurs feuilles plus tard en ville lorsqu'ils étaient éclairés (Matzke, 1936). Ces écrits ne relèvent pas d'études de recherche mais constituaient déjà des alertes.

Depuis les années 1980 la recherche en biologie et en écologie s'est progressivement penchée sur cette problématique générant bientôt une production de publications à un rythme quasi exponentiel (Davies & Smyth, 2018). Aujourd'hui, on recense plusieurs milliers d'articles scientifiques sur le sujet (Rodrigo-Comino et al., 2021). Une multitude d'impacts sont connus sur la faune et la flore (Figure I.F34). La lumière artificielle nocturne agit à différents niveaux de la biodiversité - gènes, individus, populations, écosystèmes - et sur différents traits d'histoire de vie (croissance, survie, fécondité, mobilité) (Sanders et al., 2021). Par exemple, elle provoque une dérégulation des gènes du crapaud commun (*Bufo bufo*) (Touzot et al., 2021) autant qu'elle altère sa reproduction (comportement de reproduction, fertilisation) (Touzot et al., 2020). Elle diminue la production de mélatonine chez de nombreux organismes et donc la capacité à synchroniser les processus métaboliques diurnes et nocturnes (Grubisic et al., 2019). Elle déséquilibre les relations interspécifiques (Maggi et al., 2020), comme les interactions prédateurs-proies (D. G. E. Gomes, 2020) ou la compétition entre espèces indigènes et exotiques (Speißer et al., 2021). Elle perturbe également les rythmes biologiques des espèces végétales (Lian et al., 2021) et animales (Bumgarner & Nelson, 2021). Elle diminue la richesse des espèces (Mena et al., 2021), modifie les communautés (Van Grunsven et al., 2020) et génère des effets en cascade au sein des écosystèmes (Fleming & Bateman, 2018). Elle est susceptible de dégrader voire de fragmenter les habitats, ce que nous aborderons dans la partie 5 de cette introduction. Enfin, les fonctions et services écosystémiques peuvent être dégradés ou entravés, comme la consommation de litière dans les écosystèmes aquatiques (Czarnecka et al., 2021), la pollinisation nocturne et diurne (Giavi et al., 2021; Knop et al., 2017) ou la minéralisation du carbone (Hölker et al., 2015).

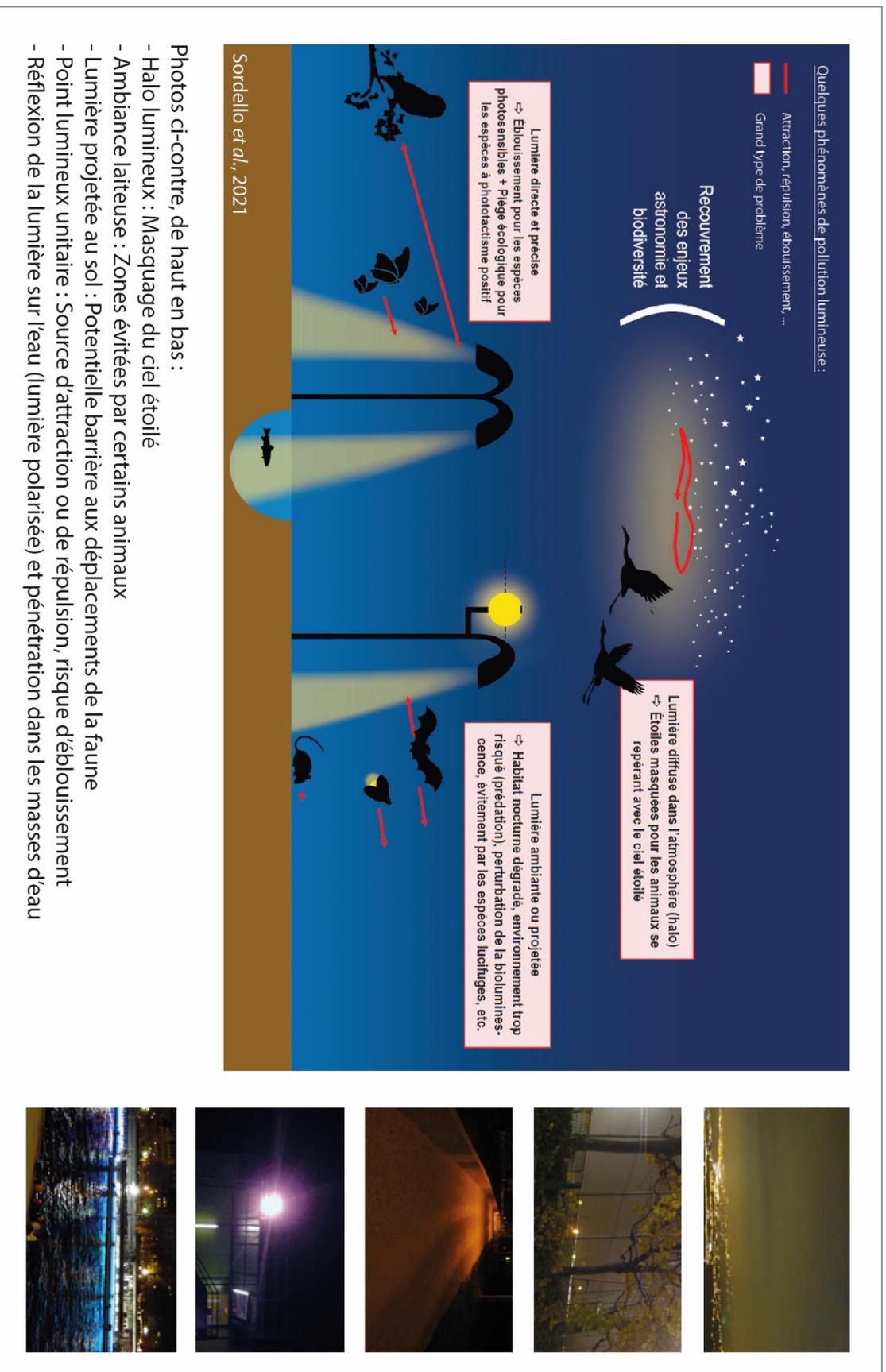


Figure I.F33 : Différents phénomènes engendrés par la lumière artificielle nocturne
 Crédit : Romain Sordello



Figure I.F34 : Exemples d'impacts de la lumière artificielle nocturne sur la faune et la flore
 Source : Sordello R., Paquier F., Daloz A. (2021). *Trame noire : Méthodes d'élaboration et outils pour sa mise en œuvre*. Office français de la biodiversité.
 Comprendre pour agir. 116 pages.

La lumière artificielle peut agir par plusieurs facteurs : la quantité émise par la source, la composition (spectre) ou encore la durée. La faune et la flore réagissent à des quantités de lumière extrêmement faibles (Gaston et al., 2013), ce qui est cohérent avec l'influence déjà provoquée par le cycle lunaire (voir quelques exemples en Tableau I.T5). Concernant la composition, il semblerait que les couleurs jaune/orange soient les moins impactantes en l'état des connaissances (Sordello, 2017e).

Tableau I.T5 : Exemples de seuils de sensibilité pour différents taxons et phénomènes biologiques

Phénomène biologique	Seuil de sensibilité (lux)	Référence
Hypertrophie cardiaque chez les oiseaux	1.5	(Alaasam et al., 2021)
Modification du comportement de nage des poissons	0.5	(Latchem et al., 2021)
Croissance accélérée chez les plantes	0.3	(Crump et al., 2021)
Digestion réduite chez les oisillons	0.3	(Sepp et al., 2021)
Locomotion plus faible des crapauds	0.04	(Secondi et al., 2021)
Levée de la diapause des insectes (diptères)	0.01	(Mukai et al., 2021)

II. Les sons anthropiques

A. De l'homme qui parle à l'homme bruyant

L'homme participe lui-même à la biophonie en produisant ses propres sons (parole, cri, chant, applaudissement, marche, etc.). Néanmoins, c'est incontestablement sa capacité à imaginer et créer des outils qui a généré une bifurcation sonore dans l'histoire des humains. La construction d'instruments de musique, dont les plus vieux datent d'au moins 35 000 ans (Schafer et al., 2010), fut une première étape, mais ce qui a changé totalement la donne est probablement l'invention du moteur à combustion à la fin du XIX^{ème} siècle. L'apparition des machines - voitures, trains, bateaux, usines, tracteurs, etc. - grâce à la maîtrise des énergies fossiles et de l'électricité a *de facto* constitué un point de bascule dans la dimension sonore des sociétés humaines. On qualifie d'anthropophonie ou de technophonie cette composante acoustique d'origine anthropique dans l'environnement, en comparaison à la géophonie et à la biophonie abordées plus haut.

Aujourd'hui, la plupart de nos activités produisent des sons (Farooqi et al., 2022). Comme liste non exhaustive, on peut citer : le secteur des transports - qu'il s'agisse de transports routiers, maritimes ou aériens -, les activités industrielles (forage, minage, éoliennes, etc.) et agricoles, les activités militaires (aériennes, terrestres, maritimes) ou encore les activités récréatives (concerts, fréquentation des milieux naturels, *whale watching*, etc.) (Hemmat et al., 2023).

Dans certains cas cette émission sonore demeure la finalité même de l'activité et elle est donc recherchée (ex : concert). Toutefois, la plupart du temps ces sons sont des effets collatéraux qui ne servent pas à l'activité et qui sont indésirables pour l'être humain lui-même (ex : bruit d'un moteur, bruit d'une éolienne, bruit d'un chantier). Comme pour la lumière artificielle, les niveaux sonores sont généralement corrélés à l'urbanisation ; par conséquent en ville il émane un cocktail de bruits produits par différentes activités. Les bruits anthropiques peuvent être continus ou intermittents.

Ils occupent aussi toute la gamme de fréquence, des ultrasons aux infrasons. Les niveaux émis vont de quelques décibels à plus de 100 dB (Figure I.F35).

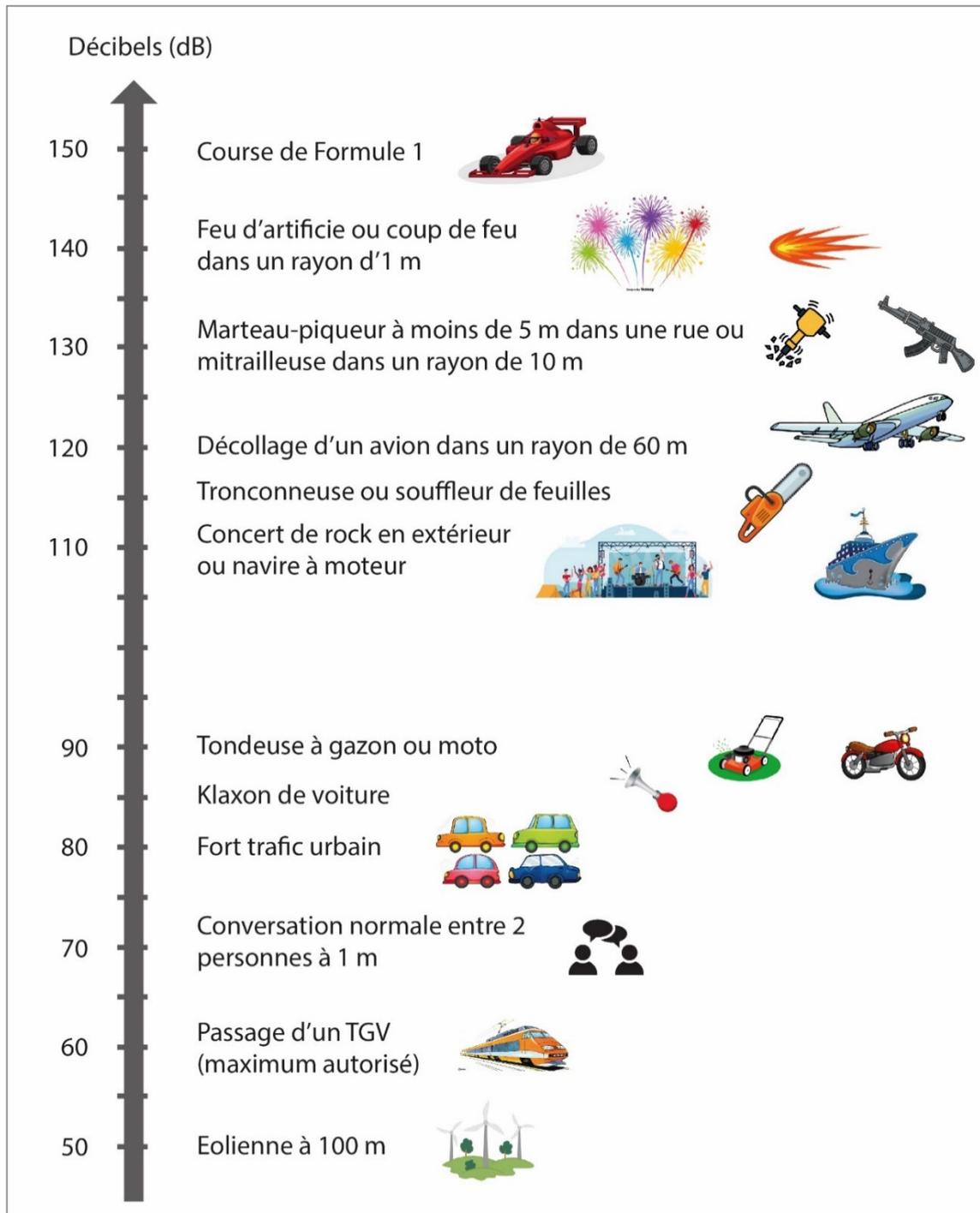


Figure I.F35 : Quelques repères de niveaux sonores d'activités humaines. Les valeurs restent purement indicatives car la distance à laquelle elles ont été mesurées n'est pas toujours connue, de même que la métrique utilisée (L_{eq} , L_{max} , L_{peak} , etc.).

Crédit : Romain Sordello

Sources : BruitParif¹⁴, Programme des Nations Unies pour l'environnement, 2022

¹⁴ <https://www.bruitparif.fr/l-echelle-des-decibels/>

A l'échelle d'un paysage, les sons anthropiques s'additionnent et génèrent ainsi des paysages sonores altérés. D'après Bernie Krause, sur 15 000 paysages sonores naturels qu'il a enregistrés en un demi-siècle (depuis 1960), la moitié n'existerait plus aujourd'hui.

Comme nous l'avons vu, le son est une onde mécanique. Les sons anthropiques se propagent donc dans l'environnement et s'ils ne rencontrent pas d'obstacles (ex : topographie, végétation), ils peuvent atteindre des espaces sans activité et même des espaces dits "protégés". Par exemple, aux Etats-Unis, une modélisation estime que les bruits anthropiques ont doublé le niveau sonore dans 63 % des aires protégées par rapport au paysage sonore naturel, et même augmenté d'un facteur 10 ou plus dans 21 % d'entre elles (Buxton et al., 2017).

Il ne semble pas exister d'atlas, ni mondial ni français, des niveaux de bruit. En revanche, un programme de sciences participatives a été lancé en 2016 (Noise-Planet) pour effectuer un suivi du bruit ambiant à l'aide d'une application smartphone (Noise capture) (Bocher et al., 2016). Une carte en accès libre est alimentée en temps réel avec les données récoltées.

Quelques chiffres permettent de constater l'étendue de cette pression sonore. La Commission européenne estimait en 2020 que le nombre total d'européens exposés à des niveaux de bruit de 55 dB ou plus, de jour comme de nuit, était de (European Environment Agency., 2020a) :

- 113 millions (sur 447 millions d'européens en 2020, soit un quart) pour le bruit de la circulation routière.
- 22 millions (5 % de la population totale) pour le bruit des voies ferrées.
- 4 millions (< 1 % de la population totale) pour le bruit des avions.
- moins d'un million (< 1 % de la population totale) pour le bruit causé par le trafic aérien et par les industries.

En France, la proportion de la population exposée à des niveaux de bruit exprimés en L_{den}^{15} dépassant 55 dB(A) est d'environ 40 % (ANSES, 2013).

B. Les bruits anthropiques perturbent la biodiversité

Les émissions sonores anthropiques ont des impacts variés sur tout le vivant (Figure I.F36). Sur les humains ils peuvent engendrer une perte d'audition, parfois immédiate par perforation du tympan, mais aussi des impacts biologiques ou comportementaux (Muzet, 2007; Raja et al., 2019; Stansfeld & Matheson, 2003; Waye & Van Kempen, 2021). Concernant la faune sauvage et les écosystèmes, il existe de nombreuses études montrant que les sons anthropiques peuvent avoir un impact négatif. Les vertébrés sont tous affectés - les oiseaux (Lazerte et al., 2016), les amphibiens (Cunnington & Fahrig, 2010), les reptiles (Mancera, Murray, et al., 2017), les poissons (Amoser et al., 2004), les mammifères (Shannon, Crooks, et al., 2016) - de même que les insectes (Davis et al., 2018),

¹⁵ L'indicateur L_{den} (pour Level day-evening-night) représente le niveau de bruit moyen pondéré au cours de la journée en donnant un poids plus fort au bruit produit en soirée (18-22h) (+ 5 dBA) et durant la nuit (22h-6h) (+10 dBA) pour tenir compte de la sensibilité accrue des individus aux nuisances sonores durant ces deux périodes. Source : <https://www.bruitparif.fr/les-indicateurs-de-bruit/>

mollusques (Charifi et al., 2018), crustacés (Filiciotto et al., 2014). La flore est également perturbée (Kafash et al., 2022). Le problème touche ainsi tous les milieux, terrestres (Duarte et al., 2019), aquatiques (Jacobsen et al., 2014), marins (Gomez et al., 2016) et côtiers (Hastie et al., 2018).

Un phénomène très étudié concerne l'impact des sons anthropiques sur la communication acoustique des animaux. Comme nous l'avons vu, les animaux échangent des stimuli sonores entre eux, à l'aide de chants ou de cris, entre conspécifiques (partenaires, parents/descendants, ...) ou entre individus d'espèces différentes, par exemple dans la relation proies/prédateurs. Les sons anthropiques peuvent alors exercer un effet de masquage en rendant inaudibles ces sons naturels, ce qui provoque en réponse des changements de fréquence ou de temporalité notamment chez les vertébrés (Duquette et al., 2021; L. Gomes et al., 2022; Roca et al., 2016).

Les sons anthropiques peuvent aussi altérer le système auditif des animaux, parfois de manière irréversible (Adler, 1996). Ils engendrent également pléthores d'impacts biologiques et physiologiques (stress, dérèglement des horloges internes et du métabolisme, *etc.*) (Fontana et al., 2019; Mancera, Lisle, et al., 2017; Troianowski et al., 2017). Les relations entre les espèces sont affectées - telles que les interactions proies/prédateurs (Klett-Mingo et al., 2016) ou la pollinisation (Francis et al., 2012) - ainsi que la dynamique des populations via une altération de la reproduction (Bernath-Plaisted & Koper, 2016), de l'immunité (Tennesen et al., 2018) ou de la survie (Sutter et al., 2016). Au final, les paysages sonores anthropiques se caractérisent par des changements dans la composition des communautés et dans l'abondance des espèces (Eigenbrod et al., 2009; Menon et al., 2016). Dans la dernière partie de l'introduction, nous interrogerons la capacité des bruits anthropiques à dégrader voire à fragmenter les habitats.

Le seuil à partir duquel un son anthropique cause des problèmes - et peut donc être qualifié de bruit - dépend des espèces (capacité auditive) voire des individus, ainsi que du type d'impact considéré (ex : perturbations, évitement, dommages physiques) (Harding et al., 2019). Cela dépendra aussi de l'émission elle-même - intensité, durée, fréquence du stimulus sonore (Francis & Barber, 2013). Les sons anthropiques présentent une grande variabilité temporelle et spatiale et une grande diversité d'amplitude, de fréquence, de durée, ce qui génère un fort potentiel d'impacts (Gill et al., 2015).

Une différence fondamentale entre la vision et l'ouïe est que les récepteurs auditifs ne possèdent généralement pas de mécanisme de fermeture (contrairement aux paupières des yeux de certains animaux). Les êtres vivants subissent donc la plupart du temps leur environnement acoustique. Le moyen de s'en extraire repose surtout sur des réponses comportementales (fuite) ou une capacité à faire abstraction des informations acoustiques inutiles voire néfastes (faculté connue chez l'humain mais difficile à mesurer chez les autres animaux).

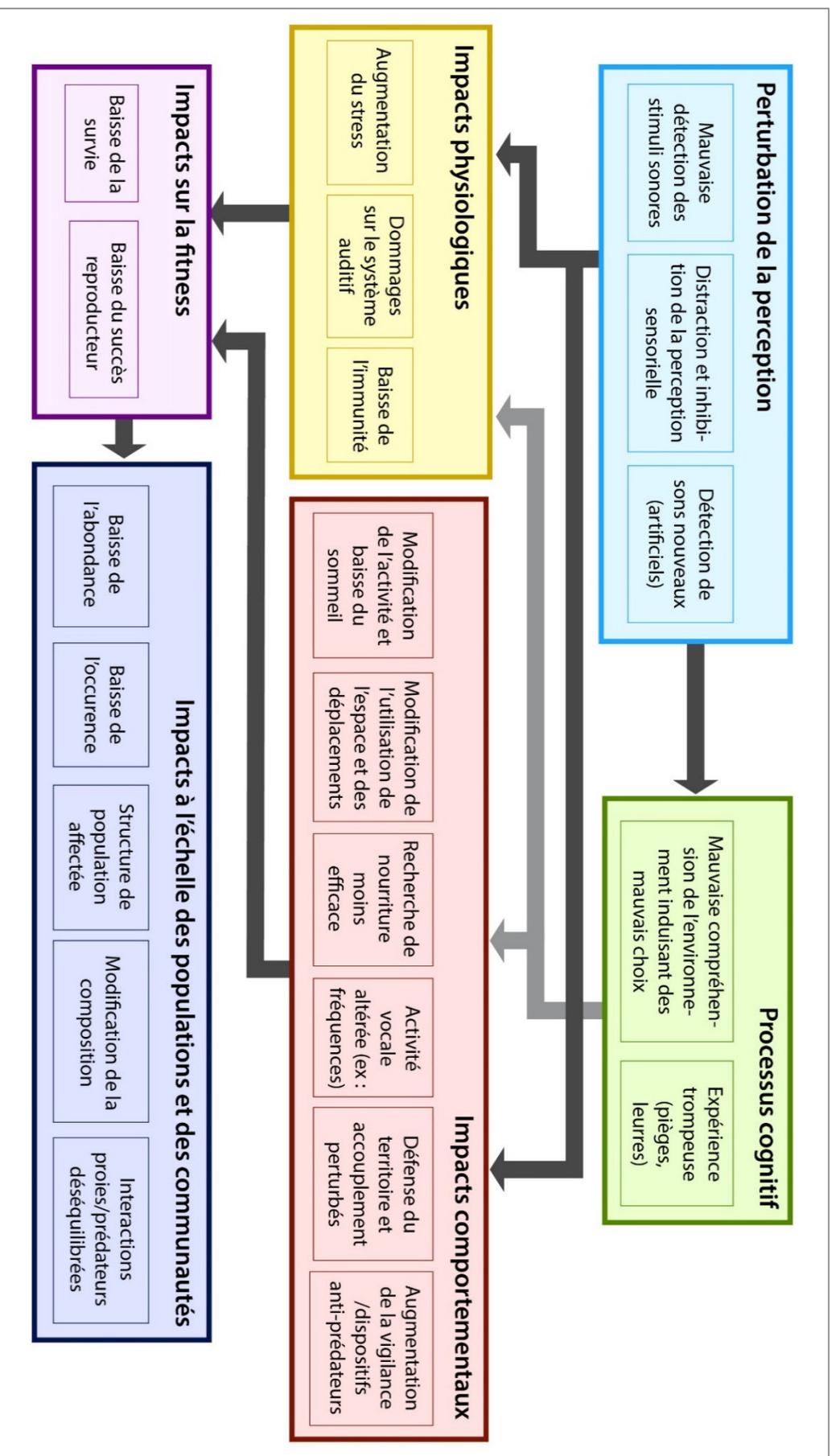


Figure 1.F36 : Principaux impacts du bruit anthropique sur la faune
 Crédit : Romain Sordello d'après Francis & Barber, 2013¹⁶

¹⁶ Francis CD, Barber JR (2013) A framework for understanding noise impacts on wildlife: an urgent conservation priority. *Frontiers in Ecol & Environ* 11:305–313. <https://doi.org/10.1890/120183>

III. Les odeurs anthropiques

A. Phénomène et quantification

Les activités anthropiques - notamment l'agriculture, l'industrie, les transports - libèrent de nombreux composés volatils dans l'environnement (Jürgens & Bischoff, 2017). Par exemple, les transports, les industries chimiques, les raffineries et la combustion d'énergies fossiles riches en soufre rejettent des quantités importantes d'oxydes d'azote (NO_x) ou de dioxyde de soufre (SO₂) dans l'atmosphère. Ces gaz contribuent à la formation par photolyse de dérivés réactifs de l'oxygène (appelés ROS pour *Reactive Oxygen Species*) comme l'ozone (O₃), les radicaux nitrate (NO₃) ou hydroxyl (OH).

Les paysages odorants se retrouvent ainsi dégradés (Renou, 2022) :

- par des molécules volatiles nouvelles qui n'existent pas à l'état naturel dans l'environnement.
- par des molécules présentes naturellement dans l'environnement (émises par les organismes vivants) mais libérées par les activités humaines en telles quantités qu'elles deviennent problématiques.

Notons aussi que de nombreuses substances anthropiques peuvent se retrouver dans l'eau (hydrocarbures, pesticides, métaux lourds, lessives, etc.), devenant des perturbateurs potentiels de la communication olfactive aquatique mais nous nous focaliserons ici sur les molécules odorantes volatiles.

Comme nous l'avons souligné déjà, le caractère odorant d'une molécule n'existe que lorsque celle-ci rencontre un récepteur olfactif. Parler d'un suivi de la qualité olfactive de l'air n'a donc que peu de sens. Toutefois, le suivi de la composition de l'air peut dans une certaine limite apporter des éléments de réponses. En effet, la quantification de molécules susceptibles d'être odorantes dans l'environnement donne un aperçu du potentiel d'impacts mais nous avons vu précédemment qu'il n'existait pas de typologie claire permettant de classer les molécules pour leur caractère odorant. Nous faisons donc ressortir ici que la situation est bien plus difficile à décrire que pour la lumière artificielle et le bruit anthropique.

B. Impacts sur la biodiversité : une littérature sommaire à ce stade

Contrairement à la lumière artificielle et au bruit, nous trouvons moins de littérature sur l'effet des odeurs anthropiques même si nous observons un nombre croissant d'articles sur le sujet.

A ce jour, la perturbation de la perception olfactive par des molécules anthropiques a surtout été étudiée dans le compartiment aquatique, sur des poissons (Scott et al., 2003), des crustacés (Sherba et al., 2000), des mollusques (Lefcort et al., 2000), des amphibiens (Lefcort et al., 1998). Sur le milieu terrestre, les recherches visant des molécules volatiles sont rares et ont surtout concerné les insectes (Renou & Anton, 2020).

Néanmoins, compte tenu du rôle répandu des odeurs dans la perception sensorielle, que nous avons longuement exposé, nous pressentons que des impacts existent probablement pour une gamme très large de taxons au sein des écosystèmes terrestres. Les impacts identifiés sur les organismes aquatiques - et potentiellement transposables aux organismes terrestres - concernent essentiellement la détection des prédateurs, des ressources, proies ou hôtes et la communication intraspécifique (Lurling & Scheffer, 2007). Sur les insectes terrestres, quelques études montrent déjà une perturbation dans la détection des ressources florales (David et al., 2022) et dans la communication phéromonales entre mâles et femelles (N.-J. Jiang et al., 2023; Zhou et al., 2005).

Les mécanismes sous-jacents par lesquels ces molécules volatiles agissent d'un point de vue olfactif ne sont pas encore bien connus mais deux voies sont identifiées :

- en agissant sur les récepteurs olfactifs des organismes, provoquant une surexcitation de ces derniers ou au contraire une désensibilisation aux molécules naturelles (Dötterl et al., 2016).
- en agissant sur les molécules volatiles naturelles elles-mêmes, avant qu'elles ne soient perçues par l'organisme, modifiant leur durée de vie ou leur configuration moléculaire - les rendant moins détectables par les récepteurs olfactifs (Blande et al., 2014; Girling et al., 2013). Par exemple, les émissions d'ozone peuvent altérer la durée de vie des COV émis par les plantes et perturber ainsi leur détection par les insectes pollinisateurs (Vanderplanck et al., 2021).

Les odeurs anthropiques (y compris l'odeur humaine) pourraient aussi agir comme un parasitage des émanations corporelles des animaux, amenant les individus à une toilette plus fréquente afin de conserver leur propre signature olfactive (Liang et al., 2019)

Par ce bref état des lieux nous mettons en avant qu'un parallélisme est *a priori* possible avec les autres perturbateurs sensoriels (lumière et son) mais que la connaissance n'est pas au même niveau. L'impact des odeurs anthropiques sur les organismes - et encore plus à l'échelle du paysage - reste à ce jour un champ à investiguer par la recherche.

IV. Les pollutions sensorielles : une préoccupation nouvelle pour l'écologie

Le fait que les activités humaines produisent un ensemble de stimuli artificiels, de nature à interférer avec les stimuli naturels auxquels les espèces sont habituées, attire de plus en plus l'attention de la communauté scientifique et la notion de "polluants sensoriels" a clairement été posée (D. M. Dominoni et al., 2020; Halfwerk & Slabbekoorn, 2015).

Il existe un réel intérêt à adopter une réflexion commune concernant ces stimuli artificiels lumineux, sonores et olfactifs car ils présentent des similitudes.

D'une part, ces stimuli peuvent avoir des sources communes dans le paysage et c'est même souvent le cas. Si nous prenons l'exemple d'une route, celle-ci génère à la fois une perturbation lumineuse par ses éclairages nocturnes, une perturbation sonore par son trafic et une perturbation olfactive

par les hydrocarbures qu'elle émet par exemple. Un même élément paysager anthropique sera donc souvent un émetteur multi-sensoriel.

D'autre part, ces stimuli agissent tous à distance, comme nous l'avons décrit, et peuvent donc impacter des zones éloignées des sources.

Enfin, ils ont des effets similaires. Dominoni *et al.* (2020b) résumant trois grands types d'effets :

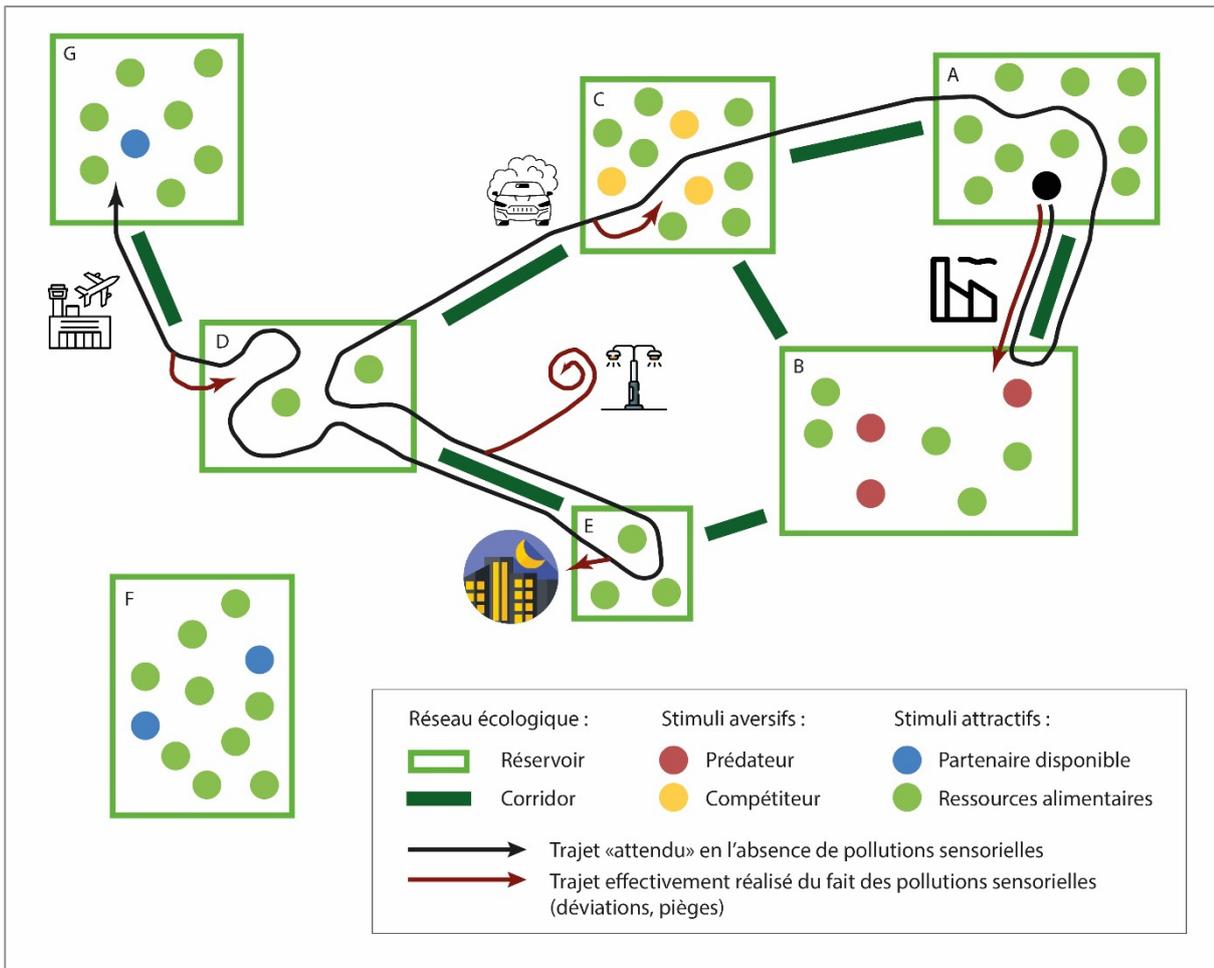
- effet de masquage des stimuli naturels, entraînant des pertes d'opportunité (ressources, partenaires), des désorientations par le masquage des repères, un risque de mortalité par non détection des prédateurs, *etc.* (Bee & Swanson, 2007). Par exemple, une modélisation montre que la proportion de ressources manquées par un animal dans son paysage augmente avec le volume sonore du trafic routier et que cet effet de masquage s'étend à des distances considérables de la route ; à plus d'1 km de l'infrastructure même pour des trafics modérés (Toth *et al.*, 2022).
- effet de distraction des animaux, induisant un stress et les obligeant par exemple à renforcer leur vigilance (Sweet *et al.*, 2022).
- effet de tromperie (un animal confond un stimulus anthropique avec un stimulus naturel), leurrant les animaux dans leurs déplacements, l'identification de proies ou de partenaires (Langevelde *et al.*, 2018).

Ces trois stimuli anthropiques participent au phénomène de tactisme présenté en partie 3, qui génère :

- une attraction (tactisme positif) à l'origine de pièges, de sources d'erreurs, de perte d'énergie, voire de mortalité par collision (Robertson *et al.*, 2013).
- une répulsion (tactisme négatif), qui perturbe par exemple la navigation ou l'occupation de l'espace (Luscier *et al.*, 2023).

Il en résulte des paysages sensoriels anthropiques complexes faits de stimuli artificiels attractifs et aversifs (Halfwerk & Slabbekoorn, 2015), dont les effets peuvent s'additionner, s'amplifier ou être antagonistes (D. Dominoni *et al.*, 2020; Halfwerk & Jerem, 2021).

Si nous reprenons l'exemple schématique présenté en partie 3 (Figure I.F29) et que nous y rajoutons des sources anthropiques de stimuli sensoriels nous constatons que le fonctionnement du réseau écologique change radicalement (Figure I.F37).



prometteuse pour améliorer l'efficacité de mesures de restauration des continuités écologiques, comme des passages à faune (Testud et al., 2020).

D'autre part, ces stimuli engendrent de nombreux impacts sur la biodiversité, comme nous l'avons vu, à tel point qu'ils sont considérés comme des sources de pollution. Dans le langage commun, une pollution fait référence à toutes « *actions qui dégradent d'une façon ou d'une autre le milieu naturel* », regroupant « *les effets des innombrables composés toxiques rejetés par l'homme dans l'environnement* » (Encyclopédie Universalis¹⁷). D'un point de vue écologique, « *constitue une pollution toute modification anthropogénique d'un écosystème se traduisant par un changement de concentration des constituants chimiques naturels, ou résultant de l'introduction de substances chimiques artificielles ; toute perturbation du flux de l'énergie, de l'intensité des rayonnements, de la circulation de la matière ; toute altération d'une biocénose naturelle provoquée par une modification due à l'homme de l'abondance de certaines de ses espèces ou à la pullulation d'espèces exotiques introduites dans des habitats éloignés de leur aire d'origine* » (Encyclopédie Universalis citée ci-dessus, article écrit par François Ramade, 2007).

Certaines pollutions comme celles de l'eau, de l'air ou du sol figurent parmi les plus évidentes mais les pollutions lumineuses, sonores et olfactives répondent bien, elles-aussi, à cette définition (Richard et al., 2021; Work, 2022). D'un point de vue écologique, la lumière artificielle, le bruit ou les odeurs anthropiques résonnent davantage avec le terme de pollution qu'avec le terme de nuisance, ce dernier étant associé à des impacts plus légers de l'ordre d'une gêne. Le passage d'un simple stimulus à une pollution dépend cependant de plusieurs facteurs, notamment du stimulus lui-même (intensité, fréquence, durée, etc.), de l'espèce et de l'impact considérés.

Le fait est que les pollutions lumineuses, sonores, olfactives, sont de plus en plus abordées conjointement (Ditmer et al., 2023; Guenat & Dallimer, 2023; Senzaki et al., 2020), soulignant un problème global de pollutions sensorielles dans notre environnement. Pour l'instant, ces pressions sensorielles ont été peu considérées à une échelle supra-écosystémique, par exemple à l'échelle du paysage et des réseaux écologiques (Little et al., 2022). A ce stade de l'introduction nous pouvons donc désormais clairement poser la problématique de la thèse dans la cinquième partie.

¹⁷ <https://www.universalis.fr/encyclopedie/pollution/>

Résumé Partie 4

Les activités humaines génèrent dans l'environnement de la lumière artificielle nocturne, des sons et des odeurs et ceux-ci peuvent interférer avec la lecture sensorielle des espèces.

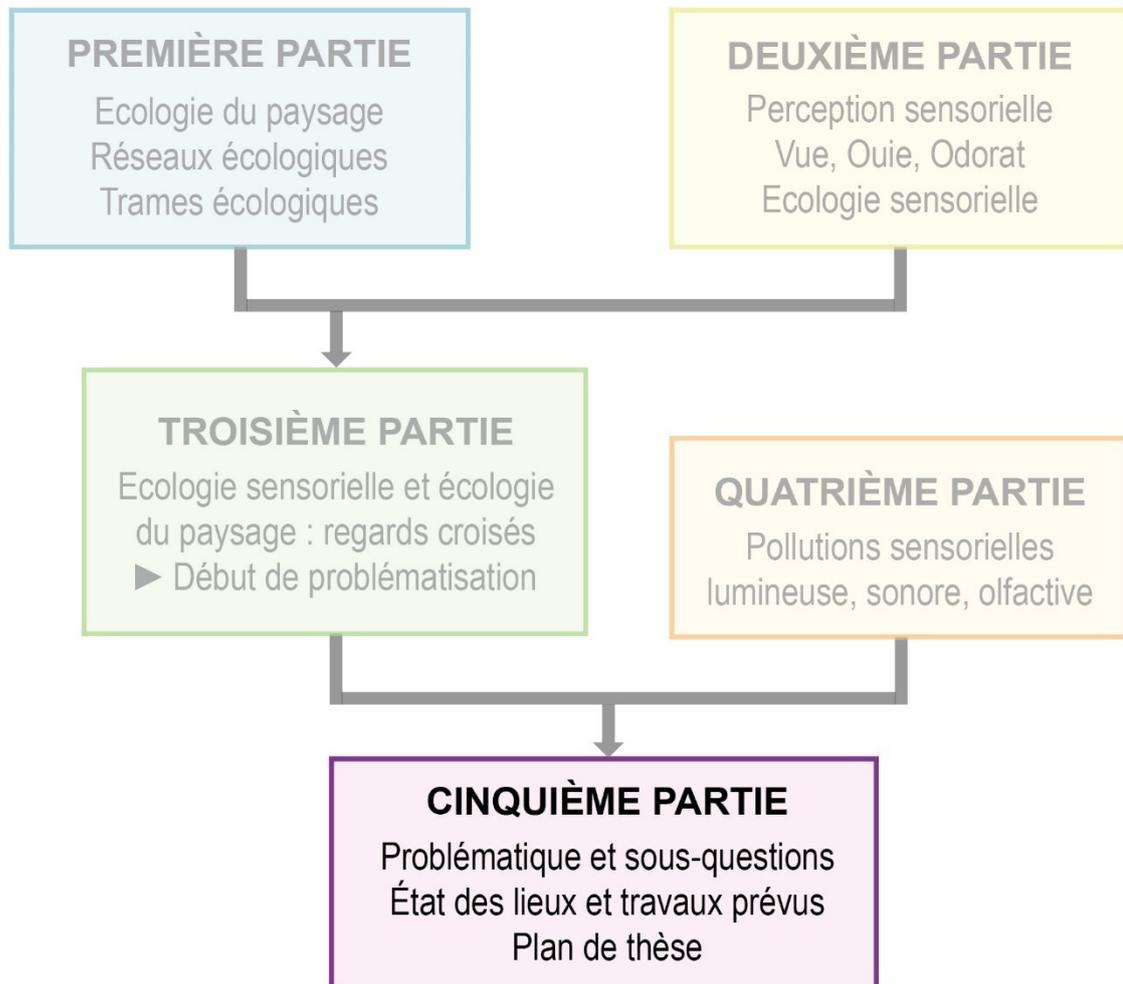
Les éclairages nocturnes ont été démultipliés depuis plusieurs décennies, polluant aujourd'hui 85 % du territoire français métropolitain. Ces lumières nocturnes génèrent d'innombrables impacts négatifs sur la faune (ex : dérégulation des gènes, altération de la reproduction, modification du comportement), la flore (désynchronisation des rythmes) et les écosystèmes (pollinisation, relations proies/prédateurs, effets en cascade).

Toutes nos activités humaines émettent des sons dans l'environnement (activités de la ville, chantiers, transports, industries, activités récréatives, activités militaires, *etc.*), des sons continus ou intermittents dans toutes les gammes de fréquence et à des niveaux dépassant les 100 dB(A). Ces sons anthropiques provoquent une multitude d'impacts sur la faune mis en évidence par la littérature scientifique (dégradation du système auditif, stress et vigilance, baisse de l'immunité et de la survie).

Enfin, des odeurs anthropiques sont également émises par plusieurs de nos activités (notamment l'industrie, les transports, l'agriculture), pouvant perturber la communication olfactive des organismes. Les études sont moins nombreuses, en particulier sur les écosystèmes terrestres, que pour la lumière ou le bruit, mais ces odeurs anthropiques peuvent agir sur la détection des prédateurs ou des ressources et sur la communication intraspécifique.

Tous ces stimuli sensoriels anthropiques ont des points communs : leur action se fait à très longue distance - souvent depuis des éléments identiques dans le paysage - par masquage, distraction, tromperie, créant de l'aversion ou au contraire des pièges. Au final, la multiplicité des stimuli forme des paysages sensoriels anthropisés. Ces nouvelles formes de pollutions sensorielles suscitent de plus en plus d'intérêt auprès de la sphère scientifique et opérationnelle et sont de plus en plus appréhendées conjointement. Pour autant, cette préoccupation n'a pas encore ou très peu été investiguée à l'échelle du paysage, dans les réseaux écologiques et les politiques de trames associées.

PARTIE 5 : QUESTIONS, TRAVAUX PRÉVUS ET PLAN DE LA THÈSE



I. Problématique de la thèse

Nous rappelons ici le cheminement intellectuel que nous poursuivons depuis le début de l'introduction :

1- Depuis les années 1980 une branche de l'écologie cherche à expliquer le fonctionnement de la biodiversité par les caractéristiques du paysage - des caractéristiques essentiellement physiques (surfaces, connectivité, etc.). Notamment, l'écologie du paysage s'est intéressée à la perte de surface et à l'isolement des habitats sous l'effet des activités humaines. Ces connaissances ont donné naissance à des politiques publiques de trames écologiques destinées à préserver et restaurer des continuités écologiques selon le modèle des réseaux écologiques (notamment tâches-corridors).

2- Les individus interagissent entre eux et avec leur environnement par le biais des sens. Nous avons exploré en particulier les sens de la vue, de l'ouïe et de l'odorat en analysant la nature des stimuli (lumière, son, molécules odorantes) et les organes sensoriels associés. C'est l'écologie sensorielle qui, depuis les années 1990, s'intéresse au rôle majeur que joue la perception sensorielle dans le fonctionnement écologique (alimentation, reproduction, survie).

3- Si les sens constituent l'interface entre les individus et leur environnement, ils influencent donc le choix des habitats et guident les déplacements. Ils ont donc des répercussions sur la manière dont le vivant s'organise à l'échelle paysagère. Par ailleurs, les stimuli sensoriels se côtoient dans un paysage jusqu'à composer des paysages sensoriels : la notion de paysage physique s'élargit aux paysages diurnes/nocturnes, sonores et olfactifs.

4- Les sociétés humaines émettent de nombreux stimuli artificiels de nature à affecter la perception sensorielle des animaux en interférant avec les stimuli naturels. Ces pressions anthropiques lumineuses, sonores et olfactives ont des impacts négatifs sur la biodiversité et altèrent les paysages sensoriels naturels.

Nous identifions donc maintenant clairement notre problème (Figure I.F38) :

« Malgré les interactions évidentes entre écologie sensorielle et écologie du paysage, et dans un contexte où les activités humaines émettent des pollutions lumineuses, sonores et olfactives, les trames écologiques se sont manifestement développées sans en tenir compte ».

Il en découle la problématique suivante à laquelle cette thèse va contribuer à répondre :

« Dans quelle mesure les trames écologiques devraient-elles tenir compte des pollutions lumineuses, sonores et olfactives ? »

Derrière cette formulation « dans quelle mesure » nous entendons à la fois "pourquoi" et "comment", ce que nous déclinons plus précisément en deux sous-questions :

1- Quelle justification scientifique ? A quel point les pollutions sensorielles sont-elles susceptibles d'entraver la mobilité des espèces, de faire disparaître ou de fragmenter des habitats et donc d'influer sur l'organisation spatiale de la biodiversité à l'échelle d'un paysage ? En quoi les notions de base développées en première partie telles que la surface et la qualité des habitats, la fragmentation ou la connectivité paysagère, doivent-elles être revisitées par le prisme des pollutions sensorielles ?

2- Quelle opérationnalité ? Si la prise en compte de l'échelle paysagère en écologie politique repose sur les trames écologiques, doit-on les reconsidérer pour qu'elles intègrent cette dimension sensorielle ? En particulier, de quelle manière ces politiques publiques pourraient-elles tenir compte des pollutions lumineuses, sonores et olfactives ?

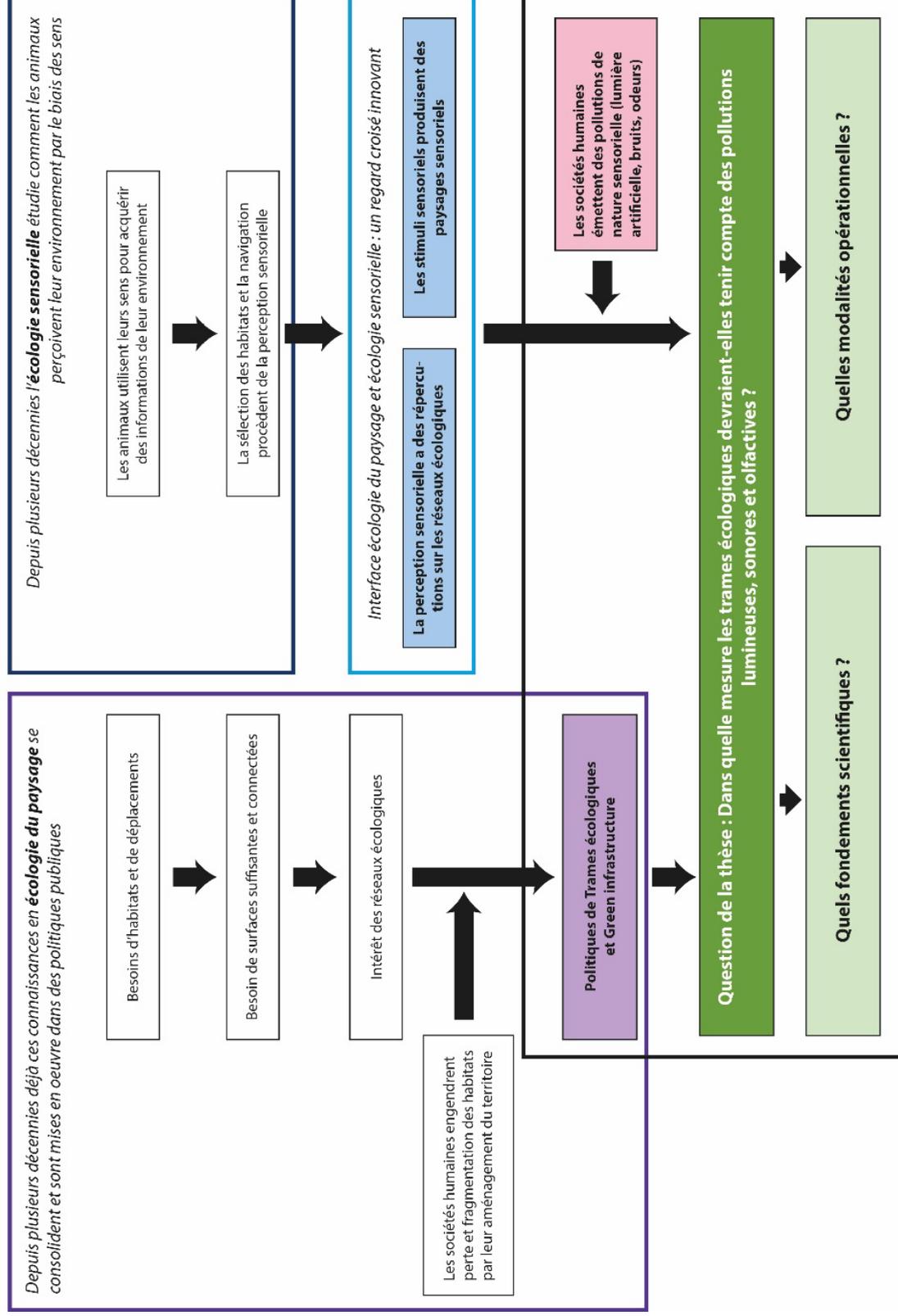


Figure I.F38 : Problématique et sous-questions de la thèse

Crédit : Romain Sordello

La première question sera abordée dans cette thèse en mobilisant deux approches : des expérimentations *ex-situ/in-situ* et des synthèses bibliographiques (revues systématiques). La deuxième question sera abordée à travers une démarche d'ingénierie écologique (transfert des connaissances vers la sphère appliquée).

Pour définir précisément le travail de thèse, nous allons maintenant dresser un état des lieux des savoirs et des pratiques afin de mettre en exergue les manques relativement à ces deux sous-questions, respectivement dans les sections II et III qui suivent.

II. Fondements scientifiques : les pollutions sensorielles peuvent-elles être sources de disparition et de fragmentation des habitats ?

A. Des connaissances variables selon les pressions sensorielles

En ce qui concerne la lumière artificielle nocturne, la connaissance scientifique est abondante sur son impact sur les habitats et même sur la formation de barrières optiques pour la faune, un effet principalement lié au phototactisme (facteur d'attraction ou de répulsion).

Concernant les habitats, la lumière artificielle nocturne affecte leurs caractéristiques photiques, ce qui provoque leur évitement (Ditmer, Stoner, Francis, et al., 2021) ou au contraire contribue à un effet puits (Rodríguez et al., 2021). Des études ont montré que la pollution lumineuse réduit la qualité des habitats naturels pour certaines espèces sensibles ; comme des lucioles ou des chevreuils (Ciach & Fröhlich, 2019; Picchi et al., 2013). L'effet puits peut conduire quant à lui à des mortalités massives d'animaux tels que des insectes ou des oiseaux migrateurs (Boyes et al., 2021; La Sorte & Horton, 2021). La pollution lumineuse peut aussi avoir des effets indirects sur l'utilisation de l'espace en raison d'une réduction des ressources disponibles (B. Luo et al., 2021), d'une modification de la prédation (Czarnecka et al., 2019) ou d'une augmentation de la compétition (Salinas-Ramos et al., 2021), ce qui peut finalement restreindre les populations à des zones sombres relictuelles.

Vis-à-vis des déplacements, la lumière artificielle nocturne agit sur les flux des organismes de manière générale (Manfrin et al., 2017) ou à des moments spécifiques des cycles biologiques comme les mouvements d'immigration et émigration (Gaston & Bennie, 2014), la migration annuelle (La Sorte, Johnston, et al., 2022) ou la dispersion (Beier, 1995; Wilson et al., 2018). Dans un premier article de revue de littérature, nous avons posé il y a déjà quelques années les principes de base qui expliquent que la lumière artificielle peut constituer une barrière paysagère (Sordello, 2017a). Cette fragmentation de l'espace peut se faire là encore par effet d'attraction (Eisenbeis, 2006) ou de répulsion (Vowles & Kemp, 2021). Les infrastructures éclairées (routes, ponts) peuvent être difficilement traversées par diverses espèces comme des insectes ou des chauves-souris (Barré et al., 2021; Degen et al., 2016; Hale et al., 2015; Málnás et al., 2011). Par exemple, la migration de crapauds vers et depuis leurs lieux de reproduction est entravée (Van Grunsven et al., 2017). L'utilisation d'ouvrages de franchissement construits pour restaurer la connectivité peut être réduite (Bhardwaj et al., 2020; Bliss-Ketchum et al., 2016). La lumière artificielle entre aussi en

synergie avec la fragmentation physique des habitats, par exemple en piégeant des coléoptères poussés à quitter leur *patch* de forêt devenu trop petit et isolé (Camacho et al., 2021).

Moins de littérature existe sur l'impact du bruit artificiel dans le domaine de l'écologie spatiale qui nous intéresse ici (domaines vitaux, sélection d'habitats, dispersion, etc.). Une étude montre que le bruit freine les déplacements, en interaction avec le type d'occupation du sol, chez les amphibiens (Nakano et al., 2018). Le bruit agit comme la lumière par le biais du tactisme ; en l'occurrence, les études ont tendance à démontrer un phonotactisme négatif. Autrement dit, les sons d'origine humaine sont évités, aboutissant à une perte d'habitats et potentiellement à une segmentation de l'espace. Par exemple, le bruit du trafic routier réduit l'usage des habitats adjacents chez des oiseaux (Ware et al., 2015) ou des écureuils (H. L. Chen & Koprowski, 2015). La probabilité de présence des oiseaux forestiers est ainsi 10 fois plus faible dans ces zones perturbées que dans des zones calmes (Goodwin & Shriver, 2011). Les espèces à large domaine vital - comme les grands mammifères - voient leurs habitats potentiels particulièrement réduits sous l'effet du bruit (Rabanal et al., 2010). Cette aversion au bruit anthropique est mise en évidence pour des habitats :

- d'alimentation : à titre d'exemple, au-delà de 70 dB un patch d'habitat devient inhospitalier pour l'alimentation des cerfs de Virginie (*Odocoileus virginianus*), amenant les individus à changer d'habitats de nourrissage (Drolet et al., 2016). Autre exemple, des singes délaissent totalement les zones urbaines bruyantes même si elles sont riches en nourriture (Duarte et al., 2011),
- de reproduction : par exemple, des passereaux s'implantent préférentiellement dans les zones calmes pour nicher (Halfwerk et al., 2016; Injaian et al., 2018).

Une étude a été réalisée *ex-situ* à partir d'un dispositif expérimental mimant un réseau écologique simplifié c'est-à-dire offrant la possibilité à des oiseaux de choisir entre deux "*patch* d'habitat", l'un exposé à du bruit et l'autre non, séparés par un "corridor". L'expérience répliquée deux fois montre que 1/ l'habitat bruyant et l'habitat calme sont choisis de manière équivalente la première fois par les oiseaux 2/ les oiseaux ayant choisi l'habitat bruyant sont beaucoup plus vigilants, ce qui se traduit par une recherche de nourriture moins efficace et 3/ la deuxième fois les individus choisissent prioritairement l'habitat calme, mettant en évidence une forme d'apprentissage par l'expérience (Evans et al., 2018).

Enfin, concernant les odeurs anthropiques, la connaissance paraît balbutiante. Comme nous l'avons déjà souligné, quelques études indiquent que les molécules odorantes issues d'activités anthropiques influent sur les organismes terrestres. La question se pose donc de savoir si ce brouillage peut aussi prendre la forme d'une fragmentation du paysage. Par exemple, on pourrait supposer que la fragmentation d'une route soit davantage liée à ses effluves d'hydrocarbures qu'à son bitume pour des espèces volantes mobilisant fortement l'odorat.

B. Les manques de connaissance auxquels la thèse va s'intéresser

Nous constatons que des justifications scientifiques existent pour désigner les pollutions sensorielles comme des sources de perte et de fragmentation des habitats. Toutefois, ce niveau de

connaissance est très inégal entre les trois pressions sensorielles considérées, selon un gradient décroissant lumière, bruits, odeurs.

Si la connaissance est déjà avancée pour la lumière artificielle nocturne, un déficit de connaissances primaires (études) ou secondaires (revues de littérature) reste marqué pour certains groupes biologiques.

C'est le cas notamment des mammifères terrestres tels que les ongulés et les carnivores (petits, moyens, grands). Plusieurs revues de littérature soulignent le manque d'études sur ces taxons en comparaison à d'autres groupes comme les oiseaux, les amphibiens, les poissons ou les insectes (Pérez Vega et al., 2022; Sanders et al., 2021). Parmi les mammifères, les études se concentrent visiblement sur les micromammifères (Bird et al., 2004; Zhang et al., 2020; Zollner & Lima, 1999) ou sur les chauves-souris (Dzul-Cauich & Munguía-Rosas, 2022; Voigt et al., 2021). Cette situation est problématique sachant que 3624 espèces de mammifères terrestres dans le monde ont connu une augmentation de l'intensité lumineuse moyenne dans leur aire de répartition contre seulement 41 espèces ayant connu une diminution (Duffy et al., 2015). À l'échelle des États-Unis, la pollution lumineuse a fragmenté entre 2012 et 2018 la plupart des aires de répartition des mammifères, créant des reliquats d'obscurité isolés (Ditmer, Stoner, & Carter, 2021). **C'est donc vers ce groupe des mammifères terrestres que nous nous tournerons dans le cadre de cette thèse pour approfondir l'état des connaissances à la fois sous forme de recherche primaire (étude expérimentale) et de recherche secondaire (revue de littérature).**

Les revues de littérature récentes sur la pollution lumineuse font aussi état de peu de publications sur les rapaces nocturnes (*Strigiformes*) alors même que certaines de ces revues visent spécifiquement les oiseaux (Adams et al., 2021; Falcón et al., 2020; Svechkina et al., 2020). Les études collectées concernent principalement les passereaux. La recherche sur les effets de la pollution lumineuse sur l'avifaune s'est manifestement focalisée sur des phénomènes précis comme la migration (Cabrera-Cruz et al., 2018; Korpach et al., 2022; La Sorte, Lepczyk, et al., 2022), les collisions (Longcore et al., 2013) ou la perturbation des oiseaux diurnes (impacts sur l'immunité, la reproduction, etc.) (Da Silva & Kempnaers, 2017; de Jong et al., 2016; Holveck et al., 2019). Une récente revue de littérature conclut que les études examinant les impacts des pollutions sensorielles sur les rapaces (diurnes et nocturnes) sont rares (McClure et al., 2022). Cette situation est étonnante pour les *Strigiformes* aux mœurs essentiellement nocturnes. **Nous avons donc aussi décidé de considérer les rapaces nocturnes dans cette thèse pour compléter cet état des lieux sous forme de revue de littérature.**

Concernant le bruit, la connaissance de l'effet du bruit sur la biodiversité n'apparaît pas capitalisée de manière récente et complète. Des revues ou méta-analyses ont été publiées mais la plupart ne concernent qu'un seul groupe biologique - par exemple les oiseaux (Patricelli & Blickley, 2006) ou les poissons (Popper & Hastings, 2009) - ou un type précis de réponses comme l'ajustement des vocalisations (Duquette et al., 2021; L. Gomes et al., 2022; Roca et al., 2016). Ceci empêche d'appréhender plus exhaustivement l'effet de la pollution sonore sur la faune sauvage et de pouvoir comprendre son influence sur l'occupation de l'espace, la disparition et la fragmentation des

habitats. **Nous faisons donc le choix dans cette thèse de dresser un panorama plus complet et récent sur le sujet.**

Par ailleurs, nous identifions déjà que certains types de bruit sont régulièrement traités dans les recherches secondaires ; notamment le bruit des transports a fait l'objet de multiples revues (Bednarz, 2021; Dooling & Popper, 2007; Kociolek et al., 2011; Münzel et al., 2018; Oden et al., 2020). **Dans cette thèse nous souhaitons donc capitaliser plus spécifiquement sur les effets de deux types de bruits qui nous semblent plus rarement considérés : les bruits des éoliennes et les bruits récréatifs.** Ces deux sources de bruit soulèvent des enjeux importants avec la montée en puissance des énergies renouvelables, d'une part, et de la fréquentation grandissante des milieux naturels, d'autre part.

Enfin, des synthèses bibliographiques font ressortir des manques d'études primaires sur certains groupes biologiques ; c'est le cas globalement des taxons d'invertébrés (Radford, 2012; Shannon, McKenna, et al., 2016). Cette situation est problématique compte tenu de la capacité d'audition de ces espèces qui les rendent effectivement susceptibles d'être affectées par les bruits anthropiques (Classen-Rodríguez et al., 2021; Morley et al., 2014; Raboin & Elias, 2019). **Nous choisissons donc dans cette thèse de contribuer à cet effort de connaissances en nous intéressant spécifiquement aux araignées par le biais d'une étude expérimentale.**

En ce qui concerne les odeurs, nous voyons qu'un certain parallélisme est attendu avec les effets connus de la lumière artificielle et du bruit mais nous avons vu que la connaissance reste embryonnaire sur l'impact des odeurs anthropiques. **Nous proposons donc d'établir un premier état des lieux des effets**, y compris potentiels, des odeurs anthropiques sur les organismes afin de mieux apprécier leur impact éventuel sur la disparition et la fragmentation des habitats.

III. Modalités opérationnelles : une prise en compte balbutiante, les trames écologiques en embuscade

A. Comment les pollutions lumineuses, sonores et olfactives sont-elles considérées aujourd'hui ? De la politique au terrain

1) Pollution lumineuse : la France à l'avant garde

La France est déjà engagée dans la lutte contre les nuisances lumineuses et se retrouve même pionnière sur ce sujet à l'échelle mondiale, notamment par une réglementation poussée, une prise en compte avancée dans les territoires ou encore des démarches de labellisation répandues. Elle compte aussi plusieurs associations de protection de la nature fortement engagées sur cette thématique à l'échelle nationale et sur les territoires (FNE, Association nationale pour la protection du ciel et de l'environnement nocturne ANPCEN, LPO).

Depuis le Grenelle de l'environnement (2007), le Code de l'environnement prévoit que « *pour prévenir ou limiter les dangers ou trouble excessif aux personnes et à l'environnement causés par les émissions de lumière artificielle [...] des prescriptions peuvent être imposées, pour réduire ces émissions,*

aux exploitants ou utilisateurs de certaines installations lumineuses [...]» (article L583-1). Une série de décrets et d'arrêtés ministériels ont été publiés pour mettre en œuvre cette politique publique. Notamment, un arrêté ministériel structurant date de décembre 2018¹⁸ et impose des prescriptions temporelles et/ou techniques par catégorie d'usage de l'éclairage (voir le décryptage du Cerema pour plus d'informations¹⁹). Notons aussi que la loi pour la reconquête de la biodiversité, de la nature et des paysages (loi n° 2016-1087 du 8 août 2016)²⁰ - dite "loi biodiversité" - a souligné dans le Code de l'environnement que les paysages - patrimoine commun de la nation depuis la loi de 1976 sur la protection de la nature²¹ - pouvaient être diurnes et nocturnes (article L110-1), ce qui représente en creux une reconnaissance juridique de ces derniers.

Dans les territoires, des réflexions autour de l'environnement nocturne et des démarches pour limiter les pollutions lumineuses sont engagées depuis plusieurs années. Les parcs naturels régionaux et les parcs nationaux ont été des territoires avant-gardistes (à titre d'exemple le parc naturel régional des Causses du Quercy travaille à la protection du ciel noir quasiment depuis sa création en 1999 avec des premières actions menées dès 2005)²². Des milliers de communes pratiquent de manière volontaire l'extinction de leur éclairage public en cœur de nuit (au moins 8 000 et potentiellement 12 000 selon l'ANPCEN). Plusieurs villes et métropoles ont développé des plans et programmes pour la modernisation de leur parc d'éclairage, pour tendre vers des parcs répondant mieux aux usages, moins consommateurs d'énergie et plus respectueux de la biodiversité (voir par exemple le travail effectué sur la Métropole Nice Côte d'Azur²³). Des établissements publics comme le Cerema accompagnent ces collectivités, notamment par la mise à disposition de documentation (voir par exemple les fiches AUBE²⁴). "L'urbanisme lumière" est apparu comme un nouveau champ disciplinaire visant à planifier l'éclairage public sur le territoire d'une collectivité en tenant compte des différents enjeux, au travers des Plans lumières, des Schémas Directeurs d'Aménagement Lumière (SDAL) ou encore des Schémas de Cohérence d'Aménagement Lumière (SCAL) (Narboni, 2023; Narboni & Guérard, 2021). Ces plans tiennent de plus en plus systématiquement compte des enjeux de biodiversité, y compris sur des territoires des urbains où les besoins en éclairage sont forts et où s'entremêlent parfois des problématiques d'insécurité ; voir par exemple le Plan lumière de la métropole de Montpellier adopté en 2023 (MONTPELLIER MÉDITERRANÉE MÉTROPOLE, 2023), le SCAL de Grand Paris Seine Ouest ou encore le SDAL de Plaine Commune²⁵. Depuis déjà plusieurs années les professionnels de

¹⁸ Arrêté du 27 décembre 2018 relatif à la prévention, à la réduction et à la limitation des nuisances lumineuses.

<https://www.legifrance.gouv.fr/loda/id/JORFTEXT000037864346/>

¹⁹ <https://www.cerema.fr/fr/actualites/decryptage-arrete-ministeriel-nuisances-lumineuses-contexte>

²⁰ <https://www.legifrance.gouv.fr/loda/id/JORFTEXT000033016237>

²¹ <https://www.legifrance.gouv.fr/loda/id/LEGITEXT000006068553>

²² <https://www.parcs-naturels-regionaux.fr/les-enjeux/energie-et-climat/protection-du-ciel-etoile-lumiere-sur-les-actions-des-parcs>

²³ <https://www.arbe-regionsud.org/Block/download/?id=183082&filename=110+-+%2820-07%29+N4CL+NCA+V4+CM.pdf>

²⁴ <https://www.cerema.fr/fr/centre-ressources/boutique/aube-amenagement-urbanisme-biodiversite-eclairage>

²⁵ <https://plainecommune.fr/projets/eclairage-public/>

l'éclairage, réunis notamment au sein de l'Association Française de l'Éclairage, ont pris pleinement conscience de la nécessité de tenir compte des impacts de l'éclairage sur la biodiversité (voir par exemple une journée nationale inédite organisée en 2017 ²⁶).

Enfin, la France se démarque aussi par l'ampleur des démarches de labellisations. L'ANPCEN organise depuis 2009 un concours permettant de valoriser les communes vertueuses, le concours Villes et Villages Étoilés. En 2020, 722 communes étaient labellisées de 1 à 5 étoiles selon l'ampleur de leurs actions en faveur de la nuit ²⁷. Par ailleurs, plusieurs territoires (5 en 2023 et plusieurs territoires en cours de candidature) ont intégré le réseau des Réserves Internationales de Ciel Étoilé labellisées dans le monde par l'association *Dark Sky* (comptant 22 réserves en 2024) ²⁸, la première en France ayant été la réserve du Pic du Midi en 2013.

2) Pollution sonore : une approche en silo centrée sur la santé humaine

La pollution sonore attire l'attention des instances internationales depuis déjà plusieurs années. En 1996, la Commission européenne publiait un Livre vert sur *La politique future de lutte contre le bruit* (Commission Européenne, 1996). En 1999, l'Organisation Mondiale de la Santé (OMS) produisait un premier rapport avec des lignes directrices et des recommandations (World Health Organization, 1999), mis à jour en 2018 pour l'Europe (World Health Organization, 2018). Plus récemment, c'est le rapport *Frontières* de 2022 du Programme des Nations Unies pour l'Environnement (PNUE) qui a placé la pollution sonore à l'agenda des préoccupations internationales (Programme des Nations Unies pour l'environnement, 2022). Il ressort deux grands enseignements de ces diverses lignes directrices :

- elles sont bien souvent déclinées par types de bruit (transport, loisir, industrie, etc.), mettant en évidence l'absence d'une politique transversale et globale sur la pollution sonore.
- elles visent très peu les écosystèmes car leur motivation est avant tout de réduire les risques du bruit sur la santé humaine.

La France s'inscrit dans le sillage de ce constat international. Elle s'est, elle-aussi, saisie du sujet depuis déjà quelques années, avec une approche par types de bruit : bruits des transports, bruits des activités industrielles ou commerciales, bruits de voisinage. Par exemple, concernant les transports terrestres et aériens l'État français a mis en place une politique à la fois préventive et curative depuis la loi relative à la lutte contre le bruit (loi n°92-1444 du 31 décembre 1992) ²⁹ et ce cadre a été renforcé en 2002 par l'application de la directive 2002/49/CE du 25 juin 2002 ³⁰ sur l'évaluation et la gestion du bruit dans l'environnement. Concernant les bruits hors transport, une réglementation nationale fixe des niveaux d'émissions sonores maximum, notamment pour les

²⁶ https://www.e-afe.fr/wp-content/uploads/2017/11/Invitation_journee_AFE_MNHN_pollution_lumineuse_biodiversite_eclairage.pdf

²⁷ <https://www.ecologie.gouv.fr/label-villes-et-villages-etoiles-decouvrez-resultats-ledition-2019-2020>

²⁸ <https://darksky.org/what-we-do/international-dark-sky-places/all-places/>

²⁹ <https://www.legifrance.gouv.fr/loda/id/JORFTEXT000000179257/>

³⁰ <https://www.legifrance.gouv.fr/jorf/id/JORFTEXT000000337482>

activités industrielles, artisanales ou commerciales, les bars et discothèques, les activités de sports et de loisirs. Néanmoins, de manière concrète sur le terrain les actions de réduction des nuisances sonores semblent se limiter assez souvent à l'élaboration de murs antibruit (par exemple au bord des routes) pour réduire les nuisances sonores pour les habitants^{31 32 33} ; notons au passage que ces structures rajoutent des barrières physiques dans le milieu pour la faune.

In fine, la pollution sonore reste donc peu considérée du point de vue de la biodiversité. Pourtant, le Code de l'environnement se fixe bien comme objectif « *de prévenir, supprimer ou limiter la pollution sonore* » qu'il définit comme « *l'émission ou la propagation des bruits ou des vibrations de nature à présenter des dangers, à causer un trouble excessif aux personnes, à nuire à leur santé ou à **porter atteinte à l'environnement***. » (article L571-1), la biodiversité faisant partie de l'environnement. La pollution sonore est aussi précisément mentionnée - avec la pollution lumineuse - dans le Code de l'environnement en ce qui concerne la mer : « *La " pollution " consiste en l'introduction directe ou indirecte, par suite de l'activité humaine, de déchets, de substances, ou d'énergie, y compris de **sources sonores sous-marines ou de sources lumineuses d'origine anthropique**, qui entraîne ou est susceptible d'entraîner des effets nuisibles pour les ressources vivantes et les écosystèmes marins, et notamment un appauvrissement de la biodiversité, des risques pour la santé humaine, des obstacles pour les activités maritimes, et notamment la pêche, le tourisme et les loisirs ainsi que les autres utilisations de la mer, une altération de la qualité des eaux du point de vue de leur utilisation, et une réduction de la valeur d'agrément du milieu marin.* » (article L219-8).

Au niveau sociétal, le sujet prend de l'ampleur aujourd'hui tout en restant cantonné à des problématiques de nuisances pour les humains. Les conflits entre riverains qui surgissent régulièrement dans l'actualité en témoignent. On peut évoquer le procès très médiatique du coq Maurice de Rochefort en Charente-Maritime accusé de nuisances sonores par le voisinage, le tribunal ayant finalement donné raison à l'oiseau³⁴. Un autre exemple met en évidence la vision anthropocentrée accordée pour l'instant à cette problématique : après plusieurs années de procédures, les propriétaires d'une mare en Dordogne - occupée par des amphibiens jugés bruyants par les habitants voisins - ont été condamnés à la reboucher et donc à détruire l'habitat de ces espèces protégées³⁵.

La loi visant à définir et protéger le patrimoine sensoriel des campagnes françaises (loi n° 2021-85 du 29 janvier 2021)³⁶ vient introduire encore davantage d'ambiguïté. Cette loi a complété l'article

³¹ <https://www.lesechos.fr/pme-regions/ile-de-france/a-fontenay-sous-bois-un-mur-antibruit-se-construit-le-long-des-voies-du-rer-a-1948884>

³² <https://www.francebleu.fr/infos/transports/riverains-de-l-a31-champigneulles-aura-son-mur-anti-bruit-8268540>

³³ <https://www.lejournaltoulousain.fr/occitanie/herault/actualites-herault/mauguio-mur-antibruit-reduire-nuisances-rd189-249534/>

³⁴ <https://www.20minutes.fr/bordeaux/2597291-20190905-proces-maurice-coq-vole-plumes-gallinace-autorise-justice-continuer-chanter-bon-matin>

³⁵ <https://france3-regions.francetvinfo.fr/nouvelle-aquitaine/dordogne/perigord/biodiversite-la-justice-a-fini-par-avoir-la-peau-des-grenouilles-de-grignols-1988959.html>

³⁶ <https://www.legifrance.gouv.fr/jorf/id/JORFTEXT000043080343/>

L110-1 du Code de l'environnement, incluant ainsi les sons et les odeurs qui caractérisent les espaces, ressources et milieux naturels terrestres et marins, dans le patrimoine commun de la nation (au même titre que les paysages diurnes et nocturnes depuis la loi biodiversité de 2016, vu plus haut). A la suite de cette loi, les services régionaux de l'inventaire du patrimoine sous l'égide du Ministère de la culture ont ainsi le soin d'identifier et de qualifier l'identité culturelle des territoires ruraux, y compris leurs éléments sonores et olfactifs, pour contribuer à les valoriser. Si cette loi devait initialement viser des "symboles" ruraux (chant du coq, odeurs du fumier, sons des cloches), elle pourrait créer malgré elle une ouverture vers la reconnaissance de certains milieux semi-naturels (agricoles par exemple) et donc des cortèges d'espèces associés comme éléments du patrimoine sensoriel acoustique et olfactif.

3) Pollution olfactive : une considération marginale pour l'instant

La pollution olfactive apparaît comme la moins prise en compte des trois pollutions que nous traitons dans cette thèse. En France, la lutte contre les nuisances olfactives semble même avoir régressé au fil du temps. La loi relative à la lutte contre les pollutions atmosphériques et les odeurs (loi n°61-842 du 2 août 1961)³⁷ stipulait que : « *Les immeubles, établissements industriels, commerciaux, artisanaux ou agricoles, véhicules ou autres objets mobiliers possédés, exploités ou détenus par toutes personnes physiques ou morales, devront être construits, exploités ou utilisés [...] afin d'éviter les pollutions de l'atmosphère et les odeurs qui incommode la population, compromettent la santé ou la sécurité publique, ou nuisent à la production agricole, à la conservation des constructions et monuments ou au caractère des sites.* ». Ce texte, qui ne citait toutefois pas l'environnement, fut abrogé par la loi relative à la transparence et à la sécurité en matière nucléaire (loi n°2006-686 du 13 juin 2006)³⁸.

Aujourd'hui, une simple recherche sur Légifrance avec le terme "odeur" suffit à observer que cette mention est quasi inexistante de l'ensemble des Codes qui régissent notre droit positif et essentiellement abordée avec une vision anthropocentrée. On retrouve cet aspect ponctuellement :

- dans le Code de la Santé publique où les odeurs sont évoquées en association avec les pollutions atmosphériques : « [...] *les dispositions relatives à la lutte contre les pollutions atmosphériques et les odeurs, prises dans l'intérêt de la santé publique* [...] » (article L1335-1 Code de la Santé publique).

Depuis 2023, un décret portant sur des règles sanitaires d'hygiène et de salubrité des locaux d'habitation et assimilés (décret n° 2023-695 du 29 juillet 2023)³⁹ stipule que « **Les odeurs, éclairages, illuminations ou bruits, qu'une personne en soit à l'origine ou que ce soit par l'intermédiaire d'une personne ou d'une chose dont elle a la garde ou d'un animal placé sous sa responsabilité, ne peuvent, par leur intensité, leur durée ou leur répétition, porter atteinte à la qualité de l'air, à la**

³⁷ <https://www.legifrance.gouv.fr/loda/id/JORFTEXT000000684032/>

³⁸ <https://www.legifrance.gouv.fr/loda/id/JORFTEXT000000819043>

³⁹ <https://www.legifrance.gouv.fr/jorf/id/JORFTEXT000047903763>

tranquillité du voisinage ou à la tranquillité et la santé des occupants des locaux d'habitation. » (article R1331-39 Code de la santé publique).

- dans le Code minier où des infractions sont prévues, par exemple en cas de « *production ou détention de déchets dans des conditions de nature à polluer le sol, l'air ou les eaux, à entraîner des dommages sur la flore et la faune, à dégrader les sites ou les paysages, à engendrer des bruits ou des odeurs et, d'une façon générale, à porter atteinte à la santé de l'homme et à l'environnement.* » (article L512-2 du Code minier).

Sur le terrain, comme pour les nuisances sonores, les nuisances olfactives émergent elles-aussi comme un sujet sociétal mais pour le moment limité à la gêne des humains^{40 41}. On peut même évoquer ici un dossier ancien, un conflit local des années 1970-1990 lié à la fabrication des farines animales par une usine d'équarrissage implantée en Creuse, conflit devenu peu à peu un dossier national ; générant entre autres des nuisances olfactives insupportables - « *une puanteur écœurante qui vous réveillait en pleine nuit* » - due à la cuisson des carcasses (Nouaillas, 2019). Aujourd'hui, les nuisances olfactives se retrouvent régulièrement au cœur de conflits, notamment en milieu rural vis-à-vis des activités agricoles ou industrielles (élevage, équarrissage, etc.)^{42 43}. Plus récemment, la Cour de cassation a confirmé la condamnation d'un agriculteur de l'Oise à verser plus de 100 000 euros de dommages et intérêts à des riverains pour les nuisances causées par son exploitation⁴⁴. Ici aussi, la reconnaissance des odeurs comme patrimoine commun de la nation par la loi de 2021 évoquée précédemment est censée répondre à ce type de querelles. A noter qu'une proposition de loi « *visant à préserver les activités traditionnelles et usages locaux des actions en justice de voisins sensibles aux bruits et aux odeurs* » est actuellement à l'étude et pourrait ainsi légitimer, au titre de la tradition, certains bruits et certaines odeurs pourtant sources de nuisances⁴⁵.

Sur le plan opérationnel, les odeurs sont pour l'instant plutôt vues comme un levier d'ingénierie écologique, là encore dans une approche anthropocentrée de protection des cultures ou des stocks (Baker et al., 2007, 2008; S. C. Hansen et al., 2017). La diffusion d'odeurs, notamment d'huiles essentielles, est également expérimentée pour neutraliser les nuisances olfactives de certains sites

⁴⁰ https://actu.fr/ile-de-france/vernouillet_78643/odeur-insupportable-air-irrespirable-dans-les-yvelines-ils-veulent-que-cette-usine-parte-loin_60765592.html

⁴¹ <https://www.francebleu.fr/infos/environnement/mauvaises-odeurs-a-nice-l-enquete-est-terminee-il-n-y-a-pas-d-explications-scientifiques-3048060>

⁴² <https://www.francebleu.fr/infos/economie-social/l-usine-pfc-a-vaiges-doit-arreter-une-ligne-de-production-a-cause-d-odeurs-a-vomir-1664386285>

⁴³ <https://france3-regions.francetvinfo.fr/normandie/eure/evreux/video-mouches-rats-et-mauvaises-odeurs-les-riverains-excedes-par-les-nuisances-d-un-elevage-industriel-de-poules-2799914.html>

⁴⁴ <https://www.francebleu.fr/infos/faits-divers-justice/bruits-et-mauvaises-odeurs-la-condamnation-d-un-agriculteur-de-l-oise-confirnee-en-cassation-4652850>

⁴⁵ https://www.assemblee-nationale.fr/dyn/16/textes/l16b0996_proposition-loi

agricoles ⁴⁶ ou industriels (décharge, station d'épuration, complexe pétrochimique, usine agro-alimentaire) ⁴⁷.

En résumé, la lutte contre les odeurs ne fait pour l'instant l'objet d'aucune réelle politique publique environnementale visant à protéger la communication olfactive des espèces, pas plus que d'actions de terrain.

B. Prise en compte dans les politiques de trames écologiques

1) La Trame noire : une trame sensorielle précurseur ouvrant la voie aux multitrames

Comme nous l'avons vu en partie 1, les infrastructures vertes en France et à l'international se sont construites en faisant totalement abstraction de la dimension sensorielle. Toutefois, une réflexion chemine en France concernant la pollution lumineuse depuis une dizaine d'années. Dans sa thèse, intitulée *Sauver la nuit*, Samuel Challéat a posé en 2010 les premiers jalons conceptuels d'un élargissement de la Trame verte et bleue en suggérant de « *constituer un réseau de nuit noire* » et notamment de « *développer, en milieu urbain, une Trame Verte, Bleue...et Noire* » (Challéat, 2010). Une Trame noire a été identifiée pour la première fois en 2012 par l'agence de concepteurs lumière⁴⁸ *Concepto* dans le Schéma Directeur d'Aménagement Lumière de la ville de Rennes (pages 13-19 : *La trame noire*) (Narboni et al., 2014). Une démarche pionnière est aussi à noter dans le parc naturel régional des Causses du Quercy qui a cherché à identifier des enjeux à l'interface entre sa Trame verte et bleue et la pollution lumineuse en 2012 (Granier, 2012). Ces initiatives ont été des précurseurs, mais à cette époque la thématique n'était pas réellement mûre pour soutenir cette dynamique, les acteurs se focalisant tout d'abord sur la fragmentation physique des milieux (comme nous l'avons vu en Partie 1 Section V). Un bilan de la première génération des trames vertes et bleues régionales (SRCE) a montré que, si les régions avaient déjà conscience des problèmes posés par la pollution lumineuse, elles n'ont pas intégré cette pression dans l'identification de leurs continuités écologiques (Figure I.F39) (Sordello, 2015).

Depuis, l'idée de prendre en compte la pollution lumineuse dans la Trame verte et bleue a progressé au gré des initiatives de collectivités avant-gardistes dans des contextes aussi variés que des métropoles (comme à Lille avec l'expérience du bureau d'études Biotope) ou des parcs nationaux, comme dans le parc national des Pyrénées (Sordello et al., 2018). Des propositions méthodologiques ont été formulées en 2017 (Sordello, 2017c) et les modalités d'une déclinaison de la politique TVB à la dimension nocturne - via la Trame noire - ont alors été posées (Sordello, 2017d). Dans ce processus d'innovation, les concepteurs lumière, les bureaux d'études en cartographie de pollution lumineuse et en écologie jouent un rôle clef en développant des méthodes et en les expérimentant sur le

⁴⁶ https://www.francetvinfo.fr/economie/emploi/metiers/agriculture/on-est-envahis-par-des-odeurs-de-fiente-poursuivi-a-cause-des-effluves-de-ses-canards-un-agriculteur-installe-des-diffuseurs-d-huile-essentielle_3565295.html

⁴⁷ <https://www.tracescritesnews.fr/actualite/depuis-l-alsace-westrand-chasse-loin-les-mauvaises-odeurs-118414>

⁴⁸ Métier original, correspondant à des profils variés (architecte, paysagiste, urbaniste). Les concepteurs lumière conçoivent et réalisent les projets d'éclairage, notamment en extérieur. Ils sont représentés par l'Association des Concepteurs lumière et Eclairagistes (ACE).

terrain, pour des espaces naturels et des collectivités de toutes tailles, par exemple à Marne-et-Gondoire, Metz, Bordeaux, Saint-Etienne (Terroïko, 2021-2023).

Aujourd'hui, nous nous situons à un moment charnière où cette notion de Trame noire a suscité beaucoup d'appétence et ne demande qu'à diffuser largement dans tous les territoires. Pour ce faire, un accompagnement scientifique et technique des collectivités paraît nécessaire afin de transposer les concepts et propositions scientifiques vers la sphère opérationnelle. Les enjeux sont forts : un croisement entre les données des SRCE (Figure I.F11) et les données de pollution lumineuse (Figure I.F32) montre que le fonctionnement des continuités écologiques régionales est dégradé la nuit pour une bonne partie d'entre elles (Figure I.F40).

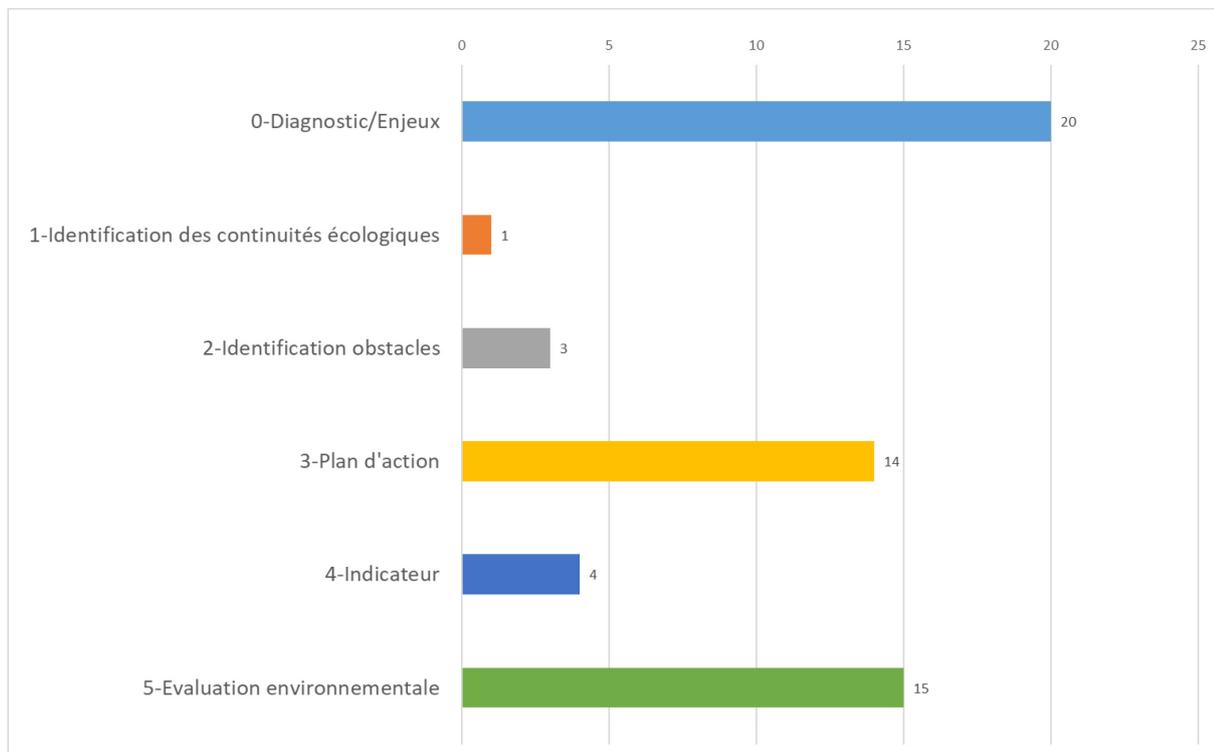


Figure I.F39 : Nombre de régions ayant intégré en 2015 la pollution lumineuse au cours de 6 étapes du SRCE

Source : Sordello, 2015

Dans le même temps, le socle législatif et réglementaire qui sous-tend cette Trame noire reste très précaire. En 2016, la "loi biodiversité" a modifié l'article L371-1 du Code de l'environnement qui décrit les objectifs de la TVB. Il est ainsi désormais précisé : « *La trame verte et la trame bleue ont pour objectif d'enrayer la perte de biodiversité en participant à la préservation, à la gestion et à la remise en bon état des milieux nécessaires aux continuités écologiques, tout en prenant en compte les activités humaines, et notamment agricoles, en milieu rural ainsi que la gestion de la lumière artificielle la nuit* ». Cette formulation retenue par le législateur reste ambiguë, pouvant laisser penser que la lumière artificielle s'impose à la TVB comme une contrainte pour tenir compte des activités humaines, et non l'inverse.

En ce qui concerne les ON TVB (rappelons-le il s'agit du document-cadre national de la politique TVB en France), leur première version adoptée par décret en 2014 ne comportait qu'une mention

de la pollution lumineuse, présentée alors comme un effet connexe de l'urbanisation (Partie 1 / Objectif 5 des ON TVB) : « *maîtriser l'urbanisation et l'implantation des infrastructures et d'améliorer la perméabilité des infrastructures existantes* » [...] « *en intégrant des problématiques connexes à l'urbanisation, notamment la pollution lumineuse* ». En 2019, les ON TVB ont été renforcées sur cet aspect, notamment dans la définition de ce que peut être un obstacle aux continuités écologiques. Un obstacle est donc maintenant défini comme « *un élément d'origine anthropique ou une partie de territoire anthropisé qui a pour conséquence de fragmenter les habitats et de limiter ou de rendre impossible son franchissement par certaines espèces. Il peut être ponctuel, linéaire ou surfacique et de diverses natures (infrastructure, barrage, milieux dégradés, paysages simplifiés, sols artificialisés ou anthropisés, pollution lumineuse, chimique, sonore, etc.)* ».

Pour autant, le terme de "Trame noire" (ou "Trame nocturne", "Trame sombre") n'apparaît actuellement dans aucun texte de portée législative ou réglementaire.

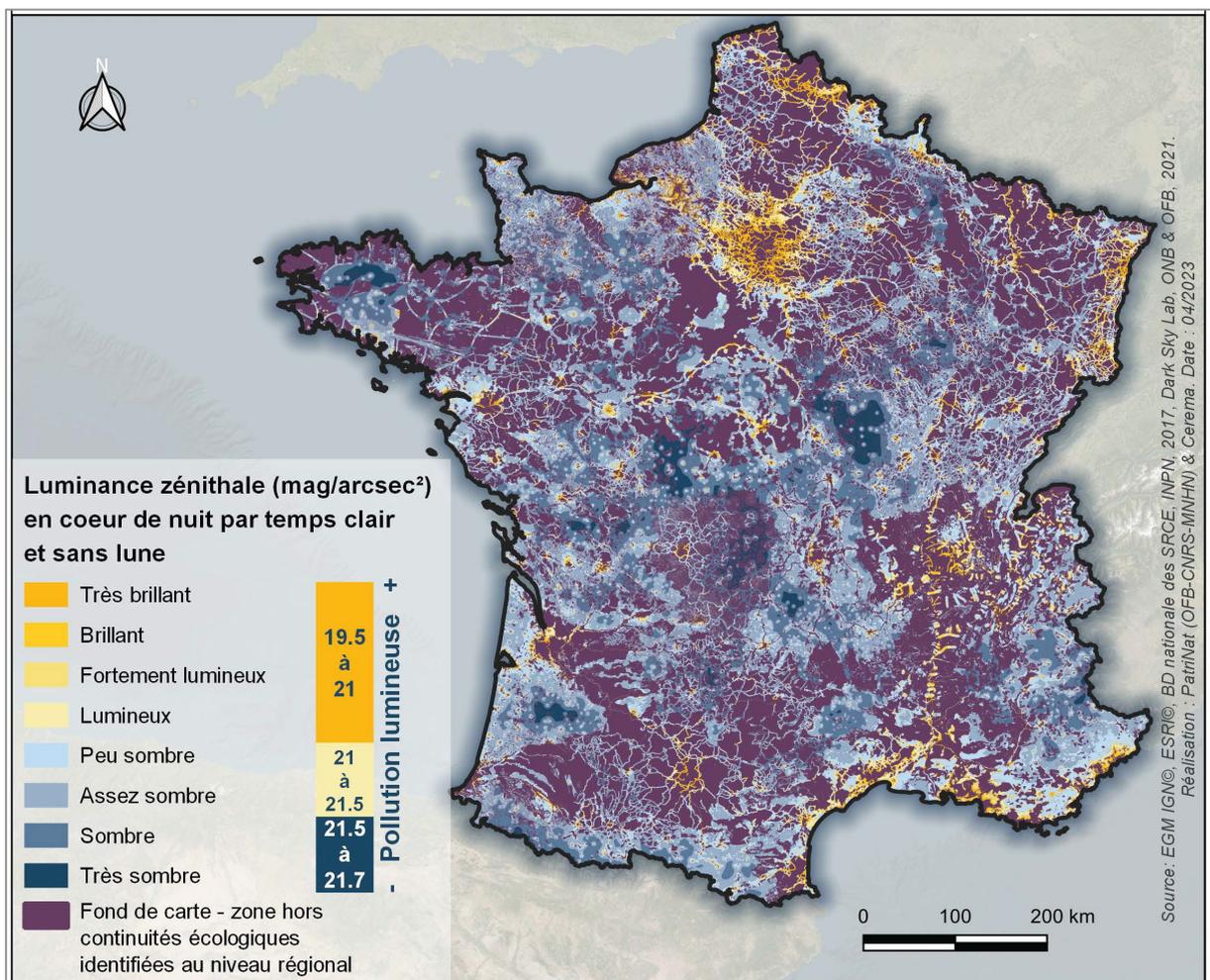


Figure I.F40 : Niveaux de pollution lumineuse au sein des continuités écologiques régionales
Crédit : Vanessa Rael (Cerema), 2023

Source : Données des SRCE 2013-2016 et indicateur de pollution lumineuse ONB 2021

En résumé, la Trame noire - prise en compte de la pollution lumineuse dans les politiques de trames écologiques - est une proposition déjà avancée en France depuis plusieurs années, qui a peu à peu été conceptualisée et expérimentée sur plusieurs territoires. Néanmoins, nous identifions un

Introduction générale

manque de cadre juridique et un manque d'accompagnement des collectivités pour que cette démarche monte réellement en puissance, et c'est ce à quoi cette thèse va essayer de contribuer. Par ailleurs, la notion de Trame noire est pour l'instant développée uniquement en France, sans résonance internationale dans les *Green Infrastructure*. Le seul exemple connu en dehors du territoire français concerne le canton de Genève en Suisse (Ranzoni et al., 2019). La Trame noire ne figure pas dans la doctrine européenne ni internationale. Récemment, les "réseaux écologiques noirs" (traduit de l'anglais « *dark ecological network* ») ont été proposés comme un moyen de répondre tout autant à des questions sociétales qu'écologiques (« *the dark ecological network in response to societal and ecological issues* ») (Challéat et al., 2021). Nous mettons donc en évidence un besoin de dissémination du concept de trames noires à l'échelle internationale, comme prolongation des politiques de *Green infrastructure*, dans une perspective de préservation et de restauration des continuités écologiques nocturnes.

Concernant le bruit, l'intégration de cette pollution sensorielle dans les trames écologiques reste exceptionnelle. Une première initiative, sous l'appellation "Trame blanche", a été menée par le parc naturel régional du Golfe du Morbihan en 2018 (Figure I.F41) (Le Bougnec, 2018), qui n'a malheureusement pas trouvé beaucoup d'écho par la suite.

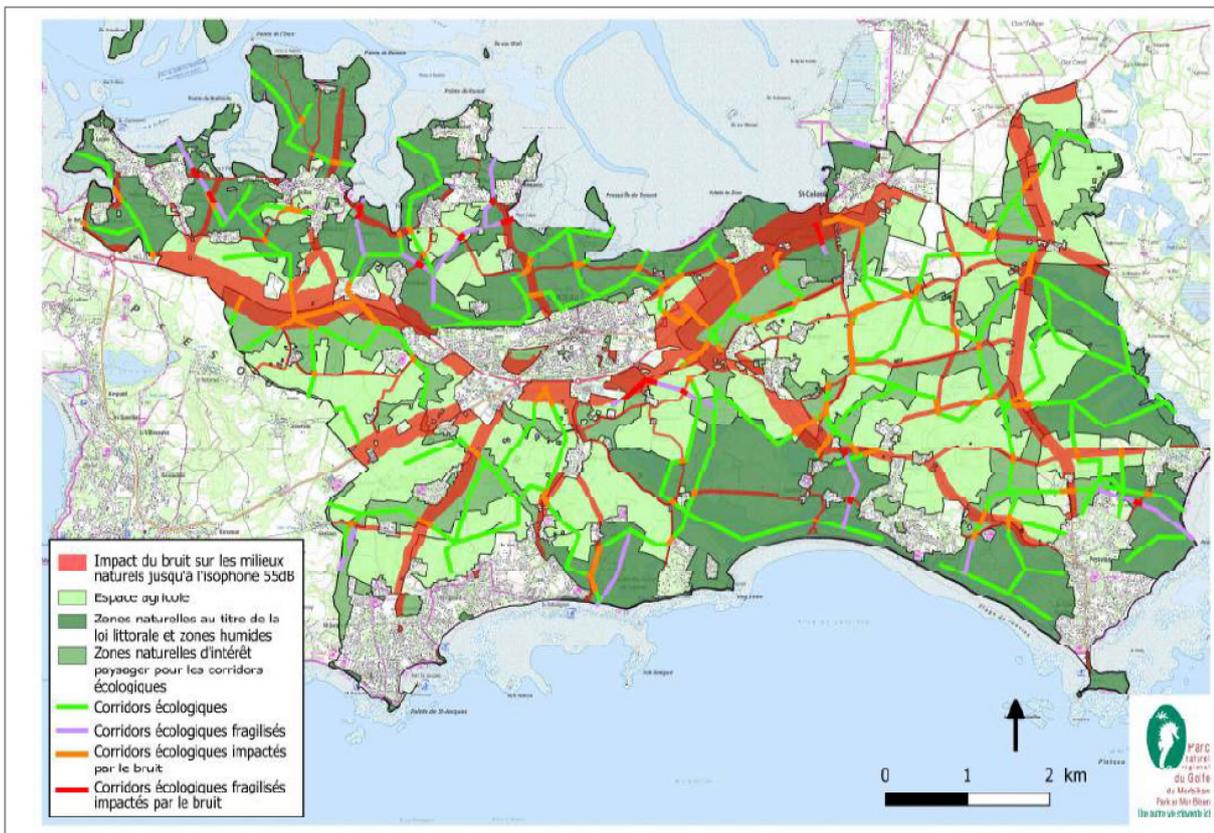


Figure I.F41 : Exemple de cartographie des continuités écologiques affectées par le bruit, réalisée par le parc naturel régional du Golfe du Morbihan

Source : Le Bougnec, 2018

C'est pour le moment le concept de "zones calmes" ou "zones de quiétude" qui suscite davantage d'intérêt auprès des gestionnaires d'espaces naturels. L'idée est de préserver certains secteurs du

dérangement acoustique (par un système de signalétique préventive vis-à-vis des usagers de la nature, voire de zones où la fréquentation humaine est interdite). Par exemple, dans le parc naturel régional du Ballon des Vosges divers sites (Natura 2000, réserves naturelles, réserves biologiques) ont été identifiés comme des zones de quiétude où des restrictions s'appliquent aux activités humaines bruyantes ⁴⁹. Depuis 2014 déjà, la Commission européenne recommande les zones de quiétude pour garantir la tranquillité de la faune (Nugent et al., 2014). Cette approche constitue ainsi une première démarche spatialisée de prise en compte de la pollution sonore sur les écosystèmes, mais sans aller à ce stade vers la notion de réseau écologique (connectivité).

Enfin, la prise en compte des odeurs anthropiques dans les continuités écologiques est pour l'instant inexistante.

Pour résumer, à l'instar des connaissances scientifiques, le niveau d'avancement des réflexions et des projets est très variable dans la sphère opérationnelle. La Trame noire apparaît ainsi comme une trame avant-gardiste qui peut servir de base à une réflexion plus large sur la prise en compte des pollutions sensorielles dans les trames écologiques. Nous pensons que la dynamique est désormais mûre pour élargir la démarche débutée sur la Trame noire aux bruits et aux odeurs. Dans cette thèse, nous allons donc adopter une stratégie à plusieurs niveaux :

- pour la trame noire nous allons surtout mettre l'accent sur le cadre national et sur la dissémination des concepts à la fois auprès des acteurs opérationnels français et auprès de la communauté internationale.
- pour les trames sonore et olfactive nous proposerons un développement conceptuel en nous basant sur les acquis de la Trame noire.

2) **Mettre en œuvre des trames sensorielles : exemple des lumières clignotantes**

Nous avons montré en partie 1 que les politiques de trames écologiques se traduisent généralement par des cartographies de continuités écologiques (réservoirs et corridors) à préserver ou restaurer. Des actions de mises en œuvre sont donc ensuite requises, notamment dans le cas où un besoin de restauration a été identifié. Pour les infrastructures vertes, nous avons décrit tout un éventail d'actions possibles (replantations, gestion forestière, ouvrages de franchissement, effacement d'obstacles, etc.). La mise en œuvre des trames écologiques pour préserver ou restaurer des paysages sensoriels perméables se pose donc à son tour. Autrement dit, comment agir pour réduire ces émissions de pollutions, si possible à la source ?

Dans cette thèse, nous prendrons le cas de la gestion de la lumière artificielle nocturne. Il existe là aussi une large gamme d'actions possibles pour mieux gérer l'éclairage nocturne dans les continuités écologiques (Sordello, 2018).

Ces actions peuvent être regroupées en trois axes : temporel (horaires d'allumage/extinction), spatial (ex : positionnement des sources lumineuses par rapport aux milieux naturels) et technique

⁴⁹ <https://quietudeattitude.fr/ballons-vosges/je-localise-les-zones-sensibles/>

Introduction générale

(ex : composition spectrale des flux lumineux) (Figure I.F42). Certains paramètres de l'éclairage font ainsi déjà l'objet d'attention depuis longtemps, tant par les scientifiques que par les fabricants, les concepteurs lumière ou les collectivités : coupure de l'éclairage en cœur de nuit (Azam et al., 2015), modulation de l'éclairage en fonction des besoins (Bolliger et al., 2020), installations de sources lumineuses à température de couleur plus basse (Longcore et al., 2015), réduction des quantités de lumière émises (Lacoeuilhe et al., 2014).

En revanche, le fait qu'une lumière soit clignotante ou non est un paramètre ignoré. Pourtant, de multiples sources lumineuses sont volontairement intermittentes (signalétique, éoliennes, phares, enseignes et publicités, décoration, etc.) ou possèdent un scintillement imperceptible à l'œil humain (phénomène appelé *flicker*). Or, la littérature montre que cette modulation temporelle n'est pas anodine pour le vivant, elle peut engendrer des effets additionnels sur la faune (Barroso et al., 2017; Sautter et al., 2008). Cela dépend des capacités visuelles des animaux et en particulier de la fréquence de fusion critique (CFF) telle que décrite en partie 2 - fréquence au-dessous de laquelle un individu perçoit toute lumière comme continue - et qui est propre à chaque espèce (Inger et al., 2014). Dans cette thèse nous souhaitons donc approfondir ce sujet innovant, en déroulant un processus complet depuis la connaissance des impacts des lumières clignotantes sur la biodiversité jusqu'à leur prise en compte dans la Trame noire.

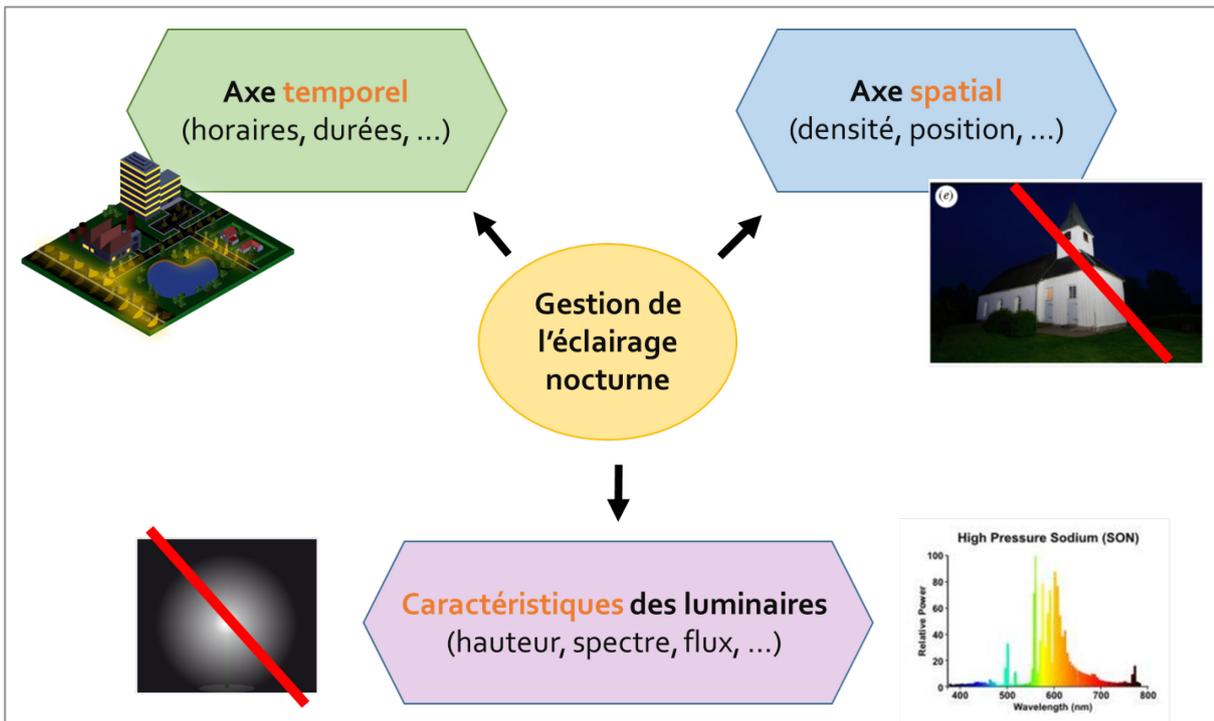


Figure I.F42 : Mesures de gestion de l'éclairage nocturne présentées selon trois axes
Crédit : Romain Sordello

IV. Plan de thèse

Au terme de cette introduction, nous présentons ici le plan de la thèse avec ses différents chapitres (Figure I.F43).

- Le chapitre 1 est un chapitre méthodologique qui présente plus en détails les méthodes mobilisées dans cette thèse.
- Dans un premier temps nous nous intéresserons aux connaissances scientifiques (première sous-question de notre problématique : "pourquoi"). Ceci fera l'objet des chapitres 2 et 3.

Dans le chapitre 2 nous contribuerons à l'acquisition de connaissances nouvelles concernant les pressions anthropiques sensorielles et les réseaux écologiques. Par de la recherche primaire basée sur une approche expérimentale nous questionnerons :

- l'impact du bruit anthropique sur les araignées.
- l'impact de la lumière artificielle nocturne sur les mammifères moyens terrestres.

Nous nous intéresserons aux conséquences en termes de lieux de vie (en référence aux réservoirs de biodiversité) et de déplacements (en référence au rôle de corridor).

Dans le chapitre 3 nous prendrons du recul sur l'état des connaissances de l'impact de ces pressions anthropiques, au moyen de recherche secondaire (synthèses bibliographiques). Cela nous permettra de faire le point sur les effets des pollutions lumineuse, sonore et olfactive sur les réseaux écologiques, en nous intéressant notamment à des groupes biologiques orphelins (mammifères terrestres et rapaces nocturnes).

- Dans un second temps, nous aborderons le rôle des trames écologiques pour prendre en charge ces impacts (deuxième sous-question de la problématique : "comment"), par la planification et la gestion, en proposant des pistes et des outils grâce à une approche d'ingénierie écologique. Ce sera l'objet du chapitre 4.

Nous avons vu que le besoin est différent en fonction des trois pressions sensorielles auxquelles nous nous intéressons. Par conséquent, pour la Trame noire nous répondrons au besoin de consolidation du cadre national et de dissémination, à la fois auprès des acteurs opérationnels que de la communauté internationale. Puis, nous verrons comment élargir les trames écologiques à la prise en compte du bruit et des odeurs. Enfin, nous nous intéresserons à la mise en œuvre de ces nouvelles trames - par la gestion des pressions - avec l'exemple des lumières clignotantes.

- Nous finirons cette thèse par une discussion générale et une conclusion (chapitre 5).

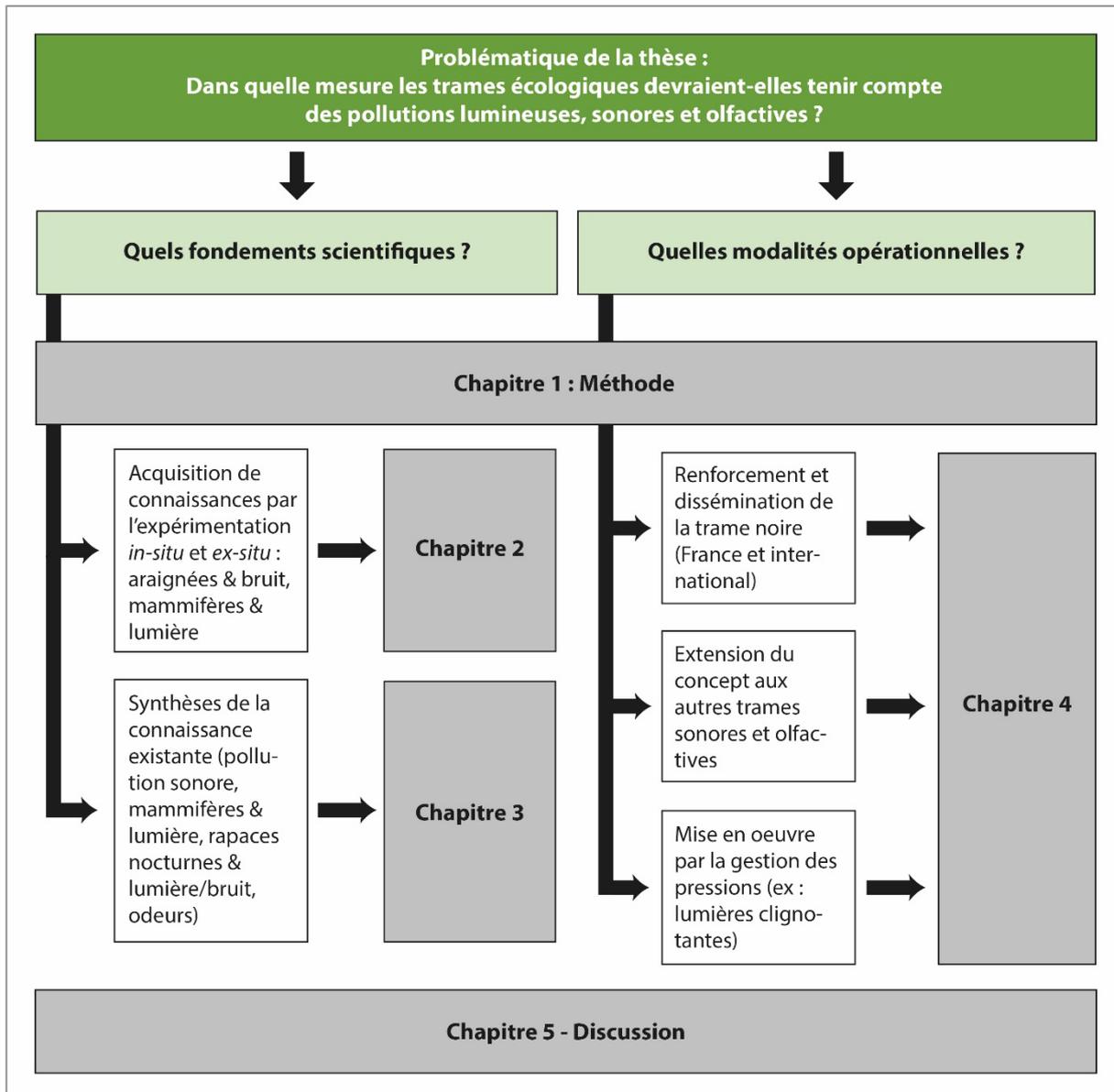


Figure I.F43 : Logigramme du plan de thèse

Crédit : Romain Sordello

Références citées

- Aars, J., & Ims, R. A. (1999). The Effect of Habitat Corridors on Rates of Transfer and Interbreeding between Vole Demes. *Ecology*, *80*(5), 1648–1655. <https://doi.org/10.2307/176553>
- Adams, C. A., Fernández-Juricic, E., Bayne, E. M., & St. Clair, C. C. (2021). Effects of artificial light on bird movement and distribution: A systematic map. *Environmental Evidence*, *10*(1), 37. <https://doi.org/10.1186/s13750-021-00246-8>
- Adler, H. J. (1996). Tectorial membrane repair in the quail following multiple exposures to intense sound. *Audiology and Neuro-Otology*, *1*(2), 65–79. <https://doi.org/10.1159/000259186>
- Aguilar, R., Ashworth, L., Galetto, L., & Aizen, M. A. (2006). Plant reproductive susceptibility to habitat fragmentation: Review and synthesis through a meta-analysis. *Ecology Letters*, *9*(8), 968–980. <https://doi.org/10.1111/j.1461-0248.2006.00927.x>
- Aihara, I., De Silva, P., & Bernal, X. E. (2016). Acoustic Preference of Frog-Biting Midges (*Corethrella* spp) Attacking Túngara Frogs in their Natural Habitat. *Ethology*, *122*(2), 105–113. <https://doi.org/10.1111/eth.12452>
- Aikens, E. O., Wyckoff, T. B., Sawyer, H., & Kauffman, M. J. (2022). Industrial energy development decouples ungulate migration from the green wave. *Nature Ecology & Evolution*, *6*(11), 1733–1741. <https://doi.org/10.1038/s41559-022-01887-9>
- Åkesson, S., Boström, J., Liedvogel, M., & Muheim, R. (2014). Animal navigation. In L.-A. Hansson & S. Åkesson (Eds.), *Animal Movement Across Scales* (pp. 151–178). Oxford University Press. <https://doi.org/10.1093/acprof:oso/9780199677184.003.0009>
- Alaasam, V. J., Liu, X., Niu, Y., Habibian, J. S., Pieraut, S., Ferguson, B. S., Zhang, Y., & Ouyang, J. Q. (2021). Effects of dim artificial light at night on locomotor activity, cardiovascular physiology, and circadian clock genes in a diurnal songbird. *Environmental Pollution*, *282*, 117036. <https://doi.org/10.1016/j.envpol.2021.117036>
- Albero, L., Martínez-Solano, Í., Arias, A., Lizana, M., & Bécares, E. (2021). Amphibian metacommunity responses to agricultural intensification in a mediterranean landscape. *Land*, *10*(9), 924. <https://doi.org/10.3390/land10090924>
- Albert, C. H., Rayfield, B., Dumitru, M., & Gonzalez, A. (2017). Applying network theory to prioritize multispecies habitat networks that are robust to climate and land-use change. *Conservation Biology*, *31*(6), 1383–1396. <https://doi.org/10.1111/cobi.12943>
- Aleksejeva, J., Voulgaris, G., & Gasparatos, A. (2022). Assessing the potential of strategic green roof implementation for green infrastructure: Insights from Sumida ward, Tokyo. *Urban Forestry & Urban Greening*, *74*, 127632. <https://doi.org/10.1016/j.ufug.2022.127632>
- Allen, C., Gonzales, R., & Parrott, L. (2020). Modelling the contribution of ephemeral wetlands to landscape connectivity. *Ecological Modelling*, *419*, 108944. <https://doi.org/10.1016/j.ecolmodel.2020.108944>
- Allen, J. A. (1880). Destruction of birds by light-houses. *Bulletin of the Nuttall Ornithological Club*, *5*(3), 131–138. <http://www.jstor.org/stable/24723046>
- Allouche, O., Kalyuzhny, M., Moreno-Rueda, G., Pizarro, M., & Kadmon, R. (2012). Area–heterogeneity tradeoff and the diversity of ecological communities. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, *109*(43), 17495–17500. <https://doi.org/10.1073/pnas.1208652109>
- Almeida-Gomes, M., & Rocha, C. F. D. (2014). Landscape connectivity may explain anuran species distribution in an Atlantic forest fragmented area. *Landscape Ecology*, *29*(1), 29–40. <https://doi.org/10.1007/s10980-013-9898-5>
- Amoakwah, E., Lucas, S. T., Didenko, N. A., Rahman, M. A., & Islam, K. R. (2022). Impact of deforestation and temporal land-use change on soil organic carbon storage, quality, and lability. *PLOS ONE*, *17*(8), e0263205. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0263205>
- Amoser, S., Wysocki, L. E., & Ladich, F. (2004). Noise emission during the first powerboat race in an Alpine lake and potential impact on fish communities. *Journal of the Acoustical Society of America*, *116*(6), 3789–3797. <https://doi.org/10.1121/1.1808219>
- Ananjeva, N. B., Uteshev, V. K., Orlov, N. L., & Gakhova, E. N. (2015). Strategies for conservation of endangered amphibian and reptile species. *Biology Bulletin*, *42*(5), 432–439. <https://doi.org/10.1134/S1062359015050027>

- Andersen, G. E., Johnson, C. N., Barmuta, L. A., & Jones, M. E. (2017). Use of anthropogenic linear features by two medium-sized carnivores in reserved and agricultural landscapes. *Scientific Reports*, 7(1), Article 1. <https://doi.org/10.1038/s41598-017-11454-z>
- Andersen, L. W., Fog, K., & Damgaard, C. (2004). Habitat fragmentation causes bottlenecks and inbreeding in the European tree frog (*Hyla arborea*). *Proceedings of the Royal Society of London. Series B: Biological Sciences*, 271(1545), 1293–1302. <https://doi.org/10.1098/rspb.2004.2720>
- Ando, N., Shidara, H., Hommaru, N., & Ogawa, H. (2021). Auditory virtual reality for insect phonotaxis. *Journal of Robotics and Mechatronics*, 33(3), 494–504. <https://doi.org/10.20965/jrm.2021.p0494>
- Andreassen, H. P., Hertzberg, K., & Ims, R. A. (1998). Space-Use Responses to Habitat Fragmentation and Connectivity in the Root Vole *Microtus Oeconomus*. *Ecology*, 79(4), 1223–1235. [https://doi.org/10.1890/0012-9658\(1998\)079\[1223:SURTHF\]2.o.CO;2](https://doi.org/10.1890/0012-9658(1998)079[1223:SURTHF]2.o.CO;2)
- Andrén, H. (1997). Habitat Fragmentation and Changes in Biodiversity. *Ecological Bulletins*, 46, 171–181. <https://www.jstor.org/stable/20113214>
- ANSES. (2013). *Évaluation des impacts sanitaires extra-auditifs du bruit environnemental* (p. 313) [Rapport d'expertise collective].
- Arrhenius, O. (1921). Species and Area. *Journal of Ecology*, 9(1), 95–99. <https://doi.org/10.2307/2255763>
- Azam, C., Kerbiriou, C., Vernet, A., Julien, J.-F., Bas, Y., Plichard, L., Maratrat, J., & Le Viol, I. (2015). Is part-night lighting an effective measure to limit the impacts of artificial lighting on bats? *Global Change Biology*, 21(12), 4333–4341. <https://doi.org/10.1111/gcb.13036>
- Baerwald, E. F., D'Amours, G. H., Klug, B. J., & Barclay, R. M. R. (2008). Barotrauma is a significant cause of bat fatalities at wind turbines. *Current Biology*, 18(16), R695–R696. <https://doi.org/10/drgzkr>
- Baggio, J. A., Salau, K., Janssen, M. A., Schoon, M. L., & Bodin, Ö. (2011). Landscape connectivity and predator–prey population dynamics. *Landscape Ecology*, 26(1), 33–45. <https://doi.org/10.1007/s10980-010-9493-y>
- Bagnères, A.-G., Hossaert-McKey, M., & Fuchs, A. (2012). *Écologie chimique: Le langage de la nature*. Cherche Midi.
- Bahlai, C. A., Welsman, J. A., Macleod, E. C., Schaafsma, A. W., Hallett, R. H., & Sears, M. K. (2008). Role of visual and olfactory cues from agricultural hedgerows in the orientation behavior of multicolored Asian Lady Beetle (Coleoptera: Coccinellidae). *Environmental Entomology*, 37(4). <https://doi.org/10.1093/ee/37.4.973>
- Baker, S. E., Ellwood, S. A., Slater, D., Watkins, R. W., & Macdonald, D. W. (2008). Food Aversion Plus Odor Cue Protects Crop From Wild Mammals. *The Journal of Wildlife Management*, 72(3), 785–791. <https://doi.org/10.2193/2005-389>
- Baker, S. E., Johnson, P. J., Slater, D., Watkins, R. W., & Macdonald, D. W. (2007). Learned food aversion with and without an odour cue for protecting untreated baits from wild mammal foraging. *Applied Animal Behaviour Science*, 102(3–4), 410–428. <https://doi.org/10.1016/j.applanim.2006.05.039>
- Barré, K., Spoelstra, K., Bas, Y., Challéat, S., Kiri Ing, R., Azam, C., Zisis, G., Lapostolle, D., Kerbiriou, C., & Le Viol, I. (2021). Artificial light may change flight patterns of bats near bridges along urban waterways. *Animal Conservation*, 24(2), 259–267. <https://doi.org/10.1111/acv.12635>
- Barroso, A., Haifig, I., Janei, V., da Silva, I., Dietrich, C., & Costa-Leonardo, A. (2017). Effects of flickering light on the attraction of nocturnal insects. *Lighting Research & Technology*, 49(1), 100–110. <https://doi.org/10.1177/1477153515602143>
- Barth, F. G., & Schmid, A. (Eds.). (2001). *Ecology of Sensing*. Springer.
- Barth, F., Humphrey, J., Wastl, U., Halbritter, J., & Brittinger, W. (1995). Dynamics of arthropod filiform hairs. III. Flow patterns related to air movement detection in a spider (*Cupiennius salei* KEYS.). *Philosophical Transactions of the Royal Society of London. Series B: Biological Sciences*, 347(1322), 397–412. <https://doi.org/10.1098/rstb.1995.0032>
- Barth, F., Wastl, U., Humphrey, J., & Devarakonda, R. (1993). Dynamics of arthropod filiform hairs. II. Mechanical properties of spider trichobothria (*Cupiennius salei* Keys.). *Philosophical Transactions of the Royal Society of London. Series B: Biological Sciences*, 340(1294), 445–461. <https://doi.org/10.1098/rstb.1993.0084>

- Bartlett-Healy, K., Crans, W., & Gaugler, R. (2008). Phonotaxis to amphibian vocalizations in *Culex territans* (Diptera: Culicidae). *Annals of the Entomological Society of America*, 101(1), 95–103. [https://doi.org/10.1603/0013-8746\(2008\)101\[95:PTAVIC\]2.o.CO;2](https://doi.org/10.1603/0013-8746(2008)101[95:PTAVIC]2.o.CO;2)
- Battisti, C. (2003). Habitat fragmentation, fauna and ecological network planning: Toward a theoretical conceptual framework. *Italian Journal of Zoology*, 70(3), 241–247. <https://doi.org/10/cjrzsrf>
- Bednarz, P. A. (2021). Do Decibels Matter? A Review of Effects of Traffic Noise on Terrestrial Small Mammals and Bats. *Polish Journal of Ecology*, 68(4). <https://doi.org/10.3161/15052249PJE2020.68.4.005>
- Bee, M. A. (2007). Selective phonotaxis by male wood frogs (*Rana sylvatica*) to the sound of a chorus. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 61(6), 955–966. <https://doi.org/10.1007/s00265-006-0324-8>
- Bee, M. A., & Swanson, E. M. (2007). Auditory masking of anuran advertisement calls by road traffic noise. *Animal Behaviour*, 74(6), 1765–1776. <https://doi.org/10.1016/j.anbehav.2007.03.019>
- Beier, P. (1995). Dispersal of Juvenile Cougars in Fragmented Habitat. *The Journal of Wildlife Management*, 59(2), 228. <https://doi.org/10/d5kdqf>
- Beier, P., & Noss, R. F. (1998). Do Habitat Corridors Provide Connectivity? *Conservation Biology*, 12(6), 1241–1252. <http://www.jstor.org/stable/2989843>
- Bellotto-Trigo, F. C., Uezu, A., Hatfield, J. H., Morante-Filho, J. C., Dos Anjos, L., Develey, P. F., Clegg, T., Orme, C. D. L., & Banks-Leite, C. (2023). Intraspecific variation in sensitivity to habitat fragmentation is influenced by forest cover and distance to the range edge. *Biological Conservation*, 284, 110167. <https://doi.org/10.1016/j.biocon.2023.110167>
- Belmont, L., Etienne, R., & Bordas, C. (2010). *Guide méthodologique de prise en compte de la Trame verte et bleue. SCoT et Biodiversité en Midi-Pyrénées* (p. 356). DREAL Midi-Pyrénées. <https://www.trameverteetbleue.fr/documentation/references-bibliographiques/guide-methodologique-prise-compte-trame-verte-bleue>
- Bengtsson, G. (1988). Fungal odour attracts soil Collembola. *Soil Biology and Biochemistry*, 20(1), 25–30. [https://doi.org/10.1016/0038-0717\(88\)90122-8](https://doi.org/10.1016/0038-0717(88)90122-8)
- Bennett, A. F. (1990). Habitat corridors and the conservation of small mammals in a fragmented forest environment. *Landscape Ecology*, 4(2), 109–122. <https://doi.org/10.1007/BF00132855>
- Bennett, A. F. (2003). *Linkages in the landscape: The role of corridors and connectivity in wildlife conservation*. IUCN Publ.
- Bennett, G., Mulongoy, K. J., & Secretariat of the Convention on Biological Diversity. (2006). *Review of experience with ecological networks, corridors and buffer zones*. <http://www.deslibris.ca/ID/242856>
- Benton, T. G., Vickery, J. A., & Wilson, J. D. (2003). Farmland biodiversity: Is habitat heterogeneity the key? *Trends in Ecology & Evolution*, 18(4), 182–188. [https://doi.org/10.1016/S0169-5347\(03\)00011-9](https://doi.org/10.1016/S0169-5347(03)00011-9)
- Bergerot, B., Merckx, T., Van Dyck, H., & Baguette, M. (2012). Habitat fragmentation impacts mobility in a common and widespread woodland butterfly: Do sexes respond differently? *BMC Ecology*, 12(1), 5. <https://doi.org/10.1186/1472-6785-12-5>
- Berlinches de Gea, A., Verdú, M., Villar-dePablo, M., & Pérez-Ortega, S. (2024). The combined effects of habitat fragmentation and life history traits on specialisation in lichen symbioses. *Journal of Ecology*, 112(1), 200–216. <https://doi.org/10.1111/1365-2745.14229>
- Bernath-Plaisted, J., & Koper, N. (2016). Physical footprint of oil and gas infrastructure, not anthropogenic noise, reduces nesting success of some grassland songbirds. *Biological Conservation*, 204, 434–441. <https://doi.org/10.1016/j.biocon.2016.11.002>
- Bertaina, J., Riou, J., Belmont, L., Lemaire, A., & Carre, G. (2012). *La Trame verte et bleue dans les Plans locaux d'urbanisme* (p. 150). DREAL Midi-Pyrénées. <https://www.trameverteetbleue.fr/documentation/references-bibliographiques/trame-verte-bleue-dans-plans-locaux-urbanisme>
- Bhardwaj, M., Soanes, K., Lahoz-Monfort, J. J., Lumsden, L. F., & van der Ree, R. (2020). Artificial lighting reduces the effectiveness of wildlife-crossing structures for insectivorous bats. *Journal of Environmental Management*, 262, 110313. <https://doi.org/10.1016/j.jenvman.2020.110313>

- Bíl, M., Andrášik, R., Bartonička, T., Křivánková, Z., & Sedoník, J. (2018). An evaluation of odor repellent effectiveness in prevention of wildlife-vehicle collisions. *Journal of Environmental Management*, 205, 209–214. <https://doi.org/10.1016/j.jenvman.2017.09.081>
- Billon, L., Amsallem, J., Sordello, R., & Vanpeene, S. (2017). *Bilan technique et scientifique sur l'élaboration des Schémas régionaux de cohérence écologique. Représentation cartographique de la TVB* (p. 35). Centre de ressources TVB.
- Billon, L., & Sordello, R. (2017). *Schémas régionaux de cohérence écologique: Chiffres de synthèse à l'échelle nationale* (2017–8; p. 20). Service du patrimoine naturel, Muséum national d'Histoire naturelle, Paris.
- Bird, B. L., Branch, L. C., & Miller, D. L. (2004). Effects of Coastal Lighting on Foraging Behavior of Beach Mice. *Conservation Biology*, 18(5), 1435–1439. <https://doi.org/10.1111/j.1523-1739.2004.00349.x>
- Blande, J. D., Holopainen, J. K., & Niinemets, Ü. (2014). Plant volatiles in polluted atmospheres: Stress responses and signal degradation. *Plant, Cell & Environment*, 37(8), 1892–1904. <https://doi.org/10.1111/pce.12352>
- Blandin, P. (2009). Le concept de mosaïque en écologie: Plus qu'une métaphore ? *Bulletin d'histoire et d'épistémologie des sciences de la vie, Volume 16*(1), 95–103. <https://doi.org/10.3917/bhesv.161.0095>
- Blandin, P. (2019). *De la protection de la nature au pilotage de la biodiversité: Conférence-débat organisée par le groupe Sciences en questions, Paris, INRA, 4 octobre 2007* (Texte revu par l'auteur). Éditions Quae.
- Blight, O., Geslin, B., Mottet, L., & Albert, C. H. (2023). Potential of RFID telemetry for monitoring ground-dwelling beetle movements: A Mediterranean dry grassland study. *Frontiers in Ecology and Evolution*, 11. <https://doi.org/10.3389/fevo.2023.1040931>
- Bliss-Ketchum, L. L., de Rivera, C. E., Turner, B. C., & Weisbaum, D. M. (2016). The effect of artificial light on wildlife use of a passage structure. *Biological Conservation*, 199, 25–28. <https://doi.org/10.1016/j.biocon.2016.08.018>
- Bocher, E., Petit, G., Fortin, N., Picaut, J., Guillaume, G., & Palominos, S. (2016). *OnoM@p: A Spatial Data Infrastructure dedicated to noise monitoring based on volunteers measurements* [Preprint]. PeerJ Preprints. <https://doi.org/10.7287/peerj.preprints.2273v2>
- Boissinot, A. (2009). *Influence de la structure du biotope de reproduction et de l'agencement du paysage, sur le peuplement d'amphibiens d'une région bocagère de l'ouest de la France*. Laboratoire de Biogéographie et Écologie des Vertébrés.
- Boitani, L., Falcucci, A., Maiorano, L., & Rondinini, C. (2007). Ecological Networks as Conceptual Frameworks or Operational Tools in Conservation: Ecological Networks. *Conservation Biology*, 21(6), 1414–1422. <https://doi.org/10.1111/j.1523-1739.2007.00828.x>
- Bolger, D. T., Scott, T. A., & Rotenberry, J. T. (2001). Use of corridor-like landscape structures by bird and small mammal species. *Biological Conservation*, 102(2), 213–224. <http://www.sciencedirect.com/science/article/pii/S0006320701000283>
- Bolliger, J., Hennet, T., Wermelinger, B., Bösch, R., Pazur, R., Blum, S., Haller, J., & Obrist, M. K. (2020). Effects of traffic-regulated street lighting on nocturnal insect abundance and bat activity. *Basic and Applied Ecology*, 47, 44–56. <https://doi.org/10.1016/j.baae.2020.06.003>
- Botello, F., Sarkar, S., & Sánchez-Cordero, V. (2015). Impact of habitat loss on distributions of terrestrial vertebrates in a high-biodiversity region in Mexico. *Biological Conservation*, 184, 59–65. <https://doi.org/10.1016/j.biocon.2014.11.035>
- Bowdan, E., & Wyse, G. A. (1996). Sensory Ecology: Introduction. *The Biological Bulletin*, 191(1), 122–123. <https://doi.org/10.2307/1543072>
- Boyes, D. H., Evans, D. M., Fox, R., Parsons, M. S., & Pocock, M. J. O. (2021). Is light pollution driving moth population declines? A review of causal mechanisms across the life cycle. *Insect Conservation and Diversity*, 14(2), 167–187. <https://doi.org/10.1111/icad.12447>
- Brachetta, V., Schleich, C. E., & Zenuto, R. R. (2016). Source odor, intensity, and exposure pattern affect antipredatory responses in the Subterranean Rodent *Ctenomys talarum*. *Ethology*, 122(12), 923–936. <https://doi.org/10.1111/eth.12568>

- Brambilla, M., Gubert, F., & Pedrini, P. (2021). The effects of farming intensification on an iconic grassland bird species, or why mountain refuges no longer work for farmland biodiversity. *Agriculture, Ecosystems & Environment*, 319, 107518. <https://doi.org/10.1016/j.agee.2021.107518>
- Breitenbach, R., Ambros, S., Risko, G., Arcusa, I., Durland Donahou, A., & Wolovich, C. K. (2023). The importance of auditory, olfactory, and visual cues for insect foraging in owl monkeys (*Aotus nancymae*). *American Journal of Primatology*, 85(10), e23539. <https://doi.org/10.1002/ajp.23539>
- Bretman, A., Westmancoat, J. D., Gage, M. J. G., & Chapman, T. (2011). Males use multiple, redundant cues to detect mating rivals. *Current Biology*, 21(7), 617–622. <https://doi.org/10.1016/j.cub.2011.03.008>
- Brinkerhoff, R. J., Haddad, N. M., & Orrock, J. L. (2005). Corridors and olfactory predator cues affect small mammal behavior. *Journal of Mammalogy*, 86(4), 662–669. [https://doi.org/10.1644/1545-1542\(2005\)086\[0662:CAOPCA\]2.o.CO;2](https://doi.org/10.1644/1545-1542(2005)086[0662:CAOPCA]2.o.CO;2)
- Brodie, J. F., Giordano, A. J., Dickson, B., Hebblewhite, M., Bernard, H., Mohd-Azlan, J., Anderson, J., & Ambu, L. (2015). Evaluating multispecies landscape connectivity in a threatened tropical mammal community. *Conservation Biology*, 29(1), 122–132. <https://doi.org/10.1111/cobi.12337>
- Brooks, T. M., Mittermeier, R. A., Mittermeier, C. G., Da Fonseca, G. A. B., Rylands, A. B., Konstant, W. R., Flick, P., Pilgrim, J., Oldfield, S., Magin, G., & Hilton-Taylor, C. (2002). Habitat loss and extinction in the hotspots of biodiversity. *Conservation Biology*, 16(4), 909–923. <https://doi.org/10.1046/j.1523-1739.2002.00530.x>
- Brouard-Masson, J., Cheret, M., & Letessier, L. (2013). *Trame verte et bleue et documents d'urbanisme—Guide méthodologique* (p. 54). Ministère en charge de l'écologie. https://www.trameverteetbleue.fr/sites/default/files/trame_verte_et_bleue_et_documents_durbanisme_-_guide_methodologique.pdf
- Buchler, E. R., & Childs, S. B. (1981). Orientation to distant sounds by foraging big brown bats (*Eptesicus fuscus*). *Animal Behaviour*, 29(2), 428–432. [https://doi.org/10.1016/S0003-3472\(81\)80102-9](https://doi.org/10.1016/S0003-3472(81)80102-9)
- Buehlmann, C., Graham, P., Hansson, B. S., & Knaden, M. (2015). Desert ants use olfactory scenes for navigation. *Animal Behaviour*, 106, 99–105. <https://doi.org/10.1016/j.anbehav.2015.04.029>
- Bumgarner, J. R., & Nelson, R. J. (2021). Light at night and disrupted circadian rhythms alter physiology and behavior. *Integrative and Comparative Biology*, 61(3), 1160–1169. <https://doi.org/10.1093/icb/icab017>
- Burel, F., & Baudry, J. (1999). *Écologie du paysage. Concepts, méthodes et applications* (TEC&DOC).
- Burt, W. H. (1943). Territoriality and Home Range Concepts as Applied to Mammals. *Journal of Mammalogy*, 24(3), 346–352. <https://doi.org/10.2307/1374834>
- Buxton, R. T., McKenna, M. F., Mennitt, D., Fristrup, K., Crooks, K., Angeloni, L., & Wittemyer, G. (2017). Noise pollution is pervasive in U.S. protected areas. *Science*, 356(6337), 531–533. <https://doi.org/10.1126/science.aah4783>
- Cabrera-Cruz, S. A., Smolinsky, J. A., & Buler, J. J. (2018). Light pollution is greatest within migration passage areas for nocturnally-migrating birds around the world. *Scientific Reports*, 8(1), 3261. <https://doi.org/10.1038/s41598-018-21577-6>
- Camacho, L. F., Barragán, G., & Espinosa, S. (2021). Local ecological knowledge reveals combined landscape effects of light pollution, habitat loss, and fragmentation on insect populations. *Biological Conservation*, 262, 109311. <https://doi.org/10.1016/j.biocon.2021.109311>
- Campbell-Palmer, R., & Rosell, F. (2011). The importance of chemical communication studies to mammalian conservation biology: A review. *Biological Conservation*, 144(7), 1919–1930. <https://doi.org/10.1016/j.biocon.2011.04.028>
- Canard, A., & Rollard, C. (2015). *A la découverte des Araignées - Araignées de nos régions, sachez les reconnaître: Araignées de nos régions, sachez les reconnaître*. Dunod.
- Canard, A., & Rollard, C. (2023). *A la découverte des araignées et autres arachnides* (Dunod).
- Carbone, C., & Narbonne, G. M. (2014). When Life Got Smart: The Evolution of Behavioral Complexity Through the Ediacaran and Early Cambrian of NW Canada. *Journal of Paleontology*, 88(2), 309–330. <https://doi.org/10.1666/13-066>
- Carvajal-Castro, J. D., & Vargas-Salinas, F. (2016). Stream noise, habitat filtering, and the phenotypic and phylogenetic structure of Neotropical anuran assemblages. *Evolutionary Ecology*, 30(3), 451–469. <https://doi.org/10.1007/s10682-016-9817-8>

- Catania, K. C. (2013). Stereo and serial sniffing guide navigation to an odour source in a mammal. *Nature Communications*, 4(1), 1441. <https://doi.org/10.1038/ncomms2444>
- Cayuela, H., Lambrey, J., Vacher, J.-P., & Miaud, C. (2015). Highlighting the effects of land-use change on a threatened amphibian in a human-dominated landscape. *Population Ecology*, 57(2), 433–443. <https://doi.org/10.1007/s10144-015-0483-4>
- CDR TVB. (2017). *Cahier technique—Trame verte et bleue, les outils pour sa mise en œuvre* (Cahiers Techniques N° 91, p. 70). AFB. https://www.trameverteetbleue.fr/sites/default/files/references_bibliographiques/cahier_technique_afb_outils_tvb.pdf
- Ceballos, G., & Ehrlich, P. R. (2002). Mammal population losses and the extinction crisis. *Science*, 296(5569), 904–907. <https://doi.org/10.1126/science.1069349>
- Ceballos, G., Ehrlich, P. R., & Dirzo, R. (2017). Biological annihilation via the ongoing sixth mass extinction signaled by vertebrate population losses and declines. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 114(30), E6089–E6096. <https://doi.org/10/cbvk>
- Cerema. (2021). *Les passages à faune. Préserver et restaurer les continuités écologiques avec les infrastructures linéaires de transport*. <http://www.cerema.fr/fr/centre-ressources/boutique/passages-faune>
- Chaffiol, A., Laloï, D., & Pham-Delègue, M.-H. (2005). Prior classical olfactory conditioning improves odour-cued flight orientation of honey bees in a wind tunnel. *Journal of Experimental Biology*, 208(19), 3731–3737. <https://doi.org/10.1242/jeb.01796>
- Chakraborty, P., Borah, J., Bora, P. J., Dey, S., Sharma, T., Lalthanpuia, & Rongphar, S. (2021). Camera trap based monitoring of a key wildlife corridor reveals opportunities and challenges for large mammal conservation in Assam, India. *Tropical Ecology*, 62(2), 186–196. <https://doi.org/10.1007/s42965-020-00138-x>
- Challéat, S. (2010). *Sauver la nuit* [Thèse de doctorat en Géographie, Université de Bourgogne - Théma - Théoriser et modéliser pour aménager (UMR 6049)]. <https://hal-obspm.ccsd.cnrs.fr/STAR/tel-00589614v1>
- Challéat, S., Barré, K., Laforge, A., Lapostolle, D., Franchomme, M., Sirami, C., Le Viol, I., Milian, J., & Kerbirou, C. (2021). Grasping darkness: The dark ecological network as a social-ecological framework to limit the impacts of light pollution on biodiversity. *Ecology and Society*, 26(1), art15. <https://doi.org/10.5751/ES-12156-260115>
- Charifi, M., Miserazzi, A., Sow, M., Perrigault, M., Gonzalez, P., Ciret, P., Benomar, S., & Massabuau, J. C. (2018). Noise pollution limits metal bioaccumulation and growth rate in a filter feeder, the Pacific oyster *Magallana gigas*. *PLoS ONE*, 13(4). <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0194174>
- Chen, H. L., & Koprowski, J. L. (2015). Animal occurrence and space use change in the landscape of anthropogenic noise. *Biological Conservation*, 192, 315–322. <https://doi.org/10.1016/j.biocon.2015.10.003>
- Chen, S., Li, M., Liu, J., Feng, Y., Yao, J., Shi, L., & Chen, X. (2021). Visual and olfactory sensory responses of the butterfly *Papilio maackii* during foraging and courtship. *Entomological Research*, 51(10), 518–527. <https://doi.org/10.1111/1748-5967.12544>
- Chen, Y., Zhang, J., Jiang, J., Nielsen, S. E., & He, F. (2017). Assessing the effectiveness of China's protected areas to conserve current and future amphibian diversity. *Diversity and Distributions*, 23(2), 146–157. <https://doi.org/10.1111/ddi.12508>
- Chetcuti, J., Kunin, W. E., & Bullock, J. M. (2022). Species' movement influence responses to habitat fragmentation. *Diversity and Distributions*, 28(10), 2215–2228. <https://doi.org/10.1111/ddi.13623>
- Chetkiewicz, C.-L. B., St. Clair, C. C., & Boyce, M. S. (2006). Corridors for Conservation: Integrating Pattern and Process. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics*, 37(1), 317–342. <https://doi.org/10.1146/annurev.ecolsys.37.091305.110050>
- Chou, L. M., Leong, C. F., & Choo, B. L. (1988). The role of optic, auditory and olfactory senses in prey hunting by two species of Geckos. *Journal of Herpetology*, 22(3), 349. <https://doi.org/10.2307/1564162>

- Ciach, M., & Fröhlich, A. (2019). Ungulates in the city: Light pollution and open habitats predict the probability of roe deer occurring in an urban environment. *Urban Ecosystems*, 22(3), 513–523. <https://doi.org/10.1007/s11252-019-00840-2>
- Cinotti, B. (1996). Évolution des surfaces boisées en France: Proposition de reconstitution depuis le début du XIXe siècle. *Revue Forestière Française*, 6, 547. <https://doi.org/10.4267/2042/26776>
- Classen-Rodríguez, L., Tinghitella, R., & Fowler-Finn, K. (2021). Anthropogenic noise affects insect and arachnid behavior, thus changing interactions within and between species. *Current Opinion in Insect Science*, 47, 142–153. <https://doi.org/10.1016/j.cois.2021.06.005>
- Clauzel, C. (2022, June). *Les réseaux écologiques, une stratégie de conservation pour concilier fonctionnalités écologiques et aménagement du territoire* (ISSN : 2492-7775) [Document]. Géoconfluences; École normale supérieure de Lyon. <https://geoconfluences.ens-lyon.fr/informations-scientifiques/dossiers-thematiques/changement-global/articles-scientifiques/reseaux-ecologiques>
- Clauzel, C., Godet, C., Tarabon, S., Eggert, C., Vuidel, G., Bailleul, M., & Miaud, C. (2024). From single to multiple habitat connectivity: The key role of composite ecological networks for amphibian conservation and habitat restoration. *Biological Conservation*, 289, 110418. <https://doi.org/10.1016/j.biocon.2023.110418>
- Clergeau, P., & Blanc, N. (2013). *Trames vertes urbaines. De la recherche scientifique au projet urbain* (Librairie Eyrolles). <https://www.eyrolles.com/BTP/Livre/trames-vertes-urbaines-9782281129212/>
- Clobert, J. (Ed.). (2012). *Dispersal ecology and evolution* (1st ed). Oxford University Press.
- Collett, T. S., & Graham, P. (2004). Animal navigation: Path integration, visual landmarks and cognitive maps. *Current Biology*, 14(12), R475–R477. <https://doi.org/10.1016/j.cub.2004.06.013>
- Commission Européenne. (1996). *La politique future de lutte contre le bruit* (Livre Vert de La Commission Européenne, p. 48). <https://eur-lex.europa.eu/LexUriServ/LexUriServ.do?uri=COM:1996:0540:FIN:FR:PDF>
- Conover, M. R. (2007). *Predator-prey dynamics: The role of olfaction* (CRC Press, Taylor and Francis). <https://www.routledge.com/Predator-Prey-Dynamics-The-Role-of-Olfaction/Conover/p/book/9780367389291>
- Convention Européenne Du Paysage (2000).
- Convention Sur La Diversité Biologique, 32 (1992). <https://www.cbd.int/doc/legal/cbd-fr.pdf>
- Cornelis, J., Nordberg, E. J., & Schwarzkopf, L. (2019). Antipredator behaviour of invasive geckos in response to chemical cues from snakes. *Ethology*, 125(1), 57–63. <https://doi.org/10.1111/eth.12826>
- Coulon, A., Cosson, J. F., Angibault, J. M., Cargnelutti, B., Galan, M., Morellet, N., Petit, E., Aulagnier, S., & Hewison, A. J. M. (2004). Landscape connectivity influences gene flow in a roe deer population inhabiting a fragmented landscape: An individual-based approach. *Molecular Ecology*, 13(9), 2841–2850. <https://doi.org/10.1111/j.1365-294X.2004.02253.x>
- Coureaud, G., Moncomble, A.-S., Montigny, D., Dewas, M., Perrier, G., & Schaal, B. (2006). A pheromone that rapidly promotes learning in the newborn. *Current Biology*, 16(19), 1956–1961. <https://doi.org/10.1016/j.cub.2006.08.030>
- Cox, D. T. C., Sánchez De Miguel, A., Bennie, J., Dzurjak, S. A., & Gaston, K. J. (2022). Majority of artificially lit Earth surface associated with the non-urban population. *Science of The Total Environment*, 841, 156782. <https://doi.org/10.1016/j.scitotenv.2022.156782>
- Cox, D. T. C., Sánchez De Miguel, A., Dzurjak, S. A., Bennie, J., & Gaston, K. J. (2020). National scale spatial variation in artificial light at night. *Remote Sensing*, 12(10), 1591. <https://doi.org/10.3390/rs12101591>
- Craig, C. L., Weber, R. S., & Bernard, G. D. (1996). Evolution of predator-prey systems: Spider foraging plasticity in response to the visual ecology of prey. *The American Naturalist*, 147(2), 205–229. <https://doi.org/10.1086/285847>
- Cresci, A., Durif, C. M., Paris, C. B., Thompson, C. R. S., Shema, S., Skiftesvik, A. B., & Browman, H. I. (2019). The relationship between the moon cycle and the orientation of glass eels (*Anguilla anguilla*) at sea. *Royal Society Open Science*, 6(10), 190812. <https://doi.org/10.1098/rsos.190812>
- Cristiano, W., Giacoma, C., Carere, M., & Mancini, L. (2021). Chemical pollution as a driver of biodiversity loss and potential deterioration of ecosystem services in Eastern Africa: A critical review. *South African Journal of Science*, 117(9/10). <https://doi.org/10.17159/sajs.2021/9541>

- Cristóbal-Pérez, E. J., Fuchs, E. J., Martén-Rodríguez, S., & Quesada, M. (2021). Habitat fragmentation negatively affects effective gene flow via pollen, and male and female fitness in the dioecious tree, *Spondias purpurea* (Anacardiaceae). *Biological Conservation*, 256, 109007. <https://doi.org/10.1016/j.biocon.2021.109007>
- Crooks, K. R. (2002). Relative Sensitivities of Mammalian Carnivores to Habitat Fragmentation. *Conservation Biology*, 16(2), 488–502. <https://doi.org/10.1046/j.1523-1739.2002.00386.x>
- Crooks, K. R., Burdett, C. L., Theobald, D. M., King, S. R. B., Di Marco, M., Rondinini, C., & Boitani, L. (2017). Quantification of habitat fragmentation reveals extinction risk in terrestrial mammals. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 114(29), 7635–7640. <https://doi.org/10.1073/pnas.1705769114>
- Crump, M. C., Brown, C., Griffin-Nolan, R. J., Angeloni, L., Lemoine, N. P., & Seymoure, B. M. (2021). Effects of Low-Level Artificial Light at Night on Kentucky Bluegrass and an Introduced Herbivore. *Frontiers in Ecology and Evolution*, 9, 732959. <https://doi.org/10.3389/fevo.2021.732959>
- Cunningham, G. B., & Nevitt, G. A. (2011). Evidence for olfactory learning in procellariiform seabird chicks. *Journal of Avian Biology*, 42(1), 85–88. <https://doi.org/10.1111/j.1600-048X.2010.05184.x>
- Cunnington, G. M., & Fahrig, L. (2010). Plasticity in the vocalizations of anurans in response to traffic noise. *Acta Oecologica*, 36(5), 463–470. <https://doi.org/10.1016/j.actao.2010.06.002>
- Czarnecka, M., Kakareko, T., Jermacz, Ł., Pawlak, R., & Kobak, J. (2019). Combined effects of nocturnal exposure to artificial light and habitat complexity on fish foraging. *Science of The Total Environment*, 684, 14–22. <https://doi.org/10.1016/j.scitotenv.2019.05.280>
- Czarnecka, M., Kobak, J., Grubisic, M., & Kakareko, T. (2021). Disruptive effect of artificial light at night on leaf litter consumption, growth and activity of freshwater shredders. *Science of The Total Environment*, 786, 147407. <https://doi.org/10.1016/j.scitotenv.2021.147407>
- Da Silva, A., & Kempnaers, B. (2017). Singing from North to South: Latitudinal variation in timing of dawn singing under natural and artificial light conditions. *Journal of Animal Ecology*, 86(6), 1286–1297. <https://doi.org/10.1111/1365-2656.12739>
- Dacke, M., Baird, E., Byrne, M., Scholtz, C. H., & Warrant, E. J. (2013). Dung Beetles use the Milky Way for orientation. *Current Biology*, 23(4), 298–300. <https://doi.org/10.1016/j.cub.2012.12.034>
- Dall, S., Giraldeau, L., Olsson, O., Mcnamara, J., & Stephens, D. (2005). Information and its use by animals in evolutionary ecology. *Trends in Ecology & Evolution*, 20(4), 187–193. <https://doi.org/10.1016/j.tree.2005.01.010>
- Danilovich, S., & Yovel, Y. (2019). Integrating vision and echolocation for navigation and perception in bats. *Science Advances*, 5(6), eaaw6503. <https://doi.org/10.1126/sciadv.aaw6503>
- David, N. F., Henry, T. J., & Sprayberry, J. D. H. (2022). Odor-Pollution From Fungicides Disrupts Learning and Recognition of a Common Floral Scent in Bumblebees (*Bombus impatiens*). *Frontiers in Ecology and Evolution*, 10, 765388. <https://doi.org/10.3389/fevo.2022.765388>
- Davies, T. W., & Smyth, T. (2018). Why artificial light at night should be a focus for global change research in the 21st century. *Global Change Biology*, 24(3), 872–882. <https://doi.org/10/gc5jsj>
- Davis, A. K., Schroeder, H., Yeager, I., & Pearce, J. (2018). Effects of simulated highway noise on heart rates of larval monarch butterflies, *Danaus plexippus*: Implications for roadside habitat suitability. *Biology Letters*, 14(5). <https://doi.org/10.1098/rsbl.2018.0018>
- de Jong, M., Ouyang, J. Q., van Grunsven, R. H. A., Visser, M. E., & Spoelstra, K. (2016). Do wild great tits avoid exposure to light at night? *Plos One*, 11(6). <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0157357>
- De Lumley, H. (2006). Il y a 400 000 ans: La domestication du feu, un formidable moteur d'homínisation. *Comptes Rendus Palevol*, 5(1–2), 149–154. <https://doi.org/10.1016/j.crpv.2005.11.014>
- Deacon, C., Samways, M. J., & Pryke, J. S. (2018). Artificial reservoirs complement natural ponds to improve pondscape resilience in conservation corridors in a biodiversity hotspot. *PLOS ONE*, 13(9), e0204148. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0204148>
- Décamps, H., & Décamps, O. (2004). *Au printemps des paysages*. Buchet-Chastel.
- Décamps, H., & Décamps, O. (2007). Organisation de l'espace et processus écologiques. *Économie rurale*, 297–298, 41–54. <https://doi.org/10.4000/economierurale.1990>

- Decout, S., Manel, S., Miaud, C., & Luque, S. (2012). Integrative approach for landscape-based graph connectivity analysis: A case study with the common frog (*Rana temporaria*) in human-dominated landscapes. *Landscape Ecology*, 27(2), 267–279. <https://doi.org/10.1007/s10980-011-9694-z>
- Degen, T., Mitesser, O., Perkin, E. K., Weiß, N.-S., Oehlert, M., Mattig, E., & Hölker, F. (2016). Street lighting: Sex-independent impacts on moth movement. *Journal of Animal Ecology*, 85(5), 1352–1360. <https://doi.org/10.1111/1365-2656.12540>
- Delattre, T. (2010). *Influence de la structure du paysage et des conditions météorologiques sur le comportement de dispersion de Maniola jurtina (Lepidoptera: Nymphalidae, L.) dans un agroécosystème bocager* [Université européenne de Bretagne]. <https://www.theses.fr/2010REN1S217>
- Devictor, V. (2007). *La nature ordinaire face aux perturbations anthropiques: Impact de la dynamique temporelle et de la fragmentation spatiale des paysages sur les communautés* [These de doctorat, Paris 6]. <https://www.theses.fr/2007PA066682>
- Devictor, V., Julliard, R., & Jiguet, F. (2008). Distribution of specialist and generalist species along spatial gradients of habitat disturbance and fragmentation. *Oikos*, 0(0), 080211051304426–0. <https://doi.org/10.1111/j.2008.0030-1299.16215.x>
- Diego-Rasilla, F. J., & Luengo, R. M. (2004). Heterospecific call recognition and phonotaxis in the orientation behavior of the marbled newt, *Triturus marmoratus*. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 55(6), 556–560. <https://doi.org/10.1007/s00265-003-0740-y>
- Dirzo, R., Young, H. S., Galetti, M., Ceballos, G., Isaac, N. J. B., & Collen, B. (2014). Defaunation in the Anthropocene. *Science*, 345(6195), 401–406. <https://doi.org/10/f6bqbw>
- Ditmer, M. A., Carter, N. H., Hersey, K. R., Leclerc, M., Wittemyer, G., & Stoner, D. C. (2023). Navigating the wildland-urban interface: Sensory pollution and infrastructure effects on mule deer behavior and connectivity. *Basic and Applied Ecology*, 73, 62–71. <https://doi.org/10.1016/j.baee.2023.10.002>
- Ditmer, M. A., Stoner, D. C., & Carter, N. H. (2021). Estimating the loss and fragmentation of dark environments in mammal ranges from light pollution. *Biological Conservation*, 257, 109135. <https://doi.org/10.1016/j.biocon.2021.109135>
- Ditmer, M. A., Stoner, D. C., Francis, C. D., Barber, J. R., Forester, J. D., Choate, D. M., Ironside, K. E., Longshore, K. M., Hersey, K. R., Larsen, R. T., McMillan, B. R., Olson, D. D., Andreasen, A. M., Beckmann, J. P., Holton, P. B., Messmer, T. A., & Carter, N. H. (2021). Artificial nightlight alters the predator–prey dynamics of an apex carnivore. *Ecography*, 44(2), 149–161. <https://doi.org/10.1111/ecog.05251>
- Dixon, J. D., Oli, M. K., Wooten, M. C., Eason, T. H., McCOWN, J. W., & Paetkau, D. (2006). Effectiveness of a Regional Corridor in Connecting Two Florida Black Bear Populations: Evaluating a Regional Black Bear Corridor. *Conservation Biology*, 20(1), 155–162. <https://doi.org/10/d9b6f4>
- Djipto-Lordon, C., & Dejean, A. (1999). Tropical arboreal ant mosaics: Innate attraction and imprinting determine nest site selection in dominant ants. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 45(3–4), 219–225. <https://doi.org/10.1007/s002650050556>
- Dmowski, K., & Kozakiewicz, M. (1990). Influence of a shrub corridor on movements of passerine birds to a lake littoral zone. *Landscape Ecology*, 4(2), 99–108. <https://doi.org/10.1007/BF00132854>
- Do Carmo Pônzio, M., Pasqualotto, N., Zanin, M., Chiarello, A. G., & Pardini, R. (2023). Landscape heterogeneity can partially offset negative effects of habitat loss on mammalian biodiversity in agroecosystems. *Journal of Applied Ecology*, 1365-2664.14543. <https://doi.org/10.1111/1365-2664.14543>
- Do, Y., Kim, J. Y., Kim, H. W., & Joo, G.-J. (2017). Distribution of carabid beetles within wildlife corridors connecting fragmented forests. *Landscape and Ecological Engineering*, 13(2), 279–286. <https://doi.org/10.1007/s11355-016-0319-1>
- Doherty, J.-F., & Ruehle, B. (2020). An integrated landscape of fear and disgust: The evolution of avoidance behaviors amidst a myriad of natural enemies. *Frontiers in Ecology and Evolution*, 8, 564343. <https://doi.org/10.3389/fevo.2020.564343>
- Dominoni, D. M., Halfwerk, W., Baird, E., Buxton, R. T., Fernández-Juricic, E., Frstrup, K. M., McKenna, M. F., Mennitt, D. J., Perkin, E. K., Seymoure, B. M., Stoner, D. C., Tennesen, J. B., Toth, C. A., Tyrrell, L. P., Wilson, A., Francis, C. D., Carter, N. H., & Barber, J. R. (2020). Why conservation biology can

benefit from sensory ecology. *Nature Ecology & Evolution*, 4(4), 502–511.
<https://doi.org/10.1038/s41559-020-1135-4>

- Dominoni, D., Smit, J. A. H., Visser, M. E., & Halfwerk, W. (2020). Multisensory pollution: Artificial light at night and anthropogenic noise have interactive effects on activity patterns of great tits (*Parus major*). *Environmental Pollution*, 256, 113314. <https://doi.org/10.1016/j.envpol.2019.113314>
- Donadieu, P. (2007). Le paysage: Un paradigme de médiation entre l'espace et la société ? *Économie rurale*, 297–298, 5–9. <https://doi.org/10.4000/economierurale.1916>
- Dondina, O., Orioli, V., Chiatante, G., Meriggi, A., & Bani, L. (2019). Species specialization limits movement ability and shapes ecological networks: The case study of 2 forest mammals. *Current Zoology*, 65(3), 237–249. <https://doi.org/10.1093/cz/zoy061>
- Dooling, R. J., & Popper, A. N. (2007). *The Effects of Highway Noise on Birds* (p. 74). Environmental BioAcoustics LLC Rockville, MD 20853.
- Dötterl, S., Vater, M., Rupp, T., & Held, A. (2016). Ozone Differentially Affects Perception of Plant Volatiles in Western Honey Bees. *Journal of Chemical Ecology*, 42(6), 486–489.
<https://doi.org/10.1007/s10886-016-0717-8>
- Drake, J., Lambin, X., & Sutherland, C. (2022). The value of considering demographic contributions to connectivity: A review. *Ecography*, 2022(6), e05552. <https://doi.org/10.1111/ecog.05552>
- Drolet, A., Dussault, C., & Côté, S. D. (2016). Simulated drilling noise affects the space use of a large terrestrial mammal. *Wildlife Biology*, 22(6), 284–293. <https://doi.org/10.2981/wlb.00225>
- Duarte, M. H. L., Caliani, E. P., Scarpelli, M. D. A., Lobregat, G. O., Young, R. J., & Sousa-Lima, R. S. (2019). Effects of mining truck traffic on cricket calling activity. *The Journal of the Acoustical Society of America*, 146(1), 656–664. <https://doi.org/10.1121/1.5119125>
- Duarte, M. H. L., Vecci, M. A., Hirsch, A., & Young, R. J. (2011). Noisy human neighbours affect where urban monkeys live. *Biology Letters*, 7(6), 840–842. <https://doi.org/10.1098/rsbl.2011.0529>
- Duffy, J. P., Bennie, J., Durán, A. P., & Gaston, K. J. (2015). Mammalian ranges are experiencing erosion of natural darkness. *Scientific Reports*, 5, 12042.
- Dulsat-Masvidal, M., Ciudad, C., Infante, O., Mateo, R., & Lacorte, S. (2023). Water pollution threats in important bird and biodiversity areas from Spain. *Journal of Hazardous Materials*, 448, 130938. <https://doi.org/10.1016/j.jhazmat.2023.130938>
- Dunning, J. B., Danielson, B. J., & Pulliam, H. R. (1992). Ecological Processes That Affect Populations in Complex Landscapes. *Oikos*, 65(1), 169–175. <https://doi.org/10.2307/3544901>
- Duquette, C. A., Loss, S. R., & Hovick, T. J. (2021). A meta-analysis of the influence of anthropogenic noise on terrestrial wildlife communication strategies. *Journal of Applied Ecology*, 58(6), 1112–1121. <https://doi.org/10.1111/1365-2664.13880>
- Dusenbery, D. B. (1992). *Sensory Ecology: How organisms acquire and respond to information* (W. H. Freeman). <https://www.abebooks.com/9780716723332/Sensory-Ecology-Organisms-Acquire-Respond-0716723336/plp>
- Dzul-Cauich, H. F., & Munguía-Rosas, M. A. (2022). Negative effects of light pollution on pollinator visits are outweighed by positive effects on the reproductive success of a bat-pollinated tree. *The Science of Nature*, 109(1), 12. <https://doi.org/10.1007/s00114-021-01783-5>
- Eigenbrod, F., Hecnar, S. J., & Fahrig, L. (2009). Quantifying the road-effect zone: Threshold effects of a motorway on anuran populations in Ontario, Canada. *Ecology and Society*, 14(1). <https://doi.org/10.5751/ES-02691-140124>
- Eisenbeis, G. (2006). Artificial Night Lighting and Insects: Attraction of Insects to Streetlamps in a Rural Setting in Germany. In *Ecological Consequences of Artificial Night Lighting* (Catherine Rich & Travis Longcore, pp. 191–198).
- Ellis, E. C., Klein Goldewijk, K., Siebert, S., Lightman, D., & Ramankutty, N. (2010). Anthropogenic transformation of the biomes, 1700 to 2000. *Global Ecology and Biogeography*, 19(5), 589–606. <https://doi.org/10.1111/j.1466-8238.2010.00540.x>
- Elmer, L. K., Madliger, C. L., Blumstein, D. T., Elvidge, C. K., Fernández-Juricic, E., Horodysky, A. Z., Johnson, N. S., McGuire, L. P., Swaisgood, R. R., & Cooke, S. J. (2021). Exploiting common senses:

- Sensory ecology meets wildlife conservation and management. *Conservation Physiology*, 9(1), coab002. <https://doi.org/10.1093/conphys/coab002>
- Endler, J. A. (1992). Signals, Signal Conditions, and the Direction of Evolution. *The American Naturalist*, 139, S125–S153. <https://doi.org/10.1086/285308>
- Estrada, A., & Coates-Estrada, R. (2002). Dung beetles in continuous forest, forest fragments and in an agricultural mosaic habitat island at Los Tuxtlas, Mexico. *Biodiversity & Conservation*, 11(11), 1903–1918. <https://doi.org/10.1023/A:1020896928578>
- European Commission. (2019a). *Guidance on a strategic framework for further supporting the deployment of EU-level green and blue infrastructure*. https://ec.europa.eu/environment/nature/ecosystems/pdf/SWD_2019_193_F1_STAFF_WORKING_PAPER_EN_V4_P1_1024680.PDF
- European Commission. (2019b). *Review of progress on implementation of the EU green infrastructure strategy*. Publ. Off. of the Europ. Union. <https://eur-lex.europa.eu/legal-content/EN/TXT/PDF/?uri=CELEX:52019DC0236&qid=1562053537296>
- European Environment Agency. (2020a). *Environmental noise in Europe, 2020*. Publications Office. <https://data.europa.eu/doi/10.2800/686249>
- European Environment Agency. (2020b). *State of nature in the EU :results from reporting under the nature directives 2013 2018*. Publications Office. <https://data.europa.eu/doi/10.2800/705440>
- Evans, J. C., Dall, S. R. X., & Kight, C. R. (2018). Effects of ambient noise on zebra finch vigilance and foraging efficiency. *PLOS ONE*, 13(12), e0209471. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0209471>
- Fahrig, L. (2007). Landscape heterogeneity and metapopulation dynamics. In J. Wu & R. J. Hobbs (Eds.), *Key Topics in Landscape Ecology* (pp. 78–91). Cambridge University Press. <https://doi.org/10.1017/CBO9780511618581.006>
- Fairhurst, E. N., Horn, A. G., & Leonard, M. L. (2013). Nest acoustics and begging call structure in nestling tree swallows. *Animal Behaviour*, 85(5), 917–923. <https://doi.org/10.1016/j.anbehav.2013.02.007>
- Falchi, F., Cinzano, P., Duriscoe, D., Kyba, C. C. M., Elvidge, C. D., Baugh, K., Portnov, B. A., Rybnikova, N. A., & Furgoni, R. (2016). The new world atlas of artificial night sky brightness. *Science Advances*, 2(6). <https://doi.org/10.1126/sciadv.1600377>
- Falcón, J., Torriglia, A., Attia, D., Viénot, F., Gronfier, C., Behar-Cohen, F., Martinsons, C., & Hicks, D. (2020). Exposure to Artificial Light at Night and the Consequences for Flora, Fauna, and Ecosystems. *Frontiers in Neuroscience*, 14, 602796. <https://doi.org/10.3389/fnins.2020.602796>
- FAO. (2020). *Global Forest Resources Assessment 2020*. FAO. <https://doi.org/10.4060/cag825en>
- Farina, A. (1998). *Principles and methods in landscape ecology*. Springer Netherlands.
- Farooqi, Z. U. R., Ahmad, I., Ditta, A., Ilic, P., Amin, M., Naveed, A. B., & Gulzar, A. (2022). Types, sources, socioeconomic impacts, and control strategies of environmental noise: A review. *Environmental Science and Pollution Research*, 29(54), 81087–81111. <https://doi.org/10.1007/s11356-022-23328-7>
- Filiciotto, F., Vazzana, M., Celi, M., Maccarrone, V., Ceraulo, M., Buffa, G., Stefano, V. D., Mazzola, S., & Buscaino, G. (2014). Behavioural and biochemical stress responses of *Palinurus elephas* after exposure to boat noise pollution in tank. *Marine Pollution Bulletin*, 84(1–2), 104–114. <https://doi.org/10.1016/j.marpolbul.2014.05.029>
- Finand, B., Loeuille, N., Bocquet, C., Fédérici, P., Ledamoisel, J., & Monnin, T. (2023). Habitat fragmentation through urbanization selects for low dispersal in an ant species. *Oikos*, e10325. <https://doi.org/10.1111/oik.10325>
- Finnerty, P. B., McArthur, C., Banks, P., Price, C., & Shrader, A. M. (2022). The olfactory landscape concept: A key source of past, present, and future information driving animal movement and decision-making. *BioScience*, 72(8), 745–752. <https://doi.org/10.1093/biosci/biac039>
- Fischer, J., & Lindenmayer, D. B. (2007). Landscape modification and habitat fragmentation: A synthesis. *Global Ecology and Biogeography*, 16(3), 265–280. <https://doi.org/10.1111/j.1466-8238.2007.00287.x>
- Fleming, P. A., & Bateman, P. W. (2018). Novel predation opportunities in anthropogenic landscapes. *Animal Behaviour*, 138, 145–155. <https://doi.org/10.1016/j.anbehav.2018.02.011>
- Fletcher Jr., R. J. (2006). Emergent properties of conspecific attraction in fragmented landscapes. *The American Naturalist*, 168(2), 207–219. <https://doi.org/10.1086/505764>

- Fletcher Jr., R. J. (2008). Social information and community dynamics: Nontarget effects from simulating cues for management. *Ecological Applications*, 18(7), 1764–1773. <https://doi.org/10.1890/07-1850.1>
- Foà, A., Basaglia, F., Beltrami, G., Carnacina, M., Moretto, E., & Bertolucci, C. (2009). Orientation of lizards in a Morris water-maze: Roles of the sun compass and the parietal eye. *Journal of Experimental Biology*, 212(18), 2918–2924. <https://doi.org/10.1242/jeb.032987>
- Foley, J. A., DeFries, R., Asner, G. P., Barford, C., Bonan, G., Carpenter, S. R., Chapin, F. S., Coe, M. T., Daily, G. C., Gibbs, H. K., Helkowski, J. H., Holloway, T., Howard, E. A., Kucharik, C. J., Monfreda, C., Patz, J. A., Prentice, I. C., Ramankutty, N., & Snyder, P. K. (2005). Global consequences of land use. *Science*, 309(5734), 570–574. <https://doi.org/10.1126/science.1111772>
- Fontaine, B., Moussy, C., Carricaburu, J. C., Dupuis, J., Schmaltz, L., Lorrillière, R., Lois, G., Gaudard, C., & Couzi, L. (2020). *Résultats 2019 des programmes participatifs de suivi des oiseaux communs* (p. 24). LPO / MNHN.
- Fontana, J. M., Tserga, E., Sarlus, H., Canlon, B., & Cederroth, C. (2019). Impact of noise exposure on the circadian clock in the auditory system. *The Journal of the Acoustical Society of America*, 146(5), 3960–3966. <https://doi.org/10.1121/1.5132290>
- Forman, R. T. T. (1995). Some general principles of landscape and regional ecology. *Landscape Ecology*, 10(3), 133–142. <https://doi.org/10.1007/BF00133027>
- Forman, R. T. T., & Godron, M. (1986). *Landscape Ecology* (John Wiley&Sons Inc).
- Forsman, J. T., & Kivelä, S. M. (2022). Evolution of searching effort for resources: A missing piece of the puzzle in the ideal free distribution paradigm. *Oikos*, 2022(10), e08202. <https://doi.org/10.1111/oik.08202>
- Fortuna, M. A., & Bascompte, J. (2006). Habitat loss and the structure of plant–animal mutualistic networks. *Ecology Letters*, 9(3), 281–286. <https://doi.org/10.1111/j.1461-0248.2005.00868.x>
- Foster, J. J., Smolka, J., Nilsson, D.-E., & Dacke, M. (2018). How animals follow the stars. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, 285(1871), 20172322. <https://doi.org/10.1098/rspb.2017.2322>
- Fourcade, Y., WallisDeVries, M. F., Kuussaari, M., Van Swaay, C. A. M., Heliölä, J., & Öckinger, E. (2021). Habitat amount and distribution modify community dynamics under climate change. *Ecology Letters*, 24(5), 950–957. <https://doi.org/10.1111/ele.13691>
- Fourie, L., Rouget, M., & Lötter, M. (2015). Landscape connectivity of the grassland biome in Mpumalanga, South Africa. *Austral Ecology*, 40(1), 67–76. <https://doi.org/10.1111/aec.12169>
- Francis, C. D., & Barber, J. R. (2013). A framework for understanding noise impacts on wildlife: An urgent conservation priority. *Frontiers in Ecology and the Environment*, 11(6), 305–313. <https://doi.org/10.1890/120183>
- Francis, C. D., Kleist, N. J., Ortega, C. P., & Cruz, A. (2012). Noise pollution alters ecological services: Enhanced pollination and disrupted seed dispersal. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, 279(1739), 2727–2735. <https://doi.org/10.1098/rspb.2012.0230>
- Franco, A. L. C., Sobral, B. W., Silva, A. L. C., & Wall, D. H. (2019). Amazonian deforestation and soil biodiversity. *Conservation Biology*, 33(3), 590–600. <https://doi.org/10.1111/cobi.13234>
- Freas, C. A., & Spetch, M. L. (2023). Varieties of visual navigation in insects. *Animal Cognition*, 26(1), 319–342. <https://doi.org/10.1007/s10071-022-01720-7>
- Freed, A. N. (1988). The use of visual cues for prey selection by foraging Treefrogs (*Hyla cinerea*). *Herpetologica*, 44(1).
- Frings, H., & Frings, M. (1966). Reactions of Orb-Weaving Spiders (Argiopidae) to Airborne Sounds. *Ecology*, 47(4), 578–588. <https://doi.org/10.2307/1933935>
- Fuentes-Contreras, E., Basoalto, E., Franck, P., Lavandero, B., Knight, A. L., & Ramírez, C. C. (2014). Measuring Local Genetic Variability in Populations of Codling Moth (Lepidoptera: Tortricidae) Across an Unmanaged and Commercial Orchard Interface. *Environmental Entomology*, 43(2), 520–527. <https://doi.org/10.1603/EN13131>
- Gagliardo, A. (2013). Forty years of olfactory navigation in birds. *Journal of Experimental Biology*, 216(12), 2165–2171. <https://doi.org/10.1242/jeb.070250>
- Gaston, K. J., & Bennie, J. (2014). Demographic effects of artificial nighttime lighting on animal populations. *Environmental Reviews*, 22(4), 323–330. <https://doi.org/10.1007/s10641-014-0323-0>

- Gaston, K. J., Bennie, J., Davies, T. W., & Hopkins, J. (2013). The ecological impacts of nighttime light pollution: A mechanistic appraisal. *Biological Reviews*, *88*(4), 912–927. <https://doi.org/10.1111/brv.12036>
- Gaston, K. J., Duffy, J. P., & Bennie, J. (2015). Quantifying the erosion of natural darkness in the global protected area system: Decline of Darkness Within Protected Areas. *Conservation Biology*, *29*(4), 1132–1141. <https://doi.org/10.1111/cobi.12462>
- Gaston, K. J., & Sánchez De Miguel, A. (2022). Environmental impacts of artificial light at night. *Annual Review of Environment and Resources*, *47*(1), 373–398. <https://doi.org/10.1146/annurev-environ-112420-014438>
- Gaynor, K. M., Brown, J. S., Middleton, A. D., Power, M. E., & Brashares, J. S. (2019). Landscapes of fear: Spatial patterns of risk perception and response. *Trends in Ecology & Evolution*, *34*(4), 355–368. <https://doi.org/10.1016/j.tree.2019.01.004>
- Geldmann, J., Barnes, M., Coad, L., Craigie, I. D., Hockings, M., & Burgess, N. D. (2013). Effectiveness of terrestrial protected areas in reducing habitat loss and population declines. *Biological Conservation*, *161*, 230–238. <https://doi.org/10.1016/j.biocon.2013.02.018>
- Geva-Sagiv, M., Las, L., Yovel, Y., & Ulanovsky, N. (2015). Spatial cognition in bats and rats: From sensory acquisition to multiscale maps and navigation. *Nature Reviews Neuroscience*, *16*(2), 94–108. <https://doi.org/10.1038/nrn3888>
- Giavi, S., Fontaine, C., & Knop, E. (2021). Impact of artificial light at night on diurnal plant-pollinator interactions. *Nature Communications*, *12*(1), 1690. <https://doi.org/10.1038/s41467-021-22011-8>
- Gibson, J. J. (1958). Visually controlled locomotion and visual orientation in animals. *British Journal of Psychology*, *49*(3), 182–194. <https://doi.org/10.1111/j.2044-8295.1958.tb00656.x>
- Gibson, J. J. (1983). *The senses considered as perceptual systems* (Revised ed. edition). Praeger.
- Gibson, J. J. (1986). *The ecological approach to visual perception* (Routledge; 1st edition (October 13, 1986)).
- Gill, S. A., Job, J. R., Myers, K., Naghshineh, K., & Vonhof, M. J. (2015). Toward a broader characterization of anthropogenic noise and its effects on wildlife. *Behavioral Ecology*, *26*(2), 328–333. <https://doi.org/10.1093/beheco/aru219>
- Gillies, C. S., & Clair, C. C. S. (2008). Riparian corridors enhance movement of a forest specialist bird in fragmented tropical forest. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, *105*(50), 19774–19779. <http://www.pnas.org/content/105/50/19774.short>
- Gilroy, J. J., Anderson, G. O. A., Grice, P. V., Vickery, J. A., Bray, I., Nicholas Watts, P., & Sutherland, W. J. (2008). Could soil degradation contribute to farmland bird declines? Links between soil penetrability and the abundance of yellow wagtails *Motacilla flava* in arable fields. *Biological Conservation*, *141*(12), 3116–3126. <https://doi.org/10.1016/j.biocon.2008.09.019>
- Gil-Tena, A., Brotons, L., Fortin, M.-J., Burel, F., & Saura, S. (2013). Assessing the role of landscape connectivity in recent woodpecker range expansion in Mediterranean Europe: Forest management implications. *European Journal of Forest Research*, *132*(1), 181–194. <https://doi.org/10.1007/s10342-012-0666-x>
- Girling, R. D., Lusebrink, I., Farthing, E., Newman, T. A., & Poppy, G. M. (2013). Diesel exhaust rapidly degrades floral odours used by honeybees. *Scientific Reports*, *3*(1), 2779. <https://doi.org/10.1038/srep02779>
- Godet, L., & Devictor, V. (2018). What conservation does. *Trends in Ecology & Evolution*, *33*(10), 720–730. <https://doi.org/10.1016/j.tree.2018.07.004>
- Goerlitz, H. R., Greif, S., & Siemers, B. M. (2008). Cues for acoustic detection of prey: Insect rustling sounds and the influence of walking substrate. *Journal of Experimental Biology*, *211*(17), 2799–2806. <https://doi.org/10.1242/jeb.019596>
- Gomes, D. G. E. (2020). Orb-weaving spiders are fewer but larger and catch more prey in lit bridge panels from a natural artificial light experiment. *PeerJ*, *8*, e8808. <https://doi.org/10.7717/peerj.8808>
- Gomes, L., Solé, M., Sousa-Lima, R. S., & Baumgarten, J. E. (2022). Influence of anthropogenic sounds on Insect, Anuran and Bird acoustic signals: A meta-Analysis. *Frontiers in Ecology and Evolution*, *10*, 827440. <https://doi.org/10.3389/fevo.2022.827440>

- Gomez, C., Lawson, J. W., Wright, A. J., Buren, A. D., Tollit, D., & Lesage, V. (2016). A systematic review on the behavioural responses of wild marine mammals to noise: The disparity between science and policy. *Canadian Journal of Zoology*, *94*(12), 801–819. <https://doi.org/10.1139/cjz-2016-0098>
- Gonzalo, A., Cabido, C., López, P., & Martín, J. (2012). Conspecific alarm cues, but not predator cues alone, determine antipredator behavior of larval Southern Marbled Newts, *Triturus pygmaeus*. *Acta Ethologica*, *15*(2), 211–216. <https://doi.org/10.1007/s10211-012-0123-3>
- Goodwin, S. E., & Shriver, W. G. (2011). Effects of Traffic Noise on Occupancy Patterns of Forest Birds [Efectos del Ruido de Tráfico sobre los Patrones de Ocupación de Aves de Bosque]. *Conservation Biology*, *25*(2), 406–411. <https://doi.org/10.1111/j.1523-1739.2010.01602.x>
- Gorb, S. N. (1998). Visual cues in mate recognition by males of the Damselfly, *Coenagrion puella* (L.) (Odonata: Coenagrionidae). *Journal of Insect Behavior*, *11*(1), 73–92. <https://doi.org/10.1023/A:1020818617066>
- Gouvernement français. (2022). *Plan sobriété énergétique—Mobilisation générale* (p. 50).
- Gracanin, A., & Mikac, K. M. (2022). The Use of Selfie Camera Traps to Estimate Home Range and Movement Patterns of Small Mammals in a Fragmented Landscape. *Animals*, *12*(7), Article 7. <https://doi.org/10.3390/ani12070912>
- Granier, H. (2012). *Comment prendre en compte la pollution lumineuse dans les continuités écologiques—Application au territoire du Parc naturel régional des Causses du Quercy* (p. 102). Parc naturel régional des Causses du Quercy.
- Green Infrastructure (GI) — Enhancing Europe’s Natural Capital, Pub. L. No. COM/2013/0249 final, COMMUNICATION FROM THE COMMISSION TO THE EUROPEAN PARLIAMENT, THE COUNCIL, THE EUROPEAN ECONOMIC AND SOCIAL COMMITTEE AND THE COMMITTEE OF THE REGIONS (2013). https://ec.europa.eu/environment/nature/ecosystems/strategy/index_en.htm
- Green, J. L., & Ostling, A. (2003). Endemics-area relationships: The influence of species dominance and spatial aggregation. *Ecology*, *84*(11), 3090–3097. <https://doi.org/10.1890/02-3096>
- Gribakin, F. G., Wiese, K., & Popov, A. V. (Eds.). (1990). *Sensory systems and communication in Arthropods*. Birkhäuser Basel. <https://doi.org/10.1007/978-3-0348-6410-7>
- Grill, G., Lehner, B., Thieme, M., Geenen, B., Tickner, D., Antonelli, F., Babu, S., Borrelli, P., Cheng, L., Crochetiere, H., Ehalt Macedo, H., Filgueiras, R., Goichot, M., Higgins, J., Hogan, Z., Lip, B., McClain, M. E., Meng, J., Mulligan, M., ... Zarfl, C. (2019). Mapping the world’s free-flowing rivers. *Nature*, *569*(7755), Article 7755. <https://doi.org/10.1038/s41586-019-1111-9>
- Grubisic, M., Haim, A., Bhusal, P., Dominoni, D. M., Gabriel, K. M. A., Jechow, A., Kupprat, F., Lerner, A., Marchant, P., Riley, W., Stebelova, K., van Grunsven, R. H. A., Zeman, M., Zubidat, A. E., & Hölker, F. (2019). Light pollution, circadian photoreception, and melatonin in vertebrates. *Sustainability*, *11*(22), 6400. <https://doi.org/10.3390/su11226400>
- Guarengi, M. M., Walter, A., & dos Santos, R. F. (2023). Integrating Habitat Availability, Permeability, and Configuration in a Model of Landscape Connectivity: The Contribution of Habitat’s Site-to-Site. *Environmental Management*, *71*(5), 998–1010. <https://doi.org/10.1007/s00267-022-01783-9>
- Guenat, S., & Dallimer, M. (2023). A global meta-analysis reveals contrasting impacts of air, light, and noise pollution on pollination. *Ecology and Evolution*, *13*(4), e9990. <https://doi.org/10.1002/ece3.9990>
- Guetté, A., Godet, L., Juigner, M., & Robin, M. (2018). Worldwide increase in Artificial Light At Night around protected areas and within biodiversity hotspots. *Biological Conservation*, *223*, 97–103. <https://doi.org/10/ggkmp>
- Guiller, C., Affre, L., Albert, C. H., Tatoni, T., & Dumas, E. (2016). How do field margins contribute to the functional connectivity of insect-pollinated plants? *Landscape Ecology*, *31*(8), 1747–1761. <https://doi.org/10.1007/s10980-016-0359-9>
- Gunnell, Y. (2009). *Écologie et société* (Armand Colin).
- Gustafson, E. J. (1998). Quantifying Landscape Spatial Pattern: What Is the State of the Art? *Ecosystems*, *1*(2), 143–156. <https://doi.org/10.1007/s100219900011>
- Gustafsson, L., & Hansson, L. (1997). Corridors as a Conservation Tool. *Ecological Bulletins*, *46*, 182–190. <https://www.jstor.org/stable/20113215>

- Gutiérrez-Chacón, C., Valderrama-A, C., & Klein, A.-M. (2020). Biological corridors as important habitat structures for maintaining bees in a tropical fragmented landscape. *Journal of Insect Conservation*, 24(1), 187–197. <https://doi.org/10.1007/s10841-019-00205-2>
- Habel, J. C., & Zachos, F. E. (2012). Habitat fragmentation versus fragmented habitats. *Biodiversity and Conservation*, 21(11), 2987–2990. <https://doi.org/10.1007/s10531-012-0349-4>
- Haddad, N. M., Brudvig, L. A., Clobert, J., Davies, K. F., Gonzalez, A., Holt, R. D., Lovejoy, T. E., Sexton, J. O., Austin, M. P., Collins, C. D., Cook, W. M., Damschen, E. I., Ewers, R. M., Foster, B. L., Jenkins, C. N., King, A. J., Laurance, W. F., Levey, D. J., Margules, C. R., ... Townshend, J. R. (2015). Habitat fragmentation and its lasting impact on Earth's ecosystems. *Science Advances*, 1(2), e1500052. <https://doi.org/10.1126/sciadv.1500052>
- Hale, J. D., Fairbrass, A. J., Matthews, T. J., Davies, G., & Sadler, J. P. (2015). The ecological impact of city lighting scenarios: Exploring gap crossing thresholds for urban bats. *Global Change Biology*, 21(7), 2467–2478. <https://doi.org/10.1111/gcb.12884>
- Halfwerk, W., Both, C., & Slabbekoorn, H. (2016). Noise affects nest-box choice of 2 competing songbird species, but not their reproduction. *BEHAVIORAL ECOLOGY*, 27(6), 1592–1600. <https://doi.org/10.1093/beheco/arw095>
- Halfwerk, W., & Jerem, P. (2021). A Systematic Review of Research Investigating the Combined Ecological Impact of Anthropogenic Noise and Artificial Light at Night. *Frontiers in Ecology and Evolution*, 9, 765950. <https://doi.org/10.3389/fevo.2021.765950>
- Halfwerk, W., & Slabbekoorn, H. (2015). Pollution going multimodal: The complex impact of the human-altered sensory environment on animal perception and performance. *Biology Letters*, 11(4), 20141051. <https://doi.org/10.1098/rsbl.2014.1051>
- Hallmann, C. A., Sorg, M., Jongejans, E., Siepel, H., Hofland, N., Schwan, H., Stenmans, W., Müller, A., Sumser, H., Hörrén, T., Goulson, D., & H., de K. (2017). More than 75 percent decline over 27 years in total flying insect biomass in protected areas. *Plos One*, 12(10), 1–21. <https://doi.org/10.1371/journal>
- Hamid, A. R., & Tan, P. Y. (2017). Urban Ecological Networks for Biodiversity Conservation in Cities. In P. Y. Tan & C. Y. Jim (Eds.), *Greening Cities: Forms and Functions* (pp. 251–277). Springer. https://doi.org/10.1007/978-981-10-4113-6_12
- Hamon, C. (2010). *Appui à la mise en œuvre de la Trame verte et bleue en milieu agricole* (p. 49). Fédération des Parcs naturels régionaux de France. https://www.trameverteetbleue.fr/sites/default/files/references_bibliographiques/rapport_tvb_agri_22dec2010.pdf
- Hannappel, I., & Fischer, K. (2020). Grassland intensification strongly reduces butterfly diversity in the Westerwald mountain range, Germany. *Journal of Insect Conservation*, 24(2), 279–285. <https://doi.org/10.1007/s10841-019-00195-1>
- Hansen, A. J., & Urban, D. L. (1992). Avian response to landscape pattern: The role of species' life histories. *Landscape Ecology*, 7(3), 163–180. <https://doi.org/10.1007/BF00133308>
- Hansen, S. C., Stolter, C., Imholt, C., & Jacob, J. (2017). Like or dislike: Response of rodents to the odor of plant secondary metabolites. *Integrative Zoology*, 12(5), 428–436. <https://doi.org/10.1111/1749-4877.12245>
- Harcourt, A. H., & Doherty, D. A. (2005). Species–area relationships of primates in tropical forest fragments: A global analysis. *Journal of Applied Ecology*, 42(4), 630–637. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2664.2005.01037.x>
- Harding, H. R., Gordon, T. A. C., Eastcott, E., Simpson, S. D., & Radford, A. N. (2019). Causes and consequences of intraspecific variation in animal responses to anthropogenic noise. *Behavioral Ecology*, 30(6), 1501–1511. <https://doi.org/10.1093/beheco/arz114>
- Hardy, P. B., Kinder, P. M., Sparks, T. H., & Dennis, R. L. H. (2010). Elevation and habitats: The potential of sites at different altitudes to provide refuges for phytophagous insects during climatic fluctuations. *Journal of Insect Conservation*, 14(3), 297–303. <https://doi.org/10.1007/s10841-009-9251-0>
- Hastie, G. D., Russell, D. J. F., Lepper, P., Elliott, J., Wilson, B., Benjamins, S., & Thompson, D. (2018). Harbour seals avoid tidal turbine noise: Implications for collision risk. *Journal of Applied Ecology*, 55(2), 684–693. <https://doi.org/10.1111/1365-2664.12981>

- Häussler, J., Barabás, G., & Eklöf, A. (2020). A Bayesian network approach to trophic metacommunities shows that habitat loss accelerates top species extinctions. *Ecology Letters*, 23(12), 1849–1861. <https://doi.org/10.1111/ele.13607>
- He, F., & Hubbell, S. (2013). Estimating extinction from species–area relationships: Why the numbers do not add up. *Ecology*, 94(9), 1905–1912. <https://doi.org/10.1890/12-1795.1>
- He, F., & Hubbell, S. P. (2011). Species–area relationships always overestimate extinction rates from habitat loss. *Nature*, 473(7347), 368–371. <https://doi.org/10.1038/nature09985>
- He, F., & Legendre, P. (2002). *Species diversity patterns derived from species-area models*. <https://doi.org/10.2307/3071933>
- He, L.-X., Cao, X.-X., Roiloa, S. R., Zhang, X.-M., Xue, W., Lei, J.-P., & Yu, F.-H. (2023). Increasing soil microplastic diversity decreases community biomass via its impact on the most dominant species. *Ecological Indicators*, 155, 111010. <https://doi.org/10.1016/j.ecolind.2023.111010>
- Hebets, E. A., & Papaj, D. R. (2005). Complex signal function: Developing a framework of testable hypotheses. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 57(3), 197–214. <https://doi.org/10.1007/s00265-004-0865-7>
- Heinze, S., & Reppert, S. M. (2011). Sun compass integration of skylight cues in migratory Monarch Butterflies. *Neuron*, 69(2), 345–358. <https://doi.org/10.1016/j.neuron.2010.12.025>
- Heller, N. E., & Zavaleta, E. S. (2009). Biodiversity management in the face of climate change: A review of 22 years of recommendations. *Biological Conservation*, 142(1), 14–32. <https://doi.org/10.1016/j.biocon.2008.10.006>
- Hels, T., & Buchwald, E. (2001). The effect of road kills on amphibian populations. *Biological Conservation*, 99(3), 331–340. <http://www.sciencedirect.com/science/article/pii/S0006320700002159>
- Hemmat, W., Hesam, A. M., & Atifnigar, H. (2023). Exploring Noise Pollution, Causes, Effects, and Mitigation Strategies: A Review Paper. *European Journal of Theoretical and Applied Sciences*, 1(5), 995–1005. [https://doi.org/10.59324/ejtas.2023.1\(5\).86](https://doi.org/10.59324/ejtas.2023.1(5).86)
- Henein, K., & Merriam, G. (1990). The elements of connectivity where corridor quality is variable. *Landscape Ecology*, 4(2–3), 157–170. <https://doi.org/10/fgdd25>
- Henle, K., Davies, K. F., Kleyer, M., Margules, C., & Settele, J. (2004). Predictors of species sensitivity to fragmentation. *Biodiversity and Conservation*, 13(1), 207–251. <https://doi.org/10.1023/B:BIOC.0000004319.91643.9e>
- Herrera, L. P., Sabatino, M. C., Jaimes, F. R., & Saura, S. (2017). Landscape connectivity and the role of small habitat patches as stepping stones: An assessment of the grassland biome in South America. *Biodiversity and Conservation*, 26(14), 3465–3479. <https://doi.org/10.1007/s10531-017-1416-7>
- Hidalgo-Mihart, M. G., Gallina, A. G., Pérez-López, M., Juárez-López, R., Cruz, A. J. la, & Cruz, Y. B. la. (2023). Medium- and Large-Sized Mammal Diversity Inside and Outside the Usumacinta Canyon Natural Protected Area. *Natural Areas Journal*, 43(1), 42–52. <https://doi.org/10.3375/22-8>
- Hilty, J. A., Keeley, A. T. H., Lidicker, W. Z., Merenlender, A. M., & Possingham, H. (2019). *Corridor ecology: Linking landscapes for biodiversity conservation and climate adaptation* (Second edition). Island Press.
- Hilty, J. A., Lidicker, W. Z., & Merenlender, A. M. (2006). *Corridor ecology: The science and practice of linking landscapes for biodiversity conservation*. Island Press.
- Hilty, J., Worboys, G. L., Keeley, A., Woodley, S., Lausche, B. J., Locke, H., Carr, M., Pulsford, I., Pittock, J., White, J. W., Theobald, D. M., Levine, J., Reuling, M., Watson, J. E. M., Ament, R., & Tabor, G. M. (2020). *Guidelines for conserving connectivity through ecological networks and corridors* (C. Groves, Ed.). IUCN, International Union for Conservation of Nature. <https://doi.org/10.2305/IUCN.CH.2020.PAG.30.en>
- Himmel, N. J., Letcher, J. M., Sakurai, A., Gray, T. R., Benson, M. N., & Cox, D. N. (2019). *Drosophila* menthol sensitivity and the Precambrian origins of transient receptor potential-dependent chemosensation. *Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences*, 374(1785), 20190369. <https://doi.org/10.1098/rstb.2019.0369>

- Hodgson, J. A., Thomas, C. D., Cinderby, S., Cambridge, H., Evans, P., & Hill, J. K. (2011). Habitat re-creation strategies for promoting adaptation of species to climate change: Habitat re-creation and range expansions. *Conservation Letters*, 4(4), 289–297. <https://doi.org/10.1111/j.1755-263X.2011.00177.x>
- Hof, C., Brandle, M., Dehling, D. M., Munguia, M., Brandl, R., Araujo, M. B., & Rahbek, C. (2012). Habitat stability affects dispersal and the ability to track climate change. *Biology Letters*, 8(4), 639–643. <https://doi.org/10.1098/rsbl.2012.0023>
- Hölker, F., Wurzbacher, C., Weißenborn, C., Monaghan, M. T., Holzhauer, S. I. J., & Premke, K. (2015). Microbial diversity and community respiration in freshwater sediments influenced by artificial light at night. *Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences*, 370(1667), 20140130. <https://doi.org/10/ggknjv>
- Holveck, M.-J., Grégoire, A., Doutrelant, C., & Lambrechts, M. M. (2019). Nest height is affected by lamppost lighting proximity in addition to nestbox size in urban great tits. *Journal of Avian Biology*, 50(1). <https://doi.org/10.1111/jav.01798>
- Holyoak, M., & Heath, S. K. (2016). The integration of climate change, spatial dynamics, and habitat fragmentation: A conceptual overview. *Integrative Zoology*, 11(1), 40–59. <https://doi.org/10.1111/1749-4877.12167>
- Honda, J. Y., & Walker, G. P. (1996). Olfactory response of *Anagrus nigriventris* (HYM.: Mymaridae): Effects of host plant chemical cues mediated by rearing and oviposition experience. *Entomophaga*, 41(1), 3–13. <https://doi.org/10.1007/BF02893287>
- Honkavaara, J., Koivula, M., Korpimäki, E., Siitari, H., & Viitala, J. (2002). Ultraviolet vision and foraging in terrestrial vertebrates. *Oikos*, 98(3), 505–511. <https://doi.org/10.1034/j.1600-0706.2002.980315.x>
- Horváth, Z., Ptacnik, R., Vad, C. F., & Chase, J. M. (2019). Habitat loss over six decades accelerates regional and local biodiversity loss via changing landscape connectance. *Ecology Letters*, 22(6), 1019–1027. <https://doi.org/10.1111/ele.13260>
- Houel, N. (2020). *Pédagogie de la sobriété lumineuse: Étude des enjeux et méthodes de la requalification du parc d'éclairage public de la métropole nantaise au travers de la récolte d'indicateurs qualitatifs et quantitatifs des ambiances nocturnes en ville*. UMR 1563, Équipe CRENAU, Laboratoire Ambiances, Architectures, Urbanités (AAU).
- Howard, W. E., Marsh, R. E., & Cole, R. E. (1968). Food detection by deer mice using olfactory rather than visual cues. *Animal Behaviour*, 16(1), 13–17. [https://doi.org/10.1016/0003-3472\(68\)90100-0](https://doi.org/10.1016/0003-3472(68)90100-0)
- Howell, A. D., & Alarcón, R. (2007). *Osmia* bees (Hymenoptera: Megachilidae) can detect nectar-rewarding flowers using olfactory cues. *Animal Behaviour*, 74(2), 199–205. <https://doi.org/10.1016/j.anbehav.2006.11.012>
- Hrnčir, M., Gawryszewski, F. M., De Moraes, P. Z., & Pessoa, D. M. A. (2023). Editorial: What sensory ecology might learn from landscape ecology? *Frontiers in Ecology and Evolution*, 11, 1198035. <https://doi.org/10.3389/fevo.2023.1198035>
- Hsieh, S., Plotnick, R. E., & Bush, A. M. (2022). The Phanerozoic aftermath of the Cambrian information revolution: Sensory and cognitive complexity in marine faunas. *Paleobiology*, 48(3), 397–419. <https://doi.org/10.1017/pab.2021.46>
- Huang, K., Li, X., Liu, X., & Seto, K. C. (2019). Projecting global urban land expansion and heat island intensification through 2050. *Environmental Research Letters*, 14(11), 114037. <https://doi.org/10.1088/1748-9326/ab4b71>
- Humphrey, J. W., Watts, K., Fuentes-Montemayor, E., Macgregor, N. A., Peace, A. J., & Park, K. J. (2015). What can studies of woodland fragmentation and creation tell us about ecological networks? A literature review and synthesis. *Landscape Ecology*, 30(1), 21–50. <https://doi.org/10.1007/s10980-014-0107-y>
- Hyseni, C., Heino, J., Bini, L. M., Bjelke, U., & Johansson, F. (2021). The importance of blue and green landscape connectivity for biodiversity in urban ponds. *Basic and Applied Ecology*, 57, 129–145. <https://doi.org/10.1016/j.baae.2021.10.004>
- Inger, R., Bennie, J., Davies, T. W., & Gaston, K. J. (2014). Potential Biological and Ecological Effects of Flickering Artificial Light. *PLoS ONE*, 9(5), e98631. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0098631>

- Injaian, A. S., Poon, L. Y., & Patricelli, G. L. (2018). Effects of experimental anthropogenic noise on avian settlement patterns and reproductive success. *Behavioral Ecology*, 29(5), 1181–1189. <https://doi.org/10.1093/beheco/ary097>
- IPBES. (2019). *Summary for policymakers of the global assessment report on biodiversity and ecosystem services*. <https://doi.org/10.5281/zenodo.3553579>
- IUCN. (2020). *IUCN Red List 2017–2020 Report* (p. 24). https://nc.iucnredlist.org/redlist/resources/files/1630480997-IUCN_RED_LIST_QUADRENNIAL_REPORT_2017-2020.pdf
- Ivy, T. M., Weddle, C. B., & Sakaluk, S. K. (2005). Females use self-referent cues to avoid mating with previous mates. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, 272(1580), 2475–2478. <https://doi.org/10.1098/rspb.2005.3222>
- Jacobsen, L., Baktoft, H., Jepsen, N., Aarestrup, K., Berg, S., & Skov, C. (2014). Effect of boat noise and angling on lake fish behaviour. *Journal of Fish Biology*, 84(6), 1768–1780. <https://doi.org/10.1111/jfb.12395>
- Jaeger, J. A. G. (2000). Landscape division, splitting index, and effective mesh size: New measures of landscape fragmentation. *Landscape Ecology*, 15, 115–130. <https://doi.org/10.1023/A:1008129329289>
- Jantz, S. M., Barker, B., Brooks, T. M., Chini, L. P., Huang, Q., Moore, R. M., Noel, J., & Hurtt, G. C. (2015). Future habitat loss and extinctions driven by land-use change in biodiversity hotspots under four scenarios of climate-change mitigation. *Conservation Biology*, 29(4), 1122–1131. <https://doi.org/10.1111/cobi.12549>
- Jiang, F., Fang, G., Xue, F., Cui, J., Brauth, S. E., & Tang, Y. (2015). Male music frogs compete vocally on the basis of temporal sequence rather than spatial cues of rival calls. *Asian Herpetological Research*, 6(4), 305–316. <https://doi.org/10.16373/j.cnki.ahr.150026>
- Jiang, N.-J., Chang, H., Weißflog, J., Eberl, F., Veit, D., Weniger, K., Hansson, B. S., & Knaden, M. (2023). Ozone exposure disrupts insect sexual communication. *Nature Communications*, 14(1), 1186. <https://doi.org/10.1038/s41467-023-36534-9>
- Jiang, W., He, G., Leng, W., Long, T., Wang, G., Liu, H., Peng, Y., Yin, R., & Guo, H. (2018). Characterizing light pollution trends across protected areas in China using nighttime light remote sensing data. *ISPRS International Journal of Geo-Information*, 7(7), 243. <https://doi.org/10.3390/ijgi7070243>
- Jiménez-Navarro, G., Rodríguez-Pérez, J., Melguizo-Ruiz, N., Silva, B., Vasconcelos, S., Beja, P., Moreira, F., Morgado, R., Barreiro, S., & Herrera, J. M. (2023). Disentangling the seasonal effects of agricultural intensification on birds and bats in Mediterranean olive groves. *Agriculture, Ecosystems & Environment*, 343, 108280. <https://doi.org/10.1016/j.agee.2022.108280>
- Jiménez-Vargas, G. M., Atehortua-Vallejo, M. A., Arcila-Pérez, L. F., Carvajal-Castro, J. D., & Vargas-Salinas, F. (2021). Does abiotic noise promote segregation of functional diversity in Neotropical anuran assemblages? *Biological Journal of the Linnean Society*, 132(4), 847–860. <https://doi.org/10.1093/biolinnean/blaa232>
- Johnson, A. E., & Freedberg, S. (2014). Variable facial plumage in juvenile Cliff Swallows: A potential offspring recognition cue? *The Auk*, 131(2), 121–128. <https://doi.org/10.1642/AUK-13-127.1>
- Jones, D., Ledoux, J.-C., & Emerit, M. (2000). *Guide des araignées et des opilions d'Europe: Anatomie, biologie, habitat, distribution ...* Delachaux et Niestlé.
- Jongman, R. H. G. (1995). Nature conservation planning in Europe: Developing ecological networks. *Landscape and Urban Planning*, 32(3), 169–183. <https://doi.org/10/b939fh>
- Jongman, R. H. G. (Ed.). (1998). Rivers—Key elements in European ecological networks. In *New concepts for sustainable management of river basins* (pp. 53–66). Backhuys.
- Jongman, R. H. G. (Ed.). (2004). *Ecological networks and greenways: Concept, design, implementation* (1. publ). Cambridge University Press.
- Jongman, R. H. G., Kùlvik, M., & Kristiansen, I. (2004). European ecological networks and greenways. *Landscape and Urban Planning*, 68(2–3), 305–319. <https://doi.org/10/cv36sf>

- Jonsen, I. D., & Taylor, P. D. (2000). Fine-scale movement behaviors of calopterygid damselflies are influenced by landscape structure: An experimental manipulation. *Oikos*, *88*(3), 553–562. <https://doi.org/10.1034/j.1600-0706.2000.880312.x>
- Jurcak, A. M., & Moore, P. A. (2014). Behavioral decisions in sensory landscapes: Crayfish use chemical signals to make habitat use choices. *Journal of Crustacean Biology*, *34*(5), 559–564. <https://doi.org/10.1163/1937240X-00002266>
- Jürgens, A., & Bischoff, M. (2017). Changing odour landscapes: The effect of anthropogenic volatile pollutants on plant–pollinator olfactory communication. *Functional Ecology*, *31*(1), 56–64. <https://doi.org/10.1111/1365-2435.12774>
- Kadoya, T., Takeuchi, Y., Shinoda, Y., & Nansai, K. (2022). Shifting agriculture is the dominant driver of forest disturbance in threatened forest species' ranges. *Communications Earth & Environment*, *3*(1), 108. <https://doi.org/10.1038/s43247-022-00434-5>
- Kafash, Z. H., Khoramnejadian, S., Ghotbi-Ravandi, A. A., & Dehghan, S. F. (2022). Traffic noise induces oxidative stress and phytohormone imbalance in two urban plant species. *Basic and Applied Ecology*, *60*, 1–12. <https://doi.org/10.1016/j.baae.2022.01.010>
- Kane, S. A., & Zamani, M. (2014). Falcons pursue prey using visual motion cues: New perspectives from animal-borne cameras. *Journal of Experimental Biology*, *217*(2), 225–234. <https://doi.org/10.1242/jeb.092403>
- Katayama, N., Amano, T., Naoe, S., Yamakita, T., Komatsu, I., Takagawa, S., Sato, N., Ueta, M., & Miyashita, T. (2014). Landscape heterogeneity–biodiversity relationship: Effect of range size. *PLoS ONE*, *9*(3), e93359. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0093359>
- Kats, L. B. (1988). The detection of certain predators via olfaction by small-mouthed salamander larvae (*Ambystoma texanum*). *Behavioral and Neural Biology*, *50*(1), 126–131. [https://doi.org/10.1016/S0163-1047\(88\)90840-0](https://doi.org/10.1016/S0163-1047(88)90840-0)
- Kauffman, M. J., Aikens, E. O., Esmaeili, S., Kaczensky, P., Middleton, A., Monteith, K. L., Morrison, T. A., Mueller, T., Sawyer, H., & Goheen, J. R. (2021). Causes, Consequences, and Conservation of Ungulate Migration. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics*, *52*(1), 453–478. <https://doi.org/10.1146/annurev-ecolsys-012021-011516>
- Keeley, A. T. H., Beier, P., & Jenness, J. S. (2021). Connectivity metrics for conservation planning and monitoring. *Biological Conservation*, *255*, 109008. <https://doi.org/10.1016/j.biocon.2021.109008>
- Keller, I., Nentwig, W., & Lurgiader, C. R. (2004). Recent habitat fragmentation due to roads can lead to significant genetic differentiation in an abundant flightless ground beetle: Differentiation due to habitat fragmentation. *Molecular Ecology*, *13*(10), 2983–2994. <https://doi.org/10.1111/j.1365-294X.2004.02310.x>
- Keyghobadi, N., Roland, J., & Strobeck, C. (2005). Genetic differentiation and gene flow among populations of the alpine butterfly, *Parnassius smintheus*, vary with landscape connectivity: LANDSCAPE CONNECTIVITY and GENE FLOW. *Molecular Ecology*, *14*(7), 1897–1909. <https://doi.org/10.1111/j.1365-294X.2005.02563.x>
- Kheradmand, B., & Nieh, J. C. (2019). The role of landscapes and landmarks in bee navigation: A review. *Insects*, *10*(10), 342. <https://doi.org/10.3390/insects10100342>
- Kindlmann, P., & Burel, F. (2008). Connectivity measures: A review. *Landscape Ecology*, *510980-008-9245-4*. <https://doi.org/10.1007/s10980-008-9245-4>
- Kinoshita, M., & Arikawa, K. (2014). Color and polarization vision in foraging *Papilio*. *Journal of Comparative Physiology A*, *200*(6), 513–526. <https://doi.org/10.1007/s00359-014-0903-5>
- Kinzig, A. P., & Harte, J. (2023). Implications of endemics-area relationships for estimates of species extinctions. *Ecology*, *81*(12). <https://doi.org/10.2307/177495>
- Kleinschroth, F., Laporte, N., Laurance, W. F., Goetz, S. J., & Ghazoul, J. (2019). Road expansion and persistence in forests of the Congo Basin. *Nature Sustainability*, *2*(7), 628–634. <https://doi.org/10.1038/s41893-019-0310-6>
- Klett-Mingo, J. I., Pavón, I., & Gil, D. (2016). Great tits, *Parus major*, increase vigilance time and reduce feeding effort during peaks of aircraft noise. *Animal Behaviour*, *115*, 29–34. <https://doi.org/10/f8njv3>

- Kline, O., & Joshi, N. K. (2020). Mitigating the effects of habitat loss on solitary bees in agricultural ecosystems. *Agriculture*, 10(4), 115. <https://doi.org/10.3390/agriculture10040115>
- Knop, E., Zoller, L., Ryser, R., Gerpe, C., Hörler, M., & Fontaine, C. (2017). Artificial light at night as a new threat to pollination. *Nature*, 548(7666), 206–209. <https://doi.org/10.1038/nature23288>
- Kociolek, A. V., Clevenger, A. P., St. Clair, C. C., & Proppe, D. S. (2011). Effects of Road Networks on Bird Populations [Efectos de las Redes de Caminos sobre Poblaciones de Aves]. *Conservation Biology*, 25(2), 241–249. <https://doi.org/10.1111/j.1523-1739.2010.01635.x>
- Koops, M. A. (1998). *Misinformation and assessment uncertainty in the ecology of information use* [Univ. of Manitoba]. <https://mpace.lib.umanitoba.ca/items/61b6c263-a112-4cfe-a96d-agf293631780>
- Korine, C., Adams, A. M., Shamir, U., & Gross, A. (2015). Effect of water quality on species richness and activity of desert-dwelling bats. *Mammalian Biology*, 80(3), 185–190. <https://doi.org/10.1016/j.mambio.2015.03.009>
- Korpach, A. M., Garroway, C. J., Mills, A. M., von Zuben, V., Davy, C. M., & Fraser, K. C. (2022). Urbanization and artificial light at night reduce the functional connectivity of migratory aerial habitat. *Ecography*, 2022(8). <https://doi.org/10.1111/ecog.05581>
- Kshitish Acharya, K., Roy, A., & Krishna, A. (1998). Relative role of olfactory cues and certain non-olfactory factors in foraging of fruit-eating bats. *Behavioural Processes*, 44(1), 59–64. [https://doi.org/10.1016/S0376-6357\(98\)00028-X](https://doi.org/10.1016/S0376-6357(98)00028-X)
- Kurosawa, R., & Askins, R. A. (2003). Effects of habitat fragmentation on birds in deciduous forests in Japan. *Conservation Biology*, 17(3), 695–707. <https://doi.org/10.1046/j.1523-1739.2003.01118.x>
- Kyba, C. C. M., Kuester, T., Sánchez de Miguel, A., Baugh, K., Jechow, A., Hölker, F., Bennie, J., Elvidge, C. D., Gaston, K. J., & Guanter, L. (2017). Artificially lit surface of Earth at night increasing in radiance and extent. *Science Advances*, 3(11), e1701528. <https://doi.org/10/gcmzgx>
- La Sorte, F. A., & Horton, K. G. (2021). Seasonal variation in the effects of artificial light at night on the occurrence of nocturnally migrating birds in urban areas. *Environmental Pollution*, 270, 116085. <https://doi.org/10.1016/j.envpol.2020.116085>
- La Sorte, F. A., Johnston, A., Rodewald, A. D., Fink, D., Farnsworth, A., Van Doren, B. M., Auer, T., & Strimas-Mackey, M. (2022). The role of artificial light at night and road density in predicting the seasonal occurrence of nocturnally migrating birds. *Diversity and Distributions*, 28(5), 992–1009. <https://doi.org/10.1111/ddi.13499>
- La Sorte, F. A., Lepczyk, C. A., & Aronson, M. F. J. (2022). Light pollution enhances ground-level exposure to airborne toxic chemicals for nocturnally migrating passerines. *Global Change Biology*, gcb.16443. <https://doi.org/10.1111/gcb.16443>
- Lacoeuilhe, A., Machon, N., Julien, J.-F., Le Bocq, A., & Kerbiriou, C. (2014). The influence of low intensities of light pollution on bat communities in a semi-natural context. *PloS One*, 9(10), e103042.
- Laforge, A., Archaux, F., Coulon, A., Sirami, C., Froidevaux, J., Gouix, N., Ladet, S., Martin, H., Barré, K., Roemer, C., Claireau, F., Kerbiriou, C., & Barbaro, L. (2021). Landscape composition and life-history traits influence bat movement and space use: Analysis of 30 years of published telemetry data. *Global Ecology and Biogeography*, 30(12), 2442–2454. <https://doi.org/10.1111/geb.13397>
- Laguna, E., Palencia, P., Carpio, A. J., Mateos-Aparicio, J., Herraiz, C., Notario, C., Vicente, J., Montoro, V., & Acevedo, P. (2022). Evaluation of a combined and portable light-ultrasound device with which to deter red deer. *European Journal of Wildlife Research*, 68(4), 50. <https://doi.org/10.1007/s10344-022-01599-2>
- Landas, M. (2013). *Les outils de nature contractuelle mobilisables pour la Trame verte et bleue* (p. 34). Fédération des Parcs Naturels Régionaux de France, Fédération des Conservatoires d'Espaces Naturels. https://www.trameverteetbleue.fr/sites/default/files/references_bibliographiques/rapport_etude_0_utils_contractuels_final_web_1_o.pdf
- Lane, S. M., Solino, J. H., Mitchell, C., Blount, J. D., Okada, K., Hunt, J., & House, C. M. (2015). Rival male chemical cues evoke changes in male pre- and post-copulatory investment in a flour beetle. *Behavioral Ecology*, 26(4), 1021–1029. <https://doi.org/10.1093/beheco/arv047>
- Langevelde, F., Braamburg-Annegarn, M., Huigens, M. E., Groendijk, R., Poitevin, O., Deijk, J. R., Ellis, W. N., Grunsven, R. H. A., Vos, R., Vos, R. A., Franzén, M., & WallisDeVries, M. F. (2018). Declines in

- moth populations stress the need for conserving dark nights. *Global Change Biology*, 24(3), 925–932. <https://doi.org/10/gc8xfn>
- Langridge, J., Delabye, S., Gilg, O., Paillet, Y., Reyjol, Y., Sordello, R., Touroult, J., & Gosselin, F. (2023). Biodiversity responses to forest management abandonment in boreal and temperate forest ecosystems: A meta-analysis reveals an interactive effect of time since abandonment and climate. *Biological Conservation*, 287, 110296. <https://doi.org/10.1016/j.biocon.2023.110296>
- Larinier, M., Courret, D., & Gomes, P. (2006). *Guide technique pour la conception des passes à poissons "naturelles"* (Rapport GHAAPPE RA.06.05-V1; p. 66). Cemagref.
- Latchem, E., Madliger, C. L., Abrams, A. E. I., & Cooke, S. J. (2021). Does Artificial Light at Night Alter the Subsequent Diurnal Behavior of a Teleost Fish? *Water, Air, & Soil Pollution*, 232(2), 71. <https://doi.org/10.1007/s11270-021-05023-4>
- Laurance, W. F., Goosem, M., & Laurance, S. G. W. (2009). Impacts of roads and linear clearings on tropical forests. *Trends in Ecology & Evolution*, 24(12), 659–669. <https://doi.org/10.1016/j.tree.2009.06.009>
- Lawson, R. R., Fogarty, D. T., & Loss, S. R. (2019). Use of visual and olfactory sensory cues by an apex predator in deciduous forests. *Canadian Journal of Zoology*, 97(5), 488–494. <https://doi.org/10.1139/cjz-2018-0134>
- Lazerte, S. E., Slabbekoorn, H., & Otter, K. A. (2016). Learning to cope: Vocal adjustment to urban noise is correlated with prior experience in black-capped chickadees. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, 283(1833). <https://doi.org/10.1098/rspb.2016.1058>
- Le Bougnec, A. (2018). *La Trame sonore—Elaboration d'une méthode d'identification sur le territoire du Parc Naturel Régional du Golfe du Morbihan*. (p. 79). Université Bordeaux Montaigne.
- Le, M.-L. T., Garvin, C. M., Barber, J. R., & Francis, C. D. (2019). Natural sounds alter California ground squirrel, *Otospermophilus beecheyi*, foraging, vigilance and movement behaviours. *Animal Behaviour*, 157, 51–60. <https://doi.org/10.1016/j.anbehav.2019.08.014>
- Lefcort, H., Ammann, E., & Eiger, S. M. (2000). Antipredatory Behavior as an Index of Heavy-Metal Pollution? A Test Using Snails and Caddisflies. *Archives of Environmental Contamination and Toxicology*, 38(3), 311–316. <https://doi.org/10.1007/s002449910041>
- Lefcort, H., Meguire, R. A., Wilson, L. H., & Ettinger, W. F. (1998). Heavy Metals Alter the Survival, Growth, Metamorphosis, and Antipredatory Behavior of Columbia Spotted Frog (*Rana luteiventris*) Tadpoles. *Archives of Environmental Contamination and Toxicology*, 35(3), 447–456. <https://doi.org/10.1007/s002449900401>
- Leimu, R., Vergeer, P., Angeloni, F., & Ouborg, N. J. (2010). Habitat fragmentation, climate change, and inbreeding in plants: Habitat fragmentation, climate change and inbreeding in plants. *Annals of the New York Academy of Sciences*, 1195(1), 84–98. <https://doi.org/10.1111/j.1749-6632.2010.05450.x>
- Léna, J. P., De Fraipont, M., & Clobert, J. (2000). Affinity towards maternal odour and offspring dispersal in the common lizard. *Ecology Letters*, 3(4), 300–308. <https://doi.org/10.1046/j.1461-0248.2000.00155.x>
- Leonard, M. L., Horn, A. G., Brown, C. R., & Fernandez, N. J. (1997). Parent–offspring recognition in tree swallows, *Tachycineta bicolor*. *Animal Behaviour*, 54(5), 1107–1116. <https://doi.org/10.1006/anbe.1997.0559>
- León-Cortés, J. L., Lennon, J. J., & Thomas, C. D. (2003). Ecological dynamics of extinct species in empty habitat networks. 1. The role of habitat pattern and quantity, stochasticity and dispersal. *Oikos*, 102(3), 449–464. <https://doi.org/10.1034/j.1600-0706.2003.12129.x>
- Lewis, M. A., Fagan, W. F., Auger-Méthé, M., Frair, J., Fryxell, J. M., Gros, C., Gurarie, E., Healy, S. D., & Merkle, J. A. (2021). Learning and Animal Movement. *Frontiers in Ecology and Evolution*, 9, 681704. <https://doi.org/10.3389/fevo.2021.681704>
- Lian, X., Jiao, L., Zhong, J., Jia, Q., Liu, J., & Liu, Z. (2021). Artificial light pollution inhibits plant phenology advance induced by climate warming. *Environmental Pollution*, 291, 118110. <https://doi.org/10.1016/j.envpol.2021.118110>
- Liang, J., Yang, J., Xie, H., Peng, X., He, X., Sun, Y., & Zhang, L. (2019). Impact of external odor on self-grooming of lesser flat-headed bats, *Tylonycteris pachypus*. *Ecology and Evolution*, 9(14), 8113–8118. <https://doi.org/10.1002/ece3.5377>

- Liao, W., Venn, S., & Niemelä, J. (2022). Diving beetle (Coleoptera: Dytiscidae) community dissimilarity reveals how low landscape connectivity restricts the ecological value of urban ponds. *Landscape Ecology*, 37(4), 1049–1058. <https://doi.org/10.1007/s10980-022-01413-z>
- Lidicker, W. Z., & Stenseth, N. C. (1992). To disperse or not to disperse: Who does it and why? In N. Chr. Stenseth & W. Z. Lidicker (Eds.), *Animal Dispersal* (pp. 21–36). Springer Netherlands. https://doi.org/10.1007/978-94-011-2338-9_2
- Lienert, J. (2004). Habitat fragmentation effects on fitness of plant populations – a review. *Journal for Nature Conservation*, 12(1), 53–72. <https://doi.org/10.1016/j.jnc.2003.07.002>
- Lind, O., Mitkus, M., Olsson, P., & Kelber, A. (2013). Ultraviolet sensitivity and colour vision in raptor foraging. *Journal of Experimental Biology*, 216(19), 3764–3764. <https://doi.org/10.1242/jeb.096123>
- Lino, A., Fonseca, C., Rojas, D., Fischer, E., & Ramos Pereira, M. J. (2019). A meta-analysis of the effects of habitat loss and fragmentation on genetic diversity in mammals. *Mammalian Biology*, 94, 69–76. <https://doi.org/10.1016/j.mambio.2018.09.006>
- Little, C. J., Rizzuto, M., Luhning, T. M., Monk, J. D., Nowicki, R. J., Paseka, R. E., Stegen, J. C., Symons, C. C., Taub, F. B., & Yen, J. D. L. (2022). Movement with meaning: Integrating information into meta-ecology. *Oikos*, 2022(8), e08892. <https://doi.org/10.1111/oik.08892>
- Liu, A., Papale, A. E., Henggenius, J., Patel, K., Ermentrout, B., & Urban, N. N. (2020). Mouse navigation strategies for odor source localization. *Frontiers in Neuroscience*, 14, 218. <https://doi.org/10.3389/fnins.2020.00218>
- Longcore, T., Aldern, H. L., Eggers, J. F., Flores, S., Franco, L., Hirshfield-Yamanishi, E., Petrinec, L. N., Yan, W. A., & Barroso, A. M. (2015). Tuning the white light spectrum of light emitting diode lamps to reduce attraction of nocturnal arthropods. *Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences*, 370(1667), 20140125. <https://doi.org/10.1098/rstb.2014.0125>
- Longcore, T., Rich, C., Mineau, P., MacDonald, B., Bert, D. G., Sullivan, L. M., Mutrie, E., Gauthreaux, S. A., Avery, M. L., Crawford, R. L., Manville, A. M., Travis, E. R., & Drake, D. (2013). Avian mortality at communication towers in the United States and Canada: Which species, how many, and where? *Biological Conservation*, 158, 410–419. <https://doi.org/10.1016/j.biocon.2013.07.044>
- López-Mendoza, A., Oyama, K., Pineda-García, F., & Aguilar-Romero, R. (2022). Defining Conservation Priorities for Oak Forests in Central Mexico Based on Networks of Connectivity. *Forests*, 13(7), Article 7. <https://doi.org/10.3390/f13071085>
- Loss, S. R., Will, T., Loss, S. S., & Marra, P. P. (2014). Bird–building collisions in the United States: Estimates of annual mortality and species vulnerability. *The Condor*, 116(1), 8–23. <https://doi.org/10.1111/cod.12188>
- Louis-lucas, T., Clauzel, C., Mayrand, F., Clergeau, P., & Machon, N. (2022). Role of green roofs in urban connectivity, an exploratory approach using landscape graphs in the city of Paris, France. *Urban Forestry & Urban Greening*, 78, 127765. <https://doi.org/10.1016/j.ufug.2022.127765>
- Luiselli, L., & Capizzi, D. (1997). Influences of area, isolation and habitat features on distribution of snakes in Mediterranean fragmented woodlands. *Biodiversity & Conservation*, 6(10), 1339–1351. <http://link.springer.com/article/10.1023/A:1018333512693>
- Luo, B., Xu, R., Li, Y., Zhou, W., Wang, W., Gao, H., Wang, Z., Deng, Y., Liu, Y., & Feng, J. (2021). Artificial light reduces foraging opportunities in wild least horseshoe bats. *Environmental Pollution*, 288, 117765. <https://doi.org/10.1016/j.envpol.2021.117765>
- Luo, M. (2004). Got milk? A pheromonal message for newborn rabbits. *BioEssays*, 26(1), 6–9. <https://doi.org/10.1002/bies.10391>
- Luqman, H., Muller, R., Vaupel, A., Brodbeck, S., Bolliger, J., & Gugerli, F. (2018). No distinct barrier effects of highways and a wide river on the genetic structure of the Alpine newt (*Ichthyosaura alpestris*) in densely settled landscapes. *Conservation Genetics*, 19(3), 673–685. <https://doi.org/10.1007/s10592-018-1046-y>
- Lurling, M., & Scheffer, M. (2007). Info-disruption: Pollution and the transfer of chemical information between organisms. *Trends in Ecology & Evolution*, 22(7), 374–379. <https://doi.org/10.1016/j.tree.2007.04.002>
- Luscier, J. D., Christopher, A., Synan, H., & Wilson, K. B. (2023). Effects of light and noise pollution on occupancy of gray treefrogs (*Hyla versicolor*) and green frogs (*Lithobates clamitans*) in Syracuse, NY. *Urban Ecosystems*, 26(4), 941–953. <https://doi.org/10.1007/s11252-023-01329-9>

- Machtans, C. S., Villard, M.-A., & Hannon, S. J. (1996). Use of Riparian Buffer Strips as Movement Corridors by Forest Birds. *Conservation Biology*, 10(5), 1366–1379. <https://doi.org/10.1046/j.1523-1739.1996.10051366.x>
- Maciejewski, L., Lepareur, F., Viry, D., Bensettiti, F., Puissauve, R., & Touroult, J. (2016). État de conservation des habitats: Propositions de définitions et de concepts pour l'évaluation à l'échelle d'un site Natura 2000. *Revue d'Écologie (La Terre et La Vie)*, 71(1), 3–20. <https://doi.org/10.3406/revec.2016.1862>
- Madliger, C. L. (2012). Toward improved conservation management: A consideration of sensory ecology. *BIODIVERSITY AND CONSERVATION*, 21(13), 3277–3286. <https://doi.org/10.1007/s10531-012-0363-6>
- Madliger, C. L., Cooke, S. J., Crespi, E. J., Funk, J. L., Hultine, K. R., Hunt, K. E., Rohr, J. R., Sinclair, B. J., Suski, C. D., Willis, C. K. R., & Love, O. P. (2016). Success stories and emerging themes in conservation physiology. *Conservation Physiology*, 4(1), cov057. <https://doi.org/10.1093/conphys/cov057>
- Madsen, T., Stille, B., & Shine, R. (1996). Inbreeding depression in an isolated population of adders *Vipera berus*. *Biological Conservation*, 75(2), 113–118. [https://doi.org/10.1016/0006-3207\(95\)00067-4](https://doi.org/10.1016/0006-3207(95)00067-4)
- Maggi, E., Bongiorno, L., Fontanini, D., Capocchi, A., Dal Bello, M., Giacomelli, A., & Benedetti-Cecchi, L. (2020). Artificial light at night erases positive interactions across trophic levels. *Functional Ecology*, 34(3), 694–706. <https://doi.org/10.1111/1365-2435.13485>
- Magrath, R. D., Haff, T. M., Horn, A. G., & Leonard, M. L. (2010). Calling in the face of danger. In *Advances in the Study of Behavior* (Vol. 41, pp. 187–253). Elsevier. [https://doi.org/10.1016/S0065-3454\(10\)41006-2](https://doi.org/10.1016/S0065-3454(10)41006-2)
- Málnás, K., Polyák, L., Prill, É., Hegedüs, R., Kriska, G., Dévai, G., Horváth, G., & Lengyel, S. (2011). Bridges as optical barriers and population disruptors for the mayfly *Palingenia longicauda*: An overlooked threat to freshwater biodiversity? *Journal of Insect Conservation*, 15(6), 823–832. <https://doi.org/10.1007/s10841-011-9380-0>
- Mancera, K. F., Lisle, A., Allavena, R., & Phillips, C. J. C. (2017). The effects of mining machinery noise of different frequencies on the behaviour, faecal corticosterone and tissue morphology of wild mice (*Mus musculus*). *Applied Animal Behaviour Science*, 197, 81–89. <https://doi.org/10.1016/j.applanim.2017.08.008>
- Mancera, K. F., Murray, P. J., Lisle, A., Dupont, C., Fauchoux, F., & Phillips, C. J. C. (2017). The effects of acute exposure to mining machinery noise on the behaviour of eastern blue-tongued lizards (*Tiliqua scincoides*). *Animal Welfare*, 26(1), 11–24. <https://doi.org/10.7120/09627286.26.1.011>
- Manel, S., Schwartz, M. K., Luikart, G., & Taberlet, P. (2003). Landscape genetics: Combining landscape ecology and population genetics. *Trends in Ecology & Evolution*, 18(4), 189–197. [https://doi.org/10.1016/S0169-5347\(03\)00008-9](https://doi.org/10.1016/S0169-5347(03)00008-9)
- Manfrin, A., Singer, G., Larsen, S., Weiß, N., van Grunsven, R. H. A., Weiß, N.-S., Wohlfahrt, S., Monaghan, M. T., & Hölker, F. (2017). Artificial Light at Night Affects Organism Flux across Ecosystem Boundaries and Drives Community Structure in the Recipient Ecosystem. *Frontiers in Environmental Science*, 5, 61. <https://doi.org/10.3389/fenvs.2017.00061>
- Mángano, M. G., & Buatois, L. A. (2016). The Cambrian Explosion. In M. G. Mángano & L. A. Buatois (Eds.), *The Trace-Fossil Record of Major Evolutionary Events: Volume 1: Precambrian and Paleozoic* (pp. 73–126). Springer Netherlands. https://doi.org/10.1007/978-94-017-9600-2_3
- Mantyka-pringle, C. S., Martin, T. G., & Rhodes, J. R. (2012). Interactions between climate and habitat loss effects on biodiversity: A systematic review and meta-analysis. *Global Change Biology*, 18(4), 1239–1252. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2486.2011.02593.x>
- Martin, G. (1990). *Birds by Night*. T. & A.D. Poyser.
- Martin, G. R. (2011). Understanding bird collisions with man-made objects: A sensory ecology approach: Bird collisions. *Ibis*, 153(2), 239–254. <https://doi.org/10.1111/j.1474-919X.2011.01117.x>
- Martin, G. R., & Crawford, R. (2015). Reducing bycatch in gillnets: A sensory ecology perspective. *Global Ecology and Conservation*, 3, 28–50. <https://doi.org/10.1016/j.gecco.2014.11.004>
- Martínez, D. C., & Carvajal-Cogollo, J. E. (2022). Effects of habitat loss on three insect assemblages in modified ecosystems of foothills of the Colombian Orinoquia. *Revista de Biología Tropical*, 70(1). <https://doi.org/10.15517/rev.biol.trop.v70i1.49628>

- Martins, K. T., Albert, C. H., Lechowicz, M. J., & Gonzalez, A. (2018). Complementary crops and landscape features sustain wild bee communities. *Ecological Applications*, 28(4), 1093–1105. <https://doi.org/10.1002/eap.1713>
- Mason, R. T. (1993). Chemical ecology of the Red-Sided Garter Snake, *Thamnophis sirtalis parietalis*. *Brain, Behavior and Evolution*, 41(3–5), 261–268. <https://doi.org/10.1159/000113848>
- Matthysen, E. (2012). Multicausality of dispersal: A review. In J. Clobert, M. Baguette, T. G. Benton, & J. M. Bullock (Eds.), *Dispersal Ecology and Evolution* (p. o). Oxford University Press. <https://doi.org/10.1093/acprof:oso/9780199608898.003.0001>
- Matyjasiak, P. (2005). Birds associate species-specific acoustic and visual cues: Recognition of heterospecific rivals by male blackcaps. *Behavioral Ecology*, 16(2), 467–471. <https://doi.org/10.1093/beheco/ario12>
- Matzke, E. B. (1936). The effect of street lights in delaying leaf-fall in certain trees. *American Journal of Botany*, 23(6), 446–452. <https://doi.org/10.1002/j.1537-2197.1936.tb09009.x>
- Mauck, B., Gläser, N., Schlosser, W., & Dehnhardt, G. (2008). Harbour seals (*Phoca vitulina*) can steer by the stars. *Animal Cognition*, 11(4), 715–718. <https://doi.org/10.1007/s10071-008-0156-1>
- Mazaris, A. D., Papanikolaou, A. D., Barbet-Massin, M., Kallimanis, A. S., Jiguet, F., Schmeller, D. S., & Pantis, J. D. (2013). Evaluating the Connectivity of a Protected Areas' Network under the Prism of Global Change: The Efficiency of the European Natura 2000 Network for Four Birds of Prey. *PLOS ONE*, 8(3), e59640. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0059640>
- McArthur, C., Finnerty, P. B., Schmitt, M. H., Shuttleworth, A., & Shrader, A. M. (2019). Plant volatiles are a salient cue for foraging mammals: Elephants target preferred plants despite background plant odour. *Animal Behaviour*, 155, 199–216. <https://doi.org/10.1016/j.anbehav.2019.07.002>
- McClure, C. J. W., Potier, S., & Barber, J. R. (2022). Applied Studies of Raptor Sensory Ecology are Rare. *Journal of Raptor Research*, 56(4). <https://doi.org/10.3356/JRR-22-41>
- McKay, A. (2023). Insufficient climate connectivity among terrestrial protected areas. *Nature Reviews Earth & Environment*, 4(6), Article 6. <https://doi.org/10.1038/s43017-023-00443-8>
- McKinney, M. L., & Lockwood, J. L. (1999). Biotic homogenization: A few winners replacing many losers in the next mass extinction. *Trends in Ecology & Evolution*, 14(11), 450–453. [https://doi.org/10.1016/S0169-5347\(99\)01679-1](https://doi.org/10.1016/S0169-5347(99)01679-1)
- McLeman, M. A., Pratt, S. C., & Franks, N. R. (2002). Navigation using visual landmarks by the ant *Leptothorax albipennis*. *Insectes Sociaux*, 49(3), 203–208. <https://doi.org/10.1007/s00040-002-8302-2>
- McNaughton, B. L., Battaglia, F. P., Jensen, O., Moser, E. I., & Moser, M.-B. (2006). Path integration and the neural basis of the "cognitive map." *Nature Reviews Neuroscience*, 7(8), 663–678. <https://doi.org/10.1038/nrn1932>
- Mebis, T., & Scherzinger, W. (2006). *Rapaces nocturnes de France et d'Europe* (Delachaux et Niestlé).
- Medrano-Vizcaíno, P., Grilo, C., Silva Pinto, F. A., Carvalho, W. D., Melinski, R. D., Schultz, E. D., & González-Suárez, M. (2022). Roadkill patterns in Latin American birds and mammals. *Global Ecology and Biogeography*, 31(9), 1756–1783. <https://doi.org/10.1111/geb.13557>
- Medvin, M. B., & Beecher, M. D. (1986). Parent-offspring recognition in the barn swallow (*Hirundo rustica*). *Animal Behaviour*, 34(6), 1627–1639. [https://doi.org/10.1016/S0003-3472\(86\)80251-2](https://doi.org/10.1016/S0003-3472(86)80251-2)
- Meerow, S. (2020). The politics of multifunctional green infrastructure planning in New York City. *Cities*, 100, 102621. <https://doi.org/10.1016/j.cities.2020.102621>
- Meier, K., Kuusemets, V., Luig, J., & Mander, Ü. (2005). Riparian buffer zones as elements of ecological networks: Case study on *Parnassius mnemosyne* distribution in Estonia. *Ecological Engineering*, 24(5), 531–537. <https://doi.org/10.1016/j.ecoleng.2005.01.017>
- Mena, J. L., Rivero, J., Bonifaz, E., Pastor, P., Pacheco, J., & Aide, T. M. (2021). The effect of artificial light on bat richness and nocturnal soundscapes along an urbanization gradient in an arid landscape of central Peru. *Urban Ecosystems*. <https://doi.org/10.1007/s11252-021-01163-x>
- Mendgen, P., Dejid, N., Olson, K., Buuveibaatar, B., Calabrese, J. M., Chimeddorj, B., Dalannast, M., Fagan, W. F., Leimgruber, P., & Müller, T. (2023). Nomadic ungulate movements under threat: Declining

- mobility of Mongolian gazelles in the Eastern Steppe of Mongolia. *Biological Conservation*, 286, 110271. <https://doi.org/10.1016/j.biocon.2023.110271>
- Menon, M., M, P. D., & Rangaswamy, M. (2016). Avifaunal richness and abundance along an urban rural gradient with emphasis on vegetative and anthropogenic attributes in Tiruchirappalli, India. *Landscape Research*, 41(1), 131–148. <https://doi.org/10.1080/01426397.2014.910294>
- Metzger, J.-P., & Décamps, H. (1997). The structural connectivity threshold: An hypothesis in conservation biology at the landscape scale. *Acta Oecologica*, 18(1), 1–12. [https://doi.org/10.1016/S1146-609X\(97\)80075-6](https://doi.org/10.1016/S1146-609X(97)80075-6)
- Meurant, M., Gonzalez, A., Doxa, A., & Albert, C. H. (2018). Selecting surrogate species for connectivity conservation. *Biological Conservation*, 227, 326–334. <https://doi.org/10.1016/j.biocon.2018.09.028>
- Meyer, C. F. J., Fründ, J., Lizano, W. P., & Kalko, E. K. V. (2008). Ecological correlates of vulnerability to fragmentation in Neotropical bats. *Journal of Applied Ecology*, 45(1), 381–391. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2664.2007.01389.x>
- Miles, L. S., Rivkin, L. R., Johnson, M. T. J., Munshi-South, J., & Verrelli, B. C. (2019). Gene flow and genetic drift in urban environments. *Molecular Ecology*, 28(18), 4138–4151. <https://doi.org/10.1111/mec.15221>
- Milicevic, V. (2023). *The European Union and forests* (p. 5). European Union.
- Millennium Ecosystem Assessment (Ed.). (2005). *Ecosystems and human well-being: Synthesis*. Island Press.
- Miller, K., & Kiepenheuer, J. (1976). Olfactory orientation in frogs. *Die Naturwissenschaften*, 63(1), 49–50. <https://doi.org/10.1007/BF00768696>
- Mimet, A., Kerbirou, C., Simon, L., Julien, J.-F., & Raymond, R. (2020). Contribution of private gardens to habitat availability, connectivity and conservation of the common pipistrelle in Paris. *Landscape and Urban Planning*, 193, 103671. <https://doi.org/10.1016/j.landurbplan.2019.103671>
- Moilanen, A., & Nieminen, M. (2002). Simple Connectivity Measures in Spatial Ecology. *Ecology*, 83(4), 1131–1145. [https://doi.org/10.1890/0012-9658\(2002\)083\[1131:SCMISE\]2.0.CO;2](https://doi.org/10.1890/0012-9658(2002)083[1131:SCMISE]2.0.CO;2)
- Monge, P., & Cortesero, M. (1996). Chapter 9: Tritrophic interactions among larval parasitoids, bruchids and Leguminosae seeds; influence of pre-and post-emergence learning on parasitoids' response to host and host-plant cues. *Entomologia Experimentalis et Applicata*, 80, 293–296. https://doi.org/10.1007/978-94-009-1720-0_67
- MONTPELLIER MÉDITERRANÉE MÉTROPOLE. (2023). *Plan Lumière de la Métropole de Montpellier* (p. 264). https://www.montpellier3m.fr/sites/default/files/lessentiel_du_plan_lumiere.pdf
- Moore, P., & Crimaldi, J. (2004). Odor landscapes and animal behavior: Tracking odor plumes in different physical worlds. *Journal of Marine Systems*, 49(1–4), 55–64. <https://doi.org/10.1016/j.jmarsys.2003.05.005>
- Morley, E. L., Jones, G., & Radford, A. N. (2014). The importance of invertebrates when considering the impacts of anthropogenic noise. *PROCEEDINGS OF THE ROYAL SOCIETY B-BIOLOGICAL SCIENCES*, 281(1776). <https://doi.org/10.1098/rspb.2013.2683>
- Moulherat, S. (2014). *Toward the development of predictive systems ecology modeling: MetaConnect and its use as an innovative modeling platform in theoretical and applied fields of ecological research*. <http://thesesups.ups-tlse.fr/2668/1/2014TOU30294.pdf>
- Muheim, Moore, & Phillips. (2006). Calibration of magnetic and celestial compass cues in migratory birds—a review of cue-conflict experiments. *Journal of Experimental Biology*, 209(10), 2004–2004. <https://doi.org/10.1242/jeb.02261>
- Muheim, R., Boström, J., Åkesson, S., & Liedvogel, M. (2014). Sensory mechanisms of animal orientation and navigation. In L.-A. Hansson & S. Åkesson (Eds.), *Animal Movement Across Scales* (pp. 179–194). Oxford University Press. <https://doi.org/10.1093/acprof:oso/9780199677184.003.0010>
- Mukai, A., Yamaguchi, K., & Goto, S. G. (2021). Urban warming and artificial light alter dormancy in the flesh fly. *Royal Society Open Science*, 8(7), 210866. <https://doi.org/10.1098/rsos.210866>
- Mullin, S. J., & Cooper, R. J. (1998). The foraging ecology of the Gray Rat Snake (*Elaphe obsoleta spiloides*)—Visual stimuli facilitate location of arboreal prey. *The American Midland Naturalist*, 140(2), 397–401. [https://doi.org/10.1674/0003-0031\(1998\)140\[0397:TFEOTG\]2.0.CO;2](https://doi.org/10.1674/0003-0031(1998)140[0397:TFEOTG]2.0.CO;2)

- Munoz, N. E., & Blumstein, D. T. (2012). Multisensory perception in uncertain environments. *Behavioral Ecology*, 23(3), 457–462. <https://doi.org/10.1093/beheco/arr220>
- Münzel, T., Sørensen, M., Schmidt, F., Schmidt, E., Steven, S., Kröller-Schön, S., & Daiber, A. (2018). The Adverse Effects of Environmental Noise Exposure on Oxidative Stress and Cardiovascular Risk. *Antioxidants and Redox Signaling*, 28(9), 873–908. <https://doi.org/10.1089/ars.2017.7118>
- Murlis, J., Elkinton, J. S., & Cardé, R. T. (1992). Odor plumes and how insects use them. *Annu. Rev. Entomol.*, 37, 505–532. <https://doi.org/10.1146/annurev.en.37.010192.002445>
- Muzet, A. (2007). Environmental noise, sleep and health. *Sleep Medicine Reviews*, 11(2), 135–142. <https://doi.org/10.1016/j.smrv.2006.09.001>
- Nakano, Y., Senzaki, M., Ishiyama, N., Yamanaka, S., Miura, K., & Nakamura, F. (2018). Noise pollution alters matrix permeability for dispersing anurans: Differential effects among land covers. *Global Ecology and Conservation*, 16. <https://doi.org/10.1016/j.gecco.2018.e00484>
- Narboni, R. (2023). *Éclairer l'espace public et le paysage: Nouvelles pratiques face aux enjeux environnementaux et sociétaux*. Éditions "Le Moniteur."
- Narboni, R., & Guérard, F. (2021). *Les défis de l'éclairage public: Contexte, acteurs, stratégies et outils*. Territorial éditions.
- Narboni, R., Guérard, F., & Cabaret, L. (2014). *Schéma Directeur d'Aménagement Lumière de la ville de Rennes* (p. 111). Agence Concepto.
- Nassauer, J. (2013). *Placing nature culture and landscape ecology*. Island Press.
- Nathan, R., Getz, W. M., Revilla, E., Holyoak, M., Kadmon, R., Saltz, D., & Smouse, P. E. (2008). A movement ecology paradigm for unifying organismal movement research. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 105(49), 19052–19059. <https://doi.org/10.1073/pnas.0800375105>
- Naumann, S., Davis, M., Kaphengst, T., Pieterse, M., & Rayment, M. (2011). *Design, Implementation and Cost Elements of Green Infrastructure Projects* [Report]. <https://www.ecologic.eu/11382>
- Negret, P. J., Maron, M., Fuller, R. A., Possingham, H. P., Watson, J. E. M., & Simmonds, J. S. (2021). Deforestation and bird habitat loss in Colombia. *Biological Conservation*, 257, 109044. <https://doi.org/10.1016/j.biocon.2021.109044>
- Newman, B. A., Dyal, J. R., Miller, K. V., Cherry, M. J., & D'Angelo, G. J. (2023). Influence of visual perception on movement decisions by an ungulate prey species. *Biology Open*, 12(10), bio059932. <https://doi.org/10.1242/bio.059932>
- Nichols, W. F., Killingbeck, K. T., & August, P. V. (1998). The influence of geomorphological heterogeneity on biodiversity: II. A landscape perspective. *Conservation Biology*, 12(2), 371–379. <https://doi.org/10.1111/j.1523-1739.1998.96237.x>
- Niemelä, J. (2013). Carabid beetles (Coleoptera: Carabidae) and habitat fragmentation: a review. *EJE*, 98(2), 127–132. <https://doi.org/10.14411/eje.2001.023>
- Nolen, T. G., & Hoy, R. R. (1986). Phonotaxis in flying crickets: I. Attraction to the calling song and avoidance of bat-like ultrasound are discrete behaviors. *Journal of Comparative Physiology A*, 159(4), 423–439. <https://doi.org/10.1007/BF00604163>
- Noordijk, J., Schaffers, A. P., Heijerman, T., & Sýkora, K. V. (2011). Using movement and habitat corridors to improve the connectivity for heathland carabid beetles. *Journal for Nature Conservation*, 19(5), 276–284. <https://doi.org/10.1016/j.jnc.2011.05.001>
- Noss, R. F. (1987). Corridors in Real Landscapes: A Reply to Simberloff and Cox. *Conservation Biology*, 1(2), 159–164. <https://doi.org/10.1111/j.1523-1739.1987.tb00024.x>
- Nouaillas, O. (2019). *Une rivière en résistance, la Brézentine: Récit*. Rouergue.
- Nugent, C., Paviotti, M., Bloomfield, A., Kephelopoulos, S., Rasmussen, S., Blanes, N., Vos, P., de, McManus, B., Backman, A., Licitra, G., Berg, M., van der, Babisch, W., Turner, S., Dutilleux, G., Bento Coelho, L., & European Environment Agency. (2014). *Good practice guide on quiet areas*. Publications Office.
- Nunes, A. C., Mathias, M. D. L., & Ganem, G. (2009). Odor preference in house mice: Influences of habitat heterogeneity and chromosomal incompatibility. *Behavioral Ecology*, 20(6), 1252–1261. <https://doi.org/10.1093/beheco/arp122>

- Nuñez, T. A., Lawler, J. J., Mcrae, B. H., Pierce, D. J., Krosby, M. B., Kavanagh, D. M., Singleton, P. H., & Tewksbury, J. J. (2013). Connectivity Planning to Address Climate Change. *Conservation Biology*, 27(2), 407–416. <https://doi.org/10.1111/cobi.12014>
- Oden, A. I., Brandle, J. R., Burbach, M. E., Brown, M. B., Gerber, J. E., & Quinn, J. E. (2020). Soundscapes and Anthromes: A Review of Proximate Effects of Traffic Noise on Avian Vocalization and Communication. In *Encyclopedia of the World's Biomes* (pp. 203–208). Elsevier. <https://doi.org/10.1016/B978-0-12-409548-9.11999-2>
- Olson, D., O'Connell, M., Fang, Y.-C., Burger, J., & Rayburn, R. (2009). Managing for Climate Change within Protected Area Landscapes. *Natural Areas Journal*, 29(4), 394–399. <https://doi.org/10.3375/043.029.0406>
- ONB. (2019). *La nature sous pression. Pourquoi la biodiversité disparaît ?*
- ONB. (2020a, January 16). *État de conservation des habitats naturels*. NatureFrance. <http://naturefrance.fr/indicateurs/etat-de-conservation-des-habitats-naturels>
- ONB. (2020b, January 17). *État de conservation des milieux humides naturels*. NatureFrance. <http://naturefrance.fr/indicateurs/etat-de-conservation-des-milieux-humides-naturels>
- ONB. (2020c, January 28). *Principal milieu naturel métropolitain détruit par artificialisation*. NatureFrance. <http://naturefrance.fr/indicateurs/principal-milieu-naturel-metropolitain-detruit-par-artificialisation>
- ONB. (2021a, February 2). *Évolution de l'état général des zones humides*. NatureFrance. <http://naturefrance.fr/indicateurs/evolution-de-letat-general-des-zones-humides>
- ONB. (2021b, October 11). *Proportion du territoire métropolitain fortement impacté par la pollution lumineuse en coeur de nuit*. NatureFrance. <http://naturefrance.fr/indicateurs/proportion-du-territoire-metropolitain-fortement-impacte-par-la-pollution-lumineuse-en>
- ONB. (2022, August 11). *Pertes en surface des milieux humides*. NatureFrance. <http://naturefrance.fr/indicateurs/pertes-en-surface-des-milieux-humides>
- Onrust, J., Loonstra, A. H. J., Schmaltz, L. E., Verkuil, Y. I., Hooijmeijer, J. C. E. W., & Piersma, T. (2017). Detection of earthworm prey by Ruff *Philomachus pugnax*. *Ibis*, 159(3), 647–656. <https://doi.org/10.1111/ibi.12467>
- Opdam, P., Steingröver, E., & Rooij, S. van. (2006). Ecological networks: A spatial concept for multi-actor planning of sustainable landscapes. *Landscape and Urban Planning*, 75(3–4), 322–332. <https://doi.org/10/fbwjcm>
- Opdam, P., & Wascher, D. (2004). Climate change meets habitat fragmentation: Linking landscape and biogeographical scale levels in research and conservation. *Biological Conservation*, 117(3), 285–297. <https://doi.org/10.1016/j.biocon.2003.12.008>
- Orlando, C. G., Tews, A., Banks, P., & McArthur, C. (2020). The power of odour cues in shaping fine-scale search patterns of foraging mammalian herbivores. *Biology Letters*, 16(7), 20200329. <https://doi.org/10.1098/rsbl.2020.0329>
- Quin, A., Martin, M., & Burel, F. (2008). Agricultural landscape connectivity for the meadow brown butterfly (*Maniola jurtina*). *Agriculture, Ecosystems & Environment*, 124(3), 193–199. <https://doi.org/10.1016/j.agee.2007.09.010>
- Owen, M. A., Swaisgood, R. R., & Blumstein, D. T. (2017). Contextual influences on animal decision-making: Significance for behavior-based wildlife conservation and management. *Integrative Zoology*, 12(1), 32–48. <https://doi.org/10.1111/1749-4877.12235>
- Papi, F. (1990). Olfactory navigation in birds. *Experientia*, 46(4), 352–363. <https://doi.org/10.1007/BF01952168>
- Paradis, E., Baillie, S. R., Sutherland, W. J., & Gregory, R. D. (1998). Patterns of natal and breeding dispersal in birds. *Journal of Animal Ecology*, 67(4), 518–536. <https://doi.org/10.1046/j.1365-2656.1998.00215.x>
- Parks, S. A., Holsinger, L. M., Abatzoglou, J. T., Littlefield, C. E., & Zeller, K. A. (2023). Protected areas not likely to serve as steppingstones for species undergoing climate-induced range shifts. *Global Change Biology*, 29(10), 2681–2696. <https://doi.org/10.1111/gcb.16629>

- Patricelli, G. L., & Blickley, J. L. (2006). Avian communication in urban noise: Causes and consequences of vocal adjustment. *AUK*, 123(3), 639–649. [https://doi.org/10.1642/0004-8038\(2006\)123\[639:ACIUNC\]2.o.CO;2](https://doi.org/10.1642/0004-8038(2006)123[639:ACIUNC]2.o.CO;2)
- Patrick, S. C., Assink, J. D., Basille, M., Clusella-Trullas, S., Clay, T. A., Den Ouden, O. F. C., Joo, R., Zeyl, J. N., Benhamou, S., Christensen-Dalsgaard, J., Evers, L. G., Fayet, A. L., Köppl, C., Malkemper, E. P., Martín López, L. M., Padget, O., Phillips, R. A., Prior, M. K., Smets, P. S. M., & Van Loon, E. E. (2021). Infrasound as a cue for seabird navigation. *Frontiers in Ecology and Evolution*, 9, 740027. <https://doi.org/10.3389/fevo.2021.740027>
- Pawan Kumar, Kumar, R., Thakur, K., Mahajan, D., Brar, B., Sharma, D., Kumar, S., & Sharma, A. K. (2023). Impact of pesticides application on aquatic ecosystem and biodiversity: A review. *Biology Bulletin*, 50(6), 1362–1375. <https://doi.org/10.1134/S1062359023601386>
- Penteriani, V., & Delgado, M. D. M. (2017). Living in the dark does not mean a blind life: Bird and mammal visual communication in dim light. *Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences*, 372(1717), 20160064. <https://doi.org/10.1098/rstb.2016.0064>
- Pérez Vega, C., Zielinska-Dabkowska, K. M., Schroer, S., Jechow, A., & Hölker, F. (2022). A Systematic Review for Establishing Relevant Environmental Parameters for Urban Lighting: Translating Research into Practice. *Sustainability*, 14(3), 1107. <https://doi.org/10.3390/su14031107>
- Picchi, M. S., Avolio, L., Azzani, L., Brombin, O., & Camerini, G. (2013). Fireflies and land use in an urban landscape: The case of *Luciola italica* L. (Coleoptera: Lampyridae) in the city of Turin. *Journal of Insect Conservation*, 17(4), 797–805. <https://doi.org/10/f4529x>
- Picimbon, J.-F. (2002). Les péri-récepteurs chimiosensoriels des insectes. *M/S : médecine sciences*, 18(11), 1089–1094. <https://doi.org/10.1051/medsci/200218111089>
- Pietsch, M. (2018). Contribution of connectivity metrics to the assessment of biodiversity – Some methodological considerations to improve landscape planning. *Ecological Indicators*, 94, 116–127. <https://doi.org/10.1016/j.ecolind.2017.05.052>
- Pimm, S. L., & Raven, P. (2000). Extinction by numbers. *Nature*, 403(6772), 843–845. <https://doi.org/10.1038/35002708>
- Plotnick, R. E., Dornbos, S. Q., & Chen, J. (2010). Information landscapes and sensory ecology of the Cambrian Radiation. *Paleobiology*, 36(2), 303–317. <https://doi.org/10.1666/08062.1>
- PNUE-WCMC. (2024). *Tat des espèces migratrices dans le monde* (p. 95). PNUE-WCMC. https://www.cms.int/sites/default/files/publication/State%20of%20the%20Worlds%20Migratory%20Species%20report_F.pdf
- Poinsot, D., Hervé, M., Le Garff, B., & Ceillier, M. (2018). *Diversité animale: Histoire, évolution et biologie des métazoaires*. De Boeck supérieur.
- Popper, A. N., & Hastings, M. C. (2009). The effects of anthropogenic sources of sound on fishes. *Journal of Fish Biology*, 75(3), 455–489. <https://doi.org/10.1111/j.1095-8649.2009.02319.x>
- Potapov, P., Turubanova, S., Hansen, M. C., Tyukavina, A., Zalles, V., Khan, A., Song, X.-P., Pickens, A., Shen, Q., & Cortez, J. (2022). Global maps of cropland extent and change show accelerated cropland expansion in the twenty-first century. *Nature Food*, 3(1), Article 1. <https://doi.org/10.1038/s43016-021-00429-z>
- Potier, S. (2020). Olfaction in raptors. *Zoological Journal of the Linnean Society*, 189(3), 713–721. <https://doi.org/10.1093/zoolinnean/zlz121>
- Potier, S., Duriez, O., Célérier, A., Liegeois, J.-L., & Bonadonna, F. (2019). Sight or smell: Which senses do scavenging raptors use to find food? *Animal Cognition*, 22(1), 49–59. <https://doi.org/10.1007/s10071-018-1220-0>
- Potier, S., Duriez, O., Cunningham, G. B., Bonhomme, V., O'Rourke, C., Fernández-Juricic, E., & Bonadonna, F. (2018). Visual field shape and foraging ecology in diurnal raptors. *Journal of Experimental Biology*, jeb.177295. <https://doi.org/10.1242/jeb.177295>
- Poullaouec-Gonidec, P., Domon, G., & Paquette, S. (2005). Chapitre I. Le Paysage, Un Concept En Débat. In *Paysages En Perspective* (Presses de l'Université de Montréal, pp. 19–43). <https://books.openedition.org/pum/10576>

- Powell, F., & Banks, P. B. (2004). Do house mice modify their foraging behaviour in response to predator odours and habitat? *Animal Behaviour*, *67*(4), 753–759. <https://doi.org/10.1016/j.anbehav.2003.08.016>
- Pratt, S. C., Brooks, S. E., & Franks, N. R. (2001). The use of edges in visual navigation by the Ant *Leptothorax albipennis*. *Ethology*, *107*(12), 1125–1136. <https://doi.org/10.1046/j.1439-0310.2001.00749.x>
- Prevedello, J. A., & Vieira, M. V. (2010). Does the type of matrix matter? A quantitative review of the evidence. *Biodiversity and Conservation*, *19*(5), 1205–1223. <https://doi.org/10.1007/s10531-009-9750-z>
- Prober, S. M., Doerr, V. A. J., Broadhurst, L. M., Williams, K. J., & Dickson, F. (2019). Shifting the conservation paradigm: A synthesis of options for renovating nature under climate change. *Ecological Monographs*, *89*(1), e01333. <https://doi.org/10.1002/ecm.1333>
- Programme des Nations Unies pour l'environnement. (2022). *Bruit, flammes et décalages. Questions émergentes d'ordre environnemental* (p. 59).
- Puczko, K., Zieliński, P., Jusik, S., Kołakowska, A., & Jekatierynczuk-Rudczyk, E. (2018). Vascular plant and bryophyte species richness in response to water quality in lowland spring niches with different anthropogenic impacts. *Environmental Monitoring and Assessment*, *190*(6), 338. <https://doi.org/10.1007/s10661-018-6703-6>
- Puth, L. M., & Wilson, K. A. (2001). Review: Boundaries and Corridors as a Continuum of Ecological Flow Control: Lessons from Rivers and Streams. *Conservation Biology*, *15*(1), 21–30. <https://doi.org/10.1111/j.1523-1739.2001.99554.x>
- Rabanal, L. I., Kuehl, H. S., Mundry, R., Robbins, M. M., & Boesch, C. (2010). Oil prospecting and its impact on large rainforest mammals in Loango National Park, Gabon. *Biological Conservation*, *143*(4), 1017–1024. <https://doi.org/10.1016/j.biocon.2010.01.017>
- Raboin, M., & Elias, D. O. (2019). Anthropogenic noise and the bioacoustics of terrestrial invertebrates. *The Journal of Experimental Biology*, *222*(12), jeb178749. <https://doi.org/10.1242/jeb.178749>
- Radford, A. (2012). *The Effects of Noise on Biodiversity (NO0235)—Final Report for Defra* (p. 27).
- Radvan, M., Rendall, A. R., & Weston, M. A. (2023). The habitat connectivity hypothesis of escape in urban woodland birds. *Behavioral Ecology*, *34*(2), 297–305. <https://doi.org/10.1093/beheco/arac127>
- Raja, R. V., Rajasekaran, V., & Sriraman, G. (2019). Non-auditory effects of noise pollution on health: A perspective. *Indian Journal of Otolaryngology and Head & Neck Surgery*, *71*(S2), 1500–1501. <https://doi.org/10.1007/s12070-019-01708-9>
- Ramade. (2003). *Éléments d'écologie. Ecologie fondamentale* (Dunod, 1–3e édition). <https://www.decitre.fr/livres/elements-d-ecologie-9782100068371.html>
- Rameau, J.-C., Gauberville, C., & Drapier, N. (2000). *Gestion forestière et diversité biologique: Identification et gestion intégrée des habitats et espèces d'intérêt communautaire*. Institut pour le développement forestier.
- Ranius, T., & Roberge, J.-M. (2011). Effects of intensified forestry on the landscape-scale extinction risk of dead wood dependent species. *Biodiversity and Conservation*, *20*(13), 2867–2882. <https://doi.org/10.1007/s10531-011-0143-8>
- Ranzoni, J., Giuliani, G., Huber, L., & Ray, N. (2019). Modelling the nocturnal ecological continuum of the State of Geneva, Switzerland, based on high-resolution nighttime imagery. *Remote Sensing Applications: Society and Environment*, *16*, 100268. <https://doi.org/10/ggknd>
- Rayner, L., Lindenmayer, D. B., Wood, J. T., Gibbons, P., & Manning, A. D. (2014). Are protected areas maintaining bird diversity? *Ecography*, *37*(1), 43–53. <https://doi.org/10.1111/j.1600-0587.2013.00388.x>
- Reculin, S. (2017). *“Le règne de la nuit désormais va finir”. L'invention et la diffusion de l'éclairage public dans le royaume de France (1697-1789)* [Doctorat d'histoire, IRHiS - Institut de Recherches Historiques du Septentrion (IRHiS) - UMR 8529]. <https://theses.hal.science/tel-01915183>
- Reddy, G., Murthy, V. N., & Vergassola, M. (2022). Olfactory sensing and navigation in turbulent environments. *Annual Review of Condensed Matter Physics*, *13*(1), 191–213. <https://doi.org/10.1146/annurev-conmatphys-031720-032754>

- Reisch, C., Schmidkonz, S., Meier, K., Schöpplein, O., Meyer, C., Hums, C., Putz, C., & Schmid, C. (2017). Genetic diversity of calcareous grassland plant species depends on historical landscape configuration. *BMC Ecology*, *17*(1), 19. <https://doi.org/10.1186/s12898-017-0129-9>
- Renou, M. (2019). Les insectes ingénieurs. 5. Odeurs et biomimétisme. *Insectes*, *195*(4), 17–21.
- Renou, M. (2022). Is the evolution of insect odorscapes under anthropic pressures a risk for herbivorous insect invasions? *Current Opinion in Insect Science*, *52*, 100926. <https://doi.org/10.1016/j.cois.2022.100926>
- Renou, M., & Anton, S. (2020). Insect olfactory communication in a complex and changing world. *Current Opinion in Insect Science*, *42*, 1–7. <https://doi.org/10.1016/j.cois.2020.04.004>
- Richard, F.-J., Southern, I., Gigauri, M., Bellini, G., Rojas, O., & Runde, A. (2021). Warning on nine pollutants and their effects on avian communities. *Global Ecology and Conservation*, *32*, e01898. <https://doi.org/10.1016/j.gecco.2021.e01898>
- Rigal, S., Dakos, V., Alonso, H., Auniņš, A., Benkő, Z., Brotons, L., Chodkiewicz, T., Chylarecki, P., De Carli, E., Del Moral, J. C., Domşa, C., Escandell, V., Fontaine, B., Foppen, R., Gregory, R., Harris, S., Herrando, S., Husby, M., Ieronymidou, C., ... Devictor, V. (2023). Farmland practices are driving bird population decline across Europe. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, *120*(21), e2216573120. <https://doi.org/10.1073/pnas.2216573120>
- Rigaux, P., Chalbos, M., Auvity, F., Braure, E., & Trouillet, S. (2009). *Éléments sur la densité locale et l'utilisation de l'espace du campagnol amphibie (Arvicola sapidus): Exemple de trois sites en Auvergne* (p. 22). Groupe Mammalogique d'Auvergne.
- Riitters, K. H., O'Neill, R. V., Hunsaker, C. T., Wickham, J. D., Yankee, D. H., Timmins, S. P., Jones, K. B., & Jackson, B. L. (1995). A factor analysis of landscape pattern and structure metrics. *Landscape Ecology*, *10*(1), 23–39. <https://doi.org/10.1007/BF00158551>
- Rivera-Ortiz, F. A., Aguilar, R., Arizmendi, M. D. C., Quesada, M., & Oyama, K. (2015). Habitat fragmentation and genetic variability of tetrapod populations. *Animal Conservation*, *10*. <https://doi.org/10.1111/acv.12165>
- Robertson, B. A., Rehage, J. S., & Sih, A. (2013). Ecological novelty and the emergence of evolutionary traps. *Trends in Ecology & Evolution*, *28*(9), 552–560. <https://doi.org/10.1016/j.tree.2013.04.004>
- Robinson, G. R., Holt, R. D., Gaines, M. S., Hamburg, S. P., Johnson, M. L., Fitch, H. S., & Martinko, E. A. (1992). Diverse and contrasting effects of habitat fragmentation. *Science*, *257*(5069), 524–526. <https://doi.org/10.1126/science.257.5069.524>
- Roca, I. T., Desrochers, L., Giacomazzo, M., Bertolo, A., Bolduc, P., Deschesnes, R., Martin, C. A., Rainville, V., Rheault, G., & Proulx, R. (2016). Shifting song frequencies in response to anthropogenic noise: A meta-analysis on birds and anurans. *Behavioral Ecology*, *27*(5), 1269–1274. <https://doi.org/10.1093/beheco/arw060>
- Rodrigo-Comino, J., Seeling, S., Seeger, M. K., & Ries, J. B. (2021). Light pollution: A review of the scientific literature. *The Anthropocene Review*, *205301962110512*. <https://doi.org/10.1177/20530196211051209>
- Rodríguez, A., Orozco-Valor, P. M., & Sarasola, J. H. (2021). Artificial light at night as a driver of urban colonization by an avian predator. *Landscape Ecology*, *36*(1), 17–27. <https://doi.org/10.1007/s10980-020-01132-3>
- Roe, J. H., & Georges, A. (2007). Heterogeneous wetland complexes, buffer zones, and travel corridors: Landscape management for freshwater reptiles. *Biological Conservation*, *135*(1), 67–76. <https://doi.org/10.1016/j.biocon.2006.09.019>
- Rosenberg, D., Noon, B., & Meslow, E. (1997). Biological Corridors: Form, Function, and Efficacy. *BioScience*, *47*, 677–687. <https://doi.org/10.2307/1313208>
- Rotchés-Ribalta, R., Winsa, M., Roberts, S. P. M., & Öckinger, E. (2018). Associations between plant and pollinator communities under grassland restoration respond mainly to landscape connectivity. *Journal of Applied Ecology*, *55*(6), 2822–2833. <https://doi.org/10.1111/1365-2664.13232>
- Rubene, D., Leidefors, M., Ninkovic, V., Eggers, S., & Low, M. (2019). Disentangling olfactory and visual information used by field foraging birds. *Ecology and Evolution*, *9*(1), 545–552. <https://doi.org/10.1002/ece3.4773>

- Rubene, D., Low, M., & Brodin, A. (2023). Birds differentially prioritize visual and olfactory foraging cues depending on habitat of origin and sex. *Royal Society Open Science*, *10*(2), 221336. <https://doi.org/10.1098/rsos.221336>
- Rüter, S., Vos, C. C., van Eupen, M., & Rühmkorf, H. (2014). Transboundary ecological networks as an adaptation strategy to climate change: The example of the Dutch – German border. *Basic and Applied Ecology*, *15*(8), 639–650. <https://doi.org/10.1016/j.baae.2014.09.007>
- Rutledge, J. M., Miller, A., & Uetz, G. W. (2010). Exposure to multiple sensory cues as a juvenile affects adult female mate preferences in wolf spiders. *Animal Behaviour*, *80*(3), 419–426. <https://doi.org/10.1016/j.anbehav.2010.05.027>
- Sahlean, T. C., Papeş, M., Strugariu, A., & Gherghel, I. (2020). Ecological corridors for the amphibians and reptiles in the Natura 2000 sites of Romania. *Scientific Reports*, *10*(1), Article 1. <https://doi.org/10.1038/s41598-020-76596-z>
- Salinas-Ramos, V. B., Ancillotto, L., Cistrone, L., Nastasi, C., Bosso, L., Smeraldo, S., Sánchez Cordero, V., & Russo, D. (2021). Artificial illumination influences niche segregation in bats. *Environmental Pollution*, *284*, 117187. <https://doi.org/10.1016/j.envpol.2021.117187>
- Sam, K., Koane, B., Jeppy, S., & Novotny, V. (2014). Effect of forest fragmentation on bird species richness in Papua New Guinea. *Journal of Field Ornithology*, *85*(2), 152–167. <https://doi.org/10.1111/jfo.12057>
- Samarasin, P., Shuter, B. J., & Rodd, F. H. (2017). After 100 years: Hydroelectric dam-induced life-history divergence and population genetic changes in sockeye salmon (*Oncorhynchus nerka*). *Conservation Genetics*, *18*(6), 1449–1462. <https://doi.org/10.1007/s10592-017-0992-0>
- Samways, M. J., & Pryke, J. S. (2016). Large-scale ecological networks do work in an ecologically complex biodiversity hotspot. *Ambio*, *45*(2), 161–172. <https://doi.org/10.1007/s13280-015-0697-x>
- Sánchez-Bayo, F., & Wyckhuys, K. A. G. (2019). Worldwide decline of the entomofauna: A review of its drivers. *Biological Conservation*, *232*, 8–27. <https://doi.org/10.1016/j.biocon.2019.01.020>
- Sanders, D., Frago, E., Kehoe, R., Patterson, C., & Gaston, K. J. (2021). A meta-analysis of biological impacts of artificial light at night. *Nature Ecology & Evolution*, *5*, 74–81. <https://doi.org/10.1038/s41559-020-01322-x>
- Saunders, D. A., Hobbs, R. J., & Margules, C. R. (1991). Biological Consequences of Ecosystem Fragmentation: A Review. *Conservation Biology*, *5*(1), 18–32. <https://doi.org/10.1111/j.1523-1739.1991.tb00384.x>
- Saunders, D., & Hobbs, R. (1991). *The role of corridors in conservation: What do we know and where do we go?* (pp. 421–427).
- Saura, S., Estreguil, C., Mouton, C., & Rodríguez-Freire, M. (2011). Network analysis to assess landscape connectivity trends: Application to European forests (1990–2000). *Ecological Indicators*, *11*(2), 407–416. <https://doi.org/10.1016/j.ecolind.2010.06.011>
- Sautter, C. S., Cocchi, L., & Schenk, F. (2008). Dynamic visual information plays a critical role for spatial navigation in water but not on solid ground. *Behavioural Brain Research*, *194*(2), 242–245. <https://doi.org/10.1016/j.bbr.2008.07.006>
- Schafer, R. M., Gleize, S., Dandrel, L. P., Risset, J.-C. P., Hugonnet, C. A. de la postface, Misdariis, N. A. de la postface, & Susini, P. A. de la postface. (2010). *Le paysage sonore: Le monde comme musique*. Editions Wildproject.
- Scheller, R., & Mladenoff, D. (2008). Simulated effects of climate change, fragmentation, and inter-specific competition on tree species migration in northern Wisconsin, USA. *Climate Research*, *36*, 191–202. <https://doi.org/10.3354/cr00745>
- Schmidt, K. A., Dall, S. R. X., & van Gils, J. A. (2010a). The ecology of information: An overview on the ecological significance of making informed decisions. *Oikos*, *119*(2), 304–316. <https://doi.org/10.1111/j.1600-0706.2009.17573.x>
- Schmidt, K. A., Dall, S. R. X., & van Gils, J. A. (2010b). The ecology of information: An overview on the ecological significance of making informed decisions. *Oikos*, *119*(2), 304–316. <https://doi.org/10.1111/j.1600-0706.2009.17573.x>

- Schmidt, K. A., & Massol, F. (2019). Habitat selection and the value of information in heterogenous landscapes. *Oikos*, *128*(4), 457–467. <https://doi.org/10.1111/oik.05722>
- Schmidt, K. A., Massol, F., & Szymkowiak, J. (2022). Resurrecting Shannon's surprise: Landscape heterogeneity complements information use and population growth. *Oikos*, *2022*(10), e09305. <https://doi.org/10.1111/oik.09305>
- Schödelbauerová, I., Roberts, D. L., & Kindlmann, P. (2009). Size of protected areas is the main determinant of species diversity in orchids. *Biological Conservation*, *142*(10), 2329–2334. <https://doi.org/10.1016/j.biocon.2009.05.015>
- Schulze, K., Knights, K., Coad, L., Geldmann, J., Leverington, F., Eassom, A., Marr, M., Butchart, S. H. M., Hockings, M., & Burgess, N. D. (2018). An assessment of threats to terrestrial protected areas. *Conservation Letters*, *11*(3), e12435. <https://doi.org/10.1111/conl.12435>
- Schüttler, E., Klenke, R., Galuppo, S., Castro, R. A., Bonacic, C., Laker, J., & Henle, K. (2017). Habitat use and sensitivity to fragmentation in America's smallest wildcat. *Mammalian Biology*, *86*, 1–8. <https://doi.org/10.1016/j.mambio.2016.11.013>
- Science for Environment Policy. (2012). *The multifunctionality of Green Infrastructure* (p. 40). European Commission's Directorate-General Environment. https://ec.europa.eu/environment/nature/ecosystems/docs/Green_Infrastructure.pdf
- Scott, G. R., Sloman, K. A., Rouleau, C., & Wood, C. M. (2003). Cadmium disrupts behavioural and physiological responses to alarm substance in juvenile rainbow trout (*Oncorhynchus mykiss*). *Journal of Experimental Biology*, *206*(11), 1779–1790. <https://doi.org/10.1242/jeb.00353>
- Secondi, J., Mondy, N., Gippet, J. M. W., Touzot, M., Gardette, V., Guillard, L., & Lengagne, T. (2021). Artificial light at night alters activity, body mass, and corticosterone level in a tropical anuran. *Behavioral Ecology*, *32*(5), 932–940. <https://doi.org/10.1093/beheco/arabo44>
- Semple, S., & McComb, K. (2000). Perception of female reproductive state from vocal cues in a mammal species. *Proceedings of the Royal Society of London. Series B: Biological Sciences*, *267*(1444), 707–712. <https://doi.org/10.1098/rspb.2000.1060>
- Senzaki, M., Barber, J. R., Phillips, J. N., Carter, N. H., Cooper, C. B., Ditmer, M. A., Fristrup, K. M., McClure, C. J. W., Mennitt, D. J., Tyrrell, L. P., Vukomanovic, J., Wilson, A. A., & Francis, C. D. (2020). Sensory pollutants alter bird phenology and fitness across a continent. *Nature*, *587*(7835), 605–609. <https://doi.org/10.1038/s41586-020-2903-7>
- Sepp, T., Webb, E., Simpson, R. K., Giraudeau, M., McGraw, K. J., & Hutton, P. (2021). Light at night reduces digestive efficiency of developing birds: An experiment with king quail. *The Science of Nature*, *108*(1), 4. <https://doi.org/10.1007/s00114-020-01715-9>
- Sergio, F., Marchesi, L., Pedrini, P., Ferrer, M., & Penteriani, V. (2004). Electrocutation alters the distribution and density of a top predator, the eagle owl *Bubo bubo*. *Journal of Applied Ecology*, *41*(5), Article 5. <https://doi.org/10.1111/j.0021-8901.2004.00946.x>
- Serrano, F., Pita, R., Mota-Ferreira, M., Beja, P., & Segurado, P. (2020). Landscape connectivity affects individual survival in unstable patch networks: The case of a freshwater turtle inhabiting temporary ponds. *Freshwater Biology*, *65*(3), 540–551. <https://doi.org/10.1111/fwb.13449>
- Service de l'observation et des statistiques. (2016). *Les infrastructures linéaires de transport: Évolutions depuis 25 ans*. 32.
- Shamble, P. S., Menda, G., Golden, J. R., Nitzany, E. I., Walden, K., Beatus, T., Elias, D. O., Cohen, I., Miles, R. N., & Hoy, R. R. (2016). Airborne Acoustic Perception by a Jumping Spider. *Current Biology*, *26*(21), 2913–2920. <https://doi.org/10.1016/j.cub.2016.08.041>
- Shannon, G., Crooks, K. R., Wittemyer, G., Fristrup, K. M., & Angeloni, L. M. (2016). Road noise causes earlier predator detection and flight response in a free-ranging mammal. *Behavioral Ecology*, *27*(5), 1370–1375. <https://doi.org/10.1093/beheco/arw058>
- Shannon, G., McKenna, M. F., Angeloni, L. M., Crooks, K. R., Fristrup, K. M., Brown, E., Warner, K. A., Nelson, M. D., White, C., Briggs, J., McFarland, S., & Wittemyer, G. (2016). A synthesis of two decades of research documenting the effects of noise on wildlife. *Biological Reviews*, *91*(4), 982–1005. <https://doi.org/10.1111/brv.12207>

- Sherba, M., Dunham, D. W., & Harvey, H. H. (2000). Sublethal Copper Toxicity and Food Response in the Freshwater Crayfish *Cambarus bartonii* (Cambaridae, Decapoda, Crustacea). *Ecotoxicology and Environmental Safety*, 46(3), 329–333. <https://doi.org/10.1006/eesa.1999.1910>
- Sidhu, C. S., & Wilson Rankin, E. E. (2016). Honey bees avoiding Ant harassment at flowers using scent cues. *Environmental Entomology*, 45(2), 420–426. <https://doi.org/10.1093/ee/nvv230>
- Silva, J. M. C. da, & Wheeler, E. (2017). Ecosystems as infrastructure. *Perspectives in Ecology and Conservation*, 15(1), 32–35. <https://doi.org/10.1016/j.pecon.2016.11.005>
- Simberloff, D., & Cox, J. (1987). Consequences and costs of conservation corridors. *Conservation Biology*, 1(1), 63–71. <http://onlinelibrary.wiley.com/doi/10.1111/j.1523-1739.1987.tb00010.x/full>
- Simkin, R. D., Seto, K. C., McDonald, R. I., & Jetz, W. (2022). Biodiversity impacts and conservation implications of urban land expansion projected to 2050. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 119(12), e2117297119. <https://doi.org/10.1073/pnas.2117297119>
- Slagsvold, T., & Wiebe, K. L. (2021). Use of landmarks for nest site choice and small-scale navigation to the nest in birds. *Behaviour*, 158(8–9), 705–726. <https://doi.org/10.1163/1568539X-bja10091>
- Sordello, R. (2015). *Première capitalisation méthodologique sur les Schémas régionaux de cohérence écologique adoptés ou en projet—Pollution lumineuse* (2015–52; p. 15). MNHN-SPN.
- Sordello, R. (2017a). Les conséquences de la lumière artificielle nocturne sur les déplacements de la faune et la fragmentation des habitats: Une revue. *Bull. Soc. Nat. Luxemb.*, 119, 39–54. https://www.snl.lu/publications/bulletin/SNL_2017_119_039_054.pdf
- Sordello, R. (2017b). Pistes méthodologiques pour prendre en compte la pollution lumineuse dans les réseaux écologiques. *VertigO, Volume 17 numéro 3*. <https://doi.org/10.4000/vertigo.18730>
- Sordello, R. (2017c). Pistes méthodologiques pour prendre en compte la pollution lumineuse dans les réseaux écologiques. *VertigO - la revue électronique en sciences de l'environnement, Volume 17 numéro 3*, Article Volume 17 numéro 3. <https://doi.org/10.4000/vertigo.18730>
- Sordello, R. (2017d). Pollution lumineuse et trame verte et bleue: Vers une trame noire en France ? *Territoire en mouvement*, 35. <https://doi.org/10/ggknmv>
- Sordello, R. (2017e). *Pollution lumineuse: Longueurs d'ondes impactantes pour la biodiversité—Exploitation de la synthèse bibliographique de Musters et al. (2009)* (p. 18). UMS Patrinat OFB-CNRS-MNHN. <https://bit.ly/33vGd3y>
- Sordello, R. (2018). Comment gérer la lumière artificielle dans les continuités écologiques ? *Sciences Eaux & Territoires*, 25(1), 86. <https://doi.org/10.3917/set.025.0086>
- Sordello, R., Billon, L., Amsallem, J., & Vanpeene, S. (2017). Bilan technique et scientifique sur l'élaboration des Schémas régionaux de cohérence écologique. Méthodes d'identification des composantes de la TVB. *Centre de ressources TVB*, 1, 104.
- Sordello, R., Conryut-Rogéon, G., Merlet, F., Houard, X., & Touroult, J. (2013). *Synthèses bibliographiques sur les traits de vie de 39 espèces proposées pour la cohérence nationale de la Trame verte et bleue relatifs à leurs déplacements et besoins de continuité écologique* (2013–24; p. 448). Service du Patrimoine naturel (SPN) & Office pour les insectes et leur environnement (Opie).
- Sordello, R., Jupille, O., Deutsch, É., Vauclair, S., Salmon-Legagneur, L., & Faure, J.-B. (2018). Trame noire: Un sujet qui « monte » dans les territoires. *Sciences Eaux & Territoires*, 25(1), 78. <https://doi.org/10/ggknmw>
- Sörensen, I., Amundin, M., & Laska, M. (2019). Meerkats (*Suricata suricatta*) are able to detect hidden food using olfactory cues alone. *Physiology & Behavior*, 202, 69–76. <https://doi.org/10.1016/j.physbeh.2019.02.002>
- Sork, V. L., & Smouse, P. E. (2006). Genetic analysis of landscape connectivity in tree populations. *Landscape Ecology*, 21(6), 821–836. <https://doi.org/10.1007/s10980-005-5415-9>
- Speißen, B., Liu, Y., & van Kleunen, M. (2021). Biomass responses of widely and less-widely naturalized alien plants to artificial light at night. *Journal of Ecology*, 109(4), 1819–1827. <https://doi.org/10.1111/1365-2745.13607>
- Squires, W. A., & Hanson, H. E. (1918). The destruction of birds at the lighthouses on the coast of California. *The Condor*, 20(1), 6–10. <https://doi.org/10/fbnvqd>

- Stafstrom, J. A., Menda, G., Nitzany, E. I., Hebets, E. A., & Hoy, R. R. (2020). Ogre-faced, net-casting spiders use auditory cues to detect airborne prey. *Current Biology*, *30*(24), 5033–5039.e3. <https://doi.org/10.1016/j.cub.2020.09.048>
- Stamps, J. A. (2001). Habitat selection by dispersers: Integrating proximate and ultimate approaches. In J. Clobert, E. Danchin, A. A. Dhondt, & J. D. Nichols (Eds.), *Dispersal* (pp. 230–242). Oxford University Press/Oxford. <https://doi.org/10.1093/oso/9780198506607.003.0018>
- Stansfeld, S. A., & Matheson, M. P. (2003). Noise pollution: Non-auditory effects on health. *British Medical Bulletin*, *68*(1), 243–257. <https://doi.org/10.1093/bmb/ldg033>
- Steele, T. J., Lanz, A. J., & Nagel, K. I. (2023). Olfactory navigation in Arthropods. *Journal of Comparative Physiology A*, *209*(4), 467–488. <https://doi.org/10.1007/s00359-022-01611-9>
- Steffan-Dewenter, I. (2003). Importance of habitat area and landscape context for species richness of bees and wasps in fragmented orchard meadows. *Conservation Biology*, *17*(4), 1036–1044. <https://doi.org/10.1046/j.1523-1739.2003.01575.x>
- Steiger, S., & Stöckl, J. (2017). Pheromones involved in insect parental care and family life. *Current Opinion in Insect Science*, *24*, 89–95. <https://doi.org/10.1016/j.cois.2017.09.006>
- Steindler, L., & Letnic, M. (2021). Not so naïve: Endangered mammal responds to olfactory cues of an introduced predator after less than 150 years of coexistence. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, *75*(1), 8. <https://doi.org/10.1007/s00265-020-02952-8>
- Stephens, S. E., Koons, D. N., Rotella, J. J., & Willey, D. W. (2004). Effects of habitat fragmentation on avian nesting success: A review of the evidence at multiple spatial scales. *Biological Conservation*, *115*(1), 101–110. [https://doi.org/10.1016/S0006-3207\(03\)00098-3](https://doi.org/10.1016/S0006-3207(03)00098-3)
- Stevens, M. (2013). *Sensory ecology, behaviour, and evolution* (1st ed). Oxford university press.
- Stevens, V. M., & Baguette, M. (2008). Importance of Habitat Quality and Landscape Connectivity for the Persistence of Endangered Natterjack Toads. *Conservation Biology*, *22*(5), 1194–1204. <https://doi.org/10.1111/j.1523-1739.2008.00990.x>
- Stevenson, C. D., Ferryman, M., Nevin, O. T., Ramsey, A. D., Bailey, S., & Watts, K. (2013). Using GPS telemetry to validate least-cost modeling of gray squirrel (*Sciurus carolinensis*) movement within a fragmented landscape. *Ecology and Evolution*, *3*(7), 2350–2361. <https://doi.org/10.1002/ece3.638>
- Storfer, A., Murphy, M. A., Evans, J. S., Goldberg, C. S., Robinson, S., Spear, S. F., Dezzani, R., Delmelle, E., Vierling, L., & Waits, L. P. (2007). Putting the 'landscape' in landscape genetics. *Heredity*, *98*(3), 128–142. <https://doi.org/10.1038/sj.hdy.6800917>
- Storms, D., & Hamann, J. L. (2008). *L'occupation de l'espace par le cerf élaphe* (pp. 45–50). Office National de la Chasse et de la Faune Sauvage, CNERA Cervidés Sanglier.
- Su, J., Yin, H., & Kong, F. (2021). Ecological networks in response to climate change and the human footprint in the Yangtze River Delta urban agglomeration, China. *Landscape Ecology*, *36*(7), 2095–2112. <https://doi.org/10.1007/s10980-020-01129-y>
- Sun, B., Lu, Y., Yang, Y., Yu, M., Yuan, J., Yu, R., Bullock, J. M., Stenseth, N. Chr., Li, X., Cao, Z., Lei, H., & Li, J. (2022). Urbanization affects spatial variation and species similarity of bird diversity distribution. *Science Advances*, *8*(49), eade3061. <https://doi.org/10.1126/sciadv.ade3061>
- Sutter, G. C., Davis, S. K., Skiffington, J. C., Keating, L. M., & Pittaway, L. A. (2016). Nesting behaviour and reproductive success of sprague's pipit (*Anthus spragueii*) and vesper sparrow (*Poocetes gramineus*) during pipeline construction. *Canadian Field-Naturalist*, *130*(2), 99–109. <https://doi.org/10/ggnfrv>
- Svechkina, A., Portnov, B. A., & Trop, T. (2020). The impact of artificial light at night on human and ecosystem health: A systematic literature review. *Landscape Ecology*, *35*(8), 1725–1742. <https://doi.org/10.1007/s10980-020-01053-1>
- Swaddle, J. P., Moseley, D. L., Hinders, M. K., & Smith, E. P. (2016). A sonic net excludes birds from an airfield: Implications for reducing bird strike and crop losses. *Ecological Applications*, *26*(2), 339–345. <https://doi.org/10.1890/15-0829>
- Sweet, K. A., Sweet, B. P., Gomes, D. G. E., Francis, C. D., & Barber, J. R. (2022). Natural and anthropogenic noise increase vigilance and decrease foraging behaviors in song sparrows. *Behavioral Ecology*, *33*(1), 288–297. <https://doi.org/10.1093/beheco/arab141>

- Swingland, I. R. (Ed.). (1984). *The ecology of animal movement* (Paperb. with corr). Clarendon Pr.
- Szabó, B., Korányi, D., Gallé, R., Lövei, G. L., Bakonyi, G., & Batáry, P. (2023). Urbanization decreases species richness, and increases abundance in dry climates whereas decreases in wet climates: A global meta-analysis. *Science of The Total Environment*, *859*, 160145. <https://doi.org/10.1016/j.scitotenv.2022.160145>
- Szymkowiak, J., & Schmidt, K. A. (2022). Special issue: Ecology of information enters the Anthropocene. *Oikos*, *2022*(10), e09677. <https://doi.org/10.1111/oik.09677>
- Takata, M., Mitaka, Y., Steiger, S., & Mori, N. (2019). A parental volatile pheromone triggers offspring begging in a Burying Beetle. *iScience*, *19*, 1260–1278. <https://doi.org/10.1016/j.isci.2019.06.041>
- Tang, Y.-C., Zhou, C.-L., Chen, X.-M., & Zheng, H. (2013). Visual and olfactory responses of seven Butterfly species during foraging. *Journal of Insect Behavior*, *26*(3), 387–401. <https://doi.org/10.1007/s10905-012-9358-0>
- Taylor, P. D., Fahrig, L., Henein, K., & Merriam, G. (1993). Connectivity Is a Vital Element of Landscape Structure. *Oikos*, *68*(3), 571. <https://doi.org/10.2307/3544927>
- Taylor, P., Fahrig, L., & With, K. (2006). Landscape connectivity: A return to the basics. In *Conservation Biology* (Vol. 14, pp. 29–43). <https://doi.org/10.1017/CBO9780511754821>
- Temple, S. A., & Cary, J. R. (1988). Modeling dynamics of habitat-interior bird populations in fragmented landscapes. *Conservation Biology*, *2*(4), 340–347. <https://doi.org/10.1111/j.1523-1739.1988.tb00198.x>
- Tennessen, J. B., Parks, S. E., Swierk, L., Reinert, L. K., Holden, W. M., Rollins-Smith, L. A., Walsh, K. A., & Langkilde, T. (2018). Frogs adapt to physiologically costly anthropogenic noise. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, *285*(1891). <https://doi.org/10.1098/rspb.2018.2194>
- Testud, G., Canonne, C., Le Petitcorps, Q., Picard, D., Lengagne, T., Labarraque, D., & Miaud, C. (2022). Improving trajectories of amphibians in wildlife passages. *Frontiers in Ecology and Evolution*, *10*. <https://doi.org/10.3389/fevo.2022.958655>
- Testud, G., Fauconnier, C., Labarraque, D., Lengagne, T., Le Petitcorps, Q., Picard, D., & Miaud, C. (2020). Acoustic enrichment in wildlife passages under railways improves their use by amphibians. *Global Ecology and Conservation*, *24*, e01252. <https://doi.org/10.1016/j.gecco.2020.e01252>
- Thady, R. G., Emerson, L. C., & Swaddle, J. P. (2022). Evaluating acoustic signals to reduce avian collision risk. *PeerJ*, *10*, e13313. <https://doi.org/10.7717/peerj.13313>
- Theodoratus, D. H., & Chiszar, D. (2000). Habitat selection and prey odor in the foraging behavior of Western Rattlesnakes (*Crotalus viridis*). *Behaviour*, *137*(1), 119–135. <https://doi.org/10.1163/156853900501908>
- Thomas, R. S., Glen, D. M., & Symondson, W. O. C. (2008). Prey detection through olfaction by the soil-dwelling larvae of the carabid predator *Pterostichus melanarius*. *Soil Biology and Biochemistry*, *40*(1), 207–216. <https://doi.org/10.1016/j.soilbio.2007.08.002>
- Threlfall, C., Law, B., & Banks, P. B. (2013). Odour cues influence predation risk at artificial bat roosts in urban bushland. *Biology Letters*, *9*(3), 20121144. <https://doi.org/10.1098/rsbl.2012.1144>
- Tischendorf, L., & Fahrig, L. (2000). On the usage and measurement of landscape connectivity. *Oikos*, *90*(1), 7–19. <https://doi.org/10.1034/j.1600-0706.2000.900102.x>
- Tischendorf, L., & Wissel, C. (1997). Corridors as Conduits for Small Animals: Attainable Distances Depending on Movement Pattern, Boundary Reaction and Corridor Width. *Oikos*, *79*(3), 603. <https://doi.org/10.2307/3546904>
- Todd, B. D., Luhring, T. M., Rothermel, B. B., & Gibbons, J. W. (2009). Effects of forest removal on amphibian migrations: Implications for habitat and landscape connectivity. *Journal of Applied Ecology*, *46*(3), 554–561. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2664.2009.01645.x>
- Torres, S., Valenzuela, L., Patarroyo, C., Montes-Rojas, A., & Link, A. (2022). Corridors in heavily fragmented landscapes: Reconnecting populations of critically endangered brown spider monkeys (*Ateles hybridus*) and sympatric terrestrial vertebrates in the lowland rainforests of Central Colombia. *Restoration Ecology*, *30*(4), e13556. <https://doi.org/10.1111/rec.13556>
- Toth, C. A., Pauli, B. P., McClure, C. J. W., Francis, C. D., Newman, P., Barber, J. R., & Fristrup, K. (2022). A stochastic simulation model for assessing the masking effects of road noise for wildlife, outdoor

- recreation, and bioacoustic monitoring. *Oecologia*, 199(1), 217–228. <https://doi.org/10.1007/s00442-022-05171-2>
- Touzot, M., Lefebure, T., Lengagne, T., Secondi, J., Dumet, A., Konecny-Dupre, L., Veber, P., Navratil, V., Duchamp, C., & Mondy, N. (2021). Transcriptome-wide deregulation of gene expression by artificial light at night in tadpoles of common toads. *Science of The Total Environment*, 151734. <https://doi.org/10.1016/j.scitotenv.2021.151734>
- Touzot, M., Lengagne, T., Secondi, J., Desouhant, E., Théry, M., Dumet, A., Duchamp, C., & Mondy, N. (2020). Artificial light at night alters the sexual behaviour and fertilisation success of the common toad. *Environmental Pollution*, 259, 113883. <https://doi.org/10.1016/j.envpol.2019.113883>
- Troianowski, M., Mondy, N., Dumet, A., Arcanjo, C., & Lengagne, T. (2017). Effects of traffic noise on tree frog stress levels, immunity, and color signaling. *Conservation Biology*, 31(5), 1132–1140. <https://doi.org/10.1111/cobi.12893>
- Turner, M. G., & Gardner, R. H. (2015). *Landscape Ecology in Theory and Practice: Pattern and Process*. Springer New York. <https://doi.org/10.1007/978-1-4939-2794-4>
- Uetz, G. W., & Roberts, J. A. (2002). Multisensory Cues and Multimodal Communication in Spiders: Insights from Video/Audio Playback Studies. *Brain, Behavior and Evolution*, 59(4), 222–230. <https://doi.org/10.1159/000064909>
- Van Beeck Calkoen, S. T. S., Kreikenbohm, R., Kuijper, D. P. J., & Heurich, M. (2021). Olfactory cues of large carnivores modify red deer behavior and browsing intensity. *Behavioral Ecology*, 32(5), 982–992. <https://doi.org/10.1093/beheco/arab071>
- Van Grunsven, R. H. A., Creemers, R., Joosten, K., Donners, M., & Veenendaal, E. M. (2017). Behaviour of migrating toads under artificial lights differs from other phases of their life cycle. *Amphibia-Reptilia*, 38(1), 49–55. <https://doi.org/10.1093/afgtz6n>
- Van Grunsven, R. H. A., Van Deijk, J. R., Donners, M., Berendse, F., Visser, M. E., Veenendaal, E., & Spoelstra, K. (2020). Experimental light at night has a negative long-term impact on macro-moth populations. *Current Biology*, 30(12), R694–R695. <https://doi.org/10.1016/j.cub.2020.04.083>
- Van Daele, F., Honnay, O., Janssens, S., & De Kort, H. (2024). Habitat fragmentation affects climate adaptation in a forest herb. *Journal of Ecology*, 112(2), 246–264. <https://doi.org/10.1111/1365-2745.14225>
- Vanderplanck, M., Lapeyre, B., Brondani, M., Opsommer, M., Dufay, M., Hossaert-McKey, M., & Proffit, M. (2021). Ozone Pollution Alters Olfaction and Behavior of Pollinators. *Antioxidants*, 10(5), 636. <https://doi.org/10.3390/antiox10050636>
- Vanpeene, S., Sordello, R., Amsallem, J., & Billon, L. (2017). *Bilan technique et scientifique des Schémas régionaux de cohérence écologique. Méthodologies d'identification des obstacles et d'attribution des objectifs* (p. 89). Centre de ressources TVB.
- Velázquez Meleró, J. C., & Rodríguez-Espinosa, V. M. (2023). Identification and assessment of green infrastructure in the Community of Madrid. *Landscape Research*, 48(3), 297–312. <https://doi.org/10.1080/01426397.2023.2165640>
- Vergnes, A., Kerbiriou, C., & Clergeau, P. (2013). Ecological corridors also operate in an urban matrix: A test case with garden shrews. *Urban Ecosystems*, 16(3), 511–525. <https://doi.org/10.1007/s11252-013-0289-0>
- Vergnes, A., Viol, I. L., & Clergeau, P. (2012). Green corridors in urban landscapes affect the arthropod communities of domestic gardens. *Biological Conservation*, 145(1), 171–178. <https://doi.org/10.1016/j.biocon.2011.11.002>
- Vickers, N. (2000). Mechanisms of animal navigation in odor plumes. *The Biological Bulletin*, 198(2), 203–212. <https://doi.org/10.2307/1542524>
- Vidal, M. M., Banks-Leite, C., Tambosi, L. R., Hasui, É., Develey, P. F., Silva, W. R., Guimarães, P. R., & Metzger, J. P. (2019). Predicting the non-linear collapse of plant–frugivore networks due to habitat loss. *Ecography*, 42(10), 1765–1776. <https://doi.org/10.1111/ecog.04403>
- Villemey, A. (2015). *Trame verte et papillons de jour en contexte agricole: Influence du paysage sur la dispersion, la diversité génétique et la composition des communautés* [These de doctorat, Orléans]. <https://theses.fr/2015ORLE2052>

- Voigt, C. C., Dekker, J., Fritze, M., Gazaryan, S., Hölker, F., Jones, G., Lewanzik, D., Limpens, H. J. G. A., Mathews, F., Rydell, J., Spoelstra, K., & Zagamajster, M. (2021). The Impact Of Light Pollution On Bats Varies According To Foraging Guild And Habitat Context. *BioScience*, *71*(10), 1103–1109. <https://doi.org/10.1093/biosci/biabo87>
- Vowles, A. S., & Kemp, P. S. (2021). Artificial light at night (ALAN) affects the downstream movement behaviour of the critically endangered European eel, *Anguilla anguilla*. *Environmental Pollution*, *274*, 116585. <https://doi.org/10.1016/j.envpol.2021.116585>
- Wagner, D. L., Grames, E. M., Forister, M. L., Berenbaum, M. R., & Stopak, D. (2021). Insect decline in the Anthropocene: Death by a thousand cuts. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, *118*(2), e2023989118. <https://doi.org/10.1073/pnas.2023989118>
- Wagner, D. L., Metzler, K. J., & Frye, H. (2019). Importance of transmission line corridors for conservation of native bees and other wildlife. *Biological Conservation*, *235*, 147–156. <https://doi.org/10.1016/j.biocon.2019.03.042>
- Wagner, H. H., Rico, Y., Lehnert, H., & Boehmer, H. J. (2013). Process-based long-term evaluation of an ecological network of calcareous grasslands connected by sheep herding. *Ecography*, *36*(3), 374–382. <https://doi.org/10.1111/j.1600-0587.2012.07463.x>
- Wagner, H., Kettler, L., Orłowski, J., & Tellers, P. (2013). Neuroethology of prey capture in the barn owl (*Tyto alba* L.). *Journal of Physiology-Paris*, *107*(1–2), 51–61. <https://doi.org/10.1016/j.jphysparis.2012.03.004>
- Wallraff, H. (2005). Beyond familiar landmarks and integrated routes: Goal-oriented navigation by birds. *Connection Science*, *17*(1–2), 91–106. <https://doi.org/10.1080/09540090500138218>
- Wallraff, H. G. (2004). Avian olfactory navigation: Its empirical foundation and conceptual state. *Animal Behaviour*, *67*(2), 189–204. <https://doi.org/10.1016/j.anbehav.2003.06.007>
- Ward, M., Saura, S., Williams, B., Ramírez-Delgado, J. P., Arafeh-Dalmau, N., Allan, J. R., Venter, O., Dubois, G., & Watson, J. E. M. (2020). Just ten percent of the global terrestrial protected area network is structurally connected via intact land. *Nature Communications*, *11*(1), Article 1. <https://doi.org/10.1038/s41467-020-18457-x>
- Ware, H. E., McClure, C. J. W., Carlisle, J. D., Barber, J. R., & Daily, G. C. (2015). A phantom road experiment reveals traffic noise is an invisible source of habitat degradation. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, *112*(39), 12105–12109. <https://doi.org/10.1073/pnas.1504710112>
- Warrant, E. (2004). Vision in the dimmest habitats on Earth. *Journal of Comparative Physiology A*, *190*(10), 765–789. <https://doi.org/10/d79js9>
- Warren, W. H. (2021). Information is where you find it: Perception as an ecologically well-posed problem. *I-Perception*, *12*(2), 204166952110003. <https://doi.org/10.1177/20416695211000366>
- Waye, K. P., & Van Kempen, E. (2021). *Non-auditory effects of noise: An overview of the state of the science of the 2017-2020 period*. ICBEN Congress on Noise as a Public Health Problem.
- Webster, B., & Cardé, R. T. (2017). Use of habitat odour by host-seeking insects. *Biological Reviews*, *92*(2), 1241–1249. <https://doi.org/10.1111/brv.12281>
- Webster, C., Massaro, M., Michael, D. R., Bambrick, D., Riley, J. L., & Nimmo, D. G. (2018). Native reptiles alter their foraging in the presence of the olfactory cues of invasive mammalian predators. *Royal Society Open Science*, *5*(10), 180136. <https://doi.org/10.1098/rsos.180136>
- Wehling, S., & Diekmann, M. (2009). Importance of hedgerows as habitat corridors for forest plants in agricultural landscapes. *Biological Conservation*, *142*(11), 2522–2530. <https://doi.org/10.1016/j.biocon.2009.05.023>
- Werrell, A. K., Klug, P. E., Lipcius, R. N., & Swaddle, J. P. (2021). A Sonic Net reduces damage to sunflower by blackbirds (Icteridae): Implications for broad-scale agriculture and crop establishment. *Crop Protection*, *144*, 105579. <https://doi.org/10.1016/j.cropro.2021.105579>
- Wheatcroft, D. (2015). Repetition rate of calls used in multiple contexts communicates presence of predators to nestlings and adult birds. *Animal Behaviour*, *103*, 35–44. <https://doi.org/10.1016/j.anbehav.2015.02.009>

- Wickham, J. D., Riitters, K. H., Wade, T. G., & Vogt, P. (2010). A national assessment of green infrastructure and change for the conterminous United States using morphological image processing. *Landscape and Urban Planning*, 94(3–4), 186–195. <https://doi.org/10.1016/j.landurbplan.2009.10.003>
- Wiens, J. A. (Ed.). (2007). *Foundation papers in landscape ecology*. Columbia University Press.
- Wikenros, C., Kuijper, D. P. J., Behnke, R., & Schmidt, K. (2015). Behavioural responses of ungulates to indirect cues of an ambush predator. *Behaviour*, 152(7–8), 1019–1040. <https://doi.org/10.1163/1568539X-00003266>
- Williamson, M., Gaston, K. J., & Lonsdale, W. M. (2001). The species–area relationship does not have an asymptote! *Journal of Biogeography*, 28(7), 827–830. <https://doi.org/10.1046/j.1365-2699.2001.00603.x>
- Wilson, P., Thums, M., Pattiaratchi, C., Meekan, M., Pendoley, K., Fisher, R., & Whiting, S. (2018). Artificial light disrupts the nearshore dispersal of neonate flatback turtles *Natator depressus*. *Marine Ecology Progress Series*, 600, 179–192. <https://doi.org/10.3354/meps12649>
- Wiltschko, W., Daum, P., Fergenbauer-Kimmel, A., & Wiltschko, R. (2010). The development of the star compass in Garden Warblers, *Sylvia borin*. *Ethology*, 74(4), 285–292. <https://doi.org/10.1111/j.1439-0310.1987.tb00939.x>
- Winfrey, C., & Fincke, O. M. (2017). Role of visual and non-visual cues in damselfly mate recognition. *International Journal of Odonatology*, 20(1), 43–52. <https://doi.org/10.1080/13887890.2017.1297259>
- Wintle, B. A., Bekessy, S. A., Venier, L. A., Pearce, J. L., & Chisholm, R. A. (2005). Utility of Dynamic-Landscape Metapopulation Models for Sustainable Forest Management. *Conservation Biology*, 19(6), 1930–1943. <https://doi.org/10.1111/j.1523-1739.2005.00276.x>
- With, K. A., Gardner, R. H., & Turner, M. G. (1997). Landscape Connectivity and Population Distributions in Heterogeneous Environments. *Oikos*, 78(1), 151. <https://doi.org/10.2307/3545811>
- Wong, M. K. L., & Didham, R. K. (2024). Global meta-analysis reveals overall higher nocturnal than diurnal activity in insect communities. *Nature Communications*, 15(1), 3236. <https://doi.org/10.1038/s41467-024-47645-2>
- Work, T. M. (2022). Pollution and Wildlife Health. In C. Stephen (Ed.), *Wildlife Population Health* (pp. 177–186). Springer International Publishing. https://doi.org/10.1007/978-3-030-90510-1_16
- World Health Organization. (1999). *Guidelines for community noise* (WHO Reference Number: a68672; p. 141). <https://www.who.int/publications-detail-redirect/a68672>
- World Health Organization. (2018). *Environmental Noise Guidelines for the European Region* (World Health Organization. Regional Office for Europe). <https://www.who.int/andorra/fr/home/WHO-EURO-2018-3287-43046-60243>
- WWF. (2022). *Living Planet Report* (p. 60). Almond, R.E.A., Grooten, M., Juffe Bignoli, D. & Petersen, T. (Eds). https://wwflpr.awsassets.panda.org/downloads/lpr_2022_full_report.pdf
- Yang, J., Oh, S.-O., & Hur, J.-S. (2023). Lichen as bioindicators: Assessing their response to heavy metal pollution in their native ecosystem. *Mycobiology*, 51(5), 343–353. <https://doi.org/10.1080/12298093.2023.2265144>
- Zhang, F.-S., Wang, Y., Wu, K., Xu, W.-Y., Wu, J., Liu, J.-Y., Wang, X.-Y., & Shuai, L.-Y. (2020). Effects of artificial light at night on foraging behavior and vigilance in a nocturnal rodent. *Science of The Total Environment*, 724, 138271. <https://doi.org/10.1016/j.scitotenv.2020.138271>
- Zhou, H., Du, J., & Huang, Y. (2005). Effects of Sublethal Doses of Malathion on Responses to Sex Pheromones by Male Asian Corn Borer Moths, *Ostrinia furnacalis* (Guenée). *Journal of Chemical Ecology*, 31(7), 1645–1656. <https://doi.org/10.1007/s10886-005-5804-1>
- Zirbes, L., Mescher, M., Vrancken, V., Wathélet, J.-P., Verheggen, F. J., Thonart, P., & Haubruge, E. (2011). Earthworms use odor cues to locate and feed on microorganisms in soil. *PLoS ONE*, 6(7), e21927. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0021927>
- Zollner, P. A., & Lima, S. L. (1999). Illumination and the perception of remote habitat patches by white-footed mice. *Animal Behaviour*, 58(3), 489–500. <https://doi.org/10/czh3np>
- Zulka, K. (2008). Zulka, K.P. (2008) Carabid assemblages of riparian habitats in the Austrian Donauauen National Park—A preliminary account. *Peckiana*, 5, 77–87. *Peckiana*, 5, 77–87.

Annexe I.A1 : Rappels de deux modèles de base en écologie du paysage

I. Théorie des îles

Dans un ouvrage intitulé *The theory of island biogeography* paru en 1967, Mac Arthur et Wilson ont proposé une théorie pour expliquer la biodiversité des îles (MacArthur & Wilson, 1967). Cette théorie s'appuie à la fois sur les besoins de surfaces et de dispersions des espèces. Dans ce modèle on imagine une île accessible depuis un continent qui présente un nombre constant d'espèces. Le nombre d'espèces sur l'île dépend alors (Figure 1) :

- de la taille de l'île : au regard des relations surfaces-espèces, plus l'île est grande, plus elle répondra aux exigences de nombreuses espèces.

- de la distance qui la sépare du continent "source" : au regard des capacités de dispersion des espèces, plus l'île est proche du continent, plus elle sera accessible à de nombreuses espèces.

Si l'on considère les fragments d'habitats dans un paysage comme des îles dans un océan, plus ou moins grandes et plus ou moins isolées les unes des autres, on peut y transposer ce paradigme et comprendre facilement l'effet de la réduction des surfaces et de l'isolement des habitats dans un paysage.

II. Métapopulation

On définit en écologie une population comme un ensemble d'individus de la même espèce vivant dans un espace donné et ayant régulièrement des interactions entre eux (notamment des échanges de gènes). A l'échelle du paysage un niveau supérieur peut alors émerger : celui de la métapopulation, définie comme un ensemble de populations plus ou moins interconnectées par des flux d'individus (Den Boer, 1990; Hanski, 1998) (Figure 2). De nombreuses espèces présentent ce type de fonctionnement méta-populationnel ; par exemple si le type d'habitats recherché est par essence temporaire, comme pour la Bacchante (*Lopinga achine*) un papillon qui fréquente les végétations de transition (Bergman & Landin, 2002; Konvicka et al., 2008).

Dans le modèle méta-populationnel, les populations sont là encore comparables à des îles plus ou moins isolées dans le paysage. Ainsi, une métapopulation persiste uniquement si les éventuelles extinctions de certaines populations sont compensées par des colonisations de la part d'autres populations (Levins, 1969). La dispersion est donc un processus central dans la dynamique des métapopulations et celle-ci est déterminée en grande partie par les facteurs paysagers (distance entre les populations, perméabilité du paysage, etc.). Ce modèle permet de comprendre facilement l'importance de la perméabilité d'un paysage pour le fonctionnement écologique.

Références

- Bergman, K.-O., & Landin, J. (2002). Population structure and movements of a threatened butterfly (*Lopinga achine*) in a fragmented landscape in Sweden. *Biological Conservation*, 108(3), 361–369. [https://doi.org/10.1016/S0006-3207\(02\)00104-0](https://doi.org/10.1016/S0006-3207(02)00104-0)
- Den Boer, P. J. (1990). The survival value of dispersal in terrestrial arthropods. *Biological Conservation*, 54(3), 175–192. [https://doi.org/10.1016/0006-3207\(90\)90050-Y](https://doi.org/10.1016/0006-3207(90)90050-Y)
- Hanski, I. (1998). Metapopulation dynamics. *Nature*, 396(6706), 41–49. <https://doi.org/10.1038/23876>

- Konvicka, M., Novak, J., Benes, J., Fric, Z., Bradley, J., Keil, P., Hrcek, J., Chobot, K., & Marhoul, P. (2008). The last population of the Woodland Brown butterfly (*Lopinga achine*) in the Czech Republic: Habitat use, demography and site management. *Journal of Insect Conservation*, 12(5), 549–560. <https://doi.org/10.1007/s10841-007-9087-4>
- Levins, R. (1969). Some demographic and genetic consequences of environmental heterogeneity for biological control. *Bulletin of the Entomological Society of America*, 15(3), 237–240. <https://doi.org/10.1093/besa/15.3.237>
- MacArthur, R. H., & Wilson, E. O. (1967). *The theory of island biogeography* (REV-REVISED). Princeton University Press. <https://www.jstor.org/stable/j.ctt19cc1t2>

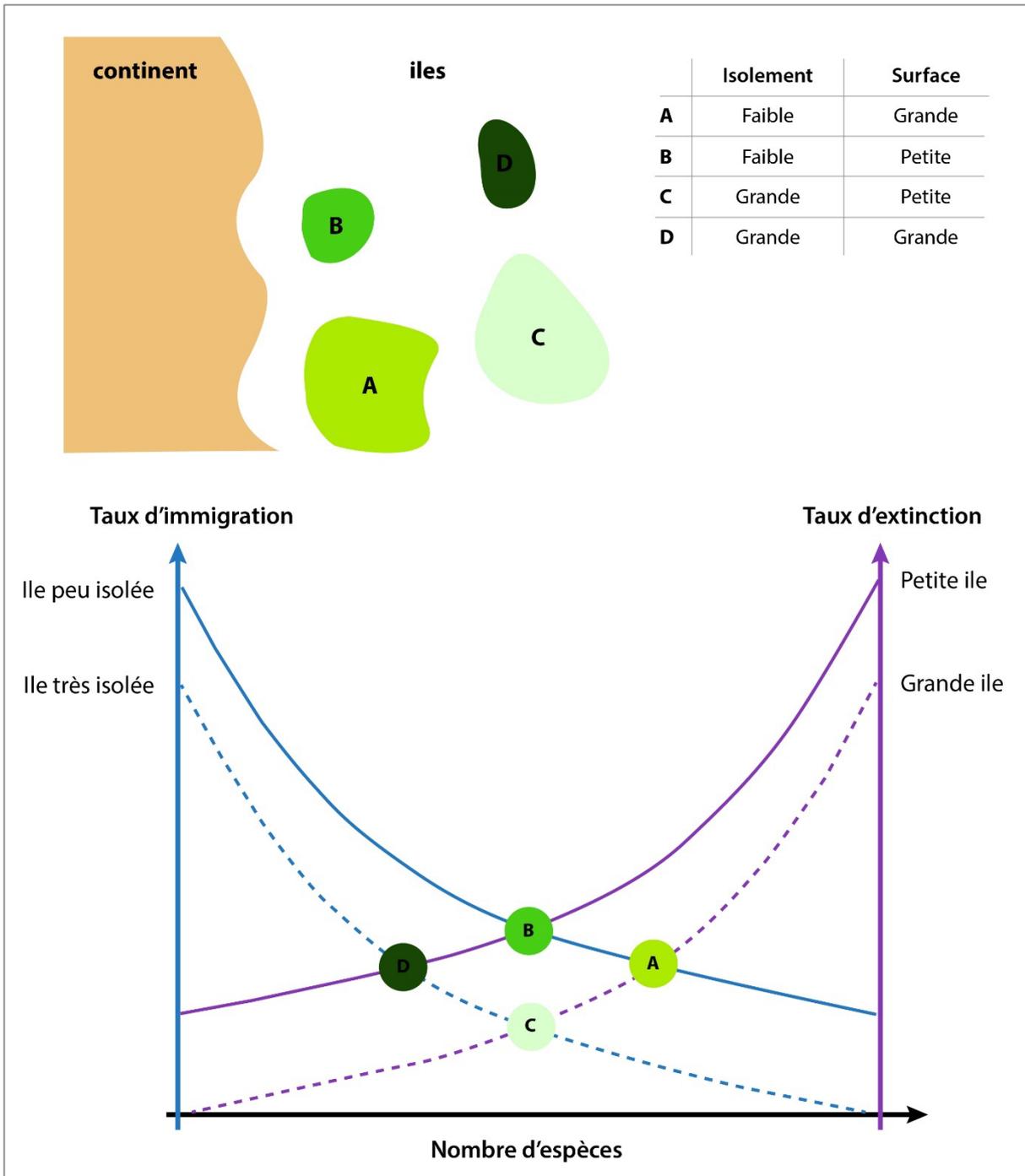


Figure 1 : Théorie de biogéographie des îles de Mac Arthur & Wilson
Crédit : Romain Sordello d'après MacArthur & Wilson, 1967

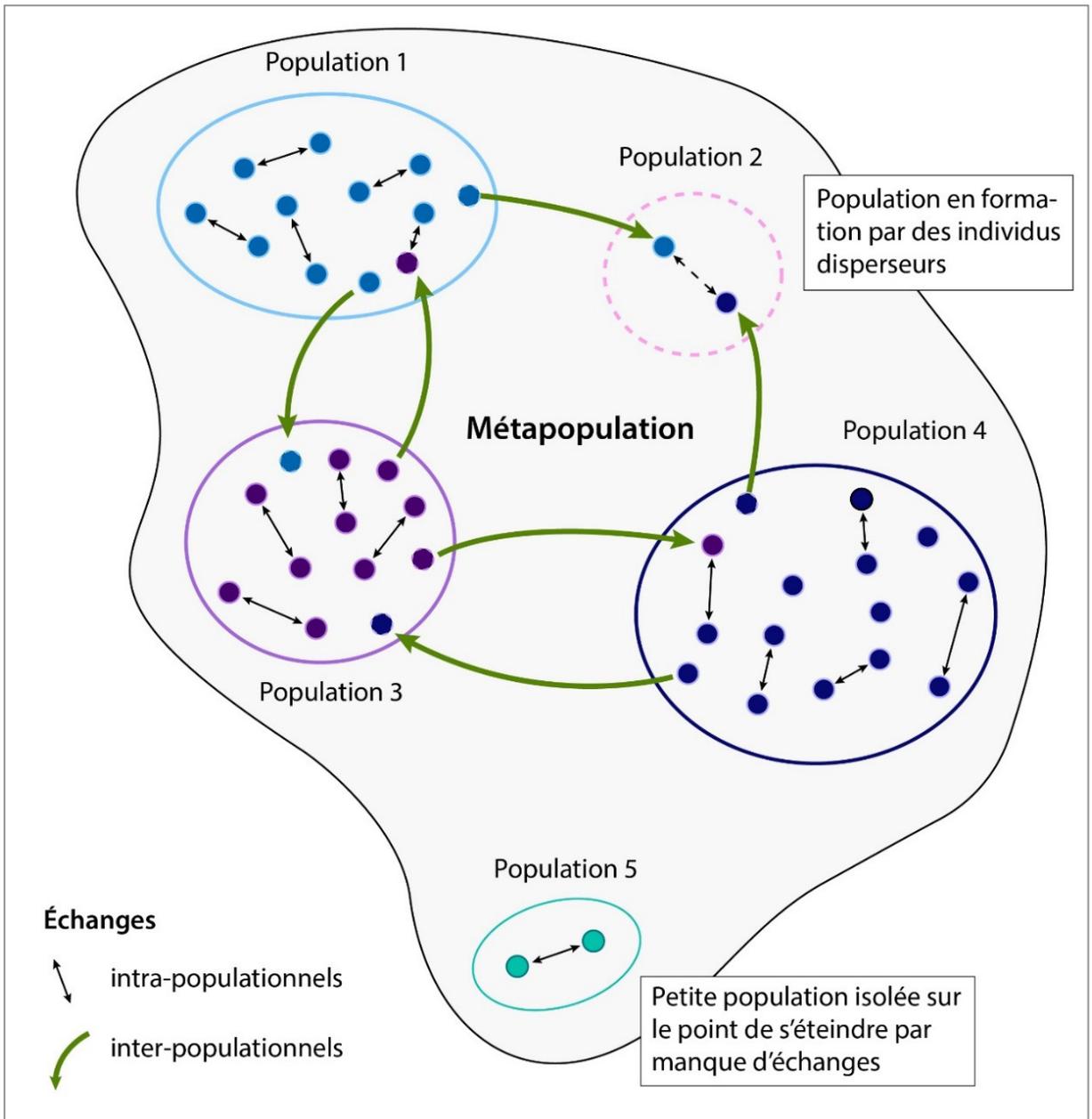


Figure 2 : Fonctionnement d'une métapopulation

Crédit : Romain Sordello d'après Hanski, 1998

Alors que la population est constituée d'individus d'une même espèce et échangeant des gènes entre eux, la métapopulation est formée de plusieurs populations fonctionnant ensemble. Dans un paysage perméable la métapopulation est une structure pérenne tout en s'inscrivant dans un équilibre dynamique avec des populations qui apparaissent et d'autres qui disparaissent au gré des déplacements d'individus (immigration/émigration).

Annexe I.A2 : Disparition et fragmentation des habitats, deux phénomènes intriqués mais dissociables

Les deux phénomènes - disparition et fragmentation - entretiennent des relations étroites (Fischer & Lindenmayer, 2007). L'effet négatif de la perte de surface et celui de l'augmentation de l'isolement sont souvent constatés de pair dans les études (Bauerfeind et al., 2009; Modest et al., 2016; Munguía-Rosas & Montiel, 2014; Polus et al., 2007).

Factuellement, la disparition d'habitats, au-delà d'entraîner une perte de surfaces, conduit très souvent aussi à modifier la configuration du paysage, notamment en augmentant à la fois la distance entre les éléments d'habitats restants et l'effet de lisière (Wilson et al., 2016), deux marqueurs d'un paysage fragmenté. La fragmentation découle donc généralement d'une perte d'habitats. Dans le même temps, deux paysages peuvent avoir des surfaces d'habitats équivalentes mais un degré de fragmentation différent et *vice-versa* (Figure 1). Deux habitats peuvent aussi se retrouver isolés par des phénomènes particuliers qui n'engendrent pas ou très peu de baisse de surface (Franklin et al., 2002), tels que l'implantation de murs et de clôtures (McInturff et al., 2020; Trouwborst et al., 2016).

Ces relations intriquées entre disparition et fragmentation peuvent rendre difficile la mise en évidence de leurs effets respectifs et notamment des effets de la fragmentation *stricto sensu* (Harrison & Bruna, 1999), que l'on appelle alors fragmentation *per se* (Fahrig, 2003). Néanmoins, celle-ci a bien des effets distincts de ceux de la disparition des habitats (Cushman, 2006; Fletcher, Jr. et al., 2007), qui s'ajoutent à la perte de surface (Chase et al., 2020; Kuipers et al., 2021) et qui se traduisent - comme évoqué précédemment - par un manque de dispersion, une mortalité directe et un brassage génétique réduit. Notons que l'isolement peut aussi avoir des effets positifs (frein à la dispersion de parasites, équilibre proies/prédateurs, création de mosaïque d'habitats, écotones) (Fahrig, 2017).

Si disparition et fragmentation peuvent être distingués, il devient alors légitime de se demander si l'un des deux phénomènes est plus important que l'autre pour le maintien de la biodiversité dans un paysage (Herrero-Jáuregui et al., 2022). Ce débat anime régulièrement la communauté scientifique (Fahrig, 2013; Hanski, 2015). Certains auteurs estiment que la surface et la qualité des habitats importe plus que leur degré d'isolement (Arroyo-Rodríguez et al., 2016; Fahrig, 2002; Hodgson et al., 2011). Plusieurs études vont effectivement dans ce sens (Cagnolo et al., 2006; Dale, 2019; Gil-Tena et al., 2014). Des travaux mettent en évidence des seuils de couverture d'habitats dans le paysage à partir des quels l'isolement des habitats relictuels dans le paysage devient problématique (Flather & Bevers, 2002), seuil généralement situé autour de 30 % (Andrén, 1994; Gibbs, 1998; With & Crist, 1995). La hiérarchisation des deux phénomènes peut aussi varier en fonction de l'échelle considérée (Smith et al., 2011) ou varier dans le temps. Par exemple, durant la dispersion natale ou de reproduction, les surfaces d'habitats ont moins d'intérêt que la perméabilité du paysage (Keeley et al., 2017). Enfin, les effets de la fragmentation surviennent parfois plusieurs décennies après la perte d'habitats ce qui est susceptible d'expliquer qu'ils sont moins souvent mis en évidence (Brooks et al., 1999; Krauss et al., 2010; Tilman et al., 1994).

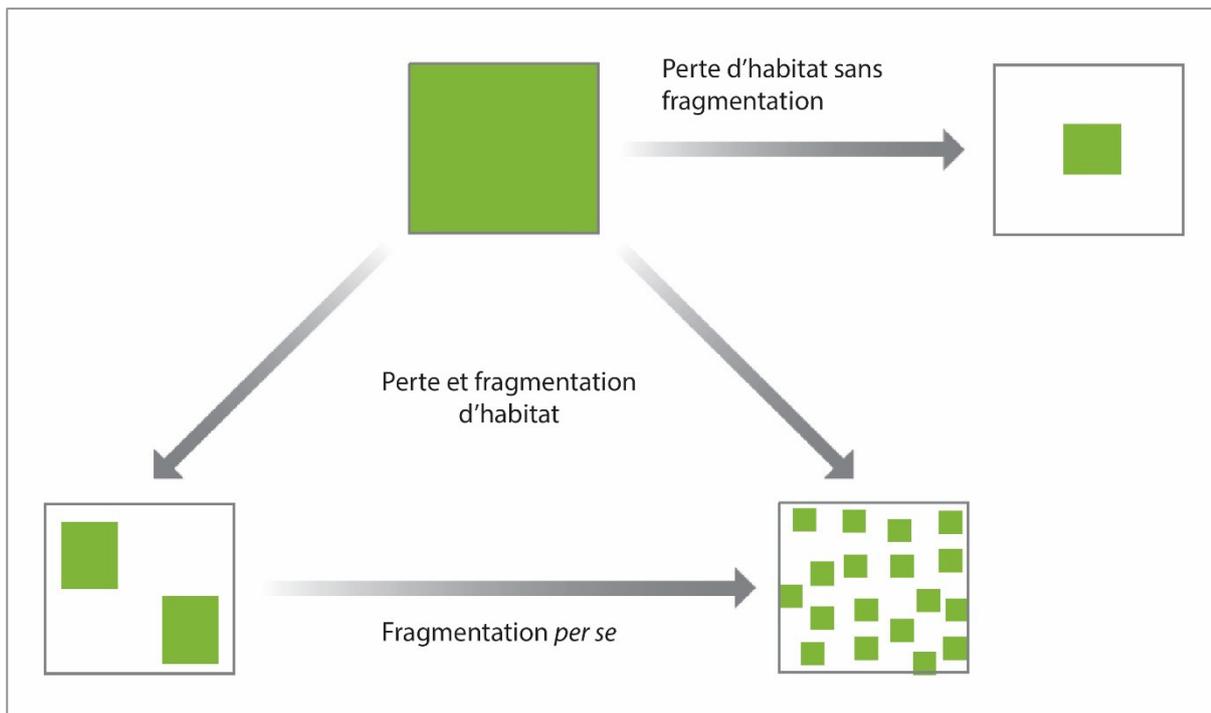


Figure 1 : Disparition et fragmentation, deux phénomènes liés pouvant être dissociés. La perte d'habitat est un processus par lequel l'habitat est détruit au fil du temps. La fragmentation de l'habitat "per se" se traduit par une configuration spatiale différente : des parcelles d'habitats à la fois plus nombreuses et plus petites et un effet lisière plus important.

Source : Fahrig, 2017

Références

- Andrén, H. (1994). Effects of Habitat Fragmentation on Birds and Mammals in Landscapes with Different Proportions of Suitable Habitat: A Review. *Oikos*, 71(3), 355. <https://doi.org/10.2307/3545823>
- Arroyo-Rodríguez, V., Rojas, C., Saldaña-Vázquez, R. A., & Stoner, K. E. (2016). Landscape composition is more important than landscape configuration for phyllostomid bat assemblages in a fragmented biodiversity hotspot. *Biological Conservation*, 198, 84–92. <https://doi.org/10.1016/j.biocon.2016.03.026>
- Bauerfeind, S. S., Theisen, A., & Fischer, K. (2009). Patch occupancy in the endangered butterfly *Lycaena helle* in a fragmented landscape: Effects of habitat quality, patch size and isolation. *Journal of Insect Conservation*, 13(3), 271–277. <https://doi.org/10.1007/s10841-008-9166-1>
- Brooks, T. M., Pimm, S. L., & Oyugi, J. O. (1999). Time lag between deforestation and bird extinction in tropical forest fragments. *Conservation Biology*, 13(5), 1140–1150. <https://doi.org/10.1046/j.1523-1739.1999.98341.x>
- Cagnolo, L., Cabido, M., & Valladares, G. (2006). Plant species richness in the Chaco Serrano Woodland from central Argentina: Ecological traits and habitat fragmentation effects. *Biological Conservation*, 132(4), 510–519. <https://doi.org/10.1016/j.biocon.2006.05.012>
- Chase, J. M., Blowes, S. A., Knight, T. M., Gerstner, K., & May, F. (2020). Ecosystem decay exacerbates biodiversity loss with habitat loss. *Nature*, 584(7820), 238–243. <https://doi.org/10.1038/s41586-020-2531-2>
- Cushman, S. A. (2006). Effects of habitat loss and fragmentation on amphibians: A review and prospectus. *Biological Conservation*, 128(2), 231–240. <https://doi.org/10.1016/j.biocon.2005.09.031>
- Dale, S. (2019). Islands in the forest: Effects of patch size and isolation on farmland bird species richness and community composition of farmland patches in forest landscapes. *Landscape Ecology*, 34(12), 2823–2836. <https://doi.org/10.1007/s10980-019-00920-w>

- Fahrig, L. (2002). Effect of habitat fragmentation on the extinction threshold: A synthesis. *Ecological Applications*, 12(2), 346. <https://doi.org/10.2307/3060946>
- Fahrig, L. (2003). Effects of habitat fragmentation on biodiversity. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics*, 34(1), 487–515. <https://doi.org/10.1146/annurev.ecolsys.34.011802.132419>
- Fahrig, L. (2013). Rethinking patch size and isolation effects: The habitat amount hypothesis. *Journal of Biogeography*, 40(9), 1649–1663. <https://doi.org/10.1111/jbi.12130>
- Fahrig, L. (2017). Ecological Responses to Habitat Fragmentation Per Se. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics*, 48(1), 1–23. <https://doi.org/10.1146/annurev-ecolsys-110316-022612>
- Fischer, J., & Lindenmayer, D. B. (2007). Landscape modification and habitat fragmentation: A synthesis. *Global Ecology and Biogeography*, 16(3), 265–280. <https://doi.org/10.1111/j.1466-8238.2007.00287.x>
- Flather, C. H., & Bevers, M. (2002). Patchy reaction-diffusion and population abundance: The relative importance of habitat amount and arrangement. *The American Naturalist*, 159(1), 40–56. <https://doi.org/10.1086/324120>
- Fletcher, Jr., R. J., Ries, L., Battin, J., & Chalfoun, A. D. (2007). The role of habitat area and edge in fragmented landscapes: Definitely distinct or inevitably intertwined? *Canadian Journal of Zoology*, 85(10), 1017–1030. <https://doi.org/10.1139/Z07-100>
- Franklin, A. B., Noon, B. R., & George, T. L. (2002). What is habitat fragmentation? *Studies in Avian Biology*, 25, 20–29. http://www.globalrestorationnetwork.org/uploads/files/LiteratureAttachments/368_what-is-habitat-fragmentation.pdf
- Gibbs, J. P. (1998). Distribution of woodland amphibians along a forest fragmentation gradient. *Landscape Ecology*, 13(4), 263–268. <https://doi.org/10.1023/A:1008056424692>
- Gil-Tena, A., Nabucet, J., Mony, C., Abadie, J., Saura, S., Butet, A., Burel, F., & Ernoult, A. (2014). Woodland bird response to landscape connectivity in an agriculture-dominated landscape: A functional community approach. *Community Ecology*, 15(2), 256–268. <https://doi.org/10.1556/comec.15.2014.2.14>
- Hanski, I. (2015). Habitat fragmentation and species richness. *Journal of Biogeography*, 42(5), 989–993. <https://doi.org/10.1111/jbi.12478>
- Harrison, S., & Bruna, E. (1999). Habitat fragmentation and large-scale conservation: What do we know for sure? *Ecography*, 22(3), 225–232. <https://doi.org/10.1111/j.1600-0587.1999.tb00496.x>
- Herrero-Jáuregui, C., Camba Sans, G., Andries, D. M., Aguiar, S., Fahrig, L., & Mastrangelo, M. (2022). Past and present effects of habitat amount and fragmentation per se on plant species richness, composition and traits in a deforestation hotspot. *Biological Conservation*, 276, 109815. <https://doi.org/10.1016/j.biocon.2022.109815>
- Hodgson, J. A., Moilanen, A., Wintle, B. A., & Thomas, C. D. (2011). Habitat area, quality and connectivity: Striking the balance for efficient conservation: Area, quality and connectivity. *Journal of Applied Ecology*, 48(1), 148–152. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2664.2010.01919.x>
- Keeley, A. T. H., Beier, P., Keeley, B. W., & Fagan, M. E. (2017). Habitat suitability is a poor proxy for landscape connectivity during dispersal and mating movements. *Landscape and Urban Planning*, 161, 90–102. <https://doi.org/10.1016/j.landurbplan.2017.01.007>
- Krauss, J., Bommarco, R., Guardiola, M., Heikkinen, R. K., Helm, A., Kuussaari, M., Lindborg, R., Ockinger, E., Pärtel, M., Pino, J., Pöyry, J., Raatikainen, K. M., Sang, A., Stefanescu, C., Teder, T., Zobel, M., & Steffan-Dewenter, I. (2010). Habitat fragmentation causes immediate and time-delayed biodiversity loss at different trophic levels. *Ecology Letters*, 13(5), Article 5. <https://doi.org/10.1111/j.1461-0248.2010.01457.x>
- Kuipers, K. J. J., Hilbers, J. P., Garcia-Ulloa, J., Graae, B. J., May, R., Verones, F., Huijbregts, M. A. J., & Schipper, A. M. (2021). Habitat fragmentation amplifies threats from habitat loss to mammal diversity across the world's terrestrial ecoregions. *One Earth*, 4(10), 1505–1513. <https://doi.org/10.1016/j.oneear.2021.09.005>
- McInturff, A., Xu, W., Wilkinson, C. E., Dejid, N., & Brashares, J. S. (2020). Fence Ecology: Frameworks for understanding the ecological effects of fences. *BioScience*, biaa103. <https://doi.org/10.1093/biosci/biaa103>

- Modest, R. B., Hassan, S. N., & Rija, A. A. (2016). Spatial metrics effect of forest fragmentation on forest bird abundance and site occupancy probability: The influence of patch size and isolation. *Ostrich*, 87(2), 131–138. <https://doi.org/10.2989/00306525.2016.1160961>
- Munguía-Rosas, M. A., & Montiel, S. (2014). Patch Size and Isolation Predict Plant Species Density in a Naturally Fragmented Forest. *PLoS ONE*, 9(10), e111742. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0111742>
- Polus, E., Vandewoestijne, S., Choutt, J., & Baguette, M. (2007). Tracking the effects of one century of habitat loss and fragmentation on calcareous grassland butterfly communities. *Biodiversity and Conservation*, 16(12), 3423–3436. <https://doi.org/10.1007/s10531-006-9008-y>
- Smith, A. C., Fahrig, L., & Francis, C. M. (2011). Landscape size affects the relative importance of habitat amount, habitat fragmentation, and matrix quality on forest birds. *Ecography*, 34(1), 103–113. <https://doi.org/10.1111/j.1600-0587.2010.06201.x>
- Tilman, D., May, R. M., Lehman, C. L., & Nowak, M. A. (1994). Habitat destruction and the extinction debt. *Nature*, 371, 65–66. <https://doi.org/10.1038/371065a0>
- Trouwborst, A., Fleurke, F., & Dubrulle, J. (2016). Border Fences and their Impacts on Large Carnivores, Large Herbivores and Biodiversity: An International Wildlife Law Perspective. *Review of European, Comparative & International Environmental Law*, 25(3), 291–306. <https://doi.org/10.1111/reel.12169>
- Wilson, M. C., Chen, X.-Y., Corlett, R. T., Didham, R. K., Ding, P., Holt, R. D., Holyoak, M., Hu, G., Hughes, A. C., Jiang, L., Laurance, W. F., Liu, J., Pimm, S. L., Robinson, S. K., Russo, S. E., Si, X., Wilcove, D. S., Wu, J., & Yu, M. (2016). Habitat fragmentation and biodiversity conservation: Key findings and future challenges. *Landscape Ecology*, 31(2), 219–227. <https://doi.org/10.1007/s10980-015-0312-3>
- With, K. A., & Crist, T. O. (1995). Critical Thresholds in Species' Responses to Landscape Structure. *Ecology*, 76(8), 2446–2459. <https://doi.org/10.2307/2265819>

Annexe I.A3 : Dispositif et mise en œuvre de la Trame verte et bleue en France

I. Dispositif territorial

La mise en œuvre de la Trame verte et bleue s'articule autour de trois échelles territoriales : nationale, régionale, locale (Figure 1).

A l'échelle nationale, plusieurs guides ont été produits par le Ministère en charge de l'écologie comme supports fondateurs de la politique publique (Allag-Dhuisme, Amsallem, et al., 2010a, 2010b; Allag-Dhuisme, Barthod, et al., 2010). Un document cadre intitulé *Orientations nationales pour la préservation et la remise en bon état des continuités écologiques* (ON TVB) a aussi été produit et approuvé par décret, dans une première version en 2014 (décret n°2014-45¹) (*Orientations nationales pour la préservation et la remise en bon état des continuités écologiques*, 2014) puis en 2019 (décret n°2019-1400²). Ce document fixe les grandes lignes directrices de la politique et il définit des enjeux nationaux (espèces, habitats, grandes continuités d'importance nationale) à prendre en compte par les déclinaisons régionales.

A l'échelle régionale, le dispositif de la TVB a reposé jusqu'en 2016 sur l'élaboration conjointe de Schémas Régionaux de Cohérence Écologique (SRCE) par l'Etat (Directions Régionales de l'Environnement, de l'Aménagement et du Logement, DREAL) et les Conseils régionaux³. Ces schémas ont identifié les continuités écologiques régionales, les obstacles à ces continuités et un plan d'action pour leur préservation et leur remise en bon état. Ce travail colossal des 21 régions métropolitaines de l'époque a abouti entre 2013 et 2015 à l'identification par les régions de 15,7 millions d'hectares de réservoirs de biodiversité (29 % du territoire continental français) et de 50 717 km de corridors linéaires, à préserver ou restaurer (Billon & Sordello, 2017). Concernant la trame bleue, environ 271 180 km de cours d'eau ont été identifiés dans les SRCE, ce qui équivaut à environ 54 % de la longueur du linéaire de cours d'eau de la BD Carthage®.

Depuis 2016, les SRCE ont été remplacés par les Sradet (excepté en Ile-de-France), les Schémas Régionaux d'Aménagement, de Développement Durable et d'Égalité des Territoires (instaurés par le décret n° 2016-1071 du 3 août 2016). Portés par les Conseils régionaux ce sont des schémas intégrateurs et plurisectoriels. Ils couvrent l'aménagement et l'égalité des territoires, l'intermodalité et les transports, le climat, l'air et l'énergie, la protection et la restauration de la biodiversité ainsi que la prévention et la gestion des déchets. Un Sradet comprend des fascicules de règles générales, dont un sur la biodiversité, et inclut en annexe les anciens volets du SRCE (voir l'ordonnance n°2016-1028 du 27 juillet 2016). Toutes les régions ont désormais validé leur premier Sradet et certaines sont même en phase de révision.

A l'échelle locale, la TVB est intégrée dans les documents de planification et les documents d'urbanisme. Un éventail très large de schémas, plans et programmes sont ainsi concernés. En premier lieu viennent les Schémas de Cohérence Territoriale (SCoT) puis les Plans Locaux d'Urbanisme (PLU) (Belmont et al., 2010; Bertaïna et al., 2012; Brouard-Masson et al., 2013) mais bien d'autres schémas doivent désormais tenir compte des continuités écologiques : SDAGE et SAGE

¹ <https://www.legifrance.gouv.fr/loda/id/JORFTEXT000028499481/2019-12-20/>

² <https://www.legifrance.gouv.fr/loda/id/JORFTEXT000039645239>

³ Notons que dans les territoires d'Outre-mer et en Corse, le document porteur de la TVB est respectivement les Schéma d'Aménagement Régional (SAR) et le Plan d'Aménagement et de Développement DURable de Corse (PADDUC)

(schémas liés à la continuité aquatique par bassin hydrographique), chartes de parcs naturels régionaux, orientations régionales forestières, etc. (Landas & Brimont, 2012).

Un rapport d'opposabilité lie les différents niveaux territoriaux. Les Sraddet/SRCE doivent prendre en compte les ON TVB et les documents locaux doivent prendre en compte le rapport d'objectifs du Sraddet et être compatibles avec les fascicules de règles générales du Sraddet. Au bout de la chaîne, la mise en œuvre de la TVB ne fonctionne pas par prescription ni coercition mais passe par le biais de la planification qui guide *in fine* l'aménagement du territoire (zonages et règlements des PLU, etc.). Les continuités écologiques doivent aussi être prises en compte dans les études d'impacts et dans l'évaluation environnementale des projets et au travers des fonctions écologiques dans la séquence Eviter-Réduire-Compenser (article L110-1 du Code de l'environnement).

II. Mise en œuvre

La mise en œuvre de la Trame verte et bleue se traduit concrètement par des actions de terrain pour restaurer les continuités écologiques, à l'initiative des collectivités, associations, entreprises et même des particuliers. On peut citer la création de passages à faune pour le franchissement sécurisé des infrastructures de transport (Cerema, 2021) et la réduction ou l'effacement des obstacles à l'écoulement (Larinier et al., 2006). Au-delà de ces actions "phares", une multitude de mesures plus ou moins ciblées sur la TVB contribuent en réalité au rétablissement des continuités écologiques. Ces actions englobent notamment la (re)plantation de haies, la réouverture ou le reméandrage de cours d'eau, une meilleure gestion des emprises d'infrastructures, la création de mares, la désimperméabilisation d'espaces comme les cours d'école, le maintien d'espaces en libre évolution comme les îlots de sénescence, une meilleure gestion des interstices et espaces verts urbains, etc. L'ensemble de ces éléments participent de près ou de loin à la création d'un tissu d'habitats proches voire reliés, ce qui est bien l'objectif global de la TVB.

Divers outils permettent cette mise en œuvre, qu'il s'agisse d'outils d'inventaires (ex : atlas de la biodiversité des communes), contractuels, fonciers, incitatifs ou financiers (Figure 2). Parmi les outils contractuels on peut citer notamment les obligations réelles environnementales (ORE), les mesures agro-environnementales (MAEC) ou encore les contrats de rivière (CDR TVB, 2017; Landas, 2013). Certaines modalités ont été créées spécifiquement par des collectivités, par exemple les Contrats de Territoire *Corridors biologiques* mis en place en 2009 par la Région Rhône-Alpes et destinés à soutenir les acteurs locaux dans la conduite de projets opérationnels visant à préserver ou rétablir la connectivité écologique d'un territoire (Garin et al., 2011; Parc naturel régional du Pilat, 2015).

Ces actions concernent aussi bien les espaces naturels que ruraux (Hamon, 2010). En ville aussi, les trames vertes et bleues connaissent un succès grandissant. Ces trames urbaines sont alors le vecteur du retour de la nature en ville au croisement entre écologie, urbanisme, géographie et sociologie. La liste des villes françaises, grandes comme moyennes, qui disposent d'une politique publique en ce sens est désormais longue - à titre d'exemples Marseille, Paris, Angers, Nantes, Strasbourg, Montpellier ou encore Rennes (Clergeau & Blanc, 2013).

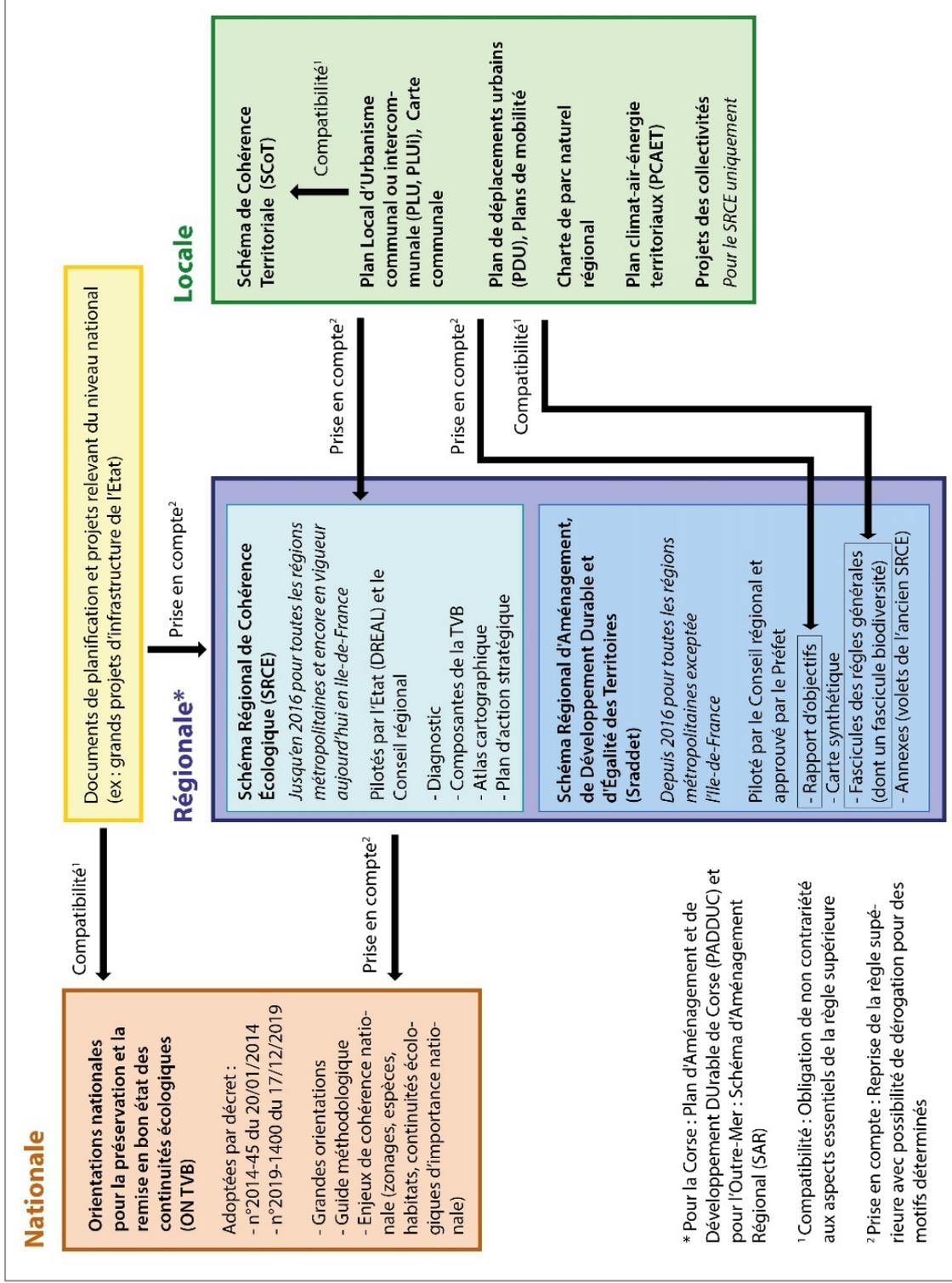


Figure 1 : Articulation multiscale de la Trame verte et bleue en France
Crédit : Romain Sordello

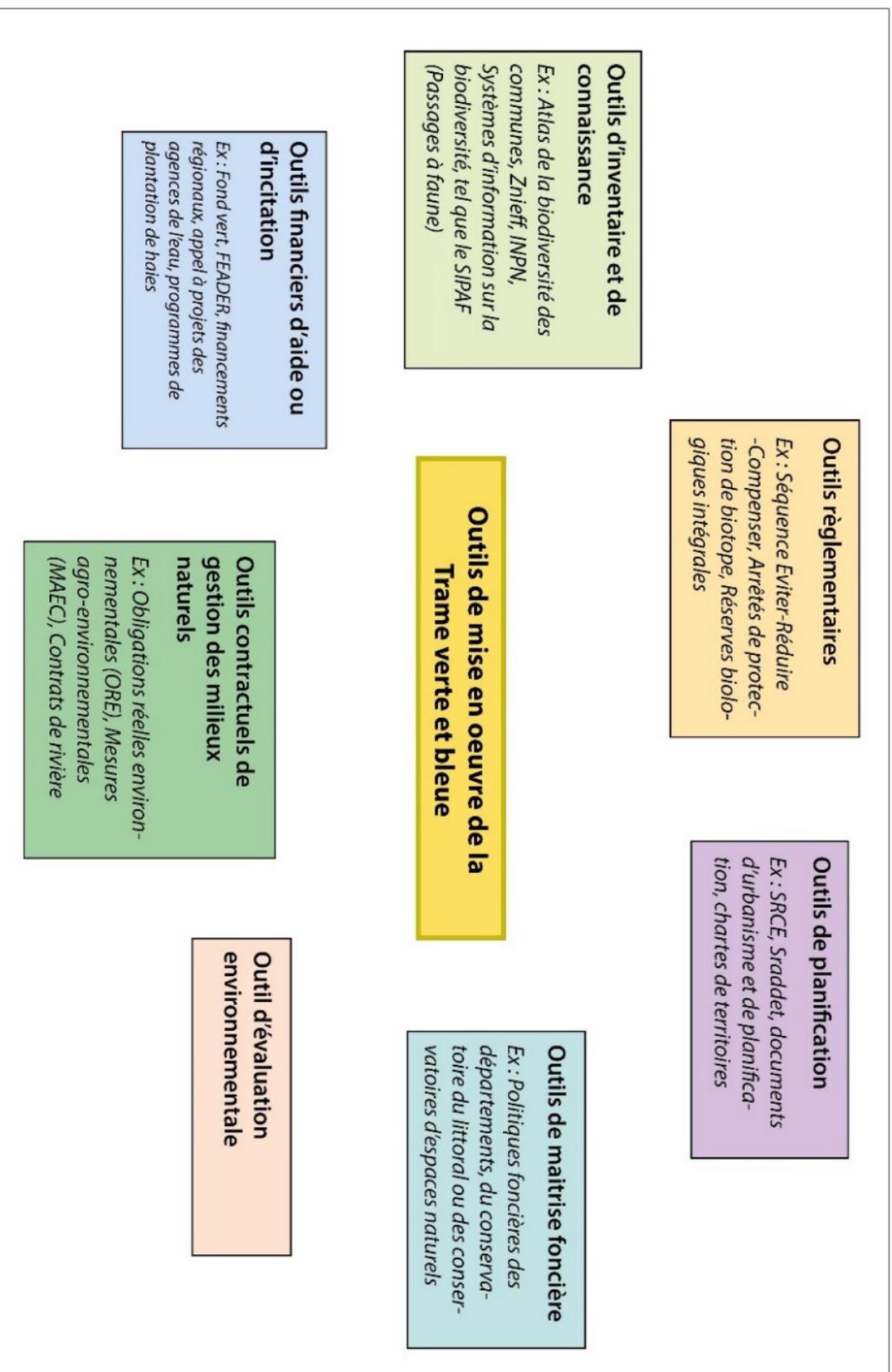


Figure 2 : Outils de mise en œuvre de la politique publique TVB
 Crédit : Romain Sordello d'après Landas, 2013

Références

- Allag-Dhuisme, F., Amsallem, J., Barthod, C., Deshayes, M., Graffin, V., Lefeuvre, C., Salles, E., Barnetche, C., Brouard-Masson, J., Delaunay, A., Garnier, C.-C., & Trouvilliez, J. (2010a). *Choix stratégiques de nature à contribuer à la préservation et à la remise en bon état des continuités écologiques* (p. 52). MEEDDM.
https://www.trameverteetbleue.fr/sites/default/files/references_bibliographiques/guide1_comoptv_b_juillet2010.pdf
- Allag-Dhuisme, F., Amsallem, J., Barthod, C., Deshayes, M., Graffin, V., Lefeuvre, C., Salles, E., Barnetche, C., Brouard-Masson, J., Delaunay, A., Garnier, C.-C., & Trouvilliez, J. (2010b). *Guide méthodologique identifiant les enjeux nationaux et transfrontaliers relatifs à la préservation et à la remise en bon état des continuités écologiques et comportant un volet relatif à l'élaboration des schémas régionaux de cohérence écologique* (p. 83). MEEDDM.
https://www.trameverteetbleue.fr/sites/default/files/references_bibliographiques/guide2_comoptv_b_juillet2010.pdf
- Allag-Dhuisme, F., Barthod, C., Bielsa, S., Brouard-Masson, J., Graffin, V., Vanpeene, S., Chamouton, S., Dessarps, P.-M., Lansart, M., & Orsini, A. (2010). *Prise en compte des orientations nationales pour la préservation et la remise en bon état des continuités écologiques par les grandes infrastructures linéaires de l'État et de ses établissements publics* (p. 94). MEEDDM.
- Belmont, L., Etienne, R., & Bordas, C. (2010). *Guide méthodologique de prise en compte de la Trame verte et bleue. SCoT et Biodiversité en Midi-Pyrénées* (p. 356). DREAL Midi-Pyrénées.
<https://www.trameverteetbleue.fr/documentation/references-bibliographiques/guide-methodologique-prise-compte-trame-verte-bleue>
- Bertaïna, J., Riou, J., Belmont, L., Lemaire, A., & Carre, G. (2012). *La Trame verte et bleue dans les Plans locaux d'urbanisme* (p. 150). DREAL Midi-Pyrénées.
<https://www.trameverteetbleue.fr/documentation/references-bibliographiques/trame-verte-bleue-dans-plans-locaux-urbanisme>
- Billon, L., & Sordello, R. (2017). *Schémas régionaux de cohérence écologique: Chiffres de synthèse à l'échelle nationale* (2017–8; p. 20). Service du patrimoine naturel, Muséum national d'Histoire naturelle, Paris.
- Brouard-Masson, J., Cheret, M., & Letessier, L. (2013). *Trame verte et bleue et documents d'urbanisme— Guide méthodologique* (p. 54). Ministère en charge de l'écologie.
https://www.trameverteetbleue.fr/sites/default/files/trame_verte_et_bleue_et_documents_durbanisme_-_guide_methodologique.pdf
- CDR TVB. (2017). *Cahier technique—Trame verte et bleue, les outils pour sa mise en œuvre* (Cahiers Techniques N° 91, p. 70). AFB.
https://www.trameverteetbleue.fr/sites/default/files/references_bibliographiques/cahier_technique_afb_outils_tvb.pdf
- Cerema. (2021). *Les passages à faune. Préserver et restaurer les continuités écologiques avec les infrastructures linéaires de transport*. <http://www.cerema.fr/fr/centre-ressources/boutique/passages-faune>
- Clergeau, P., & Blanc, N. (2013). *Trames vertes urbaines. De la recherche scientifique au projet urbain* (Librairie Eyrolles). <https://www.eyrolles.com/BTP/Livre/trames-vertes-urbaines-9782281129212/>
- Garin, C., Gayte, X., Navette, B., & Guillo, H. (2011). *Contrats de territoire, Corridors Biologiques Bauges-Chartreuse-Belledonne* (p. 76). Conservatoire du patrimoine naturel de la Savoie, Région Rhône-Alpes.
https://www.trameverteetbleue.fr/sites/default/files/contrats_corridors_savoie_sept2011bd.pdf
- Hamon, C. (2010). *Appui à la mise en œuvre de la Trame verte et bleue en milieu agricole* (p. 49). Fédération des Parcs naturels régionaux de France.
https://www.trameverteetbleue.fr/sites/default/files/references_bibliographiques/rapport_tvb_agri_22dec2010.pdf
- Landas, M. (2013). *Les outils de nature contractuelle mobilisables pour la Trame verte et bleue* (p. 34). Fédération des Parcs Naturels Régionaux de France, Fédération des Conservatoires d'Espaces Naturels.

https://www.trameverteetbleue.fr/sites/default/files/references_bibliographiques/rapport_etude_0_utils_contractuels_final_web_1_o.pdf

Landas, M., & Brimont, F. (2012). *Outils et dispositifs pour mettre en oeuvre la Trame verte et bleue dans les territoires* (p. 185). Espaces naturels régionaux ENRx. <https://www.enrx.fr/document/outils-et-dispositifs-pour-mettre-en-oeuvre-la-trame-verte-et-bleue-dans-les-territoires/>

Larinier, M., Courret, D., & Gomes, P. (2006). *Guide technique pour la conception des passes à poissons "naturelles"* (Rapport GHAAPPE RA.06.05-V1; p. 66). Cemagref.

Orientations nationales pour la préservation et la remise en bon état des continuités écologiques, 71 (2014).

Parc naturel régional du Pilat. (2015). *Contrat de territoire « Corridors biologiques Grand Pilat »* (Fiche REX du CDR TVB; p. 8).

https://www.trameverteetbleue.fr/sites/default/files/fiche_cdr_corridor_biologique_grand_pilat.pdf

Annexe I.A4 : Système visuel d'un insecte

Les yeux des insectes sont dits "composés" parce qu'ils sont constitués de plusieurs sous-unités similaires appelées les ommatidies (Figure 1). L'apparence des yeux est une multitude de facettes hexagonales les unes à côté des autres. Selon les espèces, la taille, la forme et la structure des ommatidies varient ainsi que leur nombre : on en compte 8 voire moins chez les Collembolés, 4 500 à 7 500 chez l'abeille et jusqu'à 28 000 pour les Odonates adultes. Grâce à ces yeux composés, les insectes possèdent un large champ visuel. Par exemple, celui de la blatte *Periplaneta* (Blattodea) est de 360° avec une vision binoculaire sur le devant, l'arrière et le dessous. Ce type d'œil permet aussi de détecter une source de lumière polarisée.

A la surface de chaque ommatidie la cuticule est transparente, incolore et forme une cornée (lentille biconvexe). Le processus de conversion de l'énergie lumineuse fait intervenir des récepteurs protéiques photosensibles appelés rhodopsines. Ces protéines se rencontrent dans de petites structures spécialisées : les chromophores, elles-mêmes présentes dans le rhabdome des ommatidies. Chaque ommatidie est innervée par un axone qui correspond ensuite à un pixel lors de la production de l'image dans le cerveau de l'insecte.

Les insectes voient en couleur dans une gamme allant de l'ultraviolet au vert en passant par le violet et le bleu, selon les espèces. Les rhodopsines possèdent en effet une sensibilité à des longueurs d'onde comprises entre 300 et 640 nm. La configuration des yeux composés diffère si les insectes sont diurnes ou nocturnes, notamment la structure des ommatidies pour capturer plus ou moins de photons (espèces diurnes : structure en apposition ; espèces nocturnes : structure en superposition). Par ailleurs, chez certaines espèces nocturnes ou évoluant dans la pénombre, une surface réfléchissante (le *tapetum lucidum*, connu aussi chez les vertébrés nocturnes) renvoie la lumière, tel un miroir, une deuxième fois vers le rhabdome, augmentant ainsi la probabilité de rencontre d'un photon avec une molécule de rhodopsine et donc la sensibilité de l'organe visuel à la lumière.

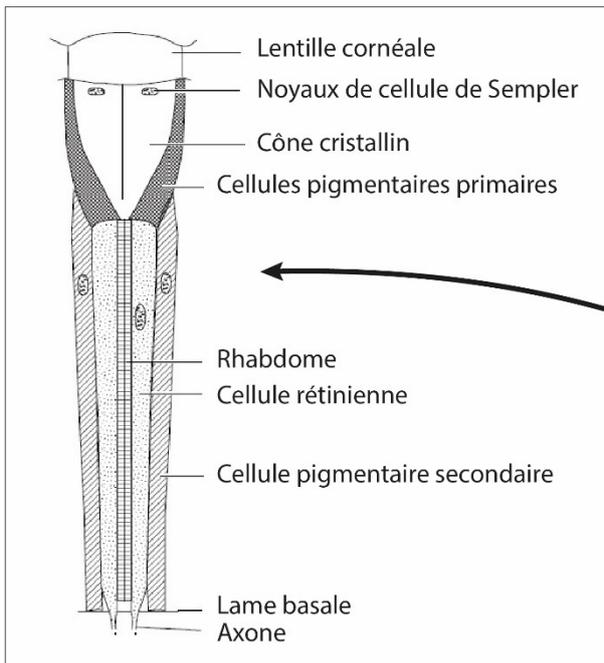


A gauche : Photo d'un odonate (*Sympetrum sp.*) de face, montrant ses yeux composés

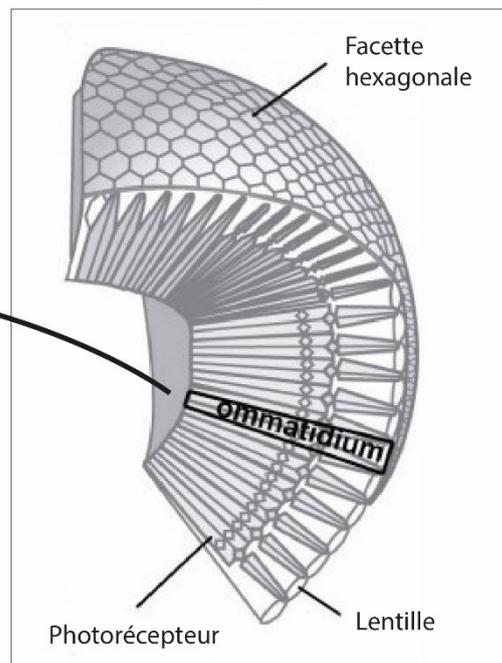
En bas à gauche : Coupe 3D des yeux composés, mettant en évidence les ommatidies les unes à côté des autres

En bas à droite : Schéma d'une ommatidie

Crédit : Aurélien Daloz



Source : Traduit en français depuis Chapman R.F. (2013). *The Insects : Structure and Function*. 5ème Edition. 710p.



Source : Ecole Polytechnique Fédérale de Lausanne

Figure 1 : Yeux composés d'un insecte et détails d'une ommatidie
Crédit : Romain Sordello

Annexe I.A5 : Système olfactif chez les serpents

Chez les serpents, le système olfactif comprend deux organes récepteurs :

1- L'organe sensoriel principal qui se trouve au sommet de la cavité nasale et capte passivement les molécules volatiles de l'environnement. Les fosses nasales comportent plusieurs creux pour augmenter la surface totale en contact avec l'air. Des cils piègent les molécules volatiles à l'aide d'une substance gluante sécrétée par des glandes spéciales situées dans les narines. Les molécules volatiles se dissolvent et se fixent sur les neurones sensoriels qui convertissent le signal chimique reçu en un signal électrique. Ce signal est ensuite transmis au bulbe olfactif du cerveau.

2- L'organe voméronasal (aussi appelé l'organe de Jacobson, du nom du biologiste qui l'a découvert) qui est spécialisé dans la détection des phéromones et fonctionne indépendamment de l'organe principal. Chez les reptiles cet organe débouche dans le palais et est relié à la cavité nasale via le canal naso-palatin (Figure 1). Il est particulièrement développé, constitué de deux cavités situées dans la tête. Par exemple, chez l'orvet, l'organe de Jacobson peut mesurer 1 mm de large pour une tête d'environ 14 mm. La langue longue et fine des reptiles est utilisée pour "pêcher" à l'extérieur les molécules volatiles et les amener à l'organe de Jacobson. Ces particules odorantes atteignent les cellules sensorielles de la surface interne des fosses nasales et les signaux sont transmis le long des fibres nerveuses jusqu'au bulbe olfactif accessoire, structure du cerveau qui reçoit et traite les signaux provenant de l'organe voméronasal.

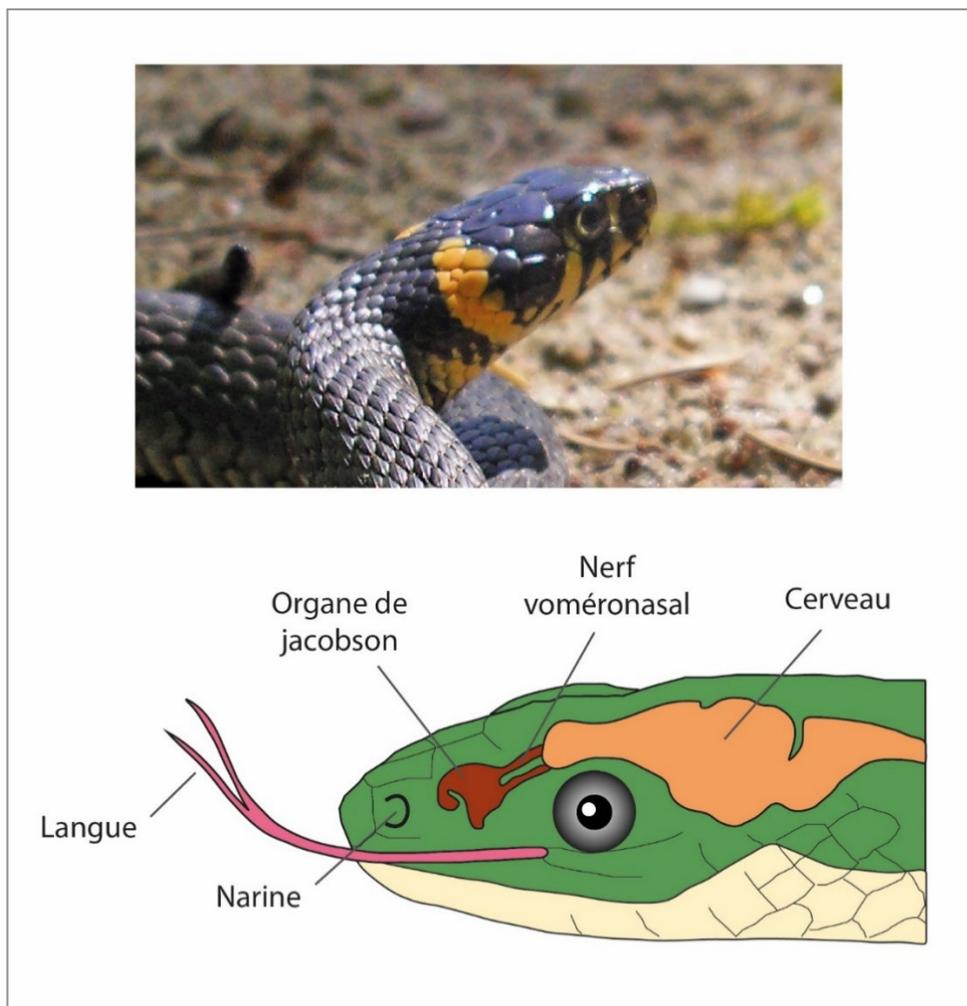


Figure 1 : Couleuvre helvétique (*Natrix natrix*) en haut et système olfactif "type" d'un serpent en bas
Crédit : Romain Sordello

Annexe I.A6 : Les paysages diurnes et nocturnes

I. L'alternance jour/nuit

Depuis des milliards d'années la Terre tourne sur elle-même. Sous nos latitudes, les êtres vivants voient alors s'enchaîner une période éclairée, où le Soleil est visible, et une période d'obscurité, où le Soleil est caché (Figure 1). Pendant cette dernière, la lumière naturelle n'est apportée que par le ciel étoilé, en particulier la Voie lactée et, le cas échéant, la Lune.

Sous nos latitudes il se forme ainsi un cycle jour/nuit de 24 h (cycle circadien), lui-même soumis à une variation circannuelle : la durée du jour et de la nuit changent au cours de l'année du fait que la Terre tourne autour du soleil (révolution).

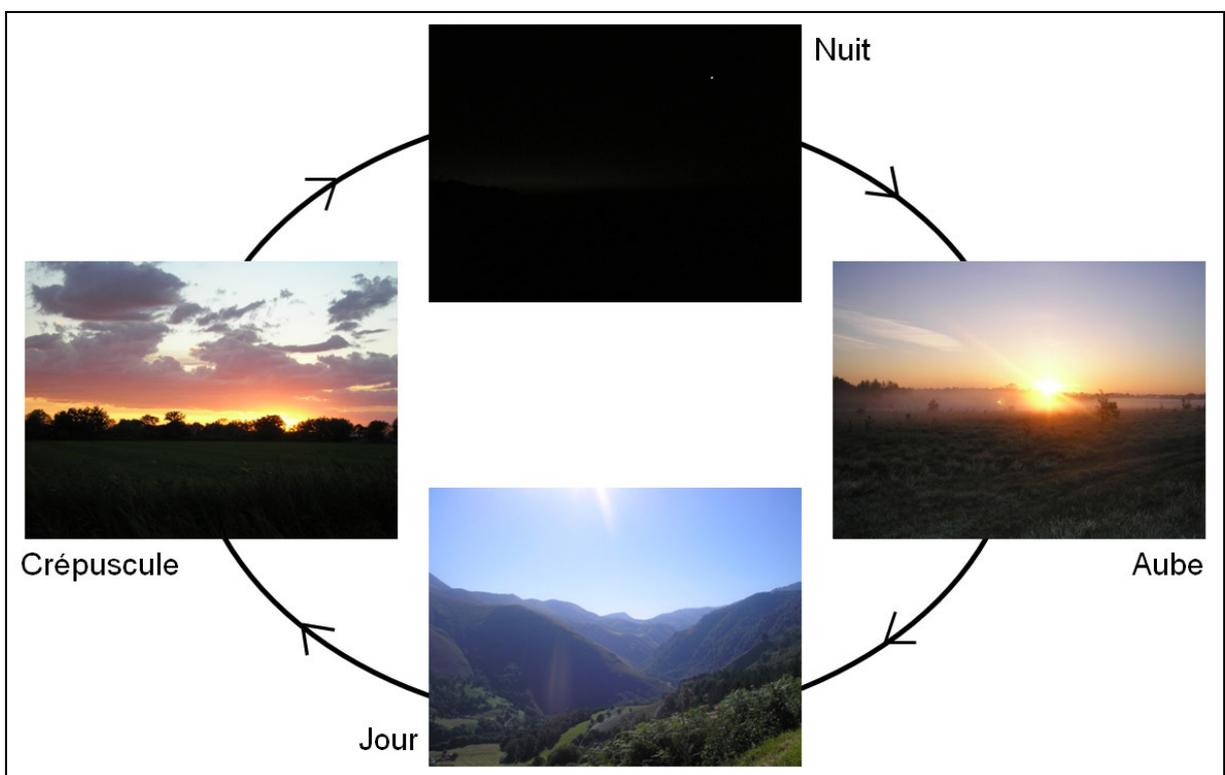


Figure 1 : Cycle jour, crépuscule, nuit, aube

Crédit : Romain Sordello

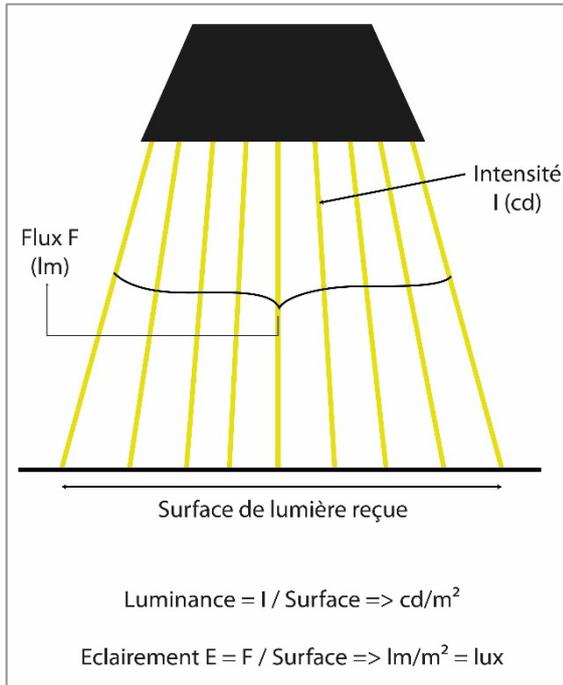
Cette alternance jour/nuit génère des paysages aux niveaux photopiques très contrastés : des paysages diurnes et des paysages nocturnes (*nightsapes* en anglais). La notion de paysage nocturne existe depuis des siècles, notamment dans le domaine de l'art pictural, mais aucune définition ne semble avoir été posée pour l'instant, notamment pas en écologie. Factuellement les paysages diurnes sont caractérisés par leur pleine lumière alors que les paysages nocturnes sont caractérisés par leur obscurité prononcée.

Pour donner quelques ordres de grandeurs, la luminance (cf. Encadré) du Soleil est supérieure à 10^9 cd/m² quand celle de la Lune (vue à travers l'atmosphère claire) avoisine les $2,5 \times 10^3$ cd/m². La luminance de la Lune est donc environ 6 millions de fois plus faible que celle du Soleil. La Voie lactée produit quant à elle une luminance encore plus faible, d'environ $2,1 \times 10^{-4}$ cd/m² (Allen, 1976).

Le jour, l'éclairement au sol (cf. Encadré) est autour de 100 000 lux en été par temps dégagé à midi. Sous nos latitudes, lors d'une nuit de pleine lune en été par temps clair et dans un endroit dégagé le

sol reçoit maximum 0,5 lux (Kyba et al., 2017). Il existe donc un facteur de 200 000 entre l'éclairement le jour et la nuit.

Encadré : Principales grandeurs photométriques



En éclairagisme, quatre grandeurs sont fréquemment utilisées :

> Deux grandeurs absolues, dépendant des sources lumineuses :

- l'intensité I correspond à la quantité de lumière émise dans une direction donnée en 1 s.

- le flux F correspond à l'ensemble de la quantité de lumière émise par la source dans toutes les directions en 1 s.

> Deux grandeurs relatives dépendantes des surfaces considérées :

- la luminance correspond à l'intensité rapportée à une surface
- l'éclairement correspond au flux reçu par une surface

Par convention, pour la luminance, la surface considérée est la surface qui émet ou réfléchit la lumière et, pour l'éclairement, la surface considérée est celle qui reçoit la lumière. La luminance traduit ainsi l'éblouissement (concentration de la lumière) et l'éclairement traduit la sensation de luminosité. L'éclairement se mesure à l'aide d'un luxmètre et la luminance à l'aide d'un luminancemètre.

Notons qu'il existe toutefois des facteurs de variabilité qui, sans gommer ce contraste net entre jour et nuit, introduisent des nuances au sein des deux phases. Par exemple, la topographie, la végétation, la profondeur (compartiment aquatique) sont autant de facteurs susceptibles de faire varier naturellement la luminosité de jour comme de nuit. De même, la météo (présence ou non d'une couverture nuageuse) peut modifier sensiblement l'ambiance lumineuse, de jour comme de nuit.

En outre, la nuit, les différentes phases lunaires provoquent des écarts importants de la nouvelle lune à la pleine lune qui, bien que totalement marginaux par rapport au jour sont suffisants pour modifier le niveau photopique de la nuit et induire des changements de comportements (Dickerson et al., 2023; Kronfeld-Schor et al., 2013). La luminosité produite par la Lune peut accentuer certains indices visuels, comme le plumage d'oiseaux nocturnes, et stimuler ainsi l'activité sexuelle (Penteriani et al., 2010). A l'inverse, certaines espèces réduisent leur activité, décalent leur horaire de sortie ou empruntent des zones plus sombres à mesure que la Lune croît (Clarke et al., 1996; Prugh & Golden, 2014). Ce phénomène est généralement expliqué par un comportement d'évitement du risque de prédation (Palmer et al., 2017; Riou & Hamer, 2008). Il souligne en tous cas à quel point la faune nocturne est sensible aux variations photopiques de l'environnement.

Enfin, en dehors de la voute céleste, il existe d'autres stimuli lumineux la nuit, d'origine abiotique (éclairs) et biotique (bioluminescence, phosphorescence). Parmi la faune terrestre, des insectes coléoptères au sein de la famille des *Lampyridae* sont capables de bioluminescence. Les lucioles et les vers luisants réalisent en effet un métabolisme particulier produisant une lumière jaune/verte, impliquée dans la vision et dans la communication, notamment entre mâles et femelles (Hopkins et al., 2022). Ces signaux sensoriels peuvent également constituer des avertissements (signaux aposématiques) vis-à-vis de prédateurs éventuels (De Cock, 2003).

A noter que la lumière est aussi un stimulus permettant aux organismes végétaux et animaux de percevoir le temps, en synchronisant leurs horloges biologiques (Harmer et al., 2001; Lonergan, 1984), mais dans cette thèse nous ne nous intéressons pas à cette perception temporelle.

II. Une photopériode structurante pour le vivant

Cette alternance jour/nuit est un paramètre extrêmement stable sur le temps long. Elle a même précédé l'apparition de la vie et plus tard la sortie des eaux s'est déroulée dans ce contexte. Elle a alors nécessairement structuré l'évolution du vivant en constituant une force sélective basée à la fois sur la lumière comme signal sensoriel (vision) et sur la lumière comme signal temporel (horloges biologiques).

Holker *et al.* (2010) estiment qu'environ 28 % des vertébrés et 64 % des invertébrés aujourd'hui sont nocturnes (Hölker et al., 2010). Toutefois cette "nocturnité" est variable. Certaines espèces sont strictement nocturnes toute l'année quand d'autres le sont épisodiquement. On constate aussi que de nombreuses espèces présentent un rythme d'activité dit "bimodal" exprimant deux pics marqués au crépuscule et à l'aube, les deux moments où le niveau photopique de l'environnement est de moyenne intensité (Ager et al., 2003; Joveniaux & Durand, 1987). Ces deux périodes de transition entre jour et nuit concentrent peut-être une grande partie de l'activité des espèces car elles maximisent leur capacité à voir tout en étant le moins vu possible, compromis que tout animal tend à rechercher pour optimiser ses activités, notamment alimentaires. Elles pourraient ainsi être qualifiées de "chronotones", par analogie temporelle avec la notion d'écotone (Sordello et al., 2014) (Figure 2).

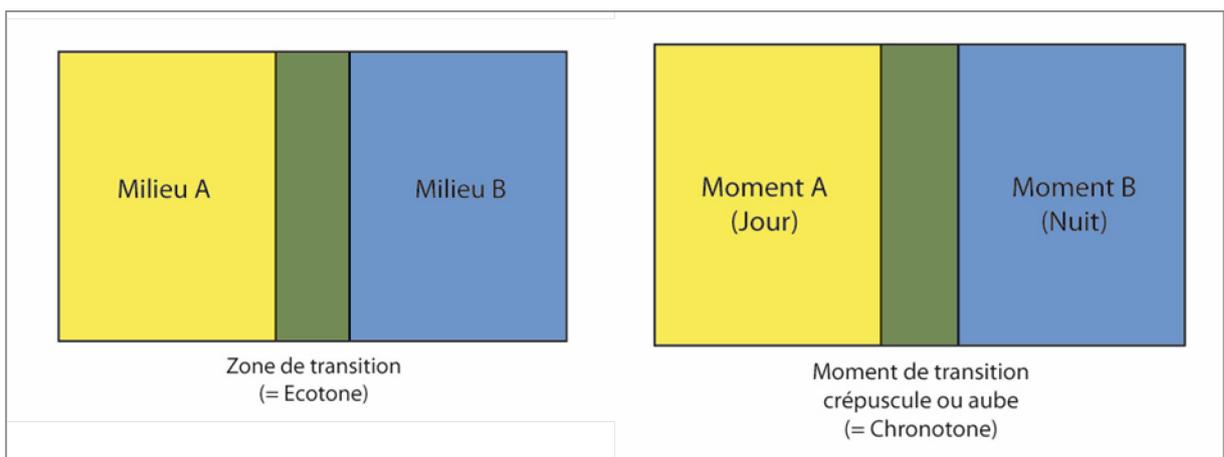


Figure 2 : Écotone et chronotone
Crédit : Romain Sordello

Les espèces qui vivent la nuit sont marquées par des capacités sensorielles particulières, rendant notamment leur vision plus performante dans un environnement sombre : de gros yeux, des

batônnetts plus nombreux, un tapis réfléchissant au fond de l'œil ou encore une vue dans les infrarouges et les ultraviolets. Par ailleurs, elles utilisent le ciel étoilé comme repère. Enfin, certaines espèces produisent leur propre lumière par bioluminescence.

Références

- Ager, A. A., Johnson, B. K., Kern, J. W., & Kie, J. G. (2003). Daily and seasonal movements and habitat use by female rocky mountain elk and mule deer. *Journal of Mammalogy*, *84*(3), 1076–1088. <https://doi.org/10.1644/BBa-020>
- Allen, C. W. (1976). *Astrophysical quantities: Vol. Third Edition* (The Athelone Press, University of London). <http://users.df.uba.ar/dmitnik/cursoplasma2014/textos/Allen-AstrophysicalQuantities.pdf>
- Clarke, J. A., Chopko, J. T., & Mackessy, S. P. (1996). The effect of moonlight on activity patterns of adult and juvenile Prairie Rattlesnakes (*Crotalus viridis viridis*). *Journal of Herpetology*, *30*(2), 192. <https://doi.org/10.2307/1565509>
- De Cock, R. (2003). Glow-worm larvae bioluminescence (Coleoptera: Lampyridae) operates as an aposematic signal upon toads (*Bufo bufo*). *Behavioral Ecology*, *14*(1), 103–108. <https://doi.org/10.1093/beheco/14.1.103>
- Dickerson, A. L., Hall, M. L., & Jones, T. M. (2023). Effects of variation in natural and artificial light at night on acoustic communication: A review and prospectus. *Animal Behaviour*, *198*, 93–105. <https://doi.org/10.1016/j.anbehav.2023.01.018>
- Harmer, S. L., Panda, S., & Kay, S. A. (2001). Molecular Bases of Circadian Rhythms. *Annual Review of Cell and Developmental Biology*, *17*(1), 215–253. <https://doi.org/10.1146/annurev.cellbio.17.1.215>
- Hölker, F., Wolter, C., Perkin, E. K., & Tockner, K. (2010). Light pollution as a biodiversity threat. *Trends in Ecology & Evolution*, *25*(12), 681–682. <https://doi.org/10/bt66nc>
- Hopkins, J., Kaitala, V., & Kaitala, A. (2022). Beauty is in the eye of the beholder: Mate choice in glow-worms depends on perceived, not emitted signals. *Oikos*, *2022*(12), e09468. <https://doi.org/10.1111/oik.09468>
- Joveniaux, A., & Durand, G. (1987). Gestion forestière et écologie des populations de chouette de Tengmalm (*Aegolius funereus*) dans l'est de la France. *Revue d'Écologie. Supplément*, *42*(4), 83–96. <https://doi.org/10.3406/revec.1987.6255>
- Kronfeld-Schor, N., Dominoni, D., De La Iglesia, H., Levy, O., Herzog, E. D., Dayan, T., & Helfrich-Forster, C. (2013). Chronobiology by moonlight. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, *280*(1765), 20123088. <https://doi.org/10.1098/rspb.2012.3088>
- Kyba, C. C. M., Mohar, A., & Posch, T. (2017). How bright is moonlight? *Astronomy & Geophysics*, *58*(1), 1.31–1.32. <https://doi.org/10.1093/astrogeo/atx025>
- Loneragan, T. A. (1984). Regulation of the photosynthetic light reactions by the biological clock. *Photochemistry and Photobiology*, *40*(6), 789–794. <https://doi.org/10.1111/j.1751-1097.1984.tb04653.x>
- Palmer, M. S., Fieberg, J., Swanson, A., Kosmala, M., & Packer, C. (2017). A 'dynamic' landscape of fear: Prey responses to spatiotemporal variations in predation risk across the lunar cycle. *Ecology Letters*, *20*(11), 1364–1373. <https://doi.org/10.1111/ele.12832>
- Penteriani, V., Delgado, M. D. M., Campioni, L., & Lourenço, R. (2010). Moonlight Makes Owls More Chatty. *PLoS ONE*, *5*(1), e8696. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0008696>
- Prugh, L. R., & Golden, C. D. (2014). Does moonlight increase predation risk? Meta-analysis reveals divergent responses of nocturnal mammals to lunar cycles. *Journal of Animal Ecology*, *83*(2), 504–514. <https://doi.org/10.1111/1365-2656.12148>
- Riou, S., & Hamer, K. C. (2008). Predation risk and reproductive effort: Impacts of moonlight on food provisioning and chick growth in Manx shearwaters. *Animal Behaviour*, *76*(5), 1743–1748. <https://doi.org/10.1016/j.anbehav.2008.08.012>
- Sordello, R., Vanpeene, S., Azam, C., Kerbirou, C., Le Viol, I., & Le Tallec, T. (2014). *Effet fragmentant de la lumière artificielle—Quels impacts sur la mobilité des espèces et comment peuvent-ils être pris en compte dans les réseaux écologiques ?* (p. 32). MNHN-SPN. <https://bit.ly/3iDicM1>

Annexe I.A7 : Les paysages sonores

I. Les sons de la nature : géophonie et biophonie

On peut distinguer deux sources naturelles de sons contribuant aux paysages sonores :

- les sons d'origine abiotique - tels que les vagues, le tonnerre, les mouvements du sol, le vent, la pluie, les torrents et cascades - ils forment la géophonie.
- les sons d'origine biotique - comprenant toutes les productions sonores des êtres vivants : souffles, claquements, sifflements, rugissements, chants, cris, vocalisations - ils forment la biophonie.

La biophonie est le vecteur de la communication acoustique animale qui permet de dialoguer avec des conspécifiques, son partenaire ou sa progéniture, de faire fuir un prédateur ou de défendre un territoire (Seyfarth & Cheney, 2010). Les animaux peuvent produire des sons de différentes manières : cordes vocales, sacs vocaux, feuilles nasales, battements des ailes, vibrations de l'abdomen, *etc.* Si mâles et femelles produisent des sons, ce que l'on appelle le "chant" est généralement l'apanage des mâles chez de nombreux taxons ; il sert à défendre un territoire envers d'autres mâles ou à courtiser une femelle. Des preuves que les plantes participent aussi à la biophonie, de manière passive, voire active, commencent à émerger (Schöner et al., 2016)

Au cours de l'évolution, l'émergence de manifestations acoustiques s'est faite en étroite relation avec la géophonie et la biophonie existantes. En effet, les organismes ont dû s'adapter pour se doter d'une fréquence et d'une amplitude sonores leur permettant d'être audibles dans le fond sonore existant (Krause & Piélat, 2013). L'espace-temps sonore est limité, impliquant un partage au sein des vivants qui peut se faire par la variation des fréquences et des amplitudes et par la modulation temporelle des vocalisations, le tout formant ainsi des "niches écologiques sonores" (Bignotte-Giró et al., 2019; Mei et al., 2024).

Les sons émis par la faune couvrent une très large gamme de fréquences, des infrasons aux ultrasons. Les chauves-souris par exemple émettent des sons allant de 10 kHz à 110 kHz, donc largement dans la gamme des ultrasons (Figure 1). Les sons de la biophonie peuvent être décrits par plusieurs caractéristiques : la présence de syllabes, le timbre, l'harmonie, la répétition, *etc.*

On distingue plusieurs manières de représenter un son (ex : chant d'oiseau) (Figure 2) :

- l'oscillogramme trace les variations de la pression (en Pa) en fonction du temps.
- une représentation temporelle montrera l'évolution de l'amplitude ou de la fréquence en fonction du temps.
- la représentation fréquentielle (ou spectre) restitue l'amplitude en fonction de la fréquence.
- le sonagramme (ou spectrogramme) est une représentation tridimensionnelle amplitude-fréquence-temps.

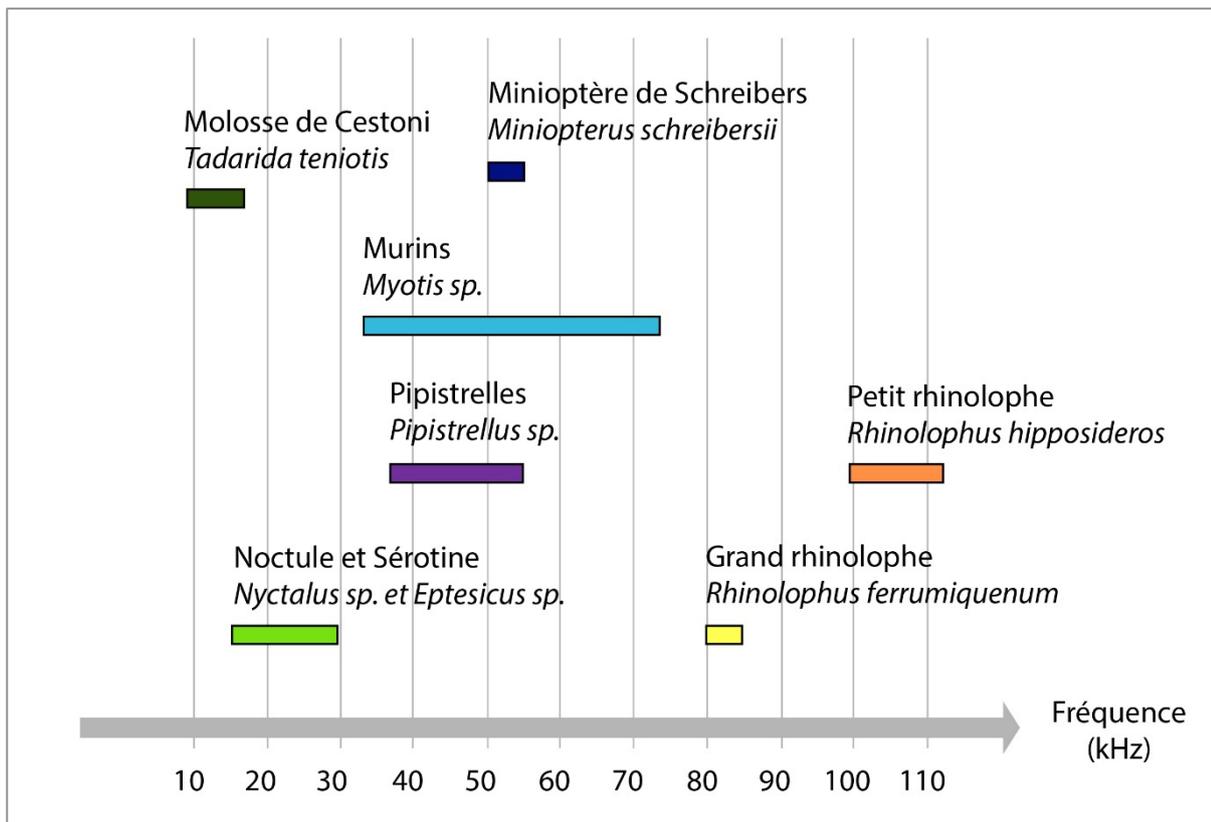


Figure 1 : Exemples de fréquences d'émissions sonores chez les chauves-souris
Crédit : Romain Sordello

I. Les paysages sonores naturels

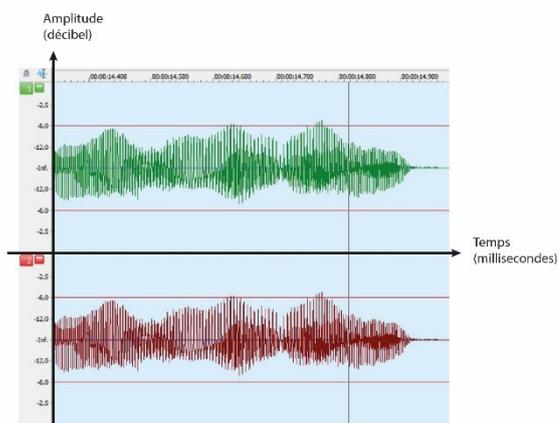
La biophonie et la géophonie créent les paysages sonores naturels. La notion de paysage sonore n'est pas si récente mais elle n'a pas été amenée par l'écologie. Elle a été introduite dans les années 1970 par un musicologue et compositeur, Murray Schafer dans un ouvrage de référence *The Soundscape, our sonic environment and the tuning of the world* (1977) (Schafer, 1994) traduit en français en 1979 (Schafer & Gleize, 1979). Murray Schafer a défini le paysage sonore de manière relativement anthropocentrée, comme « *notre environnement sonore, l'ensemble des bruits omniprésents avec lesquels nous vivons tous* » (traduit de l'anglais : « *soundscape is our sonic environment, the ever-present array of noises with which we all live* ») (Schafer & Gleize, 1979).

La notion de paysage sonore a ensuite diffusé dans différentes disciplines, y compris depuis une dizaine d'années dans l'écologie. Pijanowski *et al.* (2011) la définit comme « *l'ensemble des sons biologiques, géophysiques et anthropiques qui émanent d'un paysage et qui varient dans l'espace et dans le temps* » (traduit de l'anglais : « *the collection of biological, geophysical and anthropogenic sounds that emanate from a landscape and which vary over space and time* ») (Pijanowski, Farina, et al., 2011).

Le paysage perçu par la vue (*landscape*) s'élargit ainsi au paysage perçu par l'ouïe (*soundscape*). Toutefois, le paysage sonore n'est pas que la composante sonore d'un paysage visuel, il possède ses propres limites et ses propres rythmes (Laurans, 2021). Les paysages sonores naturels témoignent d'une "signature acoustique" résultant de la biophonie et de la géophonie (Figure 3). Cette signature est caractérisée par une intensité, une diversité, une dynamique spatio-temporelle.

Représentation temporelle

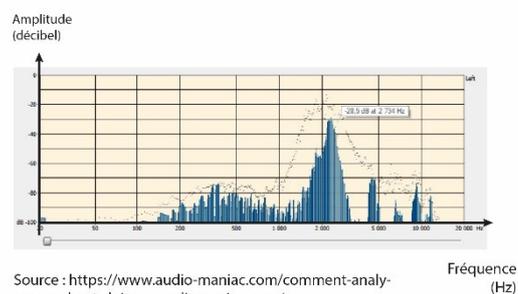
Évolution de l'amplitude du son en décibel en fonction du temps.



Source : <https://www.audio-maniac.com/le-son/savoir-analyser-un-son/>

Spectre

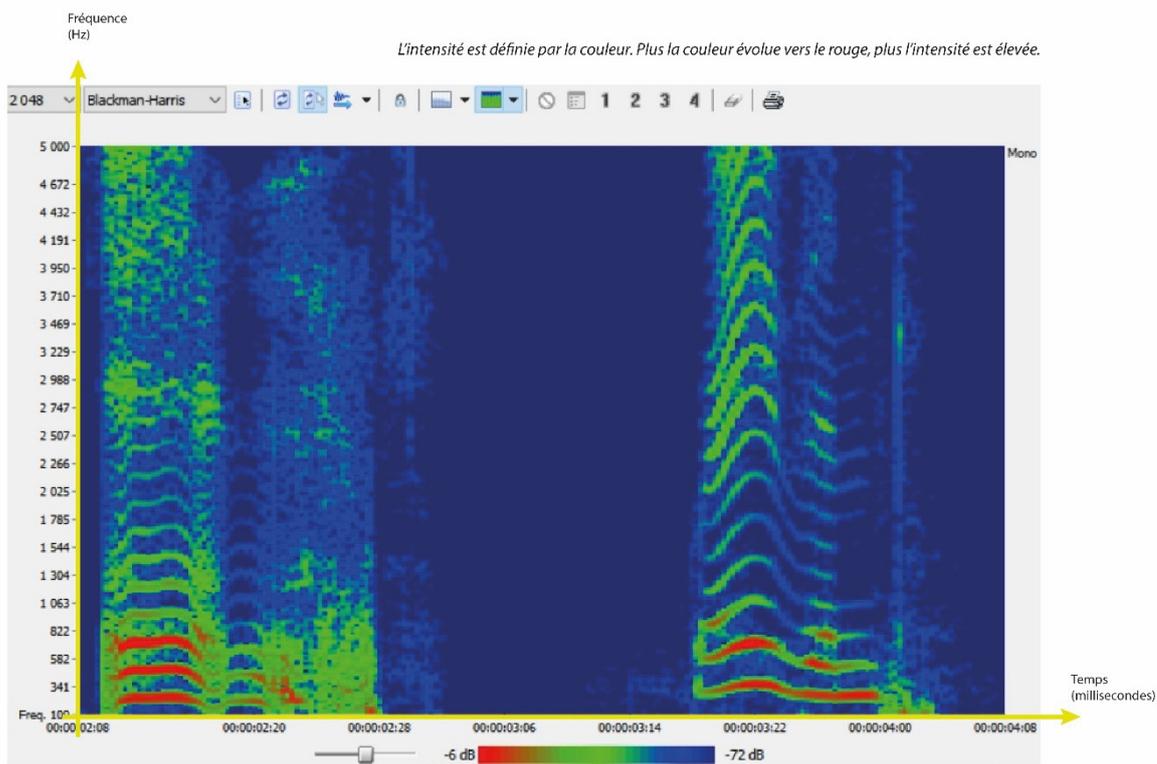
Spectre d'un chant de merle noir (*Turdus merula*) : amplitude en décibel de chaque fréquence (Hz) composant le son.



Source : <https://www.audio-maniac.com/comment-analyser-un-chant-doiseau-audiomaniac-com/>

Sonogramme

Evolution de la fréquence (Hz) et de l'amplitude (dB) du son en fonction du temps.



Source : <https://www.audio-maniac.com/le-son/savoir-analyser-un-son/>

Figure 2 : Exemples de représentations d'émissions sonores
Crédit : Romain Sordello

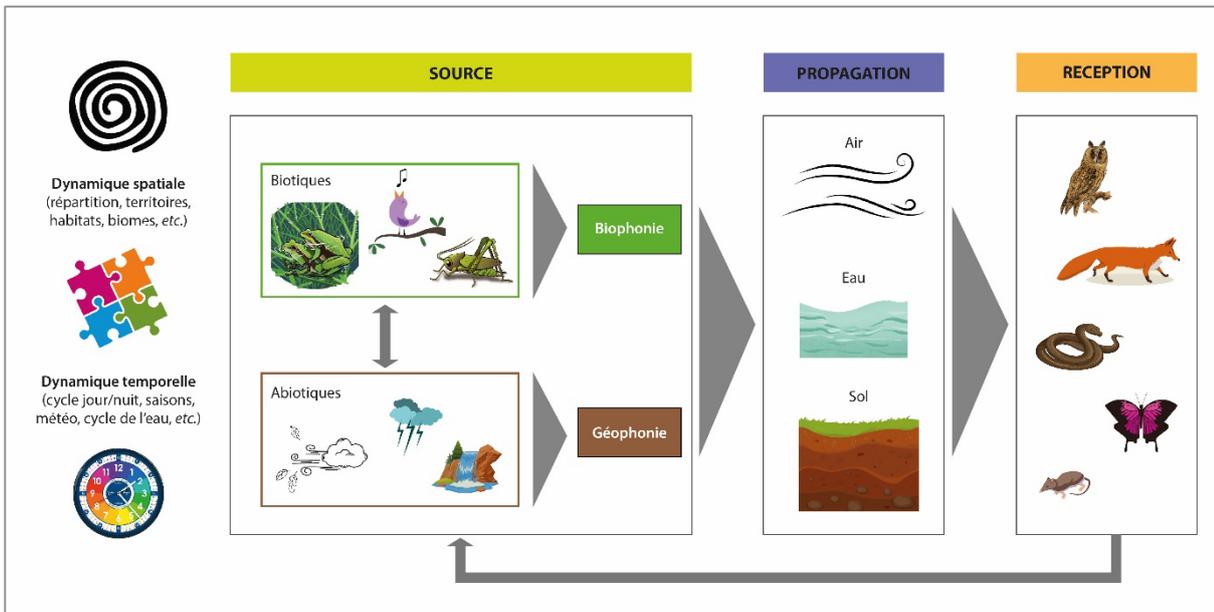
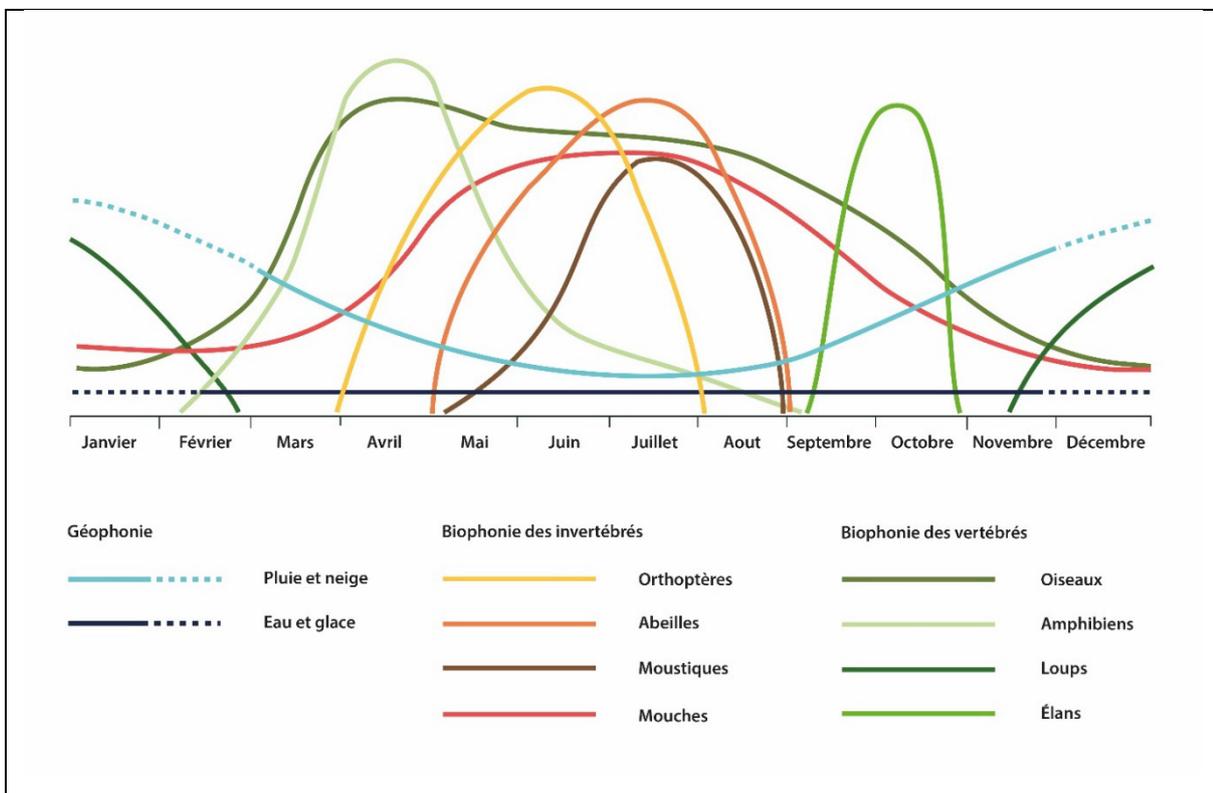


Figure 3 : Dynamique et complexité d'un paysage sonore naturel
 Crédit : Romain Sordello d'après (Grinfeder et al., 2022)

Concernant la dynamique temporelle, on sait par exemple que la biophonie varie généralement selon un rythme circadien et/ou circannuel (Pijanowski, Villanueva-Rivera, et al., 2011) (Figure 4). Dans les régions nordiques et tempérées, les oiseaux, les amphibiens ou les insectes sont surtout actifs vocalement au printemps et jusqu'à l'été, quand la défense des territoires ou la recherche d'un partenaire sont les plus marquées. A cette période, l'activité vocale des oiseaux s'intensifie en début et en fin de journée, peut-être en raison de propriétés acoustiques plus favorables, formant un "concert" (on parle de *chorus* en anglais).



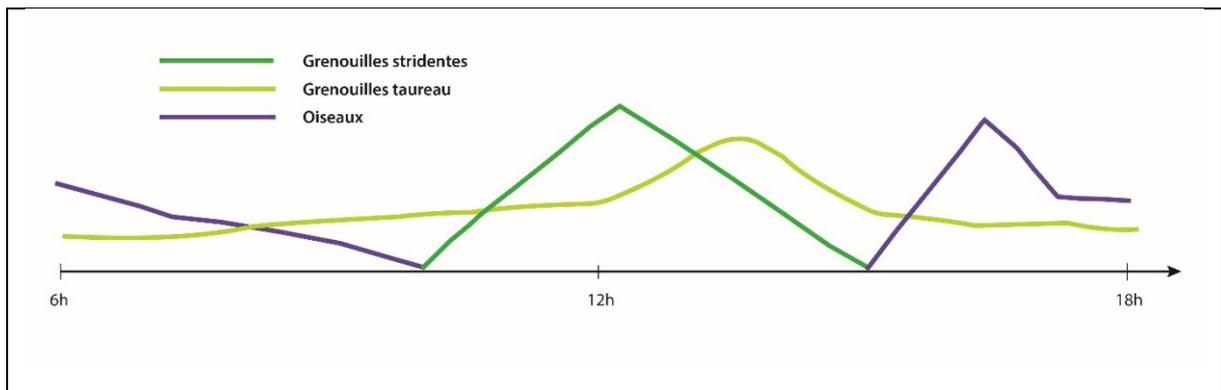


Figure 4 : Exemples de variations temporelles des paysages acoustiques naturels en Colombie-Britannique au cours de l'année (page précédente) et au cours d'une journée (ci-dessus)
Crédit Romain Sordello ; Source : Murray, 1977.

Le paysage sonore en écologie peut donc s'appréhender comme un cadre dans lequel la manière dont les sons s'organisent spatialement et temporellement peut être décrite. Partant de là il devient un *proxy* intéressant pour mieux comprendre les écosystèmes (composition, fonctionnement, évolution, etc.). C'est l'objet de l'écologie acoustique (ou éco-acoustique, *soundscape ecology* en anglais), nouvelle discipline initiée principalement par les travaux de Bernie Krause (Farina, 2014). Contrairement à la bioacoustique qui étudie l'activité sonore d'une espèce, l'éco-acoustique cherche une vision d'ensemble et analyse l'activité sonore à grande échelle, notamment celle du paysage (Farina & Gage, 2017). Par le biais d'enregistrements, l'objectif est de capter l'ensemble des sons sur cette zone donnée et d'en extraire des informations pour le suivi et la protection de la biodiversité. Dès lors, l'enregistrement d'un lieu peut permettre de décrire la richesse en espèces mais aussi d'estimer des abondances et d'observer des variations spatiales et temporelles, éventuellement explicables par certains facteurs biotiques ou anthropiques. L'enregistrement passif devient peu à peu une technique d'inventaire très plébiscitée par les écologues car elle permet d'éviter l'intrusion humaine pendant les études acoustiques et facilite l'accumulation d'énormes quantités de données acoustiques aujourd'hui analysables grâce au *machine learning*. En s'appuyant sur la notion de "signature acoustique", l'éco-acoustique considère les paysages sonores comme un *proxy* du fonctionnement écologique.

Références

- Bignotte-Giró, I., Fong G., A., & López-Iborra, G. M. (2019). Acoustic niche partitioning in five Cuban frogs of the genus *Eleutherodactylus*. *Amphibia-Reptilia*, 40(1), 1–11. <https://doi.org/10.1163/15685381-17000170>
- Farina, A. (2014). *Soundscape ecology: Principles, patterns, methods and applications*. Springer Netherlands.
- Farina, A., & Gage, S. H. (Eds.). (2017). *Ecoacoustics: The ecological role of sounds*. Wiley.
- Grinfeder, E., Lorenzi, C., Hauptert, S., & Sueur, J. (2022). What Do We Mean by "Soundscape"? A Functional Description. *Frontiers in Ecology and Evolution*, 10, 894232. <https://doi.org/10.3389/fevo.2022.894232>
- Krause, B., & Piélat, T. (2013). *Le grand orchestre animal*. Flammarion.
- Laurans, G. (2021). Que faire des paysages sonores ? *Études Héraultaises*, 57, 171–178.
- Mei, J., Puswal, S. M., Wang, M., & Liu, F. (2024). Acoustic niche partitioning among seven cuckoo species in a forest in eastern China. *Ibis*, 166(1), 252–266. <https://doi.org/10.1111/ibi.13228>
- Pijanowski, B. C., Farina, A., Gage, S. H., Dumyahn, S. L., & Krause, B. L. (2011). What is soundscape ecology? An introduction and overview of an emerging new science. *Landscape Ecology*, 26(9), 1213–1232. <https://doi.org/10.1007/s10980-011-9600-8>

- Pijanowski, B. C., Villanueva-Rivera, L. J., Dumyahn, S. L., Farina, A., Krause, B. L., Napoletano, B. M., Gage, S. H., & Pieretti, N. (2011). Soundscape Ecology: The Science of Sound in the Landscape. *BioScience*, *61*(3), 203–216. <https://doi.org/10.1525/bio.2011.61.3.6>
- Schafer, R. M. (1994). *The soundscape: Our sonic environment and the tuning of the world*. Destiny Books.
- Schafer, R. M., & Gleize, S. (1979). *Le paysage sonore*. J.-C. Lattès.
- Schöner, M. G., Simon, R., & Schöner, C. R. (2016). Acoustic communication in plant–animal interactions. *Current Opinion in Plant Biology*, *32*, 88–95. <https://doi.org/10.1016/j.pbi.2016.06.011>
- Seyfarth, R. M., & Cheney, D. L. (2010). Production, usage, and comprehension in animal vocalizations. *Brain and Language*, *115*(1), 92–100. <https://doi.org/10.1016/j.bandl.2009.10.003>

Annexe I.A8 : Les paysages odorants

La notion de paysage odorant reste partiellement décrite aujourd'hui. Si elle a été développée il y a déjà quelques décennies pour des organismes marins (Atema, 1996; Plotnick, 2007), ce n'est que récemment que cette notion émerge pour les écosystèmes terrestres (Svensson et al., 2014) et à ce jour elle reste conceptualisée surtout pour les insectes (Conchou et al., 2019).

Nous savons néanmoins que les êtres vivants émettent tous des odeurs. Notamment, une multitude de composés organiques volatils à la base des odeurs (les COV décrits précédemment) sont émis par la végétation, aussi bien les espèces herbacées que les arbres (Ghadiriasli et al., 2018; Usami et al., 2013). Ces odeurs entrent en jeu dans la communication entre plantes (Nagashima et al., 2019; Paré & Tumlinson, 1999). Elles interviennent dans la sélection des habitats et la navigation des animaux en quête de ressources, notamment des insectes. Dans un principe de co-évolution, l'émission d'odeurs par une plante peut mimer certaines phéromones d'insectes pollinisateurs (Bohman et al., 2017) ou être synchronisée avec leur réceptivité olfactive (Hoballah et al., 2005). A *contrario*, les molécules odorantes émises par les plantes s'inscrivent aussi pour elles dans un mécanisme de résistance aux pathogènes ou de défense contre les stress abiotiques ou biotiques.

Ces odeurs ont donc une vraie répercussion sur la composition des écosystèmes en influant sur les cortèges d'espèces dépendants des plantes (herbivores, granivores, nectarivores, parasites, phytophages), jouant à leur tour sur les cortèges de carnivores (Randlkofer et al., 2010) (Figure 1).

Ainsi, du fait qu'elle constitue la base des habitats naturels terrestres, la végétation joue un rôle structurant et "fondateur" dans la composition des paysage odorants en formant un *background* permanent d'odeurs (Renou et al., 2015). Notons que le sol constitue également une autre source majeure d'émission de composés volatils dans un écosystème terrestre, via l'activité des microorganismes (champignons, bactéries, etc.) recyclant la matière organique en décomposition, végétale comme animale (Iqbal et al., 2017).

Les associations végétales confèrent même des "signatures olfactives" aux habitats naturels (Deng et al., 2023), reconnaissables par les animaux et notamment l'entomofaune (Leppik & Frérot, 2014). A terme, la mesure des caractéristiques d'un paysage odorant pourrait être utilisée pour décrire l'état écologique d'un écosystème (Cornu et al., 2015).

Sur ce fond olfactif, les animaux émettent à leur tour des odeurs. Celles-ci peuvent émaner de leur peau, de leur système respiratoire, de leur urine, de leurs excréments. Ces émanations résultent d'un processus inconscient, elles sont issues du métabolisme (ex : transpiration, haleine, digestion) ou émises lors d'une étape précise du cycle de vie (ex : émission de phéromones). En parallèle, certains animaux manipulent également volontairement leurs odeurs ; le marquage est un exemple typique de comportement destiné à laisser sciemment ses empreintes olfactives dans le paysage (Benhamou, 1989; Leu et al., 2016). Ces marques odorantes sont justement utilisées en écologie comme moyen d'inventaire pour comprendre la réponse des espèces aux caractéristiques du paysage (Šálek et al., 2014; Sinclair et al., 2005), telle que l'utilisation de corridors (Šálek et al., 2009) ou de dépendances d'infrastructures (Krofel et al., 2017).

Toutes ces odeurs, quelle que soit leur origine (végétale, microbienne, fongique ou animale), sont émises à des moments, des rythmes, des intensités, des localités différentes dans un paysage, procurant une dynamique spatiotemporelle aux paysages odorants.

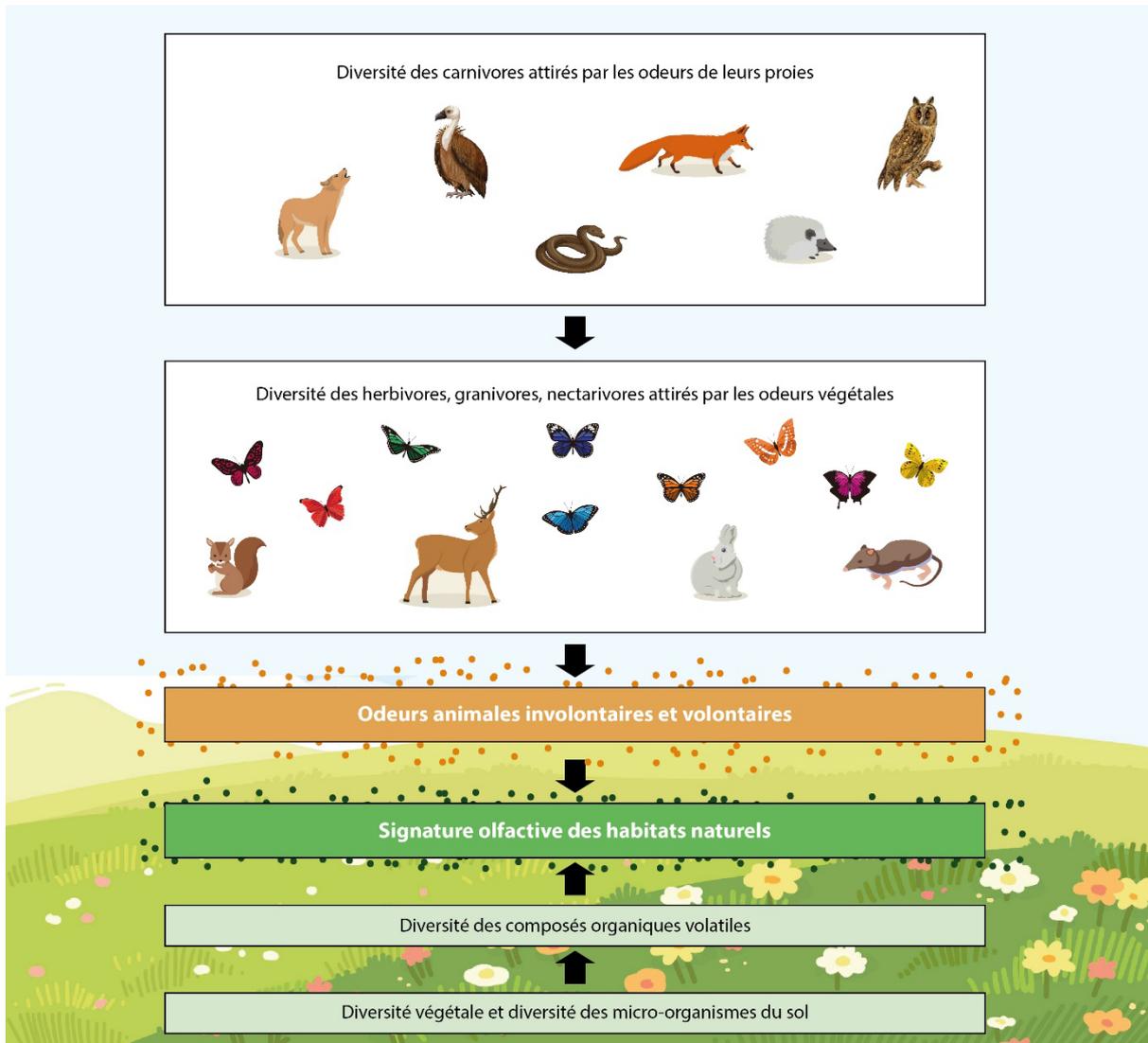


Figure 1 : Formation d'un paysage odorant

Crédit : Romain Sordello, inspiré de Randlkofer *et al.*, 2010 et Finnerty *et al.*, 2022

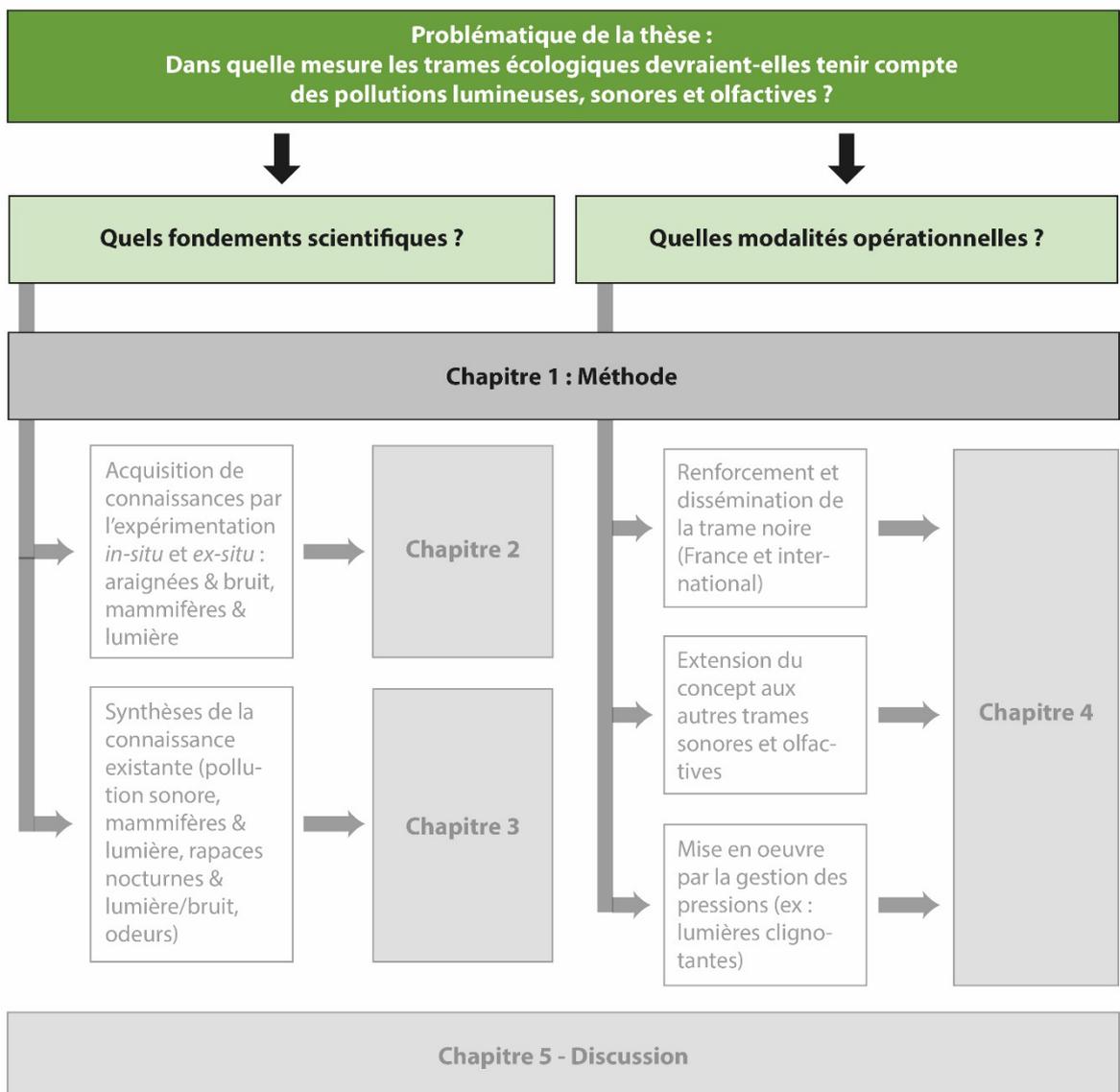
Références

- Atema, J. (1996). Eddy chemotaxis and odor landscapes: Exploration of nature with animal sensors. *The Biological Bulletin*, 191(1), 129–138. <https://doi.org/10.2307/1543074>
- Benhamou, S. (1989). An olfactory orientation model for mammals' movements in their home ranges. *Journal of Theoretical Biology*, 139(3), 379–388. [https://doi.org/10.1016/S0022-5193\(89\)80216-4](https://doi.org/10.1016/S0022-5193(89)80216-4)
- Bohman, B., Phillips, R. D., Flematti, G. R., Barrow, R. A., & Peakall, R. (2017). The Spider Orchid *Caladenia crebra* Produces Sulfurous Pheromone Mimics to Attract its Male Wasp Pollinator. *Angewandte Chemie International Edition*, 56(29), 8455–8458. <https://doi.org/10.1002/anie.201702864>
- Conchou, L., Lucas, P., Meslin, C., Proffit, M., Staudt, M., & Renou, M. (2019). Insect odorscapes: From plant volatiles to natural olfactory scenes. *Frontiers in Physiology*, 10, 972. <https://doi.org/10.3389/fphys.2019.00972>
- Cornu, A., Farruggia, A., Leppik, E., Pinier, C., Fournier, F., Genoud, D., & Frérot, B. (2015). Trapping the pasture odorscape using open-air solid-phase micro extraction, a tool to assess grassland value. *PLOS ONE*, 10(11), e0140600. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0140600>

- Deng, X., Buatois, B., Peng, Y.-Q., Yu, H., Cheng, Y., Ge, X., Proffit, M., & Kjellberg, F. (2023). Plants are the drivers of geographic variation of floral odours in brood site pollination mutualisms: A case study of *Ficus hirta*. *Acta Oecologica*, *121*, 103952. <https://doi.org/10.1016/j.actao.2023.103952>
- Ghadirasli, R., Wagenstaller, M., & Buettner, A. (2018). Identification of odorous compounds in oak wood using odor extract dilution analysis and two-dimensional gas chromatography-mass spectrometry/olfactometry. *Analytical and Bioanalytical Chemistry*, *410*(25), 6595–6607. <https://doi.org/10.1007/s00216-018-1264-7>
- Hoballah, M. E., Stuurman, J., Turlings, T. C. J., Guerin, P. M., Connétable, S., & Kuhlemeier, C. (2005). The composition and timing of flower odour emission by wild *Petunia axillaris* coincide with the antennal perception and nocturnal activity of the pollinator *Manduca sexta*. *Planta*, *222*(1), 141–150. <https://doi.org/10.1007/s00425-005-1506-8>
- Iqbal, M. A., Nizio, K. D., Ueland, M., & Forbes, S. L. (2017). Forensic decomposition odour profiling: A review of experimental designs and analytical techniques. *TrAC Trends in Analytical Chemistry*, *91*, 112–124. <https://doi.org/10.1016/j.trac.2017.04.009>
- Krofel, M., Hočevár, L., & Allen, M. L. (2017). Does human infrastructure shape scent marking in a solitary felid? *Mammalian Biology*, *87*, 36–39. <https://doi.org/10.1016/j.mambio.2017.05.003>
- Leppik, E., & Frérot, B. (2014). Maize field odorscape during the oviposition flight of the European corn borer. *Chemoecology*, *24*(6), 221–228. <https://doi.org/10.1007/s00049-014-0165-2>
- Leu, S. T., Jackson, G., Roddick, J. F., & Bull, C. M. (2016). Lizard movement tracks: Variation in path re-use behaviour is consistent with a scent-marking function. *PeerJ*, *4*, e1844. <https://doi.org/10.7717/peerj.1844>
- Nagashima, A., Higaki, T., Koeduka, T., Ishigami, K., Hosokawa, S., Watanabe, H., Matsui, K., Hasezawa, S., & Touhara, K. (2019). Transcriptional regulators involved in responses to volatile organic compounds in plants. *Journal of Biological Chemistry*, *294*(7), 2256–2266. <https://doi.org/10.1074/jbc.RA118.005843>
- Paré, P. W., & Tumlinson, J. H. (1999). Plant volatiles as a defense against insect herbivores. *Plant Physiology*, *121*(2), 325–332. <https://doi.org/10.1104/pp.121.2.325>
- Plotnick, R. E. (2007). Chemoreception, odor landscapes, and foraging in ancient marine landscapes. *Palaeontologia Electronica*, *10*(1).
- Randlkofer, B., Obermaier, E., Hilker, M., & Meiners, T. (2010). Vegetation complexity—The influence of plant species diversity and plant structures on plant chemical complexity and arthropods. *Basic and Applied Ecology*, *11*(5), 383–395. <https://doi.org/10.1016/j.baae.2010.03.003>
- Renou, M., Party, V., Rouyar, A., & Anton, S. (2015). Olfactory signal coding in an odor background. *Biosystems*, *136*, 35–45. <https://doi.org/10.1016/j.biosystems.2015.06.001>
- Šálek, M., Červinka, J., Pavlůvčík, P., Poláková, S., & Tkadlec, E. (2014). Forest-edge utilization by carnivores in relation to local and landscape habitat characteristics in central European farmland. *Mammalian Biology*, *79*(3), 176–182. <https://doi.org/10.1016/j.mambio.2013.08.009>
- Šálek, M., Kreisinger, J., Sedláček, F., & Albrecht, T. (2009). Corridor vs. Hayfield matrix use by mammalian predators in an agricultural landscape. *Agriculture, Ecosystems & Environment*, *134*(1), 8–13. <https://doi.org/10.1016/j.agee.2009.06.018>
- Sinclair, K. E., Hess, G. R., Moorman, C. E., & Mason, J. H. (2005). Mammalian nest predators respond to greenway width, landscape context and habitat structure. *Landscape and Urban Planning*, *71*(2), 277–293. <https://doi.org/10.1016/j.landurbplan.2004.04.001>
- Svensson, G. P., Strandh, M., & Löfstedt, C. (2014). Movements in the olfactory landscape. In L.-A. Hansson & S. Åkesson (Eds.), *Animal Movement Across Scales* (pp. 195–218). Oxford University Press. <https://doi.org/10.1093/acprof:oso/9780199677184.003.0011>
- Usami, A., Ono, T., Marumoto, S., & Miyazawa, M. (2013). Comparison of Volatile Compounds with Characteristic Odor in Flowers and Leaves of Nojigiku (*Chrysanthemum japonense*). *Journal of Oleo Science*, *62*(8), 631–636. <https://doi.org/10.5650/jos.62.631>

CHAPITRE 1

MÉTHODE



Ce chapitre présente les différentes méthodes mobilisées dans le cadre de cette thèse, selon le plan suivant :

- I. Production, synthèse et transfert de connaissances.
- II. Acquisition de connaissances nouvelles par l'approche expérimentale.
- III. Mise à l'échelle par les cartes et revues systématiques.
- IV. Transfert vers la sphère opérationnelle via l'ingénierie écologique.

Un résumé est disponible en fin de chapitre.

I. Production, synthèse et transfert de connaissances

L'effondrement que subit actuellement la biodiversité mobilise différentes sphères de la société, aussi bien des scientifiques que des acteurs publics ou socio-professionnels à qui il revient de prendre des mesures pour réduire leurs impacts (ex : aménageurs) ou mettre en œuvre des politiques publiques (ex : Ministères, collectivités). L'écologie, en tant que science qui étudie les interactions entre les êtres vivants et leur environnement, se retrouve ainsi au cœur de ces préoccupations et les écologues - en tant que spécialistes de l'écologie scientifique - sont sollicités. Cette pratique de l'écologie scientifique peut se décliner de différentes manières tout au long du processus qui va de l'acquisition de connaissances à leur implémentation dans la sphère opérationnelle.

Dans cette thèse nous allons nous intéresser à trois de ces étapes (Figure 1.F1) :

- la production de connaissances (recherche dite "primaire") : par la mise en place d'études que l'on qualifie de primaires (on parle aussi d'études *princeps*), la pratique de la recherche en écologie permet d'acquérir de nouvelles connaissances, par exemple sur l'impact de telle ou telle activité humaine ou l'efficacité de telle ou telle mesure de gestion. La recherche pose des questions, émet des hypothèses et met en place des études pour les confirmer ou les infirmer. Dans cette thèse nous allons recourir en particulier à l'expérimentation, *in-situ* et *ex-situ* pour mettre en évidence les effets de la lumière artificielle et du bruit anthropique sur certaines espèces animales (respectivement les mammifères terrestres et les araignées) (Chapitre 2).

- la synthèse des connaissances existantes (recherche dite "secondaire") : dans l'optique de passer à l'action il est nécessaire de prendre du recul car aucune action ne saurait être décidée sur la base d'une seule étude. Une mise à l'échelle est donc essentielle en synthétisant la connaissance existante afin d'observer les grandes tendances et de sortir du cas particulier. Ce travail de synthèse peut s'appuyer sur des jeux de données - par exemple en macro-écologie ou en écologie globale - ou de la bibliographie via la conduite de revues de littérature et notamment de cartes et revues systématiques (Haddaway et al., 2016; Lortie, 2014). Ce sont ces dernières que nous mobiliserons dans le cadre de cette thèse afin de prendre du recul sur l'effet des pressions sensorielles (Chapitre 3).

- le transfert vers la sphère opérationnelle : sur la base des connaissances acquises, des recommandations peuvent être formulées aux acteurs opérationnels pour les conseiller et les aider à prioriser leurs actions. C'est le travail d'expertise en écologie. Cette étape basée sur la proposition de concepts, de définitions, de méthodes, peut être qualifiée d'ingénierie écologique au sens de

"l'écologie de l'ingénieur" (Rey et al., 2014). Elle sera mobilisée dans cette thèse afin de proposer un élargissement des réseaux écologiques - et des politiques publiques associées - à la prise en compte des pressions sensorielles (Chapitre 4).

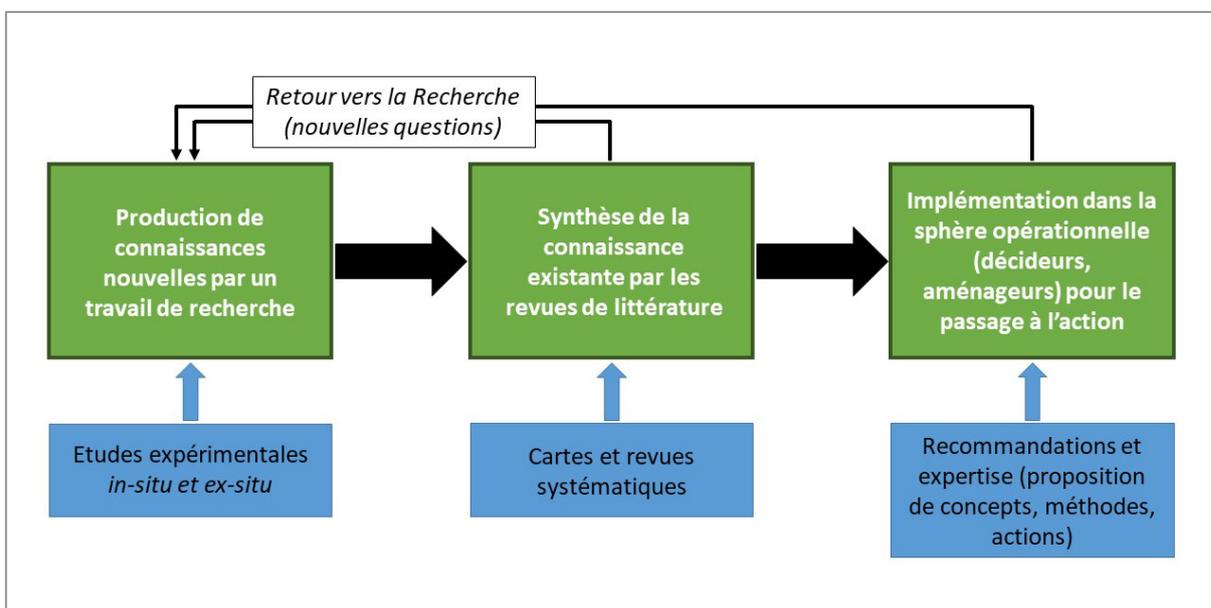


Figure 1.F1 : Schéma de synthèse reprenant les différentes méthodes utilisées dans le cadre de cette thèse (en bleu) et s'inscrivant dans les trois grandes étapes de la pratique de l'écologie scientifique (en vert) qu'implique le contexte actuel d'érosion de la biodiversité
Crédit : Romain Sordello

II. Acquisition de connaissances nouvelles par l'approche expérimentale

Au sein des études primaires nous pouvons distinguer plusieurs types d'études : les études observationnelles et les études expérimentales, ces dernières pouvant être menées *in-situ* ou *ex-situ* (Sordello, Bertheau, et al., 2019) (Figure 1.F2).

Les études observationnelles consistent à partir de la réalité des choses et à observer ce qui a lieu sur le terrain (par exemple quel est l'effet des éclairages publics installés ou de leur mode de gestion pratiqué par une collectivité). Les chercheurs n'interviennent pas sur la perturbation dont ils souhaitent mesurer l'effet. Néanmoins, le protocole est construit pour étudier un facteur en particulier et répondre à une question de recherche. Ces études ont donc l'avantage important de représenter clairement la réalité (authenticité de la perturbation, relations entre espèces, lien biotope/biocénose, etc.). En revanche, elles sont exposées à certains risques de biais (facteurs confondants) qui doivent être pris en compte. Par exemple, si l'on souhaite mesurer l'effet du bruit en ville, il va être difficile d'isoler l'effet strict du bruit de celui de la lumière artificielle ou de l'imperméabilisation du sol. Dans tous les cas, ces études mettent en évidence des corrélations plutôt que des liens de causalité (même si la corrélation peut se révéler statistiquement significative).

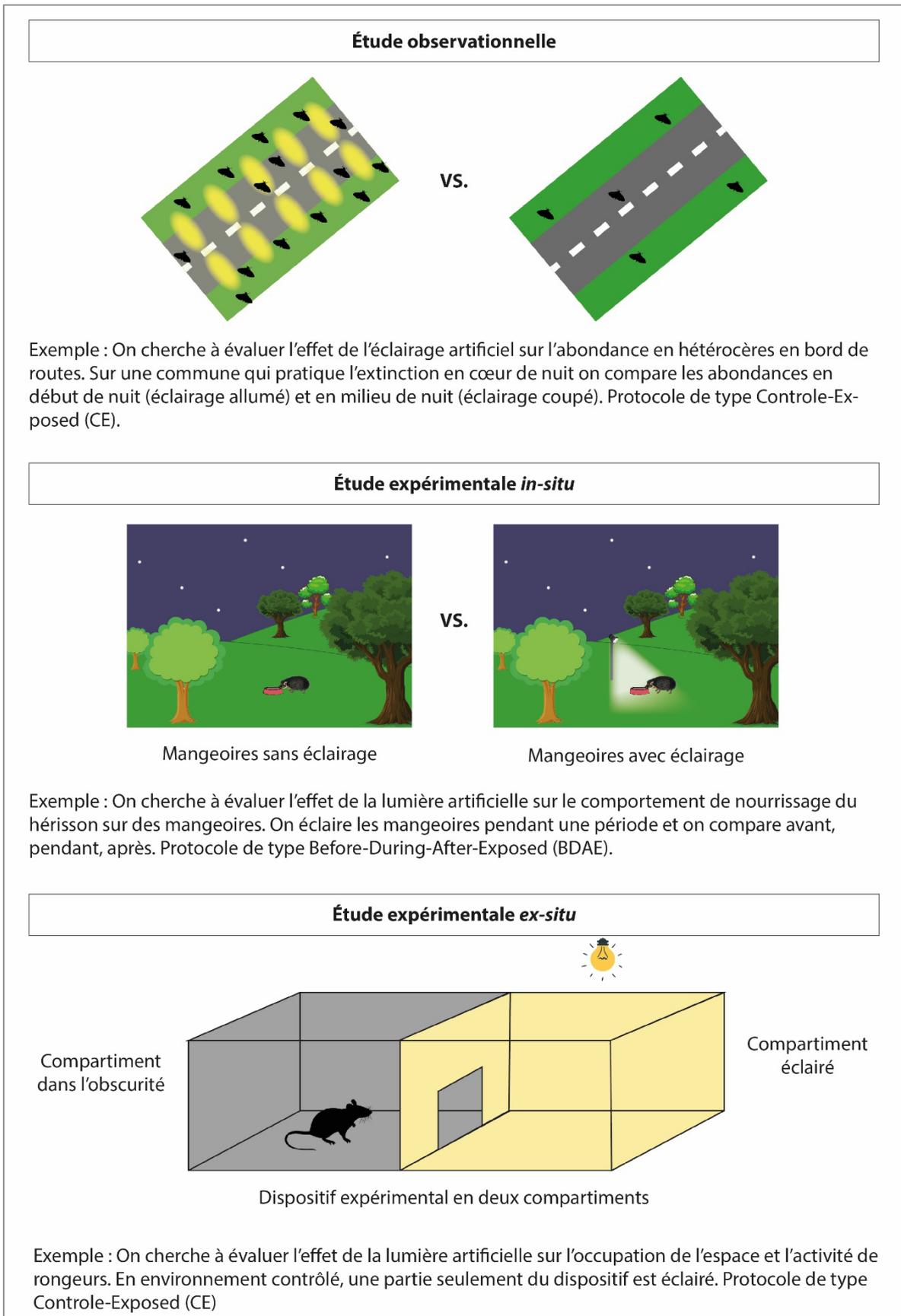


Figure 1.F2 : Différents types d'études "primaires", observationnelles ou expérimentales, *in-situ* ou *ex-situ*

Crédit : Romain Sordello d'après Sordello *et al.*, soumis

Dans les études expérimentales, les chercheurs manipulent eux-mêmes la variable d'intérêt (par exemple ils vont installer eux-mêmes des éclairages artificiels ou faire varier volontairement des éclairages existants). Cette maîtrise augmente donc les chances d'obtenir des résultats précisément liés à cette variable (causalité plus ou moins statistiquement significative). En contrepartie, l'étude expérimentale peut perdre dans sa faculté à représenter les processus naturels et donc être au final moins généralisable. Lorsque les études expérimentales ont lieu *ex-situ*, l'environnement peut alors être totalement contrôlé (aucun paramètre confondant), mais la représentativité du réel tend à devenir encore plus faible.

Au final, on peut ainsi constater deux gradients croisés, depuis les études observationnelles jusqu'aux études expérimentales *ex-situ*, entre le degré de contrôle et le degré de fidélité au réel (Figure 1.F3). Il en résulte une palette d'études plus ou moins démonstratives dont le lien mis en évidence entre pression et résultats va de la corrélation à la causalité.

En écologie, discipline basée sur les relations organismes/milieu, les études sont logiquement le plus souvent *in-situ* et plutôt observationnelles. Aussi, le choix de telle ou telle approche dépend beaucoup de la question posée. Par exemple, une étude sur l'effet de couper l'éclairage public en cœur de nuit sera forcément *in-situ* et sera plus probablement observationnelle (sauf à collaborer avec des communes qui accepteraient de modifier leurs pratiques pour le déroulé de l'expérience). A l'inverse, des études plus orientées vers la biologie, comme étudier l'effet du bruit d'une route sur le système auditif d'une chouette ou sur le taux de telle hormone dans son sang, se dérouleront le plus souvent *ex-situ*. Également, l'approche manipulative n'est pas toujours envisageable pour diverses raisons (pragmatiques, éthiques, etc.).

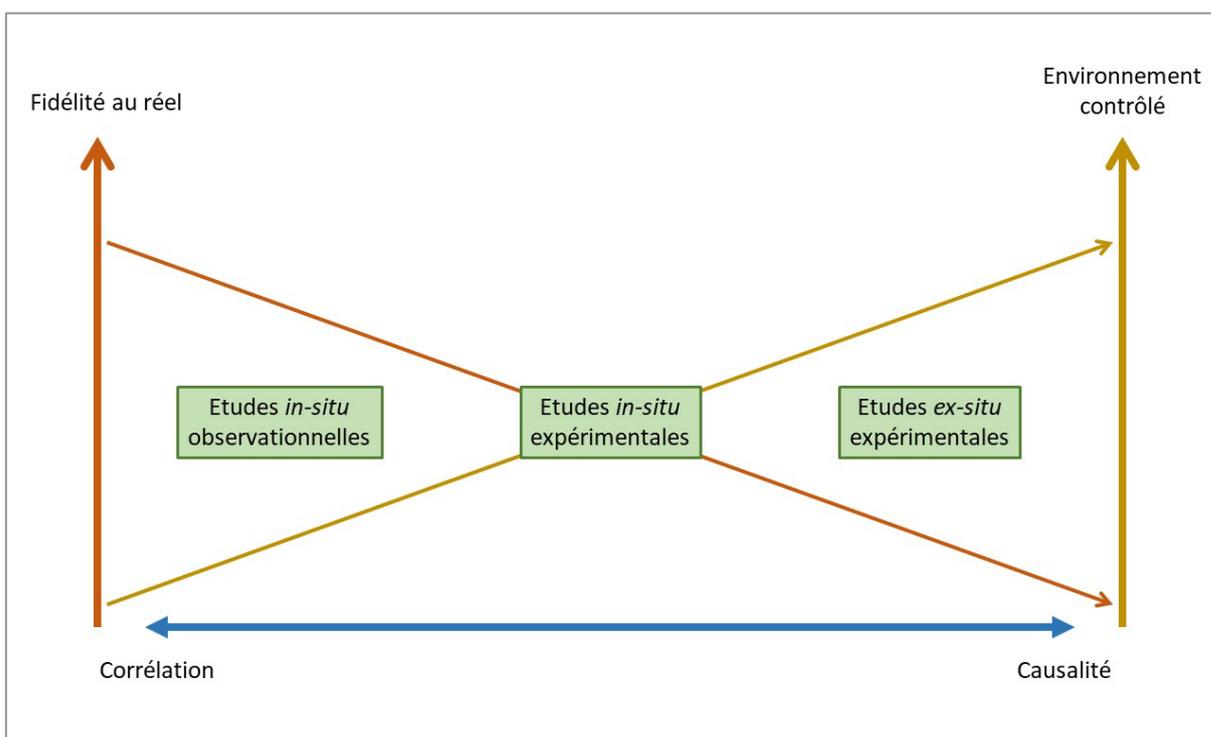


Figure 1.F3 : Différents types d'études primaires en écologie et gradients associés

Crédit : Romain Sordello

Chapitre 1

Qu'il s'agisse d'études observationnelles ou expérimentales, les études scientifiques suivent un déroulé "type" depuis la formulation de la question jusqu'à l'interprétation des résultats. La définition du protocole est particulièrement importante dans le cadre d'une expérience mais également nécessaire pour une étude observationnelle ; en particulier certains critères sont déterminants pour garantir ensuite la fiabilité et la robustesse des résultats, tels que la méthode d'échantillonnage, la qualité des contrôles ou la réplication (Christie et al., 2019, 2020) (Figure 1.F4).

On peut considérer plusieurs grands types de protocoles, en fonction de la comparaison effectuée entre contrôle et traitement (Figure 1.F5) :

- si la comparaison est spatiale, on parlera de *Control-Exposure/Intervention* (CE/CI).
- si la comparaison est temporelle, on parlera de *Before-After-Exposure/Intervention* (BAE/BAI). Une phase *During* est également possible selon la perturbation étudiée.
- si la comparaison est à la fois spatiale et temporelle, on parlera de *Before-After-Control-Exposure/Intervention* (BACE/BACI).

Dans cette thèse nous avons monté deux types de protocoles expérimentaux présentés dans le chapitre 2 :

- un protocole *ex-situ* de type *Control-Exposure* afin de tester l'effet de bruits anthropiques sur l'occupation de l'espace d'araignées (effet réservoir des réseaux écologiques).
- un protocole *in-situ* de type *Before-During-After-Exposure* afin d'évaluer l'effet de la lumière artificielle sur l'utilisation de passages à faune (effet corridor des réseaux écologiques).

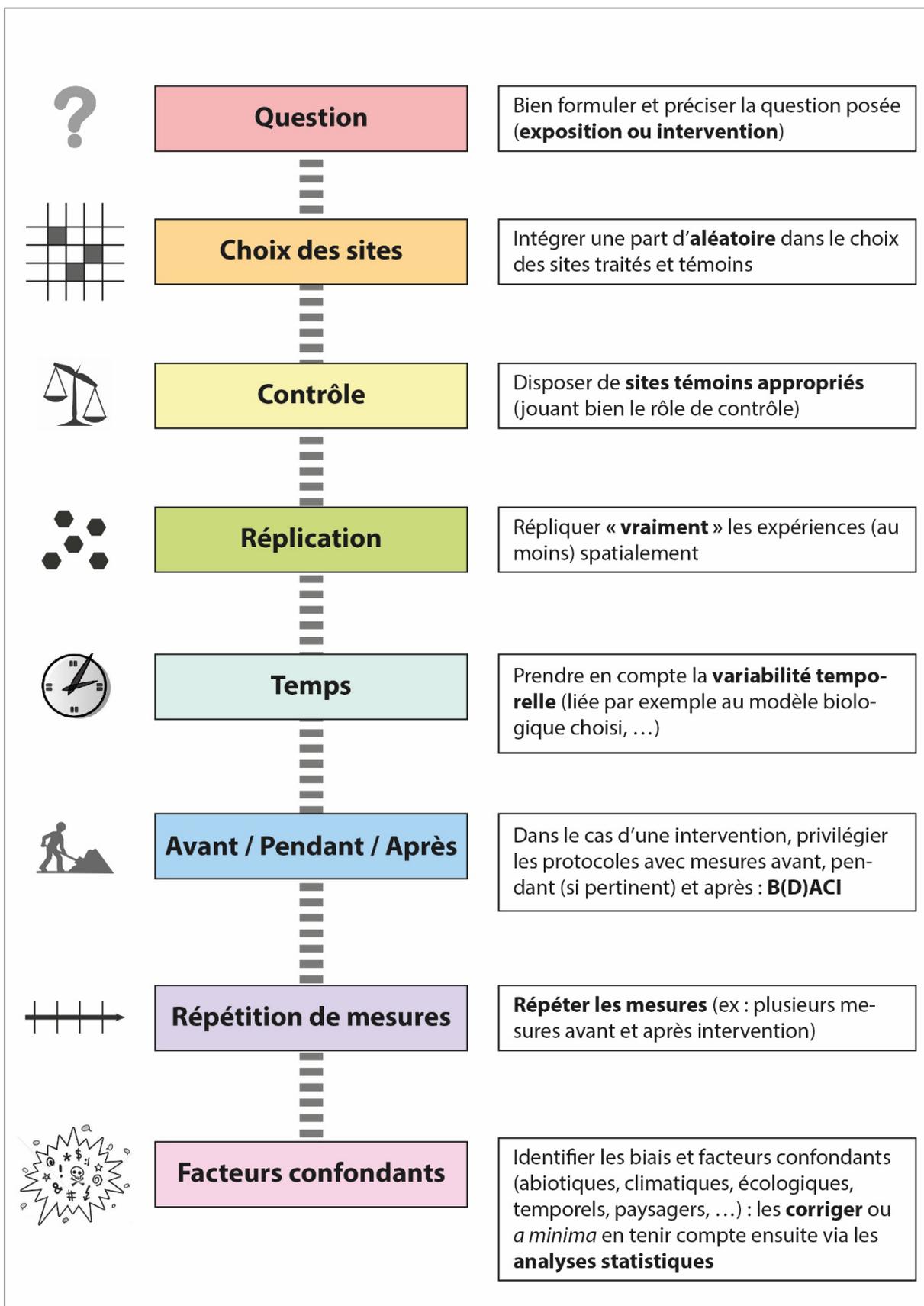


Figure 1.F4 : Paramètres particulièrement importants à cadrer dans un protocole

Crédit : D'après Sordello *et al.*, 2019b

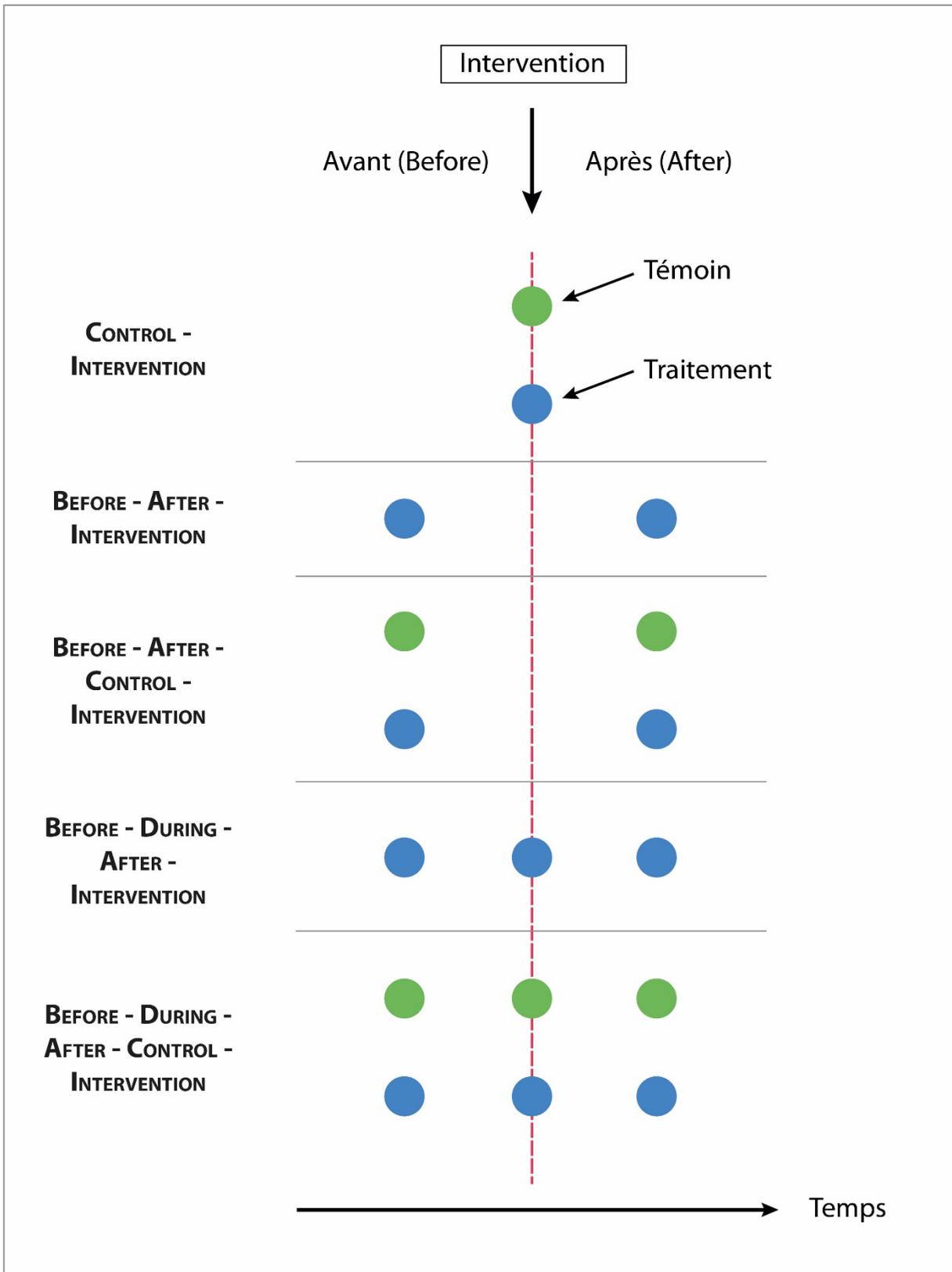


Figure 1.F5 : Grands types de protocoles en fonction des comparateurs considérés
Crédit : D'après Sordello *et al.*, 2019b

III. Mise à l'échelle par les cartes et revues systématiques

Deux grandes approches peuvent être mobilisées pour prendre du recul sur les résultats produits par les études primaires, dépasser les cas particuliers et voir si des tendances globales se dessinent :

- la manipulation de jeux de données à grande échelle (nationale voire mondiale), dans le but de rechercher des corrélations fortes pouvant révéler des *patterns* et derrière eux des "processus" (Keith et al., 2012). Par exemple, en croisant à l'échelle nationale la répartition de certaines espèces et des données de pressions, on pourra espérer hiérarchiser ces pressions (Azam et al., 2016) et ainsi identifier les principales menaces à résorber. Dans cette thèse nous n'aborderons pas davantage ce champ disciplinaire qui relève de la macroécologie.

- les revues de littérature qui consistent à synthétiser la bibliographie. Les données d'entrée sont ici des publications (articles de revues, thèse, rapports, etc.) dont les données de résultats peuvent être extraites dans un second temps selon la finalité de la revue de littérature (méta-analyse par exemple). Il existe alors différentes méthodes pour collecter ces publications, les sélectionner et les analyser (Dicks, 2017; A. Pullin, 2016). Parmi ces méthodes figurent les revues systématiques, que nous utiliserons dans cette thèse.

Les revues systématiques permettent à la fois de comprendre un phénomène et de rechercher des leviers d'actions (Navarro, 2020). Elles s'inscrivent dans un panel de méthodes d'expertise en écologie qui comprend également les méta-analyses, les expertises collectives ou encore la modélisation (Figure 1.F6). Elles sont ainsi utilisées pour éclairer la prise de décision des pouvoirs publics, aménageurs ou encore gestionnaires d'espaces naturels (Bilotta et al., 2014; Walsh et al., 2015). En outre, la transparence du processus de revue constitue un gage de crédibilité permettant d'éviter les critiques et l'affrontement potentiel entre acteurs aux intérêts divergents (Haddaway et al., 2015).

Une synthèse bibliographique peut être sujette à différents écueils, comme le manque d'exhaustivité ou d'objectivité dans la sélection des publications ou dans l'extraction des données, qui fragilisent alors ses conclusions. Ces écueils peuvent résulter de biais très divers, conscients comme inconscients, dans la manière de conduire la synthèse, tels que : des abonnements limités à certaines revues, la sélection prioritaire d'articles dans les revues les plus cotées, des biais cognitifs amenant involontairement à choisir des articles allant dans le sens de son hypothèse initiale, etc.

Les revues systématiques cherchent ainsi à limiter ces biais en suivant un processus standardisé, rigoureux et transparent qui tend à garantir complétude et neutralité (A. S. Pullin et al., 2022). Dans le domaine environnemental, cette méthode est proposée par la **Collaboration for Environmental Evidence**¹ (CEE), basée au Pays-de-Galles. Elle reprend ce qui a déjà été développé dans les années 1970 dans le secteur médical sous l'impulsion du Dr Archie Cochrane². La CEE met ainsi à disposition des directives pour la conduite de cartes et revues systématiques en environnement (Collaboration

¹ <http://www.environmentalevidence.org/>

² <http://www.cochranelibrary.com/about/about-cochrane-systematic-reviews.html>

for Environmental Evidence, 2022). En France, la Fondation pour la Recherche sur la Biodiversité (FRB)³ promeut les cartes/revues systématiques parmi les outils de l'expertise et est, depuis 2015, la représentante française officielle de la CEE. La première revue systématique en écologie menée par une équipe française a été pilotée par PatriNat (Villemey et al., 2018) où, depuis désormais une dizaine d'années, une cellule est entièrement consacrée à la conduite de ce type de synthèses. A ce jour 6 protocoles, 7 revues et 5 cartes ont été publiés en réponse à des acteurs publics ou privés et dans des cadres divers (saisine, auto-saisine, appel à projet, programme LIFE, partenariat).

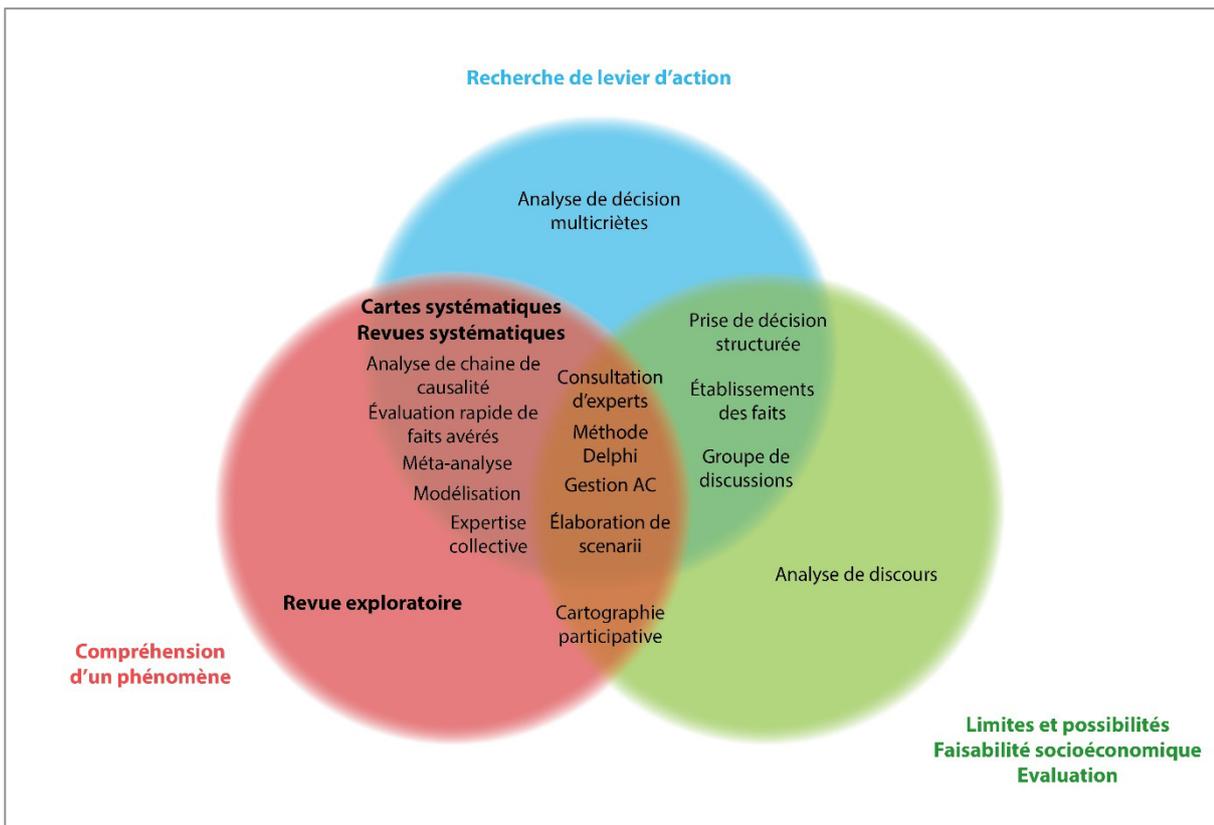


Figure 1.F6 : Méthodes d'expertise en fonction du type de questions auxquelles elles répondent
Crédit : Romain Sordello d'après Navarro, 2020

Pour mener une revue systématique, plusieurs étapes sont à dérouler selon un protocole précis englobant la récupération, le tri et l'analyse de la littérature jusqu'à la rédaction de la synthèse, qui peut être qualitative et/ou quantitative (incluant une méta-analyse). Une revue systématique comprend aussi généralement une évaluation des protocoles expérimentaux des études primaires alimentant la synthèse, étape que l'on ne retrouve pas ou très peu dans d'autres méthodes de revues de littérature. Par cette étape, on cherche à identifier les études réellement démonstratives et comportant le moins de biais (notion de *strong evidence*) (Bilotta et al., 2015). Ceci est particulièrement important, comme nous l'avons vu précédemment, dans des domaines comme l'écologie où les études sont souvent observationnelles et où, lorsqu'il s'agit d'expériences, les conditions *in-situ* difficilement maîtrisables et reproductibles favorisent les biais (Cooke et al., 2017).

³ <http://www.fondationbiodiversite.fr/fr/societe/avec-la-societe/appui-a-la-decision/syntheses-de-connaissances/revues-systematiques.html>

Les cartes systématiques englobent toutes les premières étapes d'une revue systématique mais s'arrêtent à la constitution du catalogue des publications (James et al., 2016). La carte systématique permet ainsi d'offrir un paysage de la connaissance, d'identifier aussi bien les agrégats (*knowledge clusters*) que les manques (*knowledge gaps*), généralement comme une première étape avant la réalisation d'une ou plusieurs revues systématiques sur les *clusters* identifiés (O'Leary et al., 2017).

Dans le cadre d'une carte ou d'une revue systématique, il est possible de s'intéresser à deux types de phénomènes dont les différences sont parfois ténues (Livoreil et al., 2017) :

- une exposition : il peut s'agir d'une perturbation, d'une pollution, d'une infrastructure, d'une activité humaine à laquelle une population est exposée (ex : quel est l'effet d'exposer des rapaces nocturnes à la lumière artificielle nocturne ?).
- une intervention : il peut s'agir d'une action, d'une construction, d'une politique, d'une mesure de gestion que l'on va effectuer sur la population étudiée (ex : quel est l'effet sur les rapaces nocturnes de changer des lampes à vapeur de Sodium en LED ?).

Une étude cherche généralement à évaluer l'effet de telle exposition ou intervention (E ou I), sur telle population (P), en mesurant telle variable (*Outcome*, O) à travers tels types de comparaisons témoin/traitement (spatiale, temporelle, gradients) (C). Une grille de lecture reprenant ces items a ainsi été créée, appelée PECO (ou PICO dans le cas d'une intervention), afin de préciser les études que l'on recherche dans la revue ou la carte systématique (Sordello et al., 2017) (voir Tableau 1.T1). Cette grille guidera la recherche de littérature, la définition des critères de tri ou encore l'analyse critique.

Tableau 1.T1 : Grille de lecture PECO/PICO

Lettre	Item	Intervention	Exposition
P	Population	Échantillon sur lequel on pratique l'intervention	Échantillon sur lequel on mesure un effet de l'exposition
I/E	Intervention/Exposition	Intervention pratiquée sur la population	Ce à quoi la population est exposée
C	Comparateur	Avec quoi compare-t-on l'effet de l'intervention (témoin de contrôle) ?	Avec quoi compare-t-on l'effet de l'exposition (témoin de contrôle) ?
O	Variable mesurée (<i>outcome</i> en anglais)	Ce que l'on mesure et ce à quoi on s'attend suite à l'intervention	Ce que l'on mesure et ce à quoi on s'attend suite à l'exposition

Dans cette thèse nous avons utilisé différents outils de synthèses bibliographiques pour répondre à diverses questions au sein du chapitre 3 :

- la carte systématique pour dresser un panorama le plus exhaustif possible de la littérature existante sur les effets du bruit sur la faune et les écosystèmes.
- la revue systématique pour :
 - analyser une partie des études incluses dans la carte systématique évoquée ci-dessus.
 - recenser et analyser la littérature concernant les effets de la lumière artificielle sur les mammifères terrestres.
 - recenser et analyser la littérature concernant les effets de la lumière artificielle et du bruit anthropique sur les rapaces nocturnes.
- dans un des cas, une revue de littérature simplifiée pour faire un état des lieux des effets des odeurs anthropiques sur la biodiversité comme première approche sur ce champ relativement inexploré.

IV. Transfert vers la sphère opérationnelle via l'ingénierie écologique

Dans la troisième partie de cette thèse, nous mobiliserons les connaissances acquises précédemment, du savoir empirique, des consultations d'acteurs ou encore du dire d'expert pour proposer de nouveaux concepts, définitions et méthodes concernant la prise en compte des pressions sensorielles dans les trames écologiques.

Avec l'émergence des préoccupations environnementales dans la société, les acteurs socio-professionnels et les acteurs publics sont confrontés à la nécessité d'agir et donc de prendre des décisions. Or, certaines études montrent que les mesures prises par ces acteurs ne reposent pas toujours sur des matériaux scientifiques, pour diverses raisons (manque de temps, de moyens ou de connaissances, barrière de la langue, etc.) (A. S. Pullin et al., 2004). A titre d'exemple, une étude menée en Australie sur plus de 1000 aires protégées montre que 60 % des décisions de gestion sont basées sur l'expérience personnelle (*experience-based information*), 30 % sur des supports "intermédiaires" (plans d'action, guides techniques, ...) et seulement 10 % reposent sur des études scientifiques démonstratives (*evidence-based information*) (Cook et al., 2010). Ce constat, probablement applicable en France, soulève un véritable enjeu d'efficacité et d'usage efficient des budgets (notamment publics). En effet, appliquer des mesures de conservation de la biodiversité qui ne reposent sur aucune preuve scientifique peut se révéler, au mieux, sans effet et, au pire, contre-productif.

Depuis une quinzaine d'années environ le métier d'ingénieur écologue est apparu et s'est développé, pour répondre à cette demande croissante d'expertise scientifique et technique formulée par la sphère opérationnelle. Ce métier peut recouvrir des réalités très différentes, allant de l'expertise naturaliste de terrain à l'assistance à la maîtrise d'ouvrage en passant par le génie écologique. Dans tous les cas, il s'agit d'un travail de "passeur", consistant à transférer des savoirs

empiriques, théoriques, scientifiques aux acteurs non écologues dépositaires d'un pouvoir de gestion ou de décision (Gosselin et al., 2018). Ce travail repose sur une démarche scientifique sans relever pour autant de la recherche et il s'inscrit dans le champ de l'application (Figure 1.F7). Il se traduit par la production d'avis, de rapports, de conseils, de conférences, de formations. Il alimente directement les instances, entreprises, collectivités, Ministères et pouvoirs publics. Il peut être qualifié d'ingénierie écologique au sens de "l'écologie de l'ingénieur", dans la mesure où il mobilise les concepts et notions de l'écologie scientifique avec le prisme de l'ingénieur dont le but est de résoudre des problèmes sous contraintes (Rey et al., 2015). Pour ce faire, l'ingénieur met en place une démarche de projet avec les différentes étapes de diagnostic, conception, mise en œuvre et suivi (Blouin, 2014). En particulier, une branche de l'ingénierie écologique (*eco-design*) se concentre sur la spatialisation des écosystèmes et des pressions qui pèsent sur eux en lien avec l'écologie du paysage (Berryman et al., 1992). Cette branche cherche ainsi à proposer des solutions d'aménagement du territoire en intégrant les continuités écologiques. Le génie écologique se place quant à lui en bout de chaîne, comme discipline de mise en œuvre des prescriptions, mobilisant ainsi des savoir-faire techniques basés sur les processus naturels (recréation de mare, plantation de haies, restauration de berges, effacement d'obstacles sur les cours d'eau, renaturation de cours d'écoles, etc.).

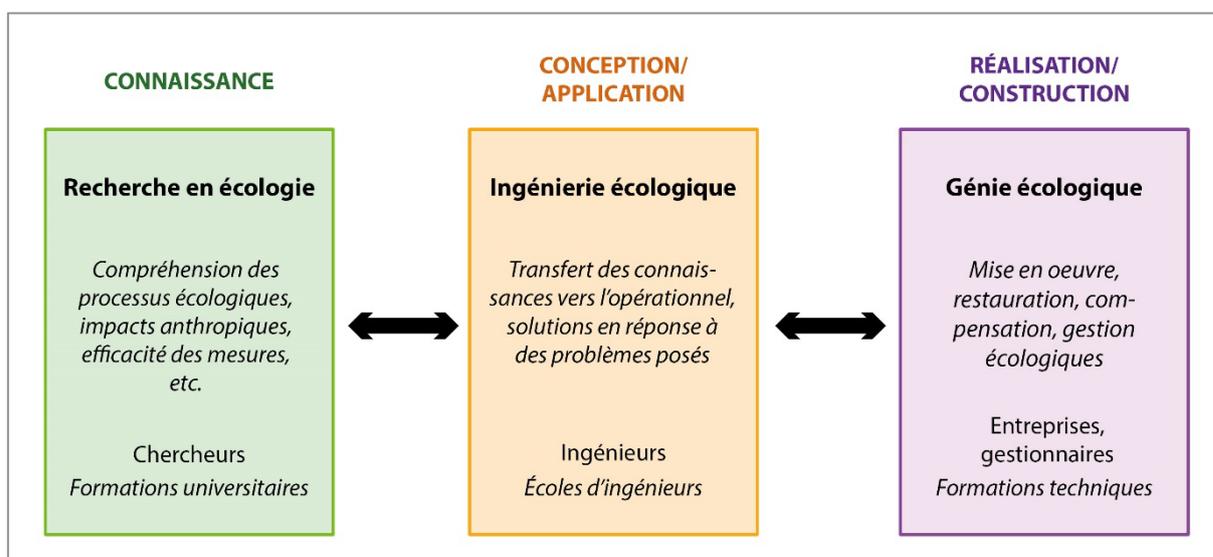


Figure 1.7 : Mobilisation de l'écologie dans différentes sphères
Crédit : Romain Sordello d'après Rey et al., 2014 (modifié)

Dans ce contexte, le paysage institutionnel lié à l'expertise en écologie a fortement évolué ces dix dernières années en France. Une partie importante d'agents publics effectuant ce type de missions, appartenant initialement à divers établissements, ont été regroupés dans l'Agence Française pour la Biodiversité (AFB) en 2017 puis dans l'Office Français de la Biodiversité (OFB) en 2020. L'OFB pilote notamment divers centres de ressources, dont le centre de ressources Trame verte et bleue⁴ depuis le Grenelle de l'environnement en 2007. Ce dernier peut être décrit comme une structure collaborative pour et par les acteurs de terrain, associant le Ministère de l'écologie et divers organismes publics tels que PatriNat, l'Inrae ou le Cerema. L'objectif est de proposer des méthodes

⁴ <http://www.trameverteetbleue.fr/>

Chapitre 1

et des outils, de relayer des retours d'expériences et d'accompagner l'action des collectivités (communes, intercommunalités, parcs naturels régionaux, conseils régionaux, etc.), des aménageurs ou encore des gestionnaires d'espaces naturels sur les trames écologiques (Sordello, Amsallem, et al., 2019; Sordello et al., 2011, 2012, 2014).

Le chapitre 4 proposera un élargissement des politiques de trames écologiques à la prise en compte des pressions sensorielles et s'appuiera pour cela sur une démarche d'ingénierie écologique visant à transférer les connaissances scientifiques vers le domaine appliqué (apports méthodologiques, dissémination des concepts, renforcement de la réglementation et du cadre institutionnel, etc.). Ce chapitre sera ainsi basé sur des productions techniques et scientifiques à destination des praticiens (dont certaines de ces productions ont alimenté le centre de ressources TVB), des propositions réglementaires à destination des Ministères et institutions ou encore des communications orales.

Résumé du chapitre 1

Ce chapitre expose les méthodes qui seront mobilisées dans le cadre de cette thèse et les remet en perspective par rapport aux différentes manières de pratiquer l'écologie scientifique. Dans le contexte actuel d'effondrement de la biodiversité, l'écologie scientifique irrigue tout un processus allant de l'acquisition de connaissances au transfert de celles-ci vers les acteurs opérationnels et les décideurs. Dans cette thèse nous aborderons trois étapes de ce processus :

- 1- La production de connaissances nouvelles (recherche dite "primaire") par le recours à l'expérimentation. Dans le chapitre 2 nous chercherons à évaluer l'effet du bruit sur les araignées à l'aide d'un protocole *ex-situ* et à mettre en évidence l'effet de la lumière artificielle sur les mammifères terrestres par une expérience *in-situ*.
- 2- La conduite de revues de littérature comme manière de prendre du recul sur la connaissance existante (recherche dite "secondaire"). Dans le chapitre 3 nous mobiliserons les cartes et revues systématiques pour expliciter, collecter et exploiter les connaissances produites par la recherche sur les impacts des pressions sensorielles.
- 3- L'ingénierie écologique basée sur la formulation de recommandations, de concepts et de méthodes visant à favoriser le passage à l'action des décideurs et acteurs socio-professionnels. Dans le chapitre 4 nous proposerons un élargissement des réseaux écologiques - et des politiques de trames associées - à la prise en compte des pressions sensorielles.

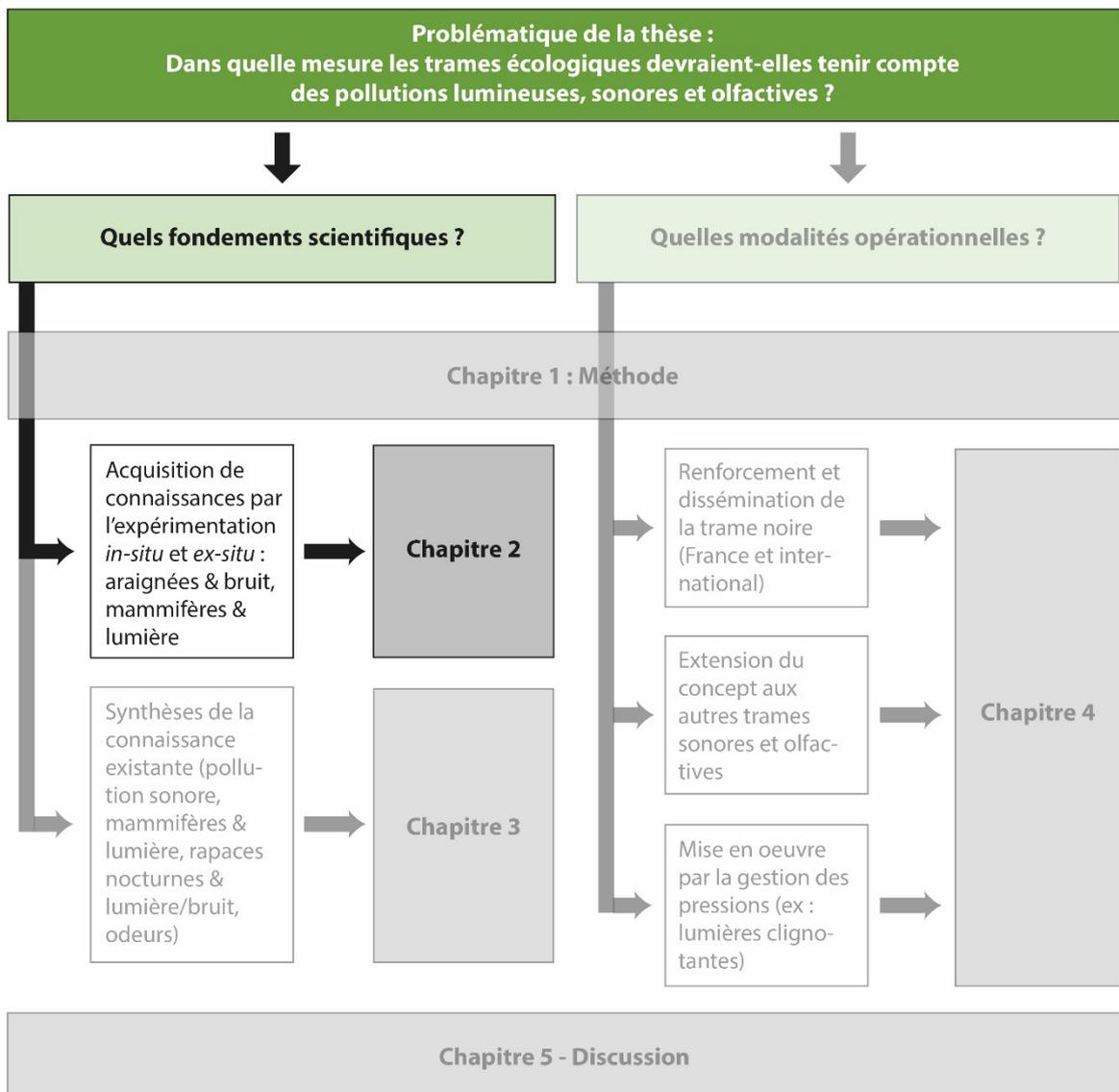
Références citées

- Azam, C., Le Viol, I., Julien, J.-F., Bas, Y., & Kerbiriou, C. (2016). Disentangling the relative effect of light pollution, impervious surfaces and intensive agriculture on bat activity with a national-scale monitoring program. *Landscape Ecology*, 31(10), 2471–2483. <https://doi.org/10/f9bcpj>
- Berryman, A. A., Valenti, M. A., Harris, M. J., & Fulton, D. C. (1992). Ecological engineering—An idea whose time has come? *Trends in Ecology & Evolution*, 7(8), 268–270. [https://doi.org/10.1016/0169-5347\(92\)90173-9](https://doi.org/10.1016/0169-5347(92)90173-9)
- Bilotta, G. S., Milner, A. M., & Boyd, I. (2014). On the use of systematic reviews to inform environmental policies. *Environmental Science & Policy*, 42, 67–77. <https://doi.org/10.1016/j.envsci.2014.05.010>
- Bilotta, G. S., Milner, A. M., & Boyd, I. L. (2015). How to increase the potential policy impact of environmental science research. *Environmental Sciences Europe*, 27(1), 9. <https://doi.org/10.1186/s12302-015-0041-x>
- Blouin, M. (2014). Chapitre 2: Définir l'ingénierie écologique: Quels enjeux ? In *In: Ingénierie écologique: Action par et/ou pour le vivant?* Rey, F., Gosselin, F. et Doré, A. (coord.) (Quae, pp. 15–28).
- Christie, A. P., Abecasis, D., Adjeroud, M., Alonso, J. C., Amano, T., Anton, A., Baldigo, B. P., Barrientos, R., Bicknell, J. E., Buhl, D. A., Cebrian, J., Ceia, R. S., Cibils-Martina, L., Clarke, S., Claudet, J., Craig, M. D., Davoult, D., De Backer, A., Donovan, M. K., ... Sutherland, W. J. (2020). Quantifying and addressing the prevalence and bias of study designs in the environmental and social sciences. *Nature Communications*, 11(1), 6377. <https://doi.org/10.1038/s41467-020-20142-y>
- Christie, A. P., Amano, T., Martin, P. A., Shackelford, G. E., Simmons, B. I., & Sutherland, W. J. (2019). Simple study designs in ecology produce inaccurate estimates of biodiversity responses. *Journal of Applied Ecology*, 56(12), 2742–2754. <https://doi.org/10.1111/1365-2664.13499>
- Collaboration for Environmental Evidence. (2022). *Guidelines and Standards for Evidence synthesis in Environmental Management* (Version 5.1). AS Pullin, GK Frampton, B Livoreil & G Petrokofsky. <https://environmentalevidence.org/information-for-authors/>
- Cook, C. N., Hockings, M., & Carter, R. (Bill). (2010). Conservation in the dark? The information used to support management decisions. *Frontiers in Ecology and the Environment*, 8(4), 181–186. <https://doi.org/10.1890/090020>
- Cooke, S. J., Birnie-Gauvin, K., Lennox, R. J., Taylor, J. J., Rytwinski, T., Rummer, J. L., Franklin, C. E., Bennett, J. R., & Haddaway, N. R. (2017). How experimental biology and ecology can support evidence-based decision-making in conservation: Avoiding pitfalls and enabling application. *Conservation Physiology*, 5(1). <https://doi.org/10.1093/conphys/cox043>
- Dicks, L. V. (2017). *Knowledge synthesis for environmental decisions: An evaluation of existing methods, and guidance for their selection, use and development – a report from the EKLIPSE project* (p. 81).
- Gosselin, F., Cordonnier, T., Bilger, I., Jappiot, M., Chauvin, C., & Gosselin, M. (2018). Ecological research and environmental management: We need different interfaces based on different knowledge types. *Journal of Environmental Management*, 218, 388–401. <https://doi.org/10.1016/j.jenvman.2018.04.025>
- Haddaway, N. R., Bernes, C., Jonsson, B.-G., & Hedlund, K. (2016). The benefits of systematic mapping to evidence-based environmental management. *Ambio*, 45(5), 613–620. <https://doi.org/10.1007/s13280-016-0773-x>
- Haddaway, N. R., Woodcock, P., Macura, B., & Collins, A. (2015). Making literature reviews more reliable through application of lessons from systematic reviews. *Conservation Biology*, 29(6), 1596–1605. <https://doi.org/10.1111/cobi.12541>
- James, K. L., Randall, N. P., & Haddaway, N. R. (2016). A methodology for systematic mapping in environmental sciences. *Environmental Evidence*, 5(1), Article 1. <https://doi.org/10.1186/s13750-016-0059-6>
- Keith, S. A., Webb, T. J., Böhning-Gaese, K., Connolly, S. R., Dulvy, N. K., Eigenbrod, F., Jones, K. E., Price, T., Redding, D. W., Owens, I. P. F., & Isaac, N. J. B. (2012). What is macroecology? *Biology Letters*, 8(6), 904–906. <https://doi.org/10.1098/rsbl.2012.0672>
- Livoreil, B., Glanville, J., Haddaway, N. R., Bayliss, H., Bethel, A., De Lachapelle, F. F., Robalino, S., Savilaakso, S., Zhou, W., Petrokofsky, G., & Frampton, G. (2017). Systematic searching for

- environmental evidence using multiple tools and sources. *Environmental Evidence*, 6(1), 23. <https://doi.org/10.1186/s13750-017-0099-6>
- Lortie, C. J. (2014). Formalized synthesis opportunities for ecology: Systematic reviews and meta-analyses. *Oikos*, 123(8), 897–902. <https://doi.org/10.1111/j.1600-0706.2013.00970.x>
- Navarro, C. (2020). *Méthodes d'expertise: Comment les utiliser ?* (p. 104). FRB.
- O'Leary, B. C., Woodcock, P., Kaiser, M. J., & Pullin, A. S. (2017). Evidence maps and evidence gaps: Evidence review mapping as a method for collating and appraising evidence reviews to inform research and policy. *Environmental Evidence*, 6(1), 19. <https://doi.org/10.1186/s13750-017-0096-9>
- Pullin, A. (2016). Selecting appropriate methods of knowledge synthesis to inform biodiversity policy. *Biodivers Conserv*, 16. <https://doi.org/10.1007/s10531-016-1131-9>
- Pullin, A. S., Cheng, S. H., Jackson, J. D., Eales, J., Envall, I., Fada, S. J., Frampton, G. K., Harper, M., Kadykalo, A. N., Kohl, C., Konno, K., Livoreil, B., Ouédraogo, D.-Y., O'Leary, B. C., Pullin, G., Randall, N., Rees, R., Smith, A., Sordello, R., ... Woodcock, P. (2022). Standards of conduct and reporting in evidence syntheses that could inform environmental policy and management decisions. *Environmental Evidence*, 11(1), 16. <https://doi.org/10.1186/s13750-022-00269-9>
- Pullin, A. S., Knight, T. M., Stone, D. A., & Charman, K. (2004). Do conservation managers use scientific evidence to support their decision-making? *Biological Conservation*, 119(2), 245–252. <https://doi.org/10.1016/j.biocon.2003.11.007>
- Rey, F., Dutoit, T., Cote, F., & Lescourret, F. (2015). L'ingénierie écologique au service de l'aménagement du territoire—Avant-propos. *Sciences Eaux & Territoires*, 16, 2–3. <https://doi.org/10.14758/SET-REVUE.2015.16.01>
- Rey, F., Gosselin, F., & Doré, A. (2014). *Ingenierie écologique: Action par et/ou pour le vivant ?* (1er édition). Quae.
- Sordello, R., Amsallem, J., Bas, Y., Billon, L., Borner, L., Comolet-Tirman, J., Daloz, A., Dugué, A.-L., Guinard, E., Julien, J.-F., Lacoëuilhe, A., Lombard, A., Marmet, J., Marx, G., Ménard, C., Paquier, F., Reyjol, Y., Schweigert, N., Siblet, J.-P., ... Vignon, V. (2019). *Trame verte et bleue et espèces volantes. Note d'enjeux et de problématique* (p. 26). UMS Patrinat, Cerema, Cesco, Irstea LPO, MTES.
- Sordello, R., Amsallem, J., & Dubus, V. (2012). *Trame verte et bleue—Suivi et Évaluation—Quelle faisabilité d'utiliser l'outil génétique ?* (2012–38; p. 34). Service du Patrimoine naturel (SPN) & Institut National de Recherche en Sciences et Technologies pour l'environnement et l'Agriculture (IRSTEA) - UMR TETIS.
- Sordello, R., Bertheau, Y., Coulon, A., Jussset, A., Ouédraogo, D.-Y., Vanpeene, S., Vargac, M., Villemey, A., Witté, I., Reyjol, Y., & Touroult, J. (2019). *Les protocoles expérimentaux en écologie. Principaux points clefs* (p. 33). UMS PatrNat, CESCO, Irstea.
- Sordello, R., Comolet-Tirman, J., De Massary, C., Dupont, P., Haffner, P., Rogeon, G., Siblet, J.-P., Touroult, J., & Trouvilliez, J. (2011). *Trame verte et bleue – Critères nationaux de cohérence – Contribution à la définition du critère sur les espèces* (2011–21; p. 57). MNHN-SPN.
- Sordello, R., Conruyt-Rogeon, G., & Touroult, J. (2014). *La fonctionnalité des continuités écologiques—Premiers éléments d'illustration et de compréhension* (2014–10; p. 33). Service du patrimoine naturel, Muséum national d'histoire naturelle, Paris.
- Sordello, R., Villemey, A., Jussset, A., Vargac, M., Bertheau, Y., Coulon, A., Deniaud, N., Flammerie De Lachapelle, F., Guinard, E., Jactel, H., Jaslier, E., Le Mitouard, E., Ruel, V., Vanpeene, S., Witte, I., & Touroult, J. (2017). *Conseils méthodologiques pour la réalisation d'une revue systématique à travers l'expérience de COHNECS-IT* (2016–83; p. 36). MNHN, Irstea, UPMC, Cerema, Inra.
- Villemey, A., Jussset, A., Vargac, M., Bertheau, Y., Coulon, A., Touroult, J., Vanpeene, S., Castagneyrol, B., Jactel, H., Witte, I., Deniaud, N., Flammerie De Lachapelle, F., Jaslier, E., Roy, V., Guinard, E., Le Mitouard, E., Ruel, V., & Sordello, R. (2018). Can linear transportation infrastructure verges constitute a habitat and/or a corridor for insects in temperate landscapes? A systematic review. *Environmental Evidence*, 7(1), 5. <https://doi.org/10.1186/s13750-018-0117-3>
- Walsh, J. C., Dicks, L. V., & Sutherland, W. J. (2015). The effect of scientific evidence on conservation practitioners' management decisions. *Conservation Biology*, 29(1), 88–98. <https://doi.org/10.1111/cobi.12370>

CHAPITRE 2

EVALUER L'IMPACT DE PRESSIONS SENSORIELLES SUR LA FAUNE PAR L'APPROCHE EXPERIMENTALE



Comme nous l'avons vu en introduction (Partie 1 Section IV), les réseaux écologiques sont constitués de deux éléments de base : les habitats (réservoirs) et les corridors (déplacements). Dans ce chapitre nous avons comme objectif de comprendre l'effet de deux perturbations sensorielles d'origine anthropique - lumineuses et sonores - sur ces deux objets. Pour ce faire, nous avons mené deux expérimentations distinctes (Figure 2.F1) :

I. Une étude *ex-situ* utilisant un dispositif expérimental spécifiquement créé dans le cadre de cette thèse et visant à évaluer l'impact du bruit anthropique sur une espèce invertébrée de petite taille (une araignée, le pholque phalangiste *Pholcus phalangioides*).

II. Une étude *in-situ* menée dans le parc naturel régional des Causses du Quercy utilisant des ouvrages de franchissement d'infrastructures de transport et destinée à mesurer l'impact de l'éclairage artificiel nocturne sur les déplacements de plusieurs espèces de petits et moyens mammifères.

Ce chapitre se terminera sur une discussion générale et une conclusion.

Un résumé est disponible en fin de chapitre.

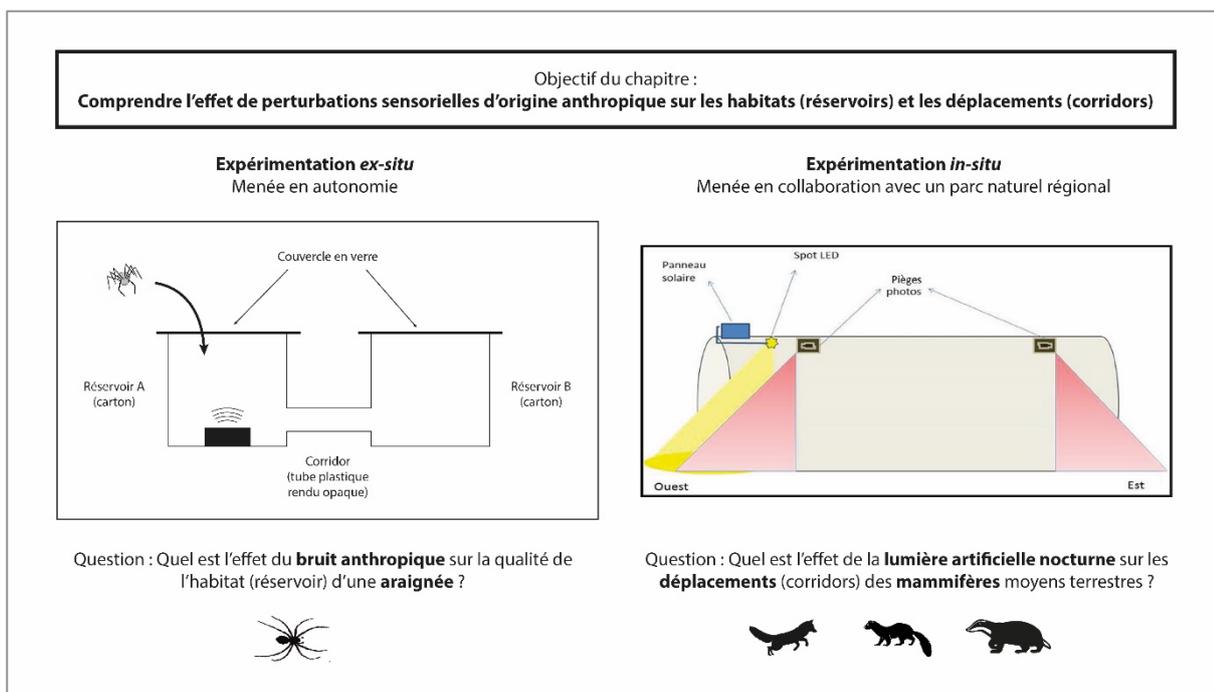


Figure 2.F1 : Aperçu des deux expériences présentées dans ce chapitre

Crédit : Romain Sordello

I. Impacts du bruit anthropique sur les araignées

A. Résumé de l'expérience

L'effet du bruit sur la perméabilité du paysage et le fonctionnement des réseaux écologiques reste peu étudié. Pour contribuer à améliorer ces connaissances nous avons mené une expérimentation *ex-situ* pour explorer les conséquences que peut avoir une perturbation sonore sur le fonctionnement du modèle "réservoirs/corridors" proposé par l'écologie du paysage et repris dans les politiques telles que la Trame verte et bleue en France (voir Introduction Partie 1 Sections IV et V). Nous avons choisi comme modèle biologique une araignée - groupe taxonomique dont l'écologie reste particulièrement méconnue - le pholque phalangiste (*Pholcus phalangioides*). A l'aide d'un dispositif expérimental reproduisant schématiquement et à échelle spatiale réduite l'organisation d'une "trame verte", consistant en deux "réservoirs" (*patch* d'habitat) reliés par un "corridor", nous avons montré qu'une perturbation sonore d'origine anthropique dans un réservoir tend à provoquer la fuite des araignées vers un second réservoir plus éloigné de la source de bruit. Il ressort ainsi que le bruit est un facteur susceptible de dégrader la qualité d'un réservoir et donc le potentiel d'habitat pour cette espèce (Figure 2.F2). Ces résultats sont exploratoires et doivent être confirmés par de plus amples investigations.

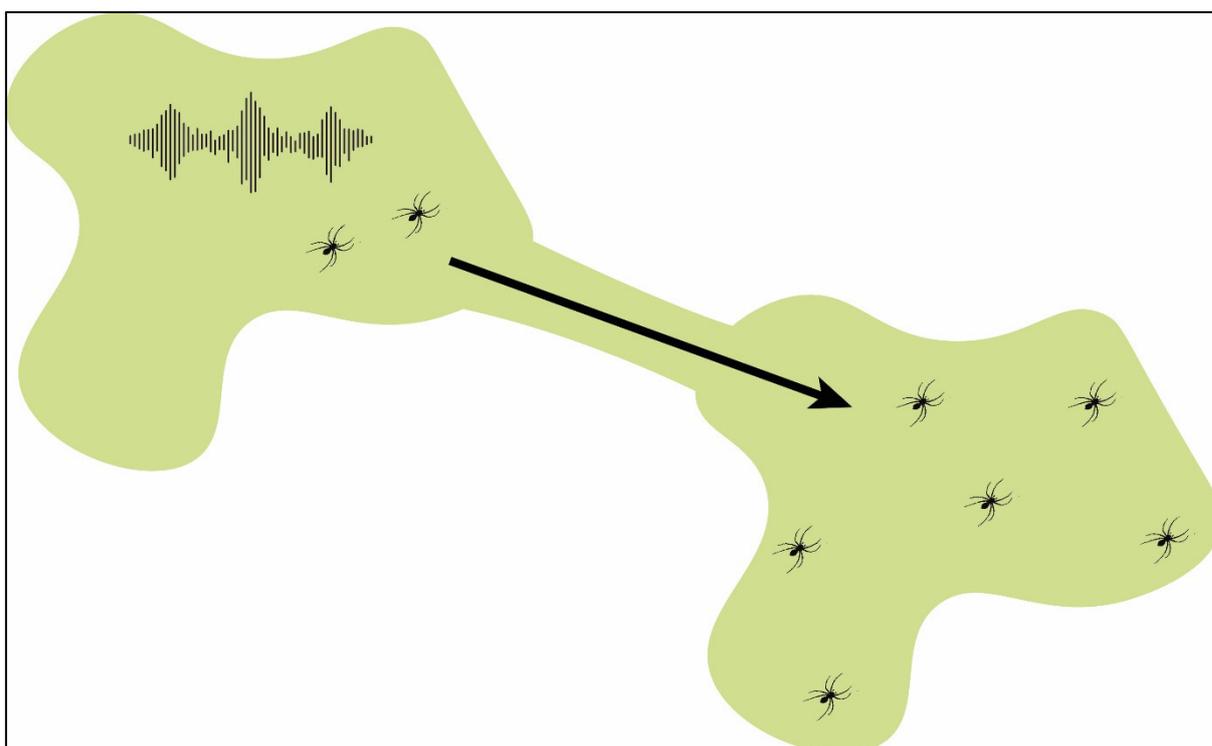


Figure 2.F2 : Le bruit anthropique dégrade la qualité des réservoirs pour des araignées et engendre une diminution de leur abondance

Crédit : Romain Sordello

B. Contexte

En introduction (Partie 5 Section I.B) nous avons mis en évidence les lacunes de connaissance dont les invertébrés font l'objet concernant l'impact de la pollution sonore (Morley et al., 2014). Ces lacunes sont encore plus prononcées vis-à-vis de l'écologie spatiale (effet du bruit sur la perméabilité du paysage et le fonctionnement des réseaux écologiques). Ici, on se propose de contribuer à améliorer ces connaissances avec une expérimentation *ex-situ*, modeste mais aisément reproductible. On souhaite comprendre les conséquences que peut avoir une perturbation sonore sur le fonctionnement du modèle corridor/réservoirs proposé par l'écologie du paysage et repris dans les politiques publiques telles que la Trame verte et bleue en France.

Nous avons choisi de travailler sur les araignées (arachnides aranéomorphes). Comme présenté en Introduction (Partie 2 Section III.B) les araignées sont sensibles aux ondes mécaniques véhiculées par l'air, et donc aux ondes sonores, via leurs soies sensorielles (trichobothries). Toutefois, très peu d'études existent sur la communication acoustique des araignées en dehors de quelques cas documentés. Par exemple, la production de sons par les mâles d'araignées lous est un comportement déterminant de l'accouplement (Rivero et al., 2000; Rovner, 1967). Aussi, très peu de travaux se sont intéressés à l'impact de la pollution sonore sur cette communication acoustique. Seules quelques publications apportent des premiers éléments sur l'effet de bruits artificiels. Strafstrom *et al.* (2020) ont démontré que les araignées gladiateur (espèce *Deinopis spinosa*) pouvaient détecter des stimuli auditifs à partir de 2 m de la source d'émission, déclenchant des comportements de recul (Strafstrom et al., 2020). Bo (2018) a montré que le son et les vibrations pouvaient influencer la localisation des proies par *Pardosa pseudoannulata* en agissant sur sa vitesse de déplacement et la fréquence de ses déplacements (Bo, 2018). Shamble *et al.* (2016) ont mis en évidence que des stimuli sonores étaient capables de provoquer des réactions comportementales et neurophysiologiques chez l'araignée sauteuse *Phidippus audax* (Shamble et al., 2016). Wu & Elias (2014) ont observé que les Epeires diadèmes *Araneus diadematus* montraient des changements dépendants du bruit (vibrations) dans la sensibilité à la détection des proies (Wu & Elias, 2014).

L'expérience présentée ici a été menée de manière autonome et spécifiquement pour cette thèse ; elle est incluse directement dans ce manuscrit. Pour mener cette étude j'ai imaginé le protocole expérimental (question de recherche, choix du modèle biologique, montage du dispositif, etc.) avec l'aide de mes encadrants de thèse (Yorick Reyjol et Aurélie Coulon). J'ai ensuite conduit seul la manipulation et le traitement des données.

C. Dispositif expérimental

Un dispositif a été conçu afin de reproduire de manière schématique et à échelle spatiale réduite l'organisation d'une "trame verte", consistant en deux "réservoirs" (*patch* d'habitat), reliés par un "corridor". Un tel dispositif permet en théorie d'évaluer l'impact du bruit à la fois sur l'attractivité du réservoir comme habitat et sur l'efficacité du corridor comme axe de transit entre les deux réservoirs.

Le dispositif comprend deux cartons d'environ 30 cm de côté (Figure 2.F3). Le dessus de chaque carton est fermé par une vitre ce qui permet de visualiser l'intérieur tout en maintenant les cartons clos. Les deux cartons sont uniquement reliés par un tube d'environ 30 cm de long et 10 cm de diamètre (bouteille plastique découpée) enveloppé dans un papier Craft et inséré dans deux encoches circulaires sur le côté de chaque carton à environ 5 cm du fond.



Figure 2.F3 : Dispositif expérimental
Crédit : Romain Sordello

D. Modèle biologique choisi

L'espèce *Pholcus phalangioides* (pholque phalangiste) (Figure 2.F4) a été choisie car elle est facilement capturable, maniable et peut se révéler très abondante. Cette espèce apparaît extrêmement peu étudiée dans la littérature et aucune étude concernant les pressions sensorielles sur cette araignée n'a été trouvée. Nous nous situons donc ici dans un champ scientifique qui semble totalement inexploré, d'une part concernant l'impact des bruits anthropiques et plus généralement de l'écologie sensorielle et, d'autre part, concernant l'écologie du paysage.

Le pholque phalangiste est une araignée cosmopolite que l'on retrouve au sein des habitations humaines et de leurs dépendances (Canard & Rollard, 2015, 2023). On peut de ce fait admettre que cette espèce est régulièrement exposée à différents types de bruits d'origine anthropique (fréquentation des bâtiments, travaux, activités récréatives, etc.). Pour autant nous ne savons pas si ces bruits sont susceptibles d'influencer le choix d'installation des pholques dans l'espace.

Le pholque phalangiste est une araignée qui tisse une toile en nappe, généralement dans un coin de mur ou sous un plafond (Canard & Rollard, 2015, 2023). Celle-ci devient alors son territoire et il y guette l'arrivée de proies. Ce comportement permettra bien de considérer le réservoir (cartons) comme un habitat de nourrissage.



Figure 2.F4 : Pholque phalangiste (*Pholcus phalangioides*)

Crédit : Romain Sordello

E. Considérations générales sur les prélèvements d'individus

Les pholques ont été capturés dans les bâtiments d'un corps de ferme présentant de fortes densités. La manipulation a été effectuée en journée, dans un des bâtiments entrouverts, créant un environnement de luminosité moyenne, pénombre dans laquelle les pholques se trouvent au quotidien.

Les pholques ont été capturés très facilement et sans dommage en refermant sur eux d'un coup net et rapide le couvercle d'un bocal alors qu'ils sont immobiles sur leur toile. Les captures ont été effectuées dans des bocaux séparés juste avant chaque session de l'expérience puis les individus ont été déposés directement dans le dispositif.

Dans cette expérience, nous n'avons pas prêté attention ni à l'âge ni au sexe des pholques. Néanmoins, pour faciliter leur comptage, seuls les individus dont la taille (estimée visuellement) était égale ou supérieure à environ 2 cm ont capturés. Aussi, par déontologie, les femelles portant leur cocon n'ont pas été capturées, ni les pholques venant de capturer une proie (proie emmaillotée).

En cas de mortalité, un individu supplémentaire a été ajouté au tour suivant, pour compenser la perte. Après chaque expérience les pholques ont été relâchés, simplement en ouvrant les cartons. La capture de nouveaux pholques a été faite suffisamment loin du dispositif pour éviter qu'un même pholque ne soit capturé deux fois même si cette probabilité ne peut être totalement évacuée. Entre différentes sessions les cartons ont été "nettoyés" (à la main) pour éliminer tous les fils de soie qui pourraient éventuellement influencer le comportement des futurs individus.

Ces éléments ont été appliqués pour l'ensemble de l'expérimentation.

F. Expérience 1 (validation du dispositif) : Utilisation du dispositif réservoirs/corridor par les araignées

1) Question et hypothèse

Dans un premier temps, de façon à valider l'utilisation de notre dispositif pour le test de l'effet du bruit, nous avons souhaité savoir comment les araignées s'organisent spatialement dans le dispositif et si elles empruntent ou non le corridor. En mettant des araignées dans un réservoir, nous pouvons faire l'hypothèse qu'elles vont l'explorer et donc emprunter le corridor pour occuper l'ensemble du dispositif de manière relativement équilibrée, afin d'optimiser les distances entre individus.

Hypothèse : En présence de congénères dans le dispositif, les araignées l'explorent et utilisent le corridor pour rejoindre le deuxième réservoir.

Prédiction : On s'attend à ce que des individus occupent le réservoir B et que les effectifs de ce réservoir augmentent avec le nombre d'individus lâchés.

Contre-prédiction : Si les araignées refusent ou n'apprécient pas d'utiliser le corridor, elles resteront dans le réservoir A dans lequel elles sont introduites.

2) Méthode

En tant qu'araignée à toile, le pholque est relativement statique une fois sa toile tissée, dans laquelle il stationne et attend l'arrivée de proies (Canard & Rollard, 2023), ce qui théoriquement limite son intérêt pour l'observation des déplacements au sein du dispositif. Néanmoins, le fait d'introduire un individu dans un environnement nouveau le place de fait dans une situation de prospection et donc de déplacement avant son installation à un endroit donné de l'espace. En outre, nous avons fait le choix d'introduire plusieurs individus pour augmenter la compétition et favoriser les déplacements

des pholques pendant cette phase de "découverte". En effet le pholque est une espèce territoriale et "agressive", les individus se tolèrent dans une certaine limite au-delà de laquelle ils peuvent entrer en conflit et même faire preuve de cannibalisme (le pholque est connu pour manger d'autres araignées y compris des conspécifiques). Dans un espace libre les pholques s'organisent *a priori* de façon à minimiser ces conflits mais un espace confiné va théoriquement stimuler cette compétition et augmenter la fréquence de déplacement des pholques.

Nous avons déposé plusieurs individus dans l'un des réservoirs (le A), sous la forme d'un individu supplémentaire toutes les 10 min (Figure 2.F5). Avant l'introduction d'un nouvel individu, nous avons noté le nombre d'individus dans chacun des réservoirs A et B et dans le corridor. En tout, 16 individus ont été déposés (le 16^{ème} étant donc introduit au bout de 140 minutes). Nous avons effectué cette manipulation 4 fois, avec à chaque fois des nouveaux individus.

Pour vérifier notre prédiction nous avons regardé les effectifs du réservoir B sur les 4 essais en fonction du nombre total d'individus lâchés dans le dispositif.

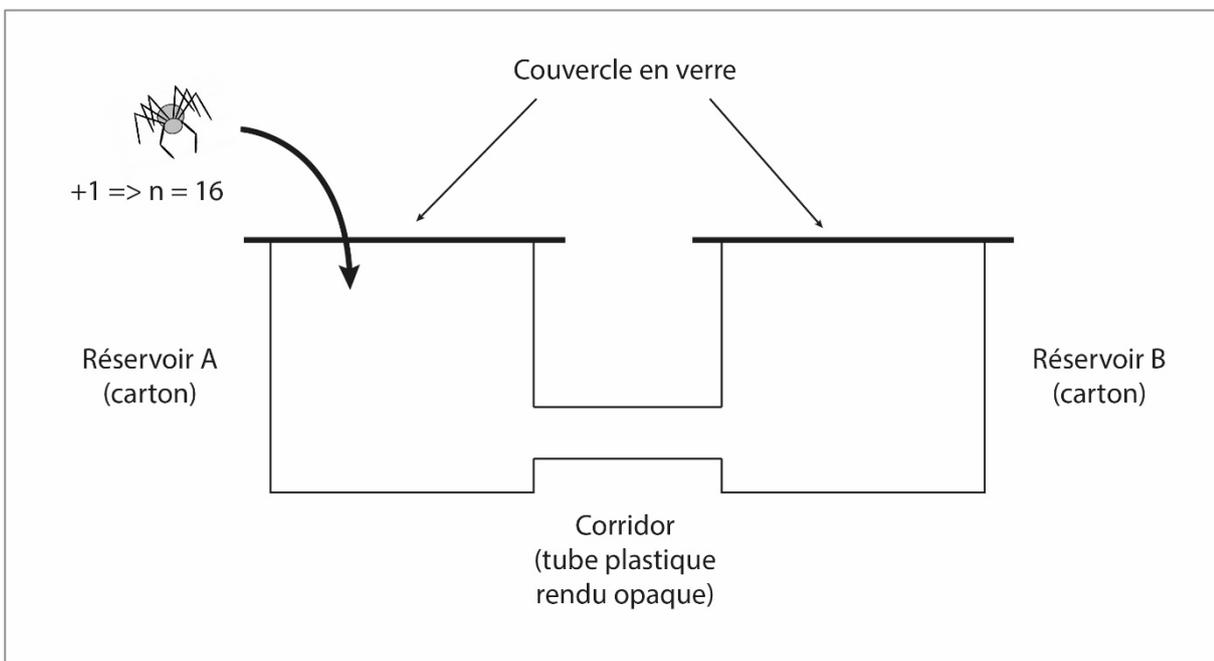


Figure 2.F5 : Dispositif expérimental de l'expérience 1

Crédit : Romain Sordello

3) Résultats

Les données brutes sont présentées dans le fichier additionnel 1.

▪ **Distribution des données**

Les résultats (Figures 2.F6 et 2.F7) montrent que les pholques empruntent le corridor et s'installent dans le réservoir B. Cette "colonisation" augmente avec le nombre total d'individus dans le dispositif. Notre hypothèse est validée et nous pouvons utiliser ce dispositif expérimental pour tester l'effet du son.

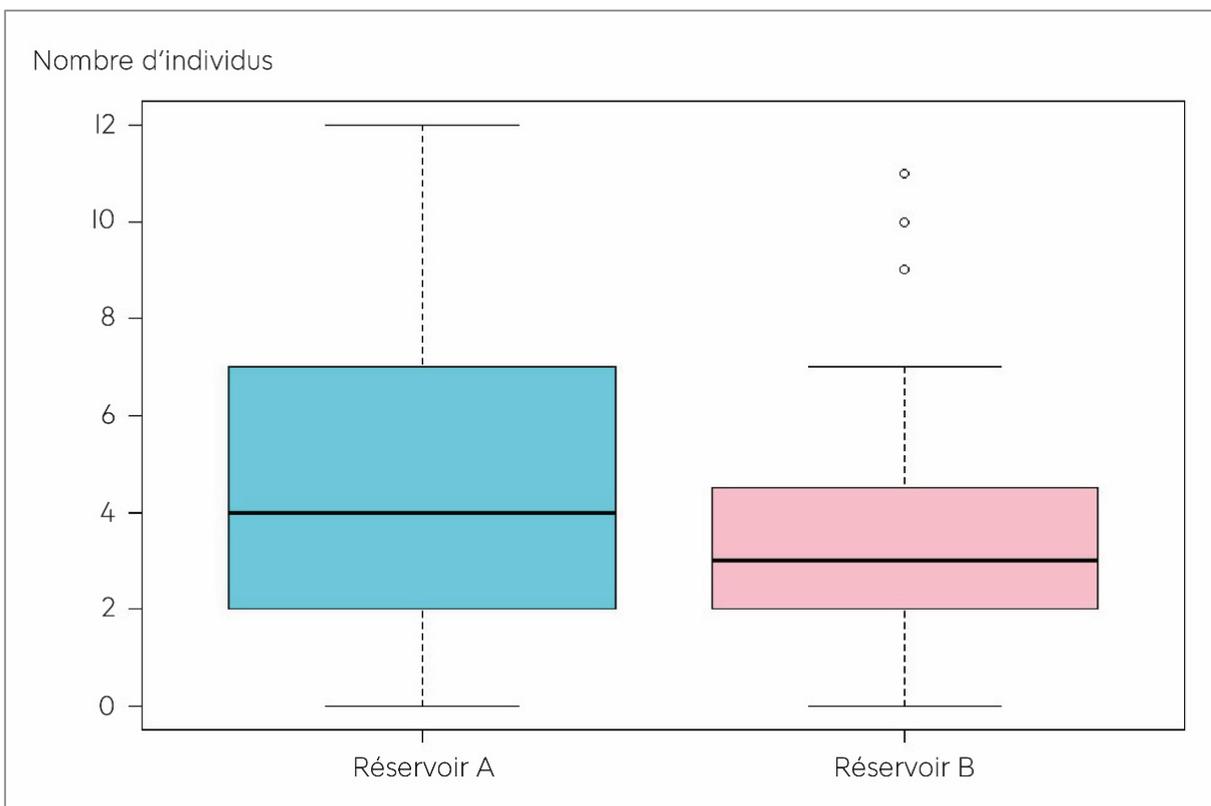


Figure 2.F6 : Distribution des données de l'expérience 1 (cumul de toutes les données des 4 essais)

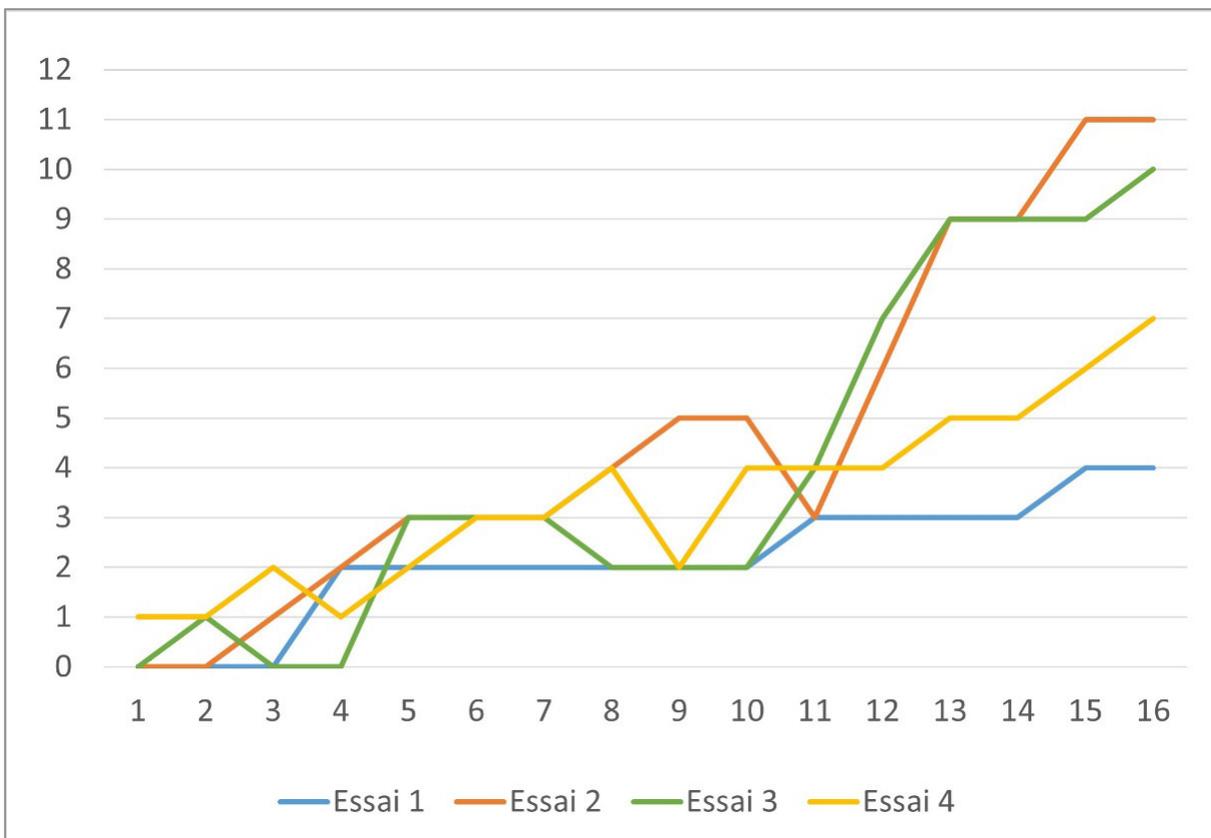


Figure 2.F7 : Effectifs du réservoir B en fonction des effectifs présents dans le dispositif, pour les 4 essais

G. Expérience 2 : Effet du bruit sur la qualité d'un réservoir

L'expérience précédente a confirmé que les pholques empruntent le corridor, elle a donc validé le dispositif expérimental. Sur cette base, cette deuxième expérience a eu pour objectif de tester l'effet d'une perturbation sensorielle sur le comportement du pholque.

1) Question et hypothèse

Nous pouvons faire l'hypothèse que le bruit est un facteur de dégradation de la qualité d'un réservoir pour les araignées en limitant leur capacité de détection des proies. Le bruit devrait donc être évité pour l'installation des araignées à toiles. Nous avons placé une source de bruit dans le réservoir A, en supposant ainsi que les pholques auraient tendance à fuir le réservoir A pour rejoindre le réservoir B via le corridor.

Hypothèse : Le bruit favorise l'utilisation du corridor pour fuir vers le réservoir B, moins exposé.

Prédiction : En présence de bruit on s'attend à avoir des effectifs plus faibles dans le réservoir A qu'en l'absence de bruit (le bruit est diffusé dans le réservoir A), et inversement dans le réservoir B.

Prédiction alternative 1 : Si le bruit n'a pas d'effet sur les araignées, les effectifs devraient se répartir équitablement entre les réservoirs A et B.

Prédiction alternative 2 : Si le bruit possède un effet attractif, les araignées auront tendance à rester dans le réservoir A dans lequel elles sont introduites.

2) Méthode

Nous avons choisi de mener l'expérience 2 selon deux protocoles (Tableau 2.T1) :

- Expérience 2a : 5 individus, 6 réplifications, comptage à 10 minutes, deux types de bruits.
- Expérience 2b : 10 individus, 5 réplifications, comptage à 10, 15 et 20 minutes, un seul type de bruit.

L'expérience 1 exposée précédemment a permis de savoir qu'avec ces effectifs de 5 et 10 individus le réservoir B est colonisé par des pholques. Néanmoins, nous avons souhaité vérifier les résultats de l'expérience 2a en augmentant la taille de l'échantillon. Par manque de temps, nous n'avons pu la réaliser que pour un type de bruit (bruit de stade).

Le bruit a été appliqué dans le réservoir A afin d'évaluer l'éventuel effet de "fuite" que le bruit peut provoquer sur les araignées (Figure 2.F8). Nous avons introduit tous les individus en même temps dans le réservoir A. Au bout de 10 minutes nous avons compté le nombre d'individus dans le réservoir A, dans le réservoir B et dans le corridor. Avec 10 individus, les effectifs ont été notés à 10 min, 15 min, 20 min (expérience 2b).

Chaque réplification a été réalisée avec des individus nouveaux pour garantir une indépendance des répliquats.

Nous avons appliqué un protocole de type *Control/Exposed* (voir Chapitre 1) :

- session contrôle : le haut-parleur est dans le réservoir A mais éteint. La présence du haut-parleur permet d'écartier ensuite un éventuel effet visuel du haut-parleur. Dans l'expérience 2a une deuxième session de contrôle sans haut-parleur dans le réservoir A a aussi été testée mais ce type de contrôle nous paraît moins fiable et donc n'a pas été reproduit pour l'expérience 2b. Pour éviter toute confusion, nous avons nommé distinctement ces deux sessions "témoin-enceinte" (témoin avec haut-parleur éteint le réservoir A) et "témoin-vide" (témoin sans haut-parleur).
- session traitement : avec perturbation c'est-à-dire le haut-parleur en marche dans le réservoir A. Le haut-parleur diffuse déjà le bruit lors de l'introduction des pholques (pas de période *Before*).

Tableau 2. T1 : Détails des deux expériences 2a et 2b

	Exp 2a	Exp 2b
Effectifs testés	5	10
Témoin(s)	Témoin-vide (pas de haut-parleur) + Témoin-enceinte (haut-parleur éteint)	Témoin-enceinte (haut-parleur éteint)
Bruit(s) testé(s)	Bruit de stade et bruit de chantier	Bruit de stade
Nombre de réplifications de l'expérience	6	5
Comptage des effectifs	10 min	10 min, 15 min, 20 min

Pour la diffusion du bruit, une enceinte (marque JBL) portable a été placée sur le fond au centre du carton A, tournée vers le haut. Cette enceinte a été commandée par un smartphone via *bluetooth*. Deux pistes de son ont été utilisées, une ambiance sonore de chantier (engins, travaux, etc.) et une ambiance sonore de stade (sifflets, cris, "olas", applaudissements, etc.).

La prédiction qui découle de notre hypothèse exposée plus haut est basée sur une différence d'effectifs entre les réservoirs A et B avec ou sans bruit. Pour la vérifier nous avons donc comparé :

- la variance des effectifs entre témoin et traité. Pour cela nous avons réalisé un test de Levene.
- les moyennes des effectifs entre témoin et traité. Pour cela nous avons réalisé une ANOVA.

Les analyses ont été réalisées sous R (logiciel R Studio) en utilisant respectivement les fonctions `levneTest()` et `aov()`.

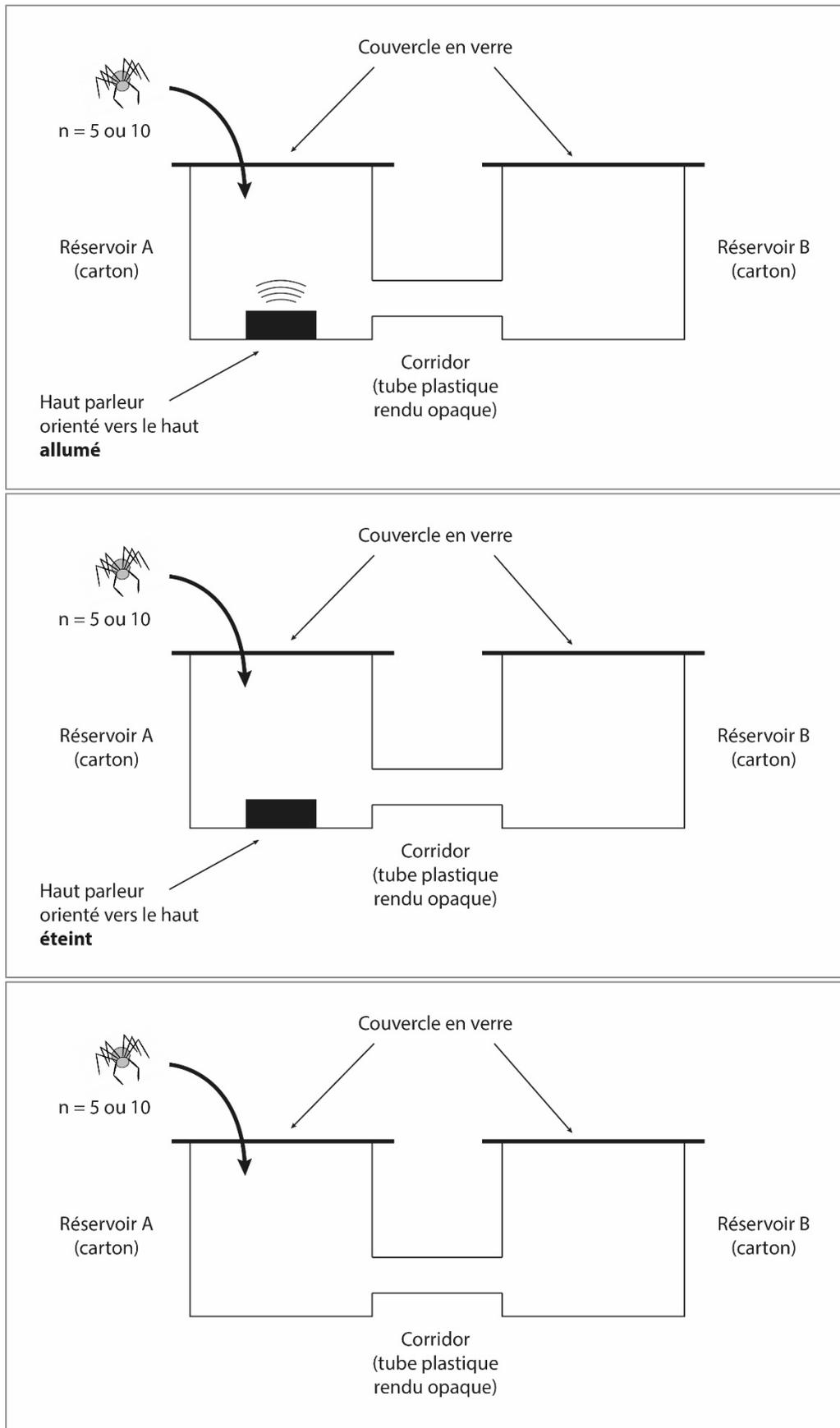


Figure 2.F8 : Schéma du dispositif expérimental de l'expérience 2
En haut : traitement ; Au milieu : témoin-enceinte ; En bas : témoin-vide
Crédit : Romain Sordello

3) Résultats

Les données brutes sont présentées dans le fichier additionnel 1.

▪ Distribution des données

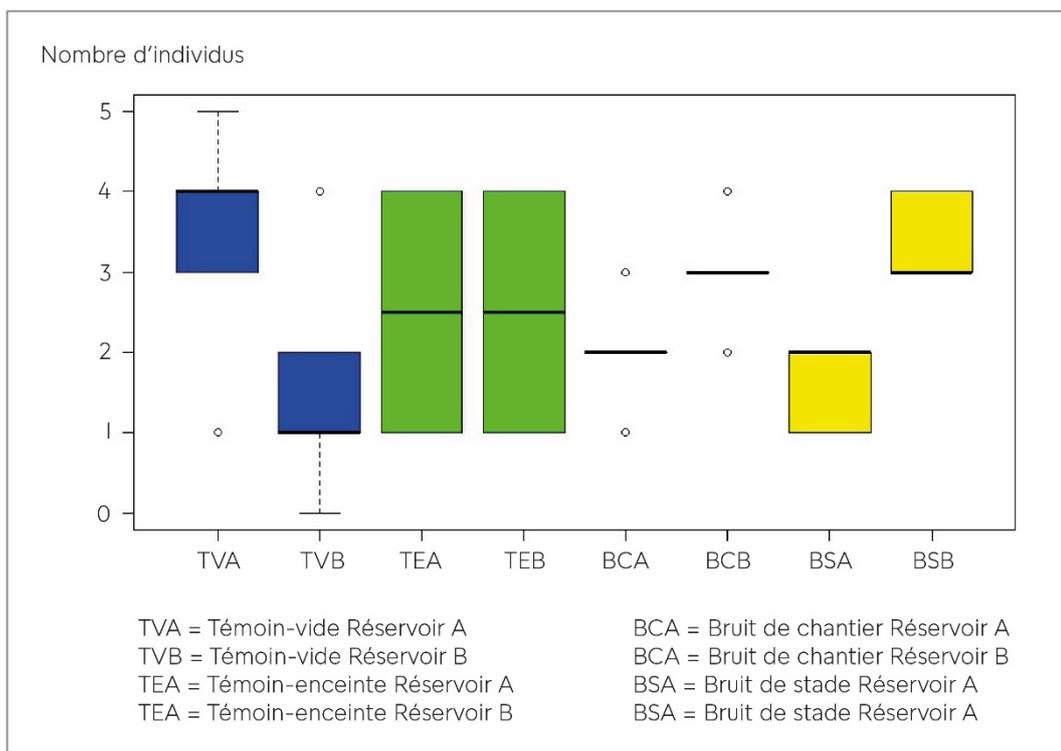


Figure 2.Fg : Distribution des données de l'expérience 2a (5 ind., 6 réplicats, comptage à 10 min)

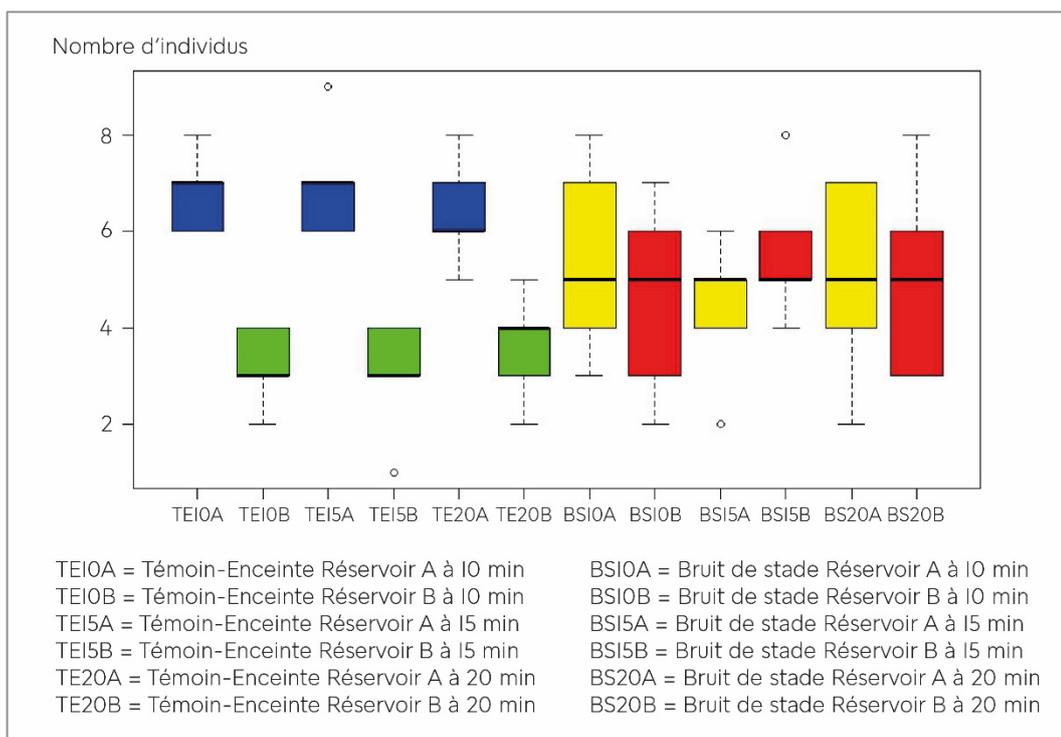


Figure 2.F10 : Distribution des données de l'expérience 2b (10 ind., 5 réplicats, comptages à 10, 15 et 20 min)

▪ **Statistiques descriptives de l'expérience 2a**

Les résultats des tests sont disponibles dans le fichier additionnel 1.

> *Comparaison des variances*

Nous avons commencé par vérifier l'homogénéité des variances entre les réservoirs A et B des deux groupes témoins (témoin-enceinte et témoin-vide) et les deux groupes traités (bruit de chantier et bruit de stade). Pour cela nous avons utilisé le test de Levene.

Ho: Les groupes ont des variances égales

H1: Les groupes ont des variances différentes

Les résultats montrent que les variances sont significativement plus faibles pour les deux groupes traités que dans le groupe témoin-enceinte. Autrement dit, la répartition des pholques entre les réservoirs A et B apparaît moins aléatoire lorsque l'enceinte émet du bruit, quel que soit le bruit, que lorsque l'enceinte est éteinte. Aucune différence significative n'a été révélée entre les deux groupes traités et le témoin-vide, donc entre la présence d'une enceinte allumée (quel que soit le bruit) et l'absence d'enceinte.

> *Comparaison des moyennes*

Nous avons ensuite regardé si les individus se concentrent davantage dans le réservoir B en présence de bruit que dans la situation témoin sans bruit. Pour cela nous avons mené une ANOVA à un facteur (présence/absence de bruit) afin de comparer les effectifs moyens des réservoirs A des groupes témoins (témoin-enceinte et témoin-vide) avec ceux des réservoirs A des deux groupes traités (bruit de chantier et bruit de stade). Dans la mesure où les réservoirs A et B constituent un ensemble fermé (les effectifs des deux réservoirs font forcément 100 % car aucun individu n'a jamais été compté dans le corridor), il était possible de considérer indifféremment le réservoir A ou le réservoir B.

Ho: Les groupes ont des moyennes semblables

H1: Les groupes ont des moyennes différentes

En comparant les traitements et le témoin-vide, il existe une différence significative des moyennes pour les deux types de bruit. Autrement dit, en prenant en compte à la fois l'effet visuel et sonore du haut-parleur, le réservoir B accumule davantage d'individus que le réservoir A, quel que soit le bruit diffusé. En revanche, en comparant les traitements avec le témoin-enceinte, la moyenne des effectifs n'est pas significativement différente, pour les deux types de bruit. Même si le réservoir B accumule davantage d'individus que le réservoir A en présence de bruit (Figure 2.Fg), cette différence n'est pas significative statistiquement. Autrement dit, le nombre moyen de pholques

dans les deux réservoirs n'apparaît pas significativement influencé par le fait que l'enceinte soit allumée ou éteinte, quel que soit le bruit. Le bruit ne semble donc pas produire d'effet additionnel.

▪ Statistiques descriptives de l'expérience 2b

Les résultats des tests sont disponibles dans le fichier additionnel 1.

> Comparaison des variances

Nous avons vérifié l'homogénéité des variances avec 10 individus entre le groupe traité (bruit de stade) et le groupe contrôle (témoin-enceinte ; pour rappel l'expérience 2b n'a pas été réalisée avec le témoin-vide). Pour cela nous avons utilisé à nouveau un test de Levene. Nous avons effectué ce test pour les données à 10 min, 15 min et 20 min.

Ho: Les groupes ont des variances égales

H₁: Les groupes ont des variances différentes

Les résultats montrent que le groupe contrôle (témoin-enceinte) et le groupe traité ont des variances semblables à 10, 15 et 20 minutes. Autrement dit, quel que soit le temps du comptage, Ho ne peut pas être rejetée ($p > 0.1$) ; le bruit ne modifie pas la variabilité des effectifs dans les réservoirs.

> Comparaison des moyennes

Nous avons vérifié ensuite si les individus se concentrent davantage dans le réservoir B en présence de bruit que dans la situation témoin (témoin-enceinte). Pour cela nous avons réalisé une ANOVA à un facteur (présence/absence de bruit) afin de comparer les moyennes d'effectifs entre le groupe contrôle (témoin-enceinte) et le groupe traité (bruit de stade).

Ho: Les groupes ont des moyennes semblables

H₁: Les groupes ont des moyennes différentes

Les résultats montrent que la moyenne des effectifs dans les réservoirs A et B est significativement différente entre le groupe traité et le groupe contrôle à 15 minutes ($p < 0.05$). En revanche, à 10 et 20 minutes aucun effet du bruit n'est statistiquement mesurable sur la moyenne des effectifs ($p > 0.1$).

H. Discussion

1) Discussion sur le fonctionnement tâche/corridor

Notre première hypothèse testée par l'expérience 1 est vérifiée : notre expérience 1 confirme une utilisation du "corridor" par les araignées. Bien que notre dispositif soit très schématique et rudimentaire ces résultats laissent entrevoir par extrapolation que l'organisation spatiale des pholques dans la nature pourrait s'articuler sous la forme d'habitats entre lesquels les pholques se déplacent en fonction de la présence ou non de congénères, autrement dit d'un réseau écologique "tâches/corridors". Ce schéma est à lire à l'échelle de pholques et un habitat peut donc correspondre simplement à un coin de mur dans une pièce.

A notre connaissance ce schéma n'a pour l'instant jamais été questionné chez le pholque phalangiste et il reste à explorer plus largement chez les araignées. Cette expérience est donc une première contribution exploratoire *ex-situ*, qui reste à conforter, y compris *in-situ*. Pour ce faire une étude en génétique du paysage serait intéressante ; cet outil a déjà été utilisé à quelques reprises avec des araignées (Botham et al., 2020; Hagell et al., 2013; Komagata et al., n.d.; Miles et al., 2018; Ramirez & Haakonsen, n.d.; Reed et al., 2011).

2) Discussion des résultats de l'expérience 2

Notre deuxième hypothèse testée par les expériences 2a et 2b est confortée par certains résultats statistiquement significatifs et ne peut donc pas être rejetée. Le bruit tendrait effectivement à diminuer l'abondance des pholques et constituerait donc un facteur de dégradation de l'habitat. Toutefois, les résultats obtenus restent difficiles à interpréter.

Avec 5 individus (expérience 2a), le bruit ne semble pas affecter l'effectif moyen trouvé dans chacun des deux réservoirs. Malgré tout, le bruit diffusé dans le réservoir A paraît le rendre moins attractif. En effet, les tests de Levene rapportent que les effectifs mesurés dans ce réservoir varient moins en présence de bruit et les statistiques descriptives indiquent que la valeur moyenne tend à être plus basse. Par ailleurs, le haut-parleur éteint (témoin-enceinte) modifie déjà l'effectif moyen trouvé dans les deux réservoirs (ANOVA significative avec comparaison au témoin-vide). Cela pourrait être expliqué par la place qu'il occupe dans le carton ; néanmoins les pholques pouvaient tout à fait passer par-dessus. En outre, il a été observé tout au long de l'expérience que les pholques ont tendance à ne pas occuper le sol du carton, encore moins son centre, leurs déplacements se font beaucoup plus sur les parois et la plaque de verre servant de "plafond". L'effet du haut-parleur éteint pourrait donc être expliqué par une stimulation visuelle (la couleur rouge est peut-être un facteur). On note également que les deux bruits testés provoquent globalement les mêmes résultats même si le bruit de stade semble avoir un effet légèrement plus marqué à la lecture des graphiques.

Avec 10 individus (expérience 2b), l'inverse est constaté. La différence de variabilité des données n'est jamais statistiquement significative entre le contrôle (témoin-enceinte) et le bruit de stade. En revanche, le nombre moyen d'individus dans le réservoir B est significativement plus important au bout de 15 minutes en présence de bruit. Cela tend à conclure que le bruit dégrade la qualité

d'accueil du réservoir A mais il est étonnant que ce résultat ne soit pas significatif ni à 10 min ni à 20 min. Ceci pourrait avoir une double explication :

- un délai existe avant que le choix de quitter le réservoir bruyant ne soit fait par les individus, expliquant l'absence d'effet du bruit à 10 min.
- au bout d'un certain délai les individus s'habituent à la perturbation et l'effet du bruit s'estompe, les individus se rééquilibrent entre A et B, expliquant le retour à une absence d'effet du bruit à 20 min.

Dans cette expérience 2 (a et b), nous avons toujours calculé des différences d'effectifs entre les réservoirs A des traitements et des témoins. Une autre manière de faire - qui n'a pas pu être testée par manque de temps - aurait pu être de comparer les différences d'effectifs entre A et B, dans les traitements et dans les témoins et de voir si cette différence est significative pour les deux lots. Cette approche permettrait de se demander de manière plus approfondie si en présence de bruit le réservoir A est moins occupé ou non que le B. D'après les graphiques (Figure 2.10), cela pourrait être le cas car pour les 3 témoins (10, 15, 20 minutes) le réservoir A accueille davantage d'individus que le B (ce qui est logique puisque les individus sont déposés dans le A) alors que pour les traitements il ne semble pas y avoir de différence entre A et B, ce qui confirmerait que le réservoir A serait moins attractif que le B en présence de bruit.

Par ailleurs, pour mieux distinguer l'effet visuel du haut-parleur de l'effet du bruit, les tests auraient pu être effectués entre les témoins-enceintes et les témoins-vides pour l'expérience 2a.

Enfin, il conviendrait de réaliser des tests non paramétriques (ex : test de Brown-Forsythe pour les variances et test de Kruskal-Wallis pour les moyennes), moins puissants mais peut-être plus adaptés pour nos données.

3) Discussion sur l'effet possible du bruit

Il apparaît que le bruit a une influence sur l'abondance des pholques. On peut exclure que cette influence soit positive, ce qui se serait traduit par un effet attractif des pholques dans le carton bruyant. Ceci aurait pu être une possibilité car deux études vont dans ce sens. Gomes *et al.* (2021) ont montré que le bruit ambiant d'une rivière d'eau vive augmentait l'abondance de deux araignées à toile (*Araneidae* and *Tetragnathidae*) ; les auteurs suggèrent que ce bruit rend les proies plus faciles à attraper, peut-être parce que celles-ci sont plus distraites (Gomes *et al.*, 2021). Wilcox *et al.* (1996) ont montré chez 4 espèces du genre *Portia*, qu'elles utilisent le bruit ambiant pour se déplacer sur de plus longues distances sans être repérées par leurs éventuelles proies car le bruit de leurs mouvements reste "masqué" par le fond sonore (stratégie de l'écran de fumée) (Wilcox *et al.*, 1996). Ici, le dispositif et le dimensionnement de l'étude se prêtaient mal à observer ce type d'effet positif (dispositif exigu, absence de proies). Dans notre étude le bruit semble avoir un effet plutôt négatif sur la qualité de l'habitat du pholque phalangiste en diminuant les effectifs d'araignées qui s'installent dans un tel environnement sonore.

Cet effet négatif du bruit pourrait sous-entendre une forme d'anticipation des pholques jugeant qu'un environnement sonore élevé n'est pas propice à une bonne capture des proies. Il pourrait aussi

être lié à des perturbations plus immédiates, d'ordre physiologique (inconfort voire des dommages sur le système auditif). Notons aussi que l'abondance, *outcome* utilisé dans nos expériences, reste un indicateur pratique mais simple, qui ne traduit pas la réalité de tous les effets que le bruit peut avoir sur les pholques dans les compartiments du dispositif. Nous pouvons imaginer que le bruit ne gêne pas les pholques au point de provoquer systématiquement une fuite, sans pour autant être neutre pour eux.

Une mesure des niveaux sonores a été prise à l'aide de l'application *Sound Meter* en plaçant le smartphone (en l'absence de pholques) dans le réservoir A et dans le réservoir B. Cette différence de niveau sonore entre le réservoir A et B est minime (de l'ordre de quelques décibels). Or, notre expérience confirmerait un comportement de fuite vis-à-vis du bruit ce qui tend à mettre en évidence une très forte sensibilité des pholques à la perturbation sonore. Toutefois, ces résultats sont très exploratoires et il reste indispensable de confirmer ou infirmer cette tendance par des études plus poussées.

En introduction, nous avons présenté l'organe sensoriel de l'ouïe chez les araignées (Figure I.F26). Nous avons expliqué que la connaissance reste limitée et partiellement hypothétique pour l'instant. En l'état, il est suggéré que la perception acoustique des ondes mécaniques chez les araignées passe par les trichobothries, ces soies sensorielles situées sur les pattes, dont on sait déjà qu'elles sont impliquées dans la perception du toucher, du goût, de l'odorat. Dans une expérience comme la nôtre nous ne pouvons pas savoir si l'effet mesuré lors de la diffusion du bruit est effectivement lié à l'audition (vibrations de l'air) ou au toucher (vibrations du carton). Il serait intéressant d'approfondir cette question, au cours d'une étude interdisciplinaire écologie/biologie.

4) Réflexion sur l'expérimentation

Le dispositif expérimental mis en place dans cette expérience est très sommaire mais il ressort de la littérature qu'il est régulièrement utilisé pour comprendre les effets de polluants sensoriels sur les habitats ou les corridors sur d'autres taxons que les araignées.

Par exemple, notre étude se rapproche assez fortement d'une étude menée sur des oiseaux (Evans et al. 2018). Elle aussi a été réalisée *ex-situ* à partir d'un dispositif expérimental mimant un réseau écologique simplifié c'est-à-dire deux compartiments, l'un exposé à du bruit et l'autre non, reliés par un "corridor". Dans cette étude, les oiseaux étaient introduits dans le corridor et avaient la possibilité de choisir entre les deux "*patch* d'habitat" (compartiments). Dans notre cas, les araignées ont toutes été mises dans le compartiment A, pour des raisons logistiques car il aurait été très compliqué de les déposer dans le corridor. Par ailleurs, Evans et al. (2018) ont reproduit leur expérience deux fois avec les mêmes individus afin de regarder si les choix effectués par les oiseaux la première fois évoluaient la seconde fois (notion d'apprentissage par l'expérience : autrement dit, est-ce que l'expérience du bruit amène les oiseaux à ne plus choisir ce compartiment bruyant la seconde fois ?). Dans le cas des araignées cette répétition serait difficile à imaginer car la nécessité d'individualiser les animaux oblige à un marquage qui paraît très compliqué sur ces organismes.

Une autre étude récente s'appuie, elle-aussi, sur ce type de dispositif expérimental (Le Tallec et al., 2024). Celle-ci interroge l'effet de la lumière artificielle sur des microcèbes en utilisant deux cages

séparées par un corridor. Dans cette étude, le corridor est éclairé (traitement) ou non (contrôle). L'intention est donc d'évaluer l'usage du corridor entre deux habitats plutôt que la qualité de ces habitats. Les résultats ont mis en évidence que l'éclairage du corridor modifiait son utilisation par les microcèbes.

Enfin, d'autres dispositifs existent pour étudier *ex-situ* les effets de polluants sensoriels sur l'occupation spatiale, par exemple, un compartiment unique avec enregistrement vidéo des déplacements des individus. Ce dispositif a été testé sur des crocitudes pour évaluer l'impact du bruit routier (Oliveira et al., 2021). Il vise davantage à comprendre l'impact du polluant sensoriel sur l'activité au sein d'un espace donné (*pattern* des déplacements, comportement de nourrissage) plutôt que le fonctionnement tache/corridor.

Pour finir, le choix de se tourner vers des araignées comme modèle biologique dans notre étude était motivé par la quasi absence de connaissances sur l'effet du bruit sur ce taxon. Le pholque phalangiste s'est avéré être très abondant ce qui permis de capturer sans difficulté plus de 280 individus différents dans un périmètre restreint (64 individus pour l'expérience 1, 120 individus pour l'expérience 2a, 100 individus pour l'expérience 2b). En revanche, les pholques étant peu mobiles nous avons dû jouer sur la cohabitation entre congénères comme facteur de stimulation des déplacements dans le dispositif. Or, les araignées ayant un comportement peu grégaire et une tendance au cannibalisme, nous avons observé quelques cas de mortalité (environ une dizaine soit moins de 5 % des effectifs capturés). Tout en restant une expérience peu invasive, ce constat n'est pas satisfaisant et met en évidence une limite à la stratégie utilisée ici. L'effectif idéal à trouver correspond à une stimulation suffisante des déplacements tout en minimisant la mortalité.

5) Conclusion

Cette expérience imaginée et mise en œuvre en totale autonomie nous a permis de nous confronter à l'expérimentation *ex-situ* avec des animaux sauvages faciles à manipuler, en utilisant un protocole expérimental rudimentaire mais gratuit et simple à reproduire. Dans la section suivante nous allons présenter une toute autre expérience, menée *in-situ* au sein d'un parc naturel régional et sur un groupe taxonomique très différent, les mammifères.

II. Impact de l'éclairage artificiel nocturne sur les déplacements de petits et moyens mammifères

Le Parc Naturel Régional des Causses du Quercy (PNRCQ), situé en Occitanie, fait partie des tout premiers PNR à s'être intéressé à la pollution lumineuse. Situé sur un territoire où la nuit est particulièrement préservée, appelé historiquement le "triangle noir", ce PNR a mis en œuvre très tôt des actions de sensibilisation et de collaboration avec les collectivités pour préserver cet environnement nocturne exceptionnel. Ce PNR a également souhaité contribuer à l'acquisition de connaissances scientifiques sur cette thématique en montant un programme de recherche avec des scientifiques.

Le choix d'étudier les mammifères terrestres a alors été retenu au regard du manque de connaissances sur ces taxons que nous avons décrit en introduction (Partie 5 Section II.B). Le PNRCQ a mené une première étude pilote en 2015-2016, dans le cadre d'un stage (Muriel Douglazet, encadrement PNR : Anaïs Aellen et Solène Soulas), à laquelle j'ai contribué en apportant une expertise scientifique pour le montage du protocole expérimental. Cette étude a permis de mettre en évidence des premiers éléments de résultats sur les chevreuils et les sangliers (Douglazet 2016). Cependant, l'approche choisie basée sur des placettes en forêt a généré peu de données et il a donc été décidé d'engager une seconde étude en utilisant cette fois-ci les ouvrages de franchissement sécurisés de la faune sous les infrastructures de transport. Les passages souterrains concentrent en effet les traversées de la faune le long du linéaire d'une infrastructure, ce qui permettait d'espérer une collecte de données plus nombreuses.

Cette seconde étude a été menée dans le cadre de stages (Marion Marchier et Clotilde Chassoulier, encadrement PNR : Marie-Clélia Lankester et François Daval) (Chassoulier & Lankester 2020, Chassoulier 2021). Dans cette étude, j'ai de nouveau apporté mon appui scientifique au PNRCQ pour construire le protocole expérimental, en proposant un protocole de type *Before-During-After-Exposure* (BDAE, voir Chapitre 1) sur trois années, sur la base des recommandations issues de Sordello *et al.* (2019)¹. Les données récoltées par photopiège ont ensuite été analysées par des écologues statisticiens de PatriNat (Dakis Ouédraogo, Yorick Reyjol), de l'Université Paul Sabatier University - Toulouse III (Stéphane Aulagnier) et du CESCO/CEFE CNRS (Aurélié Coulon), pour mesurer l'effet de l'éclairage sur la probabilité de traversée et sur la vitesse de traversée des animaux.

Ce travail a fait l'objet d'un article soumis à la revue *Biological Conservation* en avril 2024 et présenté ci-après.

¹ Sordello R, Bertheau Y, Coulon A, Jeusset A, Ouédraogo D-Y, Vanpeene S et al. (2019). *Les protocoles expérimentaux en écologie. Principaux points clefs*. UMS PatrNat, CESCO, Irstea. 32 pages.

Does artificial light interfere with the activity of nocturnal mammals? An experimental study using road underpasses

Romain Sordello^{1*}, Dakis-Yaoba Ouédraogo¹, Clotilde Chassoulier², Stéphane Aulagnier³, Aurélie Coulon^{4,5}, Yorick Reyjol¹

¹ PatriNat (OFB-MNHN)

Muséum national d'Histoire naturelle, Chez le CBNBP, 61 rue Buffon CP53, 75005 PARIS

² Université de Grenoble Alpes, IUGA, 14 et 14 bis Av. Marie Reynoard, 38100 Grenoble

³ CEFS – INRAE, Université de Toulouse, CS 52627, 31326 Castanet-Tolosan cedex, France

⁴ Centre d'Ecologie et des Sciences de la Conservation (CESCO), Muséum national d'Histoire naturelle, Centre National de la Recherche Scientifique, Sorbonne Université, CP 135, 57 rue Cuvier 75005 Paris, France

⁵ CEFE, Univ Montpellier, CNRS, EPHE, IRD, Montpellier, France.

* corresponding author: romain.sordello@mnhn.fr, 01.40.79.39.49

Highlights:

- We studied the impacts of lighting road underpasses on movements of medium-sized mammals
- Lighting significantly decreased crossing probabilities for badger and fox and crossing speed for badger
- The effect of light depended significantly on the season for fox and badger
- There was no significant effect of lighting on martens

Abstract: The emission of artificial light at night (ALAN) generates worldwide a light pollution. The impacts on fauna, flora and ecosystems have been increasingly studied in recent decades. However, mammals - except bats or rodents - remain under-studied, particularly in terms of space use. Here, we implemented a three-year *in-situ* before-during-after-exposed protocol to assess the effect of artificial light at night at five underpasses of a motorway in a French regional natural park. Using camera traps, we recorded movements of medium-sized wild mammals and collected data on 12 species, especially European badger *Meles meles*, red fox *Vulpes vulpes* and martens (*Martes martes* and *M. foina*). Our results showed that lighting significantly decreased the probability to cross the underpasses for European badger in spring and autumn and for red fox in spring, while there was no significant effect of lighting for martens. Lighting also reduced crossing speed for badgers. We can conclude that, for some medium-sized wild mammals, ALAN triggers an avoidance behaviour that prevents them from crossing lit underpasses during certain seasons. This suggests that ALAN can act as a fragmenting sensory pollutant in the nightscape, which is in line with previous studies on other taxa - as bats, insects, amphibians or eels. This additional barrier effect should be taken into account in conservation policies, especially in Green infrastructure.

Keywords: linear infrastructure, sensory landscape, habitat fragmentation, corridor, ecological network, connectivity

1. Background

For several decades, the emission of artificial light at night (ALAN) has spread worldwide, generating global light pollution (Falchi et al., 2016). This phenomenon affects all biomes (Bennie et al., 2015) and not only concerns urban regions but also less inhabited areas (Aguilera and González, 2023; Khanduri et al., 2023). In recent years, the increasing use of light-emitting diodes (LED) has further amplified the process (Gaston and Sánchez De Miguel, 2022). ALAN can take different forms, producing (sky glow, glare, etc.) and depends on time, colour and intensity of light (Kocifaj et al., 2023). Then, ALAN can cause a very wide range of damages on many living organisms at different levels of life (genes, individuals, populations, ecosystems) (see Sordello et al. (2022) for details). For example, ALAN may decrease species diversity and abundances, being associated with a shift in the abundance of trophic groups in arthropod communities (Brown et al., 2023). It can disturb interspecific relationships, even between plants and animals (Cieraad et al., 2023). It may alter life-history traits (e.g. growth, survival, fecundity, mobility) (e.g. (Sanders et al., 2021) and have impacts at physiological (melatonin production) (Kupprat et al., 2020) or genetic levels (Hui et al., 2023).

Research on the impacts of ALAN on fauna, flora and ecosystems has grown significantly over the last 30 years and the current knowledge concerns a wide range of taxa and outcomes (e.g. (Brayley et al., 2022; Jägerbrand and Spoelstra, 2023)). However, terrestrial mammals - such as ungulates and carnivores - seem to remain relatively understudied compared to bats, birds, amphibians, fish or insects (e.g. (Pérez Vega et al., 2022)). This is particularly surprising as 3624 species of terrestrial mammals worldwide are known to have experienced an increase in average light intensity across their range, while significant decreases were reported for only 41 species (Duffy et al., 2015). ALAN was also acted as a global source of range fragmentation for terrestrial mammals across the United States (Ditmer et al., 2021). In a meta-analysis on the impacts of ALAN on living organisms, the authors had to focus on rodents and birds as these were the two most documented groups (Sanders et al., 2021). Indeed, many articles on mammals deal with small terrestrial mammals, particularly rodents (e.g. Zollner & Lima 1999, Bird *et al.* 2004, Zhang *et al.* 2020). Bats have also been the target of several studies in the recent years (e.g. (Dzul-Cauich and Munguía-Rosas, 2022; Voigt et al., 2021)). This may be partly explained by the fact that bats have recently benefited from a strong evolution of monitoring techniques (e.g., ultrasound recording, infrared thermal imaging (Kunz and Parsons, 2009)). On the other hand, studies of large and medium-sized mammals are more difficult to conduct because they are time-consuming (Ford et al., 2009) and involve heavy and expensive monitoring (Goodyear, 1989).

A recent systematic review confirmed that the impacts of ALAN on large and medium-sized mammals are very understudied in Europe (Sordello, com. pers.). The few existing studies show that ALAN is likely to have adverse effects on space use (Laguna et al., 2022) or feeding activity (Brieger et al., 2017). Two studies highlighted that light pollution is negatively correlated with the occurrence of roe deer *Capreolus capreolus* (Ciach and Fröhlich, 2019) and wild boars *Sus scrofa* (Ciach et al., 2022). Studies on movements are even rarer while movement is a key factor in feeding, reproduction or the search for favourable habitats (Finnerty et al., 2022). One study shows that dispersal of cougar *Puma concolor* can be affected by light pollution (Beier, 1995).

Our study aimed to focus on movements of some medium-sized wild mammals complying with artificial lighting. For investigating potential barrier effects on several species, we recorded their behaviour when reaching underpasses of a French motorway. We hypothesized that (1) lighting reduces the probability

of using underpasses by medium-sized wild mammals, (2) the crossing speed of medium-sized wild mammals that do use the underpasses increases, so as to minimize the time spent in a stressful environment, and (3) any impact of lighting on movements of medium-sized wild mammals would disappear after light removal. The study was carried out over three full years in order to test the possible influence of seasons on animal behaviour.

2. Material & Methods

2.1. Study area

The study was conducted in the ‘causses du Quercy’ regional natural park, situated in the Lot department, SW France (Fig. 1). This park comprises 95 municipalities and covers 185,000 hectares with a sparsely but uniformly populated rural setting (31,500 inhabitants; 17.5 inhabitants/km²). It extends from the south bank of the Dordogne to the foothills of the Garonne basin. It is bordered to the southwest by Cahors, the Lot's main city (21,000 inhabitants), to the northwest by Gourdon, and to the east by Figeac. The town of Gramat is the Park's main residential center (above 3,500 inhabitants), and a few villages have a higher concentration of population and activities: Cajarc in the lot valley, Lalbenque in the Limogne plateau, and Coeur-de-Causse in the Gramat plateau.

Most of this territory is made of natural and agricultural lands (95%), covered by pubescent oak forests, dry grasslands and juniper heaths, the Lot and Célé valleys adding some humid habitats. Calcareous plateaus are followed by wooded hills, valleys and cliffs, all of which contribute to the region's UNESCO-recognized geological heritage. These landscapes extend to an altitude of average 135 m above sea level.

This park is renowned for the quality of its nocturnal environment, being one of the areas where darkness is the most preserved in France (ONB, 2021). In 2012, the park engaged a first work of considering ALAN in the identification of ecological networks (Granier, 2012). This work highlighted knowledge gaps about the impact of ALAN on the movement of certain groups of species. In 2016, a first experimental protocol based on forest sites was undertaken to study the impact of artificial lighting on the movements of nocturnal terrestrial mammals. Few data were collected even if it provided exploratory results (Douglazet, 2016). We therefore decided to develop a second protocol based on cement underpasses that allow wildlife flow under the motorway (A20) bordering the park. This configuration gave us the opportunity to improve our knowledge of the effects of ALAN on the movements of several species of terrestrial mammals known to be present in the Quercy regional natural park, and likely to use these subways during their life cycle.

Five unlit underpasses of similar length, height and structure, and previously known to be visited by numerous mammal individuals, were selected for the present study (Figures 1, 2, Table 1). A first selection of 76 potential sites was made by cross-referencing various criteria (covered passage of sufficient size, minimum human traffic, no works planned, etc.). This initial phase resulted in the selection of 17 sites. Data on animal use from the Lot hunting federation enabled this pool to be reduced to 9 sites. These 9 sites were monitored by camera trap over a one-month period to confirm their use by wildlife and 5 sites were finally selected.

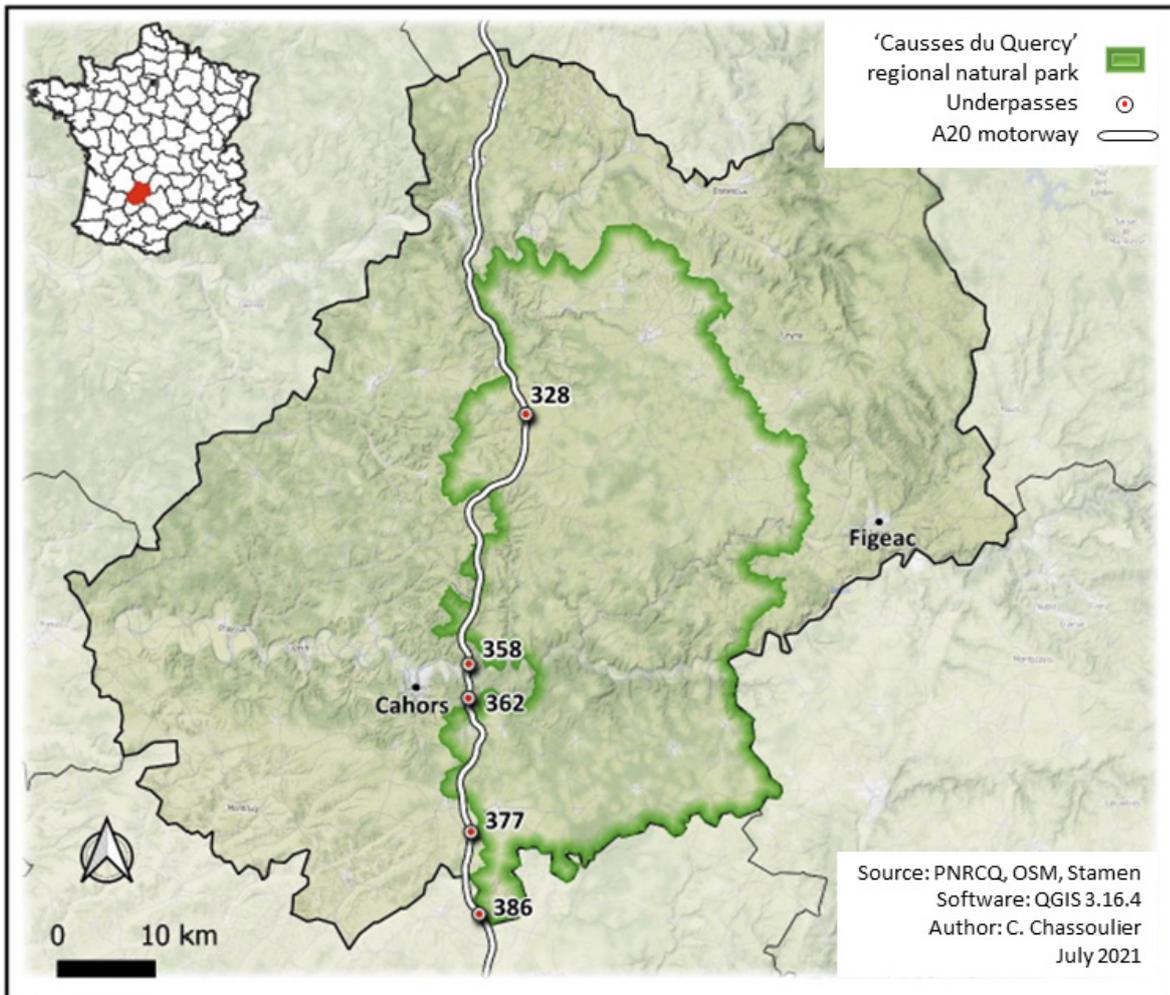


Figure 1. Location of the five underpasses studied along the A20 motorway in the ‘causses du Quercy’ regional natural park, France.

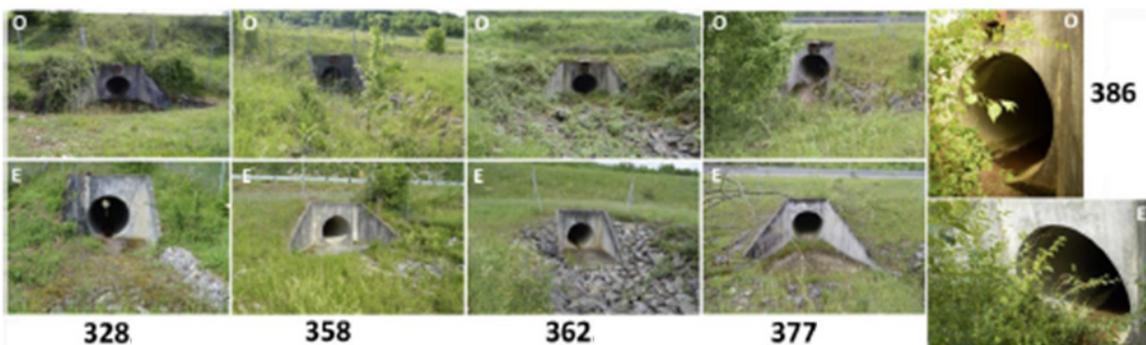


Figure 2. Western (W) and eastern (E) openings of each of the five underpasses studied in the ‘causses du Quercy’ regional natural park, France.

Table 1. Characteristics (length, height and altitude in meters) of the five underpasses studied in the ‘causses du Quercy’ regional natural park, France, and number of sightings for the three taxa with the largest number of sightings over the three-year study (% total). Martens: *Martes martes* and *M. foina*.

Site ID	Length	Height	Altitude	Environment	<i>Meles meles</i>	<i>Vulpes vulpes</i>	Martens
328	45	1.5	327	Grassland	808 (24%)	98 (7%)	74 (6%)
358	40	1.5	184	Rocks, grassland, facing a deciduous forest	336 (10%)	177 (13%)	193 (16%)
362	45	1.9	132	Rocks, grassland, shrubs, temporary watercourse	695 (21%)	671 (49%)	152 (13%)
377	35	1.9	241	Grassland with some trees	1334 (39%)	230 (17%)	235 (19%)
386	82	1.5 – 2	171	Trees, watercourse	214 (6%)	194 (14%)	560 (46%)
				Total	3387	1370	1214

2.2. Experimental design and monitoring

The study targeted all terrestrial wild mammals likely to be detected crossing the underpasses by camera trapping, and subsequently identified. We therefore excluded small mammals (such as weasel, hedgehog, shrews, small rodents, *etc.*) and bats, too small to be systematically recorded and/or identified based on camera pictures. We used infrared camera traps (Reconyx Hyperfire SC 950) triggered by movement. Camera traps were placed on each side of the five underpasses located in different environments (e.g. grassland, forest, with/without watercourse, Table 1). A solar power panel with a 12/24V LED spotlight at 940 nm was installed at the western entrance of each underpass (Figure 3). Field monitoring was performed by staff of the Lot hunting federation (i.e. collecting photos at each underpass). The monitoring was performed during three years, preceded by an acclimation phase, designed to allow a full comparison before and after the exposition to ALAN:

- Acclimation period (November 2017 - May 2018, 6 months): designed to allow wildlife to get used to the presence of the study device without any lighting;
- Off1 period (May 2018 - May 2019, 1 year): lighting was turned off;
- On period (May 2019 - May 2020, 1 year): lighting was turned on at night;
- Off2 period (May 2020 - May 2021, 1 year): lighting was turned off.

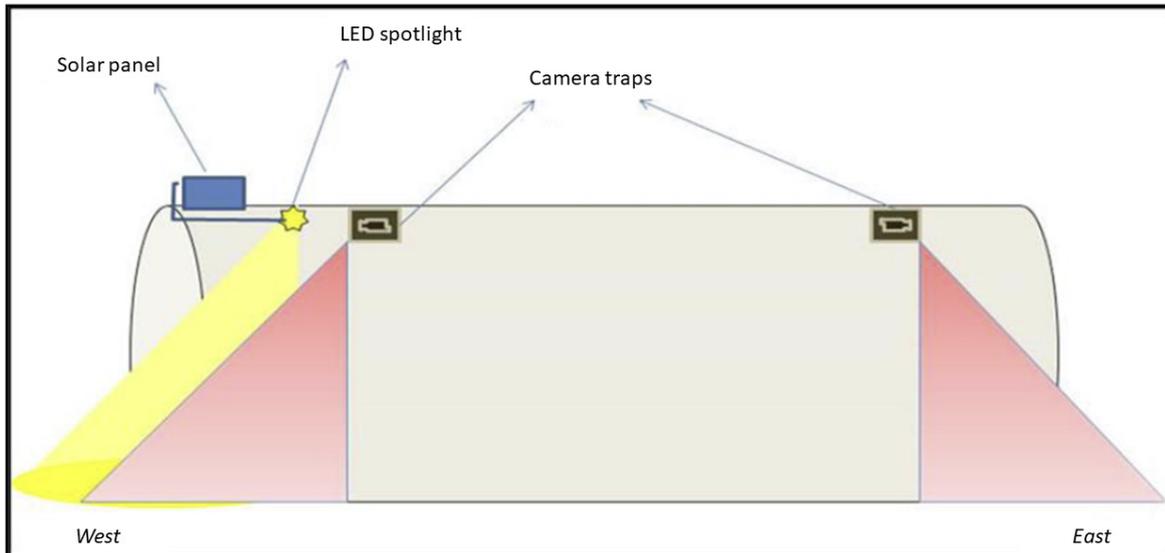


Figure 3. Camera trapping device implemented at each underpass studied in the ‘causses du Quercy’ regional natural park, France.

2.3. Data extraction from the photographs

We used MapView (v.3.7.2.2) to collect different pieces of information from the photographs: underpass identifier, study period (Acclimation, Off1, On, Off2), date and moon phase (such information was included on the photographs by the camera), species identity and animal behaviour regarding underpass use (crossing, probable crossing, turning back, unknown). When several individuals of a species were visible together in the same photograph, only one sighting was coded when they performed the same behaviour, or several sightings were coded when they displayed different behaviours (one per each type of behaviour). When a crossing behaviour was recorded, the duration of the crossing was also computed when possible (time length between the photographs taken on each side of the underpass). Based on the date, sunrise (when top edge of the sun appears on the horizon) and sunset (when top edge of the sun disappears below the horizon, evening civil twilight starts) times were computed at 44.64° latitude and 1.56° longitude using the `suncalc` R package (Thieurmel and Elmarhraoui, 2022). The difference between sunrise and sunset times was used to compute night length (as 24h minus day length). These sunrise and sunset times were also used to define four seasons centred on solstices and equinoxes: summer from May 4th to August 7th, autumn from August 8th to November 7th, winter from November 8th to February 1st, and spring from February 2nd to May 3rd.

2.4. Statistical analyses

We modelled the probability of an animal to cross the underpass (confirmed crossings only) as a function of predictors using a binomial generalised linear mixed model. We chose to model the probability of crossing rather than the number of sightings or of crossings because of the potential confounding effect of variations in population densities from year to year, which might have confounded the effect of the treatment period. Fixed effects were night length (continuous, in hours, as a control of the duration of the sampling period), moon phase (factor with 8 levels: new moon; waxing crescent; first quarter; waxing gibbous; full moon; waning gibbous; last quarter; waning crescent; for testing the potential moderating effect of the moon extra source of light), season (factor with four levels: summer; autumn; winter; spring), treatment period (factor with three levels: Off1; On; Off2), and the interaction between treatment period and season. The wildlife crossing structure (site factor with five levels) was specified

as a random effect on the intercept to consider the dependency among observations at the same site. It should be noted that the five sites showed strong differences in sighting numbers (Table 1).

We modelled the crossing speed (in m/s) of the animals crossing the structure as a function of predictors using a linear mixed model. The crossing speed was log-transformed to improve the normality of the distribution and model fitting. Fixed effects were season (factor with four levels: summer; autumn; winter; spring), treatment period (factor with three levels: Off1; On; Off2), and the interaction between treatment period and season. The wildlife crossing structure (site factor with five levels) was specified as a random effect on the intercept to consider the dependency among observations in the same site. Only events recorded at night were kept in the analyses, limited to the three taxa with a large number of sightings, namely European badger (*Meles meles*), red fox (*Vulpes vulpes*) and martens (*Martes martes* and *Martes foina* that could not be distinguished in the photographs). A model was fitted for each taxon separately.

All analyses were performed using the R software version 4.2.1 (R Core Team, 2022). The binomial generalised linear mixed models and the linear mixed models were fitted using the lme4 R package (Bates et al., 2015). Model selection was performed using the dredge() function in the MuMIn R package (Bartoń, 2022). The model with the lowest second-order Akaike information criterion (AIC, i.e. AIC for small samples) was chosen, if the difference with the second model with the lowest AICc was at least 2. To interpret the results for categorical variables in the final model, pairwise comparisons tests were performed using the emmeans R package (Lenth, 2022). Residuals of the models were checked for potential deviation from expected distribution, from uniformity, and potential over- or under-dispersion using the DHARMA R package (Hartig, 2022). DHARMA creates, through a simulation-based approach, readily interpretable residuals for generalised linear (mixed) models that are standardised to values between 0 and 1, and that can be interpreted as intuitively as residuals for the linear model.

For the binomial generalised linear mixed models, multicollinearity between model predictors was checked by computing the variance inflation factor (VIF) using the performance R package (Lüdtke et al., 2021). Treatment and moon phase showed a VIF between 1.02 and 1.11 while night length and season showed a VIF between 4.88 and 5.75 (see Additional File 1 - Appendix A for full details). A VIF below 10 was considered as acceptable therefore all predictors were kept before model selection.

3. Results

A total of 12 species of medium-sized wild mammals were detected by the camera traps: European badger, red fox, European pine marten *Martes martes*, beech marten *Martes foina*, Eurasian otter *Lutra lutra*, European polecat *Mustela putorius*, common genet *Genetta genetta*, European roe deer *Capreolus capreolus*, wild boar *Sus scrofa*, European rabbit *Oryctolagus cuniculus*, European hare *Lepus europaeus*, and nutria *Myocastor coypus* (Table 2). The most recorded species at the five sites were the European badger (3387 sightings) followed by the red fox (1370 sightings) and the martens (1214 sightings). The pattern was similar for the number of crossings. The other species were recorded far less frequently, with a number of sightings between 202 for nutria and 5 for European rabbit.

Table 2. Number of sightings and crossings per taxon from the photographs taken at the five underpasses studied in the ‘causses du Quercy’ regional natural park, France, during the three-year period. The two species *Martes martes* and *Martes foina* were grouped together because they could not be distinguished in the photographs.

Taxa	Sightings	Crossings
European badger <i>Meles meles</i>	3387	2120
Red fox <i>Vulpes vulpes</i>	1370	443
Martens (<i>Martes martes</i> and <i>M. foina</i>)	1214	355
Nutria <i>Myocastor coypus</i>	202	65
Wild boar <i>Sus scrofa</i>	141	87
European hare <i>Lepus europaeus</i>	79	10
European roe deer <i>Capreolus capreolus</i>	55	5
Eurasian otter <i>Lutra lutra</i>	27	3
Common genet <i>Genetta genetta</i>	26	5
European polecat <i>Mustela putorius</i>	23	1
European rabbit <i>Oryctolagus cuniculus</i>	5	2

3.1. Species general activity patterns

The three taxa targeted for analyses exhibited a similar activity pattern (Figure 4). Their morning activity stopped at a relatively fixed time along the year while the evening activity depended on nightfall. European badger and martens were active one hour after nightfall whatever the season; red fox were similarly active except in winter, when their nocturnal activity started as soon as night fell.

3.2. Effect of underpass lighting on crossing probabilities

The final model selected for European badger crossing probabilities included night length and the interaction between treatment period and season. The probability for a badger to cross the underpasses significantly increased with night length (Table 3a). During the Off1 and Off2 periods, crossing probabilities were significantly lower in autumn and winter than in summer and spring (Table 2a, Figure 5a). Within each season, the crossing probabilities during the Off1 and Off2 periods were not significantly different. During the On period, crossing probabilities were significantly lower in autumn than in summer, but there was no significant difference among the other pairs of seasons. The lighting (On period) significantly reduced the crossing probabilities in autumn and spring, but not in summer and winter (Figure 5a).

Likewise, the final model selected for red fox crossing probabilities included night length and the interaction between treatment and season. The probability for a red fox to cross the underpasses however significantly decreased when night length increased (Table 3b). During the three treatment periods, crossing probabilities did not vary according to seasons (Table 2b, Figure 5b). The lighting (On period) significantly reduced crossing probabilities only in spring (Figure 5b). During the Off1 and Off2 periods the crossing probabilities were not significantly different within each season.

The final model selected for martens crossing probabilities included only night length and season. The probability for martens to cross the underpasses slightly increased with night length but the effect was not statistically significant (Table 3c). Likewise, crossing probabilities were slightly lower in autumn than in the other seasons but no pairwise differences between seasons were statistically significant (see Additional File 1 - Appendix C - Figure 5c).

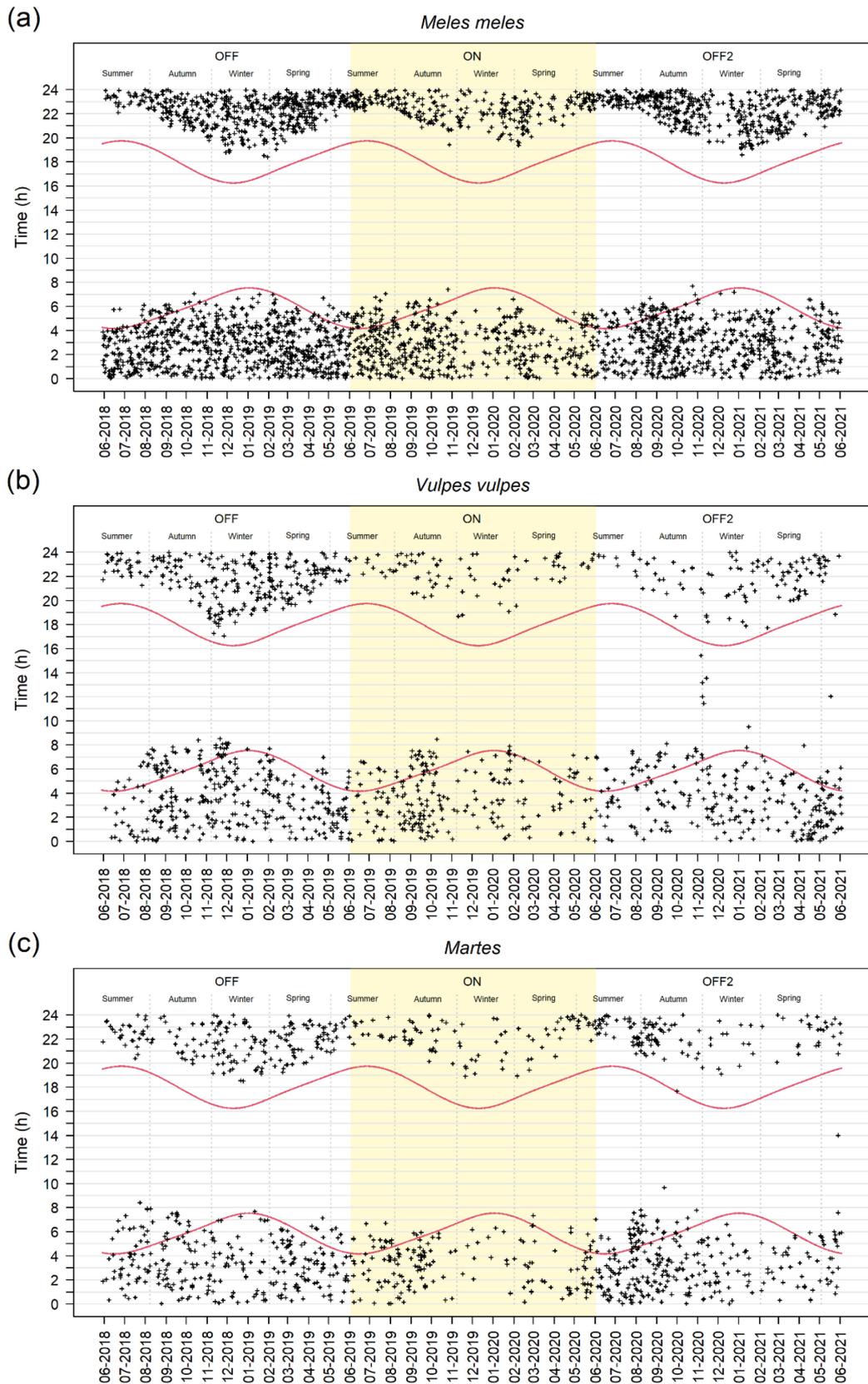


Figure 4. Temporal distribution of all sightings per taxon from the photographs taken at the five underpasses studied in the ‘causses du Quercy’ regional natural park, France, according to date and daytime during the three-year period. In (c), the two species *Martes martes* and *Martes foina* were grouped together because they could not be distinguished in the photographs. The red lines indicate the sunrise and sunset times used to define night. The vertical dotted lines point out the seasons. The lighted period (On) is highlighted in yellow.

The analysis of model residuals did not reveal any fitting problem for European badger, whereas a slight deviation from expected distribution and uniformity was observed for red fox and martens (see Additional File 1 - Appendix B - Figure S1-S3). This was likely due to the imbalanced number of observations among sites (Table 1). The proportion of variance explained by the fixed effects was also very low for these two taxa (6.5% and 0.8% for red fox and martens, respectively) compared to European badger (14.9%, Table 3).

Table 3. Model estimates of parameters for crossing probabilities of (a) European badger, (b) red fox, and (c) martens, at the five underpasses studied in the ‘causses du Quercy’ regional natural park, France. The marginal R^2 is only the variance of fixed effects, while conditional R^2 is the variance of both fixed and random effects.

	<i>Estimate</i>	<i>Std. Error</i>	<i>z value</i>	<i>P-value</i>
<i>(a) Meles meles</i>				
3387 observations; variance of the random effect = 0.2708; marginal R^2 = 0.149; conditional R^2 = 0.213				
Intercept	-3.36008	0.43701	-7.689	1.49e-14
Night length	0.40287	0.03960	10.173	< 2e-16
Treatment_On	-0.50539	0.17624	-2.868	0.004135
Treatment_Off2	-0.46894	0.18232	-2.572	0.010110
Season_Autumn	-1.09995	0.20751	-5.301	1.15e-07
Season_Winter	-1.04101	0.30117	-3.457	0.000547
Season_Spring	-0.12680	0.20550	-0.617	0.537209
Treatment_On : Season_Autumn	-0.16873	0.25323	-0.666	0.505202
Treatment_Off2 : Season_Autumn	0.65918	0.24070	2.739	0.006171
Treatment_On : Season_Winter	0.29355	0.31713	0.926	0.354625
Treatment_Off2 : Season_Winter	0.08704	0.27820	0.313	0.754368
Treatment_On : Season_Spring	-0.46086	0.27140	-1.698	0.089495
Treatment_Off2 : Season_Spring	0.22174	0.26707	0.830	0.406397
<i>(b) Vulpes vulpes</i>				
1370 observations; variance of the random effect = 0.5139; marginal R^2 = 0.065; conditional R^2 = 0.191.				
Intercept	1.30169	0.68570	1.898	0.057651
Night length	-0.21992	0.06375	-3.449	0.000562
Treatment_On	-0.55953	0.32842	-1.704	0.088438
Treatment_Off2	-0.47151	0.30618	-1.540	0.123564
Season_Autumn	-0.17954	0.33869	-0.530	0.596041
Season_Winter	0.28450	0.45482	0.626	0.531628
Season_Spring	0.39394	0.33086	1.191	0.233789

Treatment_On : Season_Autumn	0.32063	0.43989	0.729	0.466076
Treatment_Off2 : Season_Autumn	0.44831	0.46770	0.959	0.337796
Treatment_On : Season_Winter	0.88181	0.49170	1.793	0.072911
Treatment_Off2 : Season_Winter	0.78748	0.41720	1.888	0.059085
Treatment_On : Season_Spring	-1.25548	0.60952	-2.060	0.039418
Treatment_Off2 : Season_Spring	0.80711	0.39893	2.023	0.043056

(c) *Martes*

1214 observations; variance of the random effect = 0.1702; marginal R² = 0.008; conditional R² = 0.056.

Intercept	-1.03783	0.65524	-1.584	0.113
Night length	0.02122	0.06875	0.309	0.758
Season_Autumn	-0.14904	0.24488	-0.609	0.543
Season_Winter	0.15738	0.44322	0.355	0.723
Season_Spring	0.21398	0.27121	0.789	0.430

3.3. Effect of underpass lighting on crossing speed

The final model selected for European badger crossing speed included treatment and season (Table 4). The analysis of model residuals revealed that the model did not perfectly fit the data, with a slight deviation from expected distribution and uniformity (see Additional File 1 - Appendix B - Figure S4). The model revealed that the crossing speed of European badgers was significantly lower in autumn (and to a lesser extent in winter) than in the other seasons (Figure 6a), and that lighting significantly reduced the crossing speed (Figure 6b). There was no significant difference in crossing speed between the Off1 and Off2 periods.

None of the fixed predictors were included in the final model for the crossing speed of red fox or martens (i.e. the null model was the “best” model, 433 and 353 data for red fox and martens, respectively). Lightning therefore did not significantly impact the crossing speed of red fox and martens.

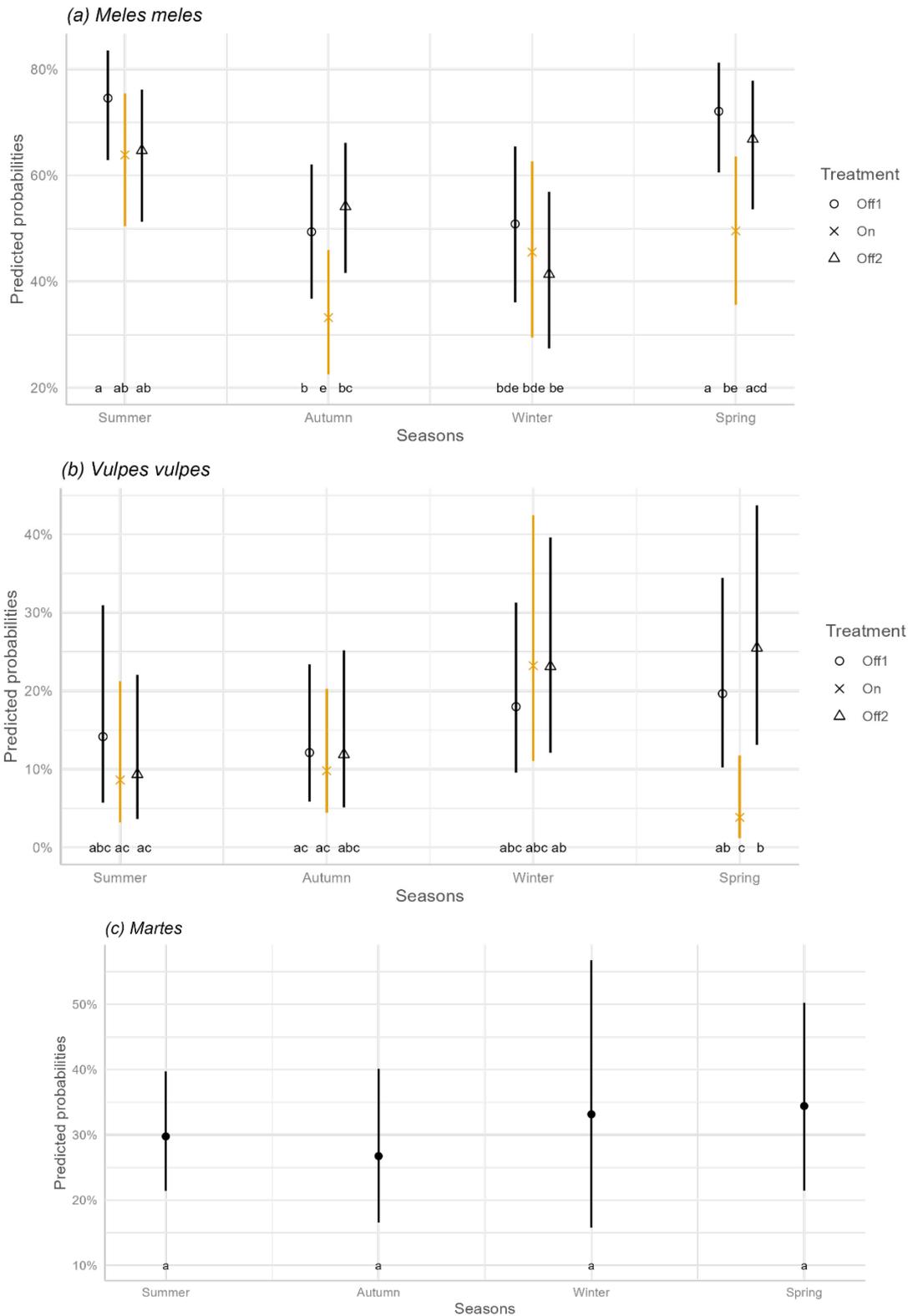


Figure 5. Probability to cross the five underpasses studied in the ‘causes du Quercy’ regional natural park, France, by treatment period and/or season as predicted by the model for (a) European badger, (b) red fox, and (c) martens, with 95% confidence intervals (adjusted for night length = 11.01, 14.12 and 8.44 hours in (a), (b) and (c), respectively). In (c), predicted probabilities are for all treatments combined. Letters indicate statistically significant differences between pairs of means (see Additional File 1 - Appendix C for full results of pairwise comparison tests).

Table 4. Model estimates of parameters for European badger crossing speed at the five underpasses studied in the ‘causses du Quercy’ regional natural park, France.

	Estimate	Std. Error	t value
2077 observations; variance of the random effect = 0.048; marginal R ² = 0.047; conditional R ² = 0.25			
Intercept	0.04800	0.10211	0.470
Treatment_On	-0.17849	0.02543	-7.019
Treatment_Off2	-0.04111	0.02174	-1.891
Season_Autumn	-0.14801	0.02989	-4.952
Season_Winter	-0.03300	0.02943	-1.121
Season_Spring	0.06355	0.02847	2.232

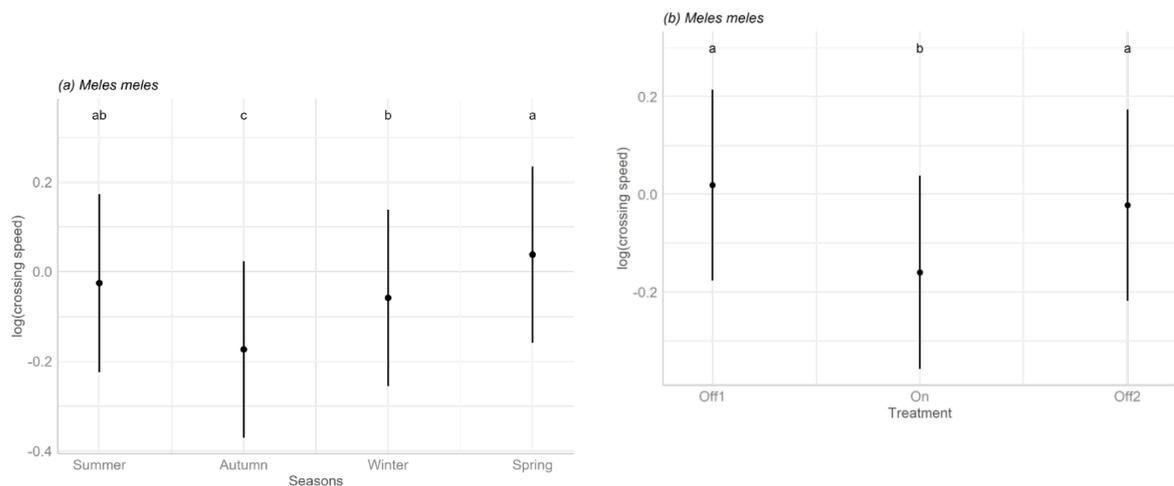


Figure 6. European badger mean crossing speed at the five underpasses studied in the ‘causses du Quercy’ regional natural park, France, according to seasons (a) and light treatment (b), as predicted by the model, with 95% confidence intervals. Letters indicate statistically significant differences between pairs of means (see Additional File 1 - Appendix C for full results of pairwise comparison tests).

4. Discussion

4.1. Activity patterns of targeted species

Our protocol aimed at assessing, through a before-during-after-exposure design, if ALAN affects movement behaviour of medium-sized wild mammals. We focused on the use of underpasses because working on these crossing structures enabled us to collect more data than in the first study based on forest sites. Indeed, underpasses concentrate movements of wildlife at specific points under highways. However, although a total of 12 medium-sized wild mammals species were captured by the camera traps, our results mainly concern two species - European badger and red fox - and a pair of species that were not distinguishable: martens (*Martes martes* and *M. foina*).

We can stress that our data are in line with the daily and annual activity patterns reported in the literature regarding these species. Numerous studies have shown that the badger is an essentially nocturnal animal (Do Linh San, 2006; Goszczyński et al., 2005; Kowalczyk et al., 2003; Lebecel, 2021). Similarly, red

fox has been recorded to be mainly active at night, even if daily activity is observed according to seasons, food availability and human presence (Díaz-Ruiz et al., 2016; Kämmerle et al., 2020; Meia, 2016; Torretta et al., 2016). Martens are also nocturnal with activity peaking at dawn and dusk throughout the year (Ferretti et al., 2023; Mori et al., 2022).

4.2. ALAN, a barrier for medium-sized wild mammals?

Our results show that lighting significantly decreased the probability to cross the underpasses, during autumn and spring for European badger and during spring for red fox, which partly confirmed our first hypothesis; there was no significant effect of lighting for martens.

Very few literature exists to compare our results with (Falcón et al., 2020). However, studies on other mammals, bats and rodents, showed that illuminating wildlife underpasses and overpasses reduces their use by animals (Bhardwaj et al., 2020; Bliss-Ketchum et al., 2016). ALAN effect on red fox was studied once *in-situ* to our knowledge, showing that lighting may affect fox activity depending on the light source: fulltime lighting increased it while motion-detector spotlight slightly decreased it (Hall and Fleming, 2021). Furthermore, the red fox is known to exhibit night activity in towns, which means that some individuals may adapt to artificial lighting (Doncaster and Macdonald, 1997).

Moreover, the impact of lighting on crossing probability could be close to moonlight effects. Moonlight avoidance, which is often interpreted as an increased predation risk, is documented for many mammals, namely bats, rodents and also carnivores (Prugh and Golden, 2014). Several studies revealed that European badger activity is strongly suppressed by moonlight (Cresswell and Harris, 1988; Dixon et al., 2006). The red fox seems to be less inhibited by moonlight, with a study showing that moonlight has a significant positive effect on its activity in autumn (Watabe and Saito, 2022). In our study, there was no effect of moon phase on crossing probabilities, most likely because moon light does not affect animal behaviour once they are nearby an underpass.

Lighting effects showed a significant seasonality for European badger and red fox only. Lighting reduced crossing probabilities of European badger in spring and autumn, of red fox in spring. For both species, spring is the season of parturition and lactation which means that females are less mobile and do not stray far from their burrows (Do Linh San, 2006; Meia, 2016). Moreover, Cresswell & Harris (1988) showed that moonlight was consistently the most important variable in explaining activity of badgers during spring: reduction of nocturnal range size and delay of emergence time (Cresswell and Harris, 1988). Since the lighting of the underpasses began in spring in our experiment, the lack of effect in winter could be explained by a phenomenon of habituation by the animals: it is possible that, when winter came, animals had time to learn how to cross the passages without worrying about the lighting. Contrary to our second hypothesis, light did not significantly impact the crossing speed of red fox and martens. In contrast, the European badger reduced its crossing speed in lit underpasses during all seasons. Lighting might create a disturbance in visualising space to move safely (glare), depending on species vision capacities. Moreover, this result is consistent with a moonlight effect known on badgers. For instance, Cresswell & Harris (1988) showed that the average and maximum speeds of European badger movements were strongly negatively correlated with moonlight duration. Visual acuity of badgers might be more sensitive to light than that of red foxes - which are already known to have very good night vision (Malkemper and Peichl, 2018) - but little is known about this.

4.3. A reversible effect of ALAN

Implementing a ‘Before-During-After-Exposed’ study design was also a way to assess the possible persistence of ALAN effects even after having turned the light off. In the three groups of species there was no difference in crossing probability or in crossing speed between the Off1 and Off2 periods for all seasons, including the first summer following the light extinction. Such a result is encouraging since it shows a possible and rather rapid resilience of both European badger and red fox behaviour to a long-term lighting (a whole year). This validates our third hypothesis that the impact of lighting on animal movements, when it exists, may disappear very soon after light removal. There is no literature on what can be expected from lighting removal on biodiversity. Some studies have analysed the effects of part-night or dimming lighting - showing contrasting effects on bats or insects - but these actions are not really comparable to the total removal of lighting (Azam et al., 2015; Bolliger et al., 2020).

5. Conclusion

Our results show that ALAN may generate an avoidance behaviour that prevents European badger and red fox from crossing lit underpasses, at least at some periods of the year. In this sense, ALAN would act as a fragmenting feature in the landscape at night. Indeed, wildlife crossings are the only way to connect two patches of habitat separated by a transport infrastructure such as a motorway. By extrapolating, we can assume that ALAN may degrade habitat quality for terrestrial mammals and that illuminated areas will be avoided for movements, which was reported for several taxa including some bats (Zeale et al., 2018), toads (Van Grunsven et al., 2017), beetles (Camacho et al., 2021) or eels (Vowles and Kemp, 2021). Then, integrating light pollution in ‘Green infrastructure’, i.e. implementing ‘Dark infrastructure’, could be a solution to guarantee a permeable nightscape and maintaining dark cores and corridors (Sordello et al., 2022). The “causses du Quercy” regional natural park, associated with the other regional natural parks of the Massif Central, is thus reinforced in its policy of limiting ALAN in favor of the protection of biodiversity, but also to further study the impact of ALAN on wildlife.

Additional Files

Additional File 1 - Data and analysis, Word document (.docx)

Acknowledgements

We thank the ‘Causses du Quercy’ regional natural park for this study, particularly Philippe Andlauer, Nils Brunet, François Daval, Muriel Douglazet, Nicolas Flutet, Agathe Kuhnel, Marie-Clélia Lankester, Merlin Levaigneur, Marion Marchier, Dominique Rombaut, Solène Soulas. The regional natural park thanks the Lot hunting federation for its involvement in the camera trap monitoring, the ‘Collectif Renoir’ for its assistance to trainees in support of IPAMAC, and other partners (particularly INRA Toulouse, Eco-nat,Suisse, CEREMA)

Funding

The authors did not receive any specific grant from funding agencies in the public, commercial, or not-for-profit sectors to conduct this research. The “causses du Quercy” regional natural park received funding from IPAMAC (Massif central inter-parks association), Regional council of Occitanie, Departmental council of Lot, European Regional Development Fund (ERDF).

Author contributions

Conceptualization and Methodology: Clotilde Chassoulier, Romain Sordello; Investigation: Clotilde Chassoulier; Writing – original draft: Dakis-Yaoba Ouédraogo, Romain Sordello; Writing – review & editing: all authors; Data curation, Formal Analysis: Dakis-Yaoba Ouédraogo, Stéphane Aulagnier; Supervision: Stéphane Aulagnier, Aurélie Coulon, Yorick Reyjol

References

- Aguilera, M.A., González, M.G., 2023. Urban infrastructure expansion and artificial light pollution degrade coastal ecosystems, increasing natural-to-urban structural connectivity. *Landscape and Urban Planning* 229, 104609. <https://doi.org/10.1016/j.landurbplan.2022.104609>
- Azam, C., Kerbiriou, C., Vernet, A., Julien, J.-F., Bas, Y., Plichard, L., Maratrat, J., Le Viol, I., 2015. Is part-night lighting an effective measure to limit the impacts of artificial lighting on bats? *Glob Change Biol* 21, 4333–4341. <https://doi.org/10.1111/gcb.13036>
- Bartoń, K., 2022. MuMIn: Multi-Model Inference. R package version 1.47.1.
- Bates, D., Mächler, M., Bolker, B., Walker, S., 2015. Fitting Linear Mixed-Effects Models Using lme4. *Journal of Statistical Software* 67, 1–48. <https://doi.org/10.18637/jss.v067.i01>
- Beier, P., 1995. Dispersal of Juvenile Cougars in Fragmented Habitat. *The Journal of Wildlife Management* 59, 228. <https://doi.org/10/d5kdqf>
- Bennie, J., Duffy, J.P., Davies, T.W., Correa-Cano, M.E., Gaston, K.J., 2015. Global Trends in Exposure to Light Pollution in Natural Terrestrial Ecosystems. *Remote Sensing* 7, 2715–2730. <https://doi.org/10.3390/rs70302715>
- Bhardwaj, M., Soanes, K., Lahoz-Monfort, J.J., Lumsden, L.F., van der Ree, R., 2020. Artificial lighting reduces the effectiveness of wildlife-crossing structures for insectivorous bats. *Journal of Environmental Management* 262, 110313. <https://doi.org/10.1016/j.jenvman.2020.110313>
- Bird, B.L., Branch, L.C., Miller, D.L., 2004. Effects of Coastal Lighting on Foraging Behavior of Beach Mice. *Conservation Biology* 18, 1435–1439. <https://doi.org/10.1111/j.1523-1739.2004.00349.x>
- Bliss-Ketchum, L.L., de Rivera, C.E., Turner, B.C., Weisbaum, D.M., 2016. The effect of artificial light on wildlife use of a passage structure. *Biological Conservation* 199, 25–28. <https://doi.org/10/ggknms>
- Bolliger, J., Hennet, T., Wermelinger, B., Bösch, R., Pazur, R., Blum, S., Haller, J., Obrist, M.K., 2020. Effects of traffic-regulated street lighting on nocturnal insect abundance and bat activity. *Basic and Applied Ecology* 47, 44–56. <https://doi.org/10.1016/j.baae.2020.06.003>
- Brayley, O., How, D.M., Wakefield, D.A., 2022. Biological Effects of Light Pollution on Terrestrial and Marine Organisms. *IJSL* 24, 13–38. <https://doi.org/10.26607/ijsl.v24i1.121>
- Brieger, F., Kämmerle, J., Martschuk, N., Ortman, S., Hagen, R., 2017. No evidence for a ‘warning effect’ of blue light in roe deer. *Wildlife Biology* 2017, 1–5. <https://doi.org/10.2981/wlb.00331>
- Brown, J.A., Lockwood, J.L., Piana, M.R., Beardsley, C., 2023. Introduction of artificial light at night increases the abundance of predators, scavengers, and parasites in arthropod communities. *iScience* 26, 106203. <https://doi.org/10.1016/j.isci.2023.106203>
- Camacho, L.F., Barragán, G., Espinosa, S., 2021. Local ecological knowledge reveals combined landscape effects of light pollution, habitat loss, and fragmentation on insect populations. *Biological Conservation* 262, 109311. <https://doi.org/10.1016/j.biocon.2021.109311>
- Ciach, M., Faraś, H., Fröhlich, A., Fedyń, I., 2022. Contrasting effects of light and noise pollution interact with natural vegetation remnants: Human-related indicators of the habitat suitability for ungulates in the urban landscape. *Ecological Indicators* 142, 109261. <https://doi.org/10.1016/j.ecolind.2022.109261>
- Ciach, M., Fröhlich, A., 2019. Ungulates in the city: light pollution and open habitats predict the probability of roe deer occurring in an urban environment. *Urban Ecosyst* 22, 513–523. <https://doi.org/10.1007/s11252-019-00840-2>
- Cieraad, E., Strange, E., Flink, M., Schrama, M., Spoelstra, K., 2023. Artificial light at night affects plant–herbivore interactions. *Journal of Applied Ecology* 60, 400–410. <https://doi.org/10.1111/1365-2664.14336>
- Cresswell, W.J., Harris, S., 1988. The effects of weather conditions on the movements and activity of badgers (*Meles meles*) in a suburban environment. *Journal of Zoology* 216, 187–194. <https://doi.org/10.1111/j.1469-7998.1988.tb02424.x>
- Díaz-Ruiz, F., Caro, J., Delibes-Mateos, M., Arroyo, B., Ferreras, P., 2016. Drivers of red fox (*Vulpes vulpes*) daily activity: prey availability, human disturbance or habitat structure? *Journal of Zoology* 298, 128–138. <https://doi.org/10.1111/jzo.12294>

- Ditmer, M.A., Stoner, D.C., Carter, N.H., 2021. Estimating the loss and fragmentation of dark environments in mammal ranges from light pollution. *Biological Conservation* 257, 109135. <https://doi.org/10.1016/j.biocon.2021.109135>
- Dixon, D.R., Dixon, L.R.J., Bishop, J.D., Pettifor, R.A., 2006. Lunar-related reproductive behaviour in the badger (*Meles meles*). *Acta Ethologica* 9, 59. <https://doi.org/10.1007/s10211-006-0016-4>
- Do Linh San, E., 2006. *Le Blaireau d'Eurasie. Description, comportement, vie sociale, protection*, Delachaux et Niestlé. ed. Paris.
- Doncaster, C.P., Macdonald, D.W., 1997. Activity patterns and interactions of red foxes (*Vulpes vulpes*) in Oxford city. *Journal of Zoology* 241, 73–87. <https://doi.org/10.1111/j.1469-7998.1997.tb05500.x>
- Douglazet, M., 2016. Elaboration d'un protocole d'étude de l'impact de l'éclairage artificiel sur les déplacements des mammifères terrestres nocturnes.
- Duffy, J.P., Bennie, J., Durán, A.P., Gaston, K.J., 2015. Mammalian ranges are experiencing erosion of natural darkness. *Sci Rep* 5, 12042. <https://doi.org/10/f7wcsd>
- Dzul-Cauich, H.F., Munguía-Rosas, M.A., 2022. Negative effects of light pollution on pollinator visits are outweighed by positive effects on the reproductive success of a bat-pollinated tree. *Sci Nat* 109, 12. <https://doi.org/10.1007/s00114-021-01783-5>
- Falchi, F., Cinzano, P., Duriscoe, D., Kyba, C.C.M., Elvidge, C.D., Baugh, K., Portnov, B.A., Rybnikova, N.A., Furgoni, R., 2016. The new world atlas of artificial night sky brightness. *Science Advances* 2. <https://doi.org/10.1126/sciadv.1600377>
- Falcón, J., Torriglia, A., Attia, D., Viénot, F., Gronfier, C., Behar-Cohen, F., Martinsons, C., Hicks, D., 2020. Exposure to Artificial Light at Night and the Consequences for Flora, Fauna, and Ecosystems. *Front. Neurosci.* 14, 602796. <https://doi.org/10.3389/fnins.2020.602796>
- Ferretti, F., Oliveira, R., Rossa, M., Belardi, I., Pacini, G., Mugnai, S., Fattorini, N., Lazzeri, L., 2023. Interactions between carnivore species: limited spatiotemporal partitioning between apex predator and smaller carnivores in a Mediterranean protected area. *Front Zool* 20, 20. <https://doi.org/10.1186/s12983-023-00489-w>
- Finnerty, P.B., McArthur, C., Banks, P., Price, C., Shrader, A.M., 2022. The olfactory landscape concept: A key source of past, present, and future information driving animal movement and decision-making. *BioScience* 72, 745–752. <https://doi.org/10.1093/biosci/biac039>
- Ford, A.T., Clevenger, A.P., Bennett, A., 2009. Comparison of Methods of Monitoring Wildlife Crossing-Structures on Highways. *wild* 73, 1213–1222. <https://doi.org/10.2193/2008-387>
- Gaston, K.J., Sánchez De Miguel, A., 2022. Environmental Impacts of Artificial Light at Night. *Annu. Rev. Environ. Resour.* 47, 373–398. <https://doi.org/10.1146/annurev-environ-112420-014438>
- Goodyear, N.C., 1989. Studying Fine-Scale Habitat Use in Small Mammals. *The Journal of Wildlife Management* 53, 941–946. <https://doi.org/10.2307/3809592>
- Goszczyński, J., Juszek, S., Pacia, A., Skoczyńska, J., 2005. Activity of badgers (*Meles meles*) in Central Poland. *Mammalian Biology* 70, 1–11. <https://doi.org/10.1078/1616-5047-00171>
- Granier, H., 2012. Comment prendre en compte la pollution lumineuse dans les continuités écologiques - Application au territoire du Parc naturel régional des Causses du Quercy. Parc naturel régional des Causses du Quercy.
- Hall, K.J., Fleming, P.A., 2021. In the spotlight: Can lights be used to mitigate fox predation on a free-range piggery? *Applied Animal Behaviour Science* 242, 105420. <https://doi.org/10.1016/j.applanim.2021.105420>
- Hartig, F., 2022. DHARMA: Residual Diagnostics for Hierarchical (Multi-Level / Mixed) Regression Models. R package version 0.4.6.
- Hui, C.K., Chen, N., Chakraborty, A., Alaasam, V., Pieraut, S., Ouyang, J.Q., 2023. Dim artificial light at night alters immediate early gene expression throughout the avian brain. *Front. Neurosci.* 17, 1194996. <https://doi.org/10.3389/fnins.2023.1194996>
- Jägerbrand, A.K., Spoelstra, K., 2023. Effects of anthropogenic light on species and ecosystems. *Science* 380, 1125–1130. <https://doi.org/10.1126/science.adg3173>
- Kämmerle, J.-L., Rondeaux, S., Storch, I., 2020. Circadian activity patterns of red foxes (*Vulpes vulpes*) in montane forests under different culling regimes. *Mamm Res* 65, 615–619. <https://doi.org/10.1007/s13364-020-00496-w>
- Khanduri, M., Sah, R., Ramachandran, A., Hussain, S.A., Badola, R., Candolin, U., Hölker, F., 2023. Spatial-temporal expansion and determinants of light pollution in India's riparian habitats. *Environmental Impact Assessment Review* 98, 106952. <https://doi.org/10.1016/j.eiar.2022.106952>
- Kocifaj, M., Wallner, S., Barentine, J.C., 2023. Measuring and monitoring light pollution: Current approaches and challenges. *Science* 380, 1121–1124. <https://doi.org/10.1126/science.adg0473>
- Kowalczyk, R., Jędrzejewska, B., Zalewski, A., 2003. Annual and circadian activity patterns of badgers (*Meles meles*) in Białowieża Primeval Forest (eastern Poland) compared with other Palaearctic populations:

- Annual and circadian activity of badgers. *Journal of Biogeography* 30, 463–472.
<https://doi.org/10.1046/j.1365-2699.2003.00804.x>
- Kunz, T.H., Parsons, S., 2009. *Ecological and behavioral methods for the study of bats*, 2nd ed. ed. Johns Hopkins University Press, Baltimore.
- Kupprat, F., Hölker, F., Kloas, W., 2020. Can skyglow reduce nocturnal melatonin concentrations in Eurasian perch? *Environmental Pollution* 262, 114324. <https://doi.org/10.1016/j.envpol.2020.114324>
- Laguna, E., Palencia, P., Carpio, A.J., Mateos-Aparicio, J., Herraiz, C., Notario, C., Vicente, J., Montoro, V., Acevedo, P., 2022. Evaluation of a combined and portable light-ultrasound device with which to deter red deer. *Eur J Wildl Res* 68, 50. <https://doi.org/10.1007/s10344-022-01599-2>
- Lebecel, Y., 2021. Heure d'émergence des blaireaux européens (*Meles meles* L.) de leurs terriers au cours de l'année en Meurthe-et-Moselle (France) suivie par caméra-piège. *Bulletin De La Société Zoologique De France* 145, 401–411.
- Lenth, R.V., 2022. emmeans: Estimated Marginal Means, aka Least-Squares Means. R package version 1.8.1-1.
- Lüdecke, D., Ben-Shachar, M.S., Patil, I., Waggoner, P., Makowski, D., 2021. performance: An R Package for Assessment, Comparison and Testing of Statistical Models. *Journal of Open Source Software* 6, 3139. <https://doi.org/10.21105/joss.03139>
- Malkemper, E.P., Peichl, L., 2018. Retinal photoreceptor and ganglion cell types and topographies in the red fox (*Vulpes vulpes*) and Arctic fox (*Vulpes lagopus*). *Journal of Comparative Neurology* 526, 2078–2098. <https://doi.org/10.1002/cne.24493>
- Meia, S., 2016. *Le Renard. Description, comportement, vie sociale, mythologie, observation*, Delachaux et Niestlé. ed. Paris.
- Mori, E., Fedele, E., Greco, I., Giampaoli Rustichelli, M., Massolo, A., Miniati, S., Puppo, F., Santini, G., Zaccaroni, M., 2022. Spatiotemporal activity of the pine marten *MARTES MARTES* : Insights from an island population. *Ecological Research* 37, 102–114. <https://doi.org/10.1111/1440-1703.12269>
- ONB, 2021. Proportion du territoire métropolitain fortement impacté par la pollution lumineuse en coeur de nuit [WWW Document]. NatureFrance. URL <http://naturefrance.fr/indicateurs/proportion-du-territoire-metropolitain-fortement-impacte-par-la-pollution-lumineuse-en> (accessed 8.10.23).
- Pérez Vega, C., Zielinska-Dabkowska, K.M., Schroer, S., Jechow, A., Hölker, F., 2022. A Systematic Review for Establishing Relevant Environmental Parameters for Urban Lighting: Translating Research into Practice. *Sustainability* 14, 1107. <https://doi.org/10.3390/su14031107>
- Prugh, L.R., Golden, C.D., 2014. Does moonlight increase predation risk? Meta-analysis reveals divergent responses of nocturnal mammals to lunar cycles. *J Anim Ecol* 83, 504–514. <https://doi.org/10.1111/1365-2656.12148>
- R Core Team, 2022. *R: A Language and Environment for Statistical Computing*. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria.
- Sanders, D., Frago, E., Kehoe, R., Patterson, C., Gaston, K.J., 2021. A meta-analysis of biological impacts of artificial light at night. *Nat Ecol Evol* 5, 74–81. <https://doi.org/10.1038/s41559-020-01322-x>
- Sordello, R., Busson, S., Cornuau, J.H., Deverchère, P., Faure, B., Guetté, A., Hölker, F., Kerbiriou, C., Lengagne, T., Le Viol, I., Longcore, T., Moeschler, P., Ranzoni, J., Ray, N., Reyjol, Y., Roulet, Y., Schroer, S., Secondi, J., Valet, N., Vanpeene, S., Vauclair, S., 2022. A plea for a worldwide development of dark infrastructure for biodiversity – Practical examples and ways to go forward. *Landscape and Urban Planning* 219, 104332. <https://doi.org/10.1016/j.landurbplan.2021.104332>
- Thieurmél, B., Elmarhraoui, A., 2022. sunalc: Compute Sun Position, Sunlight Phases, Moon Position and Lunar Phase. R package version 0.5.1.
- Torretta, E., Serafini, M., Puopolo, F., Schenone, L., 2016. Spatial and temporal adjustments allowing the coexistence among carnivores in Liguria (N-W Italy). *acta ethol* 19, 123–132. <https://doi.org/10.1007/s10211-015-0231-y>
- Van Grunsven, R.H.A., Creemers, R., Joosten, K., Donners, M., Veenendaal, E.M., 2017. Behaviour of migrating toads under artificial lights differs from other phases of their life cycle. *Amphib Reptilia* 38, 49–55. <https://doi.org/10/f9tz6n>
- Voigt, C.C., Dekker, J., Fritze, M., Gazaryan, S., Hölker, F., Jones, G., Lewanzik, D., Limpens, H.J.G.A., Mathews, F., Rydell, J., Spoelstra, K., Zagmajster, M., 2021. The Impact Of Light Pollution On Bats Varies According To Foraging Guild And Habitat Context. *BioScience* 71, 1103–1109. <https://doi.org/10.1093/biosci/biab087>
- Vowles, A.S., Kemp, P.S., 2021. Artificial light at night (ALAN) affects the downstream movement behaviour of the critically endangered European eel, *Anguilla anguilla*. *Environmental Pollution* 274, 116585. <https://doi.org/10.1016/j.envpol.2021.116585>
- Watabe, R., Saito, M.U., 2022. Winter weather conditions result in temporal niche overlap among three sympatric medium-sized carnivores in northeastern Japan. *Behav Ecol Sociobiol* 76, 164. <https://doi.org/10.1007/s00265-022-03271-w>

- Zeale, M.R.K., Stone, E.L., Zeale, E., Browne, W.J., Harris, S., Jones, G., 2018. Experimentally manipulating light spectra reveals the importance of dark corridors for commuting bats. *Glob Change Biol* 24, 5909–5918. <https://doi.org/10/gfkn4g>
- Zhang, F.-S., Wang, Y., Wu, K., Xu, W.-Y., Wu, J., Liu, J.-Y., Wang, X.-Y., Shuai, L.-Y., 2020. Effects of artificial light at night on foraging behavior and vigilance in a nocturnal rodent. *Science of The Total Environment* 724, 138271. <https://doi.org/10.1016/j.scitotenv.2020.138271>
- Zollner, P.A., Lima, S.L., 1999. Illumination and the perception of remote habitat patches by white-footed mice. *Animal Behaviour* 58, 489–500. <https://doi.org/10.1006/anbe.1999.1186>

III. Discussion et conclusion du chapitre 2

Dans cette discussion nous allons prendre du recul sur les deux expériences présentées dans ce chapitre en mettant en évidence des perspectives d'amélioration concernant les protocoles expérimentaux, au regard des critères importants que pointe la littérature (Cooke et al., 2017).

A. Position des deux expériences sur le gradient contrôle/réalité

Si nous reprenons le gradient évoqué dans le chapitre 1 (Figure 1.F3) entre le niveau de contrôle et la fidélité au réel des études en écologie, les deux expériences présentées dans ce chapitre sont assez éloignées l'une de l'autre. En effet, l'étude sur les araignées est menée *ex-situ* alors que l'étude sur les mammifères a été conduite *in-situ*. Dans le même temps, il s'agit dans les deux cas d'études manipulatoires (la perturbation - respectivement le bruit et la lumière artificielle - est contrôlée) et non d'études observationnelles. Dans l'étude sur les araignées le risque de paramètres confondants est plus faible que dans l'étude sur les mammifères ; cependant la première étude traduit moins la réalité (dispositif rudimentaire simplifiant au maximum le modèle réservoir/corridor, animaux sauvages capturés et donc potentiellement stressés) que la deuxième (passages à faune existants depuis longtemps, animaux sauvages libres). Nous pouvons donc en déduire que l'étude sur les araignées met mieux en évidence l'effet strict du bruit que l'étude sur les mammifères ne met en évidence l'effet strict de la lumière artificielle mais que les résultats sur les araignées sont probablement moins transposables au milieu naturel.

B. Types de comparateurs

Dans l'expérience sur les araignées, les effectifs ont été comparés avec ou sans bruit diffusé. Il s'agit d'un protocole de type *Control-Exposed* (CE). Le comparateur peut être considéré comme un comparateur "spatial" (l'expérience étant *ex-situ* elle s'est déroulée au même endroit mais avec des individus nouveaux pris dans des endroits différents). Dans l'expérimentation sur les mammifères, les traversées sur un site donné ont été comparées dans le temps entre des périodes avec et sans éclairage. Il s'agit d'un protocole de type *Before/During/After/Exposed* (BDAE) où le comparateur est uniquement temporel.

Dans le cas des araignées, une comparaison temporelle aurait consisté à définir trois phases : une phase sans bruit (*Before*), puis une phase avec bruit (*During*) et à nouveau une phase sans bruit (*After*). Dans le cas de l'étude sur les mammifères, l'expérience aurait pu être menée en parallèle sur des passages à faune maintenus sans éclairage pendant les trois phases de l'étude, ce qui aurait ainsi ajouté un témoin spatial.

Ces deux types de comparaisons, spatiales et temporelles, sont des contrôles valables. Toutefois, les protocoles à double comparaison - à la fois spatiale et temporelle - de type BACI/E et BDACI/E - sont présentés comme les plus complets et robustes (Christie et al., 2019; De Palma et al., 2018; Smokorowski & Randall, 2017). En effet, ils permettent une comparaison entre l'état antérieur et postérieur à l'intervention, le tout comparé à un site de référence non perturbé (Chevalier et al.,

2019; Smith et al., 1993). Les protocoles de type BAI/E ou CE/I sont donc considérés comme moins puissants (Schwarz, 2015; Smith, 2002; A. Underwood, 1991).

La comparaison temporelle a l'avantage de pouvoir mesurer la réversibilité de la perturbation testée. Dans l'expérience sur les mammifères nous avons justement pu constater que le blaireau européen est impacté par la lumière (phase *During*) mais que l'arrêt de l'éclairage (phase *After*) s'accompagne d'un retour au comportement de la phase initiale sans éclairage (phase *Before*). Dans le cas de l'expérience sur les pholques, nous n'avons pas interrogé cette réversibilité. Toutefois, le fait d'avoir pris des mesures à des temps différents dans l'expérience 2b (10, 15 et 20 minutes) constitue une forme de série temporelle et donne donc déjà des indications. En l'occurrence les résultats montrent une disparition à 20 min de l'effet constaté à 15 min, ce qui pourrait mettre en évidence un phénomène d'habituation des pholques au bruit diffusé.

C. Réplication des expériences

La réplication d'une expérience permet de minimiser les biais, quand la répétition des mesures permet d'éviter les erreurs. Par exemple, dans le cas des pholques la répétition a consisté à compter deux voire trois fois les pholques à chaque session pour minimiser les erreurs de comptage. La réplication, quant à elle, est le fait d'avoir reproduit l'expérience 4, 6 et 5 fois respectivement pour l'expérience 1, 2a et 2b.

Pour qu'il s'agisse d'une "vraie réplication" et non pas d'une "pseudo réplication", il faut que les réplicats soient indépendants c'est-à-dire qu'ils ne s'influencent pas les uns les autres (Hurlbert, 1984; A. J. Underwood, 1992, 1994). En l'occurrence, les réplicats de l'expérience sur les araignées peuvent être considérés comme indépendants car ils ont été réalisés avec des individus nouveaux à chaque fois et le dispositif a été "nettoyé" entre chaque réplication pour limiter la présence éventuelle d'indices sensoriels (fils de traîne par exemple). Dans le cas de l'expérience sur les mammifères, l'expérience a également été répliquée sur 5 sites d'études relativement éloignés les uns des autres et donc considérés comme indépendants.

D. Paramètres confondants

Dans le cas des araignées, le protocole étant maîtrisé (absence de bruit ambiant, luminosité identique, etc.) nous pouvons considérer que le bruit anthropique ajouté constitue la seule différence entre le contrôle et le traitement (en particulier dans le cas du témoin-enceinte où l'enceinte éteinte est présente dans le compartiment). Toutefois, il n'est jamais possible d'exclure qu'un paramètre inconnu influence les résultats (ex : l'âge ou sexe des pholques). C'est ici que la réplication de l'expérience permet de diminuer le risque de biais. Par exemple, comme nous n'avons pas tenu compte de l'âge ni du sexe des individus capturés, nous pouvons considérer que ces paramètres se neutralisent sur l'ensemble des réplicats.

Dans le cas de l'étude sur les mammifères, le choix des sites a été effectué en essayant de limiter les facteurs confondants. Les passages à faune sélectionnés devaient présenter des caractéristiques similaires (passages inférieurs, de même dimensionnement, jamais inondés, etc.). Toutefois,

encore plus qu'*ex-situ*, l'absence de paramètres confondants est impossible. Ceci est une difficulté inhérente aux études en écologie (Baylis et al., 2016) et la réplication permet là-aussi de lisser ces disparités entre réplicats.

E. Conclusion

L'expérience sur les pholques tend à montrer que le bruit serait hostile à l'implantation des individus dans un "habitat" donné. L'expérience sur les mammifères tend à conclure que la lumière artificielle freine les déplacements de certaines espèces en fonction des périodes de l'année. Dans ces deux expériences il n'est pas évident d'expliquer les processus de perception sensorielle qui sont à l'œuvre.

Comme nous l'avons discuté plus haut, dans le cas des pholques l'effet constaté du bruit pourrait être dû aussi bien à la perception acoustique qu'à la perception mécanique. Dans le cas des mammifères, le fait que le blaireau européen ralentisse sa vitesse en présence de lumière artificielle pourrait être expliqué de multiples manières. Est-ce dû à un éblouissement qui réduit sa visibilité et l'amène donc à ralentir ? Est-ce dû au contraire à une meilleure visibilité qui lui permet de prendre son temps à la recherche éventuelle de nourriture dans le passage à faune ? Est-ce dû à un sentiment d'insécurité que procurerait cette mise en lumière et qui l'amènerait à se faire discret en se déplaçant lentement ?

Mieux comprendre ces phénomènes sous-jacents nécessiterait des études approfondies dans le domaine de la biologie et du comportement sortant du champ de l'écologie. De plus, le manque d'explication ne diminue pas l'intérêt de tels résultats ; en effet l'objectif de ces expériences était de savoir si le bruit ou la lumière artificielle sont néfastes, quelle qu'en soit la raison, dans une visée opérationnelle de réduction des nuisances lumineuses et sonores.

Les deux expériences présentées dans ce chapitre répondent à cette question ; elles apportent des données supplémentaires, là où la connaissance manquait, sur les impacts que les bruits anthropiques et la lumière artificielle nocturne peuvent avoir sur la biodiversité. Au moyen de deux expérimentations très différentes (l'une *ex-situ* et l'autre *in-situ*), sur deux groupes taxonomiques très éloignés (araignées et mammifères), nous voyons que des perturbations sensorielles d'origine anthropique sont à même d'altérer aussi bien la sélection des habitats que les déplacements. Ces résultats invitent à réduire les nuisances sonores et lumineuses d'autant que la réversibilité des impacts mise en évidence dans l'étude sur les mammifères est encourageante. Toutefois, aussi intéressantes soient-elles, ces deux expériences se sont focalisées sur des cas précis (une espèce ou un groupe d'espèces, un ou deux types de bruit, etc.). Afin d'avoir une vision plus large en termes de taxons ou de types d'impacts, nous allons donc recourir aux cartes et revues systématiques dans le chapitre 3.

Résumé du chapitre 2

Dans ce chapitre nous avons présenté deux cas d'études visant à acquérir des connaissances par une approche expérimentale : 1/ une étude *ex-situ* sur l'impact du bruit anthropique sur les araignées et 2/ une étude *in-situ* menée dans le parc naturel régional des Causses du Quercy sur l'impact de l'éclairage nocturne sur les petits et moyens mammifères.

La première étude montre une diminution des effectifs d'araignées (espèce *Pholcus phalangioides*) dans un compartiment perturbé par du bruit anthropique. Ce résultat sous-entend que la pollution sonore est à même de dégrader la qualité des habitats pour l'espèce étudiée, composants de bases des réseaux écologiques.

La deuxième étude met en évidence que la lumière artificielle est susceptible d'affecter la mobilité de certains mammifères moyens en fonction des espèces et des saisons (blaireau européen et renard roux). Pour ces espèces impactées, la pollution lumineuse peut ainsi potentiellement fragmenter leurs habitats nocturnes et donc affecter en particulier la fonction de corridors des réseaux écologiques.

Par conséquent, ce chapitre fait ressortir que deux perturbations sensorielles d'origine anthropique (lumineuse et sonore) sont à même d'altérer la dynamique spatiale de deux taxons (en outre très différents : araignées et mammifères) ce qui, par extrapolation, laisse imaginer des impacts plus globaux à l'échelle du paysage. Ce constat invite à prendre du recul en se référant à la bibliographie pour disposer d'une vision plus large sur ce type d'impacts. C'est l'objet du chapitre suivant qui mobilisera pour cela les cartes et revues systématiques.

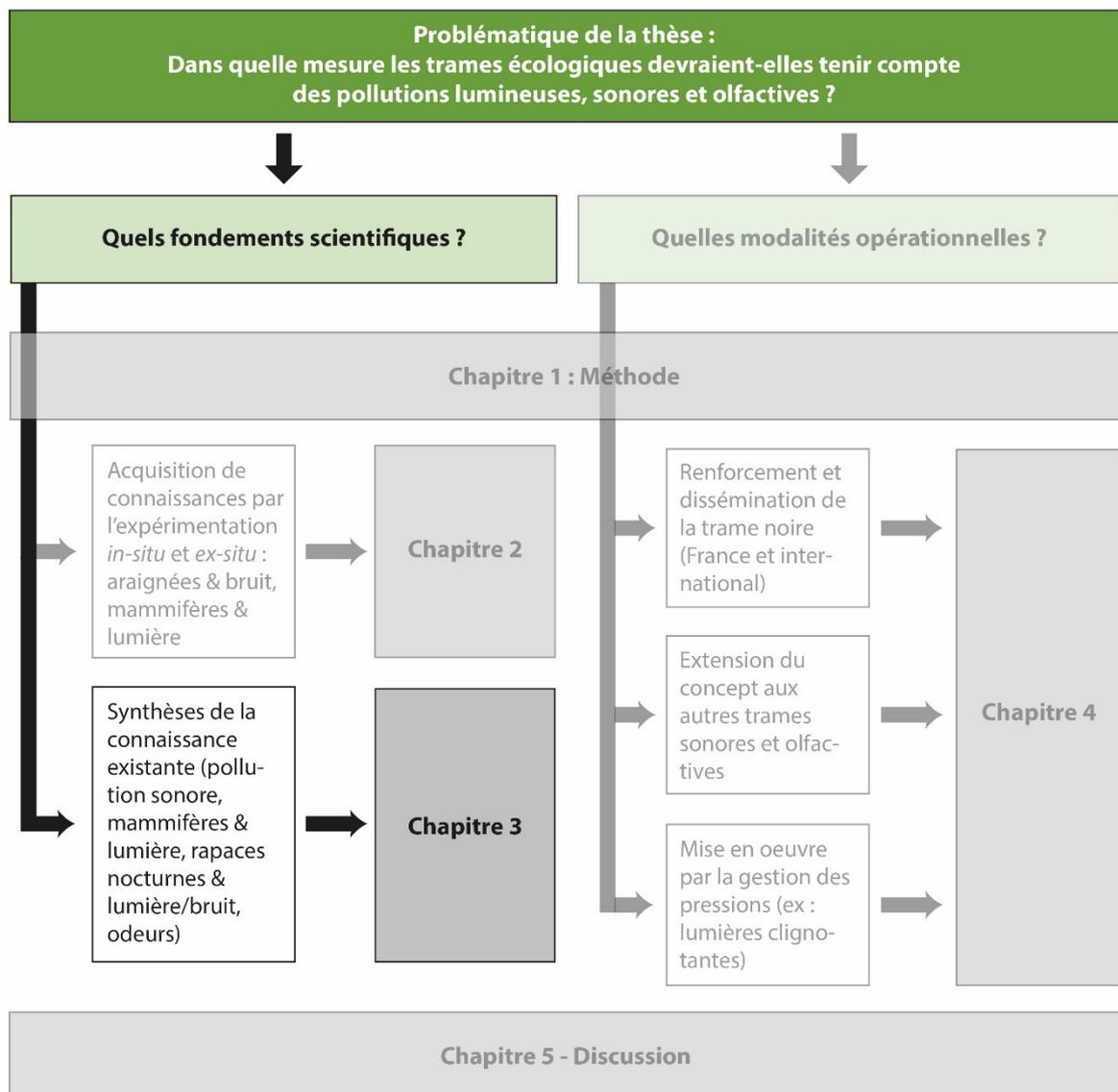
Références citées

- Baylis, K., Honey-Rosés, J., Börner, J., Corbera, E., Ezzine-de-Blas, D., Ferraro, P. J., Lapeyre, R., Persson, U. M., Pfaff, A., & Wunder, S. (2016). Mainstreaming Impact Evaluation in Nature Conservation: Mainstreaming impact evaluation. *Conservation Letters*, 9(1), 58–64. <https://doi.org/10.1111/conl.12180>
- Bo, W. (2018). *The Role of Auditory Cues in Prey Location by the Spider*.
- Botham, J. L., Haddad, C. R., Gryzenhout, M., Swart, V. R., & Bredenhand, E. (2020). High genetic diversity of spider species in a mosaic montane grassland landscape. *PLOS ONE*, 15(6), e0234437. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0234437>
- Canard, A., & Rollard, C. (2015). *À la découverte des araignées*. Dunod, DL 2015.
- Canard, A., & Rollard, C. (2023). *A la découverte des araignées et autres arachnides* (Dunod).
- Chassoulier, C. (2021). *Effet de la lumière artificielle sur le déplacement nocturne de mammifères terrestres* (p. 34). Parc naturel régional des Causses du Quercy.
- Chassoulier, C., & Lankester. (2020). *Impact de la lumière artificielle sur le déplacement des mammifères terrestres nocturnes dans le Parc naturel régional des Causses du Quercy* (p. 24). Parc naturel régional des Causses du Quercy.
- Chevalier, M., Russell, J. C., & Knape, J. (2019). New measures for evaluation of environmental perturbations using Before-After-Control-Impact analyses. *Ecological Applications*, 29(2), e01838. <https://doi.org/10.1002/eap.1838>
- Christie, A. P., Amano, T., Martin, P. A., Shackelford, G. E., Simmons, B. I., & Sutherland, W. J. (2019). Simple study designs in ecology produce inaccurate estimates of biodiversity responses. *Journal of Applied Ecology*, 56(12), 2742–2754. <https://doi.org/10.1111/1365-2664.13499>
- Cooke, S. J., Birnie-Gauvin, K., Lennox, R. J., Taylor, J. J., Rytwinski, T., Rummer, J. L., Franklin, C. E., Bennett, J. R., & Haddaway, N. R. (2017). How experimental biology and ecology can support evidence-based decision-making in conservation: Avoiding pitfalls and enabling application. *Conservation Physiology*, 5(1). <https://doi.org/10.1093/conphys/cox043>
- De Palma, A., Sanchez-Ortiz, K., Martin, P. A., Chadwick, A., Gilbert, G., Bates, A. E., Börger, L., Contu, S., Hill, S. L. L., & Purvis, A. (2018). Challenges With Inferring How Land-Use Affects Terrestrial Biodiversity: Study Design, Time, Space and Synthesis. In *Advances in Ecological Research* (Vol. 58, pp. 163–199). Elsevier. <https://doi.org/10.1016/bs.aecr.2017.12.004>
- Douglazet, M. (2016). *Elaboration d'un protocole d'étude de l'impact de l'éclairage artificiel sur les déplacements des mammifères terrestres nocturnes* (p. 29).
- Evans, J. C., Dall, S. R. X., & Kight, C. R. (2018). Effects of ambient noise on zebra finch vigilance and foraging efficiency. *PLOS ONE*, 13(12), e0209471. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0209471>
- Gomes, D. G. E., Hesselberg, T., & Barber, J. R. (2021). Phantom river noise alters orb-weaving spider abundance, web size and prey capture. *Functional Ecology*, 35(3), 717–726. <https://doi.org/10.1111/1365-2435.13739>
- Hagell, S., Whipple, A. V., & Chambers, C. L. (2013). Population genetic patterns among social groups of the endangered Central American spider monkey (*Ateles geoffroyi*) in a human-dominated landscape. *Ecology and Evolution*, 3(5), 1388–1399. <https://doi.org/10.1002/ece3.547>
- Hurlbert, S. H. (1984). Pseudoreplication and the Design of Ecological Field Experiments. *Ecological Monographs*, 54(2), 187–211. <https://doi.org/10.2307/1942661>
- Komagata, Y., Oe, T., Sekine, T., Kimura, Y., Hirota, S. K., Taguchi, H., & Suyama, Y. (n.d.). Small-scale dispersal and gene flow of the agricultural pest two-spotted spider mite in apple orchards: Implication from landscape ecological and population genetic analyses. *Ecological Research*, n/a(n/a). <https://doi.org/10.1111/1440-1703.12463>
- Le Tallec, T., Hozer, C., Perret, M., & Théry, M. (2024). Light pollution and habitat fragmentation in the grey mouse lemur. *Scientific Reports*, 14(1), 1662. <https://doi.org/10.1038/s41598-024-51853-7>
- Miles, L. S., Dyer, R. J., & Verrelli, B. C. (2018). Urban hubs of connectivity: Contrasting patterns of gene flow within and among cities in the western black widow spider. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, 285(1884), 20181224. <https://doi.org/10.1098/rspb.2018.1224>

- Morley, E. L., Jones, G., & Radford, A. N. (2014). The importance of invertebrates when considering the impacts of anthropogenic noise. *PROCEEDINGS OF THE ROYAL SOCIETY B-BIOLOGICAL SCIENCES*, 281(1776). <https://doi.org/10.1098/rspb.2013.2683>
- Oliveira, F. G., Tapisso, J. T., Von Merten, S., Rychlik, L., Fonseca, P. J., & Mathias, M. D. L. (2021). Behavioral responses of rural and urban greater white-toothed shrews (*Crocidura russula*) to sound disturbance. *Urban Ecosystems*, 24(5), 851–862. <https://doi.org/10.1007/s11252-020-01079-y>
- Ramirez, M. G., & Haakonsen, K. E. (n.d.). Gene flow among habitat patches on a fragmented landscape in the spider *Argiope trifasciata* (Araneae: Araneidae).
- Reed, D. H., Teoh, V.-H., Stratton, G. E., & Hataway, R. A. (2011). Levels of gene flow among populations of a wolf spider in a recently fragmented habitat: Current versus historical rates. *Conservation Genetics*, 12(1), 331–335. <https://doi.org/10.1007/s10592-009-9995-9>
- Rivero, A., Alatalo, R. V., Kotiaho, J. S., Mappes, J., & Parri, S. (2000). Acoustic signalling in a wolf spider: Can signal characteristics predict male quality? *Animal Behaviour*, 60(2), 187–194. <https://doi.org/10.1006/anbe.2000.1452>
- Rovner, J. S. (1967). Acoustic communication in a lycosid spider (*Lycosa rabida walckenaer*). *Animal Behaviour*, 15(2–3), 273–281. [https://doi.org/10.1016/0003-3472\(67\)90012-7](https://doi.org/10.1016/0003-3472(67)90012-7)
- Schwarz, C. J. (2015). *Analysis of BACI experiments*. (p. 104).
- Shamble, P. S., Menda, G., Golden, J. R., Nitzany, E. I., Walden, K., Beatus, T., Elias, D. O., Cohen, I., Miles, R. N., & Hoy, R. R. (2016). Airborne Acoustic Perception by a Jumping Spider. *Current Biology*, 26(21), 2913–2920. <https://doi.org/10.1016/j.cub.2016.08.041>
- Smith, E. P. (2002). BACI design. In A. H. El-Shaarawi & W. W. Piegorsch (Eds.), *Encyclopedia of environmetrics* (Vol. 1, pp. 141–148).
- Smith, E. P., Orvos, D. R., & Cairns Jr., J. (1993). Impact Assessment Using the Before-After-Control-Impact (BACI) Model: Concerns and Comments. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*, 50(3), 627–637. <https://doi.org/10.1139/f93-072>
- Smokorowski, K. E., & Randall, R. G. (2017). Cautions on using the Before-After-Control-Impact design in environmental effects monitoring programs. *FACETS*, 2(1), 212–232. <https://doi.org/10.1139/facets-2016-0058>
- Stafstrom, J. A., Menda, G., Nitzany, E. I., Hebets, E. A., & Hoy, R. R. (2020). Ogre-Faced, Net-Casting Spiders Use Auditory Cues to Detect Airborne Prey. *Current Biology*, 30(24), 5033–5039.e3. <https://doi.org/10.1016/j.cub.2020.09.048>
- Underwood, A. (1991). Beyond BACI: Experimental designs for detecting human environmental impacts on temporal variations in natural populations. *Marine and Freshwater Research*, 42(5), 569. <https://doi.org/10.1071/MF9910569>
- Underwood, A. J. (1992). Beyond BACI: The detection of environmental impacts on populations in the real, but variable, world. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, 161(2), 145–178. [https://doi.org/10.1016/0022-0981\(92\)90094-Q](https://doi.org/10.1016/0022-0981(92)90094-Q)
- Underwood, A. J. (1994). On Beyond BACI: Sampling Designs that Might Reliably Detect Environmental Disturbances. *Ecological Applications*, 4(1), 3–15. <https://doi.org/10.2307/1942110>
- Wilcox, R. S., Jackson, R. R., & Gentile, K. (1996). Spiderweb smokescreens: Spider trickster uses background noise to mask stalking movements. *Animal Behaviour*, 51(2), 313–326. <https://doi.org/10.1006/anbe.1996.0031>
- Wu, C.-H., & Elias, D. O. (2014). Vibratory noise in anthropogenic habitats and its effect on prey detection in a web-building spider. *Animal Behaviour*, 90, 47–56. <https://doi.org/10.1016/j.anbehav.2014.01.006>

CHAPITRE 3

DISPOSER D'UNE VISION PLUS COMPLETE DES IMPACTS DES PRESSIONS SENSORIELLES A L'AIDE DES CARTES ET REVUES SYSTEMATIQUES



Dans le chapitre précédent nous avons vu - à travers des expériences *in-situ* ou *ex-situ* - que des perturbations anthropiques sonores ou lumineuses pouvaient avoir des effets néfastes sur deux taxons, respectivement des araignées et des mammifères terrestres. Nous avons montré que ces effets affectaient à la fois la fonction d'habitat et de corridors, deux fonctions centrales des réseaux écologiques.

Dans ce chapitre nous avons l'objectif de monter en généralité pour disposer d'une vision plus globale sur les impacts des pollutions lumineuse, sonore et olfactive sur la biodiversité, en se référant à la littérature existante. Pour ce faire, nous avons utilisé principalement la méthode des cartes et revues systématiques proposée par la *Collaboration for Environmental Evidence* et décrite dans le chapitre 1 (Section III). Nous avons déployé une stratégie composite basée sur plusieurs niveaux d'investigation (état des lieux ou analyse d'impacts) et différentes combinaisons "population-exposition" (Figure 3.F1).

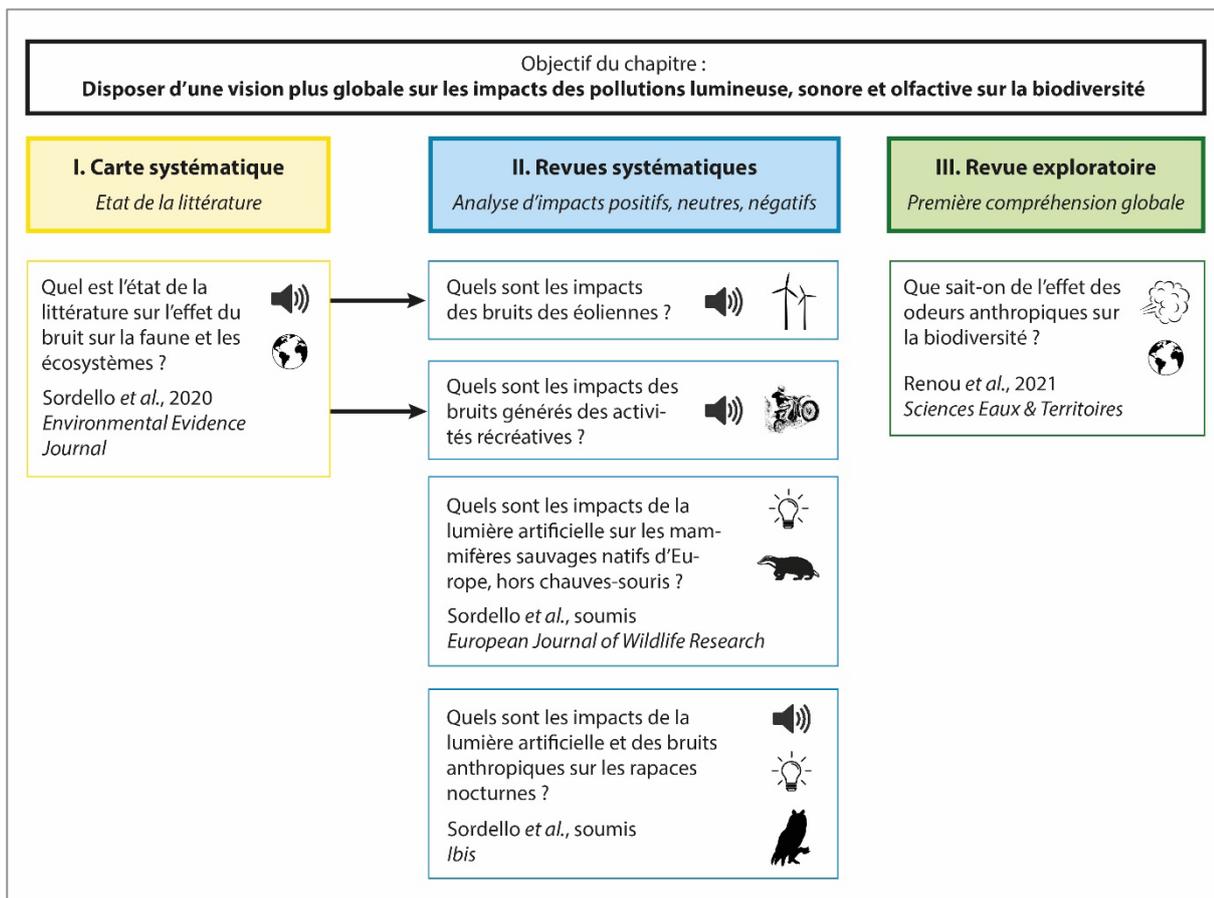


Figure 3.F1 : Stratégie mise en place pour ce chapitre, basée sur différentes cartes et revues
Crédit : Romain Sordello

Nous allons donc présenter :

- la réalisation d'une carte systématique sur la pollution sonore (Section I).
- l'analyse des études issues de cette carte systématique concernant deux sources de bruits : les activités récréatives et les éoliennes terrestres (Section II.A).

- la réalisation d'une revue systématique sur l'impact de la lumière artificielle nocturne sur les mammifères terrestres européens (Section II.B).

- la réalisation d'une revue systématique sur les rapaces nocturnes en considérant l'effet de la Lune, de la lumière artificielle et du bruit anthropique (Section II.C).

Ce chapitre inclura également un état des lieux des effets connus des odeurs anthropiques sur la faune et la flore (Section III).

Nous finirons ce chapitre par une synthèse générale conclusive.

Un résumé est disponible en fin de chapitre.

I. Visualiser l'état des connaissances sur la pollution sonore par la réalisation d'une carte systématique

Nous avons dressé en introduction (Partie 5 Section II.B) le constat qu'il manquait un état des lieux complet et standardisé de la connaissance sur les impacts de la pollution sonore sur la faune. Des revues de littérature ou des méta-analyses ont déjà été publiées mais la plupart ne concernent qu'un seul groupe biologique - par exemple les oiseaux (Patricelli & Blickley, 2006) ou les poissons (Popper & Hastings, 2009) - ou se focalisent sur un type d'impact en particulier - par exemple sur la communication (Duquette et al., 2021; Roca et al., 2016). Par conséquent, nous avons souhaité réaliser une carte systématique afin de disposer d'un panorama plus complet de la connaissance disponible sur ce sujet.

Ce travail a été piloté par PatriNat, en collaboration avec Inrae. Il a été conduit par une équipe d'écologues (Sordello R., Dambry O., Ratel O., Vanpeene S.) accompagnés de documentalistes (Flamerie De Lachapelle F., Leger C.). J'ai assuré la coordination scientifique de ce travail, participé à toutes les phases (construction de la stratégie de recherche, tri, extraction des métadonnées) et conduit la rédaction des publications scientifiques associées.

Dans cet état des lieux nous avons considéré toutes les espèces, toutes les sources de sons artificiels et tous les types d'impacts (biologiques, physiologiques, comportementaux, écologiques, etc.), afin de répondre aux questions suivantes :

Question principale : Quelle est l'étendue de la littérature sur les impacts des bruits d'origine anthropique sur la biodiversité ?

Questions secondaires : Quelles espèces, quels types d'impacts et quelles sources de bruit sont les plus étudiés ? Dans quels pays les études ont-elles été menées ? Quelles caractéristiques les études présentent-elles (*in-situ/ex-situ*, expérimentales/observationnelles, etc.) ?

Pour ce faire, nous avons mis en œuvre une stratégie de recherche de littérature scientifique et grise (allant jusqu'à l'année 2018 incluse) basée sur deux bases académiques, trois moteurs de recherche,

Chapitre 3

des revues préexistantes, un appel à littérature et des sites internet spécialisés. Les documents ont été triés puis un ensemble de données ont été extraites des publications sélectionnées.

Ce travail a fait l'objet de deux articles parus dans la revue *Environmental Evidence Journal* (EEJ) : le protocole de la carte systématique (Sordello et al., 2019) puis la carte systématique en tant que telle (Sordello et al., 2020) présentée ci-après.

La carte systématique comprend un catalogue de près de 1800 publications, une description de ce corpus par des analyses bibliométriques sous la forme de graphiques et de cartes de chaleurs (*clusters* de connaissances) ainsi qu'une discussion.

SYSTEMATIC MAP

Open Access



Evidence of the impact of noise pollution on biodiversity: a systematic map

Romain Sordello^{1*}, Ophélie Ratel¹, Frédérique Flamerie De Lachapelle², Clément Leger³, Alexis Dambry¹ and Sylvie Vanpeene⁴

Abstract

Background: Ecological research now deals increasingly with the effects of noise pollution on biodiversity. Indeed, many studies have shown the impacts of anthropogenic noise and concluded that it is potentially a threat to the persistence of many species. The present work is a systematic map of the evidence of the impacts of all anthropogenic noises (industrial, urban, transportation, etc.) on biodiversity. This report describes the mapping process and the evidence base with summary figures and tables presenting the characteristics of the selected articles.

Methods: The method used was published in an a priori protocol. Searches included peer-reviewed and grey literature published in English and French. Two online databases were searched using English terms and search consistency was assessed with a test list. Supplementary searches were also performed (using search engines, a call for literature and searching relevant reviews). Articles were screened through three stages (titles, abstracts, full-texts). No geographical restrictions were applied. The subject population included all wild species (plants and animals excluding humans) and ecosystems. Exposures comprised all types of man-made sounds in terrestrial and aquatic media, including all contexts and sound origins (spontaneous or recorded sounds, in situ or laboratory studies, etc.). All relevant outcomes were considered (space use, reproduction, communication, etc.). Then, for each article selected after full-text screening, metadata were extracted on key variables of interest (species, types of sound, outcomes, etc.).

Review findings: Our main result is a database that includes all retrieved literature on the impacts of anthropogenic noise on species and ecosystems, coded with several markers (sources of noise, species concerned, types of impacts, etc.). Our search produced more than 29,000 articles and 1794 were selected after the three screening stages (1340 studies (i.e. primary research), 379 reviews, 16 meta-analyses). Some articles ($n = 19$) are written in French and all others are in English. This database is available as an additional file of this report. It provides an overview of the current state of knowledge. It can be used for primary research by identifying knowledge gaps or in view of further analysis, such as systematic reviews. It can also be helpful for scientists and researchers as well as for practitioners, such as managers of transportation infrastructure.

Conclusion: The systematic map reveals that the impacts of anthropogenic noises on species and ecosystems have been researched for many years. In particular, some taxonomic groups (mammals, birds, fishes), types of noise (transportation, industrial, abstract) and outcomes (behavioural, biophysiological, communication) have been studied more than others. Conversely, less knowledge is available on certain species (amphibians, reptiles, invertebrates), noises (recreational, military, urban) and impacts (space use, reproduction, ecosystems). The map does not assess the impacts of anthropogenic noise, but it can be the starting point for more thorough synthesis of evidence. After a

*Correspondence: romain.sordello@mnhn.fr

¹ UMS Patrimoine Naturel (PATRINAT), OFB-CNRS-MNHN, 36 rue

Geoffroy-Saint-Hilaire CP41, 75005 Paris, France

Full list of author information is available at the end of the article



© The Author(s) 2020. This article is licensed under a Creative Commons Attribution 4.0 International License, which permits use, sharing, adaptation, distribution and reproduction in any medium or format, as long as you give appropriate credit to the original author(s) and the source, provide a link to the Creative Commons licence, and indicate if changes were made. The images or other third party material in this article are included in the article's Creative Commons licence, unless indicated otherwise in a credit line to the material. If material is not included in the article's Creative Commons licence and your intended use is not permitted by statutory regulation or exceeds the permitted use, you will need to obtain permission directly from the copyright holder. To view a copy of this licence, visit <http://creativecommons.org/licenses/by/4.0/>. The Creative Commons Public Domain Dedication waiver (<http://creativecommons.org/publicdomain/zero/1.0/>) applies to the data made available in this article, unless otherwise stated in a credit line to the data.

critical appraisal, the included reviews and meta-analyses could be exploited, if reliable, to transfer the already synthesized knowledge into operational decisions to reduce noise pollution and protect biodiversity.

Keywords: Man-made sounds, Anthropogenic sounds, Auditory masking, Acoustic stimuli, Traffic, Urbanization, Species loss, Natural habitats, Ecosystems

Background

For decades, biodiversity has suffered massive losses worldwide. Species are disappearing [1], populations are collapsing [2], species' ranges are changing (both shrinking and expanding) at unprecedented rates [3] and communities are being displaced by invasive alien species [4]. All of the above is caused by human activities and scientists regularly alert the international community to our responsibility [5]. In particular, urban growth is one of the major reasons for biodiversity loss [6, 7] in that it destroys natural habitats, fragments the remaining ecosystems [8] and causes different types of pollution, for example, run-off, waste and artificial light impacting plants and animals [9, 10]. Similarly, man-made sounds are omnipresent in cities, stemming from traffic and other activities (industrial, commercial, etc.) [11] and they can reach uninhabited places [12]. Anthropogenic noise can also be generated far from cities (e.g. tourism in a national park, military sonar in an ocean, civil aircraft in the sky).

Many studies have shown that such sounds may have considerable impact on animals. However, sound is not a problem in itself. A majority of species hear and emit sounds [13]. Sounds are often used to communicate between partners or conspecifics, or to detect prey or predators. The problem arises when sounds turn into "noise", which depends on each species (sensitivity threshold) and on the type of impact generated (e.g. disturbances, avoidance, damage). In this case, we may speak of "noise pollution". For instance, man-made sounds can mask and inhibit animal sounds and/or animal audition and it has been shown to affect communication [14], use of space [15] and reproduction [16]. This problem affects many biological groups such as birds [17], amphibians [18], reptiles [19], fishes [20], mammals [21] and invertebrates [22]. It spans several types of ecosystems including terrestrial [23], aquatic [24] and coastal ecosystems [25]. Many types of sounds produced by human activities can represent a form of noise pollution for biodiversity, including traffic [26], ships [27], aircraft [28] and industrial activities [29]. Noise pollution can also act in synergy with other disturbances, for example light pollution [30].

Despite this rich literature, a preliminary search did not identify any existing systematic maps pertaining to this issue. Some reviews or meta-analyses have been

published, but most concern only one biological group, such as Morley et al. [31] on invertebrates, Patricelli and Blickley [32] on birds and Popper and Hastings [33] on fishes. Other syntheses are more general and resemble somewhat a systematic map, but their strategies seem to be incomplete. For instance, Shannon et al. [34] performed their literature search on only one database (ISI Web of Science within selected subject areas) and did not include grey literature. As another example, we can cite Rocca et al. in 2016, a meta-analysis that limited its population to birds and amphibians and its outcome to vocalization adjustment [35]. As a consequence, a more comprehensive map, covering all species and ecosystems, all sources of man-made sounds and all outcomes, and implementing a deeper search strategy (e.g. several databases, grey literature included) is needed to provide a complete overview for policy and practice.

This report presents a systematic map of evidence of the impact of noise pollution on biodiversity based on an a priori method published in a peer-reviewed protocol [36]. It describes the mapping process and the evidence base. It includes aggregate data and tables presenting the characteristics of the selected articles to highlight gaps in the literature concerning the issue. A database was produced in conjunction with this report, containing metadata for each selected article including key variables (species, types of sound, effects, etc.).

Stakeholder engagement

The current systematic map is managed by the UMS Patrimoine Naturel joint research unit funded by the French Biodiversity Agency (OFB), the National Scientific Research Center (CNRS) and the National Museum of Natural History (MNHN), in a partnership with INRAE. Our institutions act on behalf of the French Ecology Ministry and provide technical and scientific expertise to support public policies on biodiversity.

We identified noise pollution as an emergent threat for species and ecosystems that public authorities and practitioners will have to mitigate in the coming years. Indeed, for decades, noise regulations have focused primarily on the disturbances for humans, but we expect that public policies for biodiversity conservation will start to pay more attention to this threat. Already, in 1996, for the first time, the European Commission's Green Paper on Future Noise Control Policy dealt with noise pollution

Table 1 Components of the systematic map

Population	All wild species (plants, animals, but excluding humans) and ecosystems
Exposure	All anthropogenic sounds (e.g. traffic, urban, aircraft, industry, ships, etc.) in all environments and media (terrestrial, aquatic), for all contexts and origins (spontaneous or recorded, in situ or in the lab, etc.) and for all types of sound (including ultrasounds, infrasounds, etc.)
Comparator	Conditions before and after exposure to sound (temporal comparator) or population exposed and not exposed to sound (spatial comparator)
Outcomes	All outcomes related to the studied population, including but not restricted to biology/physiology (e.g. heart rate), use of space (e.g. species distribution, individual movements), intra- and interspecific communication (e.g. song frequencies), species reproduction, ecosystem composition (e.g. species richness, abundance)

from the point of view of environmental protection. Quiet areas are also recommended to guarantee the tranquility of fauna in Europe [37]. Since 2000 in France, an article in the Environmental Code (art. L571-1) has contained the terms “harms the environment” with respect to disturbances due to noise. To achieve these objectives, a knowledge transfer from research to stakeholders is needed for evidence-based decisions. We expect that concern for the impacts of noise pollution on biodiversity will develop along the same lines that it did for light pollution, which is now widely acknowledged by society. Anticipating this progress, we proposed to the French Ecology Ministry that we produce a systematic map of the impacts of noise on biodiversity in view of drafting a report on current knowledge and identifying sectors where research is needed to fill in knowledge gaps.

Objective of the review

The objective of the systematic map is to provide a comprehensive overview of the available knowledge on the impacts of noise pollution on species and ecosystems and to quantify the existing research in terms of the taxonomic groups, sources of noise and impact types studied.

The systematic map covers all species and ecosystems. In that we are currently not able to say exactly when a sound becomes a noise pollution for species (which is precisely why a systematic map and reviews are needed on this topic), this map covers all man-made sounds, regardless of their characteristics (e.g. frequency, speed, intensity), their origin (road traffic, industrial machines, boats, planes, etc.), their environment or media (terrestrial, aquatic, aerial) and their type (infrasound, ultrasound, white noise, etc.), and in most cases here uses the term “noise” or “noise pollution”. It does not include sounds made by other animals (e.g. chorus frogs) or natural events (e.g. thunder, waterfalls). The systematic map deals with all kinds of impacts, from biological to ecological impacts (use of space, reproduction, communication, abundance, etc.). It encompasses in situ studies as well as ex situ studies (aquariums, laboratories, cages,

etc.). The components of the systematic map are detailed in Table 1.

The primary question is: what is the evidence that man-made noise impacts biodiversity?

The secondary question is: which species, types of impacts and types of noise are most studied?

Methods

The method used to produce this map was published in an a priori peer-reviewed protocol by Sordello et al. [36]. Deviations are listed below. The method follows the Collaboration for Environmental Evidence (CEE) Guidelines and Standards for Evidence Synthesis in Environmental Management [38] unless noted otherwise, and this paper conforms to ROSES reporting standards [39] (see Additional file 1).

Deviation from the a priori protocol published by Sordello et al. [36]

Method enhancements

We reinforced the search strategy with:

- a search performed on both CORE and BASE, whereas the protocol was limited to a search on only one of these two search engines,
- export of the first 1000 hits for each search string run on Google Scholar, whereas the protocol foresaw the export of the first 300 hits,
- extraction of the entire bibliography of 37 key reviews selected from the previously provided corpus whereas the protocol did not foresee this option.

Method downgrades

Because of our resource limitations:

- we could not extract the design comparator (e.g. CE, BAE, BACE),
- we could not split each article included in the map into several entries (i.e. a book with several chapters, a proceeding with multiple abstracts, a study

with several species, sources of noise or outcomes). Consequently, we coded the multiple aspects of these articles on one line in the map database.

Search for articles

Languages

Searches were performed using exclusively English search terms. The list of search terms is presented below (see “[Search string](#)”).

Only studies published in English and in French were included in this systematic map, due to limited resources and the languages understood by the map team.

Search string

The following search string was built (see Additional file 2, section I for more details on this process):

((TI=(noise OR sound\$) OR TS=(“masking auditory” OR “man-made noise” OR “anthropogenic noise” OR “man-made sound\$” OR “music festival\$” OR ((pollution OR transportation OR road\$ OR highway\$ OR motorway\$ OR railway\$ OR traffic OR urban OR city OR cities OR construction OR ship\$ OR boat\$ OR port\$ OR aircraft\$ OR airplane\$ OR airport\$ OR industr* OR machinery OR “gas extraction” OR mining OR drilling OR pile-driving OR “communication network\$” OR “wind farm\$” OR agric* OR farming OR military OR gun\$ OR visitor\$) AND noise))) AND TS=(ecolog* OR biodiversity OR ecosystem\$ OR “natural habitat\$” OR species OR vertebrate\$ OR mammal\$ OR reptile\$ OR amphibian\$ OR bird\$ OR fish* OR invertebrate\$ OR arthropod\$ OR insect\$ OR arachnid\$ OR crustacean\$ OR centipede\$)).

Comprehensiveness of the search

A test list of 65 scientific articles was established (see Additional file 2, section II) to assess the comprehensiveness of the search string. The test list was composed of the three groups listed below.

1. Forty relevant scientific articles identified by the map team prior to the review.
2. Eight key articles identified using three relevant reviews: Brumm, 2010 (two articles) [40], Cerema, 2007 (three articles) [41] and Dutilleux and Fontaine, 2015 (three articles) [42].
3. Seventeen studies not readily accessible or indexed by the most common academic databases, submitted by subject experts contacted prior to the review (29 subject experts were contacted, 7 responded).

Bibliographic databases

The two databases below were searched (see Additional file 2, section III for more details on database selection):

- “Web of Science Core Collection” on the Web of Science platform (Clarivate) using the access rights of the French National Museum of Natural History, using the search string described above. The search covered SCI-EXPANDED, SSCI, A&HCI, CPCI-S, CPCI-SSH, BKCI-S, BKCI-SSH, ESCI and CCR-EXPANDED (see Additional file 2, section III for the complete list of citation indexes). A first request was run on 14 December 2018, without any timespan restriction, and returned 7859 citations. Secondly, an update request, restricted to 2019, was performed, using the same search string and citation indexes, on 6 May 2020, to collect the documents published in 2019. 685 citations were exported.
- Scopus (Elsevier). The search string described above was adapted to take into account differences in the search syntax (see Additional file 2, section IV). A first search was run on 14 December 2018, without any timespan restriction, using the access rights of the University of Bordeaux and returned 11,186 citations. Secondly, a new request restricted to 2019 was performed on 6 May 2020, using the same search string, using the access rights of the CNRS, to collect the documents published in 2019. 859 citations were exported.

Web-based search engines

Additional searches were undertaken using the three following search engines (see Additional file 2, section V for more details):

- Google Scholar (<https://scholar.google.com/>). Due to the limitations of Google Scholar, four search strings were constructed with English terms to translate the search string used for the bibliographic databases described above in a suitable form for Google Scholar. The first searches were performed on 11 June 2019 and the first 1000 citations (as a maximum, when available), sorted by citation frequency, were exported to a .csv file for each of the four search strings. Secondly, an update search was performed on 6 May 2020 with the same four search strings to collect the documents published in 2019; all hits (110) were exported;
- BASE (<https://www.base-search.net>). Searches were performed on 12 April 2019. Given certain limitations of this search engine (maximum number of

string characters), the search string built for the bibliographic databases described above was split into two search strings. Searches were performed on the titles of the articles, with no restriction to open access articles, on all types of documents and without any timespan restriction. The first 300 citations, sorted by relevance, were exported for each of the two search strings to a .csv file;

- CORE (<https://core.ac.uk/>). Searches were performed on 12 February 2019. The search engine allowed the use of the original search string used for the bibliographic databases. Searches were performed on the title of the articles and without any timespan restriction. The first 327 articles were manually downloaded, excepting the duplicates and the dead links.

Specialist websites

The following websites were manually searched for relevant articles, including grey literature:

- Achieve Quieter Oceans by shipping noise footprint reduction website: <http://www.aquo.eu/>.
- Association for biodiversity conservation: <http://www.objectifs-biodiversites.com>.
- Document portal of the French Ecology Ministry: <http://www.portail.documentation.developpement-durable.gouv.fr/>.
- Document database of the French General commission for sustainable development: <http://temis.documentation.developpement-durable.gouv.fr/>.
- European Commission websites: <http://ec.europa.eu/> and <http://publications.jrc.ec.europa.eu/>.
- European parliament website: <http://www.europarl.europa.eu/>.
- French forum against noise: <https://assises.bruit.fr/>.
- Information and Documentation Center on Noise: <http://www.bruit.fr>.

We collected nine articles from these specialist websites that we included in the mapping process.

Supplementary searches

A call for literature was conducted via different channels from January 2019 to April 2019 to find supplementary literature, in particular non peer-reviewed articles, published in French or in English.

Specialized organizations were contacted via their networks, their web forums or their mailing lists:

- the “IENE—Infra Eco Network Europe” (<http://www.iene.info/>),

- the French program on transportation infrastructure ITTECOP “Infrastructures de Transports Terrestres, ECOSystèmes et Paysages” (<http://www.ittecop.fr/>),
- the French national council for the protection of nature “Conseil national de protection de la nature (CNP)”;
- the Green and blue infrastructure policy, a French public policy (<http://www.trameverteetbleue.fr/>),
- the “Société Française d’Ecologie” (<https://www.sfecologie.org/>),
- the French national mailing list EvolFrance managed by INRAE on biological evolution and biodiversity (https://www6.inra.fr/reid_eng/News/EvolFrance).

The following social media were also used to alert the research community to the systematic map and to request non peer-reviewed articles: ResearchGate (<http://www.researchgate.net>), Twitter (<http://www.twitter.com>), LinkedIn (<http://www.linkedin.com>).

A total of 83 articles were sent to us in response to the call for literature.

Bibliographies from relevant reviews

After having collected the literature from the different sources described above, we selected 37 relevant reviews from our corpus. Then, we extracted all their bibliographic references, resulting in 4025 citations (see the list of the 37 reviews and their corresponding number of extracted citations in Additional File 3). Among these citations we excluded all duplicates (intra-duplicates and duplicates between these bibliographies and our previous literature collection). We screened the titles of the remaining citations, we retrieved the pdf file of the selected titles and then we screened their full-texts.

Testing the comprehensiveness of the search results

Among the 65 articles included in the test list, the number of articles retrieved from the main sources are (see Additional file 4 for more details on the comprehensiveness values): WOS CC 55, Scopus 56, Google Scholar 41, CORE 5, BASE 3, Relevant reviews 43.

The low comprehensiveness levels reached with CORE and BASE can be explained by the fact that these two search engines index mostly grey literature (they were included in the search strategy for this reason) such as reports, theses or books, whereas this type of literature is absent from the test list that mainly contains journal articles.

The overall comprehensiveness of the map search strategy is 95% (62 articles out of the 65 articles in the test list were retrieved by the different bibliographic sources, see in Additional file 4 the 3 unretrieved articles).

Table 2 Inclusion/exclusion criteria for the three-stage screening process

Population	We included all ecosystems and wild species, plants and animals, terrestrial, aquatic or amphibious, including captive populations (e.g. pandas in zoos) We excluded humans and domestic/non-wild species (e.g. cats, dogs, laboratory rats, etc.)
Exposure	We included all man-made sounds whatever the environment or media (terrestrial, aquatic) and the type of sounds (infrasounds, ultrasounds, etc.), including artificially recreated sounds (e.g. recorded road noise) and even abstract sounds (e.g. white noise produced by a computer) We excluded all natural sounds (e.g. chorus frogs, wind, storms, waterfalls)
Outcomes	We included all outcomes related to the included populations, including but not restricted to biology/physiology (e.g. heart rate), use of space (e.g. species distribution, individual movements), intra and interspecific communication (e.g. song frequencies), species reproduction, ecosystem composition (e.g. species richness, abundance)

Manually added articles

Finally, some articles were added manually to the corpus:

- the 3 articles included in the test list that were not retrieved by the search strategy,
- 36 relevant articles identified by the team that were found in other publications, but not retrieved by the search strategy. For example, these articles were detected in proceedings or books from which other articles had already been added to the map and that we discovered during the screening process or the full-text collection.

Duplicate removal

Duplicate removal was carried out throughout the mapping process using Excel (duplicate conditional formatting and visual identification line by line). Duplicates were removed from each corpus (e.g. intra Scopus duplicates) and between bibliographic sources (e.g. duplicates between Scopus and Google Scholar). The selected citation was systematically the one from Web of Science Core Collection because the metadata linked to the citations extracted from this database are more complete compared to the Scopus database and supplementary literature sources (BASE, CORE, Google Scholar, call for literature).

Article screening and study-eligibility criteria**Screening process**

Using the predefined inclusion/exclusion criteria detailed below, all articles were screened using Excel, first on titles, then on abstracts and finally on the full-texts.

When there was any doubt regarding the presence of a relevant inclusion criterion or if there was insufficient information to make an informed decision, articles were retained for assessment at a later stage. In particular, articles retained after title screening, but that did not have an abstract were immediately transferred to full-text

screening. Given that titles and abstracts in grey literature do not conform to scientific standards, assessment of grey literature was performed during the full-text screening phase. Care was taken to ensure that reviewers never screened their own articles.

The three screening stages were conducted by three reviewers (RS, SV, AD). To assess the consistency of the inclusion/exclusion decisions, a Randolph's Kappa coefficient was computed before screening the full search results. To that end, a set of articles was randomly selected (respectively composed of 200 articles for title screening, 20 articles for abstract screening and 15 articles for full-text screening) and screened by each reviewer independently. The process was repeated until reaching a Kappa coefficient value higher than 0.6. But even after reaching the necessary Kappa value, all disagreements were discussed and resolved before beginning the screening process.

During calibration of the map protocol, a scoping stage was conducted in the "Web of Science Core Collection" and the three stages of the screening process were tested by one reviewer (RS) in order to refine the eligibility criteria. For these articles, a second reviewer (SV) examined all the rejected articles. Disagreements were discussed and, in some cases, articles were re-included. At the title screening stage, 4692 titles rejected by RS were checked by SV and 156 (3%) were re-included. At the abstract screening stage, 180 abstracts rejected by RS were checked by SV and none were re-included. At the full-text screening stage, 95 full-texts rejected by RS were checked by SV and none were re-included.

Eligibility criteria

Article eligibility was based on the list of criteria detailed in Table 2, with no deviation from the a priori protocol.

The language was considered as an eligibility criteria only at the full-text screening stage. This means that if an article had an abstract written in another language than French or English, it was not excluded for this reason and it was transferred to the full-text screening stage.

Table 3 Examples of irrelevant articles with reason of exclusion

Reference	Title	Reason of exclusion	Explanation
[43]	Predictions of Taylor's power law, density dependence and pink noise from a neutrally modeled time series	D	Statistic noise
[44]	The effects of noise due to random undetected tilts and paleosecular variation on regional paleomagnetic directions	D	Statistic noise
[45]	Noise stress and human pain thresholds: divergent effects in men and women	P	Humans
[46]	The effect of high level sound on hearing sensitivity, cochlear sensorineuroepithelium and vasculature of the Chinchilla	P	Domestic biodiversity (chinchillas)
[47]	Effects of stressful noise on eating and non-eating behavior in rats	P	Laboratory rats (Sprague-Dawley rat)
[48]	Study on environment effect of construction in Huairou District	P	No population (noise assessment)
[49]	Sound source segregation in grey treefrogs: spatial release from masking by the sound of a chorus	E	Noise emitted from animals (chorus frogs)
[50]	Modification of humpback whale social sound repertoire and vocal source levels with increased noise	E	Natural noise (wind background noise)
[51]	General review of protocols and guidelines for minimizing acoustic disturbance to marine mammals from seismic surveys	O	Guidelines for mitigation
[52]	Investigation of the traffic noise attenuation provided by roadside green belts	O	Vegetation as anti-noise barrier

During the three screening stages, rejected articles were systematically classified into four categories (see Table 3 for examples). When an article topic obviously lay outside the scope of this map, it was marked "D" (for Diverse); otherwise it was marked P for irrelevant Population, E for irrelevant Exposure or O for irrelevant Outcome.

Study-validity assessment

No study validity assessment was performed because the intention of the map was not to examine the robustness of the study designs. Critical appraisals of study validity are usually conducted in the case of systematic reviews, not for systematic maps.¹

Data-coding strategy

All the articles passing the three screening stages were included in the mapping database, apart from those published in 2019 or 2020. This is because some literature searches did not cover 2019 and others covered only a part of it. Consequently, we decided not to include articles published in 2019 (or in 2020) to maintain consistency in the map statistics. Accepted full-texts published in 2019 or 2020 were not coded and were grouped in an additional file for a possible later update of the map.

Each article included in the map was coded based on the full-text using keywords and expanded comment fields describing various aspects. The key variables are:

Article description:

- Article source (WOS research, Scopus research, Google Scholar research, etc.);
- Basic bibliographic information (authors, title, article date, journal, DOI, etc.);
- Language (English/French);
- Article type (journal article, book, thesis, conference object, etc.);
- Article content (four possibilities: study, review, meta-analysis, other). A study consists of an experiment or an observation, it can be field based (in situ or ex situ) or model based. A review is a collection of studies, based or not on a standardized method. A meta-analysis is a statistical analysis based on several previously published studies or data;

Article characteristics:

- Type of population (taxonomic groups). First, we classified the articles according to four taxa: prokaryotes, vertebrates, invertebrates and plants. Then, for vertebrates and invertebrates, we classified the articles as concerning respectively amphibians/birds/fishes/mammals/reptiles/others or arachnids/crustaceans/insects/mollusks/others. This classification is based on different prior evidence syntheses on noise pollution [34, 53, 54], including more details concerning invertebrates. In addition, it is usual in biodiversity documentation and facilitates understanding by stakeholders;
- Type of exposure (sources of noise, see Fig. 1 for more details);

¹ <http://www.environmentalevidence.org/guidelines/section-8>.

	Urban noise	Noise coming from cities and urbanization in general
	Transportation noise	Noise coming from all types of civil transportation activities including cars/trains, aircraft (helicopters, airplanes, etc.) and boats (or vessels/ships)
	Industrial noise	Noise coming from all types of industrial activities (mining, pile-driving, construction, commercial fishing, wind parks, aquaculture, etc.)
	Recreational noise	Noise coming from recreational activities (visitors to a zoo, surf, music festival, sport fishing, tourist disturbance, etc.)
	Military noise	Noise coming from military activities (water gun, sonic booms, explosion, jets and aircraft, naval sonar, etc.)
	Abstract noise	All types of abstract noise produced by computers (warning sounds, acoustic stimuli, pingers, pulses, tones, white noise, etc.)
Other sources of noise		All other sources of noise (aerators, aquaria filters, human voices, dog barks, etc.)

Fig. 1 Categories to code the sources of noise (exposure)

	Space use	All impacts on space use (species distribution, territory delimitation, etc.)
	Communication	All impacts on communication (song rate, song frequency, etc.)
	Biology/Physiology	All biological or physiological impacts at molecular, cellular or organic level (heart rate, skin appearance, hormonal level, etc.)
	Reproduction	All impacts on reproduction (parental care, nesting success, number of eggs, fledgling survival, etc.)
	Behaviour	All behavioural impacts (social play, foraging, movements, vigilance, antipredator behavior, etc.)
	Ecosystem	All impacts at ecosystem levels (species abundance, species richness, species interactions, etc.)
	Other	All other types of impacts (catch rate, genetics, etc.)

Fig. 2 Categories to code the impacts of noise (outcomes)

- Type of outcomes (types of impacts, see Fig. 2 for more details).

Here again, to categorize the exposure (sources of noise) and the outcomes (types of impacts), we used previously published evidence syntheses on noise pollution and biodiversity, in particular the review by Shannon et al. (2016) (see in this publication Table 2, page 988 on

the sources of noise and Table 3, page 989 on the impacts of noise) [34].

For studies only:

- Country where the study was conducted;
- Type of habitat (terrestrial or aquatic);
- Study context: in situ (field)/ex situ (laboratory, aquariums, etc.);

- Experimental (causal)/observational (correlative) study;
- Origin of noise (artificial, real, recorded).

These metadata were coded according to an a priori codebook (see Additional file 6 in Sordello et al. [36]) that was marginally adjusted. The final version of this codebook is included as a sheet in the provided database file (see below the corresponding Additional file 9).

As far as possible, controlled vocabularies were used to code the variables (e.g. article type, dates, country, etc.), using thesauri or ISO standards (e.g. ISO 639-1 for the language variable and the ISO 3166-1 alpha 3 code for the country).

Coding was performed by three coders (OR, AD and RS). Because of time and resource limitations in our project, we could not undertake double coding and not all the articles could be coded by a single coder. Coding was carried out by three persons who successively coded a part of the articles. RS began, AD continued and OR finished. One coder coded all variables for the articles included in his/her group of articles (i.e. an article was not coded by several coders). There was no overlap in article coding. To understand the coding rules, explanation was given by RS to AD and OR before they started to code their group of articles. Also, to better understand the coding rules, AD could use the articles previously coded by RS and OR could use the articles previously coded by RS and AD. The three coding steps were monitored by RS who discussed with the two other coders in case of doubt. Finally, when the three groups of articles had been coded, RS reviewed the entire database to identify any errors and homogenize the terminology.

Data-mapping method

By cross-tabulating key meta-data variables (e.g. population and outcomes), summary figures and tables of the article characteristics were produced for this map report to identify knowledge gaps (un- or under-represented subtopics that warrant further primary research) and knowledge clusters (well-represented subtopics that are amenable to full synthesis by a systematic review). Based on these results, recommendations were made on priorities for policy makers, practitioners and research.

Results

Literature searches and screening stages

During the screening process, reviewers did not screen articles that they had authored themselves, except the protocol of this systematic map and it was excluded during the title-screening stage.

The ROSES flow diagram below (Fig. 3) provides an overview of the screening process and shows the volumes

of articles at the different stages. Detailed screening results are explained in Additional file 5 and illustrated with a full flow diagram in Additional file 6. The list of all collated and screened articles is provided as an Excel sheet attached to this map report (Additional file 7). It contains information on the three screening stages (names of screeners, date of screening, inclusion/exclusion decisions, reason for exclusion, etc.). This file was drafted according to a codebook that describes each variable and the available values and that is included as a sheet in the provided file. In a separate sheet, it also contains the list of excluded full-texts and the reason for exclusion.

Among the 29,027 articles initially collected, 9482 were deleted because they were duplicates, 14,503 were excluded on titles, 947 on abstracts and 1262 on full-texts. A total of 1887 articles were definitively selected after the three screening stages. Among them, 1746 were included in the map to be coded (with 48 more articles manually added or coming from specialist websites) and 141 were grouped in a separate additional file because they were published in 2019–2020 (Additional file 8). The systematic-map database contains 1794 relevant articles on the impacts of anthropogenic noises on species and ecosystems (Additional file 9), of which 19 are written in French and 1775 in English.

General bibliometrics on the database

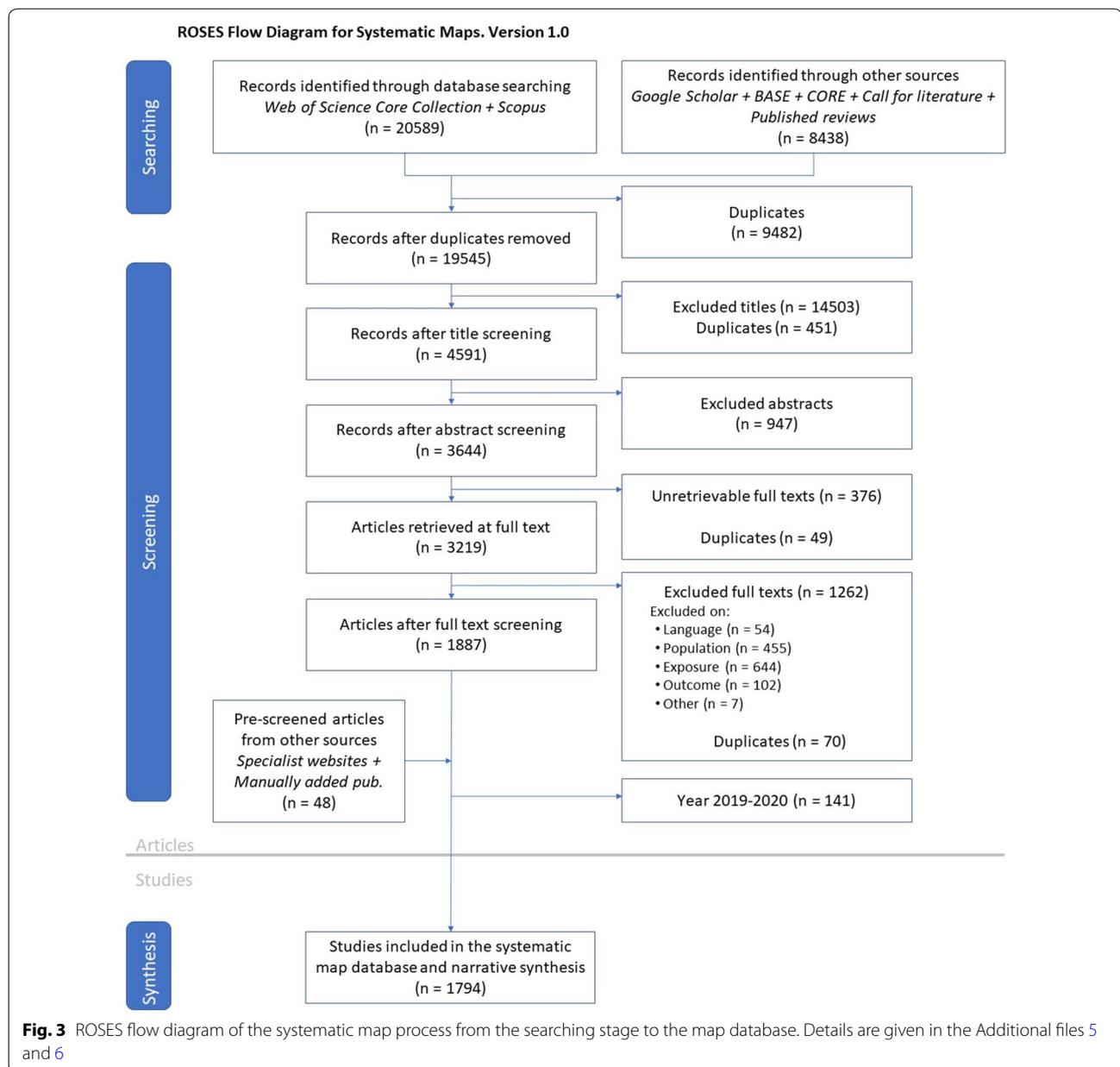
Article sources

The systematic-map database is composed of 1794 articles that come (see Table 4):

- mainly from bibliographic databases: 65% (48% from WOS CC and 17% from Scopus);
- from the bibliography of relevant reviews in a significant proportion: 19%;
- from web-based search engines: 12% (in particular 8% from Google Scholar).

Articles coming from the call for literature or the specialist websites and manually added articles represent less than 5% of the map.

Regarding the efficiency of the searches, the call for literature, CORE search engine and Web of Science CC database stand out as the most relevant sources of bibliography for this map (Table 4). For instance, 27% of the literature received from the call was included in the map as was 15% from CORE, however these two sources represent a very small part of the final map (1% and 3%, respectively). On the contrary, articles collected from Scopus represent 17% of the final map whereas only 3% of the total number of articles collected from this database were actually relevant. Concerning the key reviews from



which citations were extracted, some of these reviews proved to be very useful for the map. For instance, 30% of the bibliography (47 articles) from Gomez et al. [55] were included in the map (see Additional file 3 for the percentage of extracted/included citations for each key review).

Article types and contents

Figure 4a shows the distribution of article types. The systematic-map database is mainly composed of journal articles (1333, which represent more than 74%). The second highest proportions of article types in the map are

book chapters and reports that each represent 8% of the map.

Figure 4b shows the distribution of article contents. The systematic-map database is mainly composed of studies (1340, which represent more than 75% of the map), then, reviews (379, 21%) and meta-analyses (16, 1% with one article that is a mixed review/meta-analysis).

Not surprisingly, the majority of studies (1096/1340, 82%) and meta-analyses (13/16, 81%) were published as journal articles. Reviews are more spread over the different types of bibliographic sources even if they

Table 4 Selection rate for the different bibliographic sources

Type of bibliographic sources	Bibliographic sources	Exported citations (A)	Included articles after screening stages		
			Systematic map (B)	2019–2020 group (C)	Total ratio regarding exported citations (B + C)/A (%)
Bibliographic databases	Web of Science Core Collection	8544 (7859 ^a + 685 ^b)	860 (48%)	115 (82%)	11
	Scopus	12045 (11,186 ^a + 859 ^b)	306 (17%)	18 (13%)	3
	Total	20,589	1166 (65%)	133 (9%)	6
Web-based search engines	Google Scholar	3403 (3293 ^a + 110 ^b)	143 (8%)	4 (3%)	4
	BASE	600	25 (1%)	3 (2%)	5
	CORE	327	50 (3%)	0	15
	TOTAL	4330	218 (12%)	7 (5%)	5
Call for literature		83	21 (1%)	1 (< 1%)	27
Bibliographies of relevant reviews		4025	341 (19%)	0	8
Specialist websites		9	9 (< 1%)	0	100
Other manually included articles		39	39 (2%)	0	100
TOTAL		29,075	1794	141	7

High score (in bold); low score (in italic)

^a First search until 2018

^b Update 2019–2020

are also mainly published as journal articles (186/379, 49%).

Chronological distribution

The systematic-map database contains articles from 1932 to 2018 included. Figure 5 shows that production truly started around 1970 and then strongly increased starting around 2000 (Fig. 5).

Map characteristics on the population, exposure and outcomes

Taxonomic groups

The systematic map contains articles almost exclusively on vertebrates (1641/1794, 91%). Invertebrates represent 9% of the map and plants and prokaryotes together form less than 1% (however, it should be noted here that our search string did not include “plant” nor “prokaryote” which may partly explain these results).

Mammals, birds and fishes are the three most studied taxonomic groups in the map (see Fig. 6), with respectively 778/1794 (43%), 524/1794 (29%) and 437/1794 documents (24%) (the sum of mammals, birds and fishes exceeds the number of vertebrates because one article counted as “vertebrates” can include several vertebrate sub-groups).

These observed patterns regarding the population for the whole map are the same for studies and for reviews/

meta-analyses. Mammals, birds and fishes are also the three taxonomic groups most considered in the studies (respectively 40%, 28% and 22%) and in the reviews/meta-analyses (respectively 52%, 33%, 30%).

Among invertebrates, crustaceans represent the most examined group (4% of the map, 3% of the studies, 6% of the reviews/meta-analyses) followed closely by mollusks.

Sources of noise

For 69 articles (4%), we could not precisely code the source of noise in any exposure class. Indeed, these articles use imprecise expressions such as “anthropogenic noise”. Among the others, 619 articles (35% of the map, see Fig. 7) deal with transportation noise, followed by industrial noise (27%) and abstract noises (25%). Few articles deal with recreational noise (5% of the map).

Focusing on the 1340 studies, transportation noise (32%), abstract noise (30%) and industrial noise (23%) are also the three sources of noise most considered, but the ranking was different from that found for all articles. Regarding the reviews/meta-analyses, transportation (43%) and industry (40%) are the two first sources of noise most considered and military noise (27%) comes in as the third source instead of abstract noises.

Types of impacts

The articles included in the map mainly deal with behavioural impacts of noise (985/1794, 55% of the map, see

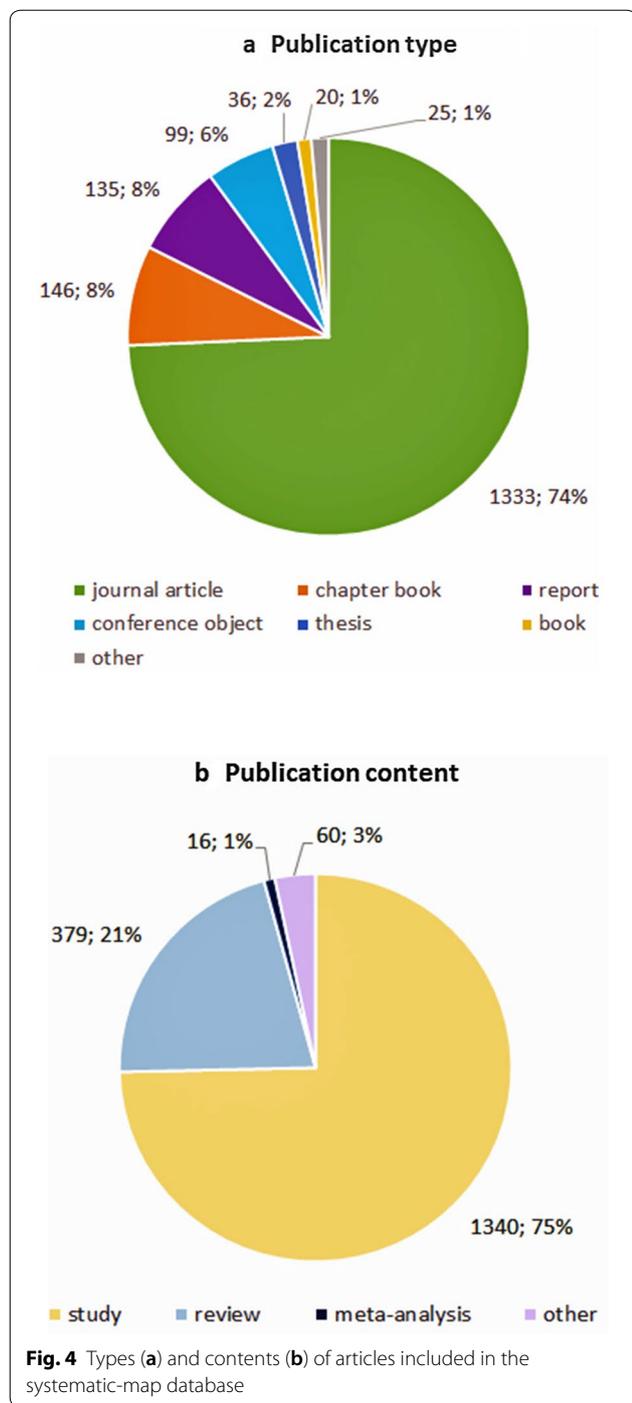


Fig. 8). Biophysiology is also frequently considered in the articles (704/1794, 39%) and then communication (424/1794, 24%). For 19 articles (1% of the map) we could not code the outcome because it was not detailed by the authors.

With a focus on the 1340 studies, impacts of noise on behaviour (51%), on biophysiology (34%) and on communication (22%) are the most considered, similar to the situation for reviews/meta-analyses (respectively 66%, 56% and 31%). On the contrary, space use is the least studied outcome.

Knowledge gaps and knowledge clusters

We combined the results (number of studies) between two of the three characteristics (population, exposure and outcome), resulting in Figs. 9, 10 and 11.

For each of the three combinations of data, we extracted the top four results (those with the highest number of studies), resulting in 12 knowledge clusters presented in Table 5. This analysis confirms the knowledge clusters previously noted in the results on population (in Fig. 6, namely mammals, birds, fishes), exposure (in Fig. 7, transportation, industrial, abstract noises) and outcomes (in Fig. 8, behaviour, biophysiology and communication).

Concerning knowledge gaps, the analysis between population, exposure and outcomes reveals that many combinations have never been studied and it is difficult to identify any knowledge gaps in particular. We can refer to separate results on population, exposure and outcomes that show that few studies were conducted on amphibians (61), reptiles (18), all invertebrates (in particular arachnids: 3) and plants (8) in terms of population (see Fig. 6); recreational (57), military (106) and urban noises (131) in terms of exposure (see Fig. 7); space use (94), reproduction (149) and ecosystems (167) in terms of outcomes (see Fig. 8).

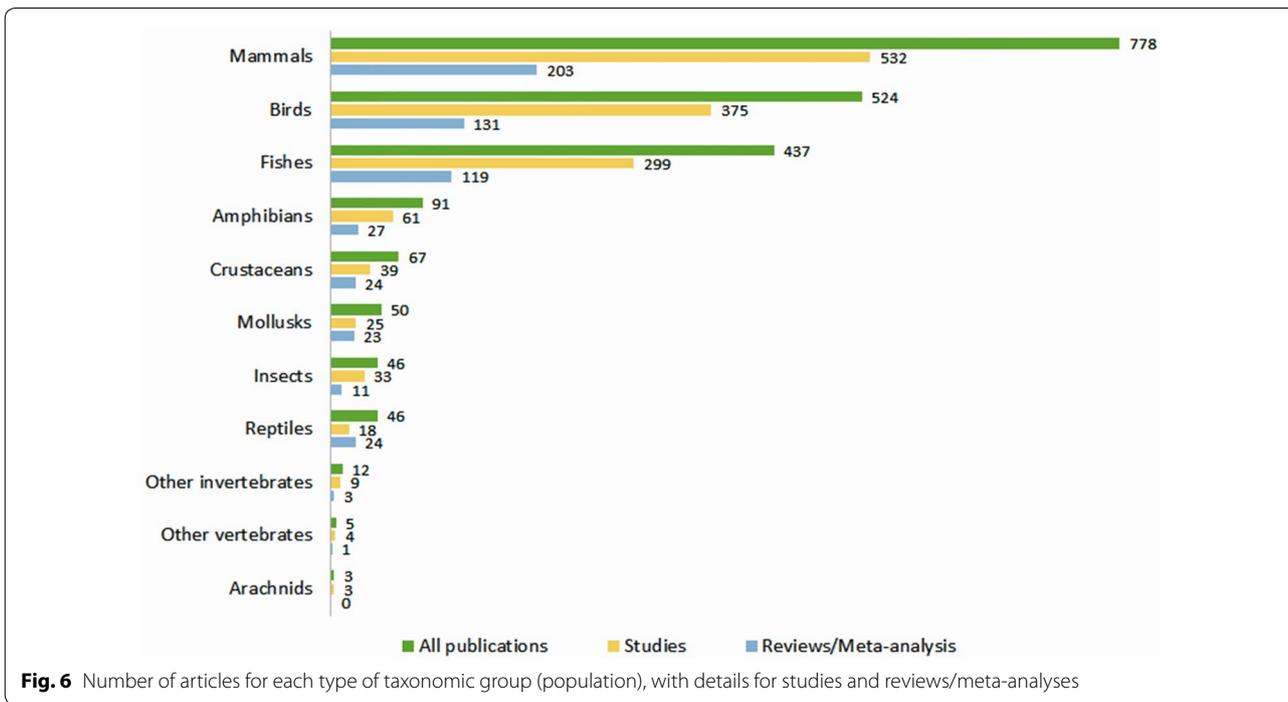
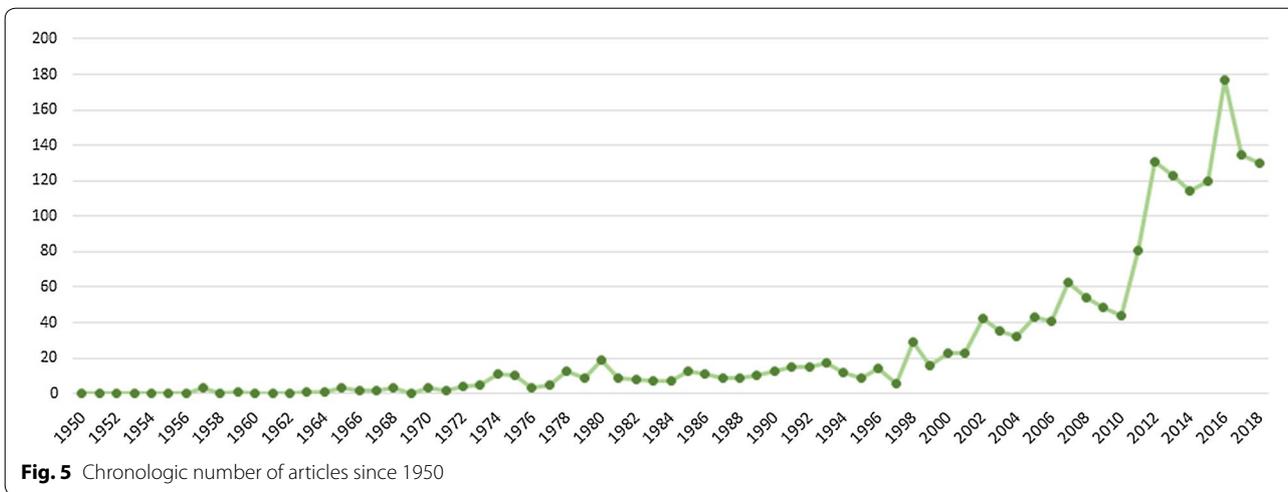
Study characteristics

Study location

Almost one third of all studies (441/1340, 33%) were carried out in the USA (Fig. 12). A substantial proportion of the studies were also conducted in Canada (121/1340, 9%), Great Britain (84/1340, 6%), the Netherlands (70/1340, 5%) and even Australia (698/1340, 5%). The country is unknown in 135 studies (10%).

Noise source and media

Studies mainly deal with real noise (632/1340, 47%). Around a third of the studies (378/1340, 28%) are based on artificial noise and 16% of the studies (221/1340) use real recorded noise (Fig. 13a top). The distribution between terrestrial or aquatic media through which noise is broadcast is virtually equivalent (see Fig. 13b bottom, respectively 47% and 51%).

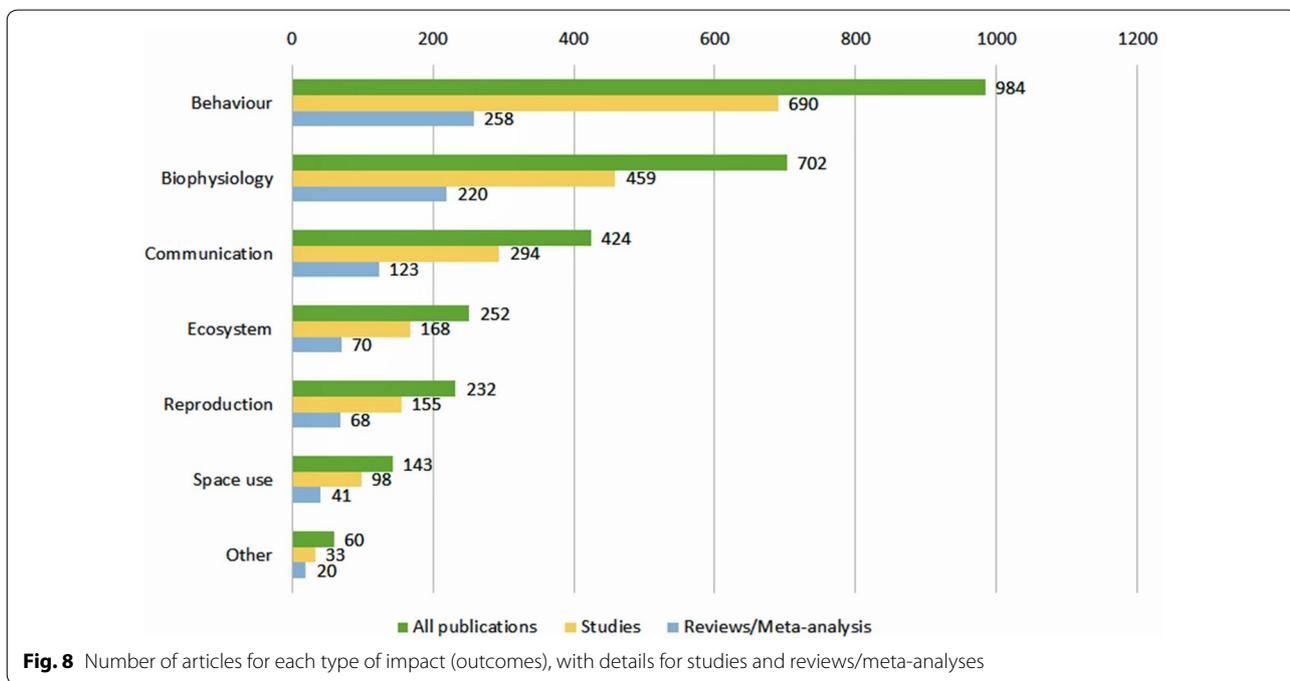
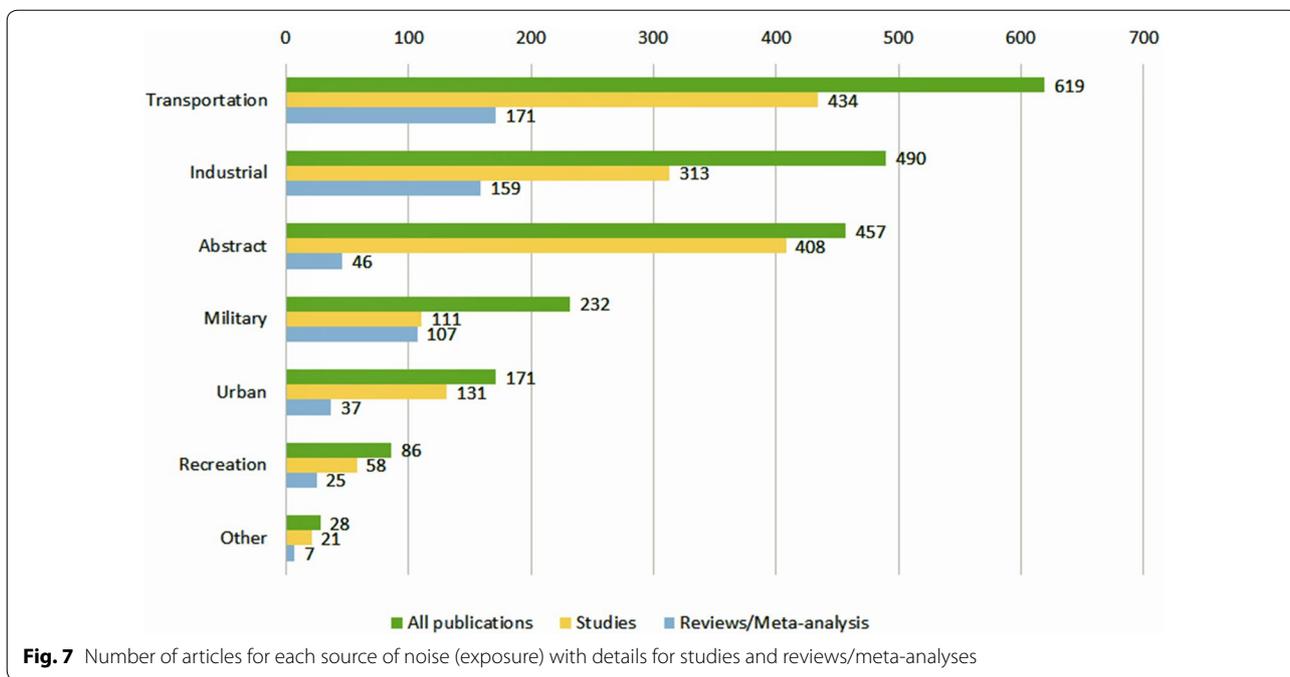


Study context and design

Figure 14 shows that 95% of studies (1274/1340) are field based whereas only 3% (40/1340) are model based and less than 1% (9/1340) are combined (field and model based studies). Among the 1283 studies that are totally or partially field based, 56% (720) are in situ whereas 42% (537) are ex situ (zoos, aquarium, cages, etc.) and 2% (26) are combined (Fig. 14 left). Also, a majority are experimental (856/1283, 67%), 32% (411/1283) are observational and less than 1% (12/1283) are combined (experimental and observational) (Fig. 14 right).

Reviews and meta-analyses

The high number of reviews included in the systematic map (379) can be explained by our methodology. Indeed, some articles were retrieved by our search strategy because they contain only one chapter or one paragraph that reviews the bibliography on impacts of anthropogenic noise on biodiversity. As a consequence, they were included in the map during the screening process even if the document as a whole does not deal with our map’s main issues. Nevertheless, the map does include many reviews that fully address the impacts



of noise pollution on species and ecosystems. This means that, contrary to what was assumed beforehand, a huge amount of synthesis work has in fact already been invested in this topic. However, our results confirm that, for the moment, no prior systematic map—as broad and comprehensive as the present one—has been published yet, even if after the date of our literature

search, a systematic-map protocol has been published on the impact of noise, focusing on acoustic communication in animals [56].

Some of the collected reviews are general syntheses and provide an overview of the impacts of anthropogenic noise on species (i.e. Kight and Swadlow [57]; Dufour [58]). However, most of reviews are

	Abstract	Industrial	Transportation	Military	Urban	Recreation	Other
Mammals	181	145	145	73	12	27	11
Fishes	86	104	97	14	2	11	5
Birds	74	60	142	25	109	20	3
Amphibians	23	4	31	0	5	2	0
Insects	19	2	10	0	2	2	1
Crustaceans	9	18	8	1	0	0	2
Mollusks	9	9	6	1	0	0	0
Other invertebrates	2	3	5	0	0	0	0
Reptiles	1	7	7	3	0	1	0
Other vertebrates	1	1	2	0	0	2	0
Arachnids	1	1	1	0	1	0	0

Fig. 9 Taxonomic groups (P) and sources of noise (E) in studies

	Behaviour	Biophysiology	Communication	Ecosystem	Reproduction	Space use
Mammals	355	181	95	68	18	42
Fishes	159	149	20	32	28	15
Birds	139	76	144	68	93	42
Crustaceans	23	24	0	6	3	2
Amphibians	15	18	27	10	15	3
Reptiles	15	8	0	6	1	1
Mollusks	13	19	0	5	0	2
Insects	11	8	10	5	7	0
Other vertebrates	3	0	0	0	0	0
Other invertebrates	2	6	0	3	0	2
Arachnids	1	0	1	1	0	0

Fig. 10 Taxonomic groups (P) and types of impacts (O) in studies

	Behaviour	Communication	Biophysiology	Reproduction	Ecosystem	Space use
Transportation	216	131	91	69	64	46
Abstract	202	63	208	39	14	13
Industrial	187	31	115	26	64	31
Military	88	9	38	21	15	11
Recreation	35	6	17	13	10	3
Urban	29	82	14	13	21	8
Other	16	2	8	1	2	1

Fig. 11 Sources of noise (E) and types of impacts (O) in studies

focused on one or more population(s), exposure(s) and outcomes(s) or even a combination of these three parameters. For instance:

- concerning taxonomic groups (population): some reviews deal with specific taxa—such as fishes [59], marine mammals [60] or crustaceans [61]—or with wider groups—such as invertebrates [31] or even terrestrial organisms [62];
- concerning types of noise (exposure): Pepper et al. [63] address aircraft noise, Patricelli and Blickey [32] urban noise and Larkin [64] military noise;
- concerning types of impacts (outcomes): De Soto et al. [65] (which is a proceeding) focus on physiological effects, Brumm and Slabbekoorn [66] target communication and Tidau and Briffa [67] (which is also a proceeding) deal with behavioural impacts.

Five reviews are presented as “systematic reviews” by their authors. One of them is Shannon et al. [34], which is

indeed a wide synthesis of the effects of noise on wildlife. Another is dedicated to behavioural responses of wild marine mammals and includes a meta-analysis (quantitative synthesis) [55]. Two other systematic reviews include noise effects in a wider investigation of the impacts of some human activities, respectively seismic surveys [68] and wind energy [69]. The fifth is more specific and deals with the impact of prenatal music and noise exposure on post-natal auditory cortex development for several animals such as chickens, rats, mice, monkeys, cats and pigs [70]. Two other reviews—Radford [54] and Williams et al. [71]—could be qualified as “systematic” because their method is standardized (e.g. search string, screening process), but their authors have not done so.

Among the meta-analyses included in the map, we can cite in particular Cox et al. [72, 73] on fishes, Roca et al. [35] on birds and anurans and Gomez et al. [55] on marine mammals. Birds are particularly considered since two more meta-analyses deal with this taxonomic

Table 5 Knowledge clusters resulting from the combinations of data (population, exposure and outcomes)

Cluster	Number of studies	Combinations		
		P	E	O
Behavioural impacts of noise on mammals	355	x		x
Impacts of transportation noise on behaviour	216		x	x
Impacts of abstract noises on biophysiology	208		x	x
Impacts of abstract noise on behaviour	202		x	x
Impacts of industrial noises on behaviour	187		x	x
Impacts of abstract noise on mammals	181	x	x	
Biophysiological impacts of noise on mammals	181	x		x
Behavioural impacts of noise on fishes	159	x		x
Biophysiological impacts of noise on fishes	149	x		x
Impacts of industrial noise on mammals	145	x	x	
Impacts of transportation noise on mammals	145	x	x	
Impacts of transportation noise on birds	142	x	x	

group [74, 75]. We can also note Cardoso et al. [76] on the impact of urban noise on several species.

Finally, regarding books, five of them are particularly relevant to the map topic, chronologically:

- “Effects of Noise on Wildlife” [77];
- “Marine Mammals and Noise” [78];
- “Animal Communication and Noise” [79];
- “The Effects of Noise on Aquatic Life” (Popper and Hawkins), published in two volumes 2012 and 2016 [80, 81];
- “Effects of Anthropogenic Noise on Animals” [82] which is the newest book on noise pollution and wildlife with syntheses for taxonomic groups such as fishes [83], reptiles and amphibians [84], birds [85] and marine mammals [86].

Some other books can be very general in discussing noise pollution, for instance “Railway ecology” [87]. Lastly, some other books can contain entire chapters specifically on noise pollution, e.g. “Avian Urban Ecology: Behavioural and Physiological Adaptations” [88, 89] or “The Handbook of Road Ecology” [90, 91]. We can also cite the “Ornithological Monographs” N°74 which is dedicated to noise pollution and contains one review [92] and several studies that are all included in the map [93, 94].

Recently, some relevant syntheses were published in 2019 (not included in the map; see Additional file 8). A meta-analysis was performed on the effects



Fig. 12 Tree-map representation of the countries where at least 10 studies were included in the map. Values: USA: 441; CAN (Canada): 121; GBR (Great Britain): 84; NLD (Netherlands): 70; AUS (Australia): 69; DEU (Germany): 41; NOR (Norway): 37; FRA (France): 27; ITA (Italia): 27; BRA (Brazil): 26; ESP (Spain): 24; CHN (China): 22; DNK (Denmark): 20; SWE (Sweden): 17; NZL (New-Zealand): 15; MEX (Mexico): 14; POL (Poland): 11; RUS (Russia): 10

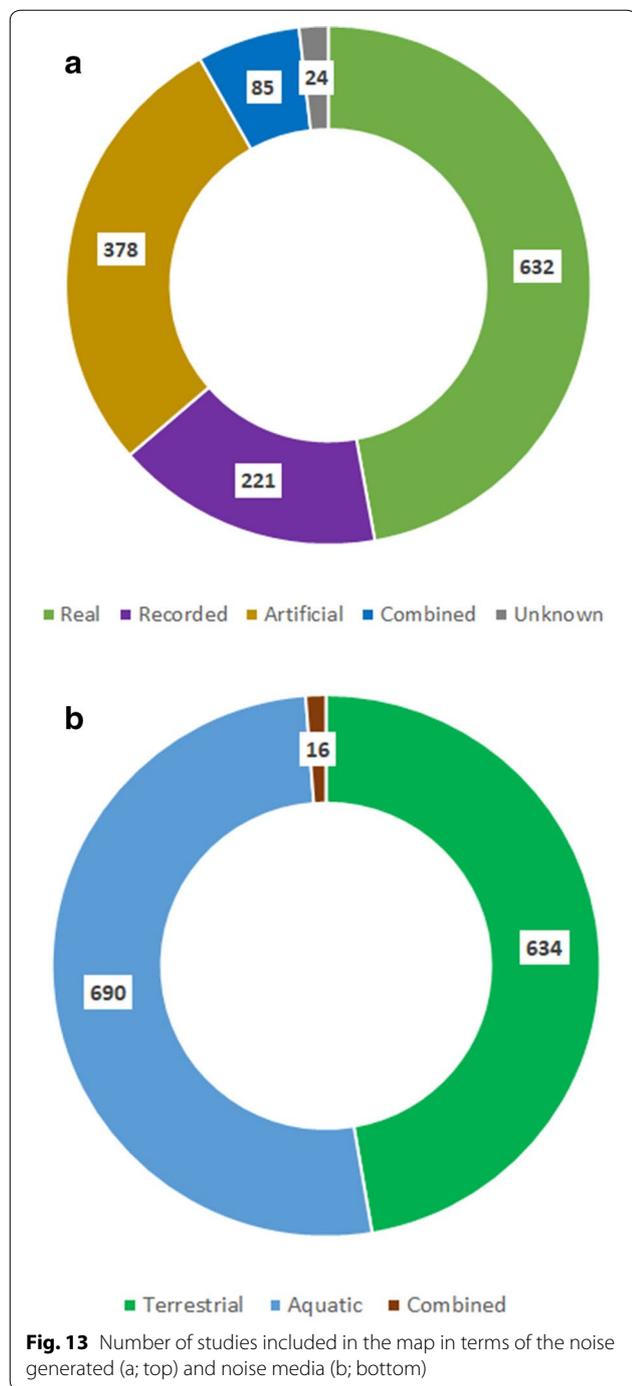


Fig. 13 Number of studies included in the map in terms of the noise generated (a; top) and noise media (b; bottom)

of anthropogenic noise on animals [53] and a systematic review was published on intraspecific variation in animal responses to anthropogenic noise [95]. In addition, one review on the impact of ship noise on marine mammals includes a systematic literature search [96]. Two non-systematic reviews can also be cited, one about invertebrates [97] and the other about fishes [98].

Among all these bibliographic syntheses (including those from 2019), we selected those whose literature collection is based on a standardized approach (e.g. search string, database request, screening process)—which includes meta-analyses and systematic reviews/maps or similar—and whose topic is as close as possible to our systematic map (e.g. focused on noise and not on wider human pressures). We summarized the main features (topic delimitation, search strategy, number of citations) for the 12 selected evidence syntheses in Table 6 with more details in Additional file 10.

In most cases, these reviews and meta-analyses contain far fewer articles than what we collected, which can be explained by their topic restrictions (P, E, O) as well as their search strategy (e.g. number of databases, complementary searches or not, screening criteria). In terms of topics, Shannon et al. [34] would appear to be the only standardized evidence synthesis as wide as ours (all wildlife, all sources of noise, all impacts), but the authors gathered 242 articles from 1990 to 2013. The synthesis published by Radford [54]—which, as a report, is grey literature—also provides an overview of the state of knowledge with descriptive statistics, according to a standardized method, although it focuses on non-marine organisms and it is based on 86 articles. In 2019, Kunc and Schmidt published a meta-analysis that covers all impacts of noise on animals and they collected 108 articles [53].

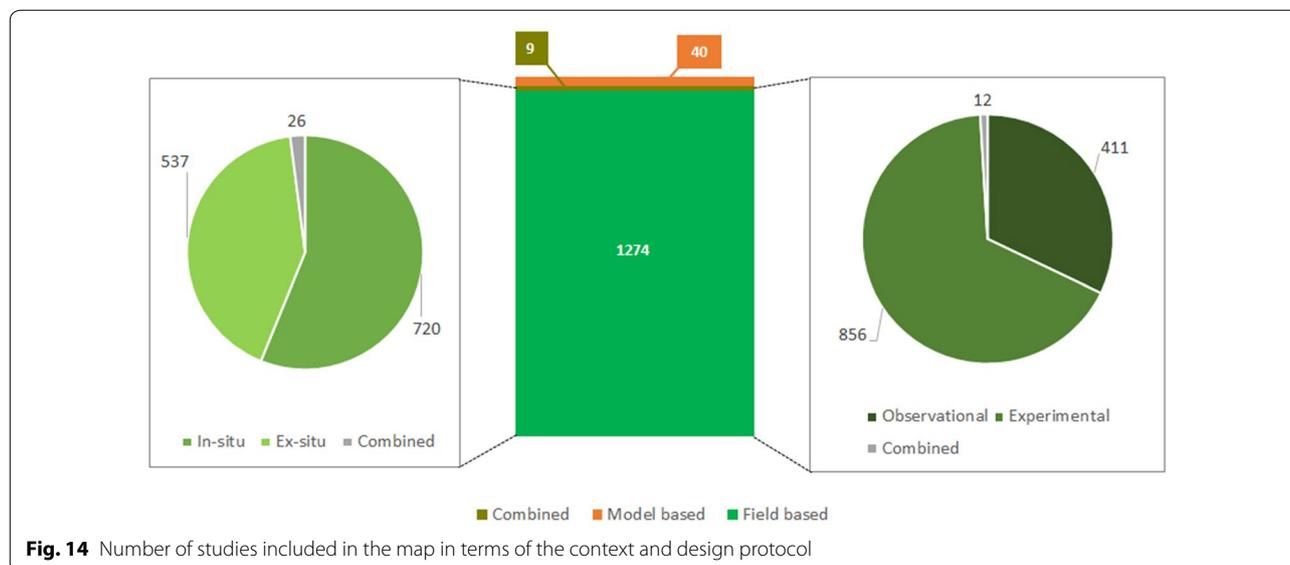
Discussion

General comments

This map reveals that the literature on the impact of anthropogenic noise on species and ecosystems is already extensive, in that 1794 relevant articles were collected, including 1340 studies, 379 reviews and 16 meta-analyses. Studies are mainly located in North America, in particular in the United States and Canada. In Europe, the United Kingdom and the Netherlands have produced the largest numbers of articles. Australia is also active in this field.

This high volume of bibliography highlights the fact that this issue is already widely studied by scientists. The production on this topic started many years ago, around 1970, and has surged considerably since 2000. More than one hundred articles a year since 2012 are listed in our map.

This chronological pattern is quite usual and can be encountered for other topics such as light pollution [99]. It can be due to practical reasons such as better dissemination and accessibility of articles (e.g. database development), but it also certainly reflects a real increase in research activity on the topic of “noise pollution” in response to social concern for environmental issues.



The articles are mainly provided through academic sources (i.e. journal articles), but grey literature is also substantial. 461 articles included in the map (i.e. around a fourth of the map) can be grouped as “grey literature” (books and book chapters, reports, theses, conference objects). In particular, 36 theses from all over the world address this issue.

Regarding the population, the systematic map confirms that a very broad range of species is the topic of literature on the effects of noise pollution. Indeed, all of the 11 population classes of our coding strategy contain articles. Nevertheless, a high proportion of the map concerns mammals and, to a lesser extent birds and fishes. Among the 778 articles targeting mammals, many infrataxa are concerned (e.g. Cetacea [100], Carnivora [101], Cervidae [102], Chiroptera [103], Rodentia [104]), but the highest proportion of the articles on mammals deals with aquatic noise (500/778, 64%), which suggests that many may concern Cetacea (e.g. dolphins, whales, beluga).

The other taxonomic groups receive far less attention. Amphibians, crustaceans, mollusks, insects, reptiles and arachnids each represent 5% or less of the whole map. However, comparing these knowledge gaps to contemporary biodiversity issues, we can say, for instance, that amphibians, reptiles and invertebrates are highly threatened species [105, 106] and noise pollution around the world is probably part of the threats [31, 84]. These taxonomic groups are likely impacted by noise depending on the sense used. In particular, amphibians communicate extensively using sounds (i.e. chorus frogs) [107], insects demonstrate hyperacuity in directional hearing [108], reptiles (in particular snakes) and spiders can feel vibrations [109–112].

In terms of exposure, the map confirms that a very wide variety of anthropogenic activities generate noise and that the effects of these emissions have already been studied.

Transportation (that includes terrestrial infrastructure as well as civil aircraft and boats) is the source of noise most considered. It is closely followed by industrial sources among which high diversity is observed (e.g. pile-driving [113], seismic surveys [114], wind turbines [115], mining [116], constructions [117]). Abstract noises are in third position. This category does not necessarily correspond to any precise human activities but comprises a large set of computer or machinery sounds (e.g. alarms [118], pingers [119], tones [120], pulses [121], bells [122]). Often, articles in this category do not contain many details about the source of noise. Military noise is especially studied for mammals and urban noise is significantly considered for birds (but not otherwise). Recreational noise is the least studied, however a certain diversity of sources is observable (e.g. zoo visitors [123], music festivals [124], sport activities [125], tourists in natural habitats [126], Formula one Grand Prix racing [127], whale-watching [128]). However, urban and recreational sources of noise are important and will increase in the future because, on the one hand, urbanization is spreading all over the world and, on the other, human presence in natural habitats is also becoming more and more frequent (e.g. recreational activities in nature). For example, the expansion of Unmanned Aircraft could be a serious threat for biodiversity [129].

In terms of outcomes, the map also confirms a very wide range of impacts of noise on species and ecosystems. The most studied are the behavioural impacts

Table 6 Features of standardized evidence syntheses organized in chronological and alphabetical order

Citation	Type of synthesis	P–E–O restrictions	Search limitations ^a	Search database(s)	Additional searches ^b	Period searched	Nb included articles ^c
This systematic map	SM	P: No domestic biodiversity	Yes (L, FH)	Web of Science, Scopus	Yes (C, SE, RE, PL)	Until 2018 included	1794
Erbe et al. 2019 [96]	SM	P: marine mammals E: ship noise	?	Web of Science	Yes (PL)	1972–2019	154
Harding et al. [95]	SR	P: all animals	?	Web of Science	Yes (RE)	1900–2018	589
Kunc and Schmidt [53]	MA	P: all animals	Yes (PR)	Web of Science, Scopus	Yes (RE)	Unknown	108
Cox et al. [73]	MA	P: fish O: behaviour and physiology	Yes (PR)	Web of Science	Yes (SE)	1950–2015	452
Khairunnisa et al. [70]	SR	P: chickens, rats, mice, monkeys, cats, pigs	?	PubMed/Medline, Cochrane library	Yes (PL)	No restriction	10
Cox et al. [72]	MA	P: fish O: behaviour and physiology	Yes (PR, T)	Web of Science	Yes (SE)	1950–2015	186
Gomez et al. [55]	SR and MA	P: wild marine mammals O: behaviour	?	PubMed	Yes (RE)	1971–2015	219
Nelms et al. [68]	SR	P: turtles, marine mammals and fishes E: noise from seismic surveys	Yes (FH)	Web of Science	Yes (SE)	1983–2013	Turtles: 29 Marine mammals: 414 Fishes: 187
Roca et al. [35]	MA	P: birds and anurans O: communication	?	Web of Science	No	No time restriction until 22/01/2015	36
Shannon et al. [34]	SM	P: all wildlife but no plants	Yes (PR, T)	Web of Science	No	1990–2013	242
Williams et al. [71]	SM	P: marine life	Yes (L, PR)	Web of Science	No	No time restriction until 10/10/2014	493
Radford [54]	SM	P: non-marine wildlife	Yes (PR)	Web of Knowledge	Yes (SE, RE)	Unknown	86

MA meta-analysis, SM systematic map, SR systematic review

^a All types of search limitations: language restrictions (L), only peer-reviewed articles (PR), restriction to some topic areas (T), exportation of first hits only (FH)

^b All sources in addition to databases: call for literature (C), search engines (SE), bibliography from relevant reviews (RE), personal library (PL)

^c Scores are given after the screening stages, but further reductions may have occurred in the ongoing process

involving measurements on movement [130], foraging [131], hunting [132], social behaviour [133], aversive reaction [134], etc. Biophysiology and communication are also well covered, especially the impacts on the biophysiology of mammals and fishes and on the communication birds. Biophysiological outcomes can be very diverse (e.g. hormonal response [135], heart rate [136], blood parameters [137], organ development [138]). On the other hand, the lack of literature on ecosystems, reproduction and space use is of concern. Ecosystems are a very significant aspect of biodiversity and will be

increasingly integrated in public policies and scientific research, notably concerning ecosystem services in the context of global changes [139, 140]. Reproduction and mobility of species are essential for the sustainability of their population and we already know that noise can impair them [141, 142].

Concerning the systematic map, at the moment, we are not able to conclude whether this very rich literature provides strong evidence on impacts of anthropogenic noise on animals. Indeed, we do not know if the studies and other articles confirm or invalidate such

impacts and if the studies are sufficiently robust for that purpose. However, our database highlights that a majority of studies are experimental field-based studies. This is a very good point in planning further meta-analyses or systematic reviews with the prospect of quantifying the level of impacts because these studies would probably be selected following critical analysis. For future systematic reviews/meta-analyses, we identified that the three outcomes comprising the highest number of experimental studies (which are the type of content that systematic reviews or meta-analyses would use) are: behaviour (453), biophysiology (391), communication (145).

Given the scope of our map resulting in a high number of population (P), exposure (E) and outcome (O) classes, there is a wide range of possible PEO combinations. Therefore, it is difficult to go further in this report in terms of identifying knowledge gaps and clusters and possible specific questions for future systematic reviews. At the same time, this large number of PEO combinations offers stakeholders (e.g. researchers, practitioners, decision-makers) an opportunity to gain information on the combination of interest to them.

Comparison to other evidence syntheses

It is interesting to check whether other evidence syntheses previously published have arrived at the same results, knowledge clusters and knowledge gaps as those highlighted by our map. However, given the differences in terms of methodology, topic delimitation and volume of the existing reviews, exposed in the results section, it is difficult to make such comparisons for all reviews. But we can compare our results to those from two other reviews, namely Shannon et al. [34] and Radford [54] (see Fig. 15).

Concerning population (Fig. 15a), mammals are the most studied species in Shannon et al. [34] (39%) as they are in our map (40%). In Radford [54], birds greatly surpass mammals (65% vs. 9%), but that can be explained by the exclusion of marine species (among which there are many mammals) in the synthesis. Fishes are more represented in our map (22%) than in the two other reviews (Shannon et al.: 15%, Radford: 10%).

Regarding exposure (Fig. 15b), transportation is the greatest source of noise in Shannon et al. [34] for terrestrial activities (30%), similar to our map (15%). For aquatic activities, industrial noise is the exposure most frequent in our map (20%) as in Shannon et al. [34] (28%). In Radford [54], transportation noise is by far the foremost exposure (more than 75% exclusively for road and aircraft noise). These results seem to be quite consistent.

Concerning outcomes, in Shannon et al. [34], vocalization is the most frequent for terrestrial studies (44%) whereas behavioural outcomes come first in our map (19%). Behavioural is the most frequent outcome for aquatic studies in Shannon et al. [34] (more than 40%) whereas biophysiology comes first in our map (24%). Here, our results are more consistent with Radford [54], where behavioural outcomes are the most frequent (approximately 65%, compared to approximately 54% in our database).

Limitations of the systematic map

Search strategy

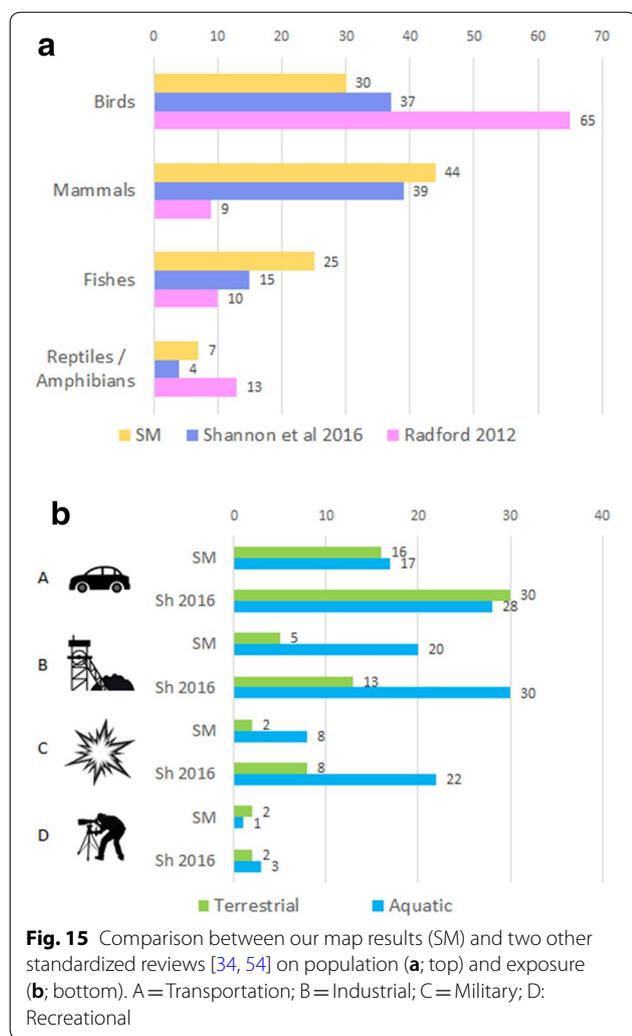
We are aware that two academic databases (WOS CC and Scopus) in our search strategy is a minimum according to the CEE guidelines [38]. Nevertheless, WOS CC is the most used database in Ecology and Scopus is probably the second. Furthermore, our overall strategy includes eight bibliographic sources (see Table 4) and in particular three search engines. In addition, a large number of hits were exported from each of the search engines (e.g. 1000 citations for each search string on Google Scholar instead of the 300 initially expected). We also completed our search strategy with the extraction of all the bibliographic references from 37 relevant reviews. Finally, when a reference was a part of a more comprehensive article (i.e. a meeting abstract inside a proceeding with multiple abstracts), we checked whether other parts of the article could be also interesting for the map (i.e. other meeting abstracts from the same conference proceeding). We could not check systematically due to our limited resources but, nevertheless, this verification produced 36 articles that were added manually to the map.

In conclusion, although our search strategy is robust for journal articles/studies, we may have missed some relevant articles in other formats (e.g. conference papers, books, chapters). That being said, studies are the most important documentation for conducting further systematic reviews.

In addition, in light of the considerations exposed in “Results” and “Discussion” sections), our systematic map would seem to be wide-ranging and complete because it does not restrict the population, the exposure or the outcomes, contrary to the majority of reviews included in the map. The number of articles collected in the 12 systematic reviews/meta-analyses described in Table 6 shows that our map (1794 articles) constitute a very important dataset.

Full-text searching

In order to facilitate a possible additional full-text research, we have compiled a list of the unretrieved full-text texts in a dedicated Additional file 11 (Sheet 1). We



could retrieve 90% of the searched full-texts which means that we had to exclude 376 articles from the map process because we could not get their full-texts. We are aware that this volume of unretrievable full-texts is not a satisfactory result, however there is no standard minimum in the CEE guidelines [38] and we did everything we could to find the full-texts. First, we benefited from different institutional accesses thanks to our map team (MNHN, CNRS, INRAE). We even performed an additional search during the Covid period when some publishers suspended their paywall. Secondly, we also asked for French and even international interlibrary loans and, when necessary, we went to the libraries to collect them. We also asked for the missing full-texts on ResearchGate. A large number of unretrieved full-texts come from the extracted relevant reviews, from Scopus and from Google Scholar (see Additional file 11, Sheet 2 for more details on retrieved/not retrieved full-texts depending on the

bibliographic sources). In the end, we could obtain some explanations for a majority of the unretrieved full-texts, i.e. 25 (7%) are available online but behind an embargo, a paywall or another access restriction, 124 (33%) are not accessible to the map team (unpublished thesis or report, unlocatable conference proceedings, only available in a print journal, etc.), 47 (13%) would be excluded during screening because of their language (according to Scopus information), 19 (5%) were requested on ResearchGate without any response.

Languages accepted at full-text screening stage

We are aware that we accepted only two languages, English and French. Nevertheless, among the 3219 screened pdf files, only 54 articles were rejected at the full-text stage because of their language. This represents less than 2%. In the end, to facilitate a possible additional screening of these full-texts, we listed them in Additional file 12. It should also be noted that when a title or an abstract was not in English or in French, it was not rejected for this reason during the title/abstract screening, it was sent directly to abstract and/or full-text screening to check its effective language.

Coding strategy

Due to resource limitations, we were not able to perform double coding of each article by two reviewers, as requested by the CEE guidelines. We are aware that this is not a totally rigorous approach, but we anticipated it in our a priori protocol [36] because we knew that time and resources would be limited. We think that our approach did not affect coding consistency because the three coders (RS, AD, OR) followed the same coding rules and one person (RS) was present throughout the coding process to explain the rules to the other coders and to help them if necessary. In addition, at the end of the coding procedure, RS reviewed the entire map for analysis purposes.

Regarding the coding strategy, we are aware that our classification (in particular for exposure and outcome classes) is not perfect, but it is difficult to achieve a perfect solution. We decided to use published reviews such as Shannon et al. [34] or Radford [54], but different strategies exist. For example, Radford [54] split the transportation sources of noise (e.g. road, rail, boat), whereas Shannon et al. [34] grouped them in a “transportation” class. Such classes may appear too broad, but this strategy produces an initial overview of the available literature, which is certainly one of the objectives of a systematic map. As another example, the outcome class “Reproduction” was also difficult to delimit because it can include reproduction in the strictest sense (e.g. number of eggs) as well as other impacts that can influence reproduction (e.g. physiological impacts on adults in a

breeding colony). In such cases, we coded the article for the different outcomes (i.e. biophysiology/reproduction).

Conclusion

This systematic map collated and catalogued literature dealing with the impacts of anthropogenic noise on species (excluding humans) and ecosystems. It resulted in a database composed of 1794 articles, including 1340 studies, 379 reviews and 16 meta-analyses published worldwide. Some systematic reviews and meta-analyses have already been published and were collected, however, no systematic map has yet been produced with so few topic restrictions (all wildlife, all sources of noise, all kinds of impacts) and using such a large search strategy (two databases, three search engines, etc.).

This map can be used to inform policy, provide the evidence for systematic reviews and demonstrate where more primary research is needed. It confirms that a broad range of anthropogenic activities can generate noises which may produce highly diverse impacts on a wide array of taxa. To date, some taxonomic groups (mammals, birds, fishes), types of noise (transportation, industrial, abstract) and outcomes (behavioural, biophysiological, communication) have undergone greater studies than others. Less knowledge is available on certain species (invertebrates, reptiles, amphibians), noises (recreational, urban, military) and impacts (space use, reproduction, ecosystems). Currently, this map cannot be used to determine whether the included studies demonstrate that noise does indeed produce impacts. However, it can be the starting point for more thorough syntheses of evidence. Included reviews and meta-analyses should be exploited to transfer this synthesized knowledge into operational decisions to reduce noise pollution and protect biodiversity.

Implications for policy/management

Given the volume of bibliographic data, we obviously do not face to a totally unexplored topic. But surprisingly, this rich literature on the impacts of noise pollution on biodiversity does not seem to be exploited by practitioners and decision-makers. Indeed, to date, noise pollution has been considered in terms of impacts on human health, but very little or no consideration has been given to impacts on other species and ecosystems. Two key implications emerge from this map.

First, the high volume of reviews and meta-analyses collected in this map can facilitate the immediate integration of these evidence syntheses into public policies on the national and international levels. Some reviews and the meta-analyses have quantified the level of impacts concerning the species, sources of noise and outcomes they considered. A strategy should be defined to assess

the quality of these syntheses (critical appraisal) and, if reliable, transfer this already synthesized knowledge to institutional texts (e.g. regulations, guidelines, frameworks). Thanks to the exposure categorization undertaken in this map, many stakeholders and practitioners (urban planners, transport infrastructure owners, airlines and airports, military authorities, tour operators, manufacturing companies, etc.) will be able to directly identify the articles that concern their activities/structures. Such knowledge may also be useful for the European Commission, which intends to produce indicators to monitor the reduction of submarine noise pollution, as part of a new strategy for biodiversity [143].

Secondly, several knowledge clusters identified in this map may be used for new systematic reviews and meta-analyses to assess the evidence of impacts. Resources should be invested in evidence syntheses capable of exploiting the full range of the mapped literature. In particular, these analyses could determine sensitivity thresholds for guilds of species representing several natural habitats. These thresholds are essential in taking noise pollution into account for green and blue infrastructures in view of preserving and restoring quiet ecological networks. Practitioners (e.g. nature reserves and local governments) in France have started to implement this type of environmental policy and this will increase in the future [144].

Implications for research

New research programs should initiate studies on knowledge gaps, using robust experimental protocols (such as CE—Control/Exposure, BAE—Before/After/Exposure, B(D)ACE—Before(/During)/After/Control/Exposure) [145–148] and taking into account different types of bias [149–151]. In particular, studies should be started on some taxonomic groups (amphibians, reptiles and invertebrates), on certain sources of noise (recreational, military and urban) and to assess particular impacts (space use, reproduction, ecosystems) because these populations, exposures and outcomes have received little study to date. Many PEO combinations have never been studied. In addition, the findings of the current map show that research is not evenly spread worldwide, with main areas of research being in North America (United States, Canada). This finding may have an operational impact because some results may not be transposable to other contexts. Articles on further studies could also be more detailed by the authors. Indeed, some meta-data were unavailable in a significant percentage of the mapped literature. For example, the study location was unknown for 10% of the studies and approximately 1% of the articles did not indicate the source of noise or the outcome that they studied.

The map findings show that research in ecology has already addressed the issue of noise pollution. Deeper analysis is needed to assess the validity of the literature collected in this map, whether primary studies or reviews, in order to produce new syntheses and to transfer this knowledge to the applied field.

Supplementary information

Supplementary information accompanies this paper at <https://doi.org/10.1186/s13750-020-00202-y>.

Additional file 1. ROSES form.

Additional file 2. Search strategy.

Additional file 3. Key reviews from which bibliographic references were extracted.

Additional file 4. Comprehensiveness of databases and search engines.

Additional file 5. Detailed screening process.

Additional file 6. Full flow diagram.

Additional file 7. Inclusion/exclusion decisions during the three screening stages and extraction of rejected full-texts.

Additional file 8. Accepted full-texts published in 2019–2020.

Additional file 9. Systematic map database.

Additional file 10. Information on standardized evidence syntheses.

Additional file 11. List and statistics on missing full-texts.

Additional file 12. Rejected full-texts (language exclusion).

Acknowledgements

The map team thanks:

Dakis-Yaoba Ouédraogo (MNHN) and Yorick Reyjol (OFB) for providing comments on earlier versions of the manuscript;

Marc Morvan, Magali Morvan and Benoît Pichet from the library of the National Museum of natural History for their help during the pdf search;

All the institutions that transmitted full-texts to us during the pdf search, namely the library of the “Arts-et-Métiers” (Isabelle FERAL), the library of the “Ecole de Médecine” (Isabelle Beaulande), the library of the “Maison des Sciences de l’Homme” (Amélie Saint-Marc), the library of the “École Polytechnique” (Claire Vandermeersch), the library of “Sorbonne Université” (Isabelle Russo and Peggy Bassié), the library of “Paris 13 Villetaneuse”, ZeFactory ARTELIA (Magalie Rambaudi);

all the organizations that relayed our call for literature through their websites or mailing lists, namely the “Centre de ressources Trame verte et bleue”, the IENE, the ITTECOP;

everyone who transmitted literature to us during the call, namely Vital Azambourg (MNHN), Ludvine Boursier (FRB), Fabien Claireau (MNHN), Patricia Detry (CEREMA), Cindy Fournier (MNHN), Philippe Gouletquer (IFREMER), Aurelie Goutte, Anne Guerrero (SNCF Réseau), Eric Guinard (CEREMA), Heinrich Reck, Antonin Le Bougnez (PNR Morbihan), Barbara Livoreil (FRB), Sylvain Moulherat (TerrOïko), Dakis-Yaoba Ouédraogo (MNHN), Marc Thauront (Ecosphère), Dennis Wansink (BUWA);

Barbara Livoreil (FRB) for her help with the protocol of this map;

Cary Bartsch for his proofreading and corrections concerning the English language.

Authors’ contributions

RS originated the idea of the systematic map and was the scientific coordinator of the map. RS conducted the first scoping stage. FF participated in the search strategy. RS, SV and AD screened the articles. RS searched the full-texts with help from FF and CL. OR, AD and RS extracted the metadata. RS analysed, interpreted and discussed the results, helped by the rest of the team. RS wrote the draft of the manuscript and the rest of the team contributed to it. All authors read and approved the final manuscript.

Funding

This research was undertaken as current work of UMS Patrimoine Naturel, a joint research unit funded by the French Biodiversity Agency (OFB), the National Scientific Research Center (CNRS) and the National Museum of Natural History (MNHN), on behalf of the French Ecology Ministry.

Availability of data and materials

All data, generated or analyzed during this study, are included in this published article and its addition information files.

Ethics approval and consent to participate

Not applicable.

Consent for publication

Not applicable.

Competing interest

The authors declare that they have no competing interests.

Author details

¹ UMS Patrimoine Naturel (PATRINAT), OFB-CNRS-MNHN, 36 rue Geoffroy-Saint-Hilaire CP41, 75005 Paris, France. ² Université de Bordeaux, 33400 Talence, France. ³ Direction générale déléguée aux collections - Bibliothèque centrale - Service Recherche, enseignement, expertise, Muséum national d’Histoire naturelle (MNHN), 75005 Paris, France. ⁴ Institut national de recherche pour l’agriculture, l’alimentation et l’environnement (INRAE PACA Centre d’Aix-en-Provence), 13182 Aix-en-Provence, France.

Received: 17 March 2020 Accepted: 25 August 2020

Published online: 11 September 2020

References

- Dirzo R, Young HS, Galetti M, Ceballos G, Isaac NJB, Collen B. Defaunation in the anthropocene. *Science*. 2014;345(6195):401–6. <https://doi.org/10.1126/science.1251817>.
- Hallmann CA, Sorg M, Jongejans E, Siepel H, Hofland N, Schwan H, et al. More than 75 percent decline over 27 years in total flying insect biomass in protected areas. *PLoS ONE*. 2017;12(10): e0185809. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0185809>.
- Ceballos G, Ehrlich PR, Dirzo R. Biological annihilation via the ongoing sixth mass extinction signaled by vertebrate population losses and declines. *Proc Natl Acad Sci USA*. 2017;114(30):E6089–96. <https://doi.org/10.1073/pnas.1704949114>.
- Menon M, Mohanraj R. Temporal and spatial assemblages of invasive birds occupying the urban landscape and its gradient in a southern city of India. *J Asia-Pac Biodivers*. 2016;9(1):74–84. <https://doi.org/10.1016/j.japb.2015.12.005>.
- Ripple WJ, Wolf C, Newsome TM, Galetti M, Alamgir M, Crist E, et al. World scientists’ warning to humanity: a second notice. *Bioscience*. 2017;67(12):1026–8. <https://doi.org/10.1093/biosci/bix125>.
- McDonald RI, Kareiva P, Forman RTT. The implications of current and future urbanization for global protected areas and biodiversity conservation. *Biol Conserv*. 2008;141(6):1695–703. <https://doi.org/10.1016/j.biocon.2008.04.025>.
- Reis E, López-Iborra GM, Pinheiro RT. Changes in bird species richness through different levels of urbanization: implications for biodiversity conservation and garden design in Central Brazil. *Landsc Urban Plann*. 2012;107(1):31–42. <https://doi.org/10.1016/j.landurbplan.2012.04.009>.
- Xu X, Xie Y, Qi K, Luo Z, Wang X. Detecting the response of bird communities and biodiversity to habitat loss and fragmentation due to urbanization. *Sci Total Environ*. 2018;624:1561–76. <https://doi.org/10.1016/j.scitotenv.2017.12.143>.
- Bennie J, Davies TW, Cruse D, Gaston KJ. Ecological effects of artificial light at night on wild plants. *J Ecol*. 2016;104(3):611–20. <https://doi.org/10.1111/1365-2745.12551>.
- Gaston KJ, Bennie J, Davies TW, Hopkins J. The ecological impacts of nighttime light pollution: a mechanistic appraisal. *Biol Rev*. 2013;88(4):912–27. <https://doi.org/10.1111/brv.12036>.

11. Warren P, Katti M, Ermann M, Brazel A. Urban bioacoustics: it's not just noise. *Anim Behav*. 2006;71(3):491–502. <https://doi.org/10.1016/j.anbehav.2005.07.014>.
12. Hempton G, Grossmann J. One square inch of silence: one man's quest to preserve quiet. New York: Atria Books; 2010 (Reprint).
13. Romer H, Bailey WJ. Insect hearing in the field. *Camp Biochem Physiol*. 1990;97A(4):443–7. [https://doi.org/10.1016/0300-9629\(90\)90110-E](https://doi.org/10.1016/0300-9629(90)90110-E).
14. Sun JWC, Narins PM. Anthropogenic sounds differentially affect amphibian call rate. *Biol Conserv*. 2005;121(3):419–27. <https://doi.org/10.1016/j.biocon.2004.05.017>.
15. Drolet A, Dussault C, Côté SD. Simulated drilling noise affects the space use of a large terrestrial mammal. *Wildl Biol*. 2016;22(6):284–93. <https://doi.org/10.2981/wlb.00225>.
16. Bernath-Plaisted J, Koper N. Physical footprint of oil and gas infrastructure, not anthropogenic noise, reduces nesting success of some grassland songbirds. *Biol Conserv*. 2016;204(B):434–41. <https://doi.org/10.1016/j.biocon.2016.11.002>.
17. Lazerte SE, Slabbekoorn H, Otter KA. Learning to cope: vocal adjustment to urban noise is correlated with prior experience in black-capped chickadees. *Proc R Soc B: Biol Sci*. 2016;283(1833). <https://doi.org/10.1098/rspb.2016.1058>.
18. Cunnington GM, Fahrig L. Plasticity in the vocalizations of anurans in response to traffic noise. *Acta Oecol*. 2010;36(5):463–70. <https://doi.org/10.1016/j.actao.2010.06.002>.
19. Mancera KF, Murray PJ, Lisle A, Dupont C, Faucheux F, Phillips CJC. The effects of acute exposure to mining machinery noise on the behaviour of eastern blue-tongued lizards (*Tiliqua scincoides*). *Anim Welf*. 2017;26(1):11–24. <https://doi.org/10.7120/09627286.26.1.011>.
20. Amoser S, Wysocki LE, Ladich F. Noise emission during the first powerboat race in an Alpine lake and potential impact on fish communities. *J Acoust Soc Am*. 2004;116(6):3789–97. <https://doi.org/10.1121/1.1808219>.
21. Shannon G, Crooks KR, Wittemyer G, Fristrup KM, Angeloni LM. Road noise causes earlier predator detection and flight response in a free-ranging mammal. *Behav Ecol*. 2016;27(5):1370–5. <https://doi.org/10.1093/beheco/aww058>.
22. Bunkley JP, McClure CJW, Kawahara AY, Francis CD, Barber JR. Anthropogenic noise changes arthropod abundances. *Ecol Evol*. 2017;7(9):2977–85. <https://doi.org/10.1002/ece3.2698>.
23. Koper RP, Erbe C, du Preez DR, Plön S. Comparison of soundscape contributors between two neighboring southern right whale nursing areas along the South African coast. In: Fourth international conference on the effects of noise on aquatic life Dublin, Ireland, 10–16 July 2016. *Proc. Mtgs. Acoust*. 2016, vol. 27, 070014. <https://doi.org/10.1121/2.0000303>.
24. Jacobsen L, Baktoft H, Jepsen N, Aarestrup K, Berg S, Skov C. Effect of boat noise and angling on lake fish behaviour: disturbance and lake fish behaviour. *J Fish Biol*. 2014;84(6):1768–80. <https://doi.org/10.1111/jfb.12395>.
25. Thompson PM, Lusseau D, Barton T, Simmons D, Rusin J, Bailey H. Assessing the responses of coastal cetaceans to the construction of offshore wind turbines. *Mar Pollut Bull*. 2010;60(8):1200–8. <https://doi.org/10.1016/j.marpolbul.2010.03.030>.
26. Lengagne T. Traffic noise affects communication behaviour in a breeding anuran, *Hyla arborea*. *Biol Conserv*. 2008;141(8):2023–31. <https://doi.org/10.1016/j.biocon.2008.05.017>.
27. Vasconcelos RO, Amorim MCP, Ladich F. Effects of ship noise on the detectability of communication signals in the Lusitanian toadfish. *J Exp Biol*. 2007;210:2104–12. <https://doi.org/10.1242/jeb.004317>.
28. Brown AL. Measuring the effect of aircraft noise on sea birds. *Environ Int*. 1990;16(4–6):587–92. [https://doi.org/10.1016/0160-4120\(90\)90029-6](https://doi.org/10.1016/0160-4120(90)90029-6).
29. Mason JT, McClure CJW, Barber JR. Anthropogenic noise impairs owl hunting behavior. *Biol Conserv*. 2016;199:29–32. <https://doi.org/10.1016/j.biocon.2016.04.009>.
30. Newport J, Shorthouse DJ, Manning AD. The effects of light and noise from urban development on biodiversity: implications for protected areas in Australia. *Ecol Manag Restor*. 2014;15(3):204–14. <https://doi.org/10.1111/emr.12120>.
31. Morley EL, Jones G, Radford AN. The importance of invertebrates when considering the impacts of anthropogenic noise. *Proc R Soc B*. 2014;281(1776):20132683. <https://doi.org/10.1098/rspb.2013.2683>.
32. Patricelli GL, Blickley JL. Avian communication in urban noise: causes and consequences of vocal adjustment. *The Auk*. 2006;123(3):639–649. [https://doi.org/10.1642/0004-8038\(2006\)123\[639:ACIUNC\]2.0.CO;2](https://doi.org/10.1642/0004-8038(2006)123[639:ACIUNC]2.0.CO;2).
33. Popper AN, Hastings MC. The effects of anthropogenic sources of sound on fishes. *J Fish Biol*. 2009;75(3):455–89. <https://doi.org/10.1111/j.1095-8649.2009.02319.x>.
34. Shannon G, McKenna MF, Angeloni LM, Crooks KR, Fristrup KM, Brown E, et al. A synthesis of two decades of research documenting the effects of noise on wildlife: effects of anthropogenic noise on wildlife. *Biol Rev*. 2016;91(4):982–1005. <https://doi.org/10.1111/brv.12207>.
35. Roca IT, Desrochers L, Giacomazzo M, Bertolo A, Bolduc P, Deschesnes R, et al. Shifting song frequencies in response to anthropogenic noise: a meta-analysis on birds and anurans. *BEHECO*. 2016;27(5):1269–74. <https://doi.org/10.1093/beheco/aww060>.
36. Sordello R, Flamerie De Lachapelle F, Livoreil B, Vanpeene S. Evidence of the environmental impact of noise pollution on biodiversity: a systematic map protocol. *Environ Evid*. 2019;8:8. <https://doi.org/10.1186/s13750-019-0146-6>.
37. Nugent C, Paviotti M, Bloomfield A, Kephelopoulou S, Rasmussen S, Blanes N, et al. Good practice guide on quiet areas. Luxembourg: Publications Office; 2014.
38. Guidelines for Authors | Environmental Evidence. <http://www.environmentalevidence.org/information-for-authors>. Accessed 8 June 2020.
39. Haddaway N, Macura B, Whaley P, Pullin A. ROSES flow diagram for systematic reviews. Version 1.0. 2018. https://figshare.com/articles/ROSES_Flow_Diagram_Version_1_0/5897389. Accessed 8 June 2020.
40. Brumm H. Anthropogenic noise: implications for conservation. In: Breed MD, Moore J, editors. *Encyclopedia of animal behavior*. Academic Press; 2010. p. 89–93. <https://doi.org/10.1016/B978-0-08-045337-8.00289-8>.
41. Dutilleul G, Guillard Y. Bruit urbain et faune sauvage - Synthèse bibliographique. CETE de l'Est; 2007. p. 24.
42. Dutilleul G, Fontaine A. Bruit routier et faune sauvage. 2015. p. 32.
43. Keil P, Herben T, Rosindell J, Storch D. Predictions of Taylor's power law, density dependence and pink noise from a neutrally modeled time series. *J Theor Biol*. 2010;265(1):78–86. <https://doi.org/10.1016/j.jtbi.2010.04.014>.
44. Calderone GJ, Butler RF. The effects of noise due to random undetected tilts and paleosecular variation on regional paleomagnetic directions. *J Geophys Res*. 1991;96(B3):3973–7. <https://doi.org/10.1029/90JB02457>.
45. Rhud JL, Meagher MW. Noise stress and human pain thresholds: divergent effects in men and women. *J Pain*. 2001;2(1):57–64. <https://doi.org/10.1054/jpai.2000.19947>.
46. Lipscomb DM, Son AA, Vertes D, Roettger R, Carroll J. The effect of high level sound on hearing sensitivity, cochlear sensorineuroepithelium and vasculature of the chinchilla. *Acta Otolaryngol*. 1977;84(1–6):44–56. <https://doi.org/10.3109/00016487709123941>.
47. Krebs H, Macht M, Weyers P, Weijers H-G, Janke W. Effects of stressful noise on eating and non-eating behavior in rats. *Appetite*. 1996;26(2):193–202. <https://doi.org/10.1006/appe.1996.0015>.
48. Kuang X. Study on environment effect of construction in Huairou District. In: Proceedings of the international conference on education, management, commerce and society, Shenyang, China. Atlantis Press; 2015. <https://doi.org/10.2991/emcs-15.2015.90>.
49. Bee MA. Sound source segregation in grey treefrogs: spatial release from masking by the sound of a chorus. *Anim Behav*. 2007;74(3):549–58. <https://doi.org/10.1016/j.anbehav.2006.12.012>.
50. Dunlop R, Noad M, Cato DH. Modification of humpback whale social sound repertoire and vocal source levels with increased noise. In: *Proc. Mtgs. Acoust*. 2013. ICA 2013, Montreal, Canada, 2–7 June 2013, vol. 19, 010058. <https://doi.org/10.1121/1.4799213>.
51. Castellote M. General review of protocols and guidelines for minimizing acoustic disturbance to marine mammals from seismic surveys. *J Int Wildl Law Policy*. 2007;10(3–4):273–88. <https://doi.org/10.1080/13880290701769262>.
52. Karbalaee SS, Karimi E, Naji HR, Ghasempoori SM, Hosseini SM, Abdollahi M. Investigation of the traffic noise attenuation provided by

- roadside green belts. *Fluct Noise Lett.* 2015;14(4):1550036. <https://doi.org/10.1142/S0219477515500364>.
53. Kunc HP, Schmidt R. The effects of anthropogenic noise on animals: a meta-analysis. *Biol Lett.* 2019;15(11):20190649. <https://doi.org/10.1098/rsbl.2019.0649>.
54. Radford A. The effects of noise on biodiversity (no0235)—final report for defra. 2012. p. 27.
55. Gomez C, Lawson JW, Wright AJ, Buren AD, Tollit D, Lesage V. A systematic review on the behavioural responses of wild marine mammals to noise: the disparity between science and policy. *Can J Zool.* 2016;94(12):801–19. <https://doi.org/10.1139/cjz-2016-0098>.
56. Berger-Tal O, Wong BBM, Candolin U, Barber J. What evidence exists on the effects of anthropogenic noise on acoustic communication in animals? A systematic map protocol. *Environ Evid.* 2019;8:18. <https://doi.org/10.1186/s13750-019-0165-3>.
57. Kight CR, Swaddle JP. How and why environmental noise impacts animals: an integrative, mechanistic review: environmental noise and animals. *Ecol Lett.* 2011;14(10):1052–61. <https://doi.org/10.1111/j.1461-0248.2011.01664.x>.
58. Dufour PA. Effects of noise on wildlife and other animals—review of research since 1971. Washington: U.S. Environmental Protection Agency; 1980. p. 102.
59. Mickle MF, Higgs DM. Integrating techniques: a review of the effects of anthropogenic noise on freshwater fish. *Can J Fish Aquat Sci.* 2018;75(9):1534–41. <https://doi.org/10.1139/cjfas-2017-0245>.
60. Nowacek DP, Thorne LH, Johnston DW, Tyack PL. Responses of cetaceans to anthropogenic noise. *Mammal Rev.* 2007;37(2):81–115. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2907.2007.00104.x>.
61. Edmonds NJ, Firmin CJ, Goldsmith D, Faulkner RC, Wood DT. A review of crustacean sensitivity to high amplitude underwater noise: data needs for effective risk assessment in relation to UK commercial species. *Mar Pollut Bull.* 2016;108(1–2):5–11. <https://doi.org/10.1016/j.marpolbul.2016.05.006>.
62. Barber JR, Crooks KR, Fristrup KM. The costs of chronic noise exposure for terrestrial organisms. *Trends Ecol Evol.* 2010;25(3):180–9. <https://doi.org/10.1016/j.tree.2009.08.002>.
63. Pepper CB, Nascarella MA, Kendall RJ. A review of the effects of aircraft noise on wildlife and humans, current control mechanisms, and the need for further study. *Environ Manag.* 2003;32(4):418–32. <https://doi.org/10.1007/s00267-003-3024-4>.
64. Larkin RP, Pater LL, Tazik DJ. Effects of military noise on wildlife: a literature review. Report no.: USACERL Technical Report 96/21. 1996. p. 111.
65. Aguilar de Soto N, Gkikopoulou K, Hooker S, Isojunno S, Johnson M, Miller P, et al. From physiology to policy: a review of physiological noise effects on marine fauna with implications for mitigation. In: Fourth international conference on the effects of noise on aquatic life Dublin, Ireland 10–16 July 2016. *Proc. Mtgs. Acoust.* 2016, vol. 27, 040008. <https://doi.org/10.1121/2.0000299>.
66. Brumm H, Slabbekoorn H. Acoustic communication in noise. In: *Advances in the study of behavior*, vol. 35. Academic Press. 2005. p. 151–209. [https://doi.org/10.1016/S0065-3454\(05\)35004-2](https://doi.org/10.1016/S0065-3454(05)35004-2).
67. Tidau S, Briffa M. Review on behavioral impacts of aquatic noise on crustaceans. In: Fourth international conference on the effects of noise on aquatic life Dublin, Ireland 10–16 July 2016. *Proc. Mtgs. Acoust.* 2016, vol. 27, 010028. <https://doi.org/10.1121/2.0000302>.
68. Nelms SE, Piniak WED, Weir CR, Godley BJ. Seismic surveys and marine turtles: an underestimated global threat? *Biol Conserv.* 2016;193:49–65. <https://doi.org/10.1016/j.biocon.2015.10.020>.
69. Wang S, Wang S. Impacts of wind energy on environment: a review. *Renew Sustain Energy Rev.* 2015;49:437–43. <https://doi.org/10.1016/j.rser.2015.04.137>.
70. Khairunnisa Z, Jusuf AA, Furqanita D. Differential effects of prenatal music versus noise exposure on postnatal auditory cortex development: a systematic review. *J Phys: Conf Ser.* 2018;1073(4):042048. <https://doi.org/10.1088/1742-6596/1073/4/042048>.
71. Williams R, Wright AJ, Ashe E, Blight LK, Bruintjes R, Canessa R, et al. Impacts of anthropogenic noise on marine life: publication patterns, new discoveries, and future directions in research and management. *Ocean Coast Manag.* 2015;115:17–24. <https://doi.org/10.1016/j.ocecoaman.2015.05.021>.
72. Cox KD, Brennan LP, Dudas SE, Juanes F. Assessing the effect of aquatic noise on fish behavior and physiology: a meta-analysis approach. In: Fourth international conference on the effects of noise on aquatic life Dublin, Ireland 10–16 July 2016. *Proc. Mtgs. Acoust.* 2016, vol. 27, 010024. <https://doi.org/10.1121/2.0000291>.
73. Cox K, Brennan LP, Gerwing TG, Dudas SE, Juanes F. Sound the alarm: a meta-analysis on the effect of aquatic noise on fish behavior and physiology. *Glob Change Biol.* 2018;24(7):3105–16. <https://doi.org/10.1111/gcb.14106>.
74. Cardoso GC. Nesting and acoustic ecology, but not phylogeny, influence passerine urban tolerance. *Glob Change Biol.* 2014;20(3):803–10. <https://doi.org/10.1111/gcb.12410>.
75. Francis CD. Vocal traits and diet explain avian sensitivities to anthropogenic noise. *Glob Change Biol.* 2015;21(5):1809–20. <https://doi.org/10.1111/gcb.12862>.
76. Cardoso GC, Hu Y, Francis CD. The comparative evidence for urban species sorting by anthropogenic noise. *R Soc Open Sci.* 2018;5(2):172059. <https://doi.org/10.1098/rsos.172059>.
77. Fletcher JL, Busnel RG. Effects of noise on wildlife. Academic Press; 1978. <https://doi.org/10.1016/B978-0-12-260550-5.X5001-9>.
78. Richardson WJ, Greene JCR, Malme CI, Thomson DH. Marine mammals and noise. Cambridge: Academic Press; 2013. ISBN 978-0-12-588441-9.
79. Brumm H, editor. Animal communication and noise. Berlin, Heidelberg: Springer; 2013. <https://doi.org/10.1007/978-3-642-41494-7>.
80. Popper AN, Hawkins A, editors. The effects of noise on aquatic life. New York: Springer; 2012. <https://doi.org/10.1007/978-1-4419-7311-5>.
81. Popper AN, Hawkins A, editors. The effects of noise on aquatic life II. New York: Springer; 2016. <https://doi.org/10.1007/978-1-4939-2981-8>.
82. Slabbekoorn H, Dooling RJ, Popper AN, Fay RR, editors. Effects of anthropogenic noise on animals. New York: Springer; 2018. <https://doi.org/10.1007/978-1-4939-8574-6>.
83. Hawkins AD, Popper AN. Effects of man-made sound on fishes. In: Slabbekoorn H, Dooling RJ, Popper AN, Fay RR, editors. Effects of anthropogenic noise on animals. New York: Springer; 2018. p. 145–77. https://doi.org/10.1007/978-1-4939-8574-6_6.
84. Simmons AM, Narins PM. Effects of anthropogenic noise on amphibians and reptiles. In: Slabbekoorn H, Dooling RJ, Popper AN, Fay RR, editors. Effects of anthropogenic noise on animals. New York: Springer; 2018. p. 179–208. https://doi.org/10.1007/978-1-4939-8574-6_7.
85. Halfwerk W, Lohr B, Slabbekoorn H. Impact of man-made sound on birds and their songs. In: Slabbekoorn H, Dooling RJ, Popper AN, Fay RR, editors. Effects of anthropogenic noise on animals. New York: Springer; 2018. p. 209–42. https://doi.org/10.1007/978-1-4939-8574-6_8.
86. Erbe C, Dunlop R, Dolman S. Effects of noise on marine mammals. In: Slabbekoorn H, Dooling RJ, Popper AN, Fay RR, editors. Effects of anthropogenic noise on animals. New York: Springer; 2018. p. 277–309. https://doi.org/10.1007/978-1-4939-8574-6_10.
87. Borda-de-Água L, Barrientos R, Beja P, Pereira HM, editors. Railway ecology. Cham: Springer; 2017. <https://doi.org/10.1007/978-3-319-57496-7>.
88. Gil D, Brumm H. Acoustic communication in the urban environment: patterns, mechanisms, and potential consequences of avian song adjustments. In: Gil D, Brumm H, editors. Avian urban ecology: behavioural and physiological adaptations. Oxford: Oxford University Press; 2014. <https://doi.org/10.1093/acprof:oso/9780199661572.003.0006>.
89. Halfwerk W, Slabbekoorn H. The impact of anthropogenic noise on avian communication and fitness. In: Gil D, Brumm H, editors. Avian urban ecology: behavioural and physiological adaptations. Oxford: Oxford University Press; 2014. <https://doi.org/10.1093/acprof:oso/9780199661572.003.0007>.
90. Parris KM. Ecological impacts of road noise and options for mitigation. In: van der Ree R, Smith DJ, Grilo C, editors. Handbook of road ecology. Chichester: Wiley; 2015. p. 151–8. <https://doi.org/10.1002/9781118568170.ch19>.
91. Abbott I, Berthinussen A, Stone E, Boonman M, Melber M, Altringham J. Bats and roads. In: Handbook of road ecology. 2015. p. 290–9. ISBN 978-1-118-56818-7.
92. Ortega CP. Effects of noise pollution on birds: a brief review of our knowledge. In: Ornithological monographs, vol. 74. 2012. p. 6–22. <https://doi.org/10.1525/om.2012.74.1.6>.

93. Francis CD et al. Behavioral responses by two songbirds to natural-gas-well compressor noise. In: Ornithological monographs, vol. 74. 2012. p. 36–46. <https://doi.org/10.1525/om.2012.74.1.36>.
94. Blickley JL, Patricelli GL. Potential acoustic masking of Greater Sage-Grouse (*Centrocercus urophasianus*) display components by chronic industrial noise. In: Ornithological monographs, vol. 74. 2012. p. 23–35. <https://doi.org/10.1525/om.2012.74.1.23>.
95. Harding HR, Gordon TAC, Eastcott E, Simpson SD, Radford AN. Causes and consequences of intraspecific variation in animal responses to anthropogenic noise. *Behav Ecol*. 2019;30(6):1501–11. <https://doi.org/10.1093/beheco/arz114>.
96. Erbe C, Marley SA, Schoeman RP, Smith JN, Trigg LE, Embling CB. The effects of ship noise on marine mammals—a review. *Front Mar Sci*. 2019;6:606. <https://doi.org/10.3389/fmars.2019.00606>.
97. Raboin M, Elias DO. Anthropogenic noise and the bioacoustics of terrestrial invertebrates. *J Exp Biol*. 2019;222(12):jeb178749. <https://doi.org/10.1242/jeb.178749>.
98. Popper AN, Hawkins AD. An overview of fish bioacoustics and the impacts of anthropogenic sounds on fishes. *J Fish Biol*. 2019;94(5):692–713. <https://doi.org/10.1111/jfb.13948>.
99. Davies TW, Smyth T. Why artificial light at night should be a focus for global change research in the 21st century. *Glob Change Biol*. 2018;24(3):872–82. <https://doi.org/10.1111/gcb.13927>.
100. Kendall LS, Širović A, Roth EH. Effects of construction noise on the cook inlet beluga whale (*Delphinapterus leucas*) vocal behavior. *Can Acoust*. 2013;41(3):3–14.
101. Chosy J, Wilson M, Santymire R. Behavioral and physiological responses in felids to exhibit construction: felid response to exhibit construction. *Zoo Biol*. 2014;33(4):267–74. <https://doi.org/10.1002/zoo.21142>.
102. Espmark Y. Behaviour reactions of reindeer exposed to sonic booms. *Deer*. 1972;2(7):800–2.
103. Tressler J, Smotherman MS. Context-dependent effects of noise on echolocation pulse characteristics in free-tailed bats. *J Comp Physiol A*. 2009;195:923–34. <https://doi.org/10.1007/s00359-009-0468-x>.
104. Plassmann W, Kadel M. Low-frequency sensitivity in a gerbilline rodent, *Pachyuromys duprasi*. *Brain Behav Evol*. 1991;38:115–26. <https://doi.org/10.1159/000114382>.
105. Böhm M, Collen B, Baillie JEM, Bowles P, Chanson J, Cox N, et al. The conservation status of the world's reptiles. *Biol Conserv*. 2013;157:372–85. <https://doi.org/10.1016/j.biocon.2012.07.015>.
106. Stuart SN, Chanson JS, Cox NA, Young BE, Rodrigues ASL, Fischman DL, et al. Status and trends of amphibian declines and extinctions worldwide. *Science*. 2004;306(5702):1783–6. <https://doi.org/10.1126/science.1103538>.
107. Bee MA. Selective phonotaxis by male wood frogs (*Rana sylvatica*) to the sound of a chorus. *Behav Ecol Sociobiol*. 2007;61(6):955–66. <https://doi.org/10.1007/s00265-006-0324-8>.
108. Römer H, Schmidt AKD. Directional hearing in insects with internally coupled ears. *Biol Cybern*. 2016;110(4–5):247–54. <https://doi.org/10.1007/s00422-015-0672-4>.
109. Christensen CB, Christensen-Dalsgaard J, Brandt C, Madsen PT. Hearing with an atympanic ear: good vibration and poor sound-pressure detection in the royal python, *Python regius*. *J Exp Biol*. 2012;215(2):331–42. <https://doi.org/10.1242/jeb.062539>.
110. Shamble PS, Menda G, Golden JR, Nitzany EI, Walden K, Beatus T, et al. Airborne acoustic perception by a jumping spider. *Curr Biol*. 2016;26(21):2913–20. <https://doi.org/10.1016/j.cub.2016.08.041>.
111. Chapuis L, Kerr CC, Collin SP, Hart NS, Sanders KL. Underwater hearing in sea snakes (Hydrophiinae): first evidence of auditory evoked potential thresholds. *J Exp Biol*. 2019;222(14):jeb198184. <https://doi.org/10.1242/jeb.198184>.
112. Mortimer B. A spider's vibration landscape: adaptations to promote vibrational information transfer in orb webs. *Integr Comp Biol*. 2019;59(6):1636–45. <https://doi.org/10.1093/icb/icz043>.
113. Bolle LJ, de Jong CAF, Bierman SM, van Beek PJG, van Keeken OA, Wesels PW, et al. Common sole larvae survive high levels of pile-driving sound in controlled exposure experiments. *PLoS ONE*. 2012;7(3):e33052. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0033052>.
114. Heide-Jørgensen MP, Hansen RG, Westdal K, Reeves RR, Mosbech A. Narwhals and seismic exploration: is seismic noise increasing the risk of ice entrapments? *Biol Conserv*. 2013;158:50–4. <https://doi.org/10.1016/j.biocon.2012.08.005>.
115. Larsen JK, Guillemette M. Effects of wind turbines on flight behaviour of wintering common eiders: implications for habitat use and collision risk: wind turbines and wintering common eiders. *J Appl Ecol*. 2007;44(3):516–22. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2664.2007.01303.x>.
116. Alvarez-Berrios N, Campos-Cerqueira M, Hernández-Serna A, Amanda Delgado CJ, Román-Dañobeytia F, Aide TM. Impacts of small-scale gold mining on birds and anurans near the Tambopata Natural Reserve, Peru, Assessed using passive acoustic monitoring. *Trop Conserv Sci*. 2016;9(2):832–51. <https://doi.org/10.1177/194008291600900216>.
117. Sutter GC, Davis SK, Skiffington JC, Keating LM, Pittaway LA. Nesting behaviour and reproductive success of sprague's pipit (*Anthus spragueii*) and vesper sparrow (*Poocetes gramineus*) during pipeline construction. *Can Field Nat*. 2016;130(2):99–109. <https://doi.org/10.22621/cfn.v130i2.1833>.
118. Culik B, Koschinski S, Tregenza N, Ellis G. Reactions of harbor porpoises *Phocoena phocoena* and herring *Clupea harengus* to acoustic alarms. *Mar Ecol Prog Ser*. 2001;211:255–60. <https://doi.org/10.3354/meps211255>.
119. Watkins WA, Schevill WE. Sperm whales (*Physeter catodon*) react to pingers. *Deep Sea Res Oceanogr Abstr*. 1975;22(3):123–9. [https://doi.org/10.1016/0011-7471\(75\)90052-2](https://doi.org/10.1016/0011-7471(75)90052-2).
120. Finneran JJ, Carder DA, Schlundt CE, Ridgway SH. Temporary threshold shift in bottlenose dolphins (*Tursiops truncatus*) exposed to mid-frequency tones. *J Acoust Soc Am*. 2005;118(2696):10. <https://doi.org/10.1121/1.2032087>.
121. Richard JD. Fish attraction with pulsed low-frequency sound. *J Fish Res Bd Can*. 1968;25(7):1441–52. <https://doi.org/10.1139/f68-125>.
122. Fridé E, Weinstock M. Alterations in behavioral and striatal dopamine asymmetries induced by prenatal stress. *Pharmacol Biochem Behav*. 1989;32(2):425–30. [https://doi.org/10.1016/0091-8057\(89\)90174-3](https://doi.org/10.1016/0091-8057(89)90174-3).
123. Woolway EE, Goodenough AE. Effects of visitor numbers on captive European red squirrels (*Sciurus vulgaris*) and impacts on visitor experience. *Zoo Biol*. 2017;36(2):112–9. <https://doi.org/10.1002/zoo.21357>.
124. Shirley MDF, Armitage VL, Barden TL, Gough M, Lurz PWW, Oatway DE, et al. Assessing the impact of a music festival on the emergence behaviour of a breeding colony of Daubenton's bats (*Myotis daubentonii*). *J Zool*. 2001;254(3):367–73. <https://doi.org/10.1017/S0952836901000863>.
125. Graham AL, Cooke SJ. The effects of noise disturbance from various recreational boating activities common to inland waters on the cardiac physiology of a freshwater fish, the largemouth bass (*Micropterus salmoides*). *Aquat Conserv Mar Freshw Ecosyst*. 2008;18(7):1315–24. <https://doi.org/10.1002/aqc.941>.
126. Price M, Lill A. Behavioural responses of breeding Silver Gulls to tourist traffic. *Aust Zool*. 2011;35(3):810–21. <https://doi.org/10.7882/AZ.2011.032>.
127. Payne CJ, Jessop TS, Guay P-J, Johnstone M, Feore M, Mulder RA. Population, behavioural and physiological responses of an urban population of black swans to an intense annual noise event. *PLoS ONE*. 2012;7:e45014. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0045014>.
128. Rossi-Santos MR. Whale-watching noise effects on the behavior of humpback whales (*Megaptera novaeangliae*) in the Brazilian breeding ground. In: Fourth international conference on the effects of noise on aquatic life Dublin, Ireland 10–16 July 2016. *Proc. Mtgs. Acoust*. 2016, vol. 27, 040003. <https://doi.org/10.1121/2.0000271>.
129. Mulero-Pázmány M, Jenni-Eiermann S, Strebel N, Sattler T, Negro JJ, Tablado Z. Unmanned aircraft systems as a new source of disturbance for wildlife: a systematic review. *PLoS ONE*. 2017;12:e0178448. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0178448>.
130. Marley SA, Salgado Kent CP, Erbe C, Parnum IM. Effects of vessel traffic and underwater noise on the movement, behaviour and vocalisations of bottlenose dolphins in an urbanised estuary. *Sci Rep*. 2017;7:13437. <https://doi.org/10.1038/s41598-017-13252-z>.
131. Senzaki M, Yamaura Y, Francis CD, Nakamura F. Traffic noise reduces foraging efficiency in wild owls. *Sci Rep*. 2016;6:30602. <https://doi.org/10.1038/srep30602>.
132. Gomes DGE, Page RA, Geipel I, Taylor RC, Ryan MJ, Halfwerk W. Bats perceptually weight prey cues across sensory systems when hunting in noise. *Science*. 2016;353(6305):1277–80. <https://doi.org/10.1126/science.aaf7934>.

133. Brintjes R, Radford AN. Context-dependent impacts of anthropogenic noise on individual and social behaviour in a cooperatively breeding fish. *Anim Behav*. 2013;85(6):1343–9. <https://doi.org/10.1016/j.anbehav.2013.03.025>.
134. Phillips S. Aversive behaviour by koalas (*Phascolarctos cinereus*) during the course of a music festival in northern New South Wales, Australia. *Aust Mammal*. 2016;38(2):158–63. <https://doi.org/10.1071/AM15006>.
135. Owen MA, Swaisgood RR, Czekala NM, Steinman K, Lindburg DG. Monitoring stress in captive giant pandas (*Ailuropoda melanoleuca*): behavioral and hormonal responses to ambient noise. *Zoo Biol*. 2004;23(2):147–64. <https://doi.org/10.1002/zoo.10124>.
136. Borneman TE, Rose ET, Simons TR. Minimal changes in heart rate of incubating American Oystercatchers (*Haematopus palliatus*) in response to human activity. *The Condor*. 2014;116(3):493–503. <https://doi.org/10.1650/CONDOR-14-48.1>.
137. Buscaino G, Filiciotto F, Buffa G, Bellante A, Stefano VD, Assenza A, et al. Impact of an acoustic stimulus on the motility and blood parameters of European sea bass (*Dicentrarchus labrax* L.) and gilthead sea bream (*Sparus aurata* L.). *Mar Environ Res*. 2010;69(3):136–42. <https://doi.org/10.1016/j.marenvres.2009.09.004>.
138. Li ZZ, Burke WH. Influence of 12 hours of sound stimuli on gonad development and plasma luteinizing hormone in Japanese Quail (*Coturnix coturnix japonica*) exposed to 6 hours of daily light. *Poult Sci*. 1987;66(6):1045–52. <https://doi.org/10.3382/ps.0661045>.
139. Malhi Y, Franklin J, Seddon N, Solan M, Turner MG, Field CB, et al. Climate change and ecosystems: threats, opportunities and solutions. *Phil Trans R Soc B*. 2020;375(1794):20190104. <https://doi.org/10.1098/rstb.2019.0104>.
140. Van der Biest K, Meire P, Schellekens T, D'hondt B, Bonte D, Vanagt T, et al. Aligning biodiversity conservation and ecosystem services in spatial planning: focus on ecosystem processes. *Sci Tot Environ*. 2020;712:136350. <https://doi.org/10.1016/j.scitotenv.2019.136350>.
141. Chen HL, Koprowski JL. Animal occurrence and space use change in the landscape of anthropogenic noise. *Biol Conserv*. 2015;192:315–22. <https://doi.org/10.1016/j.biocon.2015.10.003>.
142. Nabi G, McLaughlin RW, Hao Y, Wang K, Zeng X, Khan S, et al. The possible effects of anthropogenic acoustic pollution on marine mammals' reproduction: an emerging threat to animal extinction. *Environ Sci Pollut Res*. 2018;25:19338–45. <https://doi.org/10.1007/s11356-018-2208-7>.
143. European Commission. Communication from the Commission to the European Parliament, the Council, the European Economic and Social Committee and the Committee of the Regions. EU Biodiversity Strategy for 2030. Bringing nature back into our lives. COM(2020) 380 final, Brussels, 20 May 2020. https://ec.europa.eu/info/sites/info/files/communication-annex-eu-biodiversity-strategy-2030_en.pdf.
144. Bougnec AL. Mémoire de première année de Master Gestion territoriale du développement durable. 2018. p. 79.
145. Tyack P, Gordon J, Thompson D. Controlled exposure experiments to determine the effects of noise on marine mammals. *Mar Technol Soc J*. 2003;37(4):41–53. <https://doi.org/10.4031/002533203787537087>.
146. Smokorowski KE, Randall RG. Cautions on using the before-after-control-impact design in environmental effects monitoring programs. *FACETS*. 2017;2:212–32. <https://doi.org/10.1139/facets-2016-0058>.
147. De Palma A, Sanchez-Ortiz K, Martin PA, Chadwick A, Gilbert G, Bates AE, et al. Challenges with inferring how land-use affects terrestrial biodiversity: study design, time, space and synthesis. In: *Advances in ecological research*. Elsevier; 2018. p. 163–99. <https://doi.org/10.1016/bs.aecr.2017.12.004>.
148. Christie AP, Amano T, Martin PA, Shackelford GE, Simmons BI, Sutherland WJ. Simple study designs in ecology produce inaccurate estimates of biodiversity responses. *J Appl Ecol*. 2019;56(12):2742–54. <https://doi.org/10.1111/1365-2664.13499>.
149. Faulkner RC, Farcas A, Merchant ND. Guiding principles for assessing the impact of underwater noise. *J Appl Ecol*. 2018;55(6):2531–6. <https://doi.org/10.1111/1365-2664.13161>.
150. Wade L, Whitehead H, Weigart L. Conflict of interest in research on anthropogenic noise and marine mammals: does funding bias conclusions? *Mar Policy*. 2010;34(2):320–7. <https://doi.org/10.1016/j.marpol.2009.08.009>.
151. Stebbins WG, Moody DB, Serafini JV. Some principal issues in the analysis of noise effects on hearing in experimental animals. *Am J Otolaryngol*. 1982;3(4):295–304. [https://doi.org/10.1016/S0196-0709\(82\)80069-0](https://doi.org/10.1016/S0196-0709(82)80069-0).

Publisher's Note

Springer Nature remains neutral with regard to jurisdictional claims in published maps and institutional affiliations.

Ready to submit your research? Choose BMC and benefit from:

- fast, convenient online submission
- thorough peer review by experienced researchers in your field
- rapid publication on acceptance
- support for research data, including large and complex data types
- gold Open Access which fosters wider collaboration and increased citations
- maximum visibility for your research: over 100M website views per year

At BMC, research is always in progress.

Learn more biomedcentral.com/submissions



II. Evaluer les conséquences du bruit et de la lumière artificielle par les revues systématiques

Dans le chapitre précédent nous avons vu que la carte systématique permet d'obtenir un paysage détaillé de la connaissance sur un sujet donné en décrivant le corpus bibliographique existant et en identifiant aussi bien les manques que les *clusters* de connaissance. En revanche, elle ne comporte pas l'extraction des résultats des études et donc ne permet pas de déterminer les impacts, positifs, négatifs ou neutres. Ceci est l'objet des revues et nous allons ici en développer deux.

A. L'impact de deux sources de bruits

Comme évoqué en introduction, certaines sources de bruits font déjà régulièrement l'objet de revues, notamment les bruits issus des transports (Bednarz, 2021; Oden et al., 2020). Notons justement que les articles de la carte systématique liés au bruit routier ont déjà été valorisés par un chercheur (McClure, 2021). Dans le cadre de cette thèse, nous avons donc décidé de traiter les articles de deux sources de bruit qui sont beaucoup plus rarement considérées : les bruits récréatifs et les bruits des éoliennes (un sous-ensemble des bruits industriels). Ces activités ne sont pas les plus étudiées dans la carte systématique mais elles soulèvent des enjeux de société car elles sont amenées à se développer fortement dans les années à venir. Nous avons donc souhaité regarder les premières tendances qui pourraient ressortir de la littérature existante, avec les questions suivantes :

- **les bruits générés par des activités récréatives produisent-ils des impacts positifs, négatifs ou neutres sur la faune ?**
- **les bruits émis par les éoliennes génèrent-ils des impacts positifs, négatifs ou neutres sur la faune ?**

Ce travail a été intégré directement dans le manuscrit de cette thèse. J'ai effectué l'ensemble du processus comprenant la sélection des articles, leur division en "cas", l'extraction des données et la synthèse des résultats. L'extraction des données a été confrontée à la vérification d'un second écologue de PatriNat (Alix Lafitte). Nous allons présenter séparément la méthode et les résultats pour les deux revues puis nous finirons par une discussion commune.

1) Analyse du cluster "Bruits récréatifs"

▪ Contexte

On entend par "bruits récréatifs" les bruits produits par des activités de loisir en nature (sports, tourisme, événements, etc.), qu'ils soient exceptionnels (ex : concerts, grands prix) ou communs (ex : joggeurs dans une forêt péri-urbaine). Les espaces naturels sont en effet le lieu de diverses activités autorisées, pouvant générer des sons, y compris parfois dans des aires dites "protégées" (Figure 3.F2). En outre, les citoyens sont en demande de plus en plus forte de nature (notamment depuis la crise du COVID) et cette fréquentation est même encouragée par les pouvoirs publics (bien-être, tourisme, santé, etc.). Cette tendance n'est pas sans poser question car la présence

humaine engendre nécessairement des émissions sonores (bruits de pas, conversations, véhicules, musique, *etc.*). Des activités *a priori* peu impactantes pour l'environnement comme la randonnée, le vélo, l'alpinisme ou le pique-nique sont, elles-aussi, susceptibles de générer des impacts sonores sur la faune sauvage (Knight & Gutzwiller, 1995; Rosenthal et al., 2022).

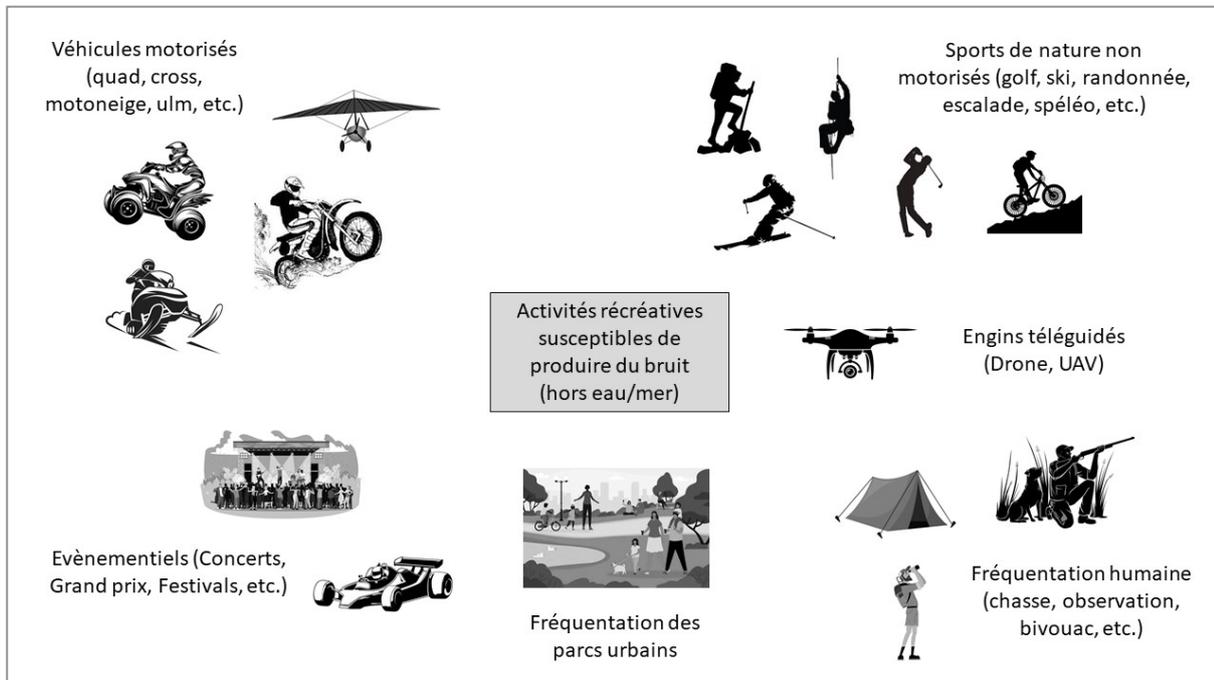


Figure 3.F2 : Panorama des bruits récréatifs potentiellement générateurs de bruit
Crédit : Romain Sordello

▪ Méthode

Les publications relatives au *cluster* des "bruits récréatifs" de la carte systématique ont été extraites. Les articles de recherche primaire ont été sélectionnés (exclusion des revues, méta-analyses, articles de discussion, *etc.*) puis les articles ont été retriés pour exclure ceux :

- dont le bruit ne correspond pas à une activité humaine "naturelle" en extérieur (études en laboratoires, sons artificiels, *etc.*).
- qui s'intéressent à des activités aquatiques/marines, du fait que cette thèse s'intéresse essentiellement aux écosystèmes terrestres.
- qui étudient des impacts sur la faune captive (ex : études sur l'impact des visiteurs dans un zoo).
- sans aucune quantification du bruit (ex : estimation du bruit par un *proxy* tel que le nombre de touristes).

Des éléments complémentaires de méthode sont exposés dans le fichier additionnel 1 et le fichier additionnel 2 (feuille "*Recreation map cluster*") compile les décisions pour chaque article inclus/exclu.

Nous n'avons pas mené d'évaluation des biais des articles, par manque de temps. Les articles ont été divisés en "cas", un cas correspondant à la combinaison d'une espèce (*population*), d'un bruit

(*exposure*) et d'une mesure (*outcome*). Un article peut donc générer plusieurs cas (par exemple, l'étude de l'effet du bruit d'un grand prix de Formule 1 sur l'activité et la mortalité de 2 espèces générera $1 * 2 * 2 = 4$ cas). Les cas ont été codés c'est-à-dire que les informations ont été extraites des articles pour une série de descripteurs préalablement définis. Les résultats de chaque cas ont aussi été notés. Une vérification *a posteriori* a été réalisée par une deuxième personne (Alix Lafitte, PatriNat) sur la totalité des cas. L'ensemble des données générées sont présentées dans le fichier additionnel 3.

La Figure 3.F3 montre les volumes au fil du processus de sélection des articles. Au final, 16 articles ont été conservés (Tableau 3.T1), générant 56 cas.

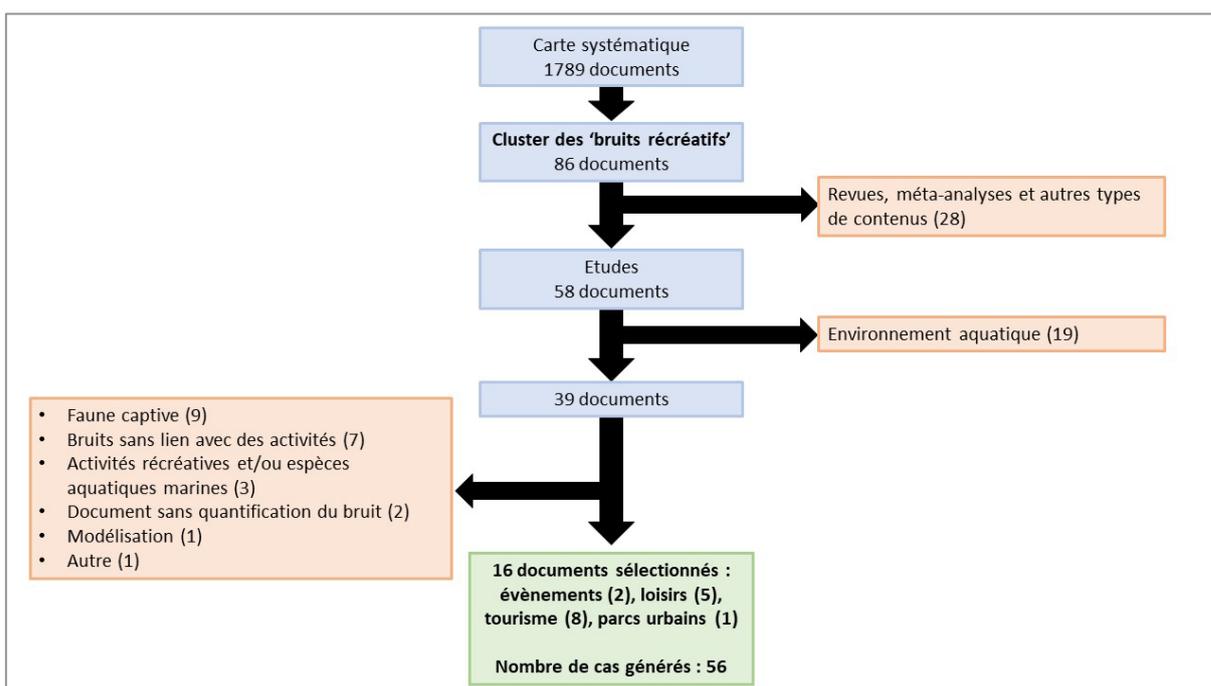


Figure 3.F3 : Processus de sélection des articles sur les bruits récréatifs issus de la carte systématique

Crédit : Romain Sordello

▪ Résultats

Sur l'ensemble des articles, les oiseaux apparaissent comme le groupe taxonomique le plus étudié, suivi par les mammifères. Les amphibiens et les reptiles se retrouvent uniquement dans 1 à 2 études.

Un seul article évalue l'effet de l'activité sonore de la fréquentation humaine en milieu urbain (33 parcs urbains en Chine) (Zhou & Chu, 2012). Les résultats ne montrent pas d'effet significatif sur la distribution des oiseaux et suggèrent même un effet positif sur la composition en hiver. Il ressort en effet que le nombre d'espèces de granivores (et uniquement les oiseaux ayant ce régime alimentaire) augmentent avec le bruit en cette saison. Cet effet serait le résultat d'une simple corrélation ; en effet les auteurs l'expliquent par l'augmentation de la fréquentation des parcs urbains en hiver pour nourrir les oiseaux (nourriture qui profitent généralement surtout aux granivores) et cette fréquentation est nécessairement associée à une augmentation du fond sonore.

Tableau 3. T1 : Liste des articles inclus pour les bruits récréatifs

Article	Année(s)	Pays	Taxons	Type d'activité	Quantification du bruit	Design	Outcomes
Cianchetti-Benedetti <i>et al.</i> , 2018	2004	Italie	Oiseaux	Festival de musique	R	Gradient	reproduction
Luo <i>et al.</i> , 2018	2014	Chine	Amphibiens	Tourisme	R	Gradient	distribution
Buxton <i>et al.</i> , 2017	2011, 2012, 2013	USA	Oiseaux	Visiteurs	R	BDE	comportement, distribution
Ivanov, 2017	2016	Bulgarie	Mammifères	Visite de grottes	R	Gradient	distribution, survie
Lerdsuchatavanich <i>et al.</i> , 2017	2015, 2016	Thaïlande	Mammifères, Reptiles, Amphibiens, Oiseaux	Véhicule motorisé tout terrain	R	Gradient	distribution
Alwis <i>et al.</i> , 2016	2013, 2014	Sri Lanka	Oiseaux	Observation des oiseaux, photo nature, sorties éducatives, pics niques, ...	R	BAE	distribution
Landry, 2016	2014, 2015	USA	Mammifères	Aviation	R	CE	biologie
Brown <i>et al.</i> , 2012	2008	USA	Mammifères	Marche	R	Série temporelle	comportement, activité
Payne <i>et al.</i> , 2012	2011	Australie	Oiseaux	Grand Prix Formule 1	R	BD AE	distribution, activité, biologie

Article	Année(s)	Pays	Taxons	Type d'activité	Quantification du bruit	Design	Outcomes
Swaddle <i>et al.</i> , 2012	2007	USA	Oiseaux	Golf, marche, parc	R	Gradient	reproduction
Zhou & Chu, 2012	2010, 2011	Chine	Oiseaux	Parc urbain	R	Gradient	distribution
Karp & Guevara, 2011	2005	Pérou	Oiseaux	Conversation	R, E	CE	distribution
Price & Lill, 2011	2006, 2007, 2008	Australie	Oiseaux	Marche	R, E	CE	comportement
Karp & Root, 2009	2007	Pérou	Oiseaux	Conversation	R, E	CE	comportement
Burger & Gochfeld, 1998	1992, 1993, 1994	USA	Oiseaux	Tourisme	R	BDAE	activité, comportement
Henson & Grant, 1991	1988, 1989	USA	Oiseaux	Marche et observation des oiseaux	A	Série temporelle	comportement

R : Bruit réel mesuré sur place | A : Seuil arbitraire défini par les auteurs | R, E : Bruit réel diffusé avec un enregistrement préalable
L'outcome 'Biologie' regroupe des métriques telles que le poids du corps ou des concentrations hormonales

Deux articles s'intéressent à l'effet d'évènements ponctuels d'ampleur sur des oiseaux d'eau : un Grand prix de Formule 1 (Cianchetti-Benedetti et al., 2018) et un festival de musique (Payne et al., 2012). Les effets mis en évidence sont globalement non significatifs et pour certains sont inattendus. Le Grand prix de Formule 1 n'a pas d'effet sur la reproduction des oiseaux (survie, date d'envol, poids net des poussins). Concernant le festival de musique, seul le poids semble réagir en fonction de la position des nids vis-à-vis de la source sonore mais uniquement les nuits de nouvelles lunes. Le festival ne provoque pas d'effet significatif sur l'activité des oiseaux. Par ailleurs, il augmente l'abondance des oiseaux et amènerait une légère diminution des hormones de stress.

En matière de tourisme le corpus comprend 9 articles mesurant l'effet de la fréquentation humaine, en particulier le bruit des conversations, dans divers espaces naturels ; par exemple dans une grotte abritant des chauves-souris, une réserve ornithologique, un parc national. Les espèces étudiées sont ici essentiellement des oiseaux (7 articles). Contrairement aux évènements ponctuels, le bruit semble avoir des conséquences clairement négatives. En termes de comportement, le bruit inhibe des comportements de nourrissage (ex : coups de becs), augmente la distance à laquelle les animaux réagissent aux humains, stimule des comportements d'alerte comme des battements d'ailes et augmente la vigilance des animaux (ex : regards, levée de tête) (Burger & Gochfeld, 1998; Buxton et al., 2017; Karp & Root, 2009; Price & Lill, 2011). Le bruit perturbe également l'activité journalière en diminuant le temps de nourrissage (Burger & Gochfeld, 1998). Mais le résultat le plus robuste concerne vraisemblablement la distribution avec 5 articles allant dans le sens d'une réduction de l'abondance sous l'effet du bruit (Alwis et al., 2016; Ivanov et al., 2017; Karp & Guevara, 2011; Lerdsuchat et al., 2017; Luo et al., 2018). En outre, ces 5 articles portent sur des taxons variés (oiseaux, mammifères y compris chauves-souris, amphibiens, reptiles) et des activités diverses (conversations, marche, véhicules à moteur). En revanche, l'étude sur la visite de caves ne montre pas d'effet sur la mortalité des chauves-souris.

Enfin, 4 articles étudient l'effet du bruit issu d'activités de loisirs très diverses telles que l'aviation de plaisance, la marche, le vélo, l'observation naturaliste ou encore le golf. Très peu de résultats sont reportés dans les études concernées. Seuls deux résultats sont exploitables : un avion de plaisance ne provoque pas de stress sur des cervidés (Landry, 2016) alors que l'observation des oiseaux engendre des réactions comportementales passagères (ex : éloignement, vigilance) sur des oiseaux nicheurs (Henson & Grant, 1991).

2) Analyse du cluster "Bruits des éoliennes terrestres"

▪ Contexte

En réponse aux enjeux climatiques le développement des énergies nouvelles renouvelables (ENR) - dont l'éolien - figure comme un objectif mondial¹. Avec la loi relative à la transition énergétique pour la croissance verte du 18 août 2015, la France s'est fixée pour objectif d'atteindre 32 % d'énergies renouvelables dans la consommation totale d'énergie de la France à horizon 2030. En 2019, le parc éolien français produisait 34,1 TWh, ce qui représentait déjà 6,3 % de la production

¹ <https://iea.blob.core.windows.net/assets/5ae32253-7409-4f9a-a91d-1493ffb9777a/Renewables2021-Analysisandforecastto2026.pdf>

d'électricité nationale et une progression de 21,2 % par rapport à 2018². Ainsi, l'éolien se développe fortement au titre de la transition énergétique, ce qui suscite de nombreuses inquiétudes pour la biodiversité.

En effet, les éoliennes peuvent générer une mortalité directe des espèces volantes par collision ou barotraumatisme (oiseaux, chauves-souris) (Baerwald et al., 2008; Cabrera-Cruz et al., 2020). Les éoliennes sont équipées de lumières signalétiques, ce qui pourrait engendrer aussi des nuisances lumineuses pour la faune (d'Entremont, 2015). Un autre impact sur la faune est aussi systématiquement évoqué dans les revues générales sur les effets environnementaux des éoliennes : celui du bruit (Hamed & Alshare, 2022; Msigwa et al., 2022; Schuster et al., 2015; Wang & Wang, 2015). Dans le même temps, peu d'éléments factuels sont généralement avancés pour étayer ces impacts, ce qui nous a motivé à explorer cette question.

Les éoliennes produisent effectivement des bruits et de deux manières (Dhar et al., 2020; Saidur et al., 2011; Tabassum-Abbasi et al., 2014) : 1/ un bruit mécanique issu des vibrations des composants de l'éolienne (engrenages internes de la turbine, générateur, etc.) et 2/ un bruit aérodynamique produit par le souffle du vent dans les pales qui génère un bruit de fond régulier. D'après l'Agence de l'environnement et de la maîtrise de l'énergie (ADEME) les éoliennes émettent principalement des basses fréquences entre 20 Hz et 100 Hz et à 500 m de distance le bruit est généralement inférieur à 35 dB(A) (Figure 3.F4). Une campagne de mesure du bruit menée par l'Agence nationale de sécurité sanitaire de l'alimentation, de l'environnement et du travail (ANSES) a montré que des infrasons sont aussi émis (ADEME, 2008, 2018).

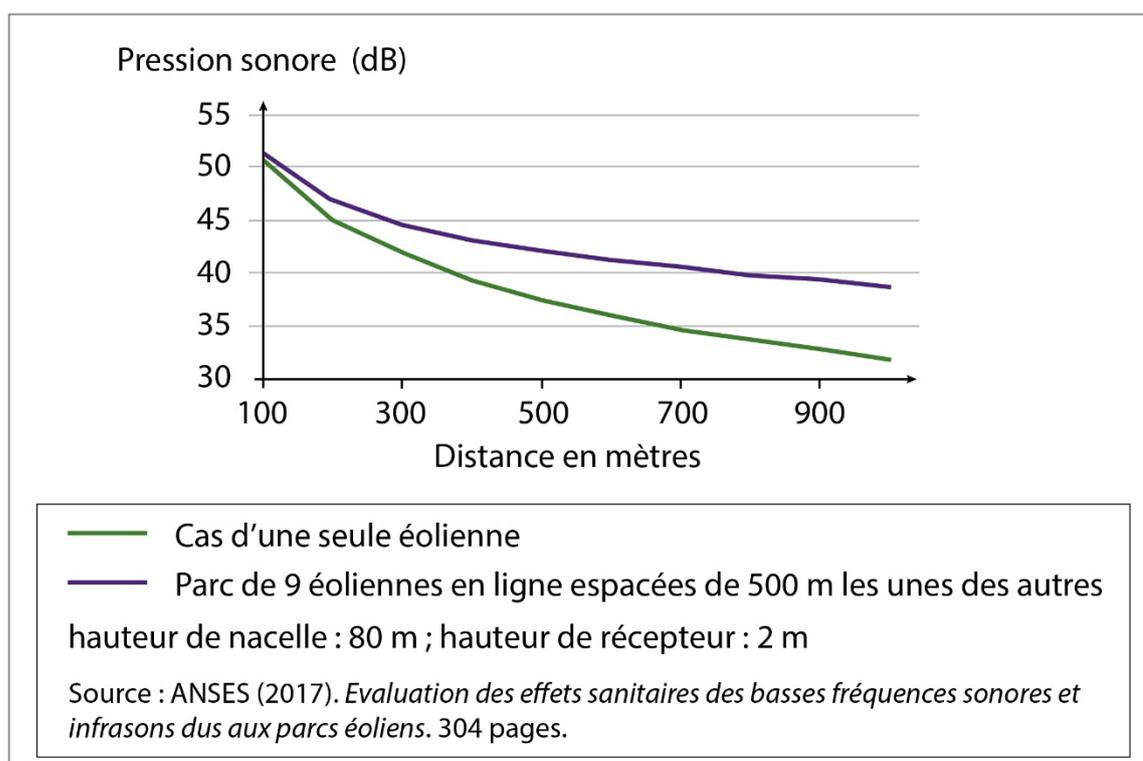


Figure 3.F4 : Emissions de bruit en fonction du nombre et de la distance aux éoliennes
Crédit : Romain Sordello d'après données ADEME

² <https://www.edf.fr/groupe-edf/espaces-dedies/jeunes-enseignants/pour-les-jeunes/lenergie-de-a-a-z/produire-de-lelectricite/leolien-en-chiffres>

▪ **Méthode**

Les publications relatives au *cluster* des "bruits industriels" et en particulier liés à des activités énergétiques ont été extraites de la carte systématique (fichier additionnel 2, feuille "Windfarm map cluster"). Nous avons sélectionné les articles de recherche primaire (exclusion des revues, méta-analyses, articles de discussion, etc.) puis avons retrié les articles pour conserver uniquement les études portant sur l'éolien terrestre (en rapport avec le cadre de cette thèse, le milieu marin étant exclu). Les articles sans aucune quantification du bruit (ex : estimation du bruit par un *proxy* tel que la distance à l'éolienne) ont été exclus. Une recherche bibliographique complémentaire a été menée pour, d'une part, affiner la recherche bibliographique de la carte systématique, et, d'autre part, récupérer les publications parues depuis 2019. Les articles obtenus ont été triés selon les critères présentés ci-dessus.

Des éléments complémentaires de méthode sont exposés dans le fichier additionnel 1 et le fichier additionnel 2 (feuille "Windfarm update") compile les décisions pour chaque article inclus/exclu.

Nous n'avons pas mené d'évaluation des biais des articles, par manque de temps. Selon la même méthode que pour les bruits récréatifs, les articles ont été divisés en "cas", les données ont été extraites pour chacun des cas, avec une vérification *a posteriori* par une deuxième personne sur la totalité des cas (Alix Lafitte, PatriNat). L'ensemble des données générées sont présentés dans le fichier additionnel 3 (feuille "Windfarm coding").

La Figure 3.F5 montre les volumes au fil du processus de sélection des articles. Au final, 15 articles ont été rassemblés (Tableau 3.T2), générant 58 cas.

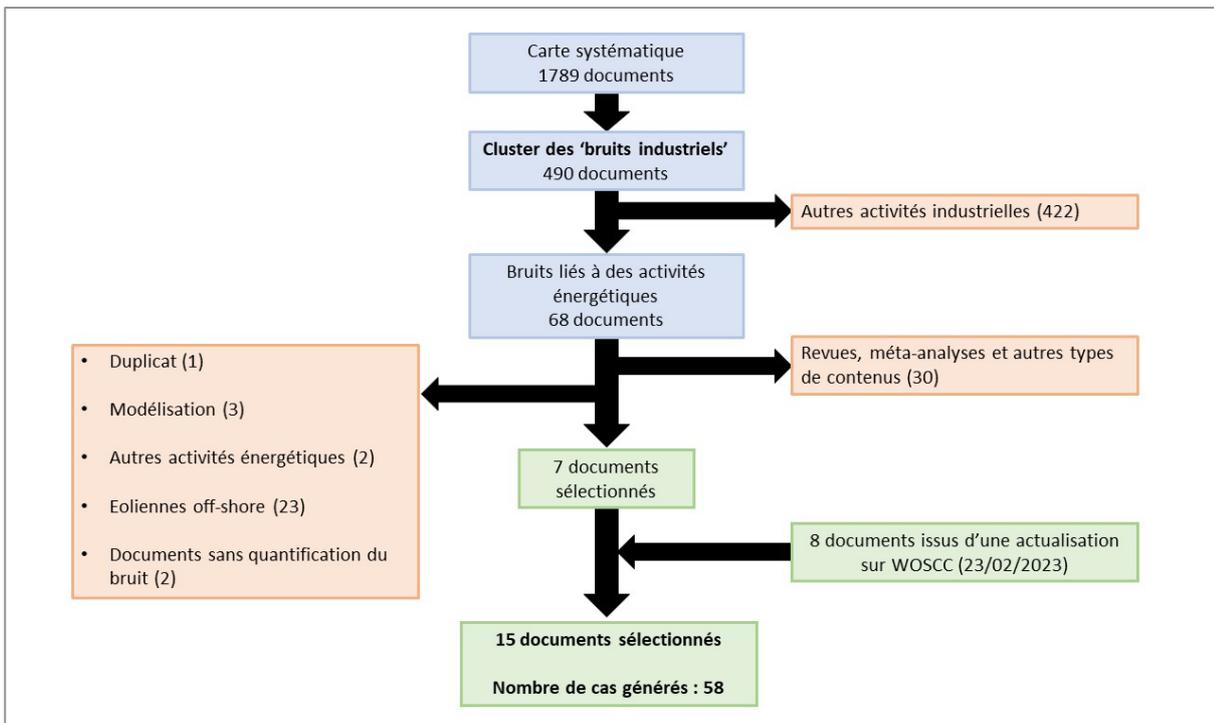


Figure 3.F5 : Processus de sélection des articles sur les bruits des éoliennes terrestres
Crédit : Romain Sordello

▪ Résultats

Avec peu d'études, le corpus met déjà en évidence un éventail d'impacts possibles du bruit des éoliennes, notamment sur la masse corporelle, le stress, la communication acoustique, l'abondance et la diversité. Les études concernent en grande partie les oiseaux et dans une moindre mesure les amphibiens, mammifères, reptiles.

Quatre articles évaluent des impacts divers d'ordre biologique (poids du corps, taux hormonaux, etc.), générant 11 cas. Ils concernent des reptiles (1 article), des oiseaux (2 articles) et des amphibiens (1 article). Le poids (*body mass*, *body weight*) est mesuré dans 4 articles et les résultats montrent un effet négatif (Mikołajczak et al., 2013) à non-significatif (Alaasam et al., 2021; Gómez-Catasús et al., 2022; Park & Do, 2022) du bruit des éoliennes. Trois articles étudient le stress (cortisol, corticostérone, stress oxydatif) et révèlent une augmentation de ces hormones dans certains cas (Mikołajczak et al., 2013; Park & Do, 2022) et un effet non-significatif dans d'autres cas (Alaasam et al., 2021; Park & Do, 2022). Un résultat inattendu concerne l'étude sur le parasitisme des reptiles, montrant une diminution de l'abondance en ectoparasites par le bruit des éoliennes (Alaasam et al., 2021). Toutefois, d'après l'explication donnée par les chercheurs, ce résultat ne serait pas lié au bruit mais aux conditions stationnelles autour des éoliennes : des zones moins végétalisées, donc moins humides et au final moins propices au développement des œufs et des larves des ectoparasites.

Quatre articles s'intéressent aux modifications comportementales, générant 9 cas. Ces articles portent tous sur des oiseaux, à l'exception d'un seul qui s'intéresse aux mammifères.

Les aspects comportementaux regardés sont liés au vol des oiseaux (nombre d'envols, temps avant envol, distance d'approche ou de fuite), au comportement territorial ou au comportement alimentaire. L'étude sur le mammifère, le spermophile de Californie (*Otospermophilus beecheyi*), porte sur la grégarité et sur le temps passé dans le terrier.

Sur tous ces *outcomes* le bruit des éoliennes n'a visiblement pas d'effet, sauf : le temps de nourrissage est diminué chez des oies (Mikołajczak et al., 2013), le rouge-gorge familier (*Erithacus rubecula*) apparaît moins territorial en cas d'intrusion de conspécifique (Zwart et al., 2016) et la distance de fuite des cailles des blés (*Coturnix coturnix*) est d'autant plus faible que le bruit augmente (Haenn & Thauront, 2017).

Concernant la communication, nous avons rassemblé 8 articles correspondant à 16 cas. Là aussi ces articles s'intéressent essentiellement à des oiseaux (6 articles), même si un article vise des mammifères et un autre des amphibiens. On constate des *outcomes* variés liés à différents paramètres acoustiques (taille du répertoire, nombre de chants, fréquence du chant, etc.). Le bruit des éoliennes semble stimuler la vocalisation des amphibiens (Park & Do, 2022) et des mammifères (spermophile) (Rabin et al., 2006). Chez les oiseaux, le bruit paraît modifier plusieurs caractéristiques acoustiques du chant (ex : diminution de la proportion des basses fréquences et plutôt une augmentation de la durée des notes) (Gómez-Catasús et al., 2022; Szymanski et al., 2017; Whalen et al., 2018; Zwart et al., 2016).

Tableau 3. T2 : Liste des articles inclus pour l'éolien terrestre

Article	Année(s)	Pays	Taxons	Quantification du bruit	Design	Outcomes
Park & Do, 2022	2020	Corée du Sud	Amphibiens	R	CE	distribution, biologie, communication
Vellilla <i>et al.</i> , 2021	2019	Pays-Bas	Vers de terre, Mésofaune du sol (<10 mm)	R	Gradient	distribution
Taubmann <i>et al.</i> , 2021	2017, 2018	Suède	Oiseaux	M	Gradient	distribution
Gomez-Catasús <i>et al.</i> , 2022	2016	Espagne	Oiseaux	R, M	CE	distribution, communication, biologie
Alaasam <i>et al.</i> , 2021	2015	USA	Reptiles	R	CE	biologie, reproduction
Keehn & Feldman, 2018	2014, 2015	USA	Oiseaux, Reptiles, Arachnides, Plantes, Mammifères	R	CE	distribution
Szymanski <i>et al.</i> , 2017	2013, 2014	Pologne	Oiseaux	R	CE	communication
Whalen <i>et al.</i> , 2018	2013, 2014	USA	Oiseaux	R	Gradient	communication
Whalen <i>et al.</i> , 2019	2013, 2014	USA	Oiseaux	P	Gradient	distribution, communication

Article	Année(s)	Pays	Taxons	Quantification du bruit	Design	Outcomes
Zwart <i>et al.</i> , 2016	2013	Royaume Uni	Oiseaux	R E	BDACE	comportement, communication
Raynor <i>et al.</i> , 2017	2013	USA	Oiseaux	R	Gradient	distribution, communication
Rabin, 2006	2001, 2002	USA	Mammifères	R	CE	communication, comportement, distribution
Leddy <i>et al.</i> , 1999	1995, 1996	USA	Oiseaux	A	CE	reproduction, distribution
Haenn & Thauront, 2017	Inconnue	France	Oiseaux	A	Gradient	comportement, distribution
Mikołajczak <i>et al.</i> , 2013	Inconnue	Pologne	Oiseaux	R	Gradient	biologie, comportement

R : Bruit réel mesuré sur place | M : Bruit modélisé | A : Seuil arbitraire défini par les auteurs | P : Bruit mesuré dans une étude précédente | R, E : Bruit réel diffusé avec un enregistrement préalable

L'outcome 'Biologie' regroupe des métriques telles que le poids du corps, le taux de parasitisme ou des concentrations hormonales

Le nombre de chants n'est pas modifié (Zwart et al., 2016) mais le *signal-to-noise ratio* (SNR)³ est diminué (Whalen et al., 2019). Raynor et al. (2017) montrent quant à eux une dégradation de l'ACI (*Acoustic Complexity Index*) dans les zones bruyantes, traduisant un paysage sonore naturel moins riche (Raynor et al., 2017).

Concernant la distribution, le corpus comprend 10 articles divisés en 22 cas. Encore une fois ces articles concernent essentiellement les oiseaux (6 articles) mais deux articles visent les mammifères, un article étudie les amphibiens et un autre les vers de terre/mésosofaune du sol (< 10 mm). Notons qu'un article couvre plusieurs taxons (oiseaux, mammifères, reptiles, arachnides et plantes).

En termes d'abondance, il semble y avoir une convergence des études vers un effet négatif du bruit des éoliennes sur les oiseaux. Gomez-Catasús et al. (2022) mettent en évidence une baisse d'abondance, de même que Rabin (2006) sur les rapaces. Une étude montre que les caille des blés fuient les éoliennes sur 250 m (Haenn & Thauront, 2017). L'abondance du grand tétras (*Tetrao urogallus*) en période de lek est aussi diminuée, ainsi qu'en été pour des bruits supérieurs à 43 dB (Taubmann et al., 2021). A rebours, Whalen et al. (2019) trouvent un effet non-significatif sur le tétras des prairies (*Tympanuchus cupido pinnatus*) en période de lek pour les mâles et très légèrement positif pour les femelles (0,4 fois plus de femelles en moyenne près des turbines). Concernant les autres groupes biologiques, Keehn & Feldman (2018) obtiennent un effet négatif sur l'abondance des oiseaux, des mammifères et des arachnides ; seuls les reptiles s'avèrent plus nombreux près des éoliennes (Keehn & Feldman, 2018). Par ailleurs, Park & Do (2022) ne trouvent pas d'effet significatif du bruit sur l'abondance des amphibiens. Enfin, l'abondance des vers de terre est diminuée par les éoliennes d'après Velilla et al. (2021) ; en revanche l'effet n'est pas significatif sur la mésosofaune du sol (Velilla et al., 2021).

En termes de diversité, un effet négatif pour les oiseaux et les plantes est mis en évidence dans Keehn & Feldman (2018) avec également un effet sur la composition des espèces endémiques. Raynor et al. (2017) montrent un effet négatif aussi sur la diversité d'oiseaux mais non significatif sur la composition.

Enfin, seuls 2 articles sont liés à la reproduction de reptiles ou d'oiseaux mais aucun résultat n'y est exploitable.

3) Discussion

▪ Synthèse des résultats

Le travail présenté ici met en évidence que les bruits générés par les activités récréatives et les éoliennes sont susceptibles d'engendrer des effets négatifs sur la faune, par exemple sur la communication acoustique, le comportement ou des paramètres hormonaux bien que cela ne soit pas systématique.

³ Le rapport signal/bruit est un indicateur de la qualité de la transmission d'une information, il traduit la part du signal acoustique qui représente une information par rapport au reste (bruit de fond). Un SNR élevé traduit donc une transmission vocale claire peu perturbée par la pollution sonore.

En ce qui concerne les activités récréatives, un bruit ponctuel, même intense (concert, grand prix) paraît avoir moins d'impact qu'un bruit moins fort (randonneurs, marcheurs, observateurs naturalistes) mais relevant d'une pression régulière sur le milieu (tourisme). Ce constat invite à penser que ce serait davantage la durée du bruit qui est importante. Cette tendance peut paraître contradictoire avec la notion d'habituation, connue pour d'autres bruits. Par exemple, certains animaux parviennent à vivre sur les délaissés d'aéroports ce qui sous-entend qu'ils s'habituent au bruit régulier des décollages et atterrissages (voir par exemple le programme Aéroport & Biodiversité en France⁴). A l'inverse, d'un point de vue comportemental, il paraîtrait plus intuitif qu'un changement brusque dans l'environnement sonore soit interprété comme une menace par les animaux (assimilée à la survenue d'un prédateur par exemple).

Concernant les bruits des éoliennes, l'effet négatif le plus marqué concerne la distribution ; les éoliennes seraient associées à une baisse de l'abondance et de la diversité chez les oiseaux. Cela sous-entend que les bruits des éoliennes dégradent la qualité de leur habitat et génèrent une zone d'évitement. D'autres travaux ont déjà montré un effet d'évitement autour des éoliennes chez les chauves-souris ; sans investiguer le rôle du bruit mais ce dernier pourrait potentiellement en être l'explication (Barré et al., 2018). Toutefois, cette dégradation de l'habitat pourrait être due à d'autres facteurs comme la gestion de la végétation ; facteur pressenti pour expliquer la raréfaction des ectoparasites (Alaasam et al., 2021).

Si l'évitement des éoliennes est provoqué par leur bruit, cela pourrait s'expliquer par des conditions acoustiques néfastes, rendant la zone peu propice à la communication intraspécifique ou à la détection de proies. En effet, dans notre revue des études suggèrent aussi que le bruit des éoliennes modifie la communication acoustique chez les oiseaux, les amphibiens et les mammifères. Toutefois, chez ces deux derniers taxons on constaterait plutôt une stimulation de l'activité vocale près des éoliennes qu'une inhibition. Une autre hypothèse chez les chauves-souris pourrait être qu'elles soient au contraire attirées par les émissions sonores des éoliennes parce qu'elles les interprèteraient à tort comme des proies (Guest et al., 2022).

Nous voyons donc que le bruit des éoliennes engendre à l'évidence des impacts sur la faune mais qu'il reste très compliqué d'expliquer les mécanismes sous-jacents.

▪ **Lacunes de connaissances**

Tous ces résultats doivent être pris avec précaution, comme une première analyse exploratoire, compte tenu du faible nombre de publications (pour rappel, bruits récréatifs : 16 articles/56 cas ; bruits éoliens : 15 articles/58 cas).

Au sein des bruits récréatifs, de nombreuses activités susceptibles de générer des émissions sonores ne sont pas ou très peu représentées (véhicules à moteur, activités aériennes, chasse, etc.). La carte systématique initiale pourrait être incomplète pour ce *cluster*. En effet, dans cette dernière la recherche de littérature a été basée sur des mots-clefs génériques (ex : *recreation*), mais une recherche ciblée activité par activité permettrait probablement d'obtenir davantage d'articles. Pour

⁴ <https://aerobiodiversite.org/>

tester cette hypothèse, nous avons construit une équation de recherche plus ciblée, notamment sur les bruits liés à des véhicules à moteur (fichier additionnel 1 § I.B). Après une phase de tri, nous avons identifié 12 articles supplémentaires - dont 6 ont été publiés pendant la phase de recherche de la carte systématique - qu'il conviendrait donc d'analyser dans un travail ultérieur (fichier additionnel 2, feuille "*Recreation update*"). Par ailleurs, le caractère récréatif d'une activité est parfois difficile à déterminer, par exemple, pour certains véhicules à moteur. Pour vérifier cette hypothèse nous avons exploré le *cluster* "transports" de la carte systématique et nous avons effectivement identifié 5 articles qui pourraient être considérés comme des véhicules de loisirs. Enfin, concernant les véhicules à moteurs sur des routes non goudronnées, de nombreux travaux existent qui ne font pas allusion au bruit mais qui pourraient élargir le faisceau de résultats. Certaines de ces études révèlent des impacts négatifs de ces véhicules, comme une diminution de la taille du corps et des conditions physiques chez les amphibiens (Cayuela et al., 2017).

Pour l'éolien, alors que le bruit est mis en avant comme l'un des impacts environnementaux les plus gênants, nous pouvons constater que le corpus de littérature reste précaire à ce jour. Il ne concerne que quelques taxons, essentiellement les oiseaux. Toutefois, nous pouvons raisonnablement penser que les études sur ce sujet vont se multiplier dans les années qui viennent, au regard de l'intérêt porté par la société et la recherche à la fois à la pollution sonore et aux énergies renouvelables. Une actualisation de cette synthèse dans 2-3 ans serait donc pertinente.

▪ Poids de la preuve

Bien que nous n'ayons pas réalisé d'analyse critique des études, l'extraction de données liées aux protocoles expérimentaux nous permettent de tirer quelques enseignements sur le poids des preuves rassemblées.

Tout d'abord, concernant la mesure d'exposition (bruit), rappelons que nous n'avons sélectionné que des études présentant une quantification du bruit. Ce point apparaît donc rigoureux dans la plupart des études. Qu'il s'agisse des activités récréatives ou des éoliennes, les niveaux de bruit sont évalués par des enregistreurs dans la majorité des cas. Dans quelques études seulement l'origine des niveaux de bruits reste plus précaire (modélisation, déclaration d'auteur, études antérieures).

Concernant les types de protocoles, nous constatons que certaines études se basent sur des gradients. Pour les éoliennes, dans 13/58 cas (issus de 7 articles) les mesures de l'*outcome* sont effectuées à des distances variables des éoliennes au sein de sa zone d'influence. Dans le cas des bruits récréatifs, 9 articles (13/56 cas) sont aussi basés sur des gradients, qui peuvent être des gradients temporels (durée d'exposition), d'intensité (plus ou moins de touristes) ou de distance (plus ou moins près d'un concert). Même si le bruit est bien mesuré dans ces études, il nous semble que ces résultats restent partiellement démonstratifs car le protocole ne comporte pas de véritable contrôle (zone témoin sans aucun bruit).

D'autres études reposent sur des comparaisons, temporelles (CE) ou spatiales (BAE), ce qui paraît plus robuste par la présence d'un "vrai" témoin non influencé par la source de bruit. Dans le cas des éoliennes, la comparaison entre des zones avec éoliennes et des zones témoins sans éolienne

représente la majorité des cas (30/58, issus de 7 articles). Aussi, 4 cas (issus de 2 articles) font des comparaisons temporelles avant/après mise en mouvement des éoliennes. Pour les activités récréatives les comparaisons temporelles (*Before/After*, *Before/During*, etc.) ou spatiales représentent la majorité des cas (43/56 cas, issus de 10 articles).

Enfin, seulement 2 articles (mais générant 11/58 cas) pour les éoliennes et aucun pour les bruits récréatifs reposent sur des comparaisons spatiales et temporelles (de type B(D)ACE), protocoles considérés comme les plus robustes (voir discussion du chapitre 2).

Nous voyons donc que le poids de la preuve reste assez variable en fonction des études, ce qui appelle d'autant plus à une précaution dans l'interprétation des résultats.

Conclusion : Ces résultats sur les impacts des bruits récréatifs et éoliens restent exploratoires et provisoires dans l'attente de nouvelles recherches. Toutefois, ils constituent déjà une alerte sur la possibilité d'impacts additionnels d'activités humaines généralement vues comme positives pour la société (accès à la nature, transition énergétique).

En réaction à ces effets négatifs, certaines mesures peuvent être prises. L'impact des bruits récréatifs plaident pour une identification de zones de quiétudes (vues dans l'Introduction Partie 5 Section III) dans lesquelles certaines activités sont règlementées voire totalement exclues afin de préserver la tranquillité de la faune. Pour les éoliennes (en dehors d'éviter là-aussi leur implantation dans les zones particulièrement sensibles sur le plan écologique) des solutions existent pour limiter les émissions sonores en fonctionnement, notamment d'ordre technique (choix des matériaux, gestion de la rotation des pales, etc.) (Nazir et al., 2020; Teff-Seker et al., 2022). La réduction du bruit généré par les éoliennes est un sujet de recherche et de développement clairement identifié, ce qui laisse imaginer des perspectives d'amélioration à court et moyen termes (Hansen & Hansen, 2020).

Dans la section suivante nous allons nous intéresser à l'impact d'une autre pression sensorielle, la lumière artificielle.

B. L'impact de la lumière artificielle sur les mammifères terrestres sauvages européens

Précédemment, nous avons eu un aperçu de la démarche des revues systématiques basée sur un type d'exposition en ciblant les bruits récréatifs et les bruits des éoliennes. Ici, nous allons adopter une entrée "population" et aborder les impacts de la lumière artificielle sur un taxon donné, les mammifères terrestres.

En introduction (voir Partie 5 Section II.B) nous avons décrit l'abondante littérature sur les impacts de la lumière artificielle nocturne sur la faune, la flore et les écosystèmes. En effet, la recherche a aujourd'hui produit de nombreuses connaissances, notamment depuis 15 à 20 ans (Davies & Smyth, 2018). Dans le même temps, nous avons expliqué que certaines revues et méta-analyses récemment parues ne mentionnent quasiment pas d'études sur les mammifères terrestres (Falcón et al., 2020; Pérez Vega et al., 2022; Svechkina et al., 2020). La plupart des publications sur les mammifères concernent, d'une part, des micromammifères, employés comme modèle biologique en laboratoire pour des études de biologie/médecine et, d'autre part, des chauves-souris, qui ont fait l'objet de nombreuses études ces dernières années (Rodrigo-Comino et al., 2021; Sanders et al., 2021).

Ainsi, les mammifères terrestres, moyens et grands (mustélidés, félidés, cervidés, etc.), paraissent beaucoup moins connus. Ceci a contribué à choisir ce taxon pour l'expérimentation exposée au chapitre 2. Par ailleurs, aucune synthèse bibliographique n'a été produite spécifiquement sur ces taxons, à notre connaissance, ce qui pourrait créer un manque de visibilité et représenter en réalité un biais de perception sur l'état des connaissances.

En effet, nous savons d'ores et déjà que des études existent, telles que : une étude sur la lumière bleue et les chevreuils en Allemagne (Brieger et al., 2017), une étude corrélative sur la répartition du chevreuil dans une ville de Pologne (Ciach & Fröhlich, 2019), une étude sur le rôle des phares dans les collisions cervidés/véhicules (DeVault et al., 2020), une étude sur les relations proies/prédateurs puma/cervidés aux Etats-Unis (Ditmer, Stoner, Francis, et al., 2021). Mais nous n'avons pas de vision globale au-delà de ces cas particuliers. Or, les mammifères terrestres méritent d'autant plus d'attention qu'ils sont en grande partie nocturnes (Holker et al., 2010) et qu'ils sont de ce fait fortement exposés à la lumière artificielle nocturne (Ditmer, Stoner, & Carter, 2021).

Nous avons donc souhaité clarifier cette situation en conduisant une revue systématique sur l'impact de la pollution lumineuse sur les mammifères terrestres, en ciblant les espèces sauvages et natives en Europe, ce qui représente 186 espèces.

Nous avons posé la question suivante : **Quels sont les impacts de la lumière artificielle sur les mammifères sauvages natifs d'Europe, hors chauves-souris ?**

Ce travail a été piloté par PatriNat dans le cadre d'un partenariat avec EDF, qui mène depuis déjà plusieurs années une réflexion sur l'impact potentiel des éclairages artificiels sur ses sites. Il a été mené par une équipe d'écologues de PatriNat (Cindy Fournier CF, Romain Sordello RS, Chloé

Thierry CT) avec la participation d'EDF (Julie Charton JC, Taku Tanaka TT). J'ai assuré la coordination scientifique de ce travail et en particulier : j'ai été impliqué dans le montage du projet et de la question posée (RS, CF, JC), dans la définition de la stratégie de recherche (RS, CF, TT), dans la sélection des articles (RS, CF, TT) et dans l'extraction des données (RS, CT). J'ai rédigé le manuscrit et piloté le processus de publication.

Nous nous sommes basés autant que possible sur la méthode des revues systématiques telle que décrite dans le chapitre 1 (à l'exception du fait que nous n'avons pas réalisé d'analyse des biais des articles). Deux bases de données et un moteur de recherche ont été requêtés à partir d'une équation de recherche listant l'ensemble des noms latins d'espèces et de familles (soit 186 espèces issues de 22 familles). Les articles collectés ont été triés, puis les articles sélectionnés ont été exploités afin d'en extraire les résultats qui ont ensuite donné lieu à une synthèse narrative. En croisant les espèces étudiées, les types d'études et les questions posées, nous avons identifié les *clusters* de connaissance. Pour chacun des *clusters* nous avons décrit les principaux résultats connus et discuté l'état de la littérature.

Ce travail a fait l'objet d'un article soumis à la revue *European Journal of Wildlife Research* en avril 2024 et présenté ci-après.

What do we know about the impacts of artificial light on native terrestrial European mammals? A systematic review

Romain Sordello ^{**†1}, Cindy Fournier ¹, Taku Tanaka ², Chloé Thierry ¹

¹ PatriNat (OFB- MNHN)

² EDF – Recherche et Développement / LNHE, Laboratoire National d'Hydraulique et d'Environnement

* Corresponding author: romain.sordello@mnhn.fr

† Project scientific coordinator

Abstract:

1. Nowadays, light pollution has become a worldwide phenomenon with the multiplication of outdoor lightings. A large body of scientific literature shows that this sensory stressor has adverse effects on several taxa. Mammals are highly nocturnal species very exposed to artificial light. Reviews have been published on bats or small mammals used as models in medicine studies but this seems to be lacking for other native terrestrial mammals. For this reason, we performed a systematic review on 186 European mammal species (bats excluded) to have an overview on artificial light impacts.

2. We used the guidelines proposed by the Collaboration for Environmental Evidence to conduct evidence synthesis in ecology. We searched 2 academic databases and Google Scholar for scientific and grey literature about the impacts of artificial light. We exported 6624 citations and screened 4866 articles on titles, abstracts and then full-texts. Finally, we extracted data and results from the included studies to build a systematic database. We analyzed the data to draw conclusions about the effects of artificial light and highlight knowledge gaps and knowledge clusters.

3. We collected 48 articles that provided 448 cases on 22 mammal species from 12 families. We identified four sets of articles that address different questions: 1/ impacts of manipulating the photoperiod; 2/ impacts of ex-situ artificial light on small mammals; 3/ impacts of in-situ outdoor lightings; 4/ impacts of global light pollution. This available literature reveals that artificial light is likely to produce adverse effects on activity, biology, space use of European terrestrial mammals, although they are not systematic. Moreover, we highlighted a high knowledge gap with many families and species not yet considered. This systematic review concludes with recommendations for practitioners - for example for better outdoor lighting management - or for scientists about further research regarding knowledge gaps.

Keywords: Anthropocene, ALAN, LEDs, sensory pollutants, illumination

Introduction

The emission of artificial light at night (ALAN) has increased considerably in recent decades, spreading a global light pollution (Falchi et al. 2016, Sánchez de Miguel et al. 2022). This is now one of the anthropogenic pressures that most disrupts the natural balance on Earth (Urbanski et al. 2012, Ditmer et al. 2021). Indeed, it alters the photoperiodic cycle that has been stable for billions of years, on which life has developed (Grubisic et al. 2019). The existence of a period of darkness is essential for life and light is a synchronizer of biological clocks. Then, flora and fauna species show several negative effects being exposed to ALAN (Seebacher 2022, Gaston & Sánchez de Miguel 2022). Some impacts have been known for a very long time; e.g. the delay in leaf fall or the lethal attraction of insects to light sources (Matzke 1936). However, it was in the 1980s that the literature began to seriously grow (Davies & Smyth 2018, Rodrigo-Comino et al. 2021). Several reviews on this topic show an extensive literature for many biological groups (Falcón et al. 2020, Sanders et al. 2021, Pérez Vega et al. 2022).

Yet, knowledge on native terrestrial mammals seems to remain incomplete. Systematic reviews and meta-analyses published in recent years all point to a lack or absence of articles on this group. Falcon et al. (2020) published a systematic review on all species and ecosystems, whose results actually concern mainly rodents (rats, hamsters etc.) and bats, leading the author to conclude that “the potential influence of artificial nighttime light and LEDs on mammals has not been studied in depth and concerns only a limited number of species” (Falcón et al. 2020). Svechkina et al. (2020) also conducted a systematic review on all taxa but collected no article on mammals apart from rodents, bats and two studies on wallabies (Svechkina et al. 2020). Sanders et al (2021) performed a meta-analysis on all animals but obtained results only for rodents and birds (Sanders et al. 2021). In their literature review, Rodrigo-Camino et al. (2021) found 267 articles on animals among which 67 concern mammals, whose 44 deal with bats (Rodrigo-Comino et al. 2021). Pérez Vega et al. (2022) carried out a systematic review but none of the 30 studies retrieved on mammals involved ungulates (Pérez Vega et al. 2022). Then, it appears from these evidence syntheses that native terrestrial mammals could be very unexamined, excluding rodents and bats.

However, these reviews and meta-analyses have global entries on all species and ecosystems. Then, we can assume that not targeting mammals in their search strategy may partly explain this lack of results. It is possible that a focused review on terrestrial mammals could find more studies and better reflect the actual state of knowledge. Several studies exist on American mammals (e.g. (Beier 1995, Grigione & Mrykalo 2004, Bliss-Ketchum et al. 2016, Ditmer et al. 2021)), but we have no visibility on the European species.

We wanted to verify this assumption by conducting a systematic review to address the following question: what evidence exist on the impact of artificial light on native terrestrial European mammals? For this purpose, we were inspired by the method promoted by the *Collaboration for Environmental Evidence* for conducting systematic maps and reviews in ecology, that allows a high level of comprehensiveness (Livoreil et al. 2017). Systematic maps and reviews are useful tools to expose available knowledge to researchers and managers (Haddaway et al. 2016, Berger-Tal et al. 2019).

Mammals are a highly threatened group of vertebrates worldwide (Ceballos & Ehrlich 2002). Among 1437 mammal species assessed, 177 have lost more than 50% of their range since 1500 (Dirzo et al.

2014). Moreover, these mammals are mostly nocturnal and therefore potentially very exposed to ALAN and its effects (Holker et al. 2010). We know that the home range of most of mammals on Earth are increasingly exposed to artificial light at night (Duffy et al. 2015). Therefore, it seems essential to have a more comprehensive vision on the actual state of available knowledge on these species. This review will be useful to better guide future research programs on light pollution.

Stakeholder engagement

In the current context of increasing light pollution, EDF has taken up this issue in order to reduce the impact on their own sites (logistics sites, power plants, offices, etc.). In particular, EDF has undertaken work to take into account the impact of outdoor lighting on biodiversity on its sites. While certain taxonomic groups benefit from synthesized scientific knowledge, it quickly became apparent that this was not the case for terrestrial mammals. Publications dealing with American mammals are known but the same vision was not available for French mammals. A need for a bibliographic synthesis on terrestrial mammals was thus identified, generating this systematic review. If the need was French, it was decided to enlarge the synthesis to European species in order to give it an international dimension. PatriNat conducted this systematic review, based on its expertise on light pollution and on systematic review method. EDF contributed to defining the review question and participated in the work of screening the articles.

Methods

This review was conducted according to the Guidelines and Standards for Evidence Synthesis in Environmental Management edited by the ‘*Collaboration for Environmental Evidence*’ (CEE). Deviations to CEE standards are listed in the section ‘Limit of the review’. This article conforms to ROSES reporting standards (see Additional file 1).

Review question

Our review question is: what evidence exist on the impact of artificial light on native terrestrial European mammals? See the components of the review question detailed in Table 1.

Table 1. Components of the systematic review

Population	All terrestrial mammals (no marine, no bats) that are native species in Europe (we excluded introduced, domesticated or man-created species), from <i>in-situ</i> or <i>ex-situ</i> populations. We excluded humans.
Exposure	Only artificial light (no natural light such as lightning, sunlight, moonlight, etc.)
Outcomes	All types of outcomes on the studied population; e.g. biological, physiological behavioural, ecological, etc.

Literature search

Searches were performed using exclusively English search terms. The list of search terms is presented below (see “Search string”). Only studies published in English and in French were included in this systematic review, due to limited resources and the languages understood by the review team.

Our literature search was performed on the Web of Knowledge platform (Clarivate) - on the database “Web of Science Core Collection” - and on Scopus (Elsevier), that are databases very often used in ecology.

We first listed 186 terrestrial mammal species that are native in European (see Additional file 2, section ‘List of included species’). Then, a search string was built associating taxonomic names of European terrestrial mammals (see Additional file 2 for details, section ‘Search string building process’) and the term light*:

[TS = (‘Latin species names’ OR ‘Latin family names’ OR ‘English family names’) OR TI = ‘generic terms’] AND TI = ‘light*’

A first search was run on 16th June 2022 for WOSCC and 17th June 2022 for Scopus and an update was performed on 28th December 2022 for both databases. All articles were merged and duplicates were identified.

Screening process

All articles were screened through a three stages process: on titles, on abstracts and on full-texts. Screening was performed on predefined criteria (see Table 2) according to the PECO described above. When there was any doubt regarding the presence of a relevant inclusion criterion or insufficient information, articles were retained for assessment at a later stage. Articles included after title screening, but that did not have an abstract were transferred to full-text screening.

Each screening stage was conducted by two or three screeners: CF, RS, TT on titles, CF and RS on abstracts, CF, RS, TT on full-texts. To assess the consistency of the inclusion/exclusion decisions, a Randolph’s Kappa coefficient was computed before screening the full search results. To that end, a set of articles was randomly selected (respectively composed of 180 titles, 20 abstracts and 15 full-texts and screened by each reviewer independently (see Additional file 2, section ‘Consistency checking’). We fixed 0.7 as an acceptable Kappa coefficient. All three Kappa test were valid the first time: we obtained 0.76 for title Kappa value, 0.9 for abstract Kappa value and 0.73 for full-text Kappa value. For the three Kappa test, all disagreements were discussed and resolved before beginning the screening process.

Screeners did not screen any article that they would have authored themselves.

At title screening stages, we only excluded articles that did not deal with artificial light nor mammals. At this stage we also gathered included titles that dealt with hamster or rabbit to treat them separately because these two taxa represented a large part of articles.

After title screening, included titles were screened on abstract this time according to the full PECO criteria. The two groups of included titles dealing with rabbits or hamsters were refined on title before going to abstract screening in order to eliminate irrelevant populations (laboratory rabbits, foreign hamsters, etc.). Similarly, included titles that had no abstract were also refined according to the title again, to better consider the population (excluding species not living in Europe, domesticated species, man-created species, etc.) before going to full-text screening.

At full-text screening, we added new criteria, concerning language (only documents written in French or English were included) and document type (we included journal article, chapter books or books and rejected conference object such as meeting abstracts, notes, news, editorial and all other types of documents).

Table 2. Inclusion/exclusion criteria for the three-stage screening process

Population	<ul style="list-style-type: none"> • Included: All terrestrial mammals that are native species in Europe, or introduced before 1500, from <i>in-situ</i> or <i>ex-situ</i> populations • Excluded: Species not living in Europe Species living in Europe but introduced after 1500 Man-created (e.g. crossbred boars, laboratory species such as wistar rats, albino rabbit) Domesticated species (e.g. cats, dogs, pigs, cattle, breed of rabbits) Studies that were performed solely on cell cultures/organs (e.g. in-vitro embryo, isolated retina, enucleated eyes) were also excluded whatever the species
Exposure	<ul style="list-style-type: none"> • Included: Artificial light • Excluded: All other exposure, including natural light (e.g. bioluminescence, lightning, daylight)
Outcomes	<ul style="list-style-type: none"> • Included: All outcomes related to the studied population. • Excluded: No exclusion criteria on outcomes.

Other literature sources

To complete our search strategy, in particular to increase the probability to get grey literature:

- we searched Google Scholar with a simplified search string [mammal\$ AND light*], using the software Publish or Perish. The search engine was requested on 04th January 2023 and resulted in 57 citations that were merged with the previous citations (got with the two academic databases) and screened with an identic method.
- we extracted articles from 6 relevant meta-analyses or systematic reviews on ALAN that were known by the review team (see Table 3);
- we launched a call for articles through an experts' networks;
- we included articles from the review team.

Coding and data extraction

At the end of the screening process, all included articles were computed into a single systematic map database. At this stage, each 'study' was split into 'cases'; a 'case' was considered at the crossing point from one species, one exposure and one outcome. Here we considered that lights with different characteristics (color, duration, intensity, continuous/flashing, etc.) constituted different exposures.

We extracted data from all cases, according to a predefined code book (see ‘Code Book’ sheet in Additional file 5), to describe the:

- The study location (e.g. country, study area)
- The population (e.g. family name, species name, origin of individuals)
- The exposure
- The outcome
- The type of the study (e.g. observational/experimental, *in-situ/ex-situ*, type of study design: BACI, BAI, CI)

We also extracted results from all observations; i.e. the effect of artificial light on the studied species that the authors measured on the considered outcome and summarized them as a negative, positive or non-significant impact.

Coding and data extraction were conducted during a unique process, by two reviewers (RS, CT). Before coding, the two reviewers performed a test on 5 articles for training and discussed their coding results to assess their consistency.

Table 3. List of evidence syntheses from which articles were checked for relevance

Authors	Type of evidence synthesis	Total number of studies	Studies on mammals	Studies on our population	New studies for our review
Falcon et al. 2020	Review	NA*	NA*	NA*	NA*
Sanders et al. 2020	Meta-analysis	573	320	3	0
Svechkina et al. 2020	Systematic review	74	0	0	0
Perez-Véga et al. 2022	Systematic review	216	30	2	0
Rodrigo-Comino et al. 2022	Review	269	13	NA*	NA*
Lafitte et al. 2023	Systematic review	62	8	0	0

*Number/List of articles are not available

Systematic map and narrative synthesis

We exposed the bibliometric results to have an overview on the available literature, regarding the descriptive variables (population, exposure, outcomes, study design, etc.) and produced tables and plots. We described in a narrative synthesis the main results on the effect of artificial light. We deduced the knowledge gaps in the available literature on the topic.

Results

Review process

Flow diagram of screening process is detailed in Figure 1. A total of 6624 citations were exported from the two databases and Google Scholar, among which 1758 were immediately excluded as duplicates. The 4866 remaining citations were screened on titles, rejecting 3128 citations. Among the 1738 included citations, 502 were identified as rabbit and 479 as hamsters and all of them were refined on titles before going to abstract screening, conducting to 633 to be screened on abstract. Among them, 180 had no abstract nor DOI and were abandoned, 96 had no abstract and were transferred to full-text screening, and 357 were screened on abstract. Among the 757 other included titles (no rabbit nor hamster), 560 were screened on abstract whereas 197 were without abstract and then were refined on titles to exclude 72 more titles conducting to 125 titles transferred to full-text screening. In all, 917 abstracts were screened, rejecting 453 abstracts and leaving 464 abstracts for full-text screening. At this stage, 685 articles (464+125+96) had to be screened on full-text, among which 38 (5,5 %) could not be retrieved and 7 were duplicates. We screened 640 full-texts and 525 were rejected: 38 for an unwanted language, 94 for an irrelevant document type, 373 for an invalid population, 17 for a lack of exposure and 3 for no valid outcome. Moreover, species could not be identified in 61 other full-texts (e.g. authors only used generic terms such as “rabbits”, “rats”, “mice” without any precision); these full-texts were then also rejected from the review process for lack of certainty on the population. Finally, 6 reviews were excluded.

Additional file 2 (section V) shows some examples of rejected articles to better understand screening criteria and all inclusion/exclusion decisions are available for all articles at the three screening stages in Additional file 3. Additional file 6 collated four sets of rejected articles in order to facilitate possible future use: undefined rabbit articles without abstract nor DOI, unretrievable full-texts, articles remaining unclear on full-text, reviews.

Regarding the other sources of literature:

- the citations extracted from 6 systematic reviews/meta-analyses on ALAN did not provide any new article for our review (Table 3). These syntheses included few articles about mammals and most of them dealt with species out of our scope (American or Oceanic species, introduced species in Europe, man-created species). Two publications could have been relevant for us from Perez Véga et al. (2022) and Sanders et al. (2020) but they were already included in our review;
- No article was sent to us by the call for literature;
- One document was brought by the review team and included for coding stage (Douglazet, 2013).

As a result, the systematic map database is composed of 48 articles on the impact of artificial light on native terrestrial European mammals (see Additional file 4) that we divided into 448 cases (Additional file 5).

Bibliometric results

Four articles are written in French and all the others are written in English. Only one article is a report and all the others are journal articles. The list of journals is very eclectic although three of them count

3 or 4 articles (Chronobiology International, Journal of Experimental Biology, Neuroscience and Behavioral Physiology). In terms of chronologic distribution, we observe that publication has been spread since 1975, with in general a maximum of 1 or 2 articles per year (Figure 2). Before 1975, 2 articles had been published, the oldest dating back to 1946 on *Vulpes vulpes* (Bassett 1946). Only 2011, 2019 and 2022 stand out as special years in the whole corpus, with 5 articles published each, perhaps suggesting a kind of acceleration in the consideration of mammals in light pollution research. Articles cover 16 countries (included extra-European countries) and most studies were conducted in France (12 articles) and in Israel (9 articles) (Figure 3). The majority of studies were conducted in laboratory or in enclosure and few were conducted *in-situ* (respectively 31, 10 and 7).

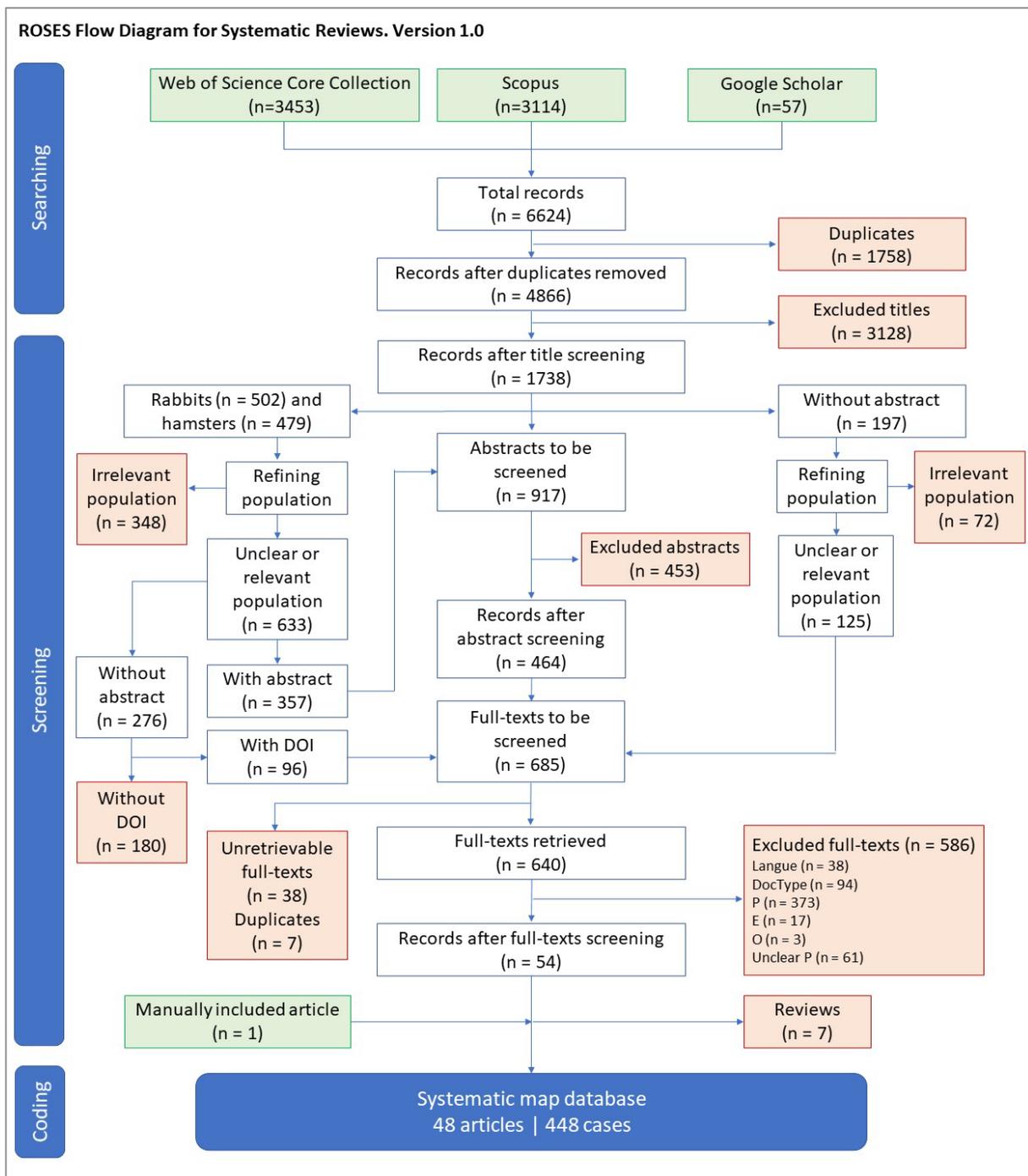


Figure 1 - Flow diagram of the screening process

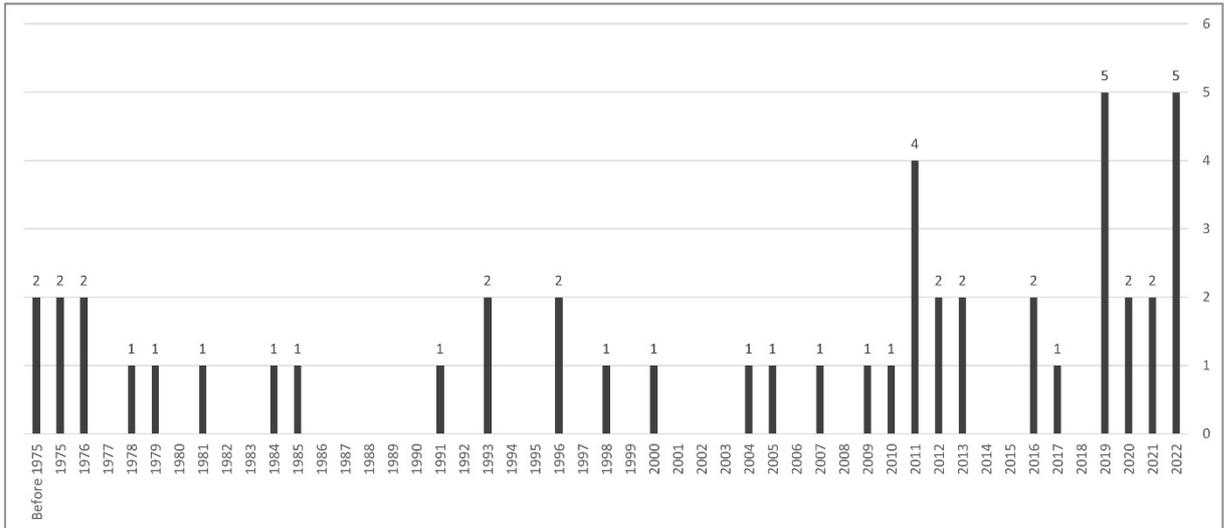


Figure 2 - Chronological distribution of the included articles

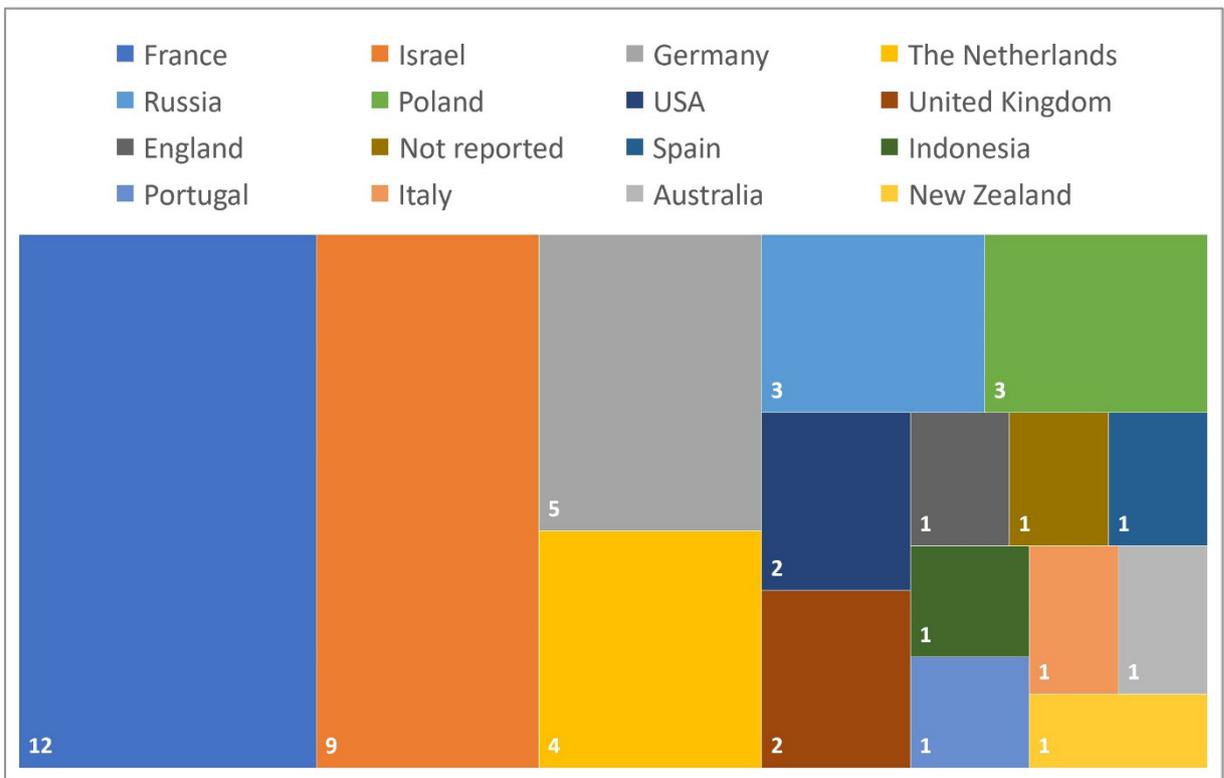


Figure 3 - Geographic distribution of the included articles. The size of compartments is proportional to the number of articles for each country.

Mammal species

We collected articles about 12 mammal families (Figure 4, Table 4). *Cricetidae* and *Muridae* are the two most studied families, with respectively 13 articles/233 cases and 9 articles/82 cases. A total of 22 species are covered by at least one article. *Microtus socialis* (*Cricetidae*), *Acomys cahirinus* (*Muridae*) and *Oryctolagus cuniculus* (*Leporidae*) are the three most studied species (5 articles each). Four studies concern *Erinaceus europaeus* (*Erinaceidae*) and *Sus scrofa* (*Suidae*).

Table 4. Family and species covered by the included literature, with associated number of articles and cases and raised questions

Family	Species	Number of articles	Number of cases	Question 1	Question 2	Question 3	Question 4
Canidae	<i>Vulpes vulpes</i>	2	4	X		X	
Cervidae	<i>Capreolus capreolus</i>	3	6			X	X
Cervidae	<i>Cervus elaphus</i>	1	3			X	
Cricetidae	<i>Cricetus cricetus</i>	3	14	X	X		
Cricetidae	<i>Microtus agrestis</i>	1	28	X			
Cricetidae	<i>Microtus arvalis</i>	3	11	X			
Cricetidae	<i>Microtus socialis</i>	5	173	X	X		
Cricetidae	<i>Myodes glareolus</i>	1	7	X			
Erinaceidae	<i>Erinaceus europaeus</i>	4	23	X		X	X
Gliridae	<i>Eliomys quercinus</i>	1	45	X			
Gliridae	<i>Glis glis</i>	3	4	X			
Leporidae	<i>Oryctolagus cuniculus</i>	5	13	X			
Muridae	<i>Acomys cahirinus</i>	5	53	X	X		
Muridae	<i>Apodemus agrarius</i>	1	12	X		X	
Muridae	<i>Mus musculus</i>	1	5	X			
Muridae	<i>Rattus rattus</i>	1	12		X		
Mustelidae	<i>Martes martes</i>	1	4	X			
Mustelidae	<i>Meles meles</i>	1	4	X			
Sciuridae	<i>Spermophilus citellus</i>	1	2	X			
Soricidae	<i>Crocidura russula</i>	1	9		X		
Suidae	<i>Sus scrofa</i>	4	8	X		X	X
Ursidae	<i>Ursus arctos</i>	1	8	X			

We observed four situations regarding the origin of the animals in the studies: 1/ in 20 articles, individuals are wild animals (captured in the wild in the purpose of the experiment); 2/ in 16 articles, animals did not come directly from wild (e.g. purchased from a commercial supplier, coming from breeding colonies or captive population); 3/ in 11 articles, the origin of individuals was not specified; 4/ 1 article includes both wild and non-wild animals.

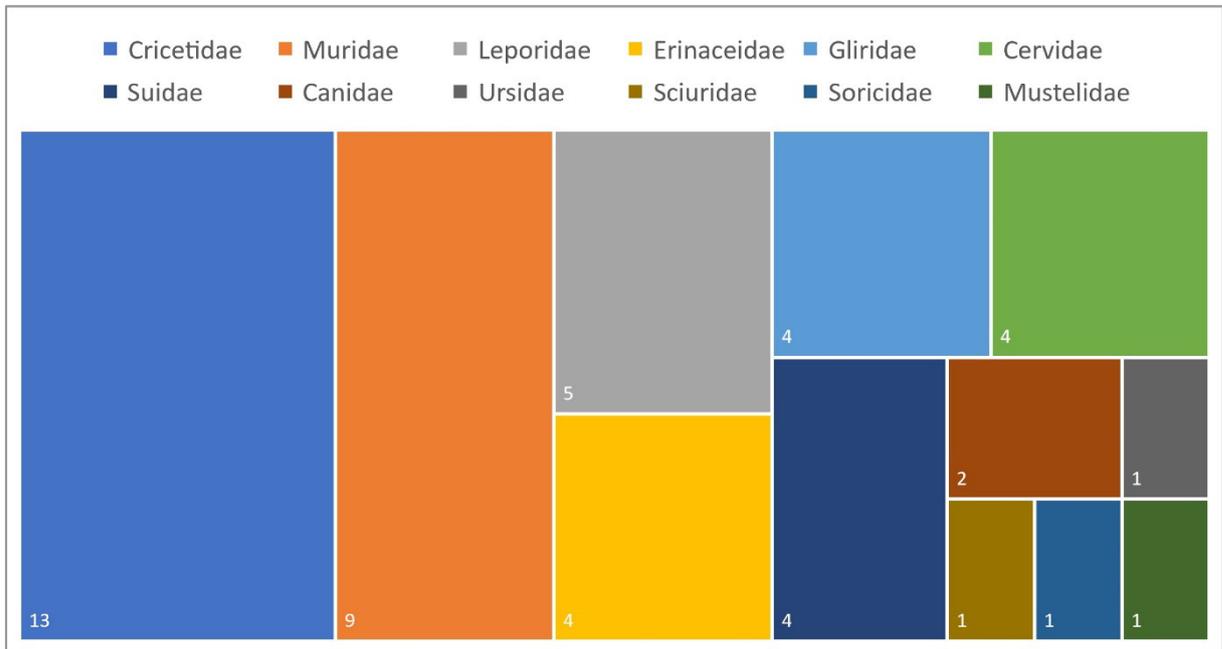


Figure 4 - Proportion of articles for the 12 studied families.

Types of light

More than half of articles did not specify the source of artificial light the authors used (13 articles: not reported at all; 10 articles: only generic terms such as ‘lamps’ or ‘bulbs’) (Figure 5). When specified, LED (light emitting diode) is the most studied technology (9 articles), followed by fluorescent lamp (tubes or bulbs) (7 articles). Some other technologies are very briefly considered (metal halide, 2 articles; halogen, 2 articles; incandescent, 1 article). At last, 4 articles are counted separately (not represented in Figure 4) since they assess the *in-situ* global light pollution whatever the source using satellite data or field monitoring.

Outcomes

Outcomes of all the coded cases could be classified into 7 groups: activity, biology, demography, distribution, reproduction, space use, species interactions. The very large majority of cases concern biological outcomes (314 cases, 71%), covering a very wide range of variables monitored (e.g. body weight, urine production, hormonal rates, metabolism, oxygen consumption, sperm quality, neuron activity, cells or organs) and very diverse units (volume, mass, number of cells, size/diameter, rhythms of production or even qualitative issues). Although much less so, activity (97 cases, 22%) and space use (22 cases, 5%) are also quite considered. Activity can concern foraging (e.g. duration, frequency, schedule), ultradian/circadian/annual rhythms (e.g. diurnality index, activity on 24h cycle, daily activity, phase shifts), micro-behavior (e.g. wheel rotation) and all kinds of tasks (time spent in a room, number of visits). Space use outcomes deal with spatial organization (e.g. home range size, home range overlap) and movements (e.g. traveled distance, speed, number of stops, number of trips).

Other outcomes are very least studied (reproduction: 6 cases; distribution: 5 cases; demography: 3 cases; interaction: 1 case).

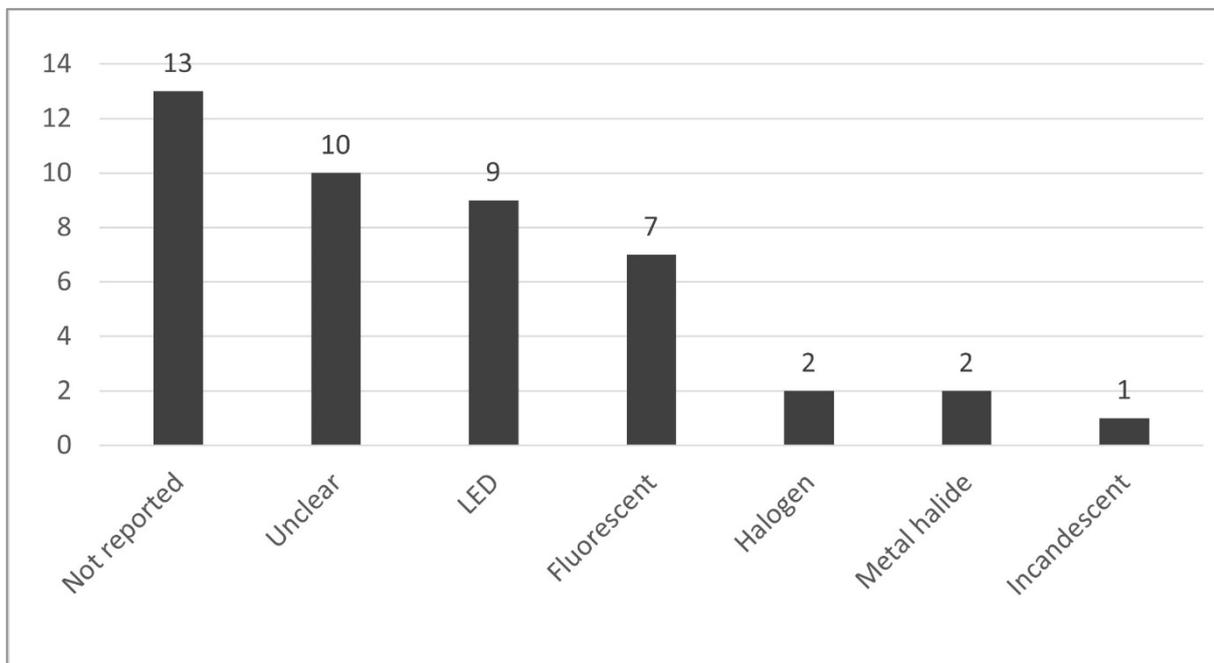


Figure 5 - Proportion of articles for the studied types of lamps

Main findings

The available literature offers a large diversity of cases (species, outcome, exposure) and as a consequence there are various possibilities to read and synthesize it. Faced with this difficulty, we looked for the best way to have an overview on the results. We identified four sets of articles crossing several parameters (e.g. study design, subgroups of mammals, origin of animals) and considering the main addressed question (Table 9). Three articles are not classified in these four sets because, although they met our screening criteria, they are very specific studies on the evoked potential of European rabbits (Polyanskii et al. 2013a, b, c, 2016).

> *Question 1: Can manipulating photoperiod in ex-situ conditions disturb small and large mammals?*

A first very substantial set of articles (30/48) raises the effects of modifying the photoperiod (Table 5). These articles especially deal with biological outcomes (20 articles) and activity (12 articles), and in a very small number of articles: space use (1 article), reproduction (1 article), demography (1 article) or species interactions (1 article). They concern 10 families, covering 13 species of small mammals and 5 of large mammals. They are all experimental *ex-situ* studies, mainly conducted in laboratory (22 articles) and for a few in enclosures (8 articles). Source of artificial light is unclear or even not reported in more than 50 % of articles but, when specified, the authors assessed the effects of fluorescent or metal halide lamps and LEDs. We can distinguish four ways in which the photoperiod is modulated: 1/ photoperiod is contracted or extended (e.g. animals under short photoperiod L8.D16 are compared to animals under long photoperiod L16.D8, or vice versa); 2/ photoperiod is shifted at once or progressively (e.g. from summer to winter light schedule over 6 months); 3/ animals are maintained under constant illumination or under constant dark all day long; 4/ a short period of light is applied at a precise moment of the scotophase (e.g. 3h first hours of the night). These artificial regimes can be

either compared to each other or to natural dark/light cycle. Given the volume of articles in this knowledge cluster, we considered the possibility to perform a meta-analysis but the high diversity of cases (especially outcomes) does not allow it. Moreover, we were not able to present here all the results and we decided to illustrate what these different lighting regimes can generate:

1/ Ware et al. (2012) showed that photoperiod extension (+2h morning and +2h evening) for at least 2 weeks had various effect on bears activity (*Ursus arctos*) depending on the season (e.g. at fall it decreased activity whereas at spring it had no effect) (Ware et al. 2012). Exposure to a long photoperiod (L18.D6) produced neutral to negative effects on metabolism of interstitial cells (telocytes) of *Myodes glareolus* in comparison to a short photoperiod (L6.D18) (Milon et al. 2019). On *Microtus agrestis*, a long photoperiod (L16.D8), compared to a short one (L8.16D), was found to have a significant effect on body weight and specifically on weight of male and female reproductive organs (Clarke & Kennedy 1967).

2/ Individuals of *Oryctolagus cuniculus* submitted to a photoperiod shift in one go (from 14L.10D to 10L.14D) gradually changed the distribution of food consumption over the day to adapt to the new schedule in about four weeks; however the quantities of solid/liquid food eaten per day were not affected (Prud'Hon et al. 1978). A progressive reduction in light exposure, shifting from 8L:16D to 16L:8D in 30 days, impacted female reproductive organs of two mustlids (*Meles meles* and *Martes martes*) (increasing corpus luteum weight, luteal cell diameter and progesterone content of luteal tissue) (Canivenc & Bonnin 1975). Saboureau & El Omari (1993) tested the influence of a progressive shift (from 8L.16D to 16L.8D and vice versa) on male reproductive organs of *Erinaceus europaeus* and found a synchronization of testicular volume, plasma testosterone concentrations and gonadotrophin concentrations with the new schedule, although values of these outcomes did not vary (Saboureau & El Omari 1993).

3/ Constant illumination has been highlighted to have several types of adverse effects. For instance, this led to a false perception of summer day length by *Acomys cahirinus* (whatever the wavelengths), resulting in the loss of seasonality and continuous reproduction; however the number of pups seemed to be more affected by competition than by artificial light (Vardi-Naim et al. 2022). A transponder tag survey in enclosure based on wild *Apodemus agrarius* found that 'warm white' LED street lamps, switched on at sunset and off at sunrise, increased home range size of animals and affected synchrony between individuals (Hoffmann et al. 2019). Constant light produced a spontaneous increase in activity on hibernating bears *Ursus arctos* (Ware et al. 2012). It had detrimental effects on neuronal functioning on *Microtus arvalis* (Jansen 1998) and decreased sperm quantity of *Mus musculus* although sperm motility was not affected (Hanizar et al. 2021).

4/ Rotics et al. (2011) found that illuminating the 3 first hours of the night with yellow metal halide lamps could decrease body temperature of *Acomys cahirinus* (Rotics et al. 2011a). In another experiment on the same species, such a light pulse in the scotophase increased foraging during the hour after illumination and as a consequence competition for foraging between individuals (Rotics et al. 2011b). Saboureau et al. (1991) found that an interruption of the night by 45 min of light decreased rapidly and significantly the pineal melatonin content in *Erinaceus europaeus* but that a return to darkness for approximately 2 hours restored the usual values (Saboureau et al. 1991). Zubidat et al. (2007) also found negative effects on *Microtus socialis* exposed to 15 min of light pulses every 4 h during scotophase for 5 weeks, demonstrating a decrease in many biological outcomes (e.g. oxygen consumption, body mass, rectal temperature, urine production) (Zubidat et al. 2007).

Table 5. Articles about manipulating the photoperiod (Question 1, N=30)

Citations	Family	Species	Type of lamp	Photoperiod treatment	Photoperiod treatment details	Outcomes	Results
Chabot et al., 2012	<i>Muridae</i>	<i>Acomys cahirinus</i>	Fluorescent	1, 3	1/ 55 days of constant dark (DD) after initial LD exposure of at least 10 days 2/ one period of LL (23 days) between two periods of DD (11 and 12 days respectively) 3/ LL during 25 or 32 days	Activity	-, NS, +
Rotics et al., 2011	<i>Muridae</i>	<i>Acomys cahirinus</i>	Metal halide	4	Artificial light during the first 3h of the night (17:15–20:15)	Activity, Biology	-, NS
Rotics et al., 2011 (2)	<i>Muridae</i>	<i>Acomys cahirinus</i>	Metal halide	4	Artificial light during the first 3h of the night (17:15–20:15)	Activity, Interaction	-, NS, +
Yardi-Nain et al., 2022	<i>Muridae</i>	<i>Acomys cahirinus</i>	LED	3	Lights automatically turned on 30 min before sunset and turned off 30 min after sunrise	Demography, Reproduction, Biology	-, NS
Hoffmann et al., 2019	<i>Muridae</i>	<i>Apodemus agrarius</i>	LED	3	Lights switched on at sunset and off at sunrise during 5 nights, compared to natural light/dark cycle (Before/After)	Activity	-, NS
ID_4650_Canguilhem	<i>Cricetidae</i>	<i>Cricetus cricetus</i>	Fluorescent	1, 3	Three tested lighting regimen: 1/ L24.D0, 2/ L0.D24, 3/ L12.D12	Biology	NS
Vuillez et al., 1996	<i>Cricetidae</i>	<i>Cricetus cricetus</i>	Not reported	4	15 min of light at D+1, 4, 6, 7, 8, 9, 10, 11, 12, 13, 14, 15 hours	Biology	NS, +

Citations	Family	Species	Type of lamp	Photoperiod treatment	Photoperiod treatment details	Outcomes	Results
ID_4230_Roux	<i>Gliridae</i>	<i>Eliomys quercinus</i>	Not reported	1, 3	Comparison between 1/ L10.D14 photoperiod, 2/ hibernating animals in the dark, 3/ animals under constant light	Biology	NS, +
ID_4702_Richoux	<i>Gliridae</i>	<i>Eliomys quercinus</i>	Not reported	3	Continuous light during various durations (34, 77, 143 days)	Biology	-, NS, +
Roux & Richoux., 1981	<i>Gliridae</i>	<i>Eliomys quercinus</i>	Not reported	1, 3	Two tested light regimens: 1/ L10.D14 2/ Continuous light	Biology	-, NS, +
Saboureau & El Omari., 1993	<i>Erinaceida</i>	<i>Erinaceus europaeus</i>	Fluorescent	2	Progressive shift over 6 months: 1/ from 8h of natural daylight to 16h of artificial light 1/ from 16h of natural daylight to 8h of artificial light	Biology	NS, +
Saboureau et al., 1991	<i>Erinaceida</i>	<i>Erinaceus europaeus</i>	Not reported	4	45 min of light from 22:00 to 22:45	Biology	-, NS
Pohl, 1976	<i>Gliridae</i>	<i>Glis glis</i>	Fluorescent	Unclear	Unclear	Activity	NS, -
ID_4718_Canivenc	<i>Mustelidae</i>	<i>Martes martes</i> , <i>Meles meles</i>	Not reported	2	Progressive shift from L8.D16 to L16.D8 over 30 days	Biology	+
Clarke & Kennedy., 1967	<i>Cricetidae</i>	<i>Microtus agrestis</i>	Unclear	1,2	1/ Summer photoperiod (L16.D8) compared to winter photoperiod (L8.D16), 2/ Progressive decrease of photoperiod (15 hours 10 minutes decreasing to 6 hours over 84 days)	Biology	NS, +

Citations	Family	Species	Type of lamp	Photoperiod treatment	Photoperiod treatment details	Outcomes	Results
Gerkena et al., 1993	<i>Cricetidae</i>	<i>Microtus arvalis</i>	Not reported	4	Short ultradian LD (ULD) cycles	Activity	NS
Jansen et al., 1998	<i>Cricetidae</i>	<i>Microtus arvalis</i>	Not reported	3	Four weeks in constant low light conditions	Biology	-
Van der Veen et al., 2011	<i>Cricetidae</i>	<i>Microtus arvalis</i>	Not reported	4	Several regimens (e.g. 1/ initial entrainment under L12:D12; 2/ a 30-min light pulse at the beginning for 10 days; 3/ light pulse phase advanced by 4 h)	Activity	-, NS
Haim et al., 2005	<i>Cricetidae</i>	<i>Microtus socialis</i>	Fluorescent	4	15 min of light every 4h during the scotophase for 3 weeks	Biology	-
Zubidat et al., 2007	<i>Cricetidae</i>	<i>Microtus socialis</i>	Not reported	4	15 min of light pulses every 4 h during scotophase for 5 weeks	Biology	-, +
Zubidat et al., 2011	<i>Cricetidae</i>	<i>Microtus socialis</i>	Unclear	4	130 min of light per scotophase occurring at 24:00h	Biology	-, NS, +
Hanizar et al., 2021	<i>Muridae</i>	<i>Mus musculus</i>	Unclear	3	Light from sunlight during the day and constant artificial light during the night	Biology	-, NS, +
Webbs et al., 1984	<i>Muridae</i>	<i>Mus musculus</i>	Not reported	1, 3	Constant light (L24.D0) or Long photoperiod (L14.D10) for 1 week	Biology	-, NS
Milon et al., 2019	<i>Cricetidae</i>	<i>Myodes glareolus</i>	Unclear	1	Long photoperiod (L18.6D) compared to a short photoperiod (L6.18D)	Biology	-, NS

Citations	Family	Species	Type of lamp	Photoperiod treatment	Photoperiod treatment details	Outcomes	Results
Prudhon et al., 1978	<i>Leporidae</i>	<i>Orientalagus cuniculus</i>	Not reported	2	Shifting darkness/light periods per day: darkness (from 10h to 20h) and light (20h to 10h)	Activity	NS, +
Reyne et al., 1979	<i>Leporidae</i>	<i>Orientalagus cuniculus</i>	Fluorescent	3	Permanent light for approximately 3 months	Activity	+
Hut et al., 2000	<i>Sciuridae</i>	<i>Spermophilus citellus</i>	Fluorescent	1	A 23,5 hours cycle of UV light source (L11,75.D11,75) compared to natural light-dark cycle.	Activity	-, +
Weiler et al., 1996	<i>Suidae</i>	<i>Sus scrofa</i>	Not reported	2	A light reverse program which simulates the natural photoperiod with a shift over 6 months	Activity, Biology	-, +
Ware et al., 2012	<i>Ursidae</i>	<i>Ursus arctos</i>	Halogen	1, 3, 4	Many tested regimens: photoperiod extension/contraction, dark pulse, constant light	Activity	-, NS, +
Bassett et al., 1946	<i>Canidae</i>	<i>Vulpes vulpes</i>	Unclear	1	Three schedules: light on from 8:15 pm to 12:00 midnight, from 8:30 pm to 12:00 midnight and from 8:30 pm to 10:15pm	Biology	NS, +

L = Light, D= Darkness

Photo period treatment: 1 = photoperiod is contracted or extended; 2 = photoperiod is shifted at once or progressively; 3 = animals are maintained under constant illumination or under constant dark all day long; 4 = a short period of light is applied at a precise moment of the scotophase

> *Question 2: May artificial light in ex-situ conditions have detrimental effects on small mammals?*

A second set of 6 articles addresses the effects of artificial light on wild or non-wild small mammals (*Muridae*, *Cricetidae*, *Soricidae*), through experimental *ex-situ* studies in laboratory or cages (Table 6). These studies give results on activity, space use and biological outcomes. They are based on control/exposure study design with same individuals in a two-part study area (e.g. illuminated compartment vs dark compartment, (Dupont et al. 2019, Aparicio et al. 2023)) or with different individuals (e.g. individuals in an illuminated U maze vs individuals in a dark U maze (Farnworth et al. 2019)), or on before/after study design (scotophase vs photophase, e.g. (Zubidat et al. 2010)).

Several studies reveal that artificial light is likely to inhibit activity and mobility of various species. For instance, Aparicio et al. (2023) showed that halogen lamps modified foraging activity of *Crocidura russula*; shrews came out of their shelters less if the outside was lit, leading to a reduction in the number of foraging individuals and, ultimately, less food consumed (Aparicio et al. 2023). Another study on European hamster *Cricetus cricetus* demonstrates that individuals generally avoided the illuminated compartment, particularly when grooming; individuals spent significantly more time in the dark compartment than in the lit one with amber LED 40 lux (Dupont et al. 2019). Space use is also affected: Eilam et al. (2004) studied the effect of artificial light on *Acomys cahirinus* space use and founded that in illuminated areas spiny mice moved less frequently, traveled shorter distances, and made more direct trips (fewer stops) (Eilam 2004). Farnworth et al. (2019) also demonstrated an avoidance mechanism of artificial light on the *Rattus rattus* with a significant reduction in rat movements. Under illumination, rats tended to approach the seed tray faster and reduce their total foraging time within the seed tray (Farnworth et al. 2019). Finally, two laboratory studies carried out in Israel assessed the biological effects of artificial light on *Microtus socialis* and revealed that it is likely to alter a number of parameters linked to urine production and oxygen consumption (Zubidat et al. 2009, 2010).

Table 6. Articles on adverse effects of artificial light on small mammals (Question 2, N=6)

Citations	Family	Species	Exposure	Outcomes	Effect
Dupont et al., 2019	<i>Cricetidae</i>	<i>Cricetus cricetus</i>	Light bulbs	Activity	-, NS, +
Zubidat et al., 2010	<i>Cricetidae</i>	<i>Microtus socialis</i>	Lamps	Biology	-, NS, +
Zubidat et al., 2009	<i>Cricetidae</i>	<i>Microtus socialis</i>	Incandescent lamps	Biology	-, NS, +
Eilam, 2004	<i>Muridae</i>	<i>Acomys cahirinus</i>	LEDs	Space use	-, NS, +
Farnworth et al., 2019	<i>Muridae</i>	<i>Rattus rattus</i>	LEDs	Activity	-/NS
Aparicio et al., 2023	<i>Soricidae</i>	<i>Crocidura russula</i>	Halogen lamps	Activity	-/+

> *Question 3: Is outdoor lighting at night likely to have adverse effects on wild mammals?*

A third set of 5 articles gathers experimental studies, manipulating outdoor lightings at night, *in-situ* or in enclosure, to assess the effects on diverse outcomes (distribution, activity, space use) (Table 7). All the studies deal with wild animals, mainly large mammals (*Capreolus capreolus*, *Cervus elaphus*, *Sus*

scrofa, *Vulpes vulpes* and *Erinaceus europaeus*), using camera traps to collect occurrence and behavioral data. They show contrasting results depending on the case but they point to a trend suggesting that ALAN produces an avoiding effect on these mammals.

Finch et al (2020) assessed the effect of outdoor lightings installed at feeding stations for European hedgehogs in 33 British gardens (Finch et al. 2020). The results showed no consistent overall effect of ALAN on the presence and feeding activity of hedgehogs, nor on the circadian rhythm of their activity. Brieger et al (2017) tested the behavioral response of roe deer to LEDs. Their results show that roe deer prefer feeders that are lit to those that are not; however, they spent less time feeding when the feeders were lit (Brieger et al. 2017). The results were similar for the two colors of light tested, "blue" (440-490 nm) and "warm white" (575-675 nm). Douglazet (2016) studied the impact of LEDs on the nocturnal movements of terrestrial mammals in woodland and showed that artificial light appears to have a slight negative effect on the presence of roe deer and a rather attractive effect on wild boar (Douglazet 2016).

Two other studies can be directly linked to conflict between humans and wildlife, since deterrent systems are often used (e.g. to limit fox predation or roadkill). Laguna et al. (2022) tested the effect of light (flashing LEDs) and sound (ultrasound) devices designed to deter cervids (*Cervus elaphus*) at the roadside (Laguna et al. 2022). Their results showed (i) a 48.96 % reduction in the use of the treated zone and (ii) a 67.71 % reduction in the number of times the deterrent line was crossed. However, the deterrent effect wore off after 6 to 7 weeks. Hall & Fleming (2021) conducted a study on the effectiveness of two LED lamps sold to deter red foxes from approaching farrowing sheds on farms (Foxlights® and motion activated spotlights) (Hall & Fleming 2021). Foxlights® treatment resulted in a 12 % increase in fox activity compared to the unlit treatment (control), suggesting that Foxlights® may attract rather than deter foxes. The motion-activated spotlight decreases fox activity by 5 % compared to control (no lighting), suggesting a slight avoiding effect of flashing light.

Table 7. Articles on adverse effects of artificial light on wild large mammals (Question 3, N=5)

Citations	Family	Species	Exposure	Outcomes	Effect
Brieger et al., 2017	<i>Cervidae</i>	<i>Capreolus capreolus</i>	LED	Activity	-/+
Laguna et al., 2022	<i>Cervidae</i>	<i>Cervus elaphus</i>	LED	Space use	+, -, NS
Douglazet, 2016	<i>Cervidae</i> , <i>Suidae</i>	<i>Capreolus capreolus</i> , <i>Sus scrofa</i>	LED	Distribution	-/+
Hall & Fleming, 2021	<i>Canidae</i>	<i>Vulpes vulpes</i>	LED	Activity	+/-
Finch et al., 2020	<i>Erinaceidae</i>	<i>Erinaceus europaeus</i>	LED (or others)	Activity	NS

> Question 4: Does global light pollution affect mammals in-situ?

Lastly, a fourth set of 4 articles, addresses the effects of global light pollution on wild mammals (Table 8). These are *in-situ* observational studies that look for correlation between real light pollution (e.g. sky glow estimated from satellite data) and diverse outcomes (attendance, activity). These studies are quite recent (2019-2022) which underlines a new consideration for light pollution on mammals. Although this knowledge cluster remains small, these 4 articles suggest a dissuasive effect of light

pollution on the mammals studied. Berger et al. (2020) compared light pollution levels with the activity of hedgehogs equipped with bio-loggers by monitoring their spatio-temporal behaviour in three urban areas of Berlin over several weeks (Berger et al. 2020). Although hedgehogs can react very variably to environmental influences, they preferred the least lit areas, suggesting a consistent tendency for hedgehogs to avoid light pollution. Two other studies focused on the city of Krakow in Poland. Ciach & Fröhlich (2019) studied the factors governing the winter distribution of *Capreolus capreolus* in this urban environment and observed that light pollution was negatively correlated with the probability of species occurrence (Ciach & Fröhlich 2019). Ciach et al. (2022) studied the influence of anthropogenic factors on the presence of *Sus scrofa* in this town and also highlighted a negative impact of light pollution on the attendance of wild boars (Ciach et al. 2022). Finally, Gordigiani et al. (2022) found that wild boar limited their activity on nights with high level of ambient light (Gordigiani et al. 2022). However, this study is less clear because ambient light included both moonlight and artificial lighting. Though, wild boar activity was better explained by the variation in luminosity than by the variation in the lunar day, which may highlight an additional inhibiting effect of light pollution.

Table 8. Articles on the effects of global light pollution on mammals (Question 4, N=4)

Citations	Family	Species	Light pollution data	Outcomes	Effect
Berger et al., 2020	<i>Erinaceidae</i>	<i>Erinaceus europaeus</i>	Light intensity map of Berlin	Activity	-
Ciach & Fröhlich, 2019	<i>Cervidae</i>	<i>Capreolus capreolus</i>	Satellite data (VIIRS)	Distribution	-
Ciach et al., 2022	<i>Suidae</i>	<i>Sus scrofa</i>	Satellite data (VIIRS)	Distribution	-
Gordigiani et al., 2022	<i>Suidae</i>	<i>Sus scrofa</i>	Field monitoring with a Luxmeter	Activity	-

Discussion

Outstanding results

This systematic review offers an overview on the available literature about the effects of artificial light on European mammals, based on 48 articles about 22 species. We managed to identify four knowledge clusters that address different questions with specific study designs (see examples in Figure 6).

The existing evidence especially deals with artificial alteration of photoperiod. It is known that light is one of the most important clock synchronizer for many organisms (vertebrates, invertebrates and even plants or fungi) which allows them to adapt to the natural day/night cycle (Kozma-Bognár & Káldi 2008, Kumar et al. 2010, Husse et al. 2015). As a consequence, whether or not artificial light is likely to disrupt circadian rhythms is a key question raised for many biological groups (Grubisic et al. 2019, Zeman et al. 2023). Here, it appears to be the most studied issue in the literature we collected. Modifying photoperiod with artificial light (e.g. photophase extension, photophase/scotophase

shifting, cutting scotophase by light pulse) can disturb mammals' activity (e.g. (Ware et al. 2012)), biology (e.g. (Clarke & Kennedy 1967)) and reproduction (e.g. (Vardi-Naim et al. 2022)). Here, most of the collected studies are *ex-situ* but these results might be a serious concern in relation to outdoor lighting since the latter precisely means extending photoperiod. Turning off lights in the middle of the night, a relevant measure to reduce light pollution, is nevertheless similar to schemes tested in several articles (e.g. illuminating the 3 first hours of the night) that have highlighted negative effects. Moreover, these results on mammals are in line with what has been revealed on other taxa; i.e. artificial light disrupts photoperiodic time measurement and may block development of appropriate seasonal adaptations (Liu et al. 2022). This is also a concern for our society, since a lot of knowledge has also been produced on humans, itself a mammal (excluded from our review), showing that artificial light is capable of desynchronization and various detrimental impacts (Tossa & Souques 2019); however robust epidemiologic *in-situ* studies are lacking (Bożejko et al. 2023).

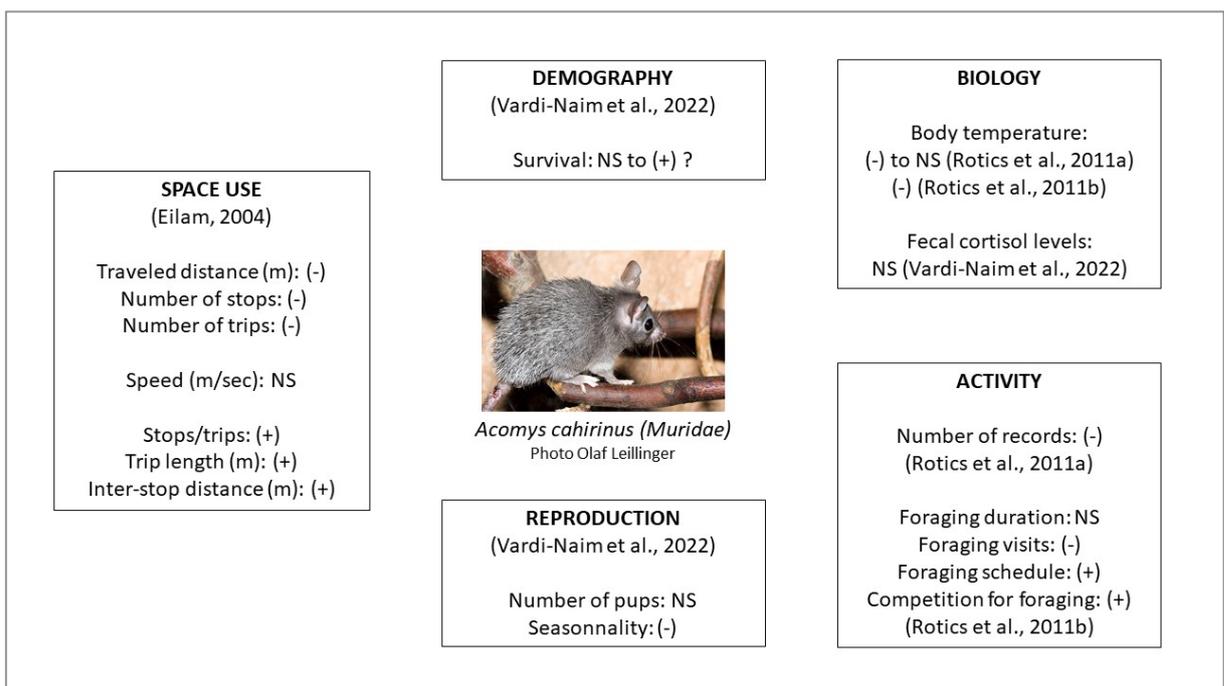


Figure 6 - Examples of study design for the four identified knowledge clusters.

The collected studies in this systematic review also show that artificial light produces inhibiting effect on space use and activity of small mammals which tend to avoid lit areas when grooming (Dupont et al. 2019), foraging (Aparício et al. 2023) or moving around (Eilam 2004). Here again, these studies were carried out *ex-situ* and any extrapolation to the effect of *in-situ* light pollution remains difficult. However, such impacts are already demonstrated in other organisms (e.g. bats, owls, glow worms) (Scobie et al. 2016, Van Den Broeck et al. 2021, Luo et al. 2021). As far as outdoor lighting is concerned, there are few studies with opposite results according to species; however ALAN is likely to alter behavior and distribution (Douglazet 2016, Brieger et al. 2017, Finch et al. 2020). The use of lighting systems as a deterrent shows also contradictory effects but could repulse cervids and canids and limit their feeding activity (Hall & Fleming 2021, Laguna et al. 2022). Although this is the aim of these systems (reduce wildlife conflict), outdoor lighting may have these detrimental effects. Finally, macro *in-situ* studies are also scarce but they suggest that urbanization and the associated ALAN may be a factor preventing some mammals from entering towns and using urban areas that would be potentially suitable habitat if they were unlit (Ciach & Fröhlich 2019, Ciach et al. 2022). This is in line

with studies about extra-European mammals that have been shown to avoid lit areas (Beier 1995, Bliss-Ketchum et al. 2016).

Finally, taking the case of *Acomys cahirinus*, one of the most reported species, we can see that artificial light alters its biology (body temperature), foraging activity, space use (movements) and reproduction (seasonality) (Figure 7).

Limits of the studies

We did not perform critical appraisal; as a consequence, we are not able to highlight susceptibility of bias of the included studies. However, we could observe that a lot of information was often missing from the articles, including very basic data such as the year of the experiment or the study area. The source of the artificial light (whether it is LED, halogen, metal halide, etc.) was unknown in half of the articles, which did not mention it at all or used only generic terms such as bulbs or lamps. It should also be remembered that many articles had to be rejected during the screening process because species name was not specified (only generic terms such as rabbits, hamsters or voles). Moreover, the origin of the individuals may remain unclear (whether they are wild animals or not), however it can be an important criterion; e.g. influencing particular behavior or habituation to a specific circadian rhythm of activity. We therefore call for greater details in the ‘materials and methods’ section of the articles because this situation leads to the exclusion of a significant amount of potential knowledge from meta-analyses and systematic reviews.

Knowledge gaps

Although our request targeted 186 mammal species, we collected documents for 22 of them, and from the 22 families initially searched, 12 are covered by at least one article. The available literature did not pay any attention to some large families, such as *Talpidae*, *Bovidae*, *Leporidae* (only 1 species considered), *Sciuridae* or *Mustelidae* (only 1 article each). Moreover, half of the species counts a unique article; only a few species, such as *Microtus socialis*, *Acomys cahirinus* or *Erinaceus europaeus*, have 4-5 articles each, which is still very few. This confirms a serious knowledge gap highlighted in previous systematic reviews. Regarding exposure, LEDs are more and more considered which is a good point with regard to their expansion as outdoor lightings. However, some characteristics of the exposure are not considered in studies, such as wavelength/color temperature (very few studies) or flickering. The available literature is largely unrelated to real-life outdoor lightings and does not represent their diversity. It remains essentially fundamental research on the effect of artificial light. For instance, there are no studies on the different types of lighting (enhancement, sports fields, shop windows, domestic lighting) or based on real lighting management (such as part-night lighting, motion activated lighting). As far as the outcomes are concerned, ecological issues have been little studied (mainly activity such as foraging), whereas the majority of the studies are in the field of biology. This is a major shortcoming if we are to take a comprehensive overview on the effects of artificial light on terrestrial mammals. Numerous outcomes should be studied, such as competition, dispersal, and studies should be carried out at the ecosystem level (e.g. prey-predator relationships, species richness). Reproduction and survival are also under-studied, even though they are essential factors in the sustainability of mammal populations.

Table 9. Synthesis for the four questions

N°	Question	Number of articles	Number of cases	Type of studies	Origin	Families	Species	Exposure
1	Photoperiod	30	286	Experimental <i>ex-situ</i> studies mainly in laboratory and a few in enclosures	Wild Non-wild Unclear	<i>Cricetidae</i> , <i>Muridae</i> , <i>Gliridae</i> , <i>Erinaceidae</i> , <i>Sciuridae</i> , <i>Leporidae</i> , <i>Mustelidae</i> , <i>Suidae</i> , <i>Ursidae</i> , <i>Canidae</i> ,	<i>Small mammals</i> : <i>Apodemus agrarius</i> , <i>Acomys cahirinus</i> , <i>Cricetus cricetus</i> , <i>Eliomys quercinus</i> , <i>Erinaceus europaeus</i> , <i>Glis glis</i> , <i>Microtus agrestis</i> , <i>Microtus arvalis</i> , <i>Microtus socialis</i> , <i>Mus musculus</i> , <i>Myodes glareolus</i> , <i>Orientalagus cuniculus</i> , <i>Spermophilus citellus</i> <i>Large mammals</i> : <i>Martes martes</i> , <i>Meles meles</i> , <i>Sus scrofa</i> , <i>Ursus arctos</i> , <i>Vulpes vulpes</i>	Fluorescent, Metal halide, LED, Unclear, Not reported
2	<i>Ex-situ</i> experiments on small mammals	6	135	Experimental <i>ex-situ</i> studies in laboratory or cages	Wild Non-wild	<i>Muridae</i> , <i>Cricetidae</i> , <i>Soricidae</i>	All small mammals : <i>Crocidura russula</i> , <i>Rattus rattus</i> , <i>Microtus socialis</i> , <i>Microtus socialis</i> , <i>Cricetus cricetus</i> , <i>Acomys cahirinus</i>	Halogen lamps, LED, Incandescent, Unclear
3	Experiments on outdoor lighting	5	14	Experimental studies, manipulating outdoor lightings, <i>in-situ</i> or in enclosure	Wild	<i>Cervidae</i> , <i>Suidae</i> , <i>Canidae</i> , <i>Erinaceidae</i>	Mainly large mammals : <i>Capreolus capreolus</i> , <i>Cervus elaphus</i> , <i>Sus scrofa</i> , <i>Vulpes vulpes</i> , <i>Erinaceus europaeus</i>	LED
4	<i>In-situ</i> global light pollution	4	4	Observational <i>in-situ</i> studies	Wild	<i>Cervidae</i> , <i>Suidae</i> , <i>Erinaceidae</i>	<i>Erinaceus europaeus</i> , <i>Capreolus capreolus</i> , <i>Sus scrofa</i>	Satellite data (VIIRS) or field monitoring

Limits of the review

We are aware that several points in our review process limit the comprehensiveness of our results. Firstly, language restriction to English and French may constitute a limit as far as grey literature is concerned but this choice is dictated by the capacity of our review team. Secondly, we have not been able to find 38/685 full-texts. They remained unretrievable for our institution despite all our efforts to find them (interlibrary loans, requests on Researchgate, etc.). This represents 5.5 % of missing PDFs, given that the CEE considers that a threshold of 10 % is acceptable. These unretrievable full-texts are listed in Additional file 6 to facilitate their search by anyone who would want to complete this review. Thirdly, we decided to exclude 180 articles dealing with undetermined rabbits that had no abstract nor DOI because it would have represented a too long task to search their full-text. We assumed that the probability that these articles dealt with European rabbit is extremely low since of the 322 rabbit articles that could be screened until full-text only 5 articles were included at the end. Finally, for lack of time, we did not perform any critical appraisal whereas it is recommended by CEE to assess the susceptibility of bias of the included articles. However, some coded variables deal with study design and they will help future users of the map database to appreciate by themselves the quality of the studies.

Conclusion

Implications for policy/management

The available evidence about the impacts of artificial light on European terrestrial mammals remains weak, based on 48 articles covering 22 species (~10%) from 12 families (~50%). Moreover, studies do not systematically show negative impacts. Nevertheless, artificial light can have adverse effects on these species, which should encourage stakeholders to limit public and private outdoor lightings as much as possible. Mammals, which are mainly nocturnal species, are likely to be exposed to this sensory stressor in urban, rural and natural environments. At least for prevention, we preconize to reduce ALAN, which can be done by better management of lighting in relation with the real human needs: limiting the duration, light intensity or number of lamps. These requirements may also apply to other taxa for which the harmful effects of ALAN have been documented. At last, the issue should also be considered at landscape level to take into account ecosystem functioning and species movements, undertaking a dark infrastructure; i.e. preserving and restoring dark cores and corridors in the nightscape (Sordello et al. 2022).

Implications for research

An important knowledge gap was identified which encourages research to be more active on this topic. Mammals must not simply remain models for biological or medical studies in laboratories; research should pay much attention to wild mammals, since they are mainly nocturnal and some of them are endangered species in Europe. Research should diversify the studied mammal species and light exposure and consider ecological outcomes given biological ones are already well covered. We also suggest that articles should be more detailed, in particular in their 'material and methods' section, for a better use in systematic reviews and meta-analysis. Finally, this systematic review could usefully be extended to all the world's mammals to confirm of complete the effects highlighted for European species with American or Asian mammals' species.

Additional files

Additional file 1: ROSES form for systematic reviews (Excel document)

Additional file 2: Search strategy (Word document)

Additional file 3: Inclusion/exclusion decisions at the three screening stages (Excel document)

Additional file 4: Systematic map database (Excel document)

Additional file 5: Coded data for all cases (Excel document)

Additional file 6: Sets of rejected articles in order to facilitate possible future uses (Excel document)

Acknowledgements

We want to thank Patrick Haffner for having exported the list of European mammal species, Erika Beauregard for her help in search string building process and Jade Ka for her help in searching the fulltexts.

Funding

This research is undertaken as part of a partnership between PatriNat and EDF on light pollution. PatriNat is a joint research unit funded by OFB French Biodiversity Office, MNHN National Museum of Natural History, CNRS National Scientific Research Center and IRD International Research Institute, on behalf of the French Ecology Ministry.

Author's contribution

RS, CF and TT conceived the review question. RS originated the method and was the scientific coordinator of the review. RS, CF, TT screened the articles. RS and CT coded the included studies. RS wrote the draft of this article. All authors read and approved the final manuscript.

References

- Aparício G, Carrilho M, Oliveira F, Mathias MDL, Tapisso JT, Von Merten S (2023) Artificial light affects the foraging behavior in greater white-toothed shrews (*Crocidura russula*). *Ethology* 129: 88–98.
- Beier P (1995) Dispersal of Juvenile Cougars in Fragmented Habitat. *The Journal of Wildlife Management* 59: 228.
- Berger A, Lozano B, Barthel LMF, Schubert N (2020) Moving in the Dark—Evidence for an Influence of Artificial Light at Night on the Movement Behaviour of European Hedgehogs (*Erinaceus europaeus*). *Animals* 10: 1306.
- Berger-Tal O, Greggor AL, Macura B, Adams CA, Blumenthal A, Bouskila A et al. (2019) Systematic reviews and maps as tools for applying behavioral ecology to management and policy. *Behavioral Ecology* 30: 1–8.
- Bliss-Ketchum LL, de Rivera CE, Turner BC, Weisbaum DM (2016) The effect of artificial light on wildlife use of a passage structure. *Biological Conservation* 199: 25–28.
- Bozejko M, Tarski I, Małodobra-Mazur M (2023) Outdoor artificial light at night and human health: A review of epidemiological studies. *Environmental Research* 218: 115049.
- Brieger F, Kämmerle J, Martschuk N, Ortmann S, Hagen R (2017) No evidence for a ‘warning effect’ of blue light in roe deer. *Wildlife Biology* 2017: 1–5.
- Canivenc R, Bonnin M (1975) Regulation of luteal activity by light and temperature in two delayed implantation mammals, the European badger and the pine marten. *J. Physiol* 70: 533–538.
- Ceballos G, Ehrlich PR (2002) Mammal population losses and the extinction crisis. *Science* 296: 904–907.

- Ciach M, Faraś H, Fröhlich A, Fedyń I (2022) Contrasting effects of light and noise pollution interact with natural vegetation remnants: Human-related indicators of the habitat suitability for ungulates in the urban landscape. *Ecological Indicators* 142: 109261.
- Ciach M, Fröhlich A (2019) Ungulates in the city: light pollution and open habitats predict the probability of roe deer occurring in an urban environment. *Urban Ecosystems* 22: 513–523.
- Clarke JR, Kennedy JP (1967) Effect of light and temperature upon gonad activity in the vole (*Microtus agrestis*). *General and Comparative Endocrinology* 8: 474–488.
- Davies TW, Smyth T (2018) Why artificial light at night should be a focus for global change research in the 21st century. *Global Change Biology* 24: 872–882.
- Dirzo R, Young HS, Galetti M, Ceballos G, Isaac NJB, Collen B (2014) Defaunation in the Anthropocene. *Science* 345: 401–406.
- Ditmer MA, Stoner DC, Carter NH (2021) Estimating the loss and fragmentation of dark environments in mammal ranges from light pollution. *Biological Conservation* 257: 109135.
- Douglazet M (2016) *Elaboration d'un protocole d'étude de l'impact de l'éclairage artificiel sur les déplacements des mammifères terrestres nocturnes*.
- Duffy JP, Bennie J, Durán AP, Gaston KJ (2015) Mammalian ranges are experiencing erosion of natural darkness. *Scientific reports* 5: 12042.
- Dupont SM, Guineffollau L, Weber C, Petit O (2019) Impact of artificial light at night on the foraging behaviour of the European Hamster: consequences for the introduction of this species in suburban areas. *Rethinking Ecology* 4: 133–148.
- Eilam D (2004) Locomotor activity in common spiny mice (*Acomys cahirinuse*): The effect of light and environmental complexity. *BMC Ecology* 4: 16.
- Falchi F, Cinzano P, Duriscoe D, Kyba CCM, Elvidge CD, Baugh K, Portnov BA, Rybnikova NA, Furgoni R (2016) The new world atlas of artificial night sky brightness. *Science Advances* 2.
- Falcón J, Torriglia A, Attia D, Viénot F, Gronfier C, Behar-Cohen F, Martinsons C, Hicks D (2020) Exposure to Artificial Light at Night and the Consequences for Flora, Fauna, and Ecosystems. *Frontiers in Neuroscience* 14: 602796.
- Farnworth B, Meitern R, Innes J, Waas JR (2019) Increasing predation risk with light reduces speed, exploration and visit duration of invasive ship rats (*Rattus rattus*). *Scientific Reports* 9: 3739.
- Finch D, Smith B, Marshall C, Coomber F, Kubasiewicz L, Anderson M, Wright P, Mathews F (2020) Effects of Artificial Light at Night (ALAN) on European Hedgehog Activity at Supplementary Feeding Stations. *Animals* 10: 768.
- Gaston KJ, Sánchez de Miguel A (2022) Environmental Impacts of Artificial Light at Night. *Annual Review of Environment and Resources* 47: 373–398.
- Gordigiani L, Viviano A, Brivio F, Grignolio S, Lazzeri L, Marcon A, Mori E (2022) Carried away by a moonlight shadow: activity of wild boar in relation to nocturnal light intensity. *Mammal Research* 67: 39–49.
- Grigione MM, Mrykalo R (2004) Effects of artificial night lighting on endangered ocelots (*Leopardus pardalis*) and nocturnal prey along the United States-Mexico border: A literature review and hypotheses of potential impacts. *Urban Ecosystems* 7: 65–77.
- Grubisic M, Haim A, Bhusal P, Dominoni DM, Gabriel KMA, Jechow A et al. (2019) Light pollution, circadian photoreception, and melatonin in vertebrates. *Sustainability* 11: 6400.
- Haddaway NR, Bernes C, Jonsson B-G, Hedlund K (2016) The benefits of systematic mapping to evidence-based environmental management. *Ambio* 45: 613–620.
- Hall KJ, Fleming PA (2021) In the spotlight: Can lights be used to mitigate fox predation on a free-range piggery? *Applied Animal Behaviour Science* 242: 105420.
- Hanizar E, Huang Y-S, Siswoyo TA, Aswan MS (2021) Light Environment Effect in the Sperm and Ribonucleic Acid Quality and Body Weight of Male *Mus musculus*. *Open Access Macedonian Journal of Medical Sciences* 9: 644–650.
- Hoffmann J, Schirmer A, Eccard JA (2019) Light pollution affects space use and interaction of two small mammal species irrespective of personality. *BMC Ecology* 19: 26.
- Holker F, Wolter C, Perkin EK, Tockner K (2010) Light pollution as a biodiversity threat. *Trends in Ecology & Evolution* 25: 681–682.
- Husse J, Eichele G, Oster H (2015) Synchronization of the mammalian circadian timing system: Light can control peripheral clocks independently of the SCN clock: Alternate routes of entrainment optimize the alignment of the body's circadian clock network with external time. *BioEssays* 37: 1119–1128.
- Jansen K (1998) Concurrent decrease of vasopressin and protein kinase Ca immunoreactivity during the light phase in the vole suprachiasmatic nucleus. *Neuroscience Letters*.
- Kozma-Bognár L, Káldi K (2008) Synchronization of the Fungal and the Plant Circadian Clock by Light. *ChemBioChem* 9: 2565–2573.

- Kumar V, Wingfield JC, Dawson A, Ramenofsky M, Rani S, Bartell P (2010) Biological Clocks and Regulation of Seasonal Reproduction and Migration in Birds. *Physiological and Biochemical Zoology* 83: 827–835.
- Laguna E, Palencia P, Carpio AJ, Mateos-Aparicio J, Herraiz C, Notario C, Vicente J, Montoro V, Acevedo P (2022) Evaluation of a combined and portable light-ultrasound device with which to deter red deer. *European Journal of Wildlife Research* 68: 50.
- Liu JA, Meléndez-Fernández OH, Bumgarner JR, Nelson RJ (2022) Effects of light pollution on photoperiod-driven seasonality. *Hormones and Behavior* 141: 105150.
- Livoreil B, Glanville J, Haddaway NR, Bayliss H, Bethel A, de Lachapelle FF et al. (2017) Systematic searching for environmental evidence using multiple tools and sources. *Environmental Evidence* 6: 23.
- Luo B, Xu R, Li Y, Zhou W, Wang W, Gao H et al. (2021) Artificial light reduces foraging opportunities in wild least horseshoe bats. *Environmental Pollution* 288: 117765.
- Matzke EB (1936) The effect of street lights in delaying leaf-fall in certain trees. *American Journal of Botany* 23: 446–452.
- Milon A, Pawlicki P, Rak A, Mlyczynska E, Plachno BJ, Tworzydło W, Gorowska-Wojtowicz E, Bilinska B, Kotula-Balak M (2019) Telocytes are localized to testis of the bank vole (*Myodes glareolus*) and are affected by lighting conditions and G-coupled membrane estrogen receptor (GPER) signaling. *General and Comparative Endocrinology* 271: 39–48.
- Pérez Vega C, Zielinska-Dabkowska KM, Schroer S, Jechow A, Hölker F (2022) A Systematic Review for Establishing Relevant Environmental Parameters for Urban Lighting: Translating Research into Practice. *Sustainability* 14: 1107.
- Polyanskii VB, Alymkulov DE, Evtikhin DV, Chernyshev BV (2013a) Sound Improves the Discrimination of Low-Intensity Light in the Visual Cortex of Rabbits. *Neuroscience and Behavioral Physiology* 43: 160–167.
- Polyanskii VB, Alymkulov DE, Evtikhin DV, Chernyshev BV (2013b) Specific Modulation by Sound of Primary Visual Cortex Neuron Responses to Light Stimuli of Different Intensities in Rabbits. *Neuroscience and Behavioral Physiology* 43: 1058–1067.
- Polyanskii VB, Alymkulov DE, Evtikhin DV, Chernyshev BV (2013c) Specific Modulation by Sound of Primary Visual Cortex Neuron Responses to Light Stimuli of Different Intensities in Rabbits. *Neuroscience and Behavioral Physiology* 43: 1058–1067.
- Polyanskii VB, Alymkulov DE, Evtikhin DV, Chernyshev BV (2016) Sound Affects the Discrimination of Low Light Intensities in the Rabbit Visual Cortex. *Neuroscience and Behavioral Physiology* 46: 241–248.
- Prud'Hon M, Goussopoulos J, Reyne Y (1978) Comportement alimentaire du lapin de garenne élevé en captivité. II. - Modifications induites par un décalage des périodes d'éclairage. *Annales de Zootechnie* 27: 101–106.
- Rodrigo-Comino J, Seeling S, Seeger MK, Ries JB (2021) Light pollution: A review of the scientific literature. *The Anthropocene Review*: 205301962110512.
- Rotics S, Dayan T, Kronfeld-Schor N (2011a) Effect of artificial night lighting on temporally partitioned spiny mice. *Journal of Mammalogy* 92: 159–168.
- Rotics S, Dayan T, Levy O, Kronfeld-Schor N (2011b) Light Masking in the Field: An Experiment with Nocturnal and Diurnal Spiny Mice Under Semi-natural Field Conditions. *Chronobiology International* 28: 70–75.
- Saboureau M, El Omari B (1993) Effect of light entrainment and temperature on the reproductive cycle in the male hedgehog (*Erinaceus europaeus*). *Reproduction* 99: 497–504.
- Saboureau M, Vivien-Roels B, Pevet P (1991) Pineal melatonin concentrations during day and night in the adult hedgehog: Effect of a light pulse at night and superior cervical ganglionectomy. *Journal of Pineal Research* 11: 92–98.
- Sánchez de Miguel A, Bennie J, Rosenfeld E, Dzurjak S, Gaston KJ (2022) Environmental risks from artificial nighttime lighting widespread and increasing across Europe. *Science Advances* 8: eabl6891.
- Sanders D, Frago E, Kehoe R, Patterson C, Gaston KJ (2021) A meta-analysis of biological impacts of artificial light at night. *Nature Ecology & Evolution* 5: 74–81.
- Scobie C, Bayne E, Wellicome T (2016) Influence of human footprint and sensory disturbances on night-time space use of an owl. *Endangered Species Research* 31: 75–87.
- Seebacher F (2022) Interactive effects of anthropogenic environmental drivers on endocrine responses in wildlife. *Molecular and Cellular Endocrinology* 556: 111737.
- Sordello R, Busson S, Cornuau JH, Deverchère P, Faure B, Guetté A et al. (2022) A plea for a worldwide development of dark infrastructure for biodiversity – Practical examples and ways to go forward. *Landscape and Urban Planning* 219: 104332.
- Svechkina A, Portnov BA, Trop T (2020) The impact of artificial light at night on human and ecosystem health: a systematic literature review. *Landscape Ecology* 35: 1725–1742.

- Tossa P, Souques M (2019) Effects of artificial light at night and light pollution on human circadian rhythms. *Environnement Risques Santé* 18: 477–487.
- Urbanski J, Mogi M, O'Donnell D, DeCotiis M, Toma T, Armbruster P (2012) Rapid Adaptive Evolution of Photoperiodic Response during Invasion and Range Expansion across a Climatic Gradient. *The American Naturalist* 179: 490–500.
- Van Den Broeck M, De Cock R, Van Dongen S, Matthysen E (2021) Blinded by the Light: Artificial Light Lowers Mate Attraction Success in Female Glow-Worms (*Lampyris noctiluca* L.). *Insects* 12: 734.
- Vardi-Naim H, Benjamin A, Sagiv T, Kronfeld-Schor N (2022) Fitness consequences of chronic exposure to different light pollution wavelengths in nocturnal and diurnal rodents. *Scientific Reports* 12: 16486.
- Ware JV, Nelson OL, Robbins CT, Jansen HT (2012) Temporal organization of activity in the brown bear (*Ursus arctos*): roles of circadian rhythms, light, and food entrainment. *American Journal of Physiology-Regulatory, Integrative and Comparative Physiology* 303: R890–R902.
- Zeman M, Okuliarova M, Rumanova VS (2023) Disturbances of Hormonal Circadian Rhythms by Light Pollution. *International Journal of Molecular Sciences* 24: 7255.
- Zubidat AE, Ben-Shlomo R, Haim A (2007) Thermoregulatory and Endocrine Responses to Light Pulses in Short-Day Acclimated Social Voles (*Microtus socialis*). *Chronobiology International* 24: 269–288.
- Zubidat AE, Nelson RJ, Haim A (2009) Photosensitivity to different light intensities in blind and sighted rodents. *Journal of Experimental Biology* 212: 3857–3864.
- Zubidat AE, Nelson RJ, Haim A (2010) Photoentrainment in blind and sighted rodent species: responses to photophase light with different wavelengths. *Journal of Experimental Biology* 213: 4213–4222.

C. L'impact du bruit et de la lumière sur les rapaces nocturnes

Dans cette troisième section, nous allons associer les deux pressions sensorielles lumineuses et sonores dans une même revue systématique. En effet, dans l'environnement ces stimuli sensoriels cohabitent et peuvent interagir, provoquant par exemple des effets additionnels (Halfwerk & Jerem, 2021). Il peut donc s'avérer pertinent de considérer ensemble les perturbations lumineuses et sonores pour un même groupe d'espèces. Pour ce travail nous avons considéré le groupe des rapaces nocturnes.

Le terme de "rapaces nocturnes" fait référence aux espèces de l'ordre des *Strigiformes*, communément appelés chouettes et hiboux. Cet ordre comprend 244 espèces à travers le monde d'après la liste rouge de l'UICN (consultée en mars 2022). Ces animaux sont principalement actifs la nuit même si des disparités existent entre les espèces et selon les périodes de l'année.

Pour évoluer dans l'obscurité, parfois totale, ces oiseaux disposent d'adaptations du système visuel et auditif (Krumm et al., 2017; Potier et al., 2020). Leur sensibilité aux stimuli sensoriels lumineux et sonores les rend *a priori* particulièrement vulnérables aux pollutions sensorielles de même nature. En Europe, de nombreuses espèces vont subir dans les années à venir une réduction des surfaces d'obscurité au sein de leur aire de répartition (Almpanidou et al., 2020) mais les conséquences restent difficiles à anticiper.

En effet, en introduction (Partie 5 Section II.B) nous avons expliqué que la connaissance des impacts des perturbations sensorielles sur ces espèces était très limitée. Notamment, une revue publiée récemment sur l'ensemble des rapaces (diurnes et nocturnes) a montré que les études appliquées sur les facteurs de stress sensoriels étaient rares (McClure et al., 2022). Nous avons souhaité compléter cet état des lieux en nous concentrant sur les rapaces nocturnes.

Nous avons donc conduit une revue systématique afin de répondre à la question suivante : **Quels sont les impacts de la lumière artificielle et des bruits anthropiques sur les rapaces nocturnes ?**

Dans cette revue systématique nous avons inclus l'effet des variations de la Lune car celle-ci offre une référence (*baseline*) intéressante et qui est très souvent prise comme telle dans les études sur la pollution lumineuse afin d'avoir un comparatif avec le contexte naturel (Dickerson et al., 2023). Dans ce travail, j'ai assuré l'ensemble des étapes de la revue (stratégie de recherche, tri, extraction des métadonnées et des données, synthèse) sous la supervision de mes deux encadrants de thèse, Aurélie Coulon (CESCO/CEFE) et Yorick Reyjol (PatriNat).

J'ai bâti une équation de recherche et effectué des requêtes dans quatre bases de littérature académiques en mobilisant les noms latins des 244 espèces et familles concernées. J'ai également recherché la littérature sur un moteur de recherche et à partir de revues pré-existantes. J'ai trié l'ensemble des articles et les ai divisés en "cas" (selon le même procédé que précédemment expliqué). J'ai extrait l'ensemble des données correspondantes et rédigé les synthèses narratives. J'ai rédigé la publication avec l'appui d'Aurélie Coulon.

Ce travail a fait l'objet d'un article soumis à la revue *Ibis* en septembre 2023 et présenté ci-après.

The impacts of light and anthropogenic noise on owls: a narrative review

Romain Sordello ^{1*}, Aurélie Coulon ^{2,3}, Yorick Reyjol ¹

¹ PatriNat (OFB-MNHN)

² Centre d'Ecologie et de Sciences de la COnservation (CESCO), Muséum National d'Histoire Naturelle - Centre National de la Recherche Scientifique - Sorbonne Université

³ CEFE, Univ Montpellier, CNRS, EPHE, IRD, Montpellier, France

* Corresponding author: romain.sordello@mnhn.fr

Abstract: Nowadays, owls (order *Strigiformes*) are exposed to increasingly bright nights due to the expansion of outdoor lighting as well as to noisy environment because of human activities. To understand the potential impact of these sensory pollutants on owls we performed an evidence synthesis relying on the *Collaboration for environmental evidence* guidelines for systematic maps and reviews. We included moonlight - as a baseline to better understand the effects of artificial light at night - since lunar cycle is known to alter the relationships between prey and predators. We searched 4 literature databases and Google scholar and we collected 75 relevant articles providing respectively 70 cases on moonlight, 54 on light pollution and 51 on noise pollution. In all, 46 species have been the subject of the studies (~19% of *Strigiformes*). We summarized the effects (negative, neutral, positive) highlighted by each study and produced a narrative synthesis associated with descriptive tables and figures. We found that waxing moon positively affected owl vocalizations, while light pollution, which might create analogous conditions, did not have any effect. Furthermore, hunting activity was intensified by moonlight but this did not translate into a higher hunting success. This may be the result of two contrasting phenomena: moonlight improves owl vision but causes avoidance by small mammals. This could explain why artificial light at night, much brighter and more permanent than full moon, negatively influences occurrence and nesting of owls that feed on rodents. On the contrary, ALAN enhances occurrence and even breeding of insectivorous owls because insects are concentrated in lit areas but this situation remains an ecological trap by disrupting trophic chains. As far as noise is concerned, the results are less consistent. Few studies have looked at the impacts on various outcomes, such as space use, body movements, physiology or reproduction, and resulted mostly in contradictory or non-significant results. Finally, the majority of cases concern the effects of human-induced noise on owl vocalizations and hunting success. These results are mixed but tend to be negative, surely explained by a masking effect. Owl ability to detect a prey is likely to be impacted at low level of noise. This literature review clearly highlights that sensory stressors can have adverse effects on owls, particularly on communication, feeding, occurrence and potentially on reproductive success. On this basis it is therefore essential to reduce light and noise pollution to maintain and restore quiet zones and dark/light cycles as close as possible to the lunar cycle. Moreover, many knowledge gaps have been identified and we claim for more consideration of owls in sensory ecology research. We also suggest a better account of susceptibility to bias in experimental design of future studies to increase the proportion of strong evidence.

Keywords: ALAN, sensory pollutants, *Strigidae*, *Tytonidae*, dark infrastructure

Background

Light and sound landscapes have been disturbed by human activities (Halfwerk & Slabbekoorn 2015). Night is increasingly artificially illuminated (Falchi *et al.* 2016) and this light expansion is consistently higher in hotspots of species richness, including for nocturnal species (e.g., bats, owls, and geckos) (Koen *et al.* 2018). In Europe, dark areas within raptor ranges will decline in the future for several owls, including areas in the Natura 2000 network (Almpanidou *et al.* 2020). Adverse effects of light pollution have been widely documented on many taxa for over the years (Davies & Smyth 2018, Sanders *et al.* 2021a, Pérez Vega *et al.* 2022). Especially on birds, artificial light at night (ALAN) can alter physiology and body mass (Yadav *et al.* 2022), incubation behavior (van Dis *et al.* 2021), singing activity (Marín Gómez 2022) and limit their distribution (Sierro & Erhardt 2019). Currently, sensory landscapes are also disturbed by a significant increase in anthropogenic sounds and this has become a global concern for life on earth (Kunc & Schmidt 2019). Many human activities generate sounds such as city activities, traffic (roads, boats, aircraft), nocturnal recreation (e.g. tourisms, events), military maneuvers or industry that operates continuously. Scientific research has shown numerous negative impacts of noise pollution on wildlife, for instance on their communication (Duquette *et al.* 2021, Gomes *et al.* 2022), space use (Nakano *et al.* 2018) or abundance (Keehn & Feldman 2018).

In this context, one can wonders which specific effects artificial light and noise pollution can have on *Strigiformes*, an order that includes 244 mostly nocturnal species worldwide commonly named ‘owls’. *Strigiformes* have an acute scotopic vision based on large and frontally implanted eyes (Potier *et al.* 2020) with a rod-rich retina (Martin 1982, Alix *et al.* 2017) that allow them to move in a dim light environment (Martin 1986). Owls auditory abilities are also very fine (Krumm *et al.* 2017): auricular holes are located near the eyes inside the facial discs and some owls have asymmetrical ears which enable them to detect the prey in dark environments (Knudsen & Konishi 1979). Thus, nocturnal raptors are very sensitive to visual and acoustic stimuli they use to move, catch prey or find mates (Martin 1990); and some studies show that artificial light and sounds disturb them. For instance, nest occurrence of barn owls is negatively correlated with light pollution level (Žmihorski *et al.* 2020), traffic noise affect prey detection by northern saw-whet owls (Mason *et al.* 2016) and urban noise reduces the vocal activity of tawny or long-eared owls (Fröhlich & Ciach 2018, 2019).

The aim of our study is hence to get an overview on the effects of anthropogenic light and noise on *Strigiformes*. Given that 20 % of owls’ species are threatened worldwide according to the IUCN Red List, conservation measures are needed. Many stressors are already known to affect owls’ populations - e.g. road mortality, rodenticides, habitat loss and fragmentation (Hinam & Clair 2008, Hindmarch *et al.* 2017, Wan *et al.* 2018, Cooke *et al.* 2022) - but light and noise pollution could be involved too (Senzaki *et al.* 2020). Since these two sensory pollutants have been rarely considered together, such a synthesis is necessary to help identify appropriate mitigation strategy.

Recently, McClure *et al.* (2022) published a review on the effects of light and noise on raptors (both diurnal and nocturnal). They found that applied studies on sensory drivers on raptors remain rare (McClure *et al.* 2022). Here, we wish to complement this review, focusing on owls. Moreover, to better understand the impacts of light pollution on owls we think it is relevant to examine the effects of moonlight as a baseline. Indeed, the lunar cycle is the main driver of natural variations in light at night, then understanding the changes it causes on owls will provide a point of reference and comparison to better understand the effects of artificial light at night (Dickerson *et al.* 2023). We know that moonlight

variations alter species behavior. For example, many mammals reduce their activity while moonlight increases (Prugh & Golden 2014), especially small mammals, which constitute the main prey for several owls (Bueno & Motta-Junior 2015). High levels of moonlight tend to suppress small mammal activities (Abramsky *et al.* 1996, Hernández *et al.* 2021) while they improve owl vision (Clarke 1983, Avilés *et al.* 2022). However, to our knowledge, a synthesis on the relationship between moonlight and light pollution has not been conducted yet. Comparing moonlight and light pollution effects on owls would then allow to see if artificial light either amplifies natural mechanisms or add new ones. To perform this literature review we relied as much as possible on the guidelines of the *Collaboration for Environmental Evidence*. This method to conduct systematic maps and reviews in ecology allows for an exhaustive, objective, rigorous and transparent approach used to inform researchers, practitioners and decision makers (Pullin *et al.* 2022).

Material and methods

This review follows as much as possible the *Collaboration for Environmental Evidence* (CEE)'s guidelines for conducting systematic reviews and maps in ecology (Collaboration for Environmental Evidence 2022) and it conforms to ROSES reporting standards (Haddaway *et al.* 2017) (Additional file 1). Deviations from CEE standards are listed in the section “Limit of the review”.

The main question that we addressed was: What do we know about the effects of light and anthropogenic noise on owls? This question was developed through the following Population-Exposure-Comparator-Outcome (PECO) framework (Table 1).

Table 1 - Population-Exposure-Outcome of the review question

Population	all the ‘ <i>Strigiformes</i> ’ species (244)
Exposure	1/ moonlight, 2/ artificial light at night, 3/ anthropogenic noises
Comparator	1/ at least two moon phases or levels of lunar illumination 2 and 3/ individuals exposed vs individuals not exposed, or different levels of exposure (duration, intensity, <i>etc.</i>), or before/after exposure, or time series
Outcomes	all outcomes related to the population, such as but not restricted to: distribution, biology, physiology, behavior, mobility, foraging, reproduction, <i>etc.</i>

The bibliographic search was performed on several sources to collect peer-reviewed and grey literature.

First, four academic databases were searched: Web of Science Core Collection, Zoological Records, Biological Abstracts - all available on the Web of Science platform (Clarivate, <https://www.webofscience.com>) - and Scopus (Elsevier, <https://www.scopus.com/>). The searches were run with the access rights available at the National museum of Natural history (France) and no filter (date, search area, *etc.*) was applied. A first request was performed on March 31st 2022 and then updated on March 1st 2023. Three different search strings were built from the PECO (see Additional file 2, section 1), using English keywords, to separately target each of the three exposures considered in this review: moonlight, artificial light and anthropogenic noise. Regarding the population, the three search strings were similar. We aggregated vernacular words (owls, nocturnal raptors), the order name *Strigiformes*, the two Latin family names (*Strigidae*, *Tytonidae*) and the list of the Latin species names. For the latter, we used the IUCN RedList (<https://www.iucnredlist.org/>) consulted in March 2022 for

the entire order *Strigiformes* (244 species) (Additional file 3); this list is based on the HBW / BirdLife Taxonomic Checklist of the Birds of the World and subsequent annual updates (<https://datazone.birdlife.org/species/taxonomy>). We added 30 old species names (synonyms) that may still be used in the articles, which resulted in a list of 274 latin names included in the search string. We used the list of the 21 citations on *Strigiformes* retrieved by McClure et al. (2022) as a test list to assess the comprehensiveness of our searches, estimated as the percent of McClure's citations that were captured by our search strings (see Additional file 4). We retrieved 17/21 articles (7/9 for ALAN, 12/14 for noise, 2 articles covering both ALAN and noise), which means a comprehensiveness of 81 %, which we considered as satisfying (see Additional file 2, section 2 for discussion about unretrieved articles).

Second, Google Scholar (<https://scholar.google.com/>) was searched on March 12th 2023 to complete the collection of grey literature. Three simplified search strings were developed to meet the requirements of this search engine (see Additional file 2, section 3).

Finally, we also screened reviews known by the review team, that focus on anthropogenic light or noise (see Additional file 2, section 4), and we exported citations that were not retrieved previously.

The requests on the four academic databases provided 3258 citations. 172 citations were retrieved from Google Scholar and 10 additional articles were extracted from relevant reviews. All the citations from the different sources were merged into three databases (from now on named: MOON, ALAN, NOISE) and 1092 duplicates were excluded. Citations were screened through three stages: on titles, on abstracts and on full-texts. The citations accepted on titles but without abstract were screened directly on their full-text. Before screening on full-texts, the PDFs were searched using all possible means. The screening was undergone by one reviewer (RS), based on the eligibility criteria set out in the above PECO and detailed in Table 2. The screener did not screen any article that he would have authored himself.

At the full-text screening stage, we added two new criteria to include only:

- articles written in French or English;
- studies, i.e. articles providing new primary knowledge (which means that reviews, meta-analyses, notes, letters, meeting abstracts, *etc.* were excluded).

Additional file 2 (section 5) gives some examples of rejected articles with the reasons for their exclusion. In each set of articles, when an article was irrelevant but could have been relevant for another set (e.g. article on artificial moonlight irrelevant about moon exposure but relevant about ALAN exposure), it was transferred to the appropriate set for screening.

The title screening returned 650 articles, 128 of which did not have an abstract. 522 abstracts were hence screened, resulting in the exclusion of 264 articles. Among the 326 articles (258+128) that should have been screened on full-texts, 295 PDFs were actually found (90%; see the unretrieved PDF in Additional file 5). Finally, 78 full-texts were retained over the three databases but 3 were duplicates and then were included only once. Figure 1 gives the details of the screening process and all inclusion/exclusion decisions are available in Additional file 6. A list of 260 rejected articles during the review process that may be of interest for further analyses (e.g. articles on interactions between moon and owl prey, on visual or auditory acuity of owls, naturalist observations with no comparator, reviews, *etc.*) is provided in Additional file 7.

Table 2 - Inclusion/Exclusion criteria for the screening process for the three exposures

Criteria	Inclusion	Exclusion
Population	All Strigiformes species, in situ as in captivity	Any other population
Exposure 1 (MOON)	Moonlight	All other types of natural light (e.g. lightning, bioluminescence of other species) Artificial light (included artificial moonlight)
Exposure 2 (ALAN)	All kinds of artificial light, all wavelengths (including infrared, ultraviolet)	All types of natural light (e.g. moonlight, lightnings, bioluminescence of other species) Articles that do not include any light data (e.g. naturalist notes reporting a behavioral observation of owls in outdoor lighting)
Exposure 3 (NOISE)	All kinds of noise emitted by human activities	All natural noises (e.g. bird songs, storms, wind) or noises of unclear origin ('environmental noise', 'ambient noise') Abstract man-made noises not in relation to any human activity (ping, alarm, white noise, <i>etc.</i>) Articles that do not include any noise data (e.g. studies that deduced noise from road or urban distances, a behavioral observation during a noisy event but without any noise monitoring)
Comparator 1 (MOON)	At least two moon phases or levels of lunar illumination	All other comparisons
Comparator 2 (ALAN)	Individuals exposed vs not exposed to ALAN, Different levels of ALAN exposure, Before/After ALAN exposure, Time series	
Comparator 3 (NOISE)	Individuals exposed vs not exposed to man-made noise, Different levels of man-made noise exposure, Before/After man-made noise exposure, Time series	
Outcome	All possible outcomes on the study population: physiology, behavior, reproduction, movement, presence, <i>etc.</i>	Articles that deal with nocturnal raptors but that actually study their prey (unmeasured outcomes on the owls) Articles that deal with the vision acuity or hearing acuity of owls without assessing the effects of light or noise level on health or behavior (e.g. studies determining flicker fusion frequency or auditory threshold)

All included articles were computed into a database detailing which of the three exposures (moonlight, ALAN or anthropogenic noise) each article targeted (one article can include several exposures) (Additional file 8).

For all articles included in the database, metadata and data - including the results - were extracted (see the 'Code book' sheets in Additional files 9, 10, 11). For this step, articles were split into 'cases', which considered only one species, one exposure and one outcome.

Common variables were collected for all cases, such as:

- basic bibliographic data (year, journal, *etc.*)
- study location (country, study area, in-situ/ex-situ, *etc.*)
- the species involved
- the type of outcome measured
- the result obtained by the authors whether quantitative or qualitative
- whether quantitative results (figures, tables, *etc.*) were available in the article

Some additional specific variables were coded according to the set of articles, such as:

- the type of exposure (source of noise, source of artificial light)
- the method used to monitor the exposure (moon phase, light pollution, noise pollution)
- the study design, the description of the comparator and of the control
- context parameters that may influence the result; i.e. effect modifiers (e.g. cloud cover for moonlight studies, natural noise for anthropogenic noise studies, *etc.*)

First, the coded data was used to describe the characteristics of the available literature (bibliometric results; population, exposure and outcomes studied). Second, due to the diversity of the outcomes reported in the available literature and the limited number of studies with comprehensive data (sample size, mean, standard error), we could not perform a meta-analysis. Then, we aimed at elaborating a narrative synthesis. Each case result was summarized as a positive, neutral or negative effect, based on the considered outcome. Finally, we presented this data with descriptive tables, charts and texts to draw the main results of primary research on the effects of moonlight, artificial light and human-induced noise on owls. Specific data regarding study design informed the discussion.

Results

General trends

Among the 75 included articles, 42 investigated moonlight, 18 artificial light and 20 anthropogenic noise. Moreover, among these articles, one dealt with both moonlight and noise, another with moonlight and ALAN and 3 with ALAN and noise. Whether about moonlight, ALAN or noise, studies were mainly conducted in the United States (Fig. 2). In total, 46 owl species count at least one article, 35 for moonlight, 19 for artificial light and 16 for artificial noises (Table 3). In total, *Tyto alba* was by far the most investigated nocturnal raptor (13 articles), followed by *Asio otus* (8 articles), *Aegolius acadicus* (7 articles) and *Strix occidentalis* (7 articles). All publications were journal articles except for five documents: two technical reports on moonlight (Sharma & Srinidhi 2012, Bédard & Whiteman 2018), two master thesis - one on noise pollution (Mason 2015) and one on moonlight (Sargunraj 2015) - and a note from the 'United States Department of Agriculture' on helicopter noise (Johnson & Reynolds 2002).

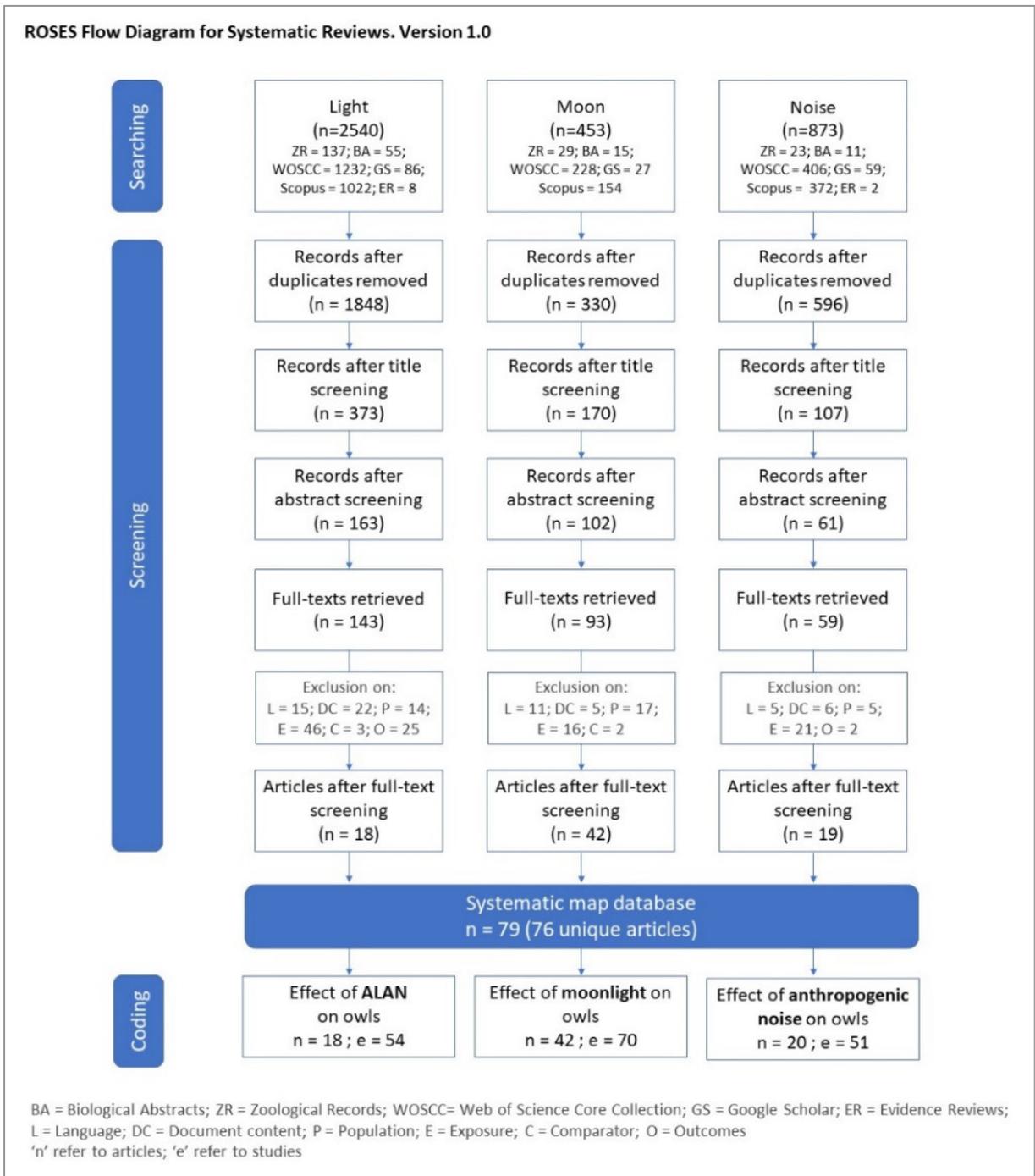


Figure 1 - Flow diagram of the screening process
Based on (Haddaway *et al.* 2018), see <https://www.roses-reporting.com>

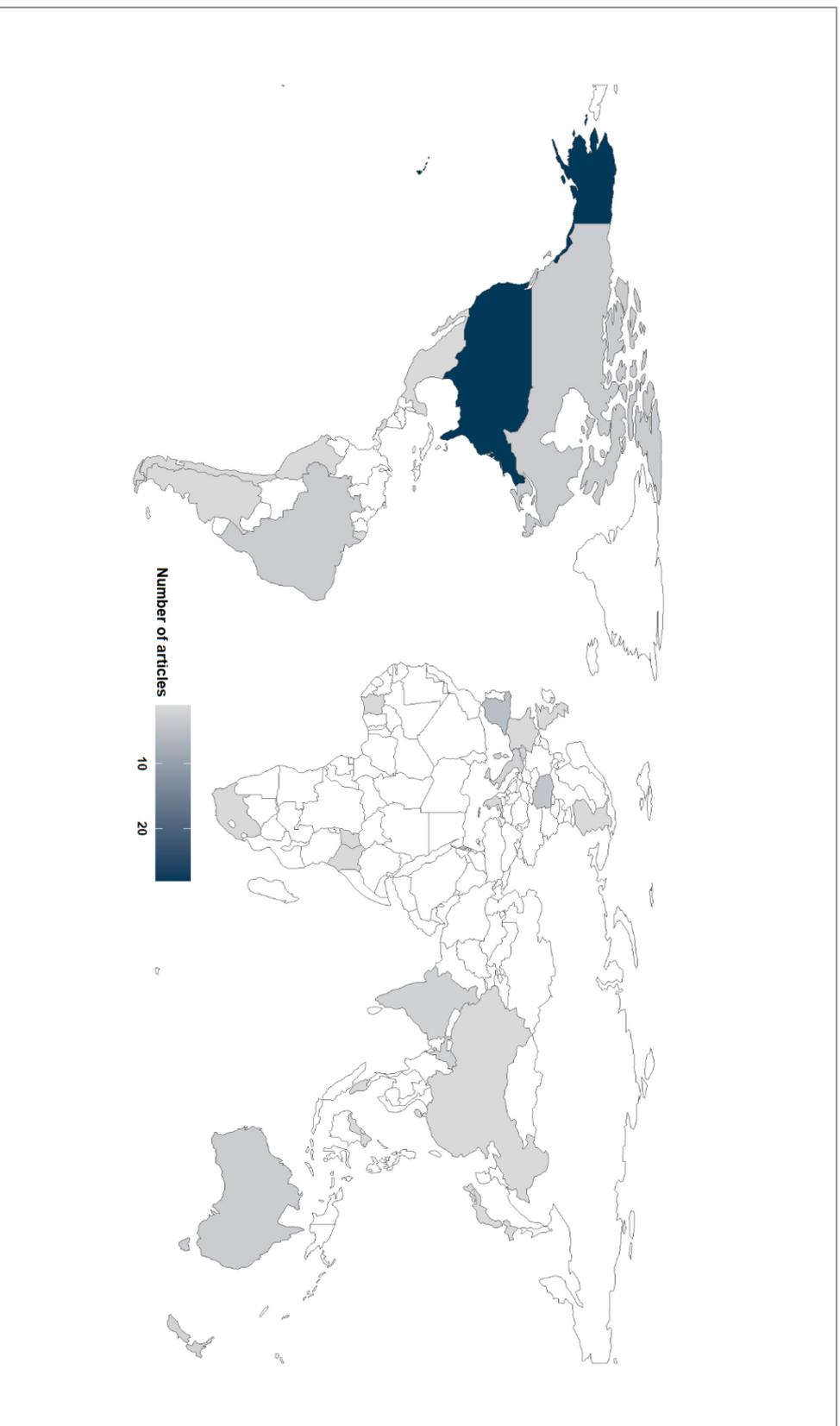


Figure 2 - Geographical distribution of articles on moonlight, ALAN and noise. The figure indicate the number of articles that were conducted in the country (total n = 76).
 NB: One study concerned several countries, then each one was counted. In one article, the location of the study was vague (North America) and in four others, the location of the study was not indicated at all; for these five articles, we therefore considered the country of the first author as the study location.

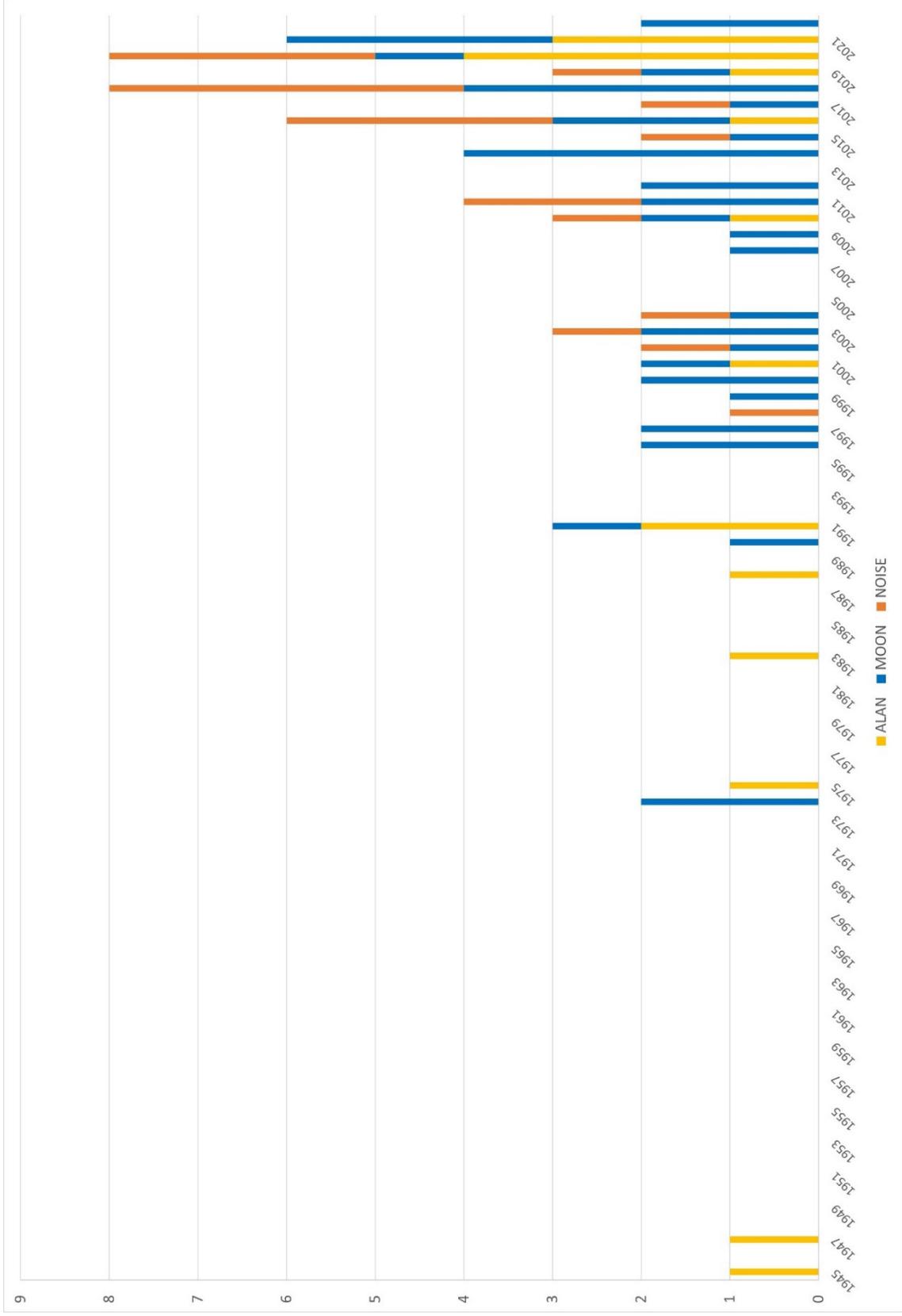


Figure 3 - Number of articles per year on moonlight, ALAN and noise

Table 3 - List of study species and number of articles and cases (between brackets) for each exposure (moonlight, light pollution, noise pollution)

Family	Species	Redlist	Realm	MOON	ALAN	NOISE
Strigidae	<i>Aegolius acadicus</i>	LC (-)	Nearctic Neotropical	5(5)	0	2(6)
Strigidae	<i>Aegolius funereus</i>	LC (s)	Indomalayan Nearctic Palearctic	1(1)	0	1(4)
Strigidae	<i>Asio flammeus</i>	LC (-)	Afrotropical Indomalayan Nearctic Neotropical Oceanian Palearctic	0	1(6)	1(1)
Strigidae	<i>Asio otus</i>	LC (-)	Indomalayan Nearctic Palearctic	4(4)	2(2)	2(4)
Strigidae	<i>Athene brama</i>	LC (s)	Indomalayan Palearctic	0	1(15)	0
Strigidae	<i>Athene cunicularia</i>	LC (-)	Nearctic Neotropical	1(1)	4(6)	1(2)
Strigidae	<i>Athene noctua</i>	LC (s)	Afrotropical Indomalayan Palearctic	0	1(1)	1(2)
Strigidae	<i>Bubo bubo</i>	LC (-)	Indomalayan Palearctic	3(10)	0	0
Strigidae	<i>Bubo virginianus</i>	LC (s)	Nearctic Neotropical	3(3)	1(6)	1(4)
Strigidae	<i>Ciccaba virgata</i>	LC (-)	Nearctic Neotropical	0	1(2)	1(2)
Strigidae	<i>Glaucidium brasilianum</i>	LC (-)	Nearctic Neotropical	2(2)	0	0
Strigidae	<i>Glaucidium griseiceps</i>	LC (s)	Neotropical	1(1)	0	0
Strigidae	<i>Glaucidium harpyi</i>	LC (-)	Neotropical	1(1)	0	0
Strigidae	<i>Glaucidium nana</i>	LC (s)	Neotropical	1(1)	0	0
Strigidae	<i>Lophostrix cristata</i>	LC (-)	Neotropical	2(2)	0	0
Strigidae	<i>Megascops choliba</i>	LC (-)	Neotropical	1(1)	1(2)	1(2)
Strigidae	<i>Megascops kennicotti</i>	LC (-)	Neotropical	1(1)	0	0
Strigidae	<i>Megascops nudipes</i>	LC (s)	Neotropical	1(1)	0	1(1)
Strigidae	<i>Megascops vermiculatus</i>	LC (-)	Neotropical	1(1)	0	0
Strigidae	<i>Megascops watsonii</i>	LC (-)	Neotropical	1(1)	0	0
Strigidae	<i>Micrathene whitleyi</i>	LC (-)	Nearctic	2(2)	0	0
Strigidae	<i>Ninox connvens</i>	LC (-)	Oceanian	0	1(1)	0
Strigidae	<i>Ninox novaeseelandiae</i>	LC (s)	Australasian	1(1)	3(3)	0
Strigidae	<i>Ninox rufa</i>	LC (-)	Oceanian	0	1(1)	0
Strigidae	<i>Ninox strenua</i>	LC (s)	Oceanian	0	1(1)	0

Family	Species	RedList	Realm	MOON	ALAN	NOISE
Strigidae	<i>Otus insularis</i>	CR (-)	Afrotropical	1(3)	0	0
Strigidae	<i>Otus ireneae</i>	EN (-)	Afrotropical	1(1)	0	0
Strigidae	<i>Otus lempiji</i>	LC (s)	Indomalayan	1(1)	0	0
Strigidae	<i>Otus lettia</i>	LC (s)	Indomalayan Palearctic	0	1(1)	0
Strigidae	<i>Otus scops</i>	LC (-)	Afrotropical Palearctic	2(5)	0	1(1)
Strigidae	<i>Pulsatrix perspicillata</i>	LC (-)	Neotropical	2(2)	0	0
Strigidae	<i>Scotopelia ussheri</i>	VU (-)	Afrotropical	1(1)	0	0
Strigidae	<i>Strix aluco</i>	LC (s)	Indomalayan Palearctic	2(1)	1(0)	2(0)
Strigidae	<i>Strix huhula</i>	LC (-)	Indomalayan Palearctic	1(2)	0	0
Strigidae	<i>Strix nigrolineata</i>	LC (-)	Nearctic Palearctic	1(1)	0	0
Strigidae	<i>Strix occidentalis</i>	NT (-)	Nearctic Neotropical	1(1)	0	6(13)
Strigidae	<i>Strix rufipes</i>	LC (-)	Neotropical	1(1)	0	0
Strigidae	<i>Strix uralensis</i>	LC (s)	Palearctic	0	0	1(2)
Strigidae	<i>Strix varia</i>	LC (+)	Nearctic	1(1)	1(1)	2(5)
Strigidae	<i>Strix virgata</i>	LC (-)	Nearctic	2(2)	0	0
Strigidae	<i>Strix woodfordii</i>	LC (s)	Afrotropical	2(2)	0	0
Tytonidae	<i>Tyto alba</i>	LC (s)	Afrotropical Indomalayan Nearctic Neotropical Oceanian Palearctic	7(19)	5(5)	1(5)
Tytonidae	<i>Tyto capensis</i>	LC (-)	Afrotropical	1(2)	0	0
Tytonidae	<i>Tyto longimembris</i>	LC (-)	Indomalayan Oceanian Palearctic	0	1(1)	0
Tytonidae	<i>Tyto novaehollandiae</i>	LC (s)	Australasian	1(2)	1(1)	0
Tytonidae	<i>Tyto tenebriosa</i>	LC (-)	Australasian	0	1(1)	0

Level of threat: LC = Least concern, NT = Near Threatened, VU = Vulnerable, EN = Endangered, CR = Critically endangered ; Population trends in the world: (-) = decreasing, (+) = increasing, (s) = stable

Species latin name: the synonyms that might be used in the articles have been homogenized according to the current taxonomy used by the IUCN RedList. The subspecies that might be considered in the articles have been counted here at the rank of species.

Moonlight effects

Among the 42 articles on the effects of moonlight on owls, we noted a great diversity of countries where the studies were conducted (21 in total), but the United States was the most represented country (~36% of the articles). The oldest study dated back to 1974 and studies have been more regularly conducted since the 1990s until today (Fig. 3). *Tyto alba* (7 articles), *Aegolius acadicus* (5 articles) and *Asio otus* (4 articles) were the most studied in terms of the number of articles, but in terms of cases it was *Tyto alba* (19 cases) and *Bubo bubo* (10 cases) (Table 3). 7 articles considered several species but studied them separately and 2 articles were multispecies (assessing owl diversity). It should be noted that artificial moonlight experiments were included in the ‘ALAN’ set of articles.

The 42 articles generated 70 cases coded in the Additional file 9. We summarized their results, according to the type of outcome investigated, in Table 4 and Figure 4. Here we report only the main results while for a detailed narrative synthesis we invite the reader to consult the Additional file 12.

The main result regarding moonlight concerned its influence on the vocal activity of the owls (36 cases). A large pool of studies (20 cases, covering 22 species) showed that moonlight stimulates acoustic communication in owls while 13 cases on 17 species revealed a neutral effect and no study found a negative influence. Moreover, studies based on owl captures with nets or analyses of carcasses data tended to show a negative or not significant effect of moonlight on the occurrence of owls. Moonlight also seemed to stimulate owl mobility, including dispersal. Another outstanding result concerned the influence of moonlight on foraging (15 cases involving mostly *Tyto alba* and *Asio otus*). We observed that as the moon becomes brighter, owl hunting activity increases, but at the same time hunting success does not improve as a consequence of higher brightness.

Table 4 - Number of cases showing a positive, negative or neutral moonlight effect reported on owls in the 42 articles (70 cases) of our systematic review (see the list of articles and the coded data for each case in Additional file 9)

Outcome category	Total	Not reported	Unclear/variable effect	Positive effect	Negative effect	No significant effect
Vocal activity	36	0	3	20	0	13
Mobility	8	0	0	5	2	1
Hunting activity	9	2	1	4	0	2
Hunting success	6	0	3	1	0	2
Occurrence	6	1	0	0	2	3
Reproduction	5	0	5	0	0	0

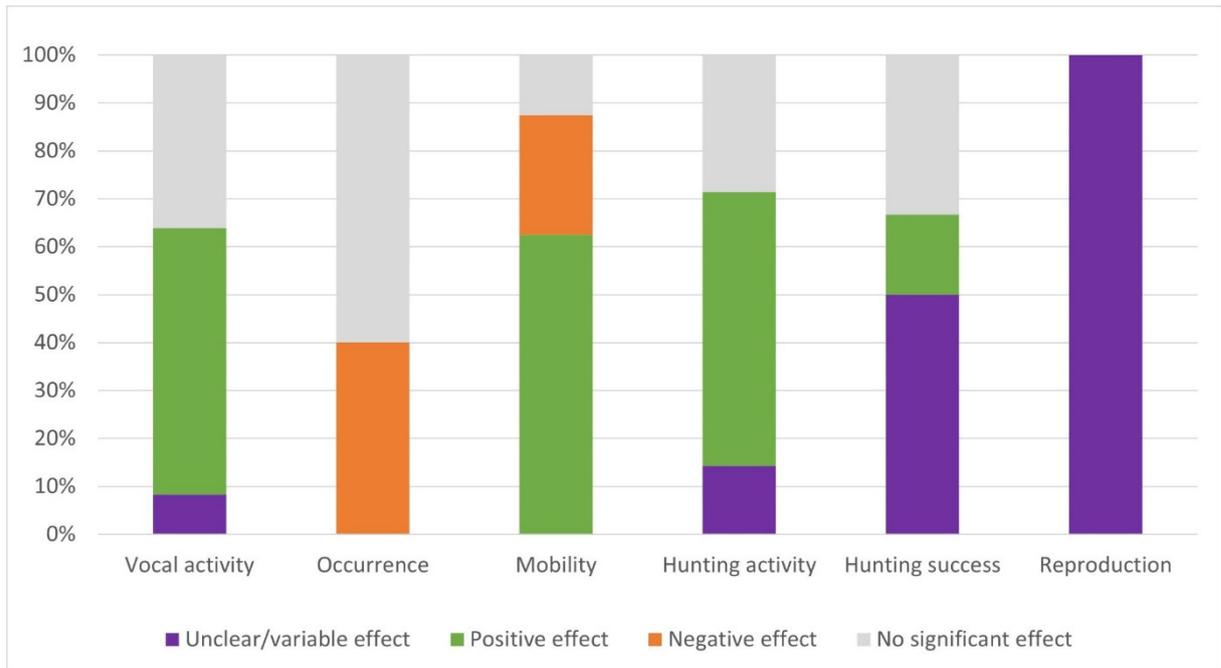


Figure 4 - Number of cases showing a positive, negative or neutral moonlight effect reported on owls in the 42 articles (70 cases) of our systematic review

Artificial light effects

The 18 articles included on artificial light provided 54 cases coded in the Additional file 10. They concerned a large diversity of species, but each of species was studied in only one or two articles. *Athene cunicularia* (4 articles), *Ninox novaeseelandiae* (3 articles) and *Tyto alba* (5 articles) counted more than two articles. In terms of cases, *Athene brama* had the highest number (15 cases, within a single article), and three other species stood out: *Bubo virginianus*, *Asio flammeus* and *Athene cunicularia*, with respectively 6, 7 and 8 cases. Only the main results are summarized below while for a detailed narrative synthesis we refer the reader to the Additional file 12.

Two groups stand out quite clearly within these 18 articles (Fig. 5):

1/ The first set was composed of 7 rather old articles, led in the years 1980-1990 (even 1945 and 1947 for two of them). These studies were conducted *ex-situ* (in outdoor aviaries or rooms/boxes in a laboratory). They essentially aimed at better understanding the hunting efficiency of owls according to artificial light levels. These experiments were mostly conducted in the United States. They underlined a link between hunting activity and light levels, but higher levels did not necessarily mean higher hunting success. Another study looked at the day/night cycle and showed that the extension or reduction of photophase had consequences on the biology of *Athene brama* (pineal gland in particular).

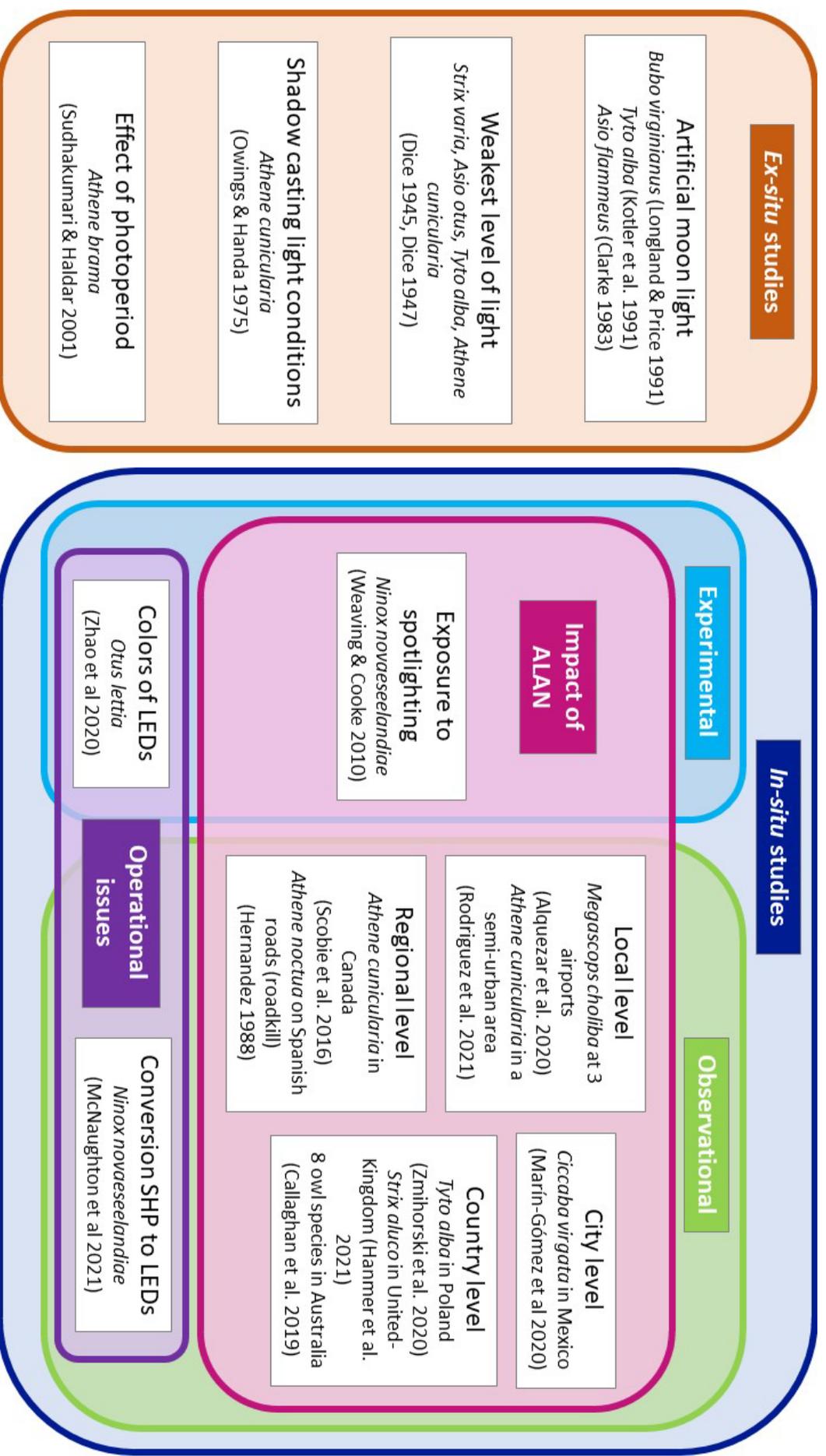


Figure 5 - Topic distribution of the 19 articles of our systematic review addressing the effects of artificial light on owls. ALAN: artificial light at night.

2/ The second set was composed of 11 articles, whose studies were conducted *in-situ* to assess the effects of light pollution on diverse outcomes such as mortality, vocalization, distribution, foraging or nesting (Table 5, Fig. 6). These studies were much more recent (mainly published since 2016) and carried out in various countries. Most of them aimed to search for correlations (only two articles are experimental) and an either negative or neutral influence of ALAN was found. For example, a study on *Strix aluco* in the United Kingdom showed that ALAN decreased owl occurrence (Hanmer *et al.* 2021); an extensive survey across Poland showed that light pollution level was negatively correlated with attendance of *Tyto alba* in churches, where this owl can breed (Żmihorski *et al.* 2020); an avian survey in Brazil found that *Megascops choliba* avoided airports, and this was attributed to light and noise pollution (Alquezar *et al.* 2020); another observational study showed no evidence that streetlight retrofitting (HPS to LEDs) had an effect on *Ninox novaeseelandiae* vocalizations (McNaughton *et al.* 2021). The study conducted by Rodriguez *et al.* (2021) stands out, showing a positive effect of outdoor artificial lighting on feeding, occurrence and breeding of *Athene cunicularia*, which the authors explained by an easier access to food for this insectivorous owl, which ultimately enhances its breeding success.

Table 5 - Number of cases showing a positive, negative or neutral ALAN effect reported on owls in the 18 articles (54 cases) of our systematic review (see the list of articles and the coded data for each case in Additional file 10)

Outcome category	Total	Not reported	Unclear/variable effect	Positive effect	Negative effect	No significant effect
Physiology ^{1*}	15	0	5	4	6	0
Communication ²	3	0	0	0	0	3
Activity ²	1	0	0	1	0	0
Hunting ¹	20	2	7	4	2	5
Feeding ²	1	0	0	1	0	0
Occurrence ²	9	3	0	1	5	0
Mortality ²	1	0	0	0	1	0
Reproduction ²	2	0	0	2	0	0
Space use ²	2	0	0	1	0	1

¹ *Ex-situ* studies ; ² *In-situ* studies

* Such as plasma corticosterone or adrenal lipids

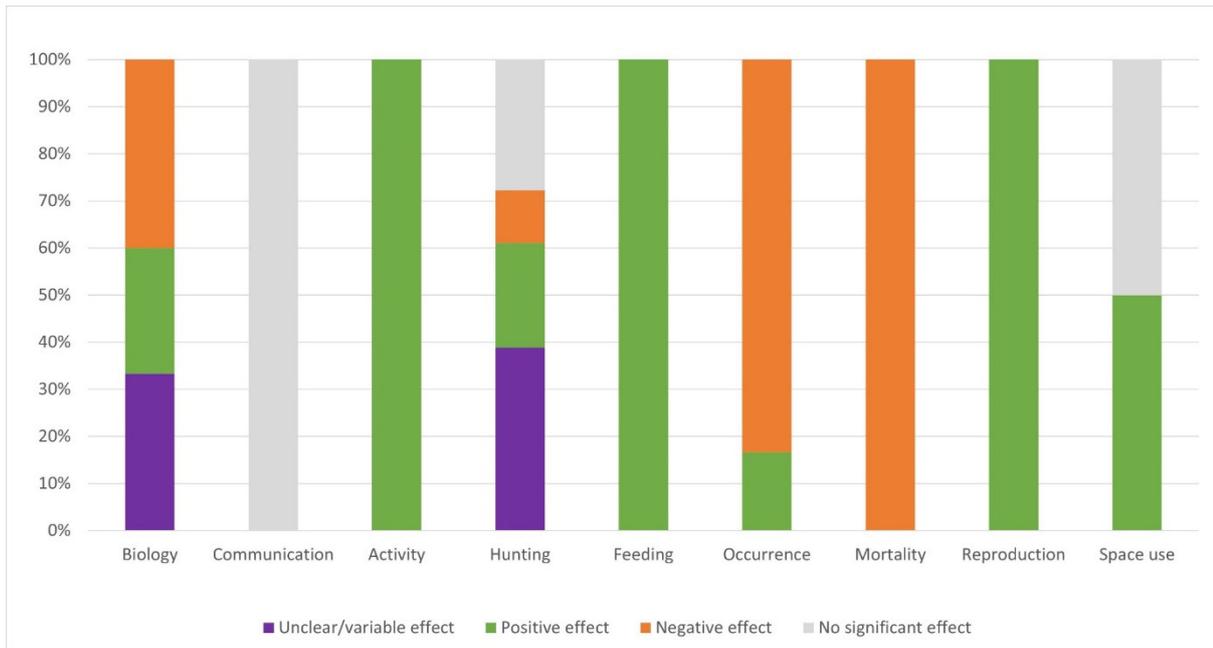


Figure 6 - Number of cases showing a positive, negative or neutral artificial noise effect reported on owls in the 20 articles (48 cases) of our systematic review.

Anthropogenic noise effects

The 20 studies investigating the effects of anthropogenic noises on owls were carried out in 9 different countries, mostly in the United States (9/20). Three were undertaken in Poland and two in Canada. The first article was published in 1999 and there has been an increase in publications on this topic in the recent years (Fig. 3). We observed less diversity in the study species compared to ALAN for an equivalent number of articles: 16 species have been studied in at least one article (Table 3). *Strix occidentalis* was by far the most studied species (6 articles, 13 cases), with also three different subspecies studied (*Strix occidentalis lucida*, *Strix occidentalis caurina*, *Strix occidentalis occidentalis*). Concerning the exposure, motorised traffic was the most studied disturbance (18 cases about road noise, 1 about highway noise, 2 about airport noise), followed by industrial noise (18 cases, which included noise from chainsaws and oil/gas related activities). Other sources of noise were urban (10 cases) or military activities (4 cases; helicopter, explosive). A single study (1 case) focused on noise from recreational activities (off-road vehicles). In 3 cases, the source of anthropogenic noise was poorly detailed but we associated the case with the most likely source (one case urban noise and one case road noise). One case dealt with helicopter noise without further clarification on the origin of this activity (military or not). Several articles tested the effect of several sources of noise (e.g. road and industrial noise (Shonfield & Bayne 2017), chainsaw and helicopter noise (Delaney *et al.* 1999)). In Scobie *et al.* (2016) three sources of noise are mixed in the study area (urban, industrial and road) (Scobie *et al.* 2016). In total, the 20 articles provided 51 cases coded in the Additional file 11. Two studies were very similar (a master thesis and the associated journal article) and for this reason they were counted once in the following results. Only the main results are summarized below while for a detailed narrative synthesis we refer the reader to the Additional file 12.

The most studied outcome was vocal activity (Table 6, Fig. 7), investigated in 21 cases based on human detection of owl vocalizations by passive or active (playback) acoustic survey. These studies showed both a neutral or a negative effect of human-induced noise on the vocal activity of various species of owls (neutral: 11 cases, 5 species; negative: 9 cases, 7 species). For example, a study did not find any

significant effect of industrial and road noise on three species in a boreal forest in Canada (Shonfield & Bayne 2017). However, another survey conducted in Poland found that vocal activity of five species was negatively correlated with nocturnal noise emissions. Studies based on passive autonomous recorders led to the same result, i.e. an adverse effect of anthropogenic noise (5 cases). A second important result concerns the hunting activity of owls in disturbed soundscapes. All available data (5 cases) revealed that prey detection of three species was disturbed by anthropogenic noise. For instance, Mason et al. (2016) highlighted that the probability of *Aegolius acadicus* to detect a mouse decreased by 11 % for each decibel increase in noise and that the probability of strike decreased by 5 % for each decibel increase (Mason *et al.* 2016).

Table 6 - Number of cases showing a positive, negative or neutral artificial noise effect reported on owls in the 20 articles (48 cases) of our systematic review (see the list of articles and the coded data for each case in Additional File 11)

Outcome category	Total	Not reported	Positive effect	Negative effect	No significant effect
Physiology*	3	0	1	0	2
Vocal activity (human recording)	21	0	1	9	11
Vocal activity (autonomous recording)	5	2	0	2	1
Hunting	6	1	0	5	0
Micro-behavior (body movements)	6	1	0	2	3
Reproduction	3	0	1 (+ to NS)	2	1 (+ to NS)
Space use	2	0	0	0	2

NB: Mason (2015), i.e. 3 cases, was not counted here because it is a redundant study with Mason et al. (2016)

* Such as corticosterone level or fecal glucocorticoid metabolites

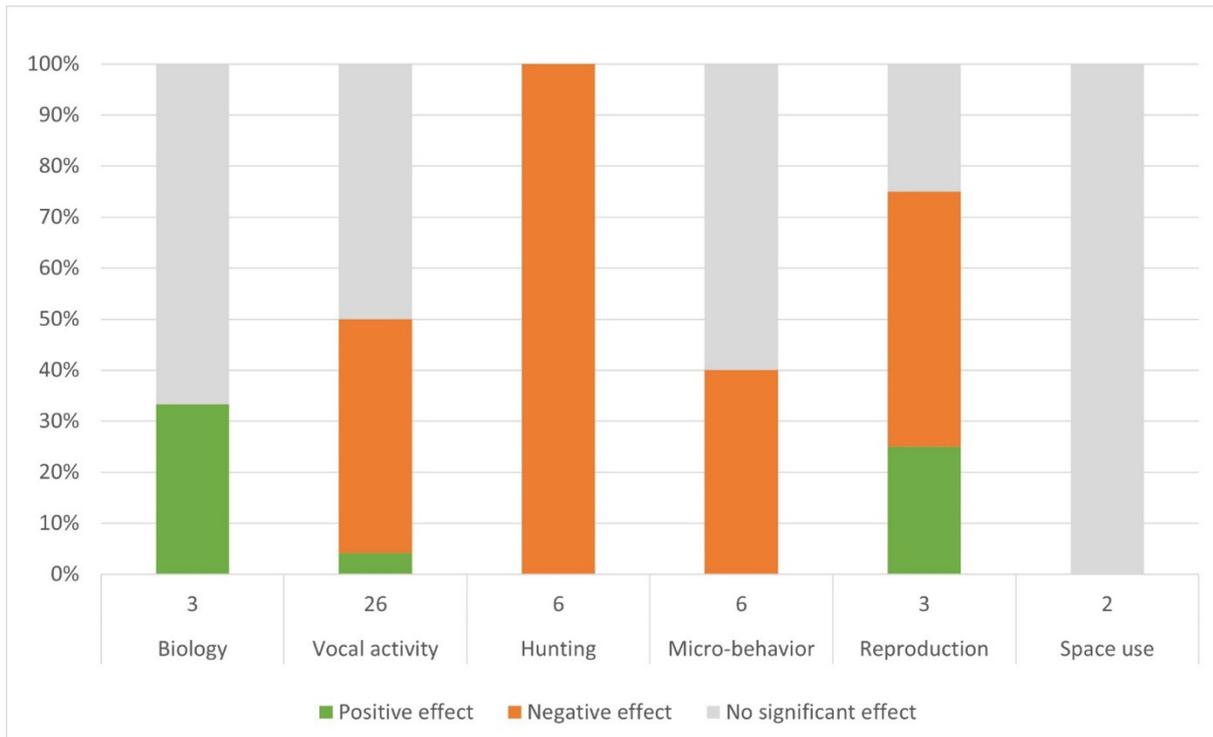


Figure 7 - Number of cases showing a positive, negative or neutral artificial noise effect reported on owls in the 20 articles (48 cases) of our systematic review.

Studies investigating both anthropogenic noise and light

The three articles that dealt both with artificial light and noise are correlative *in-situ* studies (Scobie *et al.* 2016, Alquezar *et al.* 2020, Marín-Gómez *et al.* 2020). They monitor noise and light levels through a control-exposure study design (treated sites vs control sites) and assess if these variables explain their outcome (e.g. occurrence, species richness, vocal activity).

Alquezar *et al.* (2020) assessed avian community structure at three airport sites compared to three control sites (characterized quieter and darker sites). They revealed that species richness was slightly higher in control sites than in airport sites. This study did not focus on owls but one owl species (*Megascops choliba*) makes part of the monitored avifauna and is characterized as an ‘airport avoider’.

Scobie *et al.* (2016) examined the night-time space use of *Athene cunicularia* in relation to human infrastructure (industrial, traffic and urban activities), assessing the levels of artificial light and sounds. Their best statistical model to explain home range size and movement patterns (avoiding vs attracting behaviour) contained distance to nearest human structures and not variables related to the sound and light that these human structures emit.

Marin-Gomez *et al.* (2020) assessed the role of green cover, noise and light pollution on the occurrence (inferred by acoustic recordings) and vocal activity (time of owl vocalisation) of the Mottled Owl (*Ciccaba virgata*) in the city of Xalapa (Mexico). The occurrence of Mottled Owls increased with the size of green cover and decreased when both artificial light at night and noise levels increased. Vocal activity was not influenced by either ALAN or noise levels.

None of these three studies looked at the interaction between noise and light, so it is not possible to draw any conclusions about possible cumulative or antagonistic effects between these two sensory disturbances.

Discussion

State of knowledge about light and noise sensory stressors for owls

Moon, unlike ALAN, stimulates acoustic communication of owls

One of the main results of this review is that the vocal activity of owls is intensified when moon illumination increases and this affects several species, which tends to reveal a general rule for owls. A recent systematic review on the influence of moon on acoustic communication shows that it is a global trend in animals (Dickerson *et al.* 2023). Considering the function of singing, this result would suggest that owls are more likely to defend territories and find mates in waxing moon nights (Kroodsma & Byers 1991). Though, this remains difficult to explain in relation to the moonlight level because one might expect owls to have less need to vocally signal themselves when moonlight enhances their vision. Yet, moonlight may accentuates visual cues such as flashing of the white throat feathers of some owls (Penteriani *et al.* 2010), which could stimulate sexual activity and therefore vocalizations. There are many similarities between ALAN and moonlight which could lead to expect similar effects on owl vocalizations. However, ALAN seems to have a neutral effect on owl communication (Weaving & Cooke 2010, Marín-Gómez *et al.* 2020, McNaughton *et al.* 2021). Moreover, a few studies revealed either no significant influence or a negative correlation between light pollution and the detection of owls through acoustic surveys (Alquezar *et al.* 2020, Marín-Gómez *et al.* 2020, Hanmer *et al.* 2021). This difference might be due to distinctions between ALAN and moonlight in light spectrum, temporality or polarization. Another explanation could also be that the moon acts by factors other than light. For example, its gravitational and/or geomagnetic effects were shown to synchronize endogenous cycles (Grant *et al.* 2009). As a conclusion, ALAN and moonlight do not seem to have similar effect on owl vocalization although no clear explanation exists at the moment.

Light drives prey-predator relationships and ALAN unbalances them according to owl diet

A second consistent result of this review is that moonlight intensifies hunting activity (time, number, effort, *etc.*) and this can be related to the increased visibility that moonlight offers to the owls. Studies also underlined that moonlight increased owl mobility and generated fewer net captures and owl injuries, which suggests that moonlight does indeed give owls a better vision. However, it is interesting to note that hunting success (number of prey captured, food provisioning) is not improved by brighter moon, and this may be related to light avoidance by small mammals (Hemami *et al.* 2011). This suggests that moonlight does not ultimately benefit owls that feed on small mammals because while it improves their visual acuity, it also makes their prey flee. The hypothesis that a visual mechanism is involved is confirmed by *ex-situ* studies where experimental conditions limit the possibilities of the rodents to flee (rooms, aviaries) and where other factors such as the color of the rodents (light/dark individual) or the color of the soil (light/dark ground) also influence hunting success. This situation allows us to deduce ALAN effects (Fig. 8). Indeed, moon is cyclic and species have evolved in this context so that an obvious balance operates between owl vision and prey availability, from new moon to full moon. Moreover, moon is not always visible in the sky. On the contrary, light pollution is quite permanent and may exceed moonlight; then it may ultimately exacerbate avoidance of rodents and reduce food availability for owls. This could explain why the distribution of owls that feed on small mammals - such as *Strix aluco* (Zalewski 1994) or *Tyto alba* (Bontzorlos *et al.* 2009) - tends to be negatively correlated with light pollution. However, the fact that ALAN appears to have a negative effect on the choice of breeding sites

for *Tyto alba* may be explained by this adverse effect on food resources but also by other effects not yet measured (physiology, survival, *etc.*).

Regarding owls that feed on insects, an opposite effect is generated by ALAN because insects are strongly attracted to light (Tielens *et al.* 2021). This photoaxis concentrates these prey in lit areas which favors such owl species - as *Athene cunicularia* (Rodriguez *et al.*, 2021), an owl that feeds on 80 % of insects (Sánchez *et al.* 2008, Cavalli *et al.* 2013). This mechanism is well known for other insectivorous predators, as spiders (Gomes 2020), geckos (Nordberg & Schwarzkopf 2022) or bats (Li & Wilkins 2022). Diverse naturalist notes reported such observations of owls hunting in outdoor lighting to catch insects attracted to light (Walker 1943, Schwertner 2002), migrating birds trapped by an illuminated monument (Canário *et al.* 2012) or bats coming to hunt insects aggregated in lit areas (Dalery & Cugnasse 2016). ALAN seems to be an advantage for these species feeding on positive photo-axed species. However, this mechanism may alter prey-predator relationships (McMunn *et al.* 2019). It leads to a decrease in insect populations (Davies *et al.* 2012) and may also impact the predators by enhancing inter-specific competition (Schoeman 2016) and by modifying their spatial distribution (Nelson *et al.* 2022) or by altering their reproduction (Taylor *et al.* 2022).

However, some of the results remain difficult to explain, concerning *Megascops choliba* and *Ciccaba virgata*. These species are both insectivorous while their occurrence or their abundance is negatively correlated with ALAN (Alquezar *et al.* 2020, Marín-Gómez *et al.* 2020). This situation might be due to a lower proportion of insects in their diet - around 23 % for *Ciccaba virgata* (Gerhardt 1994) - explaining why light is not a facilitating factor; or to other way in which. A second explanation could be that ALAN have other effects on owls than affecting prey/predator relationship, which we currently misunderstand.

Anthropogenic noise decreases vocal activity and hunting success

The main findings highlighted by our body of evidence on anthropogenic noise are that they decrease vocal activity (a set of about twenty cases with a 50/50 split between negative or neutral effect) and reduce hunting success (several cases all pointing to a negative effect). Such impacts are easy to explain considering the capacity of anthropogenic noises to mask natural sounds. Then, noise has also been found to affect the owls by altering the search for mates and food, offspring communication and territory defence.

Since hearing is a decisive sense in the hunting activity of owls in addition to vision, noise pollution impacts on their ability to detect the prey, and this may influence both adult and chick survival, with consequences at the population level.

Other results about impacts of noise on owls are based on very few cases but call for vigilance. For example, two studies show that noise would result in fewer nests and fewer juveniles (Hayward *et al.* 2011, Fröhlich & Ciach 2018). On the other hand, noise does not seem to have any effect on the mobility or on the micro-behavior of owls (such as eye opening, limb movements, flushing, head rotation) during the day, with even a possible habituation of the owls to chronic noise during the day.

More knowledge than expected, but still lacking

This review revealed that the effects of light and noise on nocturnal raptors have not been specifically addressed. Most studies, in particular for moonlight, focus on vocal activity and hunting success, whereas some outcomes are poorly studied such as dispersal, reproduction. Besides, 47 owl species have been considered in at least one article which represents around 20 % of the 244 owl species in the world. This makes difficult to draw conclusions for all *Strigiformes*, an heterogeneous group regarding multiple aspects, e.g. mobility and activity patterns, home range size and diet. Moreover, many species were

included in only one or two case studies, which do not allow to draw conclusions for each of these species with respect to conservation issues. Only a few species, such as *Tyto alba*, were sufficiently investigated to get an overview about the effect of sensory stressors (Fig. 9).

This evidence base confirms the lack of knowledge highlighted by McClure et al. (2022). Several meta-analyses and systematic reviews had also underlined this situation, collecting very few or even no article on *Strigiformes*, either on ALAN (Falcón et al. 2020, Svehkina et al. 2020, Adams et al. 2021, Sanders et al. 2021b, Pérez Vega et al. 2022) and noise pollution (Radford 2012, Kunc & Schmidt 2019, Sordello et al. 2020). This situation is surprising because birds are the subject of numerous studies in sensory ecology; e.g. bird collisions against lit towers (Kumlien 1888, Longcore et al. 2012), role of stars for bird navigation (Muheim et al. 2006, Wiltschko et al. 2010), effects of ALAN on bird migration (Cabrera-Cruz et al. 2018, Korpach et al. 2022, La Sorte et al. 2022), effects of ALAN on diurnal birds such as vocal activity, immunity or reproduction (Da Silva & Kempnaers 2017, Holveck et al. 2019, Ziegler et al. 2021), passerine communication in response to ambient noise (Roca et al. 2016, Duquette et al. 2021, Gomes et al. 2022). Owls are cryptic species with nocturnal habits which may explain that few attention has been paid to them in sensory ecology.

Our results also underlined that only three articles considered both noise and light pollutions and none of them looked for potential interactions between the two stressors (Scobie et al. 2016, Alquezar et al. 2020, Marín-Gómez et al. 2020). It is likely that the sensory stressors interact, whether in synergy, in opposite effect or in addition (Halfwerk & Jerem 2021). For this reason, these two stressors have been increasingly considered together in the literature on several taxa including birds (Newport et al. 2014, Swaddle et al. 2015, Da Silva et al. 2017).

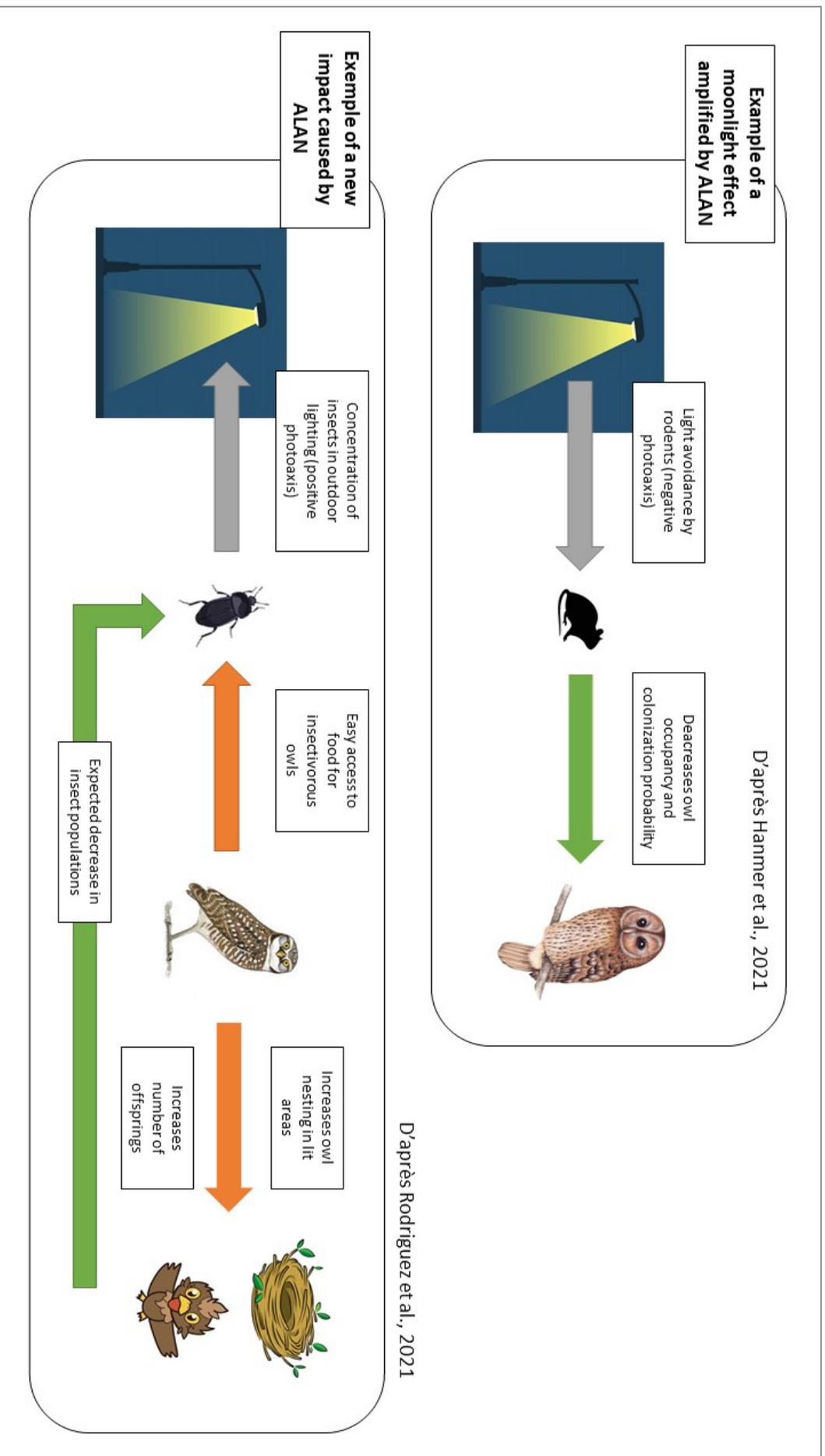


Figure 8 - Illustration of how ALAN can amplify and sustain a natural and temporary effect caused by moonlight or create new impacts, depending on owl diets

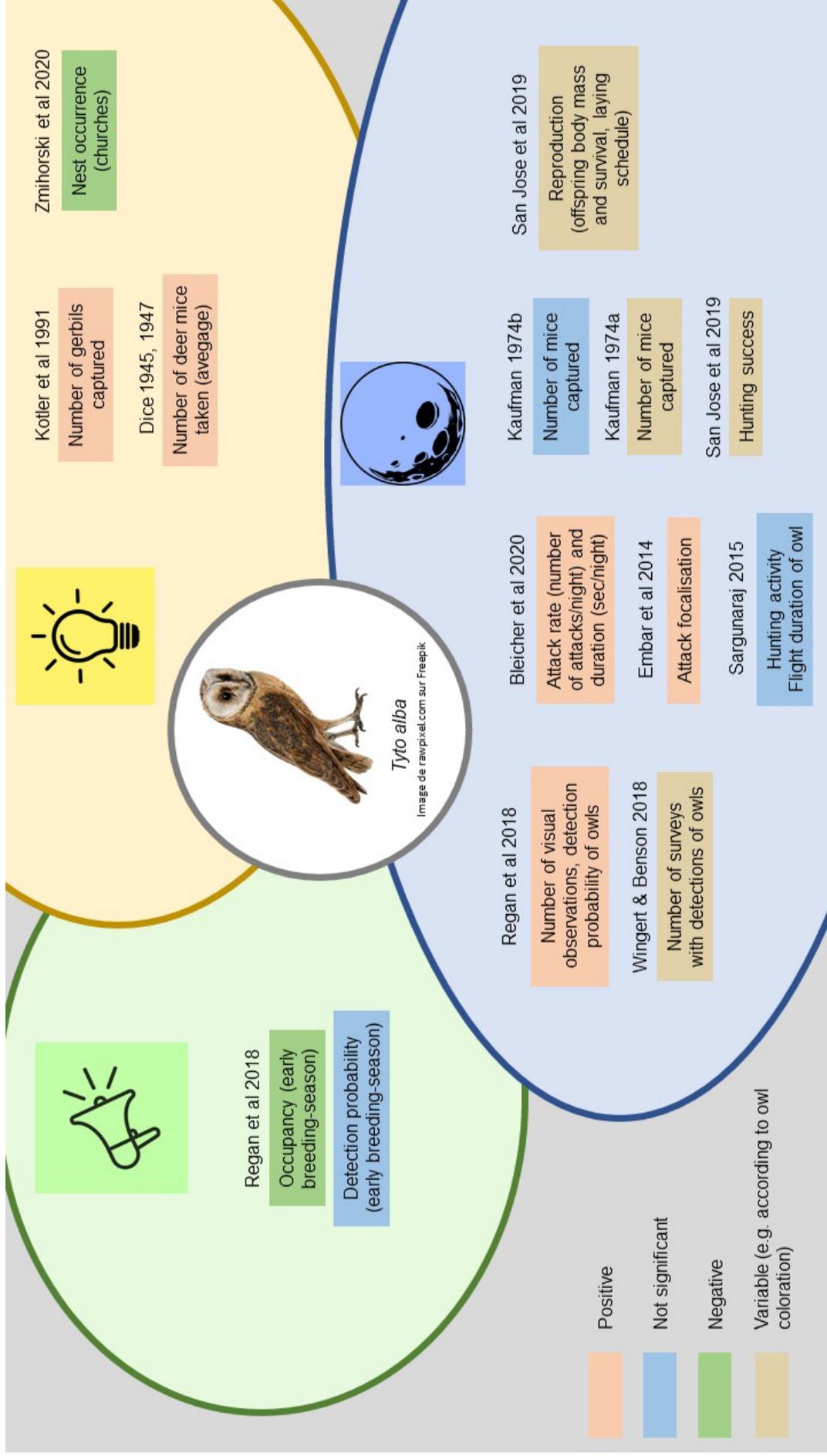


Figure 9 - Summary of known impacts of sensory stressors for *Tyto alba*, the most studied species (13 articles)

Limitations of the studies

The data extracted during coding allow us to have a critical look at the study designs and highlight some bias.

First, we noted that the majority of the studies were carried out *in-situ*. Only 11 studies were conducted *ex-situ*; i.e. in enclosures or aviaries (4 for the moon, 6 for ALAN and 1 for the noise).

The *in-situ* studies are for the most part observational (90 % for light pollution and 71 % for noise pollution), where correlations between exposure and outcome are investigated. For instance, a large number of studies focus on owl vocalization in relation to moonlight, artificial light or anthropogenic noise (e.g. (Mori *et al.* 2014, Fröhlich & Ciach 2019, Hanmer *et al.* 2021)). These studies have the advantage of being based on real conditions with all the complexity of the situations, but this makes them susceptible to some biases (see Fig. 10).

In particular, regarding population monitoring, we encountered different types of methods (see Table 7 and Fig. 11). Many surveys are carried out by acoustic detection, passive or active (using owl playback). First of all, playback procedure rarely follows the recommendations made by the literature (description and availability of track files, reporting of recording conditions, *etc.*) (De Rosa *et al.* 2022). Moreover, this method is often presented as a way to measure the occurrence of owls and it is true that owls are territorial birds that will respond to broadcast calls, but however this may lead to an underestimation of populations (Hannah 2009, Zuberogoitia *et al.* 2011). Using autonomous recorders maintained for several days on site may allow to reach a better exhaustiveness but this technique no longer distinguishes between owls of passage and owls defending a territory. For all these reasons, as a precaution, we preferred to consider all studies on acoustic detection of owls as outcomes on vocal activity rather than on owl occurrence. Furthermore, the use of such acoustic monitoring in surveys that aim to assess the effect of anthropogenic noise on acoustic communication is really questionable because noise exposure may mask audibility of playback by owls and audibility of response calls by scientists. This susceptibility to bias is rarely considered – or at least, not reported in the articles. Few studies are based on tracked animals (radio, GPS, *etc.*) and even fewer on nest boxes (using videos or owl captures, *etc.*), which are relevant methods respectively for studying movement and activity, or reproduction, diet and biological issues (via samples).

Concerning moonlight, ALAN or noise exposure measurement, a range of methods were used. Regarding moonlight, most authors have noted the moon phase but there is no indication that the moon was actually present in the sky (rise/set times) during the owl survey, and in some cases, it is clearly stated that the lunar phase has been informed by calendar or weather softwares/websites (e.g. (Currie *et al.* 2002, Doud *et al.* 2016)). Moreover, lunar illuminated fraction, often used in articles, appears to be a poor variable because at a given night illuminated fractions can provide different levels of moonlight exposure according to how much lunar has risen (Kyba *et al.* 2020). The presence of cloud cover is also a determining potential effect modifier but most studies have taken this into account, either by noting this variable (e.g. (Ganey 1990)) or by conducting their study only in clear weather (e.g. (Avilés *et al.* 2022)); 38% of the cases do not mention anything about cloud cover or state they have not considered this point. Finally, no study has specified if the study area was exposed or not to artificial light, likely to blur the influence of the moon. Regarding the measurement of light pollution, several studies have used remote sensing (NOAA) (e.g. (Žmihorski *et al.* 2020)) but we know that these satellite data only translate the light perceived from above, do not transcribe few short wavelengths (which is a strong current issue) and that the time of shooting is also a limitation. In addition, a problem of scale may arise

for studies at the city level with regard to the resolution of these satellite data (750m). Regarding noise, we remind here that we excluded articles that have no assessment of noise; i.e. that deduce it indirectly (from frequentation, traffic, distance to the city or to such infrastructure). However we observe in the included articles a gradient in the precision of the measurements, from simple assessments by the authors (e.g. (Vincent-Martin 2004)) to measurements of real noise with manual sound level meter (e.g. (Johnson & Reynolds 2002)) or autonomous recorders (e.g. (Shonfield & Bayne 2017)). Furthermore, researchers rarely mention the presence or absence of natural noise (wind, rain, river, *etc.*) that could amplify the effects of man-made noise and thus bias the results.

Finally, in these observational studies, the pattern is often based on a gradient of exposure (i.e. anthropogenic noise or light) (Herrera-Montes & Aide 2011, Marín-Gómez *et al.* 2020), without any real control, i.e. sites where exposure is absent. More control/exposure studies exist about ALAN than noise, for instance comparing ‘owl locations in a 30-meter radius of streetlights and random point locations’ (Rodríguez *et al.* 2021) or ‘species richness at airport sites compared to quiet zones’ (Alquezar *et al.* 2020). Finally, these observational studies often use linear models assessing the effect of several variables, including moon, ALAN or noise but also other variables (e.g. season, age of individuals, landscape features, *etc.*). Therefore, it is not necessarily obvious to conclude only on the strength of our variable of interest. Moreover, as raw data are not disseminated most of the time, it limits the possibilities of performing meta-analyses.

Finally, a real limitation in observational studies is that artificial noise and light are generally associated with the same human activities. This means that they may be confounding factors for each other or correlated variables (one may expect that when ALAN grows, so does noise). However, none of the included studies sought to neutralise one of these two variables in order to study the effect of the other. Only 3 articles out of 75 considered both artificial noise and light, and without any specific sampling design to take account of their interactions.

As far as experimental studies are concerned (i.e. where exposure is manipulated), whether *in-situ* or *ex-situ*, the experimental design about anthropogenic noise and light are most often Control/Exposure. Some individuals are thus exposed to noise and/or light and other individuals are not (e.g. (Senzaki *et al.* 2016)). We also encountered a few temporal comparison (Before/After exposure) or even mixed designs (Before-After-Control-Exposure), such as (Hayward *et al.* 2011) or (Tempel & Gutiérrez 2003). Nevertheless, the quality of the control is rarely described; i.e. whether the control is indeed silent and/or in total darkness while having characteristics comparable to the treated sites.

Table 7 - Main monitoring methods encountered in the article for *in-situ* studies (table linked with Figure 11)

Figure	Method	Goal	Survey	Representativeness of the sample	Examples
A)	Acoustic	Vocal activity (~occurrence)	passive or active (playback) human recording	Owls may be present but not singing; According to listening duration vocal activity can be underestimated; Playback can lead to an overestimation of vocal activity	Ibarra et al 2014, Shonfield & Bayne 2017, Hammer et al 2021
B)	Acoustic	Vocal activity (~occurrence)	Autonomous recording	According to recording duration and number of recorders, representativeness can be optimal	Perez-Granados et al 2021, Marín-Gómez et al 2020, McNaughton et al 2021
C)	Capture	Activity (~occurrence)	Nets	Owls may be present but not captured; Representativeness depends on the number and position of nests.	Zhao et al 2020, Aviles et al 2022, Speicher et al 2011
D)	Roadkills	Occurrence/Mortality	Carcasses counting	May be useful to determine the influence of exposure on road mortality. Very partial representativeness for other purposes.	Hernandez 1988
E)	Capture-mark-recapture CMR (radio tracking, sensors, GPS, etc.)	Movements, space use, rhythms	Triangulating, GPS coordinates	Representativeness depends on the number of monitored owls because the monitored owls are only a sample of the total population. Monitoring of the monitored owls is very detailed (position, schedule, behavior, etc.)	Pentteriani et al 2011, Scobie et al 2016, Rodriguez et al 2021
F)	Nest boxes	Food, Reproduction, Biology (e.g. blood sampling, pellets)	Suivi par caméra, suivi par capture, suivi par écoute	Nest boxes can remain unoccupied, representativeness depends on the number of nest boxes and availability of natural nests. One of the only solutions for biological and food monitoring.	Aviles et al 2022, Delaney et al 1999, Tempel & Gutierrez 2003

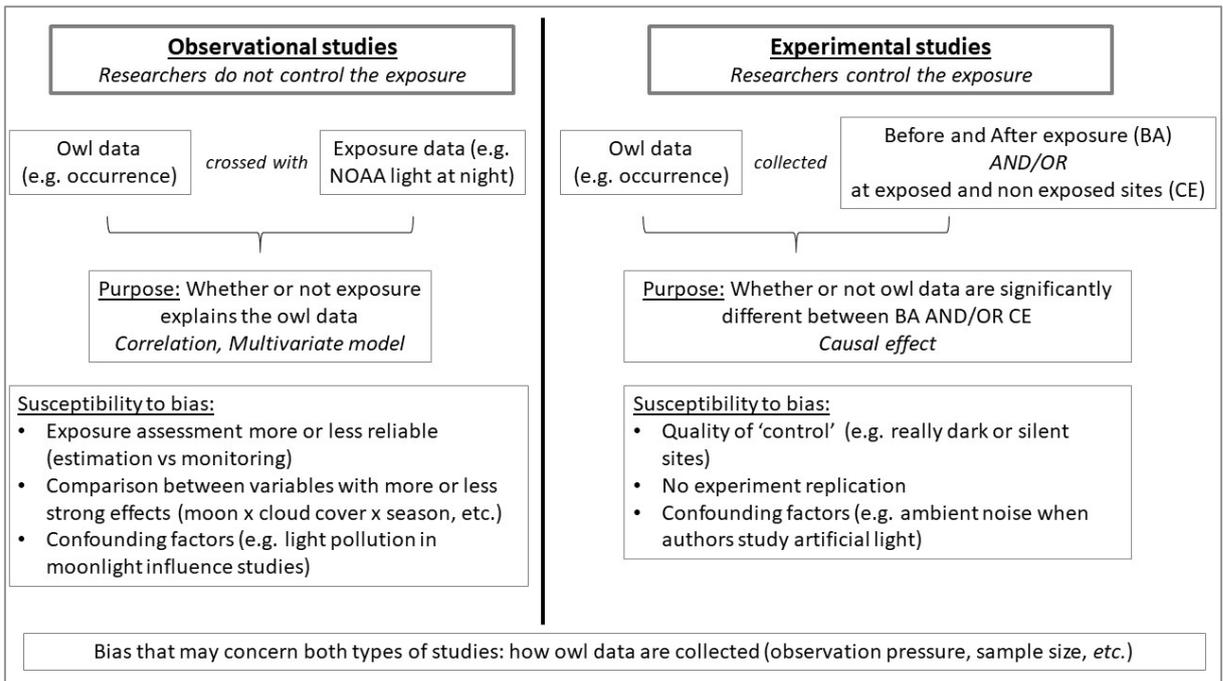


Figure 10 - Two types of *in-situ* studies (observational and experimental), with their respective susceptibilities to bias

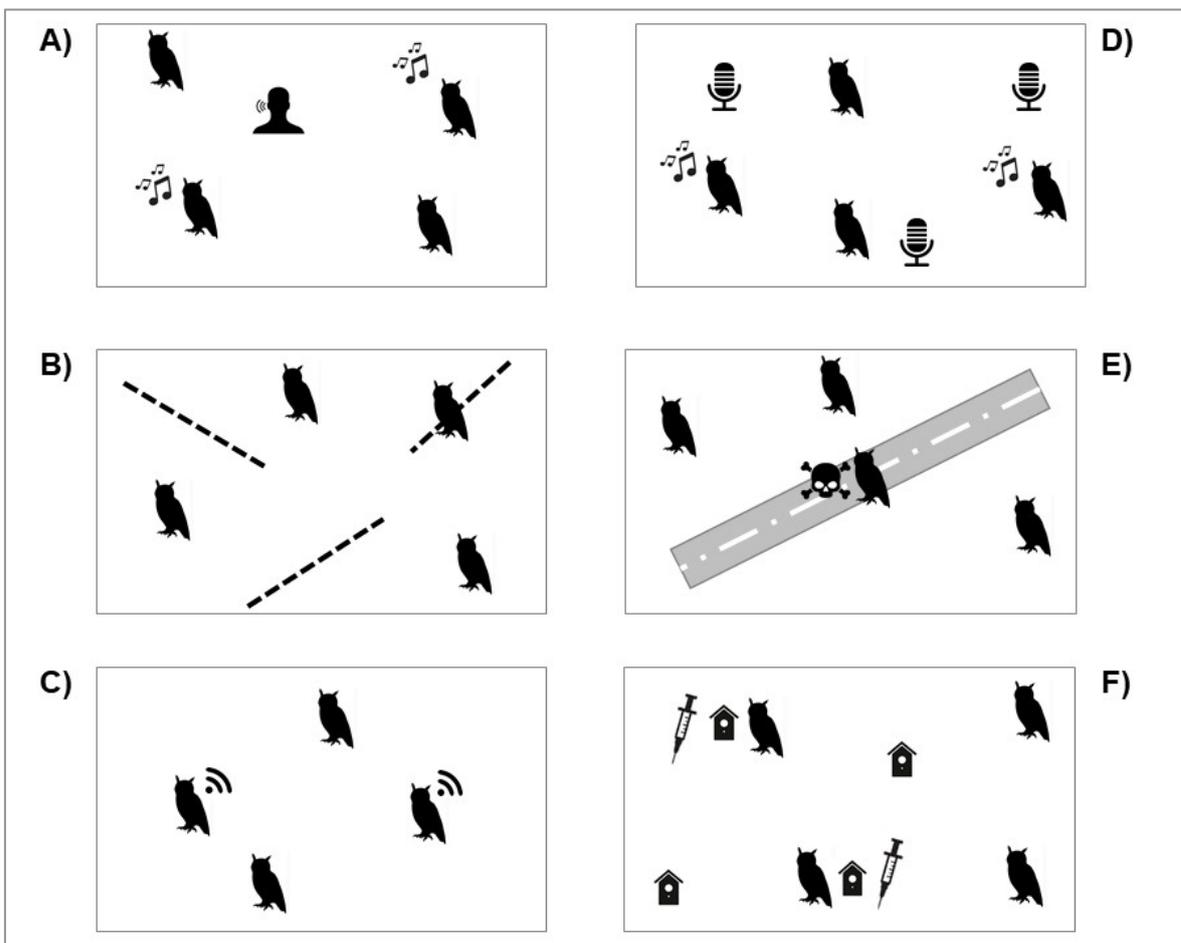


Figure 11 - Illustration of the different methods to monitor owl population encountered in the *in-situ* studies detailed in Table 7

Limit of the review

We are aware that the following points are downgrade deviations from CEE standards but they could not be avoided due to resource limitations:

- screening process and data coding have been conducted by a single reviewer while in systematic maps and reviews it is recommended that at least two people proceed, with tests of consistency, to limit screening and coding bias;
- no critical appraisal was performed to assess the risk of bias of the included studies while the systematic review method requires the risk of bias of primary research to be assessed. However, data related to the quality of study design was coded for each study and informed the study limitations in the discussion.

In addition, we could not retrieve 31 PDFs (~10%) and then these citations had to be excluded from the review process before full-text screening. We tried to find these full-texts but they remained unretrievable (paywall, not published online, *etc.*). This may represent a limit in the result of this review but to facilitate potential further improvement the list of these PDFs is provided in the Additional file 5.

Finally, although we assume that we have successfully collected the main relevant studies, we cannot be sure that we did not miss any publication. In particular, the articles we included from reviews suggest two limitations in our search strategy, concerning our population and our exposure. On population, articles addressing avifauna in general, which may include owl data, are unlikely to be captured by our search strings (e.g. (Alquezar *et al.* 2020)). In this respect it would have been relevant to screen on abstracts and full-text the 524 articles on birds included in the systematic map on noise pollution published by Sordello *et al.* (2020), but this represented a task that was too time-consuming for us, knowing that 180 articles do not have an abstract and should have been screened directly on full-text. Similarly, our requests may have missed articles that consider urbanization as an exposure but taking artificial light or noise as a proxy (Callaghan *et al.* 2019). We are aware of these two restrictions but widening our search string to avifauna and urbanization would have been a completely different dimension, beyond the scope of our review.

Conclusion

This literature review proposes a comprehensive overview on the effects of light and noise pollution on the owls, highlighting a relevant knowledge gap on this topic. Furthermore, the studies may present susceptibility to bias related to the assessment of the population or exposure, to the consideration of effect modifiers and confounding parameters, or to the relevance of the controls. Yet, initial conclusions can be drawn from existing literature. Studies on moonlight provide a useful baseline to draw a trend on what happens in a natural context. Moonlight increases vocal activity of owls while ALAN has no significant effect on acoustic communication, which may be due to differences in light specificities, as temporality, spectral composition or polarization. Waxing moon also creates a subtle interplay between owls and small mammals - their main prey - improving owl vision but making rodents flee more easily, leading to a non improved owl hunting success. ALAN exacerbates these mechanisms and also affects prey-predator relationships by attracting other animals, such as insects which some owls feed on. Finally, there is a negative correlation between ALAN and the occurrence of owls detected by acoustic surveys, although nest location can be either enhanced or disfavored by light pollution depending on the owls' diet. As for noise, a body of evidence confirms that noise impairs hunting success and vocal activity of owls, most likely by masking prey movement sounds and distracting the owls. The evidence

base revealed other impacts of noise but they need to be confirmed. For instance, some studies resulted in a negative influence of noise on nest site occurrence and number of young. Noise can alter micro-behavior; however, owls seem to habituate when noise becomes chronic. Given the current lack of knowledge, it is possible that sensory pollutants have much broader effects on owls; e.g. physiological, hormonal, behavioral, dispersal.

As a consequence, we call for further research on owls and sensory stressors, particularly on the impacts of noise or light pollution. We encourage diversification of the studies in terms of species, outcomes (especially other than the probability of acoustic detection), types of noise studied (in particular other than traffic noise). Regarding ALAN we pronounce more operational studies, such as the impact of light spectrum (conversion HPS/LED) or the duration of lighting (part-night lighting).

Regarding study design and publications, we suggest:

- trying to get more precise estimates of the outcomes by privileging sampling based on autonomous recorder, tracking survey (GPS loggers) or even captures
- getting precise measurements of exposure (with real and adequate assessments of moonlight, light or noise, not deduced or subjectively appreciated)
- building study designs such as Control/Exposure or Before-After-Control-Exposure with higher level of quality for control sites (no noise, no light)
- taking better into account confounding factors such as ambient noise in man-made noise studies, moonlight in ALAN studies, or ALAN in moonlight studies, and all other variables that could influence the results (landscape factors, season, *etc.*)
- describing the methods used in details in the 'materials and methods' section of the articles, so that the study can be reproduced
- providing the raw data to allow further analysis such as meta-analyses.

Finally, since landscapes are disrupted by multisensory stressors (light, sounds but also odors) (Dominoni *et al.* 2020), and given that *Strigiformes* may have a sense of smell (Cobb 1968, Potier 2020), it would be relevant to include anthropogenic odors (emitted by roads, industry, aviation, agriculture, *etc.*) in future studies on the sensory ecology of owls (Martin 1990).

Additional files

Additional File 1 - ROSES Form for systematic reviews - Excel sheet

Additional File 2 - Search strategy - Word document

Additional File 3 - List of the 244 owl species living in the world - Excel sheet

Additional File 4 - Test list and comprehensiveness - Excel sheet

Additional File 5 - Unretrievable full-texts - Excel sheet

Additional File 6 - Decisions during the three screening stages - Excel sheet

Additional File 7 - Articles potentially relevant for further investigations

Additional File 8 - Systematic map database of included articles - Excel sheet

Additional File 9 - Coded cases about moonlight effect - Excel sheet

Additional File 10 - Coded cases about artificial light effect - Excel sheet

Additional File 11 - Coded cases about anthropogenic noise effect - Excel sheet

Additional File 12 - Detailed narrative syntheses for the three exposures

Acknowledgements

The authors acknowledge Christopher J.W. McClure for sending the list of articles included in the review McClure et al. (2022).

Funding

This research is undertaken by PatriNat is a joint research unit funded by OFB French Biodiversity Office, MNHN National Museum of Natural History, CNRS National Scientific Research Center and IRD International Research Institute, on behalf of the French Ecology Ministry, and the CESCO

Author's contribution

AC, YR and RS conceived the review question. RS performed the searches, screened the articles and extracted data from the studies. RS wrote the draft of this article. All authors read, commented and approved the final manuscript.

References

- Abramsky, Z., Strauss, E., Subach, A., Riechman, A. & Kotler, B.P. 1996. The effect of barn owls (*Tyto alba*) on the activity and microhabitat selection of *Gerbillus allenbyi* and *G. pyramidum*. *Oecologia* 105: 313–319.
- Adams, C.A., Fernández-Juricic, E., Bayne, E.M. & St. Clair, C.C. 2021. Effects of artificial light on bird movement and distribution: a systematic map. *Environ Evid* 10: 37.
- Alix, B., Segovia, Y. & García, M. 2017. The Structure of the Retina of the Eurasian Eagle-Owl and its Relation to Lifestyle. *Avian Biology Research* 10: 36–44.
- Almpanidou, V., Tsapalou, V., Tsavdaridou, A.I. & Mazaris, A.D. 2020. The dark side of raptors' distribution ranges under climate change. *Landscape Ecol* 35: 1435–1443.
- Alquezar, R.D., Tolesano-Pascoli, G., Gil, D. & Macedo, R.H. 2020. Avian biotic homogenization driven by airport-affected environments. *Urban Ecosyst* 23: 507–517.
- Avilés, J.M., Cruz-Miralles, Á. & Parejo, D. 2022. Moonlight influence on quality of nestlings of scops owls depends on paternal coloration. *Behavioral Ecology* 33: 376–385.
- Bédard, M.-È. & Whiteman, B. 2018. The Effects of Temperature and Moon-Phase on the Migration of the Northern Saw-whet Owl (*Aegolius acadicus*) at Beaverhill Bird Observatory in Autumn 2016.
- Bontzorlos, V.A., Peris, S.J., Vlachos, C.G. & Bakaloudis, D.E. 2009. Barn Owl *Tyto alba* Prey in Thessaly, and Evaluation of Barn Owl Diets Throughout Greece. *Ardea* 97: 625–630.
- Bueno, A. de A. & Motta-Junior, J.C. 2015. Behavioural and morphological strategies by small savannah rodents to avoid predation. *Mammalian Biology* 80: 401–408.
- Cabrera-Cruz, S.A., Smolinsky, J.A. & Buler, J.J. 2018. Light pollution is greatest within migration passage areas for nocturnally-migrating birds around the world. *Sci Rep* 8: 3261.
- Callaghan, C.T., Major, R.E., Wilshire, J.H., Martin, J.M., Kingsford, R.T. & Cornwell, W.K. 2019. Generalists are the most urban-tolerant of birds: a phylogenetically controlled analysis of ecological and life history traits using a novel continuous measure of bird responses to urbanization. *Oikos* 128: 845–858.
- Canário, F., Hespagnol Leitão, A. & Tomé, R. 2012. Predation Attempts by Short-eared and Long-eared Owls on Migrating Songbirds Attracted to Artificial Lights. *Journal of Raptor Research* 46: 232–234.
- Cavalli, M., Baladron, A.V., Isacch, J.P., Martinez, G. & Bo, M.S. 2013. Prey selection and food habits of breeding Burrowing Owls (*Athene cunicularia*) in natural and modified habitats of Argentine pampas. *EMU*, doi: 10.1071/MU13040.
- Clarke, J.A. 1983. Moonlight's influence on predator/prey interactions between short-eared owls (*Asio tlammeus*) and deer mice (*Peromyscus maniculatus*). 5.
- Cobb, S. 1968. The Size of the Olfactory Bulb in 108 Species of Birds. *The Auk* 85: 55–61.
- Collaboration for Environmental Evidence. 2022. Guidelines and Standards for Evidence synthesis in Environmental Management. Version 5.1.
- Cooke, R., Whiteley, P., Jin, Y., Death, C., Weston, M.A., Carter, N. & White, J.G. 2022. Widespread exposure of powerful owls to second-generation anticoagulant rodenticides in Australia spans an urban to agricultural and forest landscape. *Science of The Total Environment* 819: 153024.
- Currie, D., Millett, J., Hill, M. & Jivan Shah, N. 2002. Factors affecting the response of Seychelles Scops-owl *Otus insularis* to playback of conspecific calls: consequences for monitoring and management. *Bird Conservation International* 12: 353–364.

- Da Silva, A., de Jong, M., van Grunsven, R.H.A., Visser, M.E., Kempenaers, B. & Spoelstra, K. 2017. Experimental illumination of a forest: no effects of lights of different colours on the onset of the dawn chorus in songbirds. *R. Soc. open sci.* 4: 160638.
- Da Silva, A. & Kempenaers, B. 2017. Singing from North to South: Latitudinal variation in timing of dawn singing under natural and artificial light conditions. *J Anim Ecol* 86: 1286–1297.
- Dalery, G. & Cugnasse, J.-M. 2016. Un Grand-duc d'Europe *Bubo bubo* chasse et capture des chauves-souris en vol. *Ornithos*.
- Davies, T.W., Bennie, J. & Gaston, K.J. 2012. Street lighting changes the composition of invertebrate communities. *Biol. Lett.* 8: 764–767.
- Davies, T.W. & Smyth, T. 2018. Why artificial light at night should be a focus for global change research in the 21st century. *Glob Change Biol* 24: 872–882.
- De Rosa, A., Castro, I. & Marsland, S. 2022. The acoustic playback technique in avian fieldwork contexts: a systematic review and recommendations for best practice. *Ibis* 164: 371–387.
- Delaney, D.K., Grubb, T.G., Beier, P., Pater, L.L. & Reiser, M.H. 1999. Effects of Helicopter Noise on Mexican Spotted Owls. *The Journal of Wildlife Management* 63: 60.
- Dickerson, A.L., Hall, M.L. & Jones, T.M. 2023. Effects of variation in natural and artificial light at night on acoustic communication: a review and prospectus. *Animal Behaviour* 198: 93–105.
- Dominoni, D.M., Halfwerk, W., Baird, E., Buxton, R.T., Fernández-Juricic, E., Frstrup, K.M., McKenna, M.F., Mennitt, D.J., Perkin, E.K., Seymoure, B.M., Stoner, D.C., Tennessen, J.B., Toth, C.A., Tyrrell, L.P., Wilson, A., Francis, C.D., Carter, N.H. & Barber, J.R. 2020. Why conservation biology can benefit from sensory ecology. *Nat Ecol Evol* 4: 502–511.
- Doud, G., Moseman, E., Straub, J. & Garneau, D. 2016. Presence, Habitat Use, and Prey Selection of Champlain Valley Owls, New York. 8.
- Duquette, C.A., Loss, S.R. & Hovick, T.J. 2021. A meta-analysis of the influence of anthropogenic noise on terrestrial wildlife communication strategies. *Journal of Applied Ecology* 58: 1112–1121.
- Falchi, F., Cinzano, P., Duriscoe, D., Kyba, C.C.M., Elvidge, C.D., Baugh, K., Portnov, B.A., Rybnikova, N.A. & Furgoni, R. 2016. The new world atlas of artificial night sky brightness. *Sci. Adv.* 2: e1600377.
- Falcón, J., Torriglia, A., Attia, D., Viénot, F., Gronfier, C., Behar-Cohen, F., Martinsons, C. & Hicks, D. 2020. Exposure to Artificial Light at Night and the Consequences for Flora, Fauna, and Ecosystems. *Front. Neurosci.* 14: 602796.
- Fröhlich, A. & Ciach, M. 2018. Noise shapes the distribution pattern of an acoustic predator. *Current Zoology* 64: 575–583.
- Fröhlich, A. & Ciach, M. 2019. Nocturnal noise and habitat homogeneity limit species richness of owls in an urban environment. *Environ Sci Pollut Res* 26: 17284–17291.
- Ganey, J.L. 1990. Calling Behavior of Spotted Owls in Northern Arizona. *The Condor* 92: 485.
- Gerhardt, R.P. 1994. The Food Habits of Sympatric Ciccaba Owls in Northern Guatemala (Los Hábitos Alimenticios de Lechuzas del Género Ciccaba en el Norte de Guatemala). *Journal of Field Ornithology* 65: 258–264.
- Gomes, D.G.E. 2020. Orb-weaving spiders are fewer but larger and catch more prey in lit bridge panels from a natural artificial light experiment. *PeerJ* 8: e8808.
- Gomes, L., Solé, M., Sousa-Lima, R.S. & Baumgarten, J.E. 2022. Influence of anthropogenic sounds on Insect, Anuran and Bird acoustic signals: A meta-Analysis. *Front. Ecol. Evol.* 10: 827440.
- Grant, R.A., Chadwick, E.A. & Halliday, T. 2009. The lunar cycle: a cue for amphibian reproductive phenology? *Animal Behaviour* 78: 349–357.
- Haddaway, N., Macura, B., Whaley, P. & Pullin, A. 2017. ROSES for Systematic Map Protocols. Version 1.0. , doi: 10.6084/m9.figshare.5897284.
- Haddaway, N., Macura, B., Whaley, P. & Pullin, A. 2018. ROSES Flow Diagram for Systematic Reviews. Version 1.0. 0 Bytes.
- Halfwerk, W. & Jerem, P. 2021. A Systematic Review of Research Investigating the Combined Ecological Impact of Anthropogenic Noise and Artificial Light at Night. *Front. Ecol. Evol.* 9: 765950.
- Halfwerk, W. & Slabbekoorn, H. 2015. Pollution going multimodal: the complex impact of the human-altered sensory environment on animal perception and performance. *Biol. Lett.* 11: 20141051.
- Hanmer, H.J., Boothby, C., Toms, M.P., Noble, D.G. & Balmer, D.E. 2021. Large-scale citizen science survey of a common nocturnal raptor: urbanization and weather conditions influence the occupancy and detectability of the Tawny Owl *Strix aluco*. *Bird Study* 68: 233–244.
- Hannah, K.C. 2009. Call Playbacks Increase Detection Rates of Northern Hawk Owls in Recent Burns. *Journal of Raptor Research* 43: 241–244.
- Hayward, L.S., Bowles, A.E., Ha, J.C. & Wasser, S.K. 2011. Impacts of acute and long-term vehicle exposure on physiology and reproductive success of the northern spotted owl. *Ecosphere* 2: art65.

- Hemami, M.-R., Naderi, G., Karami, M. & Mohammadi, S. 2011. Nocturnal activity of Iranian jerboa, *Allactaga firouzi* (Mammalia: Rodentia: Dipodidae). *mamm* 75: 31–34.
- Hernández, M.C., Jara-Stapfer, D.M., Muñoz, A., Bonacic, C., Barja, I. & Rubio, A.V. 2021. Behavioral Responses of Wild Rodents to Owl Calls in an Austral Temperate Forest. *Animals* 11: 428.
- Herrera-Montes, M.I. & Aide, T.M. 2011. Impacts of traffic noise on anuran and bird communities. *Urban Ecosyst* 14: 415–427.
- Hinam, H.L. & Clair, C.C.St. 2008. High levels of habitat loss and fragmentation limit reproductive success by reducing home range size and provisioning rates of Northern saw-whet owls. *Biological Conservation* 141: 524–535.
- Hindmarch, S., Elliott, J.E., Mccann, S. & Levesque, P. 2017. Habitat use by barn owls across a rural to urban gradient and an assessment of stressors including, habitat loss, rodenticide exposure and road mortality. *Landscape and Urban Planning* 164: 132–143.
- Holveck, M.-J., Grégoire, A., Doutrelant, C. & Lambrechts, M.M. 2019. Nest height is affected by lamppost lighting proximity in addition to nestbox size in urban great tits. *J Avian Biol* 50.
- Johnson, C.L. & Reynolds, R.T. 2002. *Responses of Mexican spotted owls to low-flying military jet aircraft*.
- Keehn, J.E. & Feldman, C.R. 2018. Disturbance affects biotic community composition at desert wind farms. *Wildl. Res.* 45: 383.
- Knudsen, E.I. & Konishi, M. 1979. Mechanisms of sound localization in the barn owl (*Tyto alba*). *J. Comp. Physiol.* 133: 13–21.
- Koen, E.L., Minnaar, C., Roever, C.L. & Boyles, J.G. 2018. Emerging threat of the 21st century lightscape to global biodiversity. *Glob Change Biol* 24: 2315–2324.
- Korpach, A.M., Garraway, C.J., Mills, A.M., von Zuben, V., Davy, C.M. & Fraser, K.C. 2022. Urbanization and artificial light at night reduce the functional connectivity of migratory aerial habitat. *Ecography* 2022.
- Kroodsma, D.E. & Byers, B.E. 1991. The Function(s) of Bird Sogp. *Amer. Zool.* 31: 318–328.
- Krumm, B., Klump, G., Köppl, C. & Langemann, U. 2017. Barn owls have ageless ears. *Proc. R. Soc. B.* 284: 20171584.
- Kumlien, L. 1888. Observations on Bird Migration at Milwaukee. *The Auk* 5: 325–328.
- Kunc, H.P. & Schmidt, R. 2019. The effects of anthropogenic noise on animals: a meta-analysis. *Biol. Lett.* 15: 20190649.
- Kyba, C.C.M., Conrad, J. & Shatwell, T. 2020. Lunar illuminated fraction is a poor proxy for moonlight exposure. *Nat Ecol Evol* 4: 318–319.
- La Sorte, F.A., Lepczyk, C.A. & Aronson, M.F.J. 2022. Light pollution enhances ground-level exposure to airborne toxic chemicals for nocturnally migrating passerines. *Global Change Biology* gcb.16443.
- Li, H. & Wilkins, K.T. 2022. Predator-Prey Relationship between Urban Bats and Insects Impacted by Both Artificial Light at Night and Spatial Clutter. *Biology* 11: 829.
- Longcore, T., Rich, C., Mineau, P., MacDonald, B., Bert, D.G., Sullivan, L.M., Mutrie, E., Gauthreaux, S.A., Avery, M.L., Crawford, R.L., Manville, A.M., Travis, E.R. & Drake, D. 2012. An Estimate of Avian Mortality at Communication Towers in the United States and Canada. *PLoS ONE* 7: e34025.
- Marín Gómez, O.H. 2022. Artificial Light at Night Drives Earlier Singing in a Neotropical Bird. *Animals* 12: 1015.
- Marín-Gómez, O.H., García-Arroyo, M., Sánchez-Sarria, C.E., Sosa-López, J.R., Santiago-Alarcon, D. & MacGregor-Fors, I. 2020. Nightlife in the city: drivers of the occurrence and vocal activity of a tropical owl. *Avian Res* 11: 9.
- Martin, G. 1990. *Birds by Night*. T. & A.D. Poyser.
- Martin, G.R. 1982. An owl's eye: Schematic optics and visual performance in *Strix aluco* L. *J. Comp. Physiol.* 145: 341–349.
- Martin, G.R. 1986. Sensory capacities and the nocturnal habit of owls (Strigiformes). *Ibis* 128: 266–277.
- Mason, J.T. 2015. The Impact of Anthropogenic Noise on Northern Saw-whet Owl (*Aegolius acadicus*) Hunting Behavior. Boise State University.
- Mason, J.T., McClure, C.J.W. & Barber, J.R. 2016. Anthropogenic noise impairs owl hunting behavior. *Biological Conservation* 199: 29–32.
- McClure, C.J.W., Potier, S. & Barber, J.R. 2022. Applied Studies of Raptor Sensory Ecology are Rare. *Journal of Raptor Research* 56.
- McMunn, M.S., Yang, L.H., Ansalmo, A., Bucknam, K., Claret, M., Clay, C., Cox, K., Dungey, D.R., Jones, A., Kim, A.Y., Kubacki, R., Le, R., Martinez, D., Reynolds, B., Schroder, J. & Wood, E. 2019. Artificial Light Increases Local Predator Abundance, Predation Rates, and Herbivory. *Environmental Entomology* 48: 1331–1339.
- McNaughton, E.J., Beggs, J.R., Gaston, K.J., Jones, D.N. & Stanley, M.C. 2021. Retrofitting streetlights with LEDs has limited impacts on urban wildlife. *Biological Conservation* 254: 108944.

- Mori, E., Menchetti, M. & Ferretti, F. 2014. Seasonal and environmental influences on the calling behaviour of Eurasian Scops Owls. *Bird Study* 61: 277–281.
- Muheim, Moore & Phillips. 2006. Calibration of magnetic and celestial compass cues in migratory birds—a review of cue-conflict experiments. *Journal of Experimental Biology* 209: 2004–2004.
- Nakano, Y., Senzaki, M., Ishiyama, N., Yamanaka, S., Miura, K. & Nakamura, F. 2018. Noise pollution alters matrix permeability for dispersing anurans: Differential effects among land covers. *Global Ecology and Conservation* 16: e00484.
- Nelson, T.R., Michel, C.J., Gary, M.P., Lehman, B.M., Demetras, N.J., Dudley, P.N., Hammen, J.J. & Horn, M.J. 2022. Riverine fish density, predator–prey interactions, and their relationships with artificial light at night. *Ecosphere* 13.
- Newport, J., Shorthouse, D.J. & Manning, A.D. 2014. The effects of light and noise from urban development on biodiversity: Implications for protected areas in Australia. *Ecological Management and Restoration* 15: 204–214.
- Nordberg, E.J. & Schwarzkopf, L. 2022. Afraid of the Dark? The Influence of Natural and Artificial Light at Night on the Behavioral Activity of a Nocturnal Gecko. *Front. Ecol. Evol.* 10: 821335.
- Penteriani, V., Delgado, M.D.M., Campioni, L. & Lourenço, R. 2010. Moonlight Makes Owls More Chatty. *PLoS ONE* 5: e8696.
- Pérez Vega, C., Zielinska-Dabkowska, K.M., Schroer, S., Jechow, A. & Hölker, F. 2022. A Systematic Review for Establishing Relevant Environmental Parameters for Urban Lighting: Translating Research into Practice. *Sustainability* 14: 1107.
- Potier, S. 2020. Olfaction in raptors. *Zoological Journal of the Linnean Society* 189: 713–721.
- Potier, S., Mitkus, M. & Kelber, A. 2020. Visual adaptations of diurnal and nocturnal raptors. *Seminars in Cell & Developmental Biology* 106: 116–126.
- Prugh, L.R. & Golden, C.D. 2014. Does moonlight increase predation risk? Meta-analysis reveals divergent responses of nocturnal mammals to lunar cycles. *J Anim Ecol* 83: 504–514.
- Pullin, A.S., Cheng, S.H., Jackson, J.D., Eales, J., Envall, I., Fada, S.J., Frampton, G.K., Harper, M., Kadykalo, A.N., Kohl, C., Konno, K., Livoreil, B., Ouédraogo, D.-Y., O’Leary, B.C., Pullin, G., Randall, N., Rees, R., Smith, A., Sordello, R., Sterling, E.J., Twardek, W.M. & Woodcock, P. 2022. Standards of conduct and reporting in evidence syntheses that could inform environmental policy and management decisions. *Environ Evid* 11: 16.
- Radford, A. 2012. *The Effects of Noise on Biodiversity (NO0235) - Final Report for Defra.*
- Roca, I.T., Desrochers, L., Giacomazzo, M., Bertolo, A., Bolduc, P., Deschesnes, R., Martin, C.A., Rainville, V., Rheault, G. & Proulx, R. 2016. Shifting song frequencies in response to anthropogenic noise: a meta-analysis on birds and anurans. *BEHAVIORAL ECOLOGY* 27: 1269–1274.
- Rodríguez, A., Orozco-Valor, P.M. & Sarasola, J.H. 2021. Artificial light at night as a driver of urban colonization by an avian predator. *Landscape Ecol* 36: 17–27.
- Sánchez, K.B., Malizia, A.I. & Bó, M.S. 2008. TROPHIC ECOLOGY OF THE BURROWING OWL (ATHENE CUNICULARIA) IN URBAN ENVIRONMENTS OF MAR CHIQUITA BIOSPHERE RESERVE (BUENOS AIRES PROVINCE, ARGENTINA). *ORNITOLOGIA NEOTROPICAL* 19: 71–80.
- Sanders, D., Frago, E., Kehoe, R., Patterson, C. & Gaston, K.J. 2021a. A meta-analysis of biological impacts of artificial light at night. *Nat Ecol Evol* 5: 74–81.
- Sanders, D., Frago, E., Kehoe, R., Patterson, C. & Gaston, K.J. 2021b. A meta-analysis of biological impacts of artificial light at night. *Nat Ecol Evol* 5: 74–81.
- Sargunraj, F. 2015. Stress Hormone Mediated Foraging Response to Owl Predation over a Lunar Cycle in *Gerbillus andersoni allenbyi*. Ben-Gurion University of the Negev.
- Schoeman, M.C. 2016. Light pollution at stadiums favors urban exploiter bats: Selected urban exploiter bats hunt insects at stadiums. *Anim Conserv* 19: 120–130.
- Schwertner, T.W. 2002. An Observation of the Foraging Behavior of a Great Horned Owl (*Bubo virginianus*) Feeding on Field Crickets (*Gryllus*). *The Southwestern Naturalist* 47: 117.
- Scobie, C., Bayne, E. & Wellicome, T. 2016. Influence of human footprint and sensory disturbances on nighttime space use of an owl. *Endang. Species. Res.* 31: 75–87.
- Senzaki, M., Barber, J.R., Phillips, J.N., Carter, N.H., Cooper, C.B., Ditmer, M.A., Fristrup, K.M., McClure, C.J.W., Mennitt, D.J., Tyrrell, L.P., Vukomanovic, J., Wilson, A.A. & Francis, C.D. 2020. Sensory pollutants alter bird phenology and fitness across a continent. *Nature* 587: 605–609.
- Senzaki, M., Yamaura, Y., Francis, C.D. & Nakamura, F. 2016. Traffic noise reduces foraging efficiency in wild owls. *Sci Rep* 6: 30602.
- Sharma, V. & Srinidhi, S. 2012. BIRD STRIKES TO AIRCRAFT AT NIGHT AND THEIR MANAGEMENT, FOCUSING ON RED-WATTLED LAPWING VANELLUS INDICUS (BODDAERT). *Journal of the Bombay Natural History Society* 109.

- Shonfield, J. & Bayne, E.M. 2017. The effect of industrial noise on owl occupancy in the boreal forest at multiple spatial scales. *ACE* 12: art13.
- Sierro, A. & Erhardt, A. 2019. Light pollution hampers recolonization of revitalised European Nightjar habitats in the Valais (Swiss Alps). *J Ornithol* 160: 749–761.
- Sordello, R., Ratel, O., Flamerie De Lachapelle, F., Leger, C., Dambry, A. & Vanpeene, S. 2020. Evidence of the impact of noise pollution on biodiversity: a systematic map. *Environ Evid* 9: 20.
- Svechkina, A., Portnov, B.A. & Trop, T. 2020. The impact of artificial light at night on human and ecosystem health: a systematic literature review. *Landscape Ecol* 35: 1725–1742.
- Swaddle, J.P., Francis, C.D., Barber, J.R., Cooper, C.B., Kyba, C.C.M., Dominoni, D.M., Shannon, G., Aschehoug, E., Goodwin, S.E., Kawahara, A.Y., Luther, D., Spoelstra, K., Voss, M. & Longcore, T. 2015. A framework to assess evolutionary responses to anthropogenic light and sound. *Trends in Ecology and Evolution* 30: 550–560.
- Taylor, L.A., Thawley, C.J., Pertuit, O.R., Dennis, A.J., Carson, I.R., Tang, C. & Johnson, M.A. 2022. Artificial light at night alters diurnal and nocturnal behavior and physiology in green anole lizards. *Physiology & Behavior* 257: 113992.
- Tempel, D.J. & Gutiérrez, R.J. 2003. Fecal Corticosterone Levels in California Spotted Owls Exposed to Low-Intensity Chainsaw Sound. *Wildlife Society Bulletin (1973-2006)* 31: 698–702.
- Tielens, E.K., Cimprich, P.M., Clark, B.A., DiPilla, A.M., Kelly, J.F., Mirkovic, D., Strand, A.I., Zhai, M. & Stepanian, P.M. 2021. Nocturnal city lighting elicits a macroscale response from an insect outbreak population. *Biol. Lett.* 17: rsbl.2020.0808, 20200808.
- van Dis, N.E., Spoelstra, K., Visser, M.E. & Dominoni, D.M. 2021. Color of Artificial Light at Night Affects Incubation Behavior in the Great Tit, *Parus major*. *Front. Ecol. Evol.* 9: 728377.
- Vincent-Martin, N. 2004. La chevêche d'Athéna (*Athene noctua* Scopoli) en plaine de Crau: répartition et première estimation de la population.
- Walker, L.W. 1943. Nocturnal Observations of Elf Owls. *The Condor* 45: 165–167.
- Wan, H., Cushman, S. & Ganey, J. 2018. Habitat Fragmentation Reduces Genetic Diversity and Connectivity of the Mexican Spotted Owl: A Simulation Study Using Empirical Resistance Models. *Genes* 9: 403.
- Weaving, M. & Cooke, R. 2010. The effect of artificial night light on the abundance of nocturnal birds. *The Victorian Naturalist* 127.
- Wiltshko, W., Daum, P., Fergenbauer-Kimmel, A. & Wiltshko, R. 2010. The development of the star compass in Garden Warblers, *Sylvia borin*. *Ethology* 74: 285–292.
- Yadav, A., Kumar, R., Tiwari, J., Vaish, V., Malik, S. & Rani, S. 2022. Effect of artificial light at night on sleep and metabolism in weaver birds. *Environ Sci Pollut Res* 29: 80422–80435.
- Zalewski, A. 1994. Diet of urban and suburban tawny owls (*Strix aluco*) in the breeding season. *Journal of Raptor Research* 28: 246–252.
- Ziegler, A.-K., Watson, H., Hegemann, A., Meitern, R., Canoine, V., Nilsson, J.-Å. & Isaksson, C. 2021. Exposure to artificial light at night alters innate immune response in wild great tit nestlings. *Journal of Experimental Biology* 224: jeb239350.
- Žmihorski, M., Kowalski, M., Cichocki, J., Rubacha, S., Kotowska, D., Krupiński, D., Rosin, Z.M., Šálek, M. & Pärt, T. 2020. The use of socio-economy in species distribution modelling: Features of rural societies improve predictions of barn owl occurrence. *Science of The Total Environment* 741: 140407.
- Zuberogoitia, I., Zabala, J., Ihobe, Bilbao, Spain, Martínez, J.E., & Bonelli's Eagle Study and Conservation Group, murcia, Spain. 2011. Bias in little owl population estimates using playback techniques during surveys. *Anim. Biodiv. Conserv.* 34: 395–400.

III. Les conséquences biologiques et écologiques de la perturbation anthropique des paysages olfactifs

Au travers des cartes et revues systématiques nous avons pu voir que les pressions lumineuses et sonores engendrent des impacts sur différents groupes biologiques. Désormais, nous allons nous intéresser à un troisième stimulus sensoriel, les odeurs.

En introduction (Partie 4 Section III.B et Partie 5 Section II.B) nous avons fait le constat qu'il existe très peu de littérature sur la perturbation anthropique des paysages olfactifs. Par conséquent, nous n'avons pas mobilisé ici la méthode des revues systématiques et avons procédé à une revue de littérature exploratoire. Ce travail a été mené avec Yorick Rejol (PatriNat) et en collaboration avec un chercheur de l'Inrae spécialisé sur les paysages odorants (Michel Renou).

L'objectif était de dresser un premier état des lieux afin de faire ressortir les principaux enjeux. Ce travail a donné lieu à un article publié dans la revue *Sciences Eaux & Territoires* (Renou et al., 2021) et présenté ci-après.

Sciences Eaux & Territoires

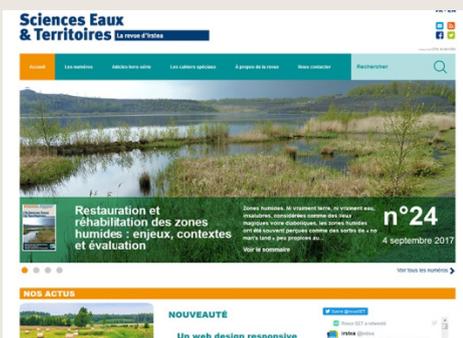
Article hors-série numéro 74

La biologie de la conservation doit-elle prendre en compte les paysages odorants ?

Michel RENOU, Romain SORDELLO et Yorick REYJOL

© Pavel Klimenko - Adobe Stock

www.set-revue.fr



Sciences Eaux & Territoires

Article hors-série numéro 73 – 2021

Directeur de la publication : Philippe Mauguin

Comité éditorial : Stéphanie Gaucherand, Véronique Gouy, Alain Hénaut, Ghislain Huyghe, Emmanuelle Jannès-Ober, Nicolas de Menthière, Delphine Mézière, Sébastien Michel, Thierry Mougey et Michel Vallance

Coordination éditoriale : Sabine Arbeille

Secrétariat de rédaction, mise en page et suivi d'édition : Valérie Pagneux

Infographie : Françoise Peyriguer

Conception de la maquette : CBat

Contact édition et administration : INRAE-DipSO

1 rue Pierre-Gilles de Gennes – CS 10030

92761 Antony Cedex

Tél. : 01 40 96 61 21 – Fax : 01 40 96 61 64

E-mail : set-revue@inrae.fr

Numéro paritaire : 0511 B 07860 – Dépôt légal : à parution – N°ISSN : 2109-3016

Photo de couverture : © Pavel Klimenko - Adobe Stock

INRAE

La biologie de la conservation doit-elle prendre en compte les paysages odorants ?

Les organismes vivants et la matière organique en décomposition libèrent dans l'atmosphère une grande diversité de composés organiques créant ainsi des paysages olfactifs servant de repères aux espèces au sein de leur milieu. Mais de nos jours, les activités humaines produisent elles-aussi d'innombrables composés odorants sans que nous n'y prenions nécessairement garde du fait de notre faible utilisation de l'odorat. Ces modifications anthropiques des paysages odorants affectent-elles le fonctionnement des écosystèmes ? Le cas échéant, comment est-il possible d'y remédier ?

La nature des paysages odorants et le rôle des odeurs dans le fonctionnement des écosystèmes

On regroupe sous le terme de BVOCs (pour « *Biogenic Volatile Organic Compounds* ») les divers composés organiques naturellement libérés dans l'atmosphère par les organismes vivants ou la matière organique en décomposition. Plantes et microorganismes sont les principaux producteurs de BVOCs dans les écosystèmes continentaux. Leur production est liée à plusieurs fonctions physiologiques : chez les végétaux supérieurs, l'émission de BVOCs est un facteur de résistance aux stress abiotiques (oxydatif, thermique) ou aux attaques de pathogènes. Pour les seuls dérivés terpéniques, si communs dans les arômes floraux, on estime à plus de soixante mille le nombre de composés différents issus de sources naturelles.

Une espèce donnée ne perçoit qu'une fraction des BVOCs présents dans son environnement, en fonction du répertoire de récepteurs olfactifs dont elle est dotée. Chaque espèce possède ainsi son « paysage olfactif » correspondant à sa propre expérience sensorielle de l'environnement (photo 1).

Les êtres vivants extraient des informations de leur paysage olfactif. En effet, une majorité de BVOCs sont impliqués dans des relations intra-spécifiques ou inter-spécifiques. Ces composés olfactifs « informatifs » sont alors qualifiés de « sémiachimiques », les plus connus étant les phéromones. Ils permettent à un animal de trouver et reconnaître une ressource (alimentaire ou reproductive) ou à une plante angiosperme d'attirer des pollinisateurs. C'est ainsi que les oiseaux de mer que sont les pétrels s'avèrent capables de repérer les zones poissonneuses au large des océans grâce au diméthyl sulfide émis par le phytoplancton. La communication olfactive joue ainsi un très grand rôle dans le fonctionnement d'un écosystème.

Les paysages olfactifs restent très dynamiques car ils sont brassés par les mouvements de l'air, eux-mêmes liés au climat local et à la topographie. Ils varient également au rythme des saisons, de l'alternance des jours et des nuits, selon les cycles biologiques des organismes émetteurs, ou encore sous l'effet d'événements naturels exceptionnels (incendies, par exemple).



© C. Tailleux - INRAE

❶ Dans un paysage donné, formé de différents habitats (ici un habitat de type « garrigue occidentale »), de multiples odeurs s'entremêlent dont la perception sensorielle dépend de chaque espèce, formant ainsi son « paysage olfactif ». Pour un panorama des habitats naturels et semi-naturels présents sur le territoire, consulter le référentiel national HABREF de l'Inventaire national du patrimoine naturel (INPN) : <https://inpn.mnhn.fr/telechargement/referentiels/habitats> En revanche la diversité des paysages olfactifs qui leur correspondent est très mal connue.

Les activités humaines modifient les paysages olfactifs

Les activités industrielles et agricoles produisent de nombreux composés volatils

Les activités industrielles et agricoles génèrent beaucoup de composés organiques volatils, que l'on appelle des AVOCs, le A signifiant ici « Anthropogenic » par contraste avec les Biogenic-VOCS évoqués précédemment. L'industrie énergétique, l'industrie chimique, l'industrie du bois, du papier et de la viscosité, l'élevage et l'agriculture, les industries agroalimentaires ou encore les activités de traitement des déchets sont les principaux secteurs concernés.

Ces activités peuvent libérer des molécules organiques qui n'existent pas à l'état naturel dans l'environnement. Elles peuvent aussi produire certaines molécules naturellement émises par les organismes vivants mais libérées en telles quantités qu'elles dépassent les capacités d'élimination des écosystèmes. L'éthanol, par exemple, est l'un des composés les plus émis par les activités agro-alimentaires.

Ces effluents sont souvent déjà qualifiés de pollution odorante, mais il est intéressant de constater que c'est lorsque leur perception par l'homme représente une nuisance, ce point de vue anthropocentré traduisant bien le fait que la notion d'odeur est organisme-dépendante. Outre ces effets sensoriels, la toxicité physiologique de certains AVOCs est reconnue. Ainsi, les hydrocarbures aromatiques polycycliques (HAP) sont sur les listes de l'Organisation mondiale de la santé (OMS) pour leurs effets mutagènes et cancérigènes. En revanche, concer-

nant la faune et la flore sauvage, l'impact des AVOCs dans des paysages odorants naturels n'a été que très peu, voire pas du tout, analysé. On ne dispose que de quelques exemples, comme le fait que la présence de fongicide (issu des traitements phytosanitaires) peut diminuer la capacité de bourdons à localiser une source de nourriture.

La pollution atmosphérique diminue l'efficacité de la communication chimique

Les transports, les industries chimiques, les raffineries, la combustion d'énergies fossiles riches en soufre, libèrent dans l'atmosphère des quantités importantes d'oxydes d'azote (NO_x) ou de dioxyde de soufre (SO_2). Ces gaz contribuent à la formation par photolyse de dérivés réactifs de l'oxygène (appelés ROS pour « Reactive Oxygen Species ») comme l'ozone (O_3), les radicaux nitrates (NO_3) ou hydroxyl (OH).

Ces polluants affectent la photosynthèse, la fixation du carbone et des éléments nutritifs du sol. La pollution de l'air peut également altérer les habitats, notamment en acidifiant les sols (pluies acides). Les concentrations importantes de gaz phytotoxiques (SO_2 , NO_2 , O_3) des grandes métropoles, affectent le rendement des plantes cultivées dans les zones agricoles périurbaines. Des expositions aiguës à des pics de pollution souvent couplées à des phases de canicules provoquent des réponses de stress chez les plantes dont elles se protègent en modifiant leurs émissions de BVOCs. Chez l'homme, la pollution de l'air est responsable de graves atteintes aux systèmes respiratoire et cardiovasculaire, aussi un nombre croissant d'études s'intéressent aux dysfonctionnements du système olfactif provoqués par la pollution.

► Il est vraisemblable que la faune sauvage soit également vulnérable vis-à-vis de ces atteintes à sa santé, ou victime de troubles plus spécifiques des comportements olfactifs, mais les données font défaut.

En outre, les ROS émis depuis les zones urbanisées ou industrialisées sont rapidement transportés dans les zones moins anthropisées où ils interagissent avec les BVOCs naturels pour former une grande diversité de dérivés oxygénés très réactifs et ainsi contribuer à des pics d'ozone en été dans des zones peu anthropisées. L'augmentation croissante des concentrations de ROS dans l'atmosphère diminue fortement la durée de vie des BVOCs, et donc la distance à laquelle ils peuvent être détectés. L'arôme initial d'une fleur peut se trouver rapidement modifié en présence de ROS. Des essais sur l'abeille confirment la perte de reconnaissance d'un mélange de terpènes à la suite de la disparition de certains de ses constituants. Enfin, les produits de réaction des BVOCs avec les ROS peuvent à leur tour réagir pour former une diversité de dérivés volatils dont l'activité biologique est mal connue.

Un appauvrissement global des paysages olfactifs

L'homme modifie également indirectement les paysages odorants par son action globale sur l'occupation du sol et les milieux naturels. La monoculture sur de grands espaces, la déforestation, l'introduction de plantes exotiques modifient la composition floristique des paysages, souvent en les appauvrissant. Bien que cet aspect n'ait pas été évalué, ce fort remaniement de communautés végétales sources de BVOCs induit nécessairement des modifications profondes des paysages odorants. La simplification des paysages olfactifs pourrait ainsi contribuer à la vulnérabilité des plantes cultivées dans les systèmes de production intensive car les insectes se nourrissant des plantes cultivées trouvent plus facilement leurs plantes-

📍 Les antennes des insectes sont leur principal organe de l'olfaction. Elles leur permettent de communiquer entre eux ou de trouver une source de nourriture. Chez les Coléoptères longicornes comme ce Lepture fauve (*Stictoleptura fulva*, famille des *Cerambycidae*), elles sont particulièrement longues, dépassant souvent la longueur du corps.



© M. Renou - INRAE

hôtes dans ces environnements sensoriels très simplifiés que lorsque les odeurs de plusieurs espèces végétales se mêlent. Enfin, le changement climatique affecte indirectement les paysages odorants notamment parce que les plantes ajustent leur métabolisme et leurs voies de biosynthèse des BVOCs en réaction aux variations du climat. Il est cependant difficile de mesurer ces changements au niveau des paysages, car toutes les plantes ne réagissent pas de la même façon et les effets conjoints des différents facteurs ne sont pas linéaires.

Quels impacts sur le comportement des organismes et le fonctionnement des écosystèmes ?

Il est tentant de considérer que la perte des signaux olfactifs n'est qu'un effet collatéral, moins impactant que la disparition d'un habitat ou la contamination par des substances toxiques. Or, ce point de vue est trop anthropocentré, la majorité des animaux utilisant le sens de l'olfaction pour s'alimenter, échapper aux prédateurs ou trouver un partenaire (photo 📍). La perturbation des paysages olfactifs agit ainsi à travers plusieurs mécanismes.

La pollution perturbe le développement et le fonctionnement du système olfactif

Si l'impact de la pollution de l'air sur l'olfaction chez l'homme est devenu un thème majeur de recherche, la connaissance est très limitée pour les autres animaux. Quelques travaux concernent l'abeille domestique ou d'autres *Apidae* pollinisateurs. Par exemple, une réduction des performances dans des procédures d'apprentissage olfactif après une exposition à des émanations de combustion de fuel a été observée au laboratoire chez l'abeille domestique. Aussi, une exposition à des stades sensibles du développement des organismes peut-elle affecter l'ontogenèse du système olfactif. Le système olfactif est généralement très plastique et les effets de la pollution olfactive sur l'expression des gènes de l'olfaction ont été observés en laboratoire chez les rongeurs. Les conditionnements olfactifs sont très efficaces et les animaux répondent différemment aux stimuli auxquels ils ont été pré-exposés. Ces modifications comportementales s'accompagnent de remaniements au sein du système nerveux de rongeurs ou d'insectes. Ces résultats ayant été obtenus au laboratoire, il est difficile d'extrapoler aux conditions naturelles où les expositions sont très variables en intensité et en durée, mais cela reste une hypothèse plausible.

Un bruit de fond olfactif qui masque des signaux olfactifs naturels

On parle de « masquage » lorsque l'intensité du facteur polluant couvre le signal olfactif naturel et empêche sa détection. Dans la nature, les insectes sont naturellement exposés à des environnements odorants où phéromones et odeurs environnementales se mélangent. La spécificité de leurs récepteurs olfactifs, couplée à un codage neuronal efficace, leur permet d'extraire les informations utiles dans ces conditions difficiles. Cependant, les différentes activités humaines industrielles et agricoles peuvent augmenter de manière importante la concentration de certains VOCs (AVOCs et BVOCs) créant alors un « bruit de fond olfactif » trop prégnant. Ainsi, l'acide humique, un

constituant naturellement présent dans les écosystèmes d'eau douce résultant de la dégradation de la matière organique, voit ses concentrations fortement augmenter dans les rivières qui reçoivent des eaux usées non traitées et des déchets agricoles. Les femelles du poisson *Xiphophorus birchmanni* sont beaucoup moins sélectives vis-à-vis des odeurs de leurs mâles dans l'eau de rivières polluées où les concentrations en acide humique peuvent atteindre 200 mg/l.

Tromper et égarer

Il y a confusion quand l'organisme répond aux émissions d'AVOCs comme il le ferait à un signal écologiquement pertinent dans son milieu et présente alors une réponse mal adaptée. Ce phénomène est délibérément utilisé dans les stratégies dites de « confusion sexuelle » pour lesquelles on a recours à des diffuseurs de phéromones de synthèse qui génèrent et entretiennent de fortes concentrations de phéromones au sein des cultures à protéger, afin d'éloigner les papillons ou des mouches qui s'en nourrissent. Les mâles volent ainsi en suivant de fausses pistes et ne parviennent plus à localiser les femelles pour les féconder. Ainsi, on peut aisément concevoir que de fortes concentrations de polluants olfactifs puissent tromper et égarer des organismes à la recherche de nourriture ou de partenaires sexuels, ou saturer leur système olfactif qui répondrait alors beaucoup moins bien aux stimuli naturels.

Odeurs et stress physiologiques

Les stimuli olfactifs sont bien connus pour leurs capacités à interagir avec les circuits de l'émotion et le système de récompense. Ces effets sur l'humeur ou le stress peuvent en retour affecter la valeur sélective de l'individu en interagissant avec de nombreuses fonctions physiologiques et le système endocrine. Chez les animaux d'élevage, une grande attention a été portée à l'identification de phéromones d'apaisement pour atténuer les effets négatifs du confinement et abaisser l'agressivité. Chez l'homme, la présentation d'odeurs associées à des stimuli caractéristiques d'un environnement naturel (photo d'une forêt + chant d'oiseau + odeur d'herbe) réduit significativement le stress. Même si les circuits de l'émotion n'existent vraisemblablement que chez les vertébrés, les odeurs associées de manière innée à des signaux de danger provoquent des réponses physiologiques coûteuses et une réallocation des ressources chez les arthropodes (phéromone d'alarme) ou même les plantes (signaux de stress). L'exposition prolongée à des environnements olfactivement dégradés pourrait donc s'avérer très perturbante pour les organismes qui les peuplent. On peut citer à ce propos la perception par le gibier d'odeurs humaines et canines particulièrement fortes lors des périodes de chasse et sources de stress intense.

Intervenir sur et pour les paysages olfactifs dans le cadre des politiques de conservation ?

Améliorer notre connaissance des paysages olfactifs

Une protection des paysages olfactifs naturels nécessiterait tout d'abord de mieux les connaître. Nous connaissons les émissions volatiles d'un nombre non négligeable d'espèces de végétaux supérieurs. Une typologie des pay-

sages odorants pourrait alors être créée en se basant sur la composition des communautés d'espèces composant les milieux naturels. Pour cela, l'occupation du sol et la classification des formations végétales telles que répertoriées dans le référentiel national des habitats naturels (HABREF) de l'inventaire national du patrimoine naturel (INPN) pourraient être utilisées. La contribution des microorganismes présents dans les sols et les litières devrait aussi être prise en compte. Le savoir-faire existe pour mesurer ensuite les émissions de BVOCs au-dessus des formations végétales (prairies, forêts, champs cultivés, etc.).

Par ailleurs, à ce jour, nous ne disposons pas d'outil permettant d'évaluer la « qualité » d'un paysage odorant. Une meilleure évaluation des pollutions olfactives et des risques associés permettrait d'établir des cartes de risques à l'échelle d'un territoire donné. De telles cartes ont été produites pour la cité de New York au dix-neuvième siècle, décrivant les cônes de vents en aval des industries productrices de nuisances olfactives.

Limiter les émissions de composés organiques volatils

Éviter/limiter les pollutions par des techniques de traitement des effluents est possible. Les normes existent vis-à-vis des COVs et des solvants. Réduire les émissions des AVOCs est en convergence avec les objectifs de santé humaine et de protection de l'environnement mais les seuils des effets sensoriels étant généralement plus bas (< ppb) que les seuils de toxicité physiologique, on peut se demander si les normes existantes sont suffisantes. Les mesures d'impact sont nécessaires dans et autour des zones à protéger car les odeurs « voyagent » au gré des vents et de la topographie des paysages.

Désodoriser les émissions est souvent coûteux. En revanche, diminuer l'exposition des zones à protéger peut se faire par l'aménagement du paysage. Les haies brise-vents contribuent à limiter les fortes concentrations de COV (autour des bâtiments d'élevage intensif en particulier) en détournant les vents vers les couches plus hautes de l'atmosphère. On ne connaît pas l'impact des murs anti-bruit ou des tranchées sur le transfert des polluants vers les espaces « naturels » traversés par de grandes voies de circulation. En revanche, le masquage des odeurs désagréables par nébulisation d'odeurs masquantes paraît inadapté à la conservation tant que l'on n'en connaît pas les effets sensoriels sur la faune et la flore sauvages.

Les odeurs comme outil de génie écologique

En protection des cultures, les odeurs font partie des techniques de contrôle biologique des arthropodes se nourrissant sur les plantes cultivées. La confusion sexuelle par application de phéromones de synthèse dans les champs ou les vergers empêche la reproduction des insectes que l'on cherche à éloigner des cultures (ex. : mouches des fruits). Des répulsifs basés sur les odeurs de leurs prédateurs ont aussi été testés pour dissuader les cervidés d'attaquer les plantations de jeunes arbres. La stratégie « push and pull » permet d'éloigner les herbivores de cultures à protéger pour les cantonner sur des plantes « pièges » moins sensibles à leurs attaques. L'usage d'attractifs ou de répulsifs permet ainsi de contrôler une espèce donnée avec un faible risque d'impact sur les espèces non cibles.

► Cette manipulation des odeurs pourrait être appliquée à la biologie de la conservation, dans les écosystèmes naturels, bien qu'elle puisse soulever des questions éthiques par son caractère « interventionniste ». Elle pourrait potentiellement servir à favoriser la reproduction d'une espèce protégée ou à limiter la colonisation par des espèces exotiques envahissantes en les dirigeant vers des endroits ciblés. Planter des espèces en fonction de leur intérêt sensoriel dans les espaces naturels à vocation récréative pourrait aussi être envisagé pour entretenir le paysage odorant dans les milieux dégradés (ex. : en ville). Mais la prudence est de rigueur en la matière pour éviter l'introduction de plantes invasives ou des plantes « pièges », très attractives pour les insectes mais au final peu nutritives (exemple du buddléia). Enfin, des odeurs peuvent être manipulées pour guider la faune vers les ouvrages de franchissement sécurisé destinés à diminuer le risque de collision avec les véhicules. C'est ainsi qu'au Québec, les passages inférieurs pour la grande faune sont parfois « rendus attractifs » par dépôt de crottes de l'espèce dont on souhaite favoriser la traversée (élastes en l'occurrence). À l'inverse, des odeurs « répulsives » peuvent être disséminées aux abords des routes non sécurisées pour en éloigner la faune sauvage.

Identifier et préserver une « trame olfactive »

En 2007, la France impulsait la politique publique Trame verte et bleue destinée à limiter la perte et la fragmentation des habitats provoquées par les activités humaines. Les motivations visaient essentiellement les éléments « physiques » du paysage, tels que les infrastructures de transport, l'imperméabilisation du sol, les barrages hydrauliques. Depuis, l'amélioration des connaissances scientifiques a permis d'élargir cette notion de trame à des sources immatérielles de fragmentation. Ainsi, la dégradation des habitats nocturnes et l'effet barrière causés par la lumière artificielle ont motivé l'émergence d'une trame noire en plein développement actuellement en France. La pollution sonore peut également

générer une fragmentation entre populations en masquant la communication acoustique et en perturbant les déplacements, ce qui fait naître depuis peu la nécessité d'une trame blanche formée de continuités écologiques silencieuses. En revanche, la dégradation des paysages olfactifs a été pratiquement oubliée, hormis lorsqu'elle impacte notre odorat en milieu urbain. Les risques de perturbation du fonctionnement des écosystèmes liés à la pollution atmosphérique ou aux émissions de VOCs sont pourtant bien documentés. Cet article souligne l'importance des repères olfactifs pour les animaux à l'échelle du paysage et en corollaire l'impact des odeurs anthropiques sur ces paysages odorants. La nécessité d'une trame dépourvue d'odeurs anthropiques prend alors tout son sens, afin de préserver l'intégrité des odeurs écologiquement importantes dans des espaces contigus. Le chantier est vaste et nous encourageons à approfondir ces réflexions, pour envisager l'identification, la préservation et la restauration d'une trame olfactive et plus largement pour mieux prendre en compte les paysages olfactifs dans la protection de la biodiversité. ■

Les auteurs

Michel RENO

INRAE, Institut d'écologie et des sciences de l'environnement de Paris
route de Saint-Cyr, 78026 Versailles Cedex, France.
✉ michel.renou@inrae.fr

Romain SORDELLO

UMS 2006 Patrimoine Naturel OFB-CNRS-MNHN, Muséum national d'Histoire naturelle, CBNBP, 61 rue Buffon, CP 53, 75005 Paris, France.
✉ romain.sordello@mnhn.fr

Yorick REYJOL

UMS 2006 Patrimoine Naturel OFB-CNRS-MNHN, Muséum national d'Histoire naturelle, CBNBP, 61 rue Buffon, CP 53, 75005 Paris, France.
✉ yorick.reyjol@mnhn.fr

EN SAVOIR PLUS...

Sur la nature des paysages olfactifs

📖 CONCHOU, L., LUCAS, P., MESLIN, C., PROFFIT, M., STAUDT, M., RENO, M., 2019, Insect Odorscapes: From Plant Volatiles to Natural Olfactory Scenes, *Frontiers in Physiology*, vol. 10, art. 972, <https://dx.doi.org/10.3389/fphys.2019.00972>

Sur l'importance de la pollution sensorielle en général

📖 DOMINONI, D.M., HALFWERK, W., BAIRD, E., BUXTON, R.T., FERNÁNDEZ-JURICIC, E., FRISTRUP, K.M., MCKENNA, M.F., MENNITT, D.J., PERKIN, E.K., SEYMOUR, B.M., STONER, D.C., TENNESSEN, J.B., TOTH, C.A., TYRRELL, L.P., WILSON, A., FRANCIS, C.D., CARTER, N.H., BARBER, J.R., 2020, Why conservation biology can benefit from sensory ecology, *Nature Ecology & Evolution*, vol. 4(4): p. 502-511, <https://doi.org/10.1038/s41559-020-1135-4>

Sur la dégradation des arômes floraux par les polluants

📖 JÜRGENS, A., BISCHOFF, M., 2017, Changing odour landscapes: the effect of anthropogenic volatile pollutants on plant-pollinator olfactory communication, *Functional Ecology*, vol. 31, p. 56-64., <https://doi.org/10.1111/1365-2435.12774>

📖 FUENTES, J.D., CHAMECKI, M., ROULSTON, T.H., CHEN, B., PRATT, K.R., 2016, Air pollutants degrade floral scents and increase insect foraging times, *Atmospheric Environment*, vol. 214, p. 361-374, <https://doi.org/10.1016/j.atmosenv.2016.07.002>

Sur les cartes olfactives et la typologie des odorscapes : un exemple d'aménagement du territoire en urbanisme

📖 HENSHAW, V., 2013, Urban Smellscape - Understanding and Designing City Smell Environments, Taylor & Francis, New-York, 272 p., <https://doi.org/10.4324/9780203072776>

Sur la manipulation des odorscapes : un exemple appliqué et réussi, les stratégies push pull en protection des cultures

📖 COOK, S.M., KHAN, Z.R., PICKETT, J.A., 2007, The Use of Push-Pull Strategies in Integrated Pest Management, *Annual Review of Entomology*, vol. 52:1, p. 375-400, <https://doi.org/10.1146/annurev.ento.52.110405.091407>

RÉFÉRENCES BIBLIOGRAPHIQUES COMPLÉMENTAIRES

La pollution sensorielle : un impact important sur la faune

HALFWERK, W., SLABBEKOORN, H., 2015, Pollution going multimodal: the complex impact of the human-altered sensory environment on animal perception and performance, *Biology Letters*, vol. 11, n° 4, <https://doi.org/10.1098/rsbl.2014.1051>

La pollution atmosphérique menace les réseaux de pollinisation

GIRLING, R.D., LUSEBRINK, I., FARTHING, E., NEWMAN, T.A., POPPY, G.M., 2013, Diesel exhaust rapidly degrades floral odours used by honeybees, *Scientific Reports*, 3(1), art. 2779, <https://doi.org/10.1038/srep02779>

JÜRGENS, A., BISCHOFF, M., 2017, Changing odour landscapes: the effect of anthropogenic volatile pollutants on plant–pollinator olfactory communication, *Functional Ecology*, vol. 31, n° 1, p. 56-64, <https://doi.org/10.1111/1365-2435.12774>

LEONARD, R.J., PETTIT, T.J., IRGA, P., MCARTHUR, C., HOCHULI, D.F., 2019, Acute exposure to urban air pollution impairs olfactory learning and memory in honeybees, *Ecotoxicology*, 28(9), p. 1056-1062, <https://doi.org/10.1007/s10646-019-02081-7>

MCFREDERICK, Q.S., KATHILANKAL, J.C., FUENTES, J.D., 2008, Air pollution modifies floral scent trails, *Atmospheric Environment*, vol. 42, n° 10, p. 2336-2348, <https://doi.org/10.1016/j.atmosenv.2007.12.033>

La pollution chimique affecte la communication dans les milieux aquatiques

FISHER, H.S., WONG, B.B.M., ROSENTHAL, G.G., 2006, Alteration of the chemical environment disrupts communication in a freshwater fish, *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, vol. 273, n° 1591, p. 1187-1193, <https://doi.org/10.1098/rspb.2005.3406>

Une manipulation réussie des paysages odorants : la confusion sexuelle en verger

WITZGALL, P., STELINSKI, L., LARRY GUT, L., THOMSON, D., 2008, Codling Moth Management and Chemical Ecology, *Annual Review of Entomology*, vol. 53, p. 503-522, <https://doi.org/10.1146/annurev.ento.53.103106.093323>

Le suivi de la composition des paysages odorants : un outil pour le bilan santé des écosystèmes

JANSEN, R.M.C., WILDT, J., KAPPERS, I.F., BOUWMEESTER, H.J., HOFSTEE, J.W., VAN HENTEN, E.J., 2011, Detection of Diseased Plants by Analysis of Volatile Organic Compound Emission, *Annual Review of Phytopathology*, vol. 49(1), p. 157-174, <https://doi.org/10.1146/annurev-phyto-072910-095227>

KELSEY, R.G., GALLEGRO, D., SÁNCHEZ-GARCÍA, F.J., PAJARES, J.A., 2014, Ethanol accumulation during severe drought may signal tree vulnerability to detection and attack by bark beetles, *Canadian Journal of Forest Research*, vol. 44(6), p. 554-561, <https://doi.org/10.1139/cjfr-2013-0428>

Décrire la complexité des paysages odorants et la richesse des interactions qu'ils supportent

SCHALLHART, S., RANTALA, P., NEMITZ, E., TAIPALE, D., TILLMANN, R., MENDEL, T.F., LOUBET, B., GEROSA, G., FINCO, A., RINNE, J., RUUSKANEN, T.M., 2016, Characterization of total ecosystem-scale biogenic VOC exchange at a Mediterranean oak–hornbeam forest, *Atmospheric Chemistry and Physics*, vol. 16, p. 7171-7194, <https://doi.org/10.5194/acp-16-7171-2016>

VIVALDO, G., MASI, E., TAITI, C., CALDARELLI, G., MANCUSO, S., 2017, The network of plant volatile organic compounds, *Scientific Reports*, 7, Art. 11050, <https://doi.org/10.1038/s41598-017-10975-x>

IV. Synthèse et conclusion du chapitre 3

Ce chapitre regroupe plusieurs travaux de synthèses bibliographiques sur les effets des émissions sensorielles anthropiques sur la faune.

La carte systématique sur les effets du bruit montre que la connaissance sur ce sujet - parfois considéré comme émergent - est dense même si elle est extrêmement hétérogène selon les taxons ou les types de bruits. Les deux revues associées à cette carte, sur les bruits récréatifs et les bruits des éoliennes, ont mis en évidence des premières tendances d'impacts négatifs sur la distribution, la communication acoustique ou la physiologie.

En ce qui concerne la lumière artificielle, la revue menée sur les mammifères terrestres européens a collecté une quarantaine d'articles divisés en 448 cas qui forment 4 grands *clusters* sur : 1/ l'effet d'une modification de la photopériode, à travers des expériences *ex-situ* ; 2/ l'impact de la lumière artificielle sur les petits mammifères, à travers des expériences *ex-situ* ; 3/ l'impact des éclairages extérieurs, à travers des expériences *in-situ* ; 4/ l'effet de la pollution lumineuse globale via des études observationnelles.

Sur l'ensemble de ces *clusters*, nous constatons que la lumière artificielle est susceptible d'avoir des effets négatifs sur les rythmes biologiques, l'activité, la physiologie ou l'occurrence.

Le travail sur les rapaces nocturnes a généré 75 documents nous donnant un regard sur deux pollutions sensorielles lumineuses (54 cas) et sonore (51 cas) pour 46 espèces. Des premiers enseignements ont pu être tirés. Notamment, concernant la pollution lumineuse, les impacts semblent diverger en fonction du régime alimentaire des oiseaux : la lumière artificielle ne bénéficie manifestement pas aux espèces se nourrissant de rongeurs (qui fuient la lumière la nuit), alors qu'elle profite aux espèces insectivores dont les proies sont concentrées dans les lampadaires (schéma déjà connu pour les chauves-souris). Le bruit quant à lui diminue globalement l'activité vocale et le succès de chasse, probablement par un effet de masquage.

Pour les odeurs, il ressort - dans la limite des connaissances actuelles peu nombreuses - que la perturbation anthropique des paysages olfactifs est susceptible d'agir à travers plusieurs mécanismes :

- elle peut perturber le développement et le fonctionnement des systèmes olfactifs, par exemple en réduisant les capacités d'apprentissage olfactif des animaux notamment lors d'expositions à des stades sensibles du développement.
- elle peut créer un effet de masquage lorsque l'intensité du facteur polluant couvre le signal olfactif naturel, ce qui empêche alors la détection de ce dernier par un animal qui passe ainsi à côté d'un partenaire, d'une proie, d'un prédateur.
- elle peut tromper ou égarer des individus à la recherche de nourriture ou de partenaires sexuels, engendrant alors des réponses inadaptées, ou saturer leur système olfactif qui répondrait alors beaucoup moins bien aux stimuli naturels.

Chapitre 3

- elle engendre un stress physiologique car les stimuli olfactifs interagissent avec les circuits de l'émotion et le système de récompense. Ces effets sur l'humeur ou le stress peuvent en retour affecter la valeur sélective de l'individu en interagissant avec de nombreuses fonctions physiologiques et le système endocrine.

Comme ce sujet est totalement inexploré pour l'instant une figure supplémentaire de synthèse qui n'est pas incluse dans l'article a été produite pour illustrer ces impacts potentiels ou avérés des odeurs anthropiques (Figure 3.F6).

Dans le même temps, des lacunes de connaissances ressortent de tous ces travaux. Certains groupes d'espèces font l'objet de peu d'études pour l'instant. Les deux revues sur les rapaces nocturnes et les mammifères révèlent qu'un faible nombre d'espèces bénéficie de plusieurs études permettant une vision plus globale sur plusieurs *outcomes*. Les effets du bruit ont aussi été peu étudiés sur certains groupes biologiques - comme les invertébrés. De même, certaines sources de bruits (comme les bruits routiers) sont très étudiées et d'autres beaucoup moins (comme les bruits récréatifs). Par ailleurs, nous avons mis en évidence aussi des faiblesses dans la robustesse des études existantes. Sans réaliser d'analyse critique telle que préconisée par la CEE (conduisant à noter chaque article pour son niveau de biais global) nous avons extrait des données des études dans les différentes revues (bruits récréatifs, bruits éoliens, mammifères terrestres, rapaces nocturnes) ce qui donne des indications sur les protocoles mis en place par les auteurs. Nous pouvons ainsi constater certaines limites concernant les types de protocole (gradients ou une seule comparaison vs double comparaison) ou sur la mesure de la population ou de l'exposition. Les facteurs confondants apparaissent également faiblement pris en compte (par exemple, les bruits naturels qui pourraient amplifier ou masquer les effets des bruits d'origine humaine sont très rarement considérés).

En conclusion, les cartes et revues développées dans ce chapitre nous ont conféré un point de vue beaucoup plus large sur les impacts des pressions sensorielles, en complément du chapitre 2. Au plan méthodologique, les cartes et revues apparaissent comme des outils pertinents et rigoureux pour mettre en évidence des impacts, identifier ce qui connu et ce qu'il ne l'est pas, tout en nuanciant la robustesse des résultats existants. Ces outils, déjà en plein essor depuis une dizaine d'années, devraient continuer à se développer dans le domaine de l'écologie en réponse au besoin grandissant d'expertise. Notons qu'en contrepartie ces outils sont chronophages, impliquant parfois des adaptations de la méthode officielle en fonction des moyens disponibles et du but recherché, ce qui ne pose pas de problème tant que la transparence est garantie (méthode, décisions prises).

Sur l'ensemble de ce chapitre, nous constatons que les effets négatifs des stimuli artificiels ne sont pas systématiques mais incontestablement ils existent. Cela donne donc du crédit à la reconnaissance de ces émissions comme polluants sensoriels altérant le fonctionnement des réseaux écologiques. Si l'état des connaissances reste lacunaire lorsque l'on regarde certains aspects particuliers (certains taxons, certains types de bruits, odeurs, etc.), la connaissance est suffisante pour considérer qu'une action est nécessaire. Nous allons donc interroger les modalités d'intégration de ces pollutions sensorielles dans les trames écologiques à travers le chapitre 4.

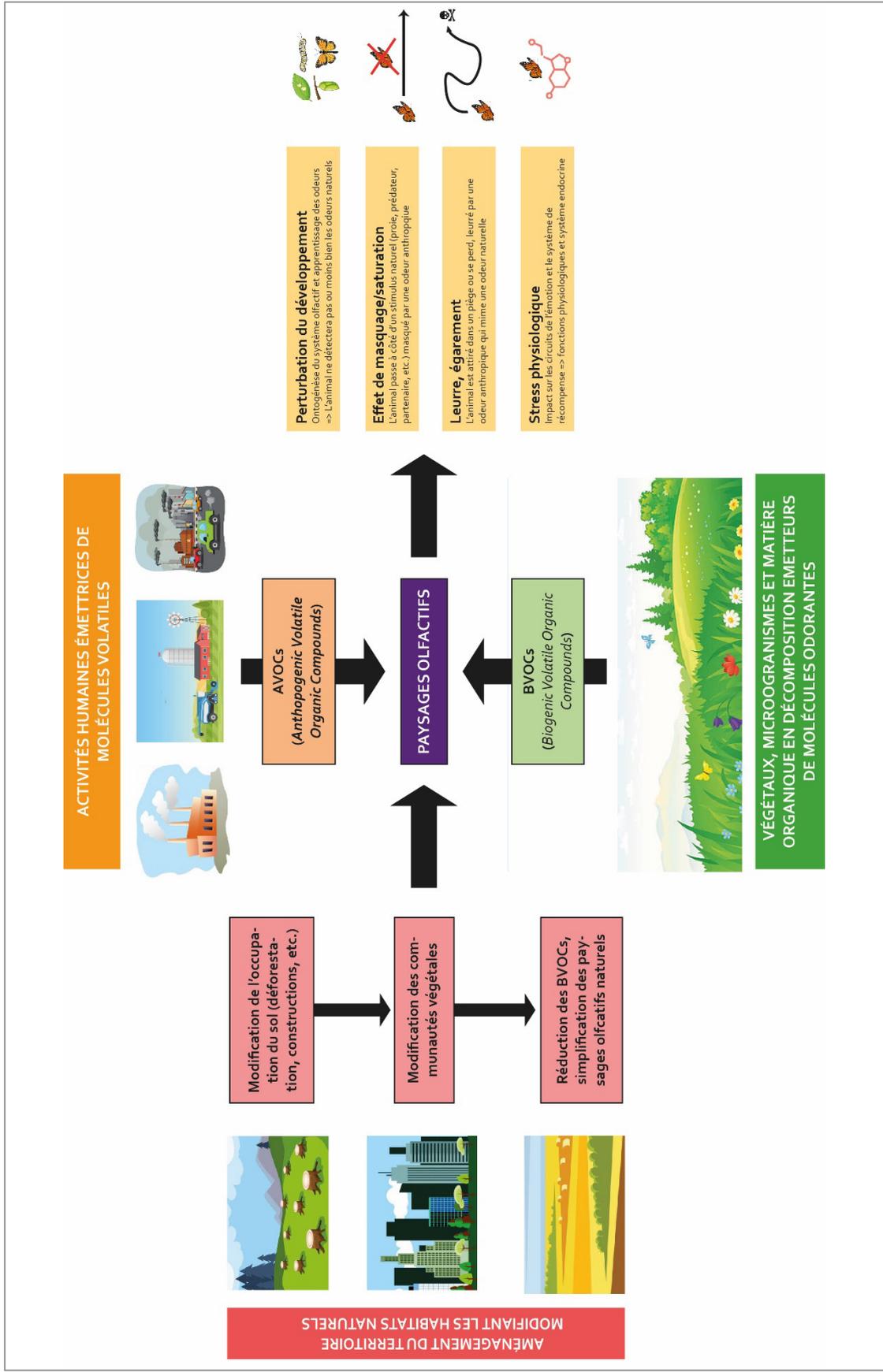


Figure 3.F6 : La perturbation anthropique des paysages olfactifs est susceptible d'agir à travers plusieurs mécanismes
 Crédit : Romain Sordello d'après Renou et al., 2021

Résumé du chapitre 3

Ce chapitre mobilise les revues de littérature et en particulier les cartes et les revues systématiques pour mieux comprendre les impacts des polluants sensoriels sur la faune.

Une carte systématique sur les effets du bruit a été réalisée et a montré que la connaissance sur ce sujet - parfois estimé comme émergent - est dense même si elle est extrêmement hétérogène selon les taxons ou les types de bruits. Deux revues associées à cette carte ont été menées, sur les activités récréatives et les éoliennes, deux sources de bruits rarement considérées alors qu'elles sont amenées à se développer dans les années à venir. Les résultats, pour le moment exploratoires et provisoires dans l'attente de nouvelles recherches, ont mis en évidence des premières tendances d'impacts négatifs sur la distribution, la communication acoustique ou la physiologie.

Deux autres revues ont été conduites, l'une sur l'impact de la lumière artificielle sur les mammifères terrestres européens et l'autre sur l'impact de la lumière et du bruit sur les rapaces nocturnes. Nous avons obtenu un panorama de la littérature et tiré des premiers enseignements. Sur les mammifères, nous avons constaté que la lumière artificielle est susceptible d'avoir des effets négatifs sur les rythmes biologiques, l'activité, la physiologie ou l'occurrence. Sur les rapaces nocturnes, la pollution lumineuse semble impacter différemment les espèces en fonction de leur régime alimentaire (répulsion des rongeurs vs attraction des insectes). Le bruit, quant à lui, diminue globalement l'activité vocale et le succès de chasse, probablement par un effet de masquage.

Pour les odeurs, il ressort - dans la limite des connaissances actuelles peu nombreuses - que la perturbation anthropique des paysages olfactifs est susceptible d'agir à travers plusieurs mécanismes : perturbation du développement et du fonctionnement des systèmes olfactifs, effet de masquage, effet de leurre, stress physiologique.

Sur l'ensemble de ces travaux nous avons pu identifier des manques de connaissances et nous avons aussi discuté de la robustesse des études existantes. Malgré ces lacunes, il ressort que la connaissance est suffisante pour considérer qu'une action est nécessaire. Dans le chapitre suivant nous allons donc passer à la partie opérationnelle, en proposant des évolutions des réseaux écologiques et des politiques de trames associées, pour intégrer ces perturbations sensorielles. Nous mobiliserons pour cela l'ingénierie écologique.

Références citées

- ADEME. (2008). Impacts sanitaires du bruit généré par les éoliennes. État des lieux de la filière éolienne Propositions pour la mise en oeuvre de la procédure d'implantation (p. 124).
- ADEME. (2018). L'éolien en 10 questions (p. 13).
- Alaasam, V. J., Keehn, J. E., Durso, A. M., French, S. S., & Feldman, C. R. (2021). Ectoparasite Load Is Reduced in Side-Blotched Lizards (*Uta stansburiana*) at Wind Farms: Implications for Oxidative Stress. *Physiological and Biochemical Zoology*, 94(1), 35–49. <https://doi.org/10.1086/712100>
- Almpanidou, V., Tsapalou, V., Tsavdaridou, A. I., & Mazaris, A. D. (2020). The dark side of raptors' distribution ranges under climate change. *Landscape Ecology*, 35(6), 1435–1443. <https://doi.org/10.1007/s10980-020-01025-5>
- Alwis, N. S., Perera, P., & Dayawansa, N. P. (2016). Response of tropical avifauna to visitor recreational disturbances: A case study from the Sinharaja World Heritage Forest, Sri Lanka. *AVIAN RESEARCH*, 7. <https://doi.org/10.1186/s40657-016-0050-5>
- Baerwald, E. F., D'Amours, G. H., Klug, B. J., & Barclay, R. M. R. (2008). Barotrauma is a significant cause of bat fatalities at wind turbines. *Current Biology*, 18(16), R695–R696. <https://doi.org/10.drgzkr>
- Barré, K., Le Viol, I., Bas, Y., Julliard, R., & Kerbiriou, C. (2018). Estimating habitat loss due to wind turbine avoidance by bats: Implications for European siting guidance. *Biological Conservation*, 226, 205–214. <https://doi.org/10.1016/j.biocon.2018.07.011>
- Bednarz, P. A. (2021). Do Decibels Matter? A Review of Effects of Traffic Noise on Terrestrial Small Mammals and Bats. *Polish Journal of Ecology*, 68(4). <https://doi.org/10.3161/15052249PJE2020.68.4.005>
- Brieger, F., Kämmerle, J., Martschuk, N., Ortman, S., & Hagen, R. (2017). No evidence for a 'warning effect' of blue light in roe deer. *Wildlife Biology*, 2017(1), 1–5. <https://doi.org/10.2981/wlb.00331>
- Burger, J., & Gochfeld, M. (1998). Effects of ecotourists on bird behaviour at Loxahatchee National Wildlife Refuge, Florida. *Environmental Conservation*, 25(1), 13–21. <https://doi.org/10.1017/S0376892998000058>
- Buxton, R. T., McKenna, M. F., Mennitt, D., Fristrup, K., Crooks, K., Angeloni, L., & Wittemyer, G. (2017). Noise pollution is pervasive in U.S. protected areas. *Science*, 356(6337), 531–533. <https://doi.org/10.1126/science.aah4783>
- Cabrera-Cruz, S. A., Cervantes-Pasqualli, J., Franquesa-Soler, M., Muñoz-Jiménez, Ó., Rodríguez-Aguilar, G., & Villegas-Patracá, R. (2020). Estimates of aerial vertebrate mortality at wind farms in a bird migration corridor and bat diversity hotspot. *Global Ecology and Conservation*, 22, e00966. <https://doi.org/10.1016/j.gecco.2020.e00966>
- Cayuela, H., Quay, L., Dumet, A., Léna, J.-P., Miaud, C., & Rivière, V. (2017). Intensive vehicle traffic impacts morphology and endocrine stress response in a threatened amphibian. *Oryx*, 51(1), 182–188. <https://doi.org/10.1017/S0030605315000812>
- Ciach, M., & Fröhlich, A. (2019). Ungulates in the city: Light pollution and open habitats predict the probability of roe deer occurring in an urban environment. *Urban Ecosystems*, 22(3), 513–523. <https://doi.org/10.1007/s11252-019-00840-2>
- Cianchetti-Benedetti, M., Becciu, P., Massa, B., & Dell'Omo, G. (2018). Conflicts between touristic recreational activities and breeding shearwaters: Short-term effect of artificial light and sound on chick weight. *European Journal of Wildlife Research*, 64(2). <https://doi.org/10.1007/s10344-018-1178-x>
- d'Entremont, M. V. (2015). Movement patterns of nocturnal avian migrants at a wind energy project in northeast British Columbia [Doctor of Philosophy, University of Northern British Columbia]. <https://doi.org/10.24124/2015/bpgub1114>
- Davies, T. W., & Smyth, T. (2018). Why artificial light at night should be a focus for global change research in the 21st century. *Global Change Biology*, 24(3), 872–882. <https://doi.org/10/gc5jsj>
- DeVault, T. L., Seamans, T. W., & Blackwell, B. F. (2020). Frontal vehicle illumination via rear-facing lighting reduces potential for collisions with white-tailed deer. *Ecosphere*, 11(7). <https://doi.org/10.1002/ecs2.3187>

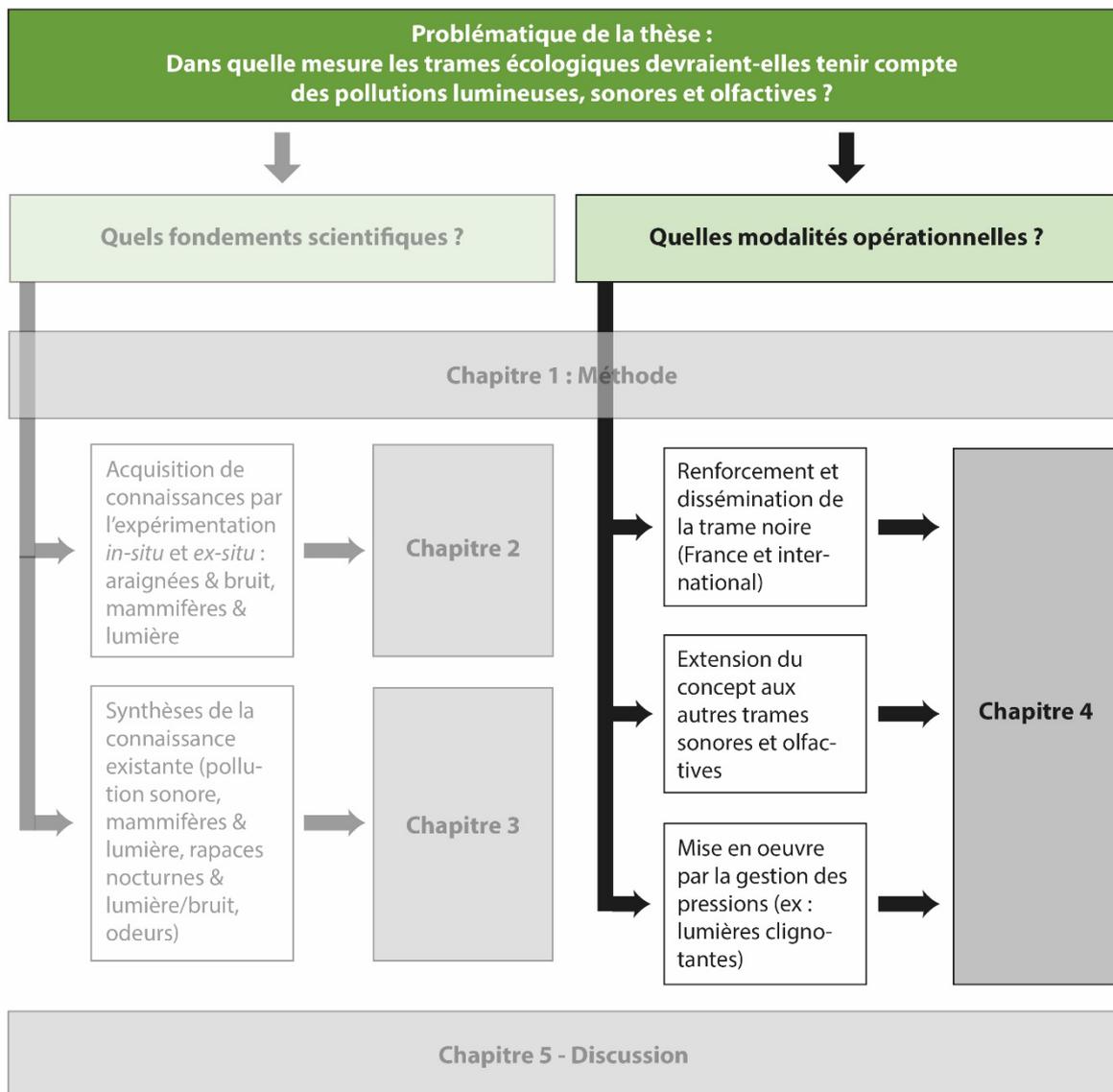
- Dhar, A., Naeth, M. A., Jennings, P. D., & Gamal El-Din, M. (2020). Perspectives on environmental impacts and a land reclamation strategy for solar and wind energy systems. *Science of The Total Environment*, 718, 134602. <https://doi.org/10.1016/j.scitotenv.2019.134602>
- Dickerson, A. L., Hall, M. L., & Jones, T. M. (2023). Effects of variation in natural and artificial light at night on acoustic communication: A review and prospectus. *Animal Behaviour*, 198, 93–105. <https://doi.org/10.1016/j.anbehav.2023.01.018>
- Ditmer, M. A., Stoner, D. C., & Carter, N. H. (2021). Estimating the loss and fragmentation of dark environments in mammal ranges from light pollution. *Biological Conservation*, 257, 109135. <https://doi.org/10.1016/j.biocon.2021.109135>
- Ditmer, M. A., Stoner, D. C., Francis, C. D., Barber, J. R., Forester, J. D., Choate, D. M., Ironside, K. E., Longshore, K. M., Hersey, K. R., Larsen, R. T., McMillan, B. R., Olson, D. D., Andreasen, A. M., Beckmann, J. P., Holton, P. B., Messmer, T. A., & Carter, N. H. (2021). Artificial nightlight alters the predator–prey dynamics of an apex carnivore. *Ecography*, 44(2), 149–161. <https://doi.org/10.1111/ecog.05251>
- Duquette, C. A., Loss, S. R., & Hovick, T. J. (2021). A meta-analysis of the influence of anthropogenic noise on terrestrial wildlife communication strategies. *Journal of Applied Ecology*, 58(6), 1112–1121. <https://doi.org/10.1111/1365-2664.13880>
- Falcón, J., Torriglia, A., Attia, D., Viénot, F., Gronfier, C., Behar-Cohen, F., Martinsons, C., & Hicks, D. (2020). Exposure to Artificial Light at Night and the Consequences for Flora, Fauna, and Ecosystems. *Frontiers in Neuroscience*, 14, 602796. <https://doi.org/10.3389/fnins.2020.602796>
- Gómez-Catasús, J., Barrero, A., Llusia, D., Iglesias-Merchan, C., & Traba, J. (2022). Wind farm noise shifts vocalizations of a threatened shrub-steppe passerine. *Environmental Pollution*, 303, 119144. <https://doi.org/10.1016/j.envpol.2022.119144>
- Guest, E. E., Stamps, B. F., Durish, N. D., Hale, A. M., Hein, C. D., Morton, B. P., Weaver, S. P., & Fritts, S. R. (2022). An Updated Review of Hypotheses Regarding Bat Attraction to Wind Turbines. *Animals*, 12(3), 343. <https://doi.org/10.3390/ani12030343>
- Haenn, T., & Thauront, M. (2017). Impact du bruit anthropique sur la faune. *Ecosphère*.
- Halfwerk, W., & Jerem, P. (2021). A Systematic Review of Research Investigating the Combined Ecological Impact of Anthropogenic Noise and Artificial Light at Night. *Frontiers in Ecology and Evolution*, 9, 765950. <https://doi.org/10.3389/fevo.2021.765950>
- Hamed, T. A., & Alshare, A. (2022). Environmental Impact of Solar and Wind energy- A Review. *Journal of Sustainable Development of Energy, Water and Environment Systems*, 10(2), 1–23. <https://doi.org/10.13044/j.sdewes.d9.0387>
- Hansen, C., & Hansen, K. (2020). Recent Advances in Wind Turbine Noise Research. *Acoustics*, 2(1), 171–206. <https://doi.org/10.3390/acoustics2010013>
- Henson, P., & Grant, T. A. (1991). The Effects of Human Disturbance on Trumpeter Swan Breeding Behavior. *Wildlife Society Bulletin (1973-2006)*, 19(3), 248–257. <https://www.jstor.org/stable/3782513>
- Holker, F., Wolter, C., Perkin, E. K., & Tockner, K. (2010). Light pollution as a biodiversity threat. *Trends in Ecology & Evolution*, 25(12), 681–682. <https://doi.org/10.1016/j.tree.2010.09.007>
- Ivanov, N. I., Boiko, I. S., & Shashurin, A. E. (2017). The Problem of High-Speed Railway Noise Prediction and Reduction. *Procedia Engineering*, 189, 539–546. <https://doi.org/10.1016/j.proeng.2017.05.086>
- Karp, D. S., & Guevara, R. (2011). Conversational Noise Reduction as a Win-Win for Ecotourists and Rain Forest Birds in Peru. *BIOTROPICA*, 43(1), 122–130. <https://doi.org/10.1111/j.1744-7429.2010.00660.x>
- Karp, D. S., & Root, T. L. (2009). Sound the stressor: How Hoatzins (*Opisthocomus hoazin*) react to ecotourist conversation. *BIODIVERSITY AND CONSERVATION*, 18(14), 3733–3742. <https://doi.org/10.1007/s10531-009-9675-6>
- Keehn, J. E., & Feldman, C. R. (2018). Predator attack rates and anti-predator behavior of side-blotched lizards (*Uta stansburiana*) at Southern California wind farms, USA. *Herpetological Conservation and Biology*, 13(1), 194–204. <https://www.scopus.com/inward/record.uri?eid=2-s2.0-85046269768&partnerID=40&md5=6c13287d7f7483398684514608baob7c>

- Knight, R., & Gutzwiller, K. (1995). *Wildlife and Recreationists: Coexistence through Management*.
- Krumm, B., Klump, G., Köppl, C., & Langemann, U. (2017). Barn owls have ageless ears. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, 284(1863), 20171584. <https://doi.org/10.1098/rspb.2017.1584>
- Landry, D. W. (2016). *IMPACTS OF RECREATIONAL AVIATION ON WILDLIFE: THE PHYSIOLOGICAL STRESS RESPONSE IN WHITE-TAILED DEER (Odocoileus virginianus) AND ASSOCIATED USER PERCEPTIONS* (p. 99) [Master Thesis]. University of Montana Missoula, MT.
- Lerdsuchat, P., Pradatsund, A., Pattanakia, S., & Utarasakul, T. (2017). Impact Assessment of Off-Road Activities for Sustainable Tourism Management in Khao Krajome, Thailand. *Journal of Environmental Science and Technology*, 10(4), 197–205. <https://doi.org/10/ggnc9m>
- Luo, Q., Song, Y., Hu, X., Zhu, S., Wang, H., & Ji, H. (2018). Effects of tourism disturbance on habitat quality and population size of the Chinese giant salamander (*Andrias davidianus*). *Wildlife Research*, 45(5), 411–420. <https://doi.org/10.1071/WR17092>
- McClure, C. J. W. (2021). Knowledge gaps at the intersection of road noise and biodiversity. *Global Ecology and Conservation*, 30, e01750. <https://doi.org/10.1016/j.gecco.2021.e01750>
- McClure, C. J. W., Potier, S., & Barber, J. R. (2022). Applied Studies of Raptor Sensory Ecology are Rare. *Journal of Raptor Research*, 56(4). <https://doi.org/10.3356/JRR-22-41>
- Mikołajczak, J., Borowski, S., Marć-Pieńkowska, J., Odrowąż-Sypniewska, G., Bernacki, Z., Siódmiak, J., & Szterk, P. (2013). Preliminary studies on the reaction of growing geese (*Anser anser* f. *Domestica*) to the proximity of wind turbines. *Polish Journal of Veterinary Sciences*, 16(4), 679–686. <https://doi.org/10.2478/pjvs-2013-0096>
- Msigwa, G., Ighalo, J. O., & Yap, P.-S. (2022). Considerations on environmental, economic, and energy impacts of wind energy generation: Projections towards sustainability initiatives. *Science of The Total Environment*, 849, 157755. <https://doi.org/10.1016/j.scitotenv.2022.157755>
- Nazir, M. S., Ali, N., Bilal, M., & Iqbal, H. M. N. (2020). Potential environmental impacts of wind energy development: A global perspective. *Current Opinion in Environmental Science & Health*, 13, 85–90. <https://doi.org/10.1016/j.coesh.2020.01.002>
- Oden, A. I., Brandle, J. R., Burbach, M. E., Brown, M. B., Gerber, J. E., & Quinn, J. E. (2020). Soundscapes and Anthromes: A Review of Proximate Effects of Traffic Noise on Avian Vocalization and Communication. In *Encyclopedia of the World's Biomes* (pp. 203–208). Elsevier. <https://doi.org/10.1016/B978-0-12-409548-9.11999-2>
- Park, J.-K., & Do, Y. (2022). Wind Turbine Noise Behaviorally and Physiologically Changes Male Frogs. *Biology*, 11(4), 516. <https://doi.org/10.3390/biology11040516>
- Patricelli, G. L., & Blickley, J. L. (2006). Avian communication in urban noise: Causes and consequences of vocal adjustment. *AUK*, 123(3), 639–649. [https://doi.org/10.1642/0004-8038\(2006\)123\[639:ACIUNC\]2.0.CO;2](https://doi.org/10.1642/0004-8038(2006)123[639:ACIUNC]2.0.CO;2)
- Payne, C. J., Jessop, T. S., Guay, P.-J., Johnstone, M., Feore, M., & Mulder, R. A. (2012). Population, Behavioural and Physiological Responses of an Urban Population of Black Swans to an Intense Annual Noise Event. *PLoS ONE*, 7(9). <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0045014>
- Pérez Vega, C., Zielinska-Dabkowska, K. M., Schroer, S., Jechow, A., & Hölker, F. (2022). A Systematic Review for Establishing Relevant Environmental Parameters for Urban Lighting: Translating Research into Practice. *Sustainability*, 14(3), 1107. <https://doi.org/10.3390/su14031107>
- Popper, A. N., & Hastings, M. C. (2009). The effects of human-generated sound on fish. *Integrative Zoology*, 4(1), 43–52. <https://doi.org/10.1111/j.1749-4877.2008.00134.x>
- Potier, S., Mitkus, M., & Kelber, A. (2020). Visual adaptations of diurnal and nocturnal raptors. *Seminars in Cell & Developmental Biology*, 106, 116–126. <https://doi.org/10.1016/j.semcdb.2020.05.004>
- Price, M., & Lill, A. (2011). Behavioural responses of breeding Silver Gulls to tourist traffic. *Australian Zoologist*, 35(3), 810–821. <https://doi.org/10.7882/AZ.2011.032>
- Rabin, L. A., Coss, R. G., & Owings, D. H. (2006). The effects of wind turbines on antipredator behavior in California ground squirrels (*Spermophilus beecheyi*). *Biological Conservation*, 131(3), 410–420. <https://doi.org/10/c7mzv>

- Raynor, E. J., Whalen, C. E., Brown, M. B., & Powell, L. A. (2017). Grassland bird community and acoustic Complexity appear unaffected by proximity to a wind energy facility in the Nebraska Sandhills. *Condor*, 119(3), 484–496. <https://doi.org/10.1650/CONDOR-16-164.1>
- Renou, M., Sordello, R., & Reyjol, Y. (2021). La biologie de la conservation doit-elle prendre en compte les paysages odorants ? *Sciences, Eaux et Territoires*. <https://doi.org/10.14758/SET-REVUE.2021.HS.03>
- Roca, I. T., Desrochers, L., Giacomazzo, M., Bertolo, A., Bolduc, P., Deschesnes, R., Martin, C. A., Rainville, V., Rheault, G., & Proulx, R. (2016). Shifting song frequencies in response to anthropogenic noise: A meta-analysis on birds and anurans. *BEHAVIORAL ECOLOGY*, 27(5), 1269–1274. <https://doi.org/10.1093/beheco/arw060>
- Rodrigo-Comino, J., Seeling, S., Seeger, M. K., & Ries, J. B. (2021). Light pollution: A review of the scientific literature. *The Anthropocene Review*, 205301962110512. <https://doi.org/10.1177/20530196211051209>
- Rosenthal, J., Booth, R., Carolan, N., Clarke, O., Curnew, J., Hammond, C., Jenkins, J., McGee, E., Moody, B., Roman, J., Rossi, K., Schaefer, K., Stanley, M., Ward, E., & Weber, L. (2022). The impact of recreational activities on species at risk in Canada. *Journal of Outdoor Recreation and Tourism*, 40, 100567. <https://doi.org/10.1016/j.jort.2022.100567>
- Saidur, R., Rahim, N. A., Islam, M. R., & Solangi, K. H. (2011). Environmental impact of wind energy. *Renewable and Sustainable Energy Reviews*, 15(5), 2423–2430. <https://doi.org/10.1016/j.rser.2011.02.024>
- Sanders, D., Frago, E., Kehoe, R., Patterson, C., & Gaston, K. J. (2021). A meta-analysis of biological impacts of artificial light at night. *Nature Ecology & Evolution*, 5, 74–81. <https://doi.org/10.1038/s41559-020-01322-x>
- Schuster, E., Bulling, L., & Köppel, J. (2015). Consolidating the State of Knowledge: A Synoptical Review of Wind Energy's Wildlife Effects. *Environmental Management*, 56(2), 300–331. <https://doi.org/10.1007/s00267-015-0501-5>
- Sordello, R., Flamerie De Lachapelle, F., Livoreil, B., & Vanpeene, S. (2019). Evidence of the environmental impact of noise pollution on biodiversity: A systematic map protocol. *Environmental Evidence*, 8(1), 8. <https://doi.org/10/ggndkv>
- Sordello, R., Ratel, O., Flamerie De Lachapelle, F., Leger, C., Dambry, A., & Vanpeene, S. (2020). Evidence of the impact of noise pollution on biodiversity: A systematic map. *Environmental Evidence*, 9(1), 20. <https://doi.org/10.1186/s13750-020-00202-y>
- Svechkina, A., Portnov, B. A., & Trop, T. (2020). The impact of artificial light at night on human and ecosystem health: A systematic literature review. *Landscape Ecology*, 35(8), 1725–1742. <https://doi.org/10.1007/s10980-020-01053-1>
- Szymanski, P., Deoniziak, K., Losak, K., & Osiejuk, T. S. (2017). The song of Skylarks *Alauda arvensis* indicates the deterioration of an acoustic environment resulting from wind farm start-up. *IBIS*, 159(4), 769–777. <https://doi.org/10.1111/ibi.12514>
- Tabassum-Abbasi, Premalatha, M., Abbasi, T., & Abbasi, S. A. (2014). Wind energy: Increasing deployment, rising environmental concerns. *Renewable and Sustainable Energy Reviews*, 31, 270–288. <https://doi.org/10.1016/j.rser.2013.11.019>
- Taubmann, J., Kämmerle, J.-L., Andrén, H., Braunisch, V., Storch, I., Fiedler, W., Suchant, R., & Coppes, J. (2021). Wind energy facilities affect resource selection of capercaillie *Tetrao urogallus*. *Wildlife Biology*, 2021(1). <https://doi.org/10.2981/wlb.00737>
- Teff-Seker, Y., Berger-Tal, O., Lehnardt, Y., & Teschner, N. (2022). Noise pollution from wind turbines and its effects on wildlife: A cross-national analysis of current policies and planning regulations. *Renewable and Sustainable Energy Reviews*, 168, 112801. <https://doi.org/10.1016/j.rser.2022.112801>
- Velilla, E., Collinson, E., Bellato, L., Berg, M. P., & Halfwerk, W. (2021). Vibrational noise from wind energy-turbines negatively impacts earthworm abundance. *Oikos*, 130(6), 844–849. <https://doi.org/10.1111/oik.08166>
- Wang, S., & Wang, S. (2015). Impacts of wind energy on environment: A review. *Renewable and Sustainable Energy Reviews*, 49, 437–443. <https://doi.org/10.1016/j.rser.2015.04.137>

CHAPITRE 4

COMMENT PRENDRE EN COMPTE LES PRESSIONS SENSORIELLES DANS LES TRAMES ECOLOGIQUES : DES SAVOIRS SCIENTIFIQUES A L'ACTION



Dans les chapitres précédents nous avons pu montrer ou observer par le biais d'expérimentations et de revues de littérature que la lumière artificielle nocturne, le bruit et les odeurs anthropiques ont des effets négatifs sur la faune sauvage (abondance, occupation de l'espace, comportement de déplacement, *etc.*). Les expérimentations menées (chapitre 2) ont répondu à des questions précises (en termes de taxons ou de types d'effets) et les revues de littérature (chapitre 3) nous ont conféré un regard plus exhaustif et plus large (diverses sources de bruit, divers organismes, *etc.*), notamment *via* le recours aux cartes et revues systématiques au sens de la *Collaboration for Environmental Evidence*.

En capitalisant sur ces éléments, il semble donc pertinent et même indispensable de mettre en place des programmes destinés à réduire ces pressions, souvent sous-considérées par rapport aux pressions "classiques" telles que l'urbanisation ou l'agriculture intensive, et à préserver des espaces exempts (le plus possible) de ces perturbations. Les impacts occasionnés par ces types de pression sont susceptibles d'affecter la dimension spatiale des écosystèmes - soit directement, par le biais de la sélection des habitats et des déplacements, - soit indirectement, en modifiant le comportement alimentaire, la survie ou encore la reproduction et en affectant donc *in fine* la dynamique des populations et les aires de répartition. Ainsi, la "qualité" d'un habitat ne se résume donc pas à sa dimension physique (surface, type d'habitat) ; de même, la perméabilité du paysage ne repose pas uniquement sur la proximité des habitats mais forcément aussi sur la "naturalité" des paysages sensoriels.

En introduction (Partie 1 Section V) nous avons exposé le fait que les politiques publiques de trames (Trame verte et bleue en France, *Green Infrastructure* à l'international) ne prennent pas en compte pour le moment les pollutions sensorielles. Nous avons montré (Partie 5 Section III.B) qu'il existe toutefois un gradient : une réflexion sur la Trame noire a émergé déjà depuis quelques années en France alors que la prise en compte du bruit est balbutiante et que celle des odeurs est inexistante. Les besoins ne sont donc pas les mêmes pour les trois pressions sensorielles.

Les travaux développés dans le cadre de cette thèse contribuent ainsi à montrer que les réseaux écologiques inhérents à l'écologie du paysage (décrits en introduction Partie 1 Section IV.B) sont affectés par les pollutions sensorielles et que les politiques publiques de trames écologiques se doivent de les considérer pour être les plus opérationnelles possible. A ce stade du manuscrit nous avons donc répondu à la première sous-question découlant de notre problématique, celle des fondements scientifiques justifiant la prise en compte des pressions sensorielles dans les trames écologiques (Partie 5 Section I). Avec ce chapitre nous allons aborder la deuxième sous-question, celle interrogeant le "comment" (opérationnalité).

Ce chapitre a trois objectifs en particulier :

- I. **Massifier la dynamique émergente sur la Trame noire.** Cette section se concentrera sur la dissémination des connaissances disponibles sur ce thème au sein de la communauté opérationnelle et scientifique et sur le renforcement du cadre qui sous-tend cette trame noire, en France et à l'international.
- II. **Elargir les trames écologiques à la dimension sensorielle.** Cette section proposera un élargissement de la démarche aux bruits et aux odeurs, dans la continuité de la Trame noire. Comme la réflexion est pour le moment embryonnaire sur ces deux thématiques, le besoin apparaît de poser les bases conceptuelles pour alerter la communauté scientifique et opérationnelle, ainsi que les décideurs politiques.
- III. **Mettre en œuvre les trames sensorielles par la gestion des pressions.** Cette section abordera la question de la mise en œuvre de ces trames sensorielles, en prenant l'exemple de la gestion de la lumière artificielle nocturne et plus précisément de la prise en compte du clignotement lumineux. Il montrera le déroulé d'une chaîne depuis le travail de recherche jusqu'à une proposition concrète d'action.

Pour atteindre ces objectifs, nous avons mené différentes actions destinées à transférer les connaissances scientifiques vers la sphère opérationnelle pour déployer ces notions de trames noires, sonores et olfactives. Le passage de la science à l'action sous-entend la capacité à conceptualiser des idées en réponse à des problèmes mis en évidence par les travaux de recherche. Cela implique de proposer également des éléments concrets de définitions, de méthodes et de leviers de mise en œuvre. Les actions menées s'appuient donc sur divers outils de l'ingénierie écologique : supports techniques et scientifiques, propositions institutionnelles, communications orales. Nous développerons ici uniquement les productions écrites. Toutes ces actions ont été réalisées dans le cadre de mes fonctions à PatriNat pendant l'exercice de thèse et viennent ainsi utilement alimenter sa problématique. Un résumé est disponible en fin de chapitre.

I. Massifier la dynamique émergente sur la Trame noire

A. Rappel du contexte et objectifs

En France, c'est au même moment (en 2007) qu'une politique de réseaux écologiques (la Trame verte et bleue) et une politique de réduction des nuisances lumineuses ont été initiées par le gouvernement. Pour autant, très peu de liens ont été faits à cette époque entre ces deux politiques publiques. Pourtant, il est essentiel de planifier spatialement l'éclairage nocturne afin de différencier sa gestion en fonction des enjeux de biodiversité d'un territoire ; ainsi, les politiques publiques de réseaux écologiques (génériquement appelées *Green infrastructure*) devraient inclure l'obscurité comme un critère de qualité essentiel.

Depuis une dizaine d'années, une réflexion a été initiée en France au gré des initiatives de collectivités pionnières, de plaidoyers associatifs et de propositions scientifiques. Des méthodes pour prendre en compte la pollution lumineuse dans la Trame verte et bleue et dans les réseaux écologiques ont été préconisées (Sordello, 2017b, 2017a, 2018; Sordello et al., 2018). La Trame noire a ainsi émergé comme une continuité logique de la Trame verte et bleue pour tenir compte de l'environnement nocturne. Plusieurs collectivités ont identifié des trames noires sur leur territoire, qu'il s'agisse de parcs nationaux, parcs naturels régionaux, métropoles. Un besoin de capitalisation des premières expériences et d'appui technique a donc semblé nécessaire pour accompagner beaucoup plus largement cette dynamique en France.

Désormais, la Trame noire est incluse dans le "fonds vert", dispositif national pour accélérer la transition écologique dans les territoires et destiné à financer des projets présentés par les collectivités territoriales. Elle fait également l'objet d'actions dédiées dans la Stratégie nationale pour la biodiversité 2030. En dépit de ces avancées, le cadre juridique français reste précaire en la matière, nécessitant une meilleure reconnaissance dans les textes.

Enfin, à l'international, les stratégies de conservation ne tiennent pas non plus, ou très peu, compte de l'obscurité (Jägerbrand & Bouroussis, 2021; Schroer et al., 2020). Les *Green infrastructure* promues à l'échelle européenne ne considèrent pas les pressions sensorielles. Il est donc apparu nécessaire de promouvoir l'implémentation d'une *Dark Infrastructure* à l'échelle internationale pour élargir les infrastructures vertes à la prise en compte de la lumière artificielle nocturne.

En résumé, les objectifs dans ce volet opérationnel de la thèse ont été les suivants sur la Trame noire :

- renforcer la doctrine technique et méthodologique pour les acteurs opérationnels.
- consolider le cadre national.
- disséminer le concept auprès de la communauté internationale où il reste très peu connu.

B. Méthode et résultats

Pour répondre à ces trois objectifs, dans le cadre de la thèse, j'ai mis en place une stratégie basée sur plusieurs actions (Figure 4.F1), notamment :

- la production de contenus, à la fois scientifiques et/ou techniques, afin de favoriser une dissémination du concept de Trame noire, à l'échelle française et internationale, auprès de publics variés (scientifiques et acteurs opérationnels). J'aborderai ici en particulier la production d'un guide technique national sur la Trame noire, publié par l'OFB, et la rédaction d'un plaidoyer international pour la mise en œuvre d'une *Dark infrastructure*, co-écrit avec de nombreux scientifiques de différents pays.
- sur la contribution à différentes sphères d'acteurs afin d'influer sur les cadres nationaux. Je développerai ici le cas de la récente adoption de la 3^e Stratégie nationale pour la biodiversité (SNB 2030), qui inclut pour la première fois des actions ambitieuses sur la pollution lumineuse.

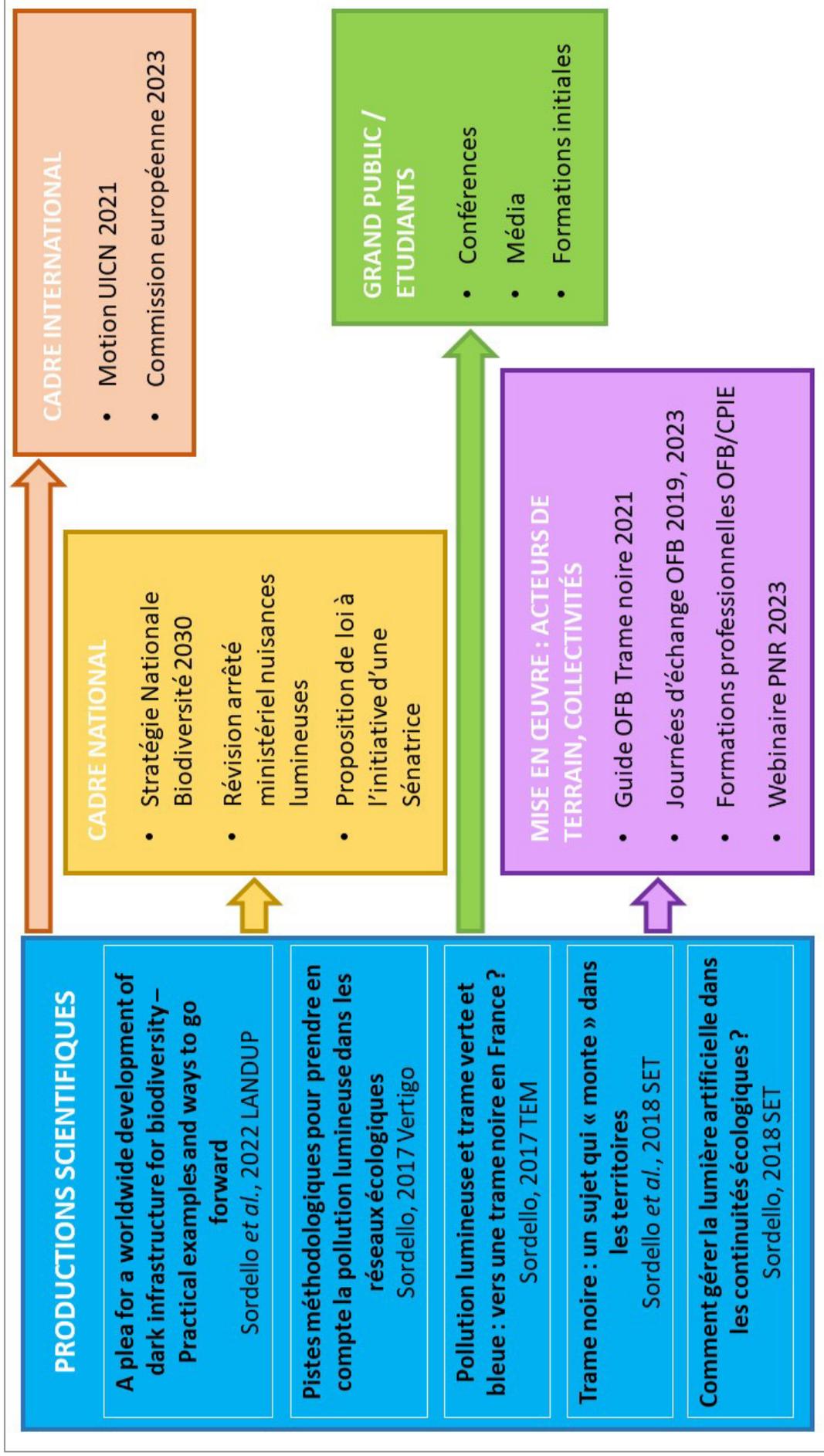


Figure 4.F1. Transfert des contenus scientifiques produits sur la Trame noire vers différentes sphères de la société pour le passage à l'action

1) Pilotage d'un guide national sur la Trame noire (2021)

La mise en œuvre des politiques publiques repose sur l'implication indispensable des acteurs à toutes les échelles, du national au local. A ce titre, l'OFB anime différents centres de ressources, dont le centre de ressources sur la Trame verte et bleue (CDR TVB), créé en 2010¹. Cette animation passe par différents biais, tels que la valorisation des retours d'expériences, la mise à disposition de ressources techniques, méthodologiques et scientifiques, la proposition de moments d'échange entre les acteurs ou encore de formation.

Dans la continuité de ses actions sur la TVB, le CDR TVB s'attache ainsi depuis quelques années à accompagner la dynamique des acteurs de terrain sur la Trame noire (par exemple une journée nationale d'échange dédiée a été organisée en 2019²). De nombreux territoires souhaitent identifier et mettre en œuvre la Trame noire sur leur territoire mais se retrouvent aujourd'hui peu outillés pour le faire avec de nombreuses questions : quelle définition, quelles méthodes, quelles données, quelle mise en œuvre pour cette Trame noire ? Un guide Trame noire a ainsi été réalisé par l'OFB, intitulé *Trame noire - Méthodes d'élaboration et outils pour sa mise en œuvre* (Sordello et al., 2021). J'ai piloté la rédaction de ce guide en collaboration avec deux collègues écologues de l'OFB (Fabien Paquier et Aurélien Daloz).

Ce guide a été publié dans la collection 'Comprendre pour en agir' de l'OFB en mars 2021, distribué à plus de 3000 exemplaires et est disponible en version numérique³. L'objectif de ce guide est de proposer des concepts, méthodes et outils aux acteurs des territoires en valorisant les travaux scientifiques et les retours d'expérience. Il s'adresse avant tout aux techniciens des collectivités (parcs naturels régionaux, parcs nationaux, communes, intercommunalités, etc.) à qui il fournit des éléments de méthodes pour la conduite de leur projet de trames noires.

Nous mettrons en avant ici un exemple de contenu issu de ce guide, relatif à la méthode d'implémentation de la Trame noire. Afin de prendre en compte les différences de moyens et d'objectifs des territoires (selon un axe planification-actions), nous avons proposé une démarche à plusieurs niveaux possibles (Figure 4.F2) incluant :

- l'identification de secteurs à enjeux sur lesquels fixer des prescriptions en termes d'éclairage.
- la caractérisation de points de conflits à restaurer prioritairement (par exemple entre la Trame verte et bleue et la pollution lumineuse).
- l'identification d'une Trame noire *sensu stricto* (c'est-à-dire constituée de réservoirs et de corridors caractérisés par un niveau d'obscurité suffisant devant être préservés ou consolidés), en extrayant la partie "noire" d'une Trame verte et bleue déjà identifiée (méthode qualifiée de "déductive") ou en intégrant la pollution lumineuse au cours de la phase d'identification des continuités écologiques, comme facteur de dégradation parmi d'autres (méthode qualifiée "d'intégrative").

¹ <https://www.trameverteetbleue.fr/>

² <https://www.trameverteetbleue.fr/vie-tvb/groupe-echange-tvb/trame-noire>

³ <https://professionnels.ofb.fr/fr/node/831>

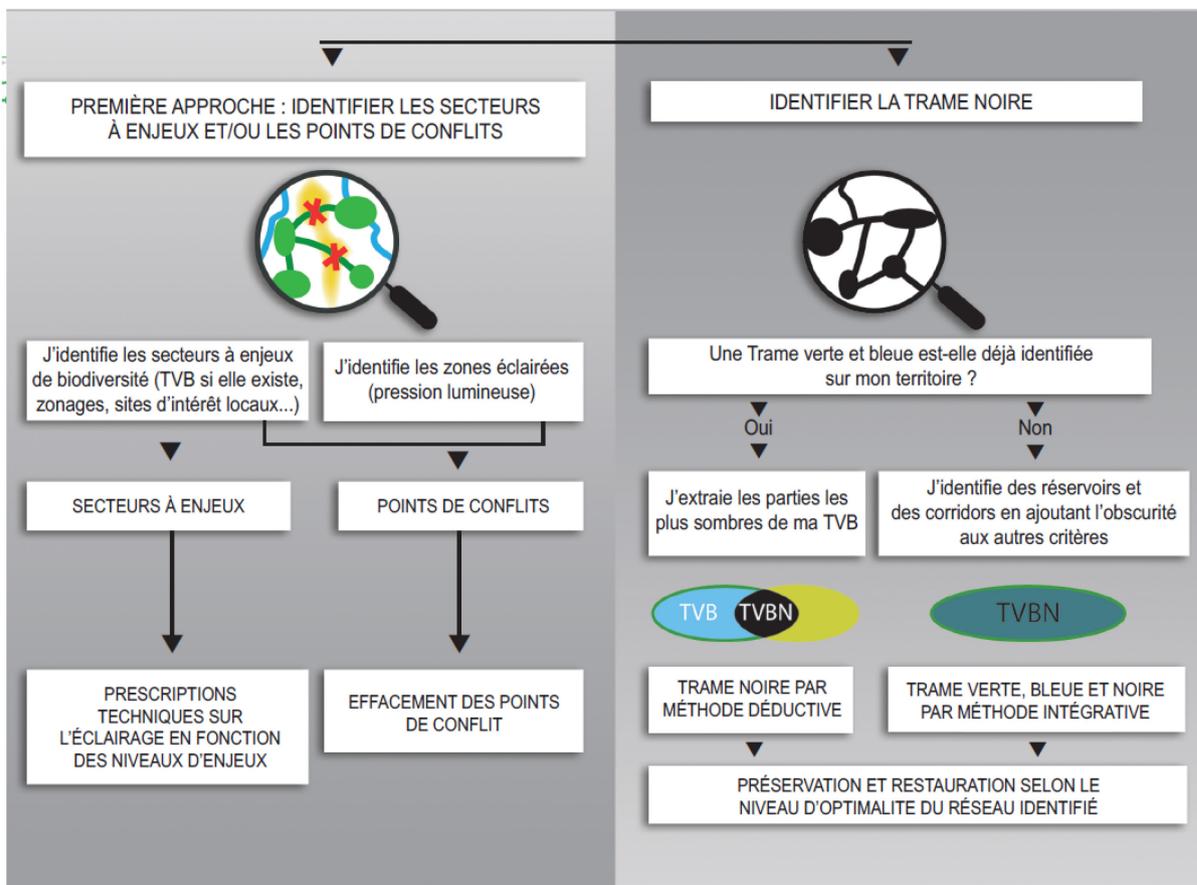


Figure 4.F2 : Arbre de décision proposé pour décliner la Trame noire sur un territoire
 Crédit : Sordello *et al.*, 2021

2) Prise en compte de la pollution lumineuse dans la Stratégie nationale biodiversité 2030 (2023)

La France est dotée d'une Stratégie nationale pour la biodiversité (SNB) depuis plusieurs années. Deux premiers volets ont déjà été mis en œuvre (2004-2010 et 2011-2020). Une 3^{ème} SNB a donc été préparée par le gouvernement dans la perspective 2023-2030. Dans cette nouvelle SNB est apparue la volonté de prévoir des actions sur la pollution lumineuse. A cette occasion, j'ai été sollicité en 2022 à titre d'expert national⁴. J'ai ainsi proposé diverses mesures et notamment s'agissant des trames noires :

- d'intégrer la notion de trame noire dans la réglementation.
- de favoriser l'intégration des trames noires dans les territoires.
- d'identifier des continuités écologiques nocturnes d'importance nationale.

Au fil du processus de concertation et de co-construction impliquant énormément d'acteurs ces propositions ont été retravaillées, pour aboutir à deux fiches présentées en annexe :

- une fiche dédiée aux pollutions lumineuses et sonores (mesure 9).
- une fiche dédiée aux trames écologiques (mesure 20) qui inclut donc des mesures sur la Trame noire.

Pour les trois propositions formulées ci-dessus, le Tableau 4.T1 présente le processus depuis le problème identifié jusqu'aux mesures adoptées.

⁴ En 2023, j'ai intégré le comité de domaine du Ministère de l'écologie (niveau expert), notamment pour mon expertise sur la pollution lumineuse :

https://www.ecologie.gouv.fr/sites/default/files/CGDD_CD_Liste_agents_qualif_valid_CD_31122023.pdf

Tableau 4. T1 : Trois exemples de contributions et leur cheminement depuis les problèmes constatés jusqu'aux mesures adoptées dans la SNB3

Problème	Proposition formulée	Mesure retenue définitivement dans la SNB3
<p>La Trame noire n'existe pas pour le Code de l'environnement, elle manque d'un cadre juridique clair</p>	<p>Reconnaître la Trame noire d'un point de vue réglementaire avec un cadre clair (définition, objectifs, etc.)</p>	<p>Fiche 9 - action 3 : « Révision de l'arrêté du 27 décembre 2018 relatif à la prévention, à la réduction et à la limitation des nuisances lumineuses [...] en introduisant la notion de trame noire et sa déclinaison pour les parcs naturels régionaux. »</p>
<p>L'intégration des trames noires dans les territoires reste à l'initiative des communes volontaires et se fait sans portage clair par un document de planification adapté</p>	<p>Rendre obligatoire l'identification, la préservation et la restauration d'une Trame noire dans les documents de planification et d'urbanisme (Sraddet, PLU(i), SCoT, chartes de PNR, etc.)</p> <p>Au niveau local, rendre obligatoire l'élaboration d'un schéma de planification de l'éclairage public, à l'image des schémas de l'urbanisme lumière (SDAL, SCAL, etc.), avec un volet biodiversité/trame noire et des objectifs chiffrés de réduction de la pollution à l'échelle considérée (communes, intercommunes).</p>	<p>Fiche 20 - action 4 : « Rendre la mise en place de trame noire aussi systématique que celles des trames vertes et bleues dans les stratégies territoriales », qui prévoit notamment l'« Incitation des gestionnaires d'espaces naturels à intégrer des dispositions sur la prise en compte de la trame noire dans leurs documents de gestion »</p>
<p>Il n'existe pas d'objectif quantifié à différentes échelles pour la préservation et la restauration de continuités écologiques nocturnes</p>	<p>Promouvoir les Trames noires et leur restauration, avec des objectifs quantifiés de maintien de l'obscurité</p> <p>Fixer un objectif de surfaces ou de linéaires de continuités écologiques nocturnes à préserver ou restaurer aux différentes échelles de territoire</p> <p>Identifier des continuités écologiques nocturnes d'importance nationale à préserver et restaurer</p>	<p>Fiche 20 - action 4 qui comprend notamment :</p> <ul style="list-style-type: none"> - « l'identification des continuités écologiques nocturnes à préserver aux différentes échelles du territoire » - « la déclinaison des objectifs de surfaces ou de linéaires de continuités écologiques nocturnes à préserver ou restaurer aux différentes échelles de territoire (nationale et jusqu'aux littoraux voire en mer, régionale dans les SRADDET et locale dans les règlements locaux de publicité). »

3) Publication d'un plaidoyer collectif international dans la revue *Landscape and Urban Planning* (2022)

Cette section s'appuie sur un article dont j'ai piloté la rédaction, publié dans la revue *Landscape and Urban Planning* (Sordello et al., 2022) et présenté ci-après.

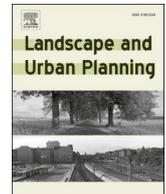
Afin de disséminer le plus largement possible le concept d'infrastructure noire nous avons souhaité publier un article dans une revue internationale avec un collectif d'une vingtaine de scientifiques de nationalités française, allemande, américaine et suisse. Dans cet article nous avons posé les bases conceptuelles d'un élargissement des infrastructures vertes pour y intégrer les variations naturelles de luminosité en lien avec l'alternance jour/nuit.

Cet article s'appuie sur la littérature scientifique pour dresser un panorama des impacts de la lumière artificielle sur la biodiversité et notamment concernant la dimension spatiale. Il propose ensuite une définition des *Dark Infrastructure* puis une démarche concrète en quatre étapes pour les implémenter sur les territoires.

Cette stratégie de déploiement de la Trame noire à l'échelle internationale a également pris corps au gré des opportunités. Par exemple, la Commission européenne m'a contacté en 2023 car elle souhaitait produire un guide sur la pollution lumineuse, cette thématique étant pour le moment absente des rapports de l'Union européenne. A cette occasion la Commission européenne souhaitait reprendre divers travaux menés en France, notamment l'article publié dans la revue *Landscape and urban Planning* cité ci-dessus ainsi que le guide Trame noire de l'OFB précédemment évoqué. La Commission européenne a ainsi publié un rapport en décembre 2023 (European Commission, 2023). Cette initiative montre la dissémination progressive, à un niveau territorial large, de concepts et de projets initiés et expérimentés en France.

Contents lists available at [ScienceDirect](https://www.sciencedirect.com)

Landscape and Urban Planning

journal homepage: www.elsevier.com/locate/landurbplan

A plea for a worldwide development of dark infrastructure for biodiversity – Practical examples and ways to go forward

Romain Sordello^{a,*}, Samuel Busson^b, Jérémie H. Cornuau^c, Philippe Deverchère^d, Baptiste Faure^e, Adrien Guetté^f, Franz Hölker^g, Christian Kerbiriou^h, Thierry Lengagneⁱ, Isabelle Le Viol^h, Travis Longcore^j, Pascal Moeschler^k, Jessica Ranzoni^l, Nicolas Ray^{m,n}, Yorick Reyjol^a, Yoann Roulet^o, Sibylle Schroer^g, Jean Secondi^{i,p}, Nicolas Valet^o, Sylvie Vanpeene^q, Sébastien Vauclair^d

^a UMS PatriNat, OFB-CNRS-MNHN, 36 rue Geoffroy-Saint-Hilaire CP41, 75005 Paris, France

^b Centre d'étude et d'expertise sur les risques, l'environnement, la mobilité et l'aménagement (Cerema), Direction territoriale Méditerranée, Pôle d'activités - avenue Albert Einstein - CS 70499 - 13593 Aix-en-Provence Cedex 3, France

^c OïkoLab, TerrOïko, 14 Rue Ferlus, BP 26, 81540 Sorèze, France

^d DarkSkyLab, France

^e Biotope - Agence Nord-Littoral, ZA de la Maie - Avenue de l'Europe, 62720 Rinxent, France

^f ISTOM, École supérieure d'agro-développement international, Angers, membre associé à l'UMR LETG-Nantes, France

^g Leibniz Institute of Freshwater Ecology and Inland Fisheries (IGB), Müggelseedamm 310, 12587 Berlin, Germany

^h Centre d'Ecologie et des Sciences de la Conservation (CESCO), Muséum national d'Histoire naturelle, Centre National de la Recherche Scientifique, Sorbonne Université, Station Marine de Concarneau, Place de la Croix, 29900 Concarneau, France

ⁱ Univ Lyon, Université Claude Bernard Lyon 1, CNRS, ENTPE, UMR 5023, LEHNA, F-69622 Villeurbanne, France

^j UCLA Institute of the Environment and Sustainability, Los Angeles, California, United States

^k Natural History Museum Geneva and Swiss Coordination Centre for the Study and Protection of Bats (CCO/KOF), Switzerland

^l University of Applied Sciences and Arts Western Switzerland, Route de Presinge 150, 1254 Jussy, Switzerland

^m GeoHealth Group, Institute of Global Health, Faculty of Medicine, University of Geneva, Campus Biotech, Chemin des Mines 9, 1202 Geneva, Switzerland

ⁿ Institute for Environmental Sciences, University of Geneva, 66 Boulevard Carl-Vogt, 1205 Geneva, Switzerland

^o Audicid biodiversité, ZAC du Chevalement - 5 rue des Molettes, 59286 Roost-Warendin, France

^p Faculté des sciences, Université d'Angers, F 49045, France

^q Institut national de recherche pour l'agriculture, l'alimentation et l'environnement (INRAE PACA Centre d'Aix-en-Provence), 13182 Aix-en-Provence, France

H I G H L I G H T S

- Light pollution is an increasing worldwide pressure for biodiversity, especially contributing to habitat loss and fragmentation.
- Green infrastructure (i.e. ecological networks policies) should consider nighttime darkness.
- A 4-step operational process could be adopted to identify, preserve, restore and assess dark infrastructure.
- Several dark infrastructure were already identified in both urban and natural areas, although some knowledge gaps still need to be filled.

A R T I C L E I N F O

Keywords:

ALAN
Green infrastructure
Corridor
Connectivity
Nature conservation
Planning

A B S T R A C T

Artificial light at night (ALAN) has been massively deployed worldwide and has become a major environmental pressure for biodiversity, especially contributing to habitat loss and landscape fragmentation. To mitigate these latter, green and blue infrastructure policies have been developed throughout the world based on the concept of ecological networks, a set of suitable interconnected habitats. However, currently, these nature conservation policies hardly consider the adverse effects of ALAN. Here, we promote the integration of darkness quality within the 'green and blue infrastructure', to implement a 'dark infrastructure'. Dark infrastructure should be identified, preserved and restored at different territorial levels to guarantee ecological continuities where the night and its rhythms are as natural as possible. For this purpose, we propose an operational 4-steps process that includes 1)

* Corresponding author.

E-mail address: romain.sordello@mnhn.fr (R. Sordello).

<https://doi.org/10.1016/j.landurbplan.2021.104332>

Received 18 December 2020; Received in revised form 29 November 2021; Accepted 2 December 2021

Available online 15 December 2021

0169-2046/© 2021 The Authors. Published by Elsevier B.V. This is an open access article under the CC BY license (<http://creativecommons.org/licenses/by/4.0/>).

Mapping of light pollution in all its forms and dimensions in relation to biodiversity, 2) Identifying the dark infrastructure starting or not from the already identified green/blue infrastructure, 3) Planning actions to preserve and restore the dark infrastructure by prioritizing lighting sobriety and not only energy saving, 4) Assessing the effectiveness of the dark infrastructure with appropriate indicators. Dark infrastructure projects have already been created (for example in France and Switzerland) and can serve as case studies for both urban and natural areas. The deployment of dark infrastructure raises many operational and methodological questions and stresses some knowledge gaps that still need to be addressed, such as the exhaustive mapping of light pollution and the characterization of sensitivity thresholds for model species.

1. An emergency for nocturnal biodiversity on Earth

1.1. ALAN as a major threat to biodiversity, including in protected areas

In only a few decades, light pollution, i.e. the emission of artificial light at night (ALAN) has become recognized as a worldwide phenomenon (Bennie et al., 2015; Falchi et al., 2016). ALAN usually generates a very pronounced skyglow over the cities that can scatter within the atmosphere and be visible tens or even hundreds of kilometres away from the source of emission (Duriscoe et al., 2018; Jechow et al., 2020). Consequently, light pollution not only concerns urban regions (e.g. airports, city centers) and industrial areas (e.g. oil platforms, mines, plants, logistic centers) but also areas with limited human activities (Davies et al., 2016). Thus, it was shown that between 1992 and 2010, dark areas (i.e. with no, or almost no light pollution) have decreased by 15% in Europe, including in the protected areas (Gaston et al., 2015). Then, we are facing a threat against which spaces dedicated to the preservation of biodiversity (National Parks, Reserves, Natura 2000 areas) are very poorly protected or not protected at all (Mu et al., 2021). On an almost similar period of time (1992–2012), 3624 terrestrial mammal species experienced an increase in mean light intensity within their ranges worldwide, while only 41 species experienced significant decreases (Duffy et al., 2015). ALAN is also identified as one of the main factors accounting for the distribution of several bat species (Azam et al., 2016). Other studies suggest that ALAN could be one of the causes of the collapse of insect populations noted worldwide (Grubisic et al., 2018; Owens et al., 2020). As a clue for this, recent results of a monitoring study on the impact of ALAN on nocturnal moth populations indicated

that some demographic effects can be identified after a 3-years duration (van Grunsven et al., 2020). This type of example is becoming more and more common in the existing literature.

1.2. The plethorous and detrimental effects of ALAN on living organisms

The scientific literature on this topic has become substantial during the past decade (e.g. Davies & Smyth, 2018; Falcón et al., 2020), even if some effects have been known for more than a century and are still relevant, such as collision mortality of migrating birds (Lao et al., 2020; Longcore et al., 2013). Today, impacts are demonstrated on flora (Segrestin et al., 2021) and most groups of animals, encompassing both nocturnal species; i.e. adapted to darkness (Elgert et al., 2021) and diurnal organisms (e.g. because artificial lighting unintentionally prolongs their activity phase into the night). For instance, ALAN-exposed wild great tit had on average 49% lower melatonin levels than the dark-night birds, leading to an alteration of innate immune response (Ziegler et al., 2021).

ALAN acts at different levels of life (e.g. genes, individuals, populations, ecosystems) and different life-history traits (e.g. growth, survival, fecundity, mobility) (Sanders et al., 2021) (Fig. 1). For instance, for one given species *Bufo bufo*, ALAN causes gene deregulation (Touzot et al., 2021) as much as it alters its reproduction (breeding behaviour, fertilization) (Touzot et al., 2020). ALAN decreases melatonin production in many organisms and thus the ability to synchronise diurnal and nocturnal metabolic processes (Grubisic et al., 2019). It unbalances interspecific relationships (Maggi et al., 2020), such as predator-prey interactions (Gomes, 2020) or competition between native and alien

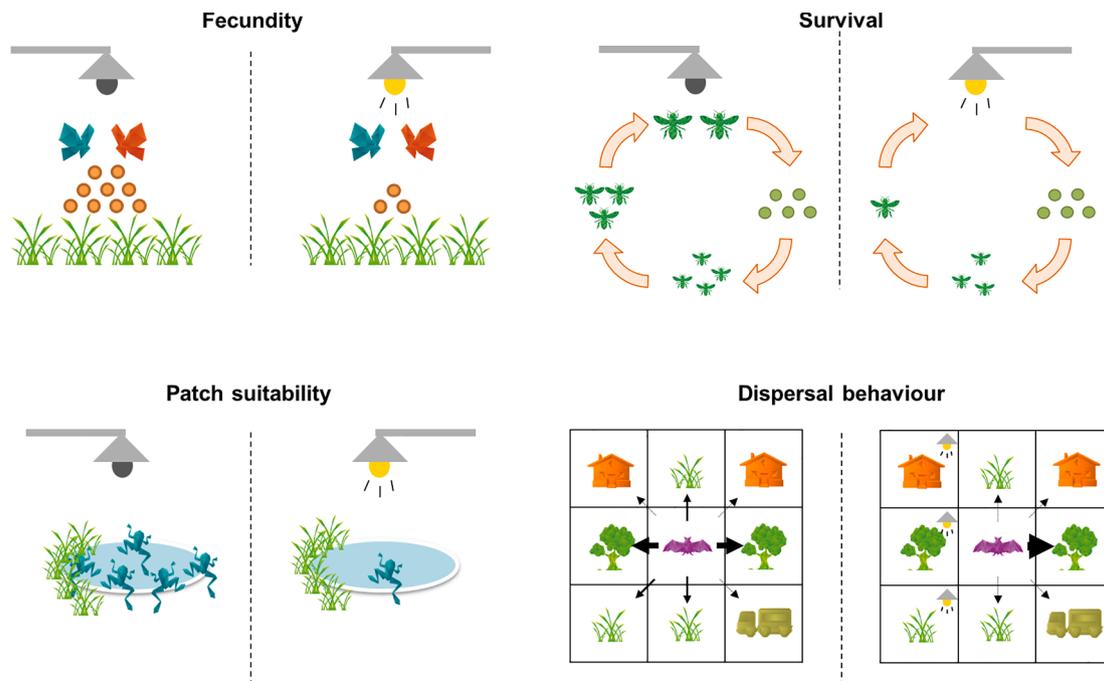


Fig. 1. Examples of mechanisms of ALAN effects on biodiversity.

species (Speißer et al., 2021). It also disrupts the biological rhythms of both plants (Lian et al., 2021) and animal species (Bumgarner & Nelson, 2021). It decreases species richness (Mena et al., 2021), alters communities (Grubisic & van Grunsvan, 2021) and generates cascading effects within ecosystems (Fleming & Bateman, 2018). Finally, ecosystem functions and services can be degraded or impeded, such as litter consumption in aquatic ecosystems (Czarnecka et al., 2021), both nocturnal and diurnal pollination (Giavi et al., 2021; Knop et al., 2017) or carbon mineralization (Hölker et al., 2015). ALAN can also interact with multiple environmental stressors, including other sources of pollution (e.g. noise), thereby exacerbating them (Dominoni et al., 2020).

1.3. ALAN leads to habitat loss and fragmentation

ALAN influences wildlife mobility by altering spatial cues (Vowles & Kemp, 2021). It is particularly true for species (e.g. insects, birds) that orient using natural celestial light sources (i.e. Moon, Milky Way, stars) during migration or 'daily' travels (Foster et al., 2018). ALAN can also affect the movement of individuals through phototaxis, which can be either positive (this may result in trapping and even mass mortalities of animals such as migrating insects or birds; e.g. Boyes et al., 2021; La Sorte & Horton, 2021) or negative (avoidance, on bats, seabirds, terrestrial mammals, reptiles; e.g. Saldaña-Vázquez & Munguía-Rosas, 2013). This mechanism can have an impact on population dynamics and demographic rates, like mortality and fecundity, by altering immigration/emigration movements (Gaston & Bennie, 2014). It can also affect the photic characteristics of natural habitats at the landscape level, due to an avoidance (Ditmer et al., 2021) or a sink/crash effect (Eisenbeis, 2006; Rodríguez et al., 2021) (Fig. 2).

A major concern of these consequences is that ALAN can further amplify habitat loss and fragmentation for many organisms. Studies showed that light pollution can affect the quality of natural habitats reducing the attendance of sensitive species (Ciach & Fröhlich, 2019;

Picchi et al., 2013), alter activity along linear landscape features (Barré et al., 2020) and disrupt dispersal (Beier, 1995; Camacho et al., 2021; Wilson et al., 2018). It can also have indirect effects on space use due to a reduction of available resources (Luo et al., 2021), a modification of predation (Czarnecka et al., 2019) or an increase of competition (Salinas-Ramos et al., 2021), which may ultimately lead to isolated populations in relic dark areas (Sordello, 2017a) (Fig. 3). Studies have confirmed that illuminated areas can be difficult to be crossed by some animals and then act as physical barriers: including facilities built to restore functional connectivity (Bhardwaj et al., 2020; Bliss-Ketchum et al., 2016). Lighted infrastructure (e.g. roads, bridges, buildings) can affect insect or bat movements (Degen et al., 2016; Hale et al., 2015; Málnás et al., 2011), slow down or even stop toads migrating to and away from their breeding grounds (van Grunsvan et al., 2017), and more generally alter organism flux across ecosystem boundaries (Manfrin et al., 2017). On the scale of the United-States, light pollution fragmented most mammal ranges and resulted in isolated dark refugia from 2012 to 2018 (Ditmer et al., 2021).

All major habitats are concerned by these ALAN consequences: terrestrial (e.g. street lightings lead to significant changes in biomass and plant cover of dominant grass species on road verges and advance or delay flowering by 4 to 12 days (Bennie et al., 2017)), aerial (e.g. artificial light is avoided by nocturnally migrating passerines crossing the North Sea (Rebke et al., 2019)) and aquatic. ALAN affects organisms living in freshwater (e.g. exposure of a stream section to 10–12 lx of ALAN results in a decrease of 16% in family richness and 76% in mean body size of freshwater emergent insects [1 lx is a unit defined relative to human daytime vision] (Meyer & Sullivan, 2013)), wetlands (e.g. ALAN disrupts toad activity at juvenile-stage and reduces post-metamorphic toad growth by 15% (Dananay & Benard, 2018)) and marine areas (e.g. juvenile survival of a salt marsh keystone species – the crab *Neohelice granulata* – can be decreased up to 61% when exposed to ALAN compared to natural dark conditions, due to increased predation (Nuñez

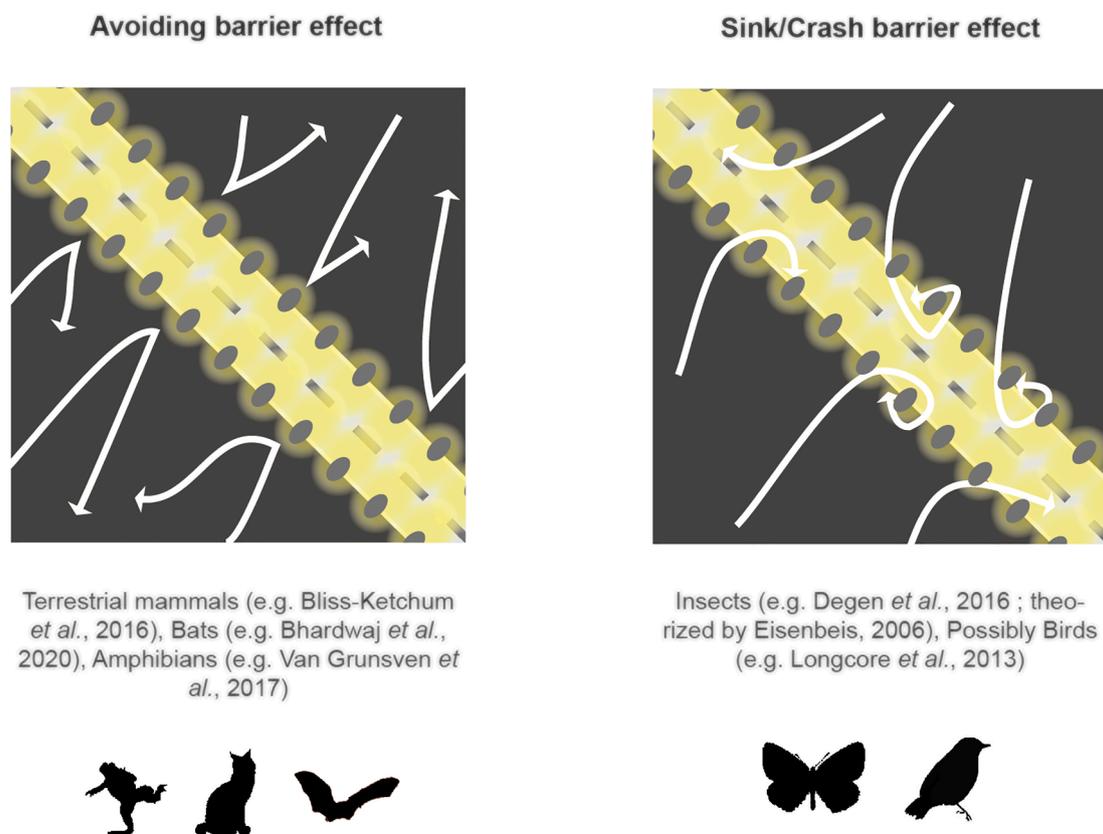


Fig. 2. Example of habitat loss and fragmentation caused by avoiding (left) and attractive (right) effects of ALAN.

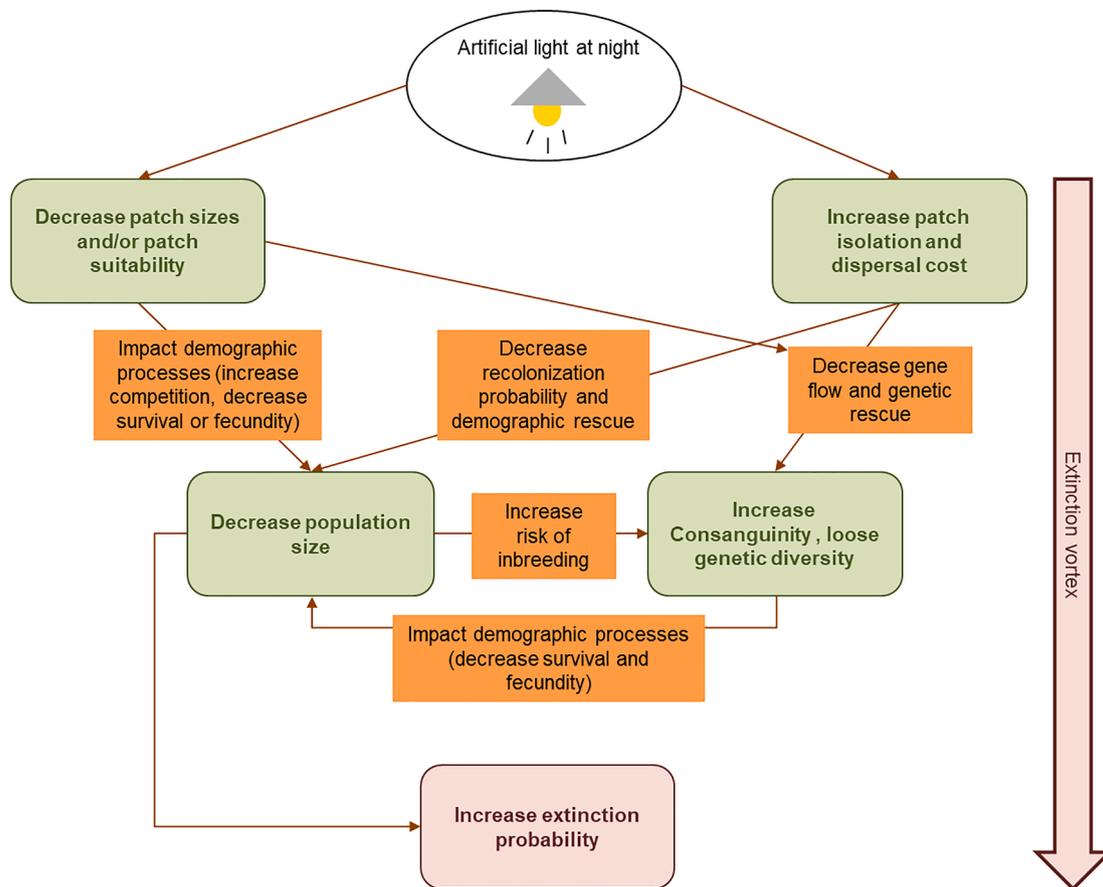


Fig. 3. Framework for understanding the effects of ALAN on ecological networks.

et al., 2021)).

2. Development of ‘dark infrastructure’ as a solution to protect biodiversity

2.1. Current ecological network policies: green and blue infrastructure

Over the past few decades, biodiversity protection strategies have increasingly integrated ecological networks (Battisti, 2003; Keeley et al., 2019), through green infrastructure, defined by the European Environment Agency as ‘a strategically planned network of natural and semi-natural areas with other environmental features designed and managed to contribute to maintain biodiversity in fragmented landscape and deliver a wide range of ecosystem services.’ (Green Infrastructure (GI)—Enhancing Europe’s Natural Capital, 2013). The term ‘blue infrastructure’ is sometimes used to specifically refer to aquatic habitats (Silva and Wheeler, 2017), but, in practice, the term ‘green infrastructure’ can be generic and include both terrestrial and aquatic habitats. Many Member States have implemented green infrastructure projects since the late 90’s (European Commission, 2019), e.g. Belgium (Wlaams Ecologisch Netwerk, Flanders and Structure Ecologique Principale, Wallonia), Estonia (Green Network), France (Trame verte et bleue), Germany (Biotopverbund), and Hungary (National Ecological Network).

Green infrastructure remains a schematic (cores + corridors) and theoretical approach, but it can lead to protecting and connecting remaining natural spaces, notably within a landscape where nature has been highly artificialized and fragmented. In this application, green infrastructure can especially play an essential role in the protection of biodiversity in industrialized countries, as shown by the deployment of public policies for green and blue infrastructure worldwide (Linehan et al., 1995). Globally, the International Union for Conservation of

Nature (IUCN) promotes green infrastructure as a key spatial planning tool for nature conservation (Bennett, 2003; Hilty et al., 2020). The concept of ecological connectivity is also implicit in several international conventions such as the Ramsar convention (1971) and the Bern convention (1979), European agreements (habitats and species directive) and related EU policy implementation (Natura 2000). Testifying its relevance, green infrastructure initiatives have also been developed at the international level, notably in Africa (e.g. The Tri-Dom Ecological Network, Cameroon-Gabon-Congo), Asia (e.g. The Arakawa River Ecological Network, Japan), North America (e.g. Southern Rockies Wildlands Network, USA), South America (e.g. The Vilcabamba-Amboró Conservation Corridor, Peru/Bolivia) (Moore & Shadie, 2007) and Oceania (e.g. Australia (Kilbane, 2013)).

2.2. Considering darkness: switching from ‘daytime green and blue’ to ‘nighttime green and blue’

Today, nearly all international conservation strategies take little or no account of darkness. As a rare exception, we can note the resolution adopted in 2020 by the international Convention on the Conservation of Migratory Species, recognizing that ALAN is an emerging issue for wildlife (UNEP/CMS/Resolution 13.5, 2020). In Europe, the environmental protection of European Union and laws of individual Member States do not specifically protect nocturnal species from the negative effects of ALAN, with rare exceptions (Schroer et al., 2020). However, policies should reduce ALAN and its pressure on ecosystems worldwide. Particularly, mitigation solutions at the landscape level appear to be lacking (Jägerbrand & Bouroussis, 2021) whereas it is essential to spatially plan night lighting in order to differentiate its management according to the biodiversity issues in a territory.

Thus, a possible way, relevant in our opinion - particularly from a

practical point of view - could consist in including darkness within green and blue infrastructure, resulting in a 'dark infrastructure' where biological and ecological processes required during nighttime are possible (Sordello, 2017d). Challéat et al. (2021) recently proposed this approach from a socio-ecological perspective. Here, we take the definition of dark infrastructure from Sordello (2017c) and Sordello (2017d) as the approach of integrating light pollution into the identification of ecological continuities for different habitats. The result is an ecological network - formed by cores connected by corridors - in which darkness is an additional quality criterion (Sordello et al., 2018b). For instance, to identify green infrastructure for farmland with hedges (*bocage*), the criteria analyzed until now mainly referred only to sufficiently dense network of hedges with good quality hedges (wide, with old trees, multi-stratified vegetation, etc.). Henceforth, a *bocage* dark infrastructure would require all of the green infrastructure criteria but also the level of darkness (Sordello, 2017d). IUCN adopted a motion on light pollution during the world IUCN congress held in France in September 2021, voted by a very large majority, which promotes the deployment of dark infrastructure around the world based on this definition (IUCN, 2021).

Without restricting corridors to physical and contiguous structures (they can be airborne), dark infrastructure is one of the possible responses to mitigate the impacts of artificial light at night on biodiversity and specifically on habitat loss and fragmentation and wildlife movements (Pauwels et al., 2019; Zeale et al., 2018). This approach would integrate the stress caused by ALAN on the physiology and behaviour of organisms, population dynamics, and species interactions at night. Dark infrastructure may help to limit the multiple impacts of light pollution on biodiversity with a global vision on a territory (Sordello, 2017c). This enables going beyond case-by-case management of light sources and going further than protected area networks by envisaging the actual connection of natural and semi-natural habitats, according to landscape ecology concepts. It leads to consideration of the cyclic rhythms for biodiversity (e.g. day-night, seasonal) within green and blue infrastructure policies (Sordello, 2017b).

2.3. Incorporating natural light levels

We need to mention that the term 'black infrastructure' could also be used, but 'dark' seems more appropriate since it encompasses several levels of darkness. Under natural conditions, the night is not totally black, since the starry sky - and particularly the moon for most of nights - produce an ambient luminosity that is bright enough for nocturnal species thanks to their large eyes or numerous photoreceptive cells (Clarke, 1983; Dice, 1945; Somanathan et al., 2008; Veilleux & Cummings, 2012). Moreover, the term 'dark' may appear less tense for operational actors and users than the term 'black', which suggests that the aim of such a planning strategy should be to eliminate artificial lighting all the time and everywhere, whereas we know that this is utopian. Here, the goal is to preserve and restore an ecological network with a level of darkness that is as natural as possible and allows maintenance of biodiversity. The level of natural light at night changes cyclicly, due to lunar phases, which is a source of synchronization of biological rhythms and activity for organisms (Battaglia et al., 2017; Grant et al., 2009; Norevik et al., 2019). We know that the full moon illuminance - around 0.05 to 0.1 lx at temperate latitudes during the summer (Kyba et al., 2017) - is already a sufficient level to cause biological effects for some organisms (Clarke et al., 1996; Linley et al., 2021; Prugh & Golden, 2014). Consequently, ALAN should not reach light intensity that disrupts biological or ecological processes. This means that nighttime brightness (natural + artificial) should never exceed the level of the full moon and lower levels are required to avoid any impact, particularly in dark infrastructure since it involves diverse species, some of which highly sensitive to light pollution (Simons et al., 2021). We raise here the fact that the management of night lighting should consider the external parameters that influence the ambient luminosity (the moon phase, but also the weather for example), by

reasoning in relation to a global level of 'natural + artificial' light conditions (van Hasselt et al., 2021).

3. Identifying, preserving and restoring dark infrastructure: a 4-steps process

Conceptual studies on the usefulness of dark ecological networks as a social-ecological framework to limit the impacts of light pollution on biodiversity were recently published, pointing out the challenges of articulating organizational levels for a bottom-up approach of the dark ecological network (Challéat et al., 2021). Dark infrastructure must be identified, preserved and restored at several administrative levels (municipalities and intermunicipal councils, departments, regions, states or associations of states such as the European Union), as well as biological/ecological levels (e.g. biogeographic zones, perimeters of natural areas with or without regulatory protection status, landscape patches or local sites). The link between levels should reconcile 'top-down' (upstream framing for subsequent application in local planning schemes) and 'bottom-up' (feedback from local experiences to feed into a broader, national or international framework) insights on ALAN regulation.

Here, we propose an operational 4-steps process to identify, preserve and restore the dark infrastructure (Fig. 4).

3.1. STEP 1: Mapping 'darkness quality'

First of all, it is essential to carry out a diagnosis of light pollution in the form of a map of the territory under consideration (Marcantonio et al., 2015). This mapping must allow the identification of spatial distribution of the quality of the night environment in the form of different classes (Fig. 4). This quantitative indicator will be one of the essential input for the identification of the dark infrastructure, by crossing with biodiversity data (Xue et al., 2020). Light pollution mapping can be done starting with satellite images (Jechow & Hölker, 2019), nocturnal orthophotography (Schirmer et al., 2019), field data (geolocation of lightings associated with their technical characteristics: power, light spectrum, etc.) or metrology (*in-situ* measurement of light pollution by various devices such as luxmeter, sky quality meter, etc. (Garratt et al., 2019; Secondi et al., 2017)). The strengths and weaknesses of each data source will depend on the scale considered (national, regional, municipal, neighbourhood). France has just published a national map of light pollution constituting a quantitative indicator of the light diffused in the middle of the night in clear weather using satellite data (ONB, 2021).

3.2. STEP 2: Identifying the dark infrastructure

According to quantitative indicators previously developed, dark infrastructure must be identified, including cores and corridors for different types of environments (e.g., forests, grasslands, wetlands, freshwaters, shores) (Fig. 4).

A first vision of dark infrastructure is to consider that it corresponds to optimal areas, where the nighttime environment remains sufficiently undisturbed for biodiversity (= 'Reference conditions', to make a parallel with Water Framework Directive implementation - WFD). Such optimal areas must be identified as soon as possible because light pollution continues to increase and threaten them (Guetté et al., 2018). Then these areas will form the basis of the dark infrastructure. A second vision may include in the dark infrastructure areas of lesser quality, whose nocturnal functionality is impeded (i.e. where the threshold of 'Reference conditions' is not reached but still good). This minimal light threshold could be selected according to the most sensitive species (which might be always low) or depending on conservation goals and ecosystems. Indeed, this threshold will determine which areas will have to be preserved and which areas will have to be restored. In France, 'Pyrenees National Park' determined a threshold of sensitivity to light, using data previously collected on *Rhinolophus* and *Myotis* bats. The results show that, whatever the bat species observed, from a level of light

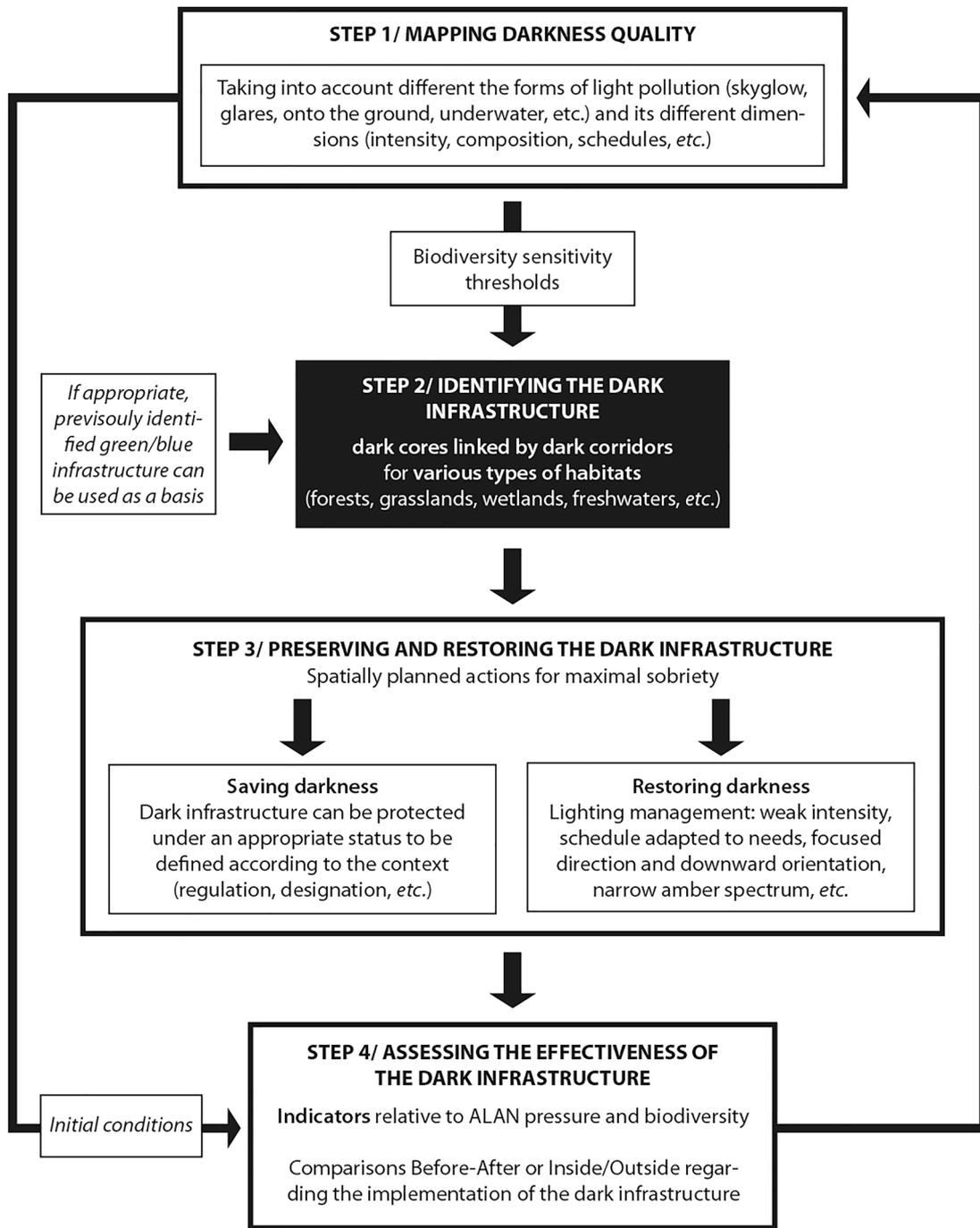


Fig. 4. 4-steps process of implementation of the dark infrastructure whatever the scale of territory considered, from the elaboration of the diagnosis until the assessment.

pollution of about 19.8–20.5 mag/arcsec², the number of contacts established with each species decreases (Fresse, 2018). Then, to design their dark infrastructure, three classes of darkness quality were retained: poor (15.9 to 20 mag/arcsec²), average (20.1 mag/arcsec² to 21.3 mag/arcsec²), good (>21.3 mag/arcsec²)

Once the cutoff threshold is chosen to characterize the dark infrastructure, in practice, two options of implementation are possible (Sordello et al., 2021): 1) either taking ALAN into account in an existing green and/or blue infrastructure; i.e. when the work to define the ecological network has already been done but without considering darkness (e.g. applied in Geneva, Switzerland by Ranzoni et al. (2019); see Fig. 5F), or 2) integrating ALAN in the design of a new green and/or

blue infrastructure (e.g. applied in ‘Pyrenees National Park’, France). The first option would enhance existing efforts, as it is expected to upgrade the functionality of the ecological network; however, its appropriateness must be considered on a case-by-case basis because green and blue infrastructure are generally defined on the basis of target species chosen independently of their sensitivity to ALAN. For the second option, ALAN can be an additional parameter in spatial models (see Fig. 5D); i.e. the estimation of roughness/resistance coefficients for ecological networks modelling (Hale et al., 2015; Pauwels et al., 2019) or used to downgrade the rating of cores and corridors, ultimately leading to the exclusion (or planning restoration) of elements that are of low quality (Sordello et al., 2018b).

(A)

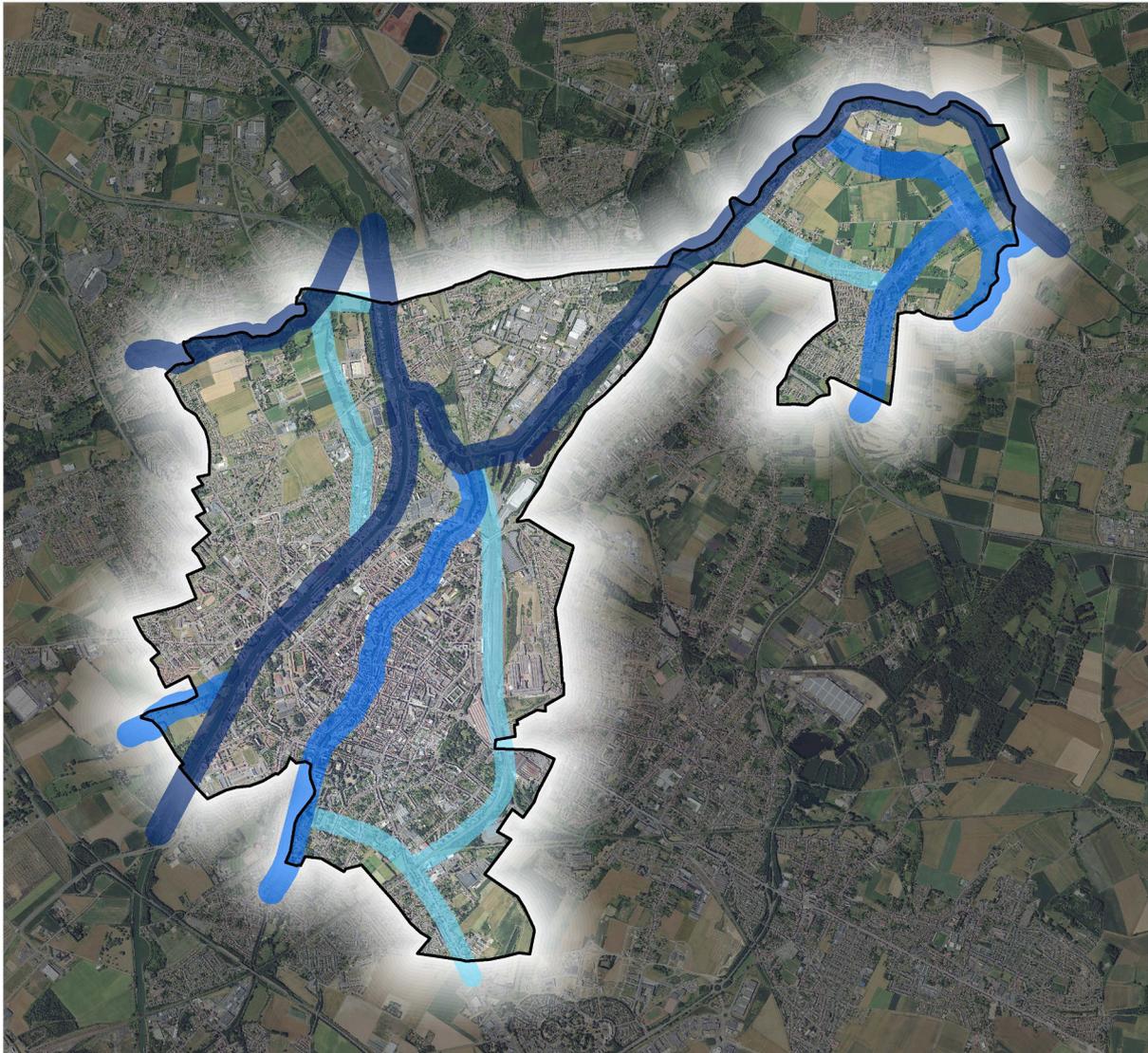
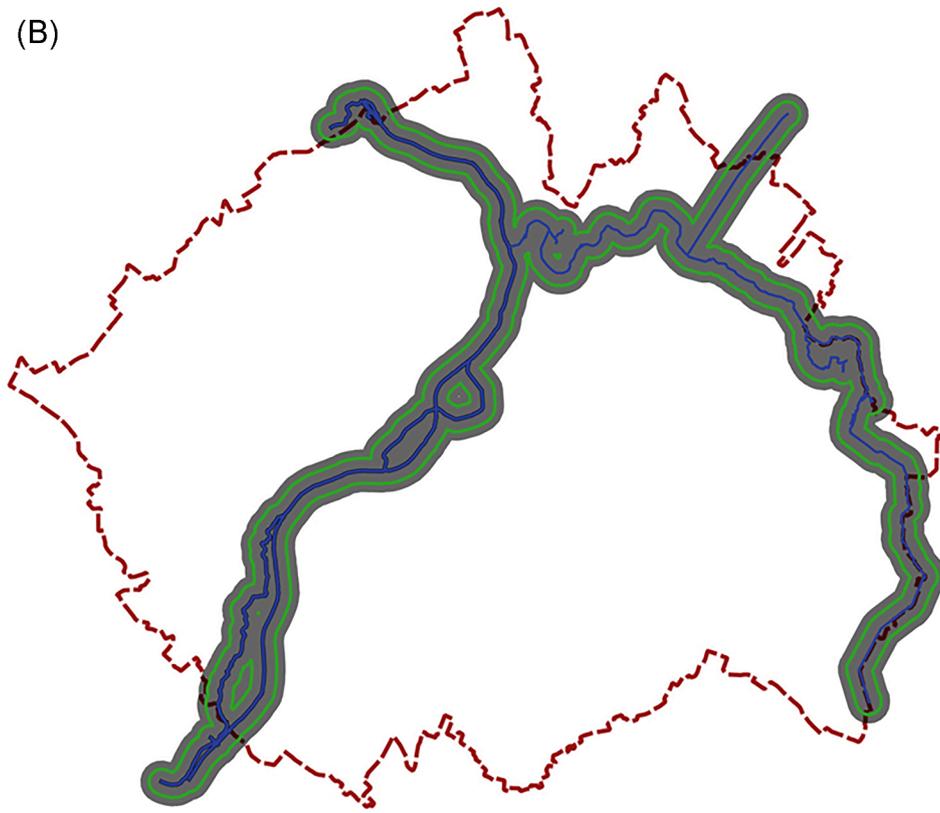


Fig. 5. Examples of dark infrastructure already in place in France, Switzerland and United-States. A) In the town of Douai (France), a dark infrastructure was identified using an acoustic bat survey (80 points in June 2018) throughout the commune territory. Here, the dark infrastructure was not translated into cores and corridors but into a set of dark ecological continuities. These have been drawn with three levels of issues represented by shades of blue on the map, in order of importance from the least dark to the darkest (tertiary, secondary, main). These levels are directly related to the intensity of bat activity. They allow to prioritize the further actions of preservation and restoration of the dark infrastructure. B) Identification of nocturnal corridors for several bat species in the 'Métropole Européenne de Lille' (France). This summary was obtained after random stratified sampling (bats were recorded on 399 sampling points; one entire night per sampling point) and species distribution modelling. A least-cost modelling approach was finally applied to identify nocturnal corridors. These nocturnal corridors correspond in large part to the canals and watercourse ('Deule', 'Roubaix', 'Marque'). C) Dark infrastructure in Metz Métropole (France). The grey-black shape indicates the impact of ALAN on the core functionality (extinction probability) and the shades from red to blue give information about the impact of ALAN on corridor functionality (dispersal flow). The result provides a decision-making tool for scientists, conservation managers and policy-makers to plan ecological networks where ALAN is taken into account. D) In greater Los Angeles (United States), the 'darkest path' corridors (light colored lines) between natural habitats was calculated, using high-resolution data from a small satellite (Aerospace Corporation; see [Pack et al., 2017](#)). Light pollution levels range from low (blue) to medium (red) and high (yellow). After transforming the raw data, the least cost paths between four parks were calculated with brightness as the resistance value to demonstrate the links between protected areas occupied by mountain lions, which are known to be averse to moving across lighted landscapes. The results were consistent with known corridor locations and illustrated the need to protect the remaining tenuous dark paths and to restore a dark infrastructure for wildlife movement. E) In the 'Parc Naturel Régional de l'Aubrac' (France) landuse data were crossed with light pressure data at the extremities of the night (i.e. the least favourable conditions, before possible public lighting extinctions). This work was performed for the different sub-ecological networks identified in the 'green and blue infrastructure' of the Park. Here the map shows the result obtained for woodland habitats. The shades of colour indicate the quality of the night sky in this dark wooded infrastructure (see the caption on the image). F) Raster map resulting from the analysis of the viewshed - visibility of the light sources of the Geneva basin (Switzerland). The color gradient highlights the areas most heavily impacted by light pollution, such as built-up areas, road networks or open areas. The darker areas represent the areas from which the light nuisances are less visible or nonexistent, such as forest areas, valleys and bocage structures (dark blue). Open areas without structures such as hedgerows or forests, are thus more exposed to light pollution.

(B)



(C)

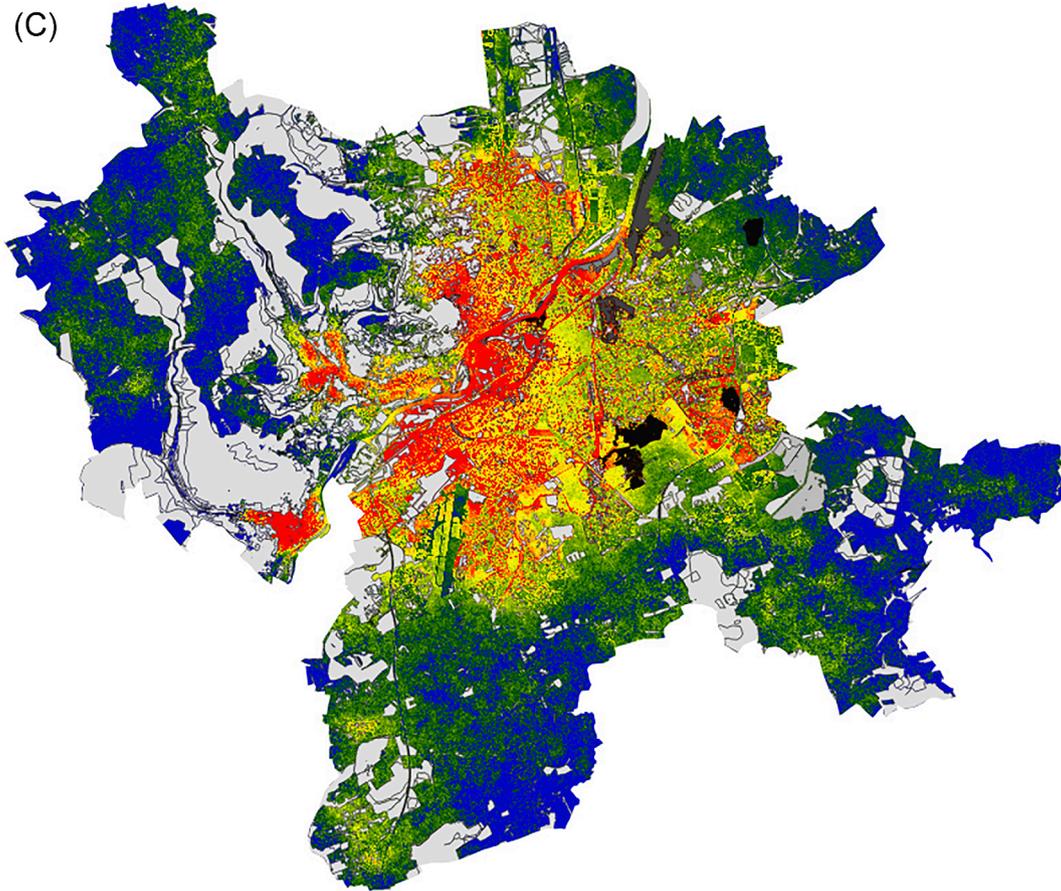


Fig. 5. (continued).

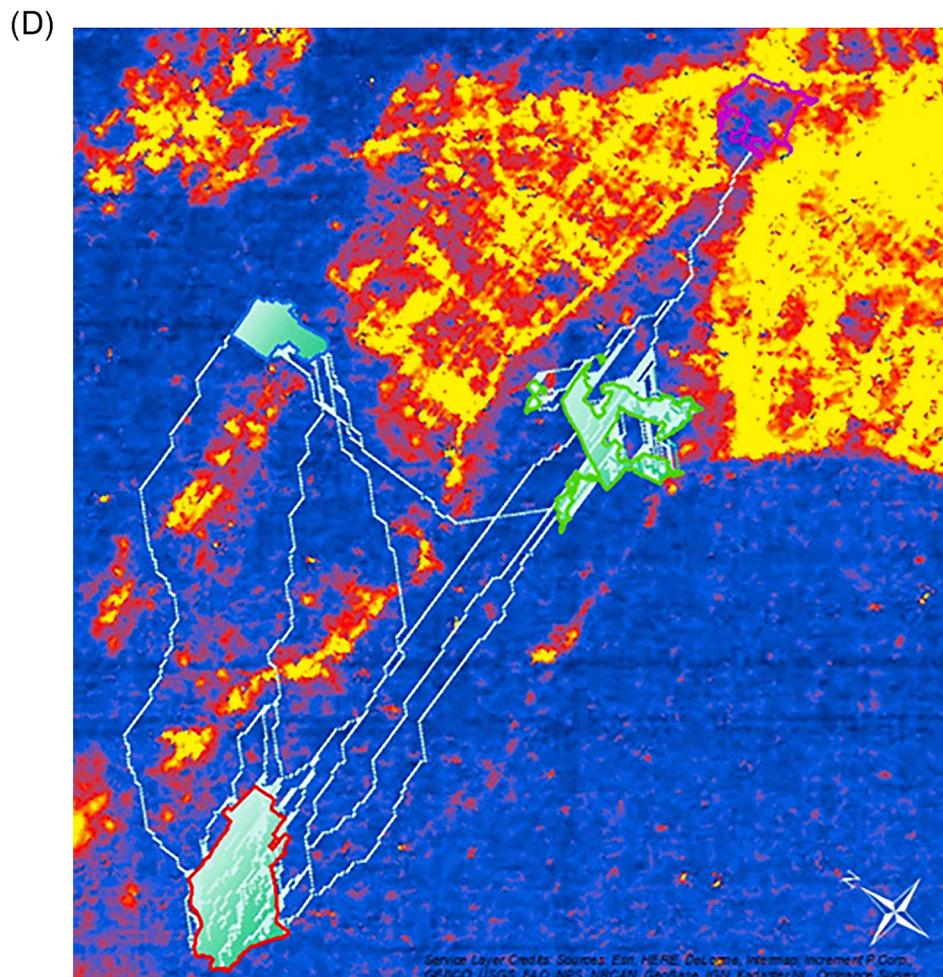


Fig. 5. (continued).

3.3. STEP 3: Preserving and restoring the dark infrastructure

After being identified, dark infrastructure must be preserved to prevent light pollution, under a protection status to be defined according to the context (space that cannot be illuminated or even urbanized, protected areas, World Heritage recognition, designations such as those proposed by the International Dark Sky Association, etc.).

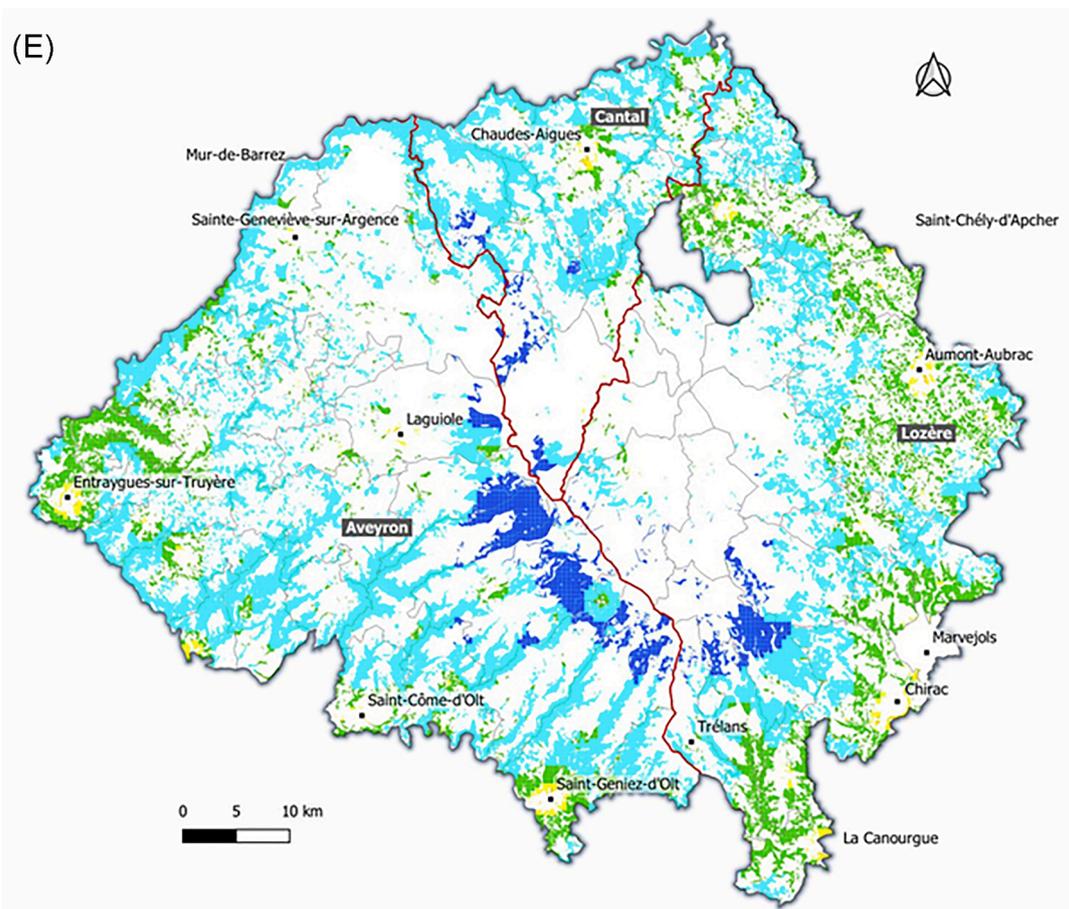
In areas where the dark infrastructure is considered 'degraded' compared to reference conditions (based on quantitative or semi-quantitative indicators), darkness should be restored by mobilizing various lighting management tools (Gaston et al., 2012; Sordello, 2018) (Fig. 4). The most effective and simple way is to suppress lightings or, at least, to turn off lights. However, light is needed for human activity at night; then it would be unreasonable to imagine a world without any outdoor lighting. Therefore, we must aim for sobriety, by lighting only when strictly necessary, by questioning the need for lighting in advance and by seeking alternatives as a priority (e.g. passive lightings, reflectors, headlamps, etc.). Also, the management of lighting should no longer be done by partitioning uses but by considering all light sources in a given site. For example, in a given street, lights illuminating sidewalks could remain off as long as signs and storefronts are still active and already providing a sufficient level of light for walking.

Restoration actions could be prioritized accordingly to the ecological stakes and the level of nuisances induced by ALAN, with the objective of optimizing the nocturnal space-time between humans and the rest of the living world. As the optimization of lighting has not been a concern until now, there is a great deal of scope for reducing light pollution (wasted light, unnecessary lighting, unsuitable time slots, etc.) without losing

comfort and use for human activities. To this end, many lighting parameters can be modulated: e.g. adapting the level of illumination to use (Rydell et al., 2021), adapting the lighting periods (Day et al., 2015) or regulating the power to demand schedules (Bolliger et al., 2020), direct the lights downwards and specifically targeting the area to be lit. Concerning the color of the light, species have different sensitivities to light wavelengths, whether for vision, chronobiology or other functions (behaviour, physiology, activity, growth, etc.) (Alaasam et al., 2021; Musters et al., 2009). Therefore it is impossible to identify one color that would be impact-free for all organisms. Thus, the choice of lighting to be preferred in terms of its associated spectrum can be guided by the ecological context (Spoelstra et al., 2017; Syposz et al., 2021). However, a general advice is that broader spectra have broader impacts because they stimulate more photoreceptors in a species and affect more species (Diamantopoulou et al., 2021; Kernbach et al., 2020). In addition, at the moment, research results show that amber light (yellow/orange) have lower effects on wildlife than blue, green or even red, which leads to prefer low color temperatures (~1500–2400 K) (Deichmann et al., 2021; Longcore et al., 2018). Nevertheless it should be noted that even yellow/amber lights remain impactful for some taxa (Kühne et al., 2021; Van den Broeck et al., 2021).

3.4. STEP 4: Assessing the effectiveness of the dark infrastructure

Finally, as for other public policies, indicators are needed to monitor and assess the role and effectiveness of dark infrastructure in maintaining and, where appropriate, restoring darkness and ecosystem functioning at night (Fig. 4). This step will require comparisons before



	Zenithal luminance (mag/arcsec ²)	Number of stars visible to the naked eye on a clear sky		Zenithal luminance (mag/arcsec ²)	Number of stars visible to the naked eye on a clear sky
	≤ 19.5	< 100		> 21.00 et ≤ 21.25	950
	> 19.5 et ≤ 20.30	280		> 21.25 et ≤ 21.50	1200
	> 20.30 et ≤ 20.75	520		> 21.50 et ≤ 21.70	2300
	> 20.75 et ≤ 21.00	660		> 21.70	> 4000

Fig. 5. (continued).

and after implementation of the dark infrastructure, or comparing areas where it is implemented and those where it is not. The indicators should encompass pressure indicators (light pollution, as detailed above) and indicators related to biodiversity. For the latter, it will be necessary to combine different aspects, including species richness and abundance, community functioning (life traits, relationships between species), as well as functional connectivity in addition to structural connectivity. For this purpose, indicator species could be identified, among the most vulnerable nocturnal animal group to ALAN – such as bats, amphibians, nocturnal Lepidoptera, Lampyrid beetles, etc. – for different types of habitats/ecosystems.

4. First successful ‘dark infrastructure’ projects

Several dark infrastructure projects have already been carried out, notably in France, Switzerland and United-States by various actors (e.g. municipalities, metropolises, managers of protected areas, lighting

specialists) (Fig. 5A–F). These projects consisted in identifying dark infrastructure in a given territory with various methodologies, covering the two options described in Section 3.2.

In France, many cities have already identified their dark infrastructure or are in the process of doing so (such as Amiens, Bordeaux, Douai, Lille (see Fig. 5B), Limoges, Marne-et-Gondoire, Metz, Nantes, Nice, Strasbourg). Five french ‘National parks’ (‘Cévennes’, ‘Pyrénées’, ‘Port-Cros’, ‘Mercantour’, ‘Réunion’) also conducted a joint project to map their light pollution (STEP 1) and their dark infrastructure (STEP 2). They are now in the process of implementing their action plans to restore darkness where it is degraded (STEP 3). The same is true for several french ‘Regional nature parks’ such as those in the ‘Massif Central’ (see an example of ‘Parc naturel régional de l’Aubrac’ in Fig. 5E).

Concerning option 1 or 2 previously presented to identify the dark infrastructure, we meet both in these projects.

In the transboundary region of the Geneva basin in Switzerland, the dark infrastructure was obtained by intersecting low ALAN areas with

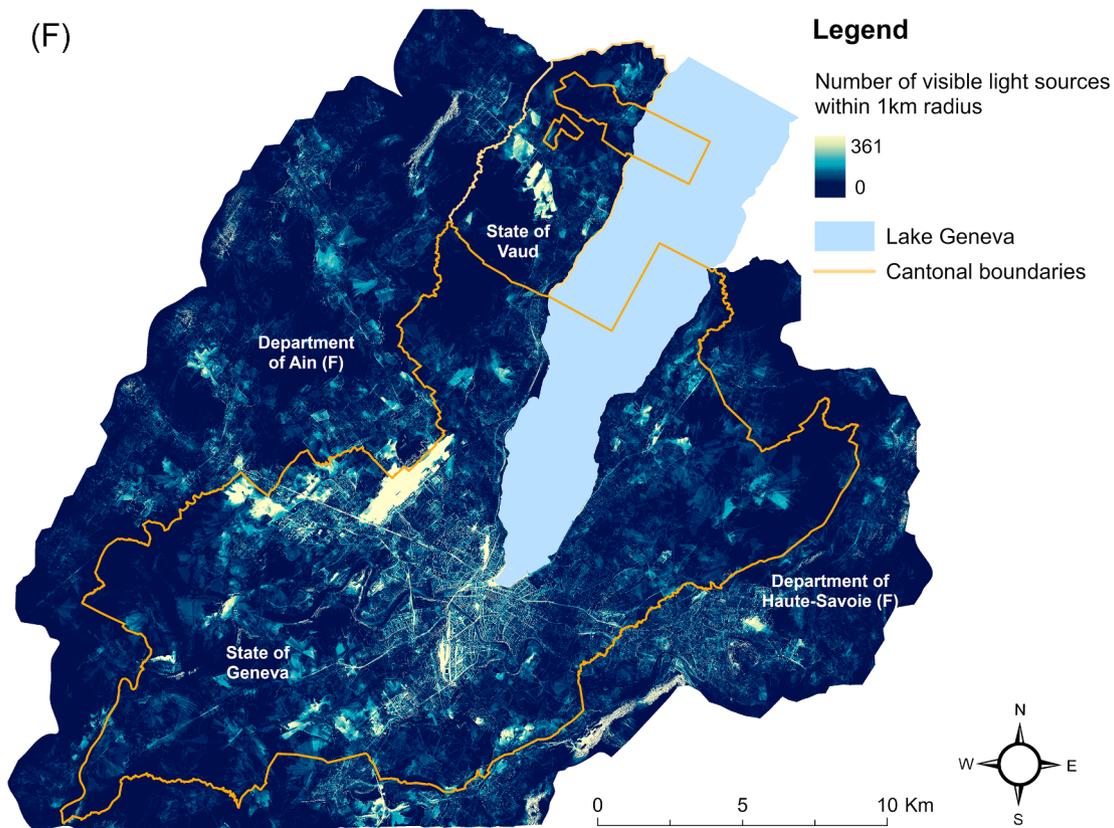


Fig. 5. (continued).

the existing green infrastructure (option 1) (Fig. 5F). To do this, an automated extraction of light sources from nocturnal high-resolution orthophotography was performed. These light sources were then used in a viewshed analysis where ALAN at any location was derived from the number of light sources within a 1 km radius.

In Douai (France), a dark infrastructure was identified ‘from scratch’ (option 2) (Fig. 5A). Firstly, a “bat activity map” for different groups (*Pipistrellus*, *Nyctalus*, *Serotinus* and *Myotis*) was established, using 80 bat sound recorders during two nights in June under good weather conditions. Then, a hierarchy of activity levels by quantiles allowed to identify the areas of highest activity, forming the dark infrastructure.

Option 2 was also applied in Metz Métropole (France) to identify its dark infrastructure (Fig. 5C). To do so, the probability of species extinction and the individual dispersal flow (see Fig. 2) were calculated taking into account the effect of ALAN on life-history traits (see Fig. 1) using the simulation tool Simoiko (Moulherat, 2014). A generic population viability analysis was used. The input data were obtained from the field, scientific literature, or expert opinion on 5 species.

These examples show that dark infrastructure is a tool that various stakeholders adopt to preserve and restore darkness, in both urban and natural contexts. The spatial scales are also variable, ranging from a single municipality or even a neighbourhood to vast territories. These pioneering projects will be a valuable aid for subsequent initiatives. For this purpose, a further work will be necessary to review the methods applied in these projects to characterize dark infrastructure, to identify the technical levers for implementing better lighting management in these spaces, and to list any difficulties encountered.

5. Research and development issues

Firstly, to identify the dark infrastructure, it is necessary to better map ALAN pressure in a given area. This is the stage of the factual diagnosis of darkness quality (STEP 1 in our timeline). Generally,

existing maps only take into account the light level while the impacts on the species also depend on the schedules or the composition of the light. Moreover, the maps that are available with global coverage are based on light sources detected by satellites, which only detect light that is emitted upward. Satellite data allow modelling skyglow (indirect light pollution) and exclude a large part of the other forms of direct light pollution such as glare, light emitted towards the ground, light that penetrates the water or enters cavities, etc. which are also problematic (Wilson et al., 2021). Upward radiance and modelled sky glow correlate well with surface-level exposure, but mask large spatial variation in exposure (Simons et al., 2020). In addition, the light caught by the satellites will depend on the sensor spectrum sensitivity (500–900 nm for NASA’s VIIRS-DNB instrument, the most used currently), which can lead to the exclusion of a critical part of the spectrum (such as ultraviolet or infrared radiation and overall blue light that is increasing in LED-based lighting systems) (Elvidge et al., 2010; Kyba et al., 2015; Levin et al., 2020). Therefore, the objective is to create reliable maps taking into account all these considerations, in order to truly assess the global quality of the nighttime environment. This will allow to identify where we do not deviate ‘too much’ from a reference state (i.e. a natural night without ALAN), and a class system could be used for this (e.g. very good, good, average, poor and bad) as we do for water quality in Europe based on WFD.

Secondly, a major research issue is still to determine the lowest level of ALAN for which effects are observed on species or ecosystems (as commonly done in ecotoxicology); i.e. thresholds of light sensitivity (Hölker et al., 2021). In other words it deals with the cutoff point to say that we are in or out of the dark infrastructure (STEP 2 in our time line). This is necessary to state if darkness is sufficient or not for biodiversity and actually to inform the design of dark infrastructure. This question is very difficult to address because such thresholds are taxa-dependent (and sometimes even function of the sex or the age for a same taxon). Data already exist for some species but this knowledge remains

incomplete even if we already know that impacts are detected at light levels far below 1 lx: e.g., 0.5 lx for fish swimming (Latchem et al., 2021), 0.3 lx for plant growth (Crump et al., 2021) and bird digestion (Sepp et al., 2021), 0.03 lx for amphibian locomotion (Secondi et al., 2021), 0.01 lx for insect diapause (Mukai et al., 2021). In addition, the different light parameters should be considered together because the impacting light level can vary according to the color as a result of the spectral sensitivity of species (e.g. young sea turtles are desoriated at 39 lx with red light, 10 lx with yellow light and 5 lx with green light (Cruz et al., 2018)). A connected research issue is to better understand the combined effects of ALAN and other pressures (Ciach & Fröhlich, 2017) on biodiversity.

6. Conclusion

Green and blue infrastructure, which correspond to ecological networks (i.e. cores connected by corridors), are a strong measure to mitigate habitat and biodiversity loss. They have been implemented for many years by many states and supranational organizations around the world. The dark infrastructure stems from them, in order to take into account the necessity of natural periods of darkness for life on Earth. Dark infrastructure is one of the means of limiting the effects of light pollution on biodiversity at the landscape scale. In view of the continuously increasing light pollution levels worldwide, it is timely for institutions and society to take up such a planning tool, as they have done for green and blue infrastructure.

As a cautionary word, dark infrastructure should not become only the last remnants of an old dark-night world. Their implementation is not a justification for continuing to illuminate every spaces outside the ecological network without any restriction. On the contrary, they should contribute to reach the more general goal that is to limit ALAN everywhere and everytime possible, because saving energy will not systematically solve the problem of biodiversity loss. It can even worsen the situation in case of a rebound effect (more light emitted while consuming less energy) or harmful changes in emitted light spectrum that would be more energy efficient but more impactful for biodiversity. However, the dark infrastructure makes it possible to prioritize and spatialize the issues, as well as preservation and restoration actions, at a territorial level. The goal is to 'secure' the areas that are still of good quality for ecosystem functioning and to ensure that this dark infrastructure expands year after year.

The development of dark infrastructure will raise many practical questions for the scientific community and operational stakeholders in the coming years (e.g. lighting and biodiversity data availability, species sensitivity thresholds, modelling methods, governance, status of protection). In addition, their capacity to reduce the negative impacts of ALAN on biodiversity will have to be assessed through appropriate indicators (Sordello et al., 2018a).

Such an approach oriented towards the conservation of biodiversity in dark nocturnal conditions fits into a wider transdisciplinary field addressing various problems and approaches to the preservation of the night (Kyba et al., 2020; Moeschler & Achkar, 2020). The several crises of all kinds (social, economic, health) that our societies are going through can be an opportunity to raise awareness for the need to preserve nature, including at night because, at any given moment, half of the Earth's surface experiences night.

Acknowledgements

The authors would like to sincerely thank Prof. Kevin J. Gaston for providing fruitful comments on an earlier version of the manuscript, and Nina Noujdina that produced the darkest-path analysis in Fig. 5D with light data provided by Dee Pack (Aerospace Corporation) from an AeroCube small satellite.

References

- Alaasam, V. J., Kernbach, M. E., Miller, C. R., & Ferguson, S. M. (2021). The Diversity of photosensitivity and its implications for light pollution. *Integrative and Comparative Biology*, 61(3), 1170–1181. <https://doi.org/10.1093/icb/icab156>
- Azam, C., Le Viol, I., Julien, J.-F., Bas, Y., & Kerbiriou, C. (2016). Disentangling the relative effect of light pollution, impervious surfaces and intensive agriculture on bat activity with a national-scale monitoring program. *Landscape Ecology*, 31(10), 2471–2483.
- Barré, K., Spoelstra, K., Bas, Y., Challéat, S., Ing, R. K., Azam, C., ... Viol, I. L. (2020). Artificial light may change flight patterns of bats near bridges along urban waterways. *Animal Conservation*, 24(2), 259–267. <https://doi.org/10.1111/acv.12635>
- Battaglia, P., Ammendolia, G., Cavallaro, M., Consoli, P., Esposito, V., Malara, D., ... Andaloro, F. (2017). Influence of lunar phases, winds and seasonality on the stranding of mesopelagic fish in the Strait of Messina (Central Mediterranean Sea). *Marine Ecology*, 38(5), Article e12459. <https://doi.org/10.1111/maec.12459>
- Battisti, C. (2003). Habitat fragmentation, fauna and ecological network planning: Toward a theoretical conceptual framework. *Italian Journal of Zoology*, 70(3), 241–247.
- Beier, P. (1995). Dispersal of juvenile cougars in fragmented habitat. *The Journal of Wildlife Management*, 59(2), 228.
- Bennett, A. F. (2003). *Linkages in the landscape: The role of corridors and connectivity in wildlife conservation*. <https://portals.iucn.org/library/node/8261>.
- Bennie, J., Davies, T. W., Cruse, D., Bell, F., & Gaston, K. J. (2017). Artificial light at night alters grassland vegetation species composition and phenology. *Journal of Applied Ecology*, 55(1), 442–450. <https://doi.org/10.1111/1365-2664.12927>
- Bennie, J., Duffy, J., Davies, T., Correa-Cano, M., & Gaston, K. (2015). Global trends in exposure to light pollution in natural terrestrial ecosystems. *Remote Sensing*, 7(3), 2715–2730.
- Bhardwaj, M., Soanes, K., Lahoz-Monfort, J. J., Lumsden, L. F., & van der Ree, R. (2020). Artificial lighting reduces the effectiveness of wildlife-crossing structures for insectivorous bats. *Journal of Environmental Management*, 262, Article 110313. <https://doi.org/10.1016/j.jenvman.2020.110313>
- Bliss-Ketchum, L. L., de Rivera, C. E., Turner, B. C., & Weisbaum, D. M. (2016). The effect of artificial light on wildlife use of a passage structure. *Biological Conservation*, 199, 25–28.
- Bolliger, J., Hennet, T., Wermelinger, B., Bösch, R., Pazur, R., Blum, S., ... Obrist, M. K. (2020). Effects of traffic-regulated street lighting on nocturnal insect abundance and bat activity. *Basic and Applied Ecology*, 47, 44–56. <https://doi.org/10.1016/j.baae.2020.06.003>
- Boyes, D. H., Evans, D. M., Fox, R., Parsons, M. S., & Pocock, M. J. O. (2021). Is light pollution driving moth population declines? A review of causal mechanisms across the life cycle. *Insect Conservation and Diversity*, 14(2), 167–187. <https://doi.org/10.1111/icad.12447>
- Bumgarner, J. R., & Nelson, R. J. (2021). Light at night and disrupted circadian rhythms alter physiology and behavior. *Integrative and Comparative Biology*, 61(3), 1160–1169. <https://doi.org/10.1093/icb/icab017>
- Camacho, L. F., Barragán, G., & Espinosa, S. (2021). Local ecological knowledge reveals combined landscape effects of light pollution, habitat loss, and fragmentation on insect populations. *Biological Conservation*, 262, Article 109311. <https://doi.org/10.1016/j.biocon.2021.109311>
- Challéat, S., Barré, K., Laforge, A., Lapostolle, D., Franchomme, M., Sirami, C., ... Kerbiriou, C. (2021). Grasping darkness: The dark ecological network as a social-ecological framework to limit the impacts of light pollution on biodiversity. *Ecology and Society*, 26(1), art15. <https://doi.org/10.5751/ES-12156-260115>
- Ciach, M., & Fröhlich, A. (2017). Habitat type, food resources, noise and light pollution explain the species composition, abundance and stability of a winter bird assemblage in an urban environment. *Urban Ecosystems*, 20(3), 547–559. <https://doi.org/10.1007/s11252-016-0613-6>
- Ciach, M., & Fröhlich, A. (2019). Ungulates in the city: Light pollution and open habitats predict the probability of roe deer occurring in an urban environment. *Urban Ecosystems*, 22(3), 513–523. <https://doi.org/10.1007/s11252-019-00840-2>
- Clarke, J. A. (1983). Moonlight's influence on predator/prey interactions between short-eared owls (*Asio flammeus*) and deer mice (*Peromyscus maniculatus*). *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 13, 205–209. <https://doi.org/10.1007/BF00299924>
- Clarke, J. A., Chopko, J. T., & Mackessy, S. P. (1996). The effect of moonlight on activity patterns of adult and juvenile Prairie rattlesnakes (*Crotalus viridis viridis*). *Journal of Herpetology*, 30(2), 192. <https://doi.org/10.2307/1565509>
- Crump, M. C., Brown, C., Griffin-Nolan, R. J., Angeloni, L., Lemoine, N. P., & Seymoure, B. M. (2021). Effects of low-level artificial light at night on kentucky bluegrass and an introduced herbivore. *Frontiers in Ecology and Evolution*, 9, Article 732959. <https://doi.org/10.3389/fevo.2021.732959>
- Cruz, L. M., Shillinger, G. L., Robinson, N. J., Tomillo, P. S., & Paladino, F. V. (2018). Effect of light intensity and wavelength on the in-water orientation of olive ridley turtle hatchlings. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, 505, 52–56. <https://doi.org/10.1016/j.jembe.2018.05.002>
- Czarnecka, M., Kakareko, T., Jermacz, Ł., Pawlak, R., & Kobak, J. (2019). Combined effects of nocturnal exposure to artificial light and habitat complexity on fish foraging. *Science of The Total Environment*, 684, 14–22. <https://doi.org/10.1016/j.scitotenv.2019.05.280>
- Czarnecka, M., Kobak, J., Grubisic, M., & Kakareko, T. (2021). Disruptive effect of artificial light at night on leaf litter consumption, growth and activity of freshwater shredders. *Science of The Total Environment*, 786, Article 147407. <https://doi.org/10.1016/j.scitotenv.2021.147407>

- Dananay, K. L., & Benard, M. F. (2018). Artificial light at night decreases metamorphic duration and juvenile growth in a widespread amphibian. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, 285(1882), 20180367. <https://doi.org/10.1098/rspb.2018.0367>
- Davies, T. W., Duffy, J. P., Bennie, J., & Gaston, K. J. (2016). Stemming the tide of light pollution encroaching into marine protected areas: Light pollution in marine protected areas. *Conservation Letters*, 9(3), 164–171.
- Davies, T. W., & Smyth, T. (2018). Why artificial light at night should be a focus for global change research in the 21st century. *Global Change Biology*, 24(3), 872–882.
- Day, J., Baker, J., Schofield, H., Mathews, F., & Gaston, K. J. (2015). Part-night lighting: Implications for bat conservation: Part-night lighting and bats. *Animal Conservation*, 18(6), 512–516. <https://doi.org/10.1111/acv.12200>
- Degen, T., Mitterser, O., Perkin, E. K., Weiß, N.-S., Oehlert, M., Mattig, E., & Hölker, F. (2016). Street lighting: Sex-independent impacts on moth movement. *Journal of Animal Ecology*, 85(5), 1352–1360. <https://doi.org/10.1111/1365-2656.12540>
- Deichmann, J. L., Ampudia Gatty, C., Andía Navarro, J. M., Alonso, A., Linares-Palomino, R., & Longcore, T. (2021). Reducing the blue spectrum of artificial light at night minimises insect attraction in a tropical lowland forest. *Insect Conservation and Diversity*, 14(2), 247–259. <https://doi.org/10.1111/icad.12479>
- Diamantopoulou, C., Christoforou, E., Dominoni, D. M., Kaiserli, E., Czerwinski, J., Mirzai, N., & Spatharis, S. (2021). Wavelength-dependent effects of artificial light at night on phytoplankton growth and community structure. *Proceedings of the Royal Society Proceedings of the Royal Society*, 288(20210525), 10. <https://doi.org/10.1098/rspb.2021.0525>
- Dice, L. R. (1945). Minimum intensities of illumination under which owls can find dead prey by sight. *The American Naturalist*, 79(784), 385–416. <https://doi.org/10.1086/281276>
- Ditmer, M. A., Stoner, D. C., & Carter, N. H. (2021a). Estimating the loss and fragmentation of dark environments in mammal ranges from light pollution. *Biological Conservation*, 257, Article 109135. <https://doi.org/10.1016/j.biocon.2021.109135>
- Ditmer, M. A., Stoner, D. C., Francis, C. D., Barber, J. R., Forester, J. D., Choate, D. M., ... Carter, N. H. (2021b). Artificial night light alters the predator–prey dynamics of an apex carnivore. *Ecography*, 44(2), 149–161. <https://doi.org/10.1111/ecog.05251>
- Dominoni, D., Smit, J. A. H., Visser, M. E., & Halfwiler, W. (2020). Multisensory pollution: Artificial light at night and anthropogenic noise have interactive effects on activity patterns of great tits (*Parus major*). *Environmental Pollution*, 256, Article 113314. <https://doi.org/10.1016/j.envpol.2019.113314>
- Duffy, J. P., Bennie, J., Durán, A. P., & Gaston, K. J. (2015). Mammalian ranges are experiencing erosion of natural darkness. *Scientific Reports*, 5(1), 12042.
- Duriscoe, D. M., Anderson, S. J., Luginbuhl, C. B., & Baugh, K. E. (2018). A simplified model of all-sky artificial sky glow derived from VIIRS Day/Night band data. *Journal of Quantitative Spectroscopy and Radiative Transfer*, 214, 133–155. <https://doi.org/10.1016/j.jqsrt.2018.04.028>
- Eisenbeis, G. (2006). Artificial night lighting and insects: attraction of insects to streetlamps in a rural setting in Germany. In *Ecological Consequences of Artificial Night Lighting* (pp. 191–198). Catherine Rich & Travis Longcore.
- Elgert, C., Lehtonen, T. K., Kaitala, A., & Candolin, U. (2021). The duration of artificial light defines sexual signalling in the common glow-worm. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 75(11), 154. <https://doi.org/10.1007/s00265-021-03093-2>
- Elvidge, C. D., Keith, D. M., Tuttle, B. T., & Baugh, K. E. (2010). Spectral identification of lighting type and character. *Sensors*, 10(4), 3961–3988. <https://doi.org/10.3390/s100403961>
- Green Infrastructure (GI)—Enhancing Europe’s Natural Capital. (2013). Pub. L. No. COM/2013/0249 final, Communication From the Commission to the European Parliament, The Council, The European Economic and Social Committee and The Committee of the Regions. <https://ec.europa.eu/environment/nature/ecosyst_ems/strategy/index_en.htm>.
- European Commission. (2019). *Review of progress on implementation of the EU green infrastructure strategy*. Publ. Off. of the Europ. Union. <<https://eur-lex.europa.eu/legal-content/EN/TXT/PDF/?uri=CELEX:52019DC0236&qid=1562053537296>>.
- Falchi, F., Cinzano, P., Duriscoe, D., Kyba, C. C. M., Elvidge, C. D., Baugh, K., ... Furgoni, R. (2016). The new world atlas of artificial night sky brightness. *Science Advances*, 2(6), Article e1600377.
- Falcón, J., Torriglia, A., Attia, D., Viénot, F., Gronfier, C., Behar-Cohen, F., ... Hicks, D. (2020). Exposure to artificial light at night and the consequences for Flora, Fauna, and ecosystems. *Frontiers in Neuroscience*, 14, Article 602796. <https://doi.org/10.3389/fnins.2020.602796>
- Fleming, P. A., & Bateman, P. W. (2018). Novel predation opportunities in anthropogenic landscapes. *Animal Behaviour*, 138, 145–155. <https://doi.org/10.1016/j.anbehav.2018.02.011>
- Fresse, E. (2018). Elaboration d’une Trame Sombre par la mise en place d’un protocole sur les chiroptères au sein du Parc national des Pyrénées (65). *Parc national des Pyrénées*, 44.
- Foster, J. J., Smolka, J., Nilsson, D.-E., & Dacke, M. (2018). How animals follow the stars. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, 285(1871), 20172322.
- Garratt, M. J., Jenkins, S. R., & Davies, T. W. (2019). Mapping the consequences of artificial light at night for intertidal ecosystems. *Science of The Total Environment*, 691, 760–768. <https://doi.org/10.1016/j.scitotenv.2019.07.156>
- Gaston, K. J., & Bennie, J. (2014). Demographic effects of artificial nighttime lighting on animal populations. *Environmental Reviews*, 22(4), 323–330.
- Gaston, K. J., Davies, T. W., Bennie, J., & Hopkins, J. (2012). REVIEW: Reducing the ecological consequences of night-time light pollution: options and developments. *Journal of Applied Ecology*, 49(6), 1256–1266.
- Gaston, K. J., Duffy, J. P., & Bennie, J. (2015). Quantifying the erosion of natural darkness in the global protected area system: Decline of Darkness Within Protected Areas. *Conservation Biology*, 29(4), 1132–1141.
- Giavi, S., Fontaine, C., & Knop, E. (2021). Impact of artificial light at night on diurnal plant-pollinator interactions. *Nature Communications*, 12(1), 1690. <https://doi.org/10.1038/s41467-021-22011-8>
- Gomes, D. G. E. (2020). Orb-weaving spiders are fewer but larger and catch more prey in lit bridge panels from a natural artificial light experiment. *PeerJ*, 8, Article e8808. <https://doi.org/10.7717/peerj.8808>
- Grant, R. A., Chadwick, E. A., & Halliday, T. (2009). The lunar cycle: A cue for amphibian reproductive phenology? *Animal Behaviour*, 78(2), 349–357. <https://doi.org/10.1016/j.anbehav.2009.05.007>
- Grubisic, M., Haim, A., Bhusal, P., Dominoni, D. M., Gabriel, K. M. A., Jechow, A., ... Hölker, F. (2019). Light pollution, circadian photoreception, and melatonin in vertebrates. *Sustainability*, 11(22), 6400. <https://doi.org/10.3390/su11226400>
- Grubisic, M., & van Grunsven, R. H. (2021). Artificial light at night disrupts species interactions and changes insect communities. *Current Opinion in Insect Science*, 47, 136–141. <https://doi.org/10.1016/j.cois.2021.06.007>
- Grubisic, M., van Grunsven, R. H. A., Kyba, C. C. M., Manfrin, A., & Hölker, F. (2018). Insect declines and agroecosystems: Does light pollution matter? Insect declines and agroecosystems. *Annals of Applied Biology*, 173(2), 180–189. <https://doi.org/10.1111/aab.12440>
- Guetté, A., Godet, L., Juigner, M., & Robin, M. (2018). Worldwide increase in Artificial Light At Night around protected areas and within biodiversity hotspots. *Biological Conservation*, 223, 97–103.
- Hale, J. D., Fairbrass, A. J., Matthews, T. J., Davies, G., & Sadler, J. P. (2015). The ecological impact of city lighting scenarios: Exploring gap crossing thresholds for urban bats. *Global Change Biology*, 21(7), 2467–2478. <https://doi.org/10.1111/gcb.12884>
- Hilty, J., Worboys, G. L., Keeley, A., Woodley, S., Lausche, B. J., Locke, H., Carr, M., Pulsford, I., Pittcock, J., White, J. W., Theobald, D. M., Levine, J., Reuling, M., Watson, J. E. M., Ament, R., & Tabor, G. M. (2020). *Guidelines for conserving connectivity through ecological networks and corridors* (C. Groves, Ed.). IUCN, International Union for Conservation of Nature. <https://doi.org/10.2305/IUCN.CH.2020.PAG.30.en>
- Hölker, F., Bolliger, J., Davies, T. W., Giavi, S., Jechow, A., Longcore, T., ... Knop, E. (2021). 11 pressing research questions on how light pollution affects biodiversity. *Frontiers in Ecology and Evolution*, 9, Article 767177. <https://doi.org/10.3389/fevo.2021.767177>
- Hölker, F., Wurbzacher, C., Weißenborn, C., Monaghan, M. T., Holzhauser, S. I. J., & Premke, K. (2015). Microbial diversity and community respiration in freshwater sediments influenced by artificial light at night. *Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences*, 370(1667), 20140130. <https://doi.org/10.1098/rstb.2014.0130>
- IUCN. (2021, September 7). *084—Taking action to reduce light pollution*. IUCN World Conservation Congress 2020. <<https://www.iucncongress2020.org/motion/084>>.
- Jägerbrand, A. K., & Bouroussis, C. A. (2021). Ecological Impact of artificial light at night: Effective strategies and measures to deal with protected species and habitats. *Sustainability*, 13(11), 5991. <https://doi.org/10.3390/su13115991>
- Jechow, A., & Hölker, F. (2019). How dark is a river? Artificial light at night in aquatic systems and the need for comprehensive night-time light measurements. *WIREs Water*, 6(6). <https://doi.org/10.1002/wat2.1388>
- Jechow, A., Kyba, C. C. M., & Hölker, F. (2020). Mapping the brightness and color of urban to rural skyglow with all-sky photometry. *Journal of Quantitative Spectroscopy and Radiative Transfer*, 250, Article 106988. <https://doi.org/10.1016/j.jqsrt.2020.106988>
- Keeley, A. T. H., Beier, P., Creech, T., Jones, K., Jongman, R. H., Stonecipher, G., & Tabor, G. M. (2019). Thirty years of connectivity conservation planning: An assessment of factors influencing plan implementation. *Environmental Research Letters*, 14(10), Article 103001. <https://doi.org/10.1088/1748-9326/ab3234>
- Kernbach, M. E., Cassone, V. M., Unnasch, T. R., & Martin, L. B. (2020). Broad-spectrum light pollution suppresses melatonin and increases West Nile virus-induced mortality in House Sparrows (*Passer domesticus*). *The Condor*, 122(3), duaa018. <https://doi.org/10.1093/condor/duaa018>
- Kilbane, S. (2013). Green infrastructure: Planning a national green network for Australia. *Journal of Landscape Architecture*, 8(1), 64–73. <https://doi.org/10.1080/18626033.2013.798930>
- Knop, E., Zoller, L., Rysler, R., Gerpe, C., Hörler, M., & Fontaine, C. (2017). Artificial light at night as a new threat to pollination. *Nature*, 548(7666), 206–209.
- Kühne, J. L., van Grunsven, R. H. A., Jechow, A., & Hölker, F. (2021). Impact of different wavelengths of artificial light at night on phototaxis in aquatic insects. *Integrative and Comparative Biology*, 61(3), 1182–1190. <https://doi.org/10.1093/icb/ibab149>
- Kyba, C., Garz, S., Kuechly, H., de Miguel, A., Zamorano, J., Fischer, J., & Hölker, F. (2015). High-resolution imagery of earth at night: New sources: Opportunities and challenges. *Remote Sensing*, 7(1), 1–23. <https://doi.org/10.3390/rs70100001>
- Kyba, C. C. M., Mohar, A., & Posch, T. (2017). How bright is moonlight? *Astronomy & Geophysics*, 58(1), 1.31–1.32. <https://doi.org/10.1093/astrogeo/atx025>
- Kyba, C. C. M., Pritchard, S. B., Ekirch, A. R., Eldridge, A., Jechow, A., Preiser, C., ... Straw, W. (2020). Night matters—Why the interdisciplinary field of “night studies” is needed. *J*, 3(1), 1–6. <https://doi.org/10.3390/j3010001>
- La Sorte, F. A., & Horton, K. G. (2021). Seasonal variation in the effects of artificial light at night on the occurrence of nocturnally migrating birds in urban areas. *Environmental Pollution*, 270, Article 116085. <https://doi.org/10.1016/j.envpol.2020.116085>
- Lao, S., Robertson, B. A., Anderson, A. W., Blair, R. B., Eckles, J. W., Turner, R. J., & Loss, S. R. (2020). The influence of artificial light at night and polarized light on

- bird-building collisions. *Biological Conservation*, 241, Article 108358. <https://doi.org/10.1016/j.biocon.2019.108358>
- Latchem, E., Madliger, C. L., Abrams, A. E. I., & Cooke, S. J. (2021). Does artificial light at night alter the subsequent diurnal behavior of a teleost fish? *Water, Air, & Soil Pollution*, 232(2), 71. <https://doi.org/10.1007/s11270-021-05023-4>
- Levin, N., Kyba, C. C. M., Zhang, Q., Sánchez de Miguel, A., Román, M. O., Li, X., ... Elvidge, C. D. (2020). Remote sensing of night lights: A review and an outlook for the future. *Remote Sensing of Environment*, 237, Article 111443. <https://doi.org/10.1016/j.rse.2019.111443>
- Lian, X., Jiao, L., Zhong, J., Jia, Q., Liu, J., & Liu, Z. (2021). Artificial light pollution inhibits plant phenology advance induced by climate warming. *Environmental Pollution*, 291, Article 118110. <https://doi.org/10.1016/j.envpol.2021.118110>
- Linehan, J., Gross, M., & Finn, J. (1995). Greenway planning: Developing a landscape ecological network approach. *Landscape and Urban Planning*, 33(1–3), 179–193.
- Linley, G. D., Pauligk, Y., Marneweck, C., & Ritchie, E. G. (2021). Moon phase and nocturnal activity of native Australian mammals. *Australian Mammalogy*, 43(2), 190. <https://doi.org/10.1071/AM19070>
- Longcore, T., Rich, C., Mineau, P., MacDonald, B., Bert, D. G., Sullivan, L. M., ... Drake, D. (2013). Avian mortality at communication towers in the United States and Canada: Which species, how many, and where? *Biological Conservation*, 158, 410–419.
- Longcore, T., Rodríguez, A., Witherington, B., Penniman, J. F., Herf, L., & Herf, M. (2018). Rapid assessment of lamp spectrum to quantify ecological effects of light at night. *Journal of Experimental Zoology Part A: Ecological and Integrative Physiology*, 329(8–9), 511–521. <https://doi.org/10.1002/jez.2184>
- Luo, B., Xu, R., Li, Y., Zhou, W., Wang, W., Gao, H., ... Feng, J. (2021). Artificial light reduces foraging opportunities in wild least horseshoe bats. *Environmental Pollution*, 288, Article 117765. <https://doi.org/10.1016/j.envpol.2021.117765>
- Maggi, E., Bongiorno, L., Fontanini, D., Capocchi, A., Dal Bello, M., Giacomelli, A., & Benedetti-Cecchi, L. (2020). Artificial light at night erases positive interactions across trophic levels. *Functional Ecology*, 34(3), 694–706. <https://doi.org/10.1111/1365-2435.13485>
- Málnás, K., Polyák, L., Prill, É., Hegedűs, R., Kriska, G., Dévai, G., ... Lengyel, S. (2011). Bridges as optical barriers and population disruptors for the mayfly *Palingenia longicauda*: An overlooked threat to freshwater biodiversity? *Journal of Insect Conservation*, 15(6), 823–832. <https://doi.org/10.1007/s10841-011-9380-0>
- Manfrin, A., Singer, G., Larsen, S., Weiß, N., van Grunven, R. H. A., Weiß, N.-S., ... Hölker, F. (2017). Artificial light at night affects organism flux across ecosystem boundaries and drives community structure in the recipient ecosystem. *Frontiers in Environmental Science*, 5, 61. <https://doi.org/10.3389/fenvs.2017.00061>
- Marcantonio, M., Pareeth, S., Rocchini, D., Metz, M., Garzon-Lopez, C. X., & Neteler, M. (2015). The integration of Artificial Night-Time Lights in landscape ecology: A remote sensing approach. *Ecological Complexity*, 22, 109–120.
- Mena, J. L., Rivero, J., Bonifaz, E., Pastor, P., Pacheco, J., & Aide, T. M. (2021). The effect of artificial light on bat richness and nocturnal soundscapes along an urbanization gradient in an arid landscape of central Peru. *Urban Ecosystems*. <https://doi.org/10.1007/s11252-021-01163-x>
- Meyer, L. A., & Sullivan, S. M. P. (2013). Bright lights, big city: Influences of ecological light pollution on reciprocal stream–riparian invertebrate fluxes. *Ecological Applications*, 23(6), 1322–1330. <https://doi.org/10.1890/12-2007.1>
- Moeschler, P., & Achkar, E. (2020). La « Noctilogie ». Une nouvelle discipline dédiée à la nuit. *L'Astronomie*, 134, 60–64.
- Moore, P., & Shadie, P. (2007). *Connectivity conservation: International experience in planning, establishment and management of biodiversity corridors*. <<https://portals.iucn.org/library/node/46684>>.
- Moulherat, S. (2014). *Toward the development of predictive systems ecology modeling: MetaConnect and its use as an innovative modeling platform in theoretical and applied fields of ecological research*. <<http://thesesups.ups-tlse.fr/2668/1/2014TOU30294.pdf>>.
- Mu, H., Li, X., Du, X., Huang, J., Su, W., Hu, T., ... Xue, F. (2021). Evaluation of light pollution in global protected areas from 1992 to 2018. *Remote Sensing*, 13(9), 1849. <https://doi.org/10.3390/rs13091849>
- Mukai, A., Yamaguchi, K., & Goto, S. G. (2021). Urban warming and artificial light alter dormancy in the flesh fly. *Royal Society Open Science*, 8(7), Article 210866. <https://doi.org/10.1098/rsos.210866>
- Musters, C. J. M., Snelder, D. J., & Vos, P. (2009). In *The effects of coloured light on nature* (p. 43).
- Norevik, G., Åkesson, S., Andersson, A., Bäckman, J., & Hedenström, A. (2019). The lunar cycle drives migration of a nocturnal bird. *PLOS Biology*, 17(10), Article e3000456. <https://doi.org/10.1371/journal.pbio.3000456>
- Núñez, J. D., Bas, C. C., Pérez García, M., Ocampo, E. H., Ribeiro, P. D., & Luppi, T. A. (2021). Artificial light at night may increase the predation pressure in a salt marsh keystone species. *Marine Environmental Research*, 167, Article 105285. <https://doi.org/10.1016/j.marenvres.2021.105285>
- ONB. (2021, October). *Proportion du territoire métropolitain fortement impacté par la pollution lumineuse en coeur de nuit*. Nature France. <<http://naturefrance.fr/indicateurs/proportion-du-territoire-metropolitain-fortement-impacte-par-la-pollution-lumineuse-en>>.
- Owens, A. C. S., Cochard, P., Durrant, J., Farnworth, B., Perkin, E. K., & Seymoure, B. (2020). Light pollution is a driver of insect declines. *Biological Conservation*, 241.
- Pack, D. W., Hardy, B. S., & Longcore, T. (2017). In *Studying the Earth at Night from CubeSats* (p. 11).
- Pauwels, J., Le Viol, I., Azam, C., Valet, N., Julien, J.-F., Bas, Y., ... Kerbirou, C. (2019). Accounting for artificial light impact on bat activity for a biodiversity-friendly urban planning. *Landscape and Urban Planning*, 183, 12–25.
- Picchi, M. S., Avolio, L., Azzani, L., Brombin, O., & Camerini, G. (2013). Fireflies and land use in an urban landscape: The case of *Luciola italica* L. (Coleoptera: Lampyridae) in the city of Turin. *Journal of Insect Conservation*, 17(4), 797–805.
- Prugh, L. R., & Golden, C. D. (2014). Does moonlight increase predation risk? Meta-analysis reveals divergent responses of nocturnal mammals to lunar cycles. *Journal of Animal Ecology*, 83(2), 504–514. <https://doi.org/10.1111/1365-2656.12148>
- Ranzoni, J., Giuliani, G., Huber, L., & Ray, N. (2019). Modelling the nocturnal ecological continuum of the State of Geneva, Switzerland, based on high-resolution nighttime imagery. *Remote Sensing Applications: Society and Environment*, 16.
- Rebke, M., Dierschke, V., Weiner, C. N., Aumüller, R., Hill, K., & Hill, R. (2019). Attraction of nocturnally migrating birds to artificial light: The influence of colour, intensity and blinking mode under different cloud cover conditions. *Biological Conservation*, 233, 220–227. <https://doi.org/10.1016/j.biocon.2019.02.029>
- Rodríguez, A., Orozco-Valor, P. M., & Sarasola, J. H. (2021). Artificial light at night as a driver of urban colonization by an avian predator. *Landscape Ecology*, 36(1), 17–27. <https://doi.org/10.1007/s10980-020-01132-3>
- Rydell, J., Michaelsen, T. C., Sanchez-Navarro, S., & Eklöf, J. (2021). How to leave the church: Light avoidance by brown long-eared bats. *Mammalian Biology*. <https://doi.org/10.1007/s42991-021-00154-x>
- Saldana-Vázquez, R. A., & Munguía-Rosas, M. A. (2013). Lunar phobia in bats and its ecological correlates: A meta-analysis. *Mammalian Biology*, 78(3), 216–219.
- Salinas-Ramos, V. B., Ancillotto, L., Cistrone, L., Nastasi, C., Bosso, L., Smeraldo, S., ... Russo, D. (2021). Artificial illumination influences niche segregation in bats. *Environmental Pollution*, 284, Article 117187. <https://doi.org/10.1016/j.envpol.2021.117187>
- Sanders, D., Frago, E., Kehoe, R., Patterson, C., & Gaston, K. J. (2021). A meta-analysis of biological impacts of artificial light at night. *Nature Ecology & Evolution*, 5, 74–81. <https://doi.org/10.1038/s41559-020-01322-x>
- Schirmer, A. E., Gallemore, C., Liu, T., Magle, S., DiNello, E., Ahmed, H., & Gilday, T. (2019). Mapping behaviorally relevant light pollution levels to improve urban habitat planning. *Scientific Reports*, 9(1), 11925. <https://doi.org/10.1038/s41598-019-48118-z>
- Schroer, S., Huggins, B. J., Azam, C., & Hölker, F. (2020). Working with inadequate tools: Legislative shortcomings in protection against ecological effects of artificial light at night. *Sustainability*, 12(6), 2551. <https://doi.org/10.3390/su12062551>
- Secondi, J., Dupont, V., Davranche, A., Mondy, N., Lengagne, T., & Théry, M. (2017). Variability of surface and underwater nocturnal spectral irradiance with the presence of clouds in urban and peri-urban wetlands. *PLoS ONE*, 12(11), Article e0186808. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0186808>
- Secondi, J., Mondy, N., Gippet, J. M. W., Touzot, M., Gardette, V., Guillard, L., & Lengagne, T. (2021). Artificial light at night alters activity, body mass, and corticosterone level in a tropical anuran. *Behavioral Ecology*, 32(5), 932–940. <https://doi.org/10.1093/beheco/abab044>
- Segrestin, J., Mondy, N., Boisselet, C., Guigard, L., Lengagne, T., Poussineau, S., ... Puijalon, S. (2021). Effects of artificial light at night on the leaf functional traits of freshwater plants. *Freshwater Biology*, 66(12), 2264–2271. <https://doi.org/10.1111/fwb.13830>
- Sepp, T., Webb, E., Simpson, R. K., Giraudeau, M., McGraw, K. J., & Hutton, P. (2021). Light at night reduces digestive efficiency of developing birds: An experiment with king quail. *The Science of Nature*, 108(1), 4. <https://doi.org/10.1007/s00114-020-01715-9>
- Silva, J. M. C. da, & Wheeler, E. (2017). Ecosystems as infrastructure. *Perspectives in Ecology and Conservation*, 15(1), 32–35. <https://doi.org/10.1016/j.pecon.2016.11.005>
- Simons, A. L., Martin, K. L. M., & Longcore, T. (2021). Determining the effects of artificial light at night on the distributions of western snowy plovers (*Charadrius nivosus nivosus*) and California Gull (*Leuresthes tenuis*) in Southern California. *Journal of Coastal Research*.
- Simons, A. L., Yin, X., & Longcore, T. (2020). High correlation but high scale-dependent variance between satellite measured night lights and terrestrial exposure. *Environmental Research Communications*, 2, Article 021006. <https://doi.org/10.1088/2515-7620/ab7501>
- Somanathan, H., Borges, R. M., Warrant, E. J., & Kelber, A. (2008). Nocturnal bees learn landmark colours in starlight. *Current Biology*, 18(21), R996–R997. <https://doi.org/10.1016/j.cub.2008.08.023>
- Sordello, R. (2017a). Les conséquences de la lumière artificielle nocturne sur les déplacements de la faune et la fragmentation des habitats: Une revue. *Bull. Soc. Nat. Luxemb.*, 119, 39–54. https://www.snl.lu/publications/bulletin/SNL_2017_119_03_9_054.pdf.
- Sordello, R. (2017b, May 29). Trame verte, trame bleue et toutes ces autres trames dont il faudrait aussi se préoccuper. <https://www.sfecologie.org/regard/r72-mai-2017-r-sordello-corridors-ecologiques/>.
- Sordello, R. (2017c). Pollution lumineuse et trame verte et bleue: Vers une trame noire en France ? *Territoire en mouvement*, 35.
- Sordello, R. (2017d). Pistes méthodologiques pour prendre en compte la pollution lumineuse dans les réseaux écologiques. *Vertigo - la revue électronique en sciences de l'environnement*, Volume 17 numéro 3, Article Volume 17 numéro 3. <https://doi.org/10.4000/vertigo.18730>.
- Sordello, R. (2018). Comment gérer la lumière artificielle dans les continuités écologiques ? *Sciences Eaux & Territoires*, 25(1), 86. <https://doi.org/10.3917/set.025.0086>
- Sordello, R., Amsallem, J., Azam, C., Bas, Y., Billon, L., Busson, S., ... Verny, P. (2018a). Construire des indicateurs nationaux sur la pollution lumineuse. Réflexion préliminaire. UMS PatriNat. *Cerema, CESCO, DarkSkyLab, IRD, Irstea*, 47. <https://bit.ly/3GpMOYR>.

- Sordello, R., Jupille, O., Deutsch, É., Vauclair, S., Salmon-Legagneur, L., & Faure, J.-B. (2018b). Trame noire: Un sujet qui « monte » dans les territoires. *Sciences Eaux & Territoires*, 25(1), 78.
- Sordello, R., Paquier, F., & Daloz, A. (2021). Trame noire: Méthodes d'élaboration et outils pour sa mise en œuvre. In *Office français de la biodiversité* (p. 116).
- Speißer, B., Liu, Y., & van Kleunen, M. (2021). Biomass responses of widely and less-widely naturalized alien plants to artificial light at night. *Journal of Ecology*, 109(4), 1819–1827. <https://doi.org/10.1111/1365-2745.13607>
- Spoelstra, K., van Grunsven, R. H. A., Ramakers, J. J. C., Ferguson, K. B., Raap, T., Donners, M., ... Visser, M. E. (2017). Response of bats to light with different spectra: Light-shy and agile bat presence is affected by white and green, but not red light. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, 284(1855), 20170075. <https://doi.org/10.1098/rspb.2017.0075>
- Syposz, M., Padget, O., Willis, J., Van Doren, B. M., Gillies, N., Fayet, A. L., ... Guilford, T. (2021). Avoidance of different durations, colours and intensities of artificial light by adult seabirds. *Scientific Reports*, 11(1), 18941. <https://doi.org/10.1038/s41598-021-97986-x>
- Touzot, M., Lefebure, T., Lengagne, T., Secondi, J., Dumet, A., Konecny-Dupre, L., ... Mondy, N. (2021). Transcriptome-wide deregulation of gene expression by artificial light at night in tadpoles of common toads. *Science of The Total Environment*, 151734. <https://doi.org/10.1016/j.scitotenv.2021.151734>
- Touzot, M., Lengagne, T., Secondi, J., Desouhant, E., Théry, M., Dumet, A., ... Mondy, N. (2020). Artificial light at night alters the sexual behaviour and fertilisation success of the common toad. *Environmental Pollution*, 259, Article 113883. <https://doi.org/10.1016/j.envpol.2019.113883>
- UNEP/CMS/Resolution 13.5, (2020). <<https://www.cms.int/en/document/light-pollution-guidelines-wildlife-0>>.
- Van den Broeck, M., De Cock, R., Van Dongen, S., & Matthysen, E. (2021). White LED light intensity, but not colour temperature, interferes with mate-finding by glow-worm (*Lampyrus noctiluca* L.) males. *Journal of Insect Conservation*, 25(2), 339–347. <https://doi.org/10.1007/s10841-021-00304-z>
- van Grunsven, R. H. A., Creemers, R., Joosten, K., Donners, M., & Veenendaal, E. M. (2017). Behaviour of migrating toads under artificial lights differs from other phases of their life cycle. *Amphibia-Reptilia*, 38(1), 49–55.
- van Grunsven, R. H. A., van Deijk, J. R., Donners, M., Berendse, F., Visser, M. E., Veenendaal, E., & Spoelstra, K. (2020). Experimental light at night has a negative long-term impact on macro-moth populations. *Current Biology*, 30(12), R694–R695. <https://doi.org/10.1016/j.cub.2020.04.083>
- van Hasselt, S. J., Hut, R. A., Allocca, G., Vyssotski, A. L., Piersma, T., Rattenborg, N. C., & Meerlo, P. (2021). Cloud cover amplifies the sleep-suppressing effect of artificial light at night in geese. *Environmental Pollution*, 273, Article 116444. <https://doi.org/10.1016/j.envpol.2021.116444>
- Veilleux, C. C., & Cummings, M. E. (2012). Nocturnal light environments and species ecology: Implications for nocturnal color vision in forests. *Journal of Experimental Biology*, 215(23), 4085–4096. <https://doi.org/10.1242/jeb.071415>
- Vowles, A. S., & Kemp, P. S. (2021). Artificial light at night (ALAN) affects the downstream movement behaviour of the critically endangered European eel, *Anguilla anguilla*. *Environmental Pollution*, 274, Article 116585. <https://doi.org/10.1016/j.envpol.2021.116585>
- Wilson, A. A., Seymoure, B. M., Jaeger, S., Milstead, B., Payne, H., Peria, L., ... Francis, C. D. (2021). Direct and ambient light pollution alters recruitment for a diurnal plant-pollinator system. *Integrative and Comparative Biology*, 61(3), 1122–1133. <https://doi.org/10.1093/icb/icab010>
- Wilson, P., Thums, M., Pattiaratchi, C., Meekan, M., Pendoley, K., Fisher, R., & Whiting, S. (2018). Artificial light disrupts the nearshore dispersal of neonate flatback turtles *Natator depressus*. *Marine Ecology Progress Series*, 600, 179–192. <https://doi.org/10.3354/meps12649>
- Xue, X., Lin, Y., Zheng, Q., Wang, K., Zhang, J., Deng, J., ... Gan, M. (2020). Mapping the fine-scale spatial pattern of artificial light pollution at night in urban environments from the perspective of bird habitats. *Science of The Total Environment*, 702, Article 134725. <https://doi.org/10.1016/j.scitotenv.2019.134725>
- Zeale, M. R. K., Stone, E. L., Zeale, E., Browne, W. J., Harris, S., & Jones, G. (2018). Experimentally manipulating light spectra reveals the importance of dark corridors for commuting bats. *Global Change Biology*, 24(12), 5909–5918.
- Ziegler, A.-K., Watson, H., Hegemann, A., Meitern, R., Canoino, V., Nilsson, J.-Å., & Isaksson, C. (2021). Exposure to artificial light at night alters innate immune response in wild great tit nestlings. *Journal of Experimental Biology*, 224(10), jeb239350. <https://doi.org/10.1242/jeb.239350>

II. Elargir les trames écologiques à la dimension sensorielle

A. Rappel du contexte et objectifs

Comme cela a été exposé, la réflexion en France est déjà engagée concernant la prise en compte de la lumière artificielle dans les continuités écologiques et cette thèse a eu pour objectif de renforcer son cadre et d'amplifier sa dissémination. En revanche, la prise en compte du bruit dans les trames écologiques est toujours très faible. Une mise en pratique commence à s'amorcer en France, notamment par l'action des parcs naturels régionaux (Le Bougnec, 2018), des bureaux d'études (Moulherat et al., 2023) et de collectivités (un projet s'engage à Lille). Enfin, la prise en compte des odeurs dans les trames est à ce jour inexistante, bien que la majorité des espèces animales utilisent massivement l'odorat pour accomplir leur cycle vital.

Pourtant, comme nous l'avons vu tout au long de la thèse, ces deux autres pressions sensorielles interfèrent elles-aussi avec les réseaux écologiques et mériteraient autant d'attention que la lumière artificielle nocturne. Pour dynamiser cet élan, il est apparu judicieux d'alerter plus explicitement à la fois la communauté scientifique et les acteurs opérationnels sur la nécessité d'élargir la vision des réseaux écologiques à ces autres stimuli sensoriels.

B. Méthode

Là encore, une stratégie composite a été mise en place, visant une dissémination à la fois scientifique et opérationnelle au travers :

- de productions écrites, notamment un article prolongeant le plaidoyer sur la Trame noire en élargissant la problématique à d'autres trames.
- de communications orales par le biais de formations ou de journées d'échange (voir en annexe une liste de séminaires qui ont eu lieu en 2023).

Je développerai ici uniquement la partie des productions écrites.

Premièrement, l'invitation à développer une trame écologique prenant en compte les odeurs anthropiques a été formulée dans l'article publié dans la revue *Sciences Eaux & Territoires* présenté dans le chapitre 2 (Renou et al., 2021). A notre connaissance, c'est la première fois que le développement d'une telle trame olfactive est suggéré. Ce journal français à comité de relecture permet de viser un public de scientifiques et d'acteurs opérationnels tels que les collectivités.

Deuxièmement, nous avons rédigé un article avec un collectif de scientifiques français pour inviter à un élargissement des réseaux écologiques et des politiques publiques de trames écologiques qui en découlent (les *Green Infrastructure*) afin de mieux inclure toute la complexité du vivant.

Cet article traite des pressions sensorielles dans leur globalité (la lumière artificielle, les bruits, les odeurs) et inclut aussi les compartiments de l'air et du sol qui sont également sous-considérés jusqu'ici. Nous proposons que les *Green Infrastructure*/Trames vertes et bleues soient déclinées en

Chapitre 4

différentes Infrastructures/Trames : noires (lumière artificielle), blanches (bruit), olfactives (odeurs), aériennes (air) et brunes (sol).

J'ai coordonné la rédaction de cet article et la production d'une infographie avec une graphiste. Cet article a été soumis en Avril 2024 à la revue *Landscape and Urban Planning*, dans la continuité du plaidoyer sur la Trame noire publié en 2021 dans ce même journal. Il est présenté ci-après.

Green infrastructure should be more than just ‘green’: How to encompass the real complexity of ecosystem functioning and biodiversity in ecological networks?

Romain Sordello^{1*}, Jérémie Cornuau², Aurélie Coulon^{3,4}, Fabien Paquier⁵, Yorick Reyjol¹, Sylvie Vanpeene⁶

¹ PatriNat (OFB-MNHN-CNRS-IRD)

Muséum national d'Histoire naturelle, Chez le CBNBP, 61 rue Buffon CP53, 75005 Paris, France

² OïkoLab, TerrOïko. 14, Rue Ferlus, BP 26, 81540 Sorèze, France

³ Centre d'Ecologie et des Sciences de la Conservation (CESCO), Muséum national d'Histoire naturelle, Centre National de la Recherche Scientifique, Sorbonne Université, CP 135, 57 rue Cuvier 75005 Paris, France

⁴ CEFE, Univ Montpellier, CNRS, EPHE, IRD, Montpellier, France

⁵ Office Français de la Biodiversité. Service Mobilisation et accompagnement des entreprises et des territoires - Direction Acteurs et citoyens. Pôle de Montpellier – Le Tabella, 125 impasse Adam Smith 34470 Pérols, France

⁶ Unité RECOVER. Site d'Aix-en-Provence – Le Tholonet. 3275 route Cézanne - CS 40061. 13182 Aix-en-Provence Cedex 5, France

* corresponding author: romain.sordello@mnhn.fr, 01.40.79.39.49

Highlights:

- Green Infrastructure are public policies based on ecological networks (i.e. sets of connected habitats)
- As a decision-making tool for land use planning, GI have experienced a growing interest worldwide in recent decades
- While GI emerged mainly in response to roads or dams, issues are now very much broader
- GI should cover all living compartments (from soil to air) and all drivers (both physical and sensory) that lead to habitat loss and fragmentation
- We suggest to develop an aerial infrastructure for flying species, a brown infrastructure for soil wildlife, a dark infrastructure for darkness at night, a noise-free infrastructure and an olfactory infrastructure to deal with anthropogenic odors

Abstract:

Green Infrastructure are public policies based on ecological networks (i.e. sets of connected habitats). In recent decades, they have known a growing interest worldwide as a decision-making tool for land use planning in relation to biodiversity issues. However, while GI emerged mainly in response to specific landscape features, such as roads or dams, ecological issues are now very much broader. In this article, we highlight the gaps and limits of GI as they are currently designed. We point to biological compartments (as aerial or underground ones) and new threat drivers (as sensory pollutants) that would need attention too. As a consequence, we propose an innovative and broader vision for Green infrastructure. To better take into account the complexity of ecosystem functioning, we suggest to extend Green infrastructure policies to a more comprehensive scope, including an aerial infrastructure for flying species, a brown infrastructure for soil wildlife, a dark infrastructure for darkness at night, a noise-free infrastructure and an olfactory infrastructure to deal with anthropogenic odors. We develop this idea by illustrating it with concrete examples of projects undertaken in France. We also make exploratory proposals for implementation (i.e. GI design and GI management) to launch a scientific and political debate regarding this vast challenge.

Keywords: corridors, light pollution, soundscape, odorscape, underground, airscape

1. From habitat fragmentation to Green infrastructure

a) Habitat loss and fragmentation contribute to biodiversity shrinking

For decades, territory planning - whether through urban spreading, intensive agriculture or transport infrastructure - has led to a deep transformation of land-cover, resulting in a vast decrease of natural habitats (Kleinschroth et al., 2019; Simkin et al., 2022). Habitat loss reduces species ability to complete their life cycle in habitat patches, affecting foraging (Buchmann et al., 2012), breeding (Homan et al., 2004), wintering (Siffczyk et al., 2003) and at last survival (Kotze et al 2020). Habitat degradation, rather than loss, can also be detrimental (Fontúrbel et al., 2022), as it impacts demography (Moreno-Opo, 2020), distribution (Botello et al., 2015) and viability (Zhang et al., 2018) of populations and causes damages at ecosystem level, e.g. on species diversity (Vellend, 2003) or species interactions (Spiesman & Inouye, 2013).

In addition to being reduced in area, relictual habitat patches are becoming disconnected from each other, generating an anthropogenic habitat fragmentation (Fahrig, 2003). Considering specific barriers with no significant footprint - such as fences or walls in farmland or gardens - habitat fragmentation may be also independent of habitat loss (McInturff et al., 2020). Habitat fragmentation has several consequences on species and ecosystems (Saunders et al., 1991). It can generate direct or indirect attrition of individuals (e.g. roadkills) which have to move through inhospitable environments in between habitat patches (Medrano-Vizcaíno et al., 2022). This mortality may affect demography of certain species (Glista et al., 2008). Habitat fragmentation also has long-term effects by limiting or interrupting genetic mixing between populations, for animals (Keyghobadi et al., 2005) and for plants (Cristóbal-Pérez et al., 2021). This disrupts the functioning of meta-populations and can lead to isolated populations, eventually causing their extinction due to inbreeding depression and stochastic factors (Andersen et al., 2004). Lastly, fragmentation can impede the spatial adaptation of species to changing climatic conditions (Opdam & Wascher, 2004). A lack of landscape connectivity (i.e. the degree to which a landscape allows or impedes movements among resource patches) can slow down the spatial adjustment of species ranges, towards the north or in altitude, and condemn certain populations under unfavorable climates (Holyoak & Heath, 2016).

b) From ecological networks to Green infrastructure, to preserve and restore habitat amount and landscape connectivity

Habitat loss and fragmentation are two interrelated processes that have been identified as major threats to biodiversity (e.g. (Kuipers et al., 2021; Moulatlet et al., 2021)). As a consequence, maintaining substantial areas of optimal habitats and improving landscape connectivity are key measures to enhance biodiversity (Cerdeña-Peña & Rau, 2023; Hyseni et al., 2021; Timmers et al., 2022). Then, preserving and restoring ecological networks - i.e. sets of connected natural habitats - is a beneficial approach for nature conservation, both in biodiversity hotspots and in urban contexts (Hamid & Tan, 2017; Samways & Pryke, 2016). Ecological networks ensure both the activities and movements of species within the landscape and thus guarantee species sustainability (Torres et al., 2022). They also enable species to adjust their range under climate change (Rüter et al., 2014; Su et al., 2021).

Nature conservation policies have long promoted ecological networks worldwide, against habitat loss and fragmentation (J. A. Hilty et al., 2019; Keeley et al., 2019). Following the Convention on Biological Diversity of Rio 1992, the EU Member States have committed themselves to the constitution of a pan-European ecological network, to enable the conservation of ecosystems and habitats in Europe, to be

implemented at the national, regional or local levels (Jongman, 1995). In 2002, the Johannesburg Summit provided an action plan which aim is to « *promote the establishment of ecological networks and corridors at the national and regional levels* », to ensure the conservation and sustainable use of biodiversity (target 44.g) ¹. Then, Aichi Biodiversity Targets 2011-2020 included the following objective: « *By 2020, [...] degradation and fragmentation is significantly reduced.* » (target 5) ². At national level, many states of the world have already implemented ecological network policies, often referring to a ‘*Green infrastructure*’ (GI) (Jongman et al., 2004). GI provide a decision-making tool for land-use planning in relation to biodiversity issues. They do not exempt from protecting nature and reducing human pressure wherever possible; however in countries where landscapes are constrained they make it possible to take biodiversity into account in political trade-offs. Europe has been developing a GI strategy since 2013³, which is now part of the EU Biodiversity Strategy for 2030. In France, such public policy resulted in 2015 in 15,7 million hectares of cores (29 % of French continental territory) and 50717 km of linear corridors identified by regions to be preserved or restored (Billon & Sordello, 2017) (see Figure 1). Now, GI have been disseminated on a variety of territory levels, including urban contexts (e.g. in London (Jones & Somper, 2014), Madrid (Velázquez Melero & Rodríguez-Espinosa, 2023), New-York (Meerow, 2020), Tokyo (Aleksejeva et al., 2022)).

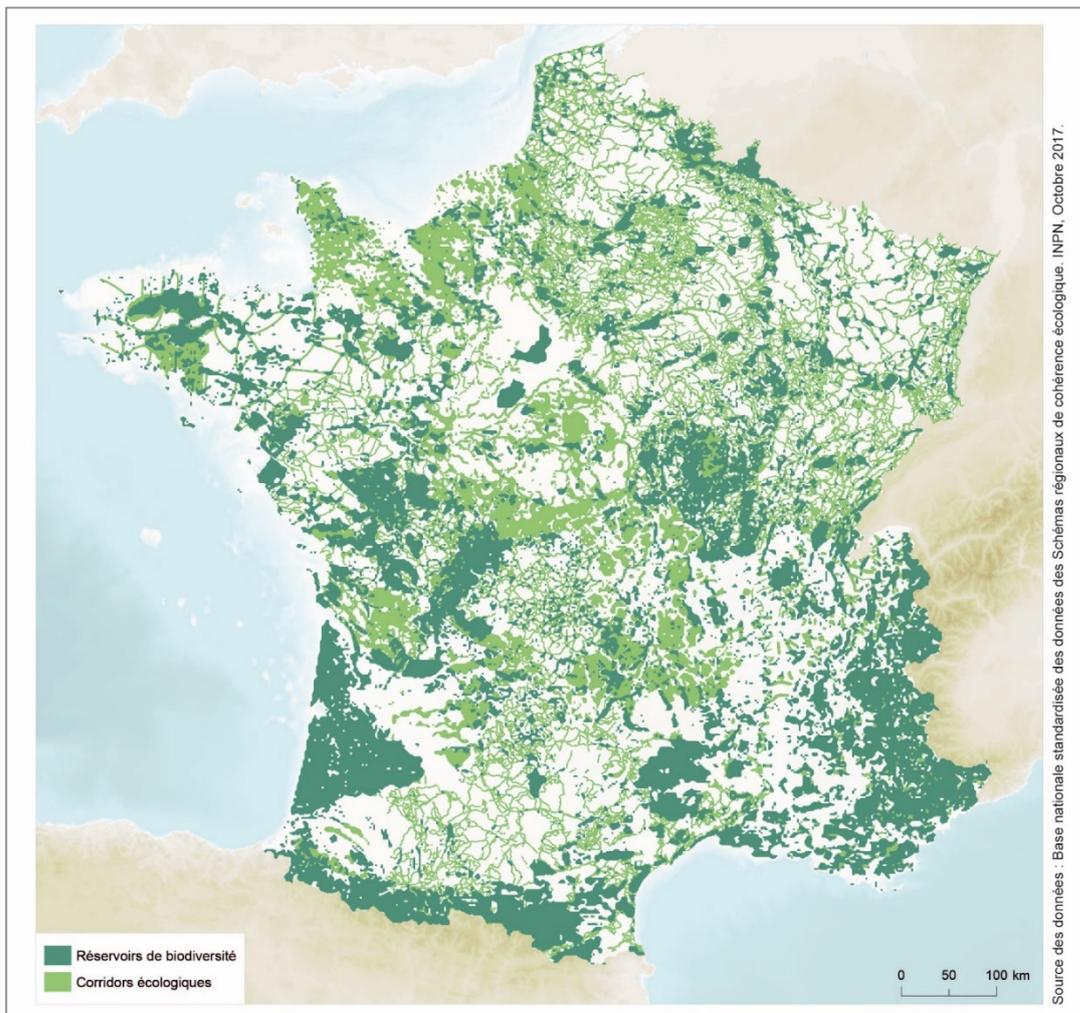


Figure 1 - National synthesis of French regional Green infrastructure

¹ https://ise.unige.ch/isdd/IMG/pdf/plan-action_johannesburg.pdf

² <https://www.cbd.int/doc/strategic-plan/targets/T5-quick-guide-en.pdf>

³ https://environment.ec.europa.eu/topics/nature-and-biodiversity/green-infrastructure_en

c) Limits of how GI are currently designed

Considering the various methodological guides for practitioners to design GI and the feedback reports (e.g. (European Commission, 2019; J. Hilty et al., 2020; Naumann et al., 2011; Science for Environment Policy, 2012; Sordello et al., 2017)), some limits can be addressed about how GI are currently designed: GI mostly focus on spatial dimension of above ground ecosystems and mainly consider physical drivers of habitat loss and fragmentation.

i. Spatialized approaches for above ground ecosystems

First, GI are often implemented at various spatial levels, from the municipality to an entire continent, including regions or states. This multiscale framework enable to take into account a great diversity of species' life traits (greater or lesser dispersal distances, larger or smaller home ranges). It allows to cover a wide range of spatial variability in ecological processes, from large movements (e.g. migration of a big mammal over several kilometers) to very short movements (e.g. a small mammal that moves over a few dozen square meters). In contrast, GI usually forget the temporal axis of ecological processes. We can find no examples of GI identifying different ecological networks depending on the circadian rhythm or seasons. GI that would focus on specific time events (e.g. annual migration of such species) seem to be rare. In France, avifauna migration corridors have been identified at national level, but their real translation into local GI remains very scarce (Sordello, 2017a).

Second, GI generally include several ecological networks declined according to different types of habitats which are often described in terms of site conditions and vegetation; e.g. forests, hedges, wetlands, grasslands. GI also deal with watercourses, to preserve or restore aquatic and sedimentary flows. As a result, GI are mainly interested in what happens on the ground while aerial and underground habitats are vastly ignored. To take two examples: 1/ Voigt et al. (2018) underline that conservation strategies for bats focus almost exclusively on ground-based habitats (habitats for foraging, hibernation or reproduction) while aerosphere is under-represented (Voigt et al., 2018); 2/ Mony et al. (2022) highlight that microorganisms - closely linked to soils - form the dominant proportion of biodiversity on earth while they are systematically forgotten in ecological networks policies (Mony et al., 2022).

ii. Considering physical drivers

GI have mostly emerged to respond to habitat fragmentation caused by linear transportation infrastructure. These latter have been considered for several decades as the most evident landscape barrier (Coffin, 2007; Forman & Alexander, 1998); maybe because of their linear features that clearly generate a structural landscape cutting. Urbanization has also been identified as a major source of habitat loss and fragmentation for a long time (e.g. (Dickman, 1987)), making ecological networks a regularly used tool in urban planning to create a spatial coherence in urban greening (Voghera & La Riccia, 2019). Farming and forestry intensification can also lead to ruptures in the landscape (e.g. destruction of hedges, clear-cutting) (e.g. (Grashof-Bokdam, 1997; Van Apeldoorn et al., 1992)) and GI are used to dealing with these issues (Schmidt & Hauck, 2018). Dams, weirs and other obstacles on watercourses were also very early the object of particular attention (e.g. (Gehrke et al., 2002)). For this reason, some countries speak of '*Green and Blue infrastructure*' (e.g. in France with the '*Trame verte et bleue*').

As a consequence, the main drivers considered in GI are currently 'physical' landscape features while sensory pollutants are barely included. International conservation strategies to reduce ALAN at landscape level are few (Jägerbrand & Bouroussis, 2021; Schroer et al., 2020); an assessment of French

regional GI performed in 2015 shows that they did not include ALAN (Sordello, 2015). Regarding noise pollution the European Commission recommends the identification of quietness areas since 2014 (European Environment Agency, 2014), and there are concrete examples- e.g. (Votsi et al., 2014) - a real promotion of a noise-free GI is still lacking. Even less actions exist concerning odorscapes; attention paid to odors is currently limited to ecological engineering measures, for instance to reduce wildlife damage (Baker et al., 2008; Hansen et al., 2017).

2. A broader vision is required: life evolves in a 3d both tangible and intangible world, according to cyclical time

a) Time needs a particular attention

Life is marked by time, both linear and cyclic (Figure 2). All species have a daily rhythm of activity (i.e. diurnal, nocturnal, crepuscular), which means that their movements are time targeted (e.g. (Ager et al., 2003; Hailman, 1984; Joveniaux & Durand, 1987)). This periodicity can generate time dependent fragmentation issues (e.g. artificial light at night). For example, preserving an ecological network of grasslands may prove ineffective for plants, beetles or spiders if these grasslands are lighted at night (Bennie et al., 2017; Davies et al., 2017). Species activity also fluctuates throughout the year (e.g. seasons). This means that problems can be particularly acute at certain time of the year. For instance, mortality of bats at windfarms is highly seasonal and could be in relation to insect migration (Rydell et al., 2010). Daily and annually time can also be crossed: for example, ALAN becomes a barrier for toad movements during their nocturnal migration (Van Grunsven et al., 2017), many ‘diurnal’ birds migrate at night when they have to face ALAN (La Sorte et al., 2022; Longcore et al., 2013). As a consequence, an ecological network cannot ignore time, it should take into account temporal variation of human pressures and biological activities (Uroy et al., 2021).

b) Air and soil are key compartments for biodiversity

Many species fly, especially birds, bats, insects and all aerial planktons (Figure 3). Some of them may follow well identified ‘flight routes’ (Barchi et al., 2013) and some of these flyways can concentrate thousands of individuals (Fülöp et al., 2018). Yet, aerial stratum is full of obstacles (Drewitt & Langston, 2008; Loss et al., 2015). Buildings such as telecommunication towers, maritime lighthouses and skyscrapers are a considerable source of mortality for flying species; this has been assessed especially for avifauna (Loss et al., 2014). Wind farms cause casualties for bats and birds (Cabrera-Cruz et al., 2020), via collisions or barotrauma (i.e. trauma due to the extreme speed of the blades which generates a sudden drop in atmospheric pressure in their vicinity) (Baerwald et al., 2008). This issue is becoming more and more concerning regarding wind farms expansion in the context of climate change and renewable energy deployment. Powerlines can lead to damage, by collisions or electrocutions (Sergio et al., 2004). Aircraft are a factor in mortality of birds (Desholm, 2009). Other aerial sources of collisions may exist although they are not well assessed yet, e.g. all types of cables (wood longshoring cables, ski lift, telecommunication cable). For instance, a study on 252 skiable domains between 2000 and 2004 in France counted near of 240 birds killed by ski-tow, ski lift and cable car (Maillard, 2009). Therefore, it seems obvious that aircscape fragmentation requires a dedicated strategy (Sordello, Reyjol, et al., 2022).

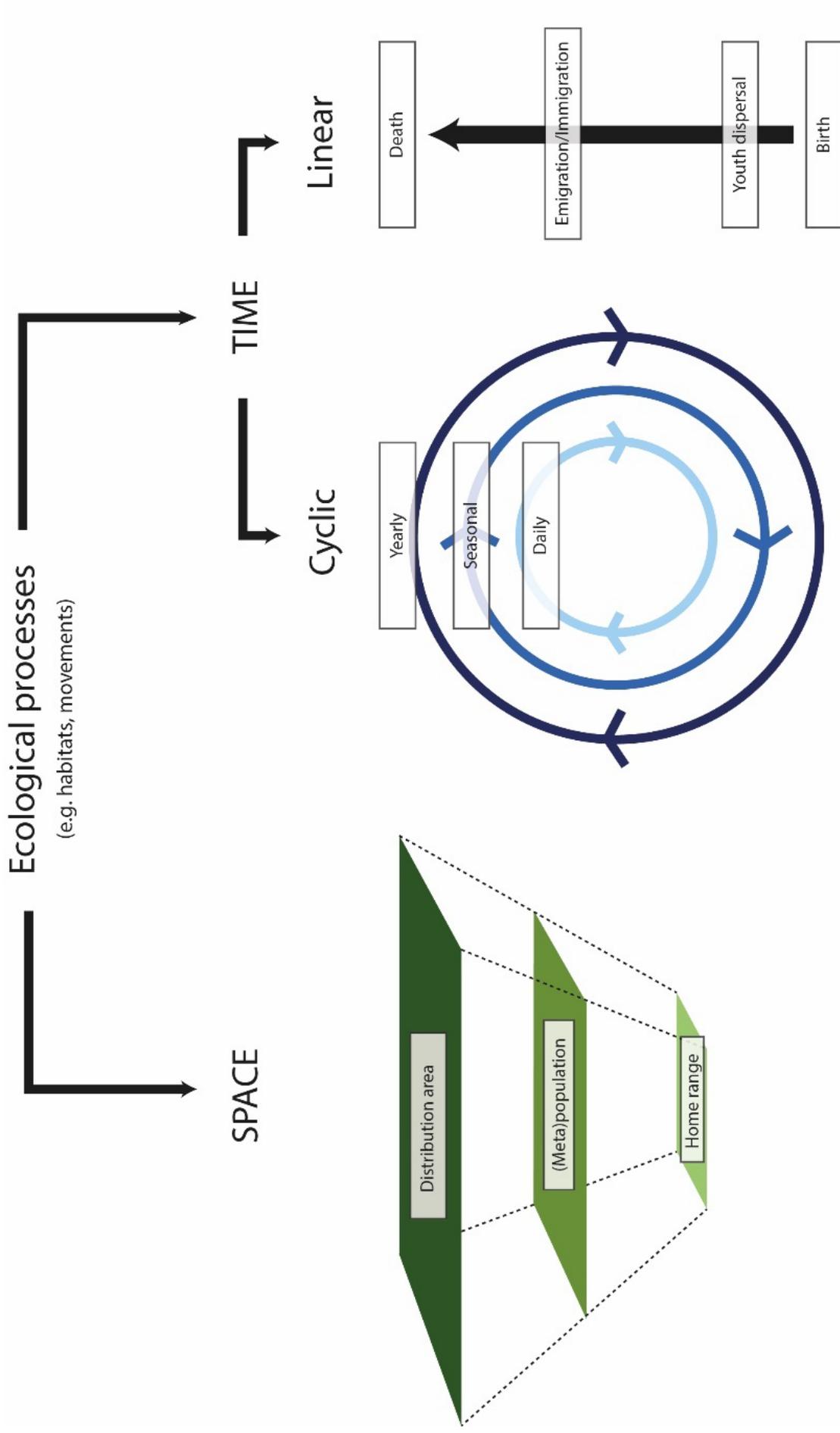


Figure 2 - Ecological processes develop in space but also in time, including cyclical time

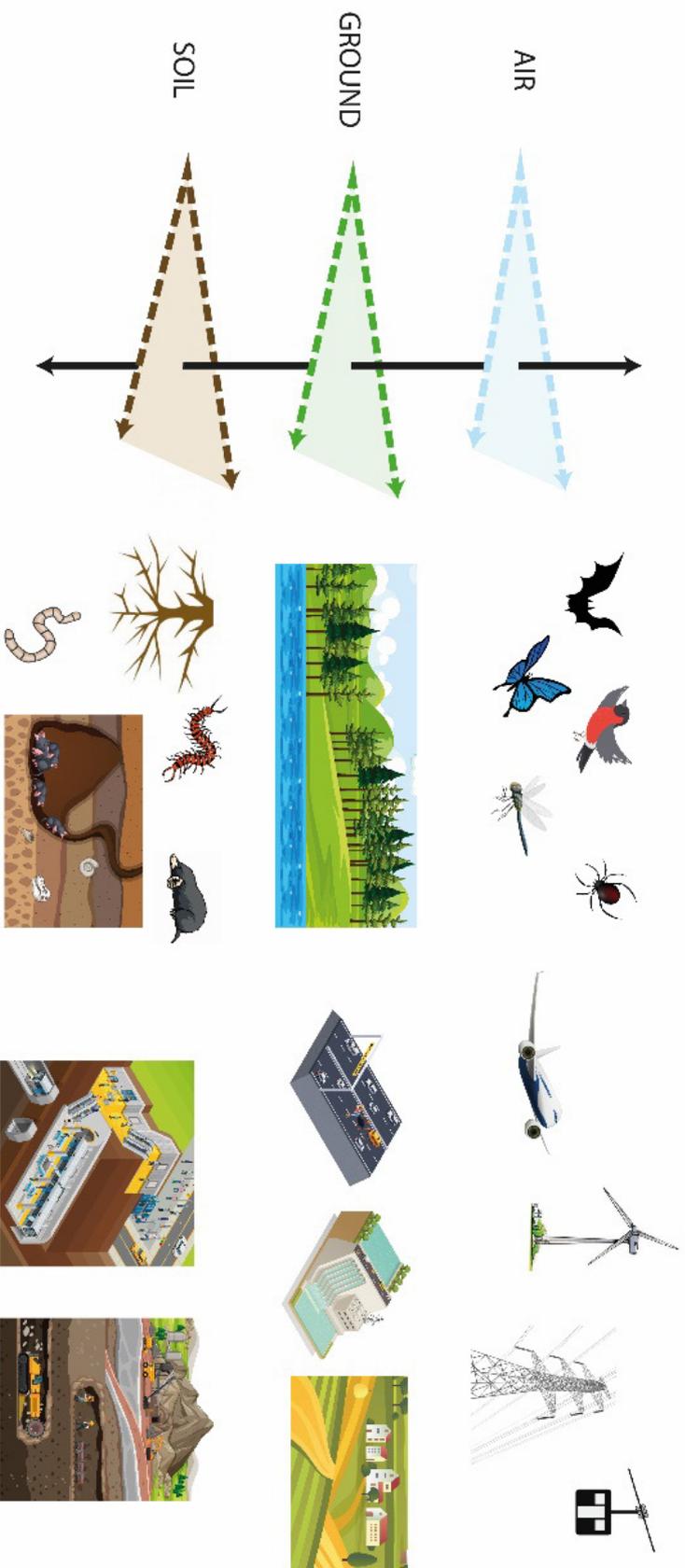


Figure 3 - Atmosphere and underground are key compartments for biodiversity - with specific threats - which GI generally focus on ground-based issues (road, dams, land-use)

Soils is also an habitat for many taxa (Figure 3), such as bacteria, fungi, invertebrates (nematodes, springtails, earthworms, ...), mammals (rodents, insectivores, carnivores and other burrow builders, galleries) or plants (root system) (Bardgett & Cook, 1998; Wolters, 2001). For all these organisms, soil is both a place to live and to move (Auclerc et al., 2009; Eijsackers, 2011). Some species live exclusively in the soil and have only this compartment to move, they do not go to the surface to make their movement. For instance, some springtails are repelled by light and live completely in the soil to depths of around thirty centimetres (eu-edaphic species) (Eisenbeis & Wichard, 1987). Trees may also need to exchange nutrients with each other via their roots (Klein et al., 2016). Yet, soil wildlife may encounter many obstacles generated by human societies: housing foundations, transportation networks for energy (e.g. gas pipelines) or people (e.g. subway). In cities, many green areas - for example, on streetsides - are limited to large, unconnected bins of soil. Some human activities, such as material extraction or agriculture, threaten soil quality (Falco et al., 2015; Menta et al., 2014) and may generate barriers to wildlife movements, either physical (e.g. compacted soil due to intensive agricultural practices) or chemical (e.g. virtual “wall” of toxic substances within a polluted soil). Soil is not just a surface but a compartment made up of different strata which - when the soil is excavated and moved elsewhere - are mixed together, destroying the way the soil functions.

As a result, airscape and soil should be considered in GI. For the moment this consideration remains limited, very restricted to roads; e.g. crossing passages for soil wildlife (worm bridge) and aerial fauna (bat bridges and gantries) (Berthinussen & Altringham, 2012; Claireau et al., 2021).

c) Sensory pollutants as a source of habitat loss and fragmentation

Species are sensitive to visual, auditory or olfactory stimuli which play a key role to seek habitats (e.g. finding refugia, identifying food resources, detecting an available partner; as examples see (Conover, 2007; Goerlitz et al., 2008; F. Jiang et al., 2015)) and to move (e.g. pursuing prey, fleeing predators, memorising its way; for instance (Bee, 2007; Freas & Spetch, 2023; Reddy et al., 2022)). Nowadays, human activities emit artificial stimuli which interfere with natural ones (Dominoni et al., 2020) and that can combine each other (Ichikawa & Kuriwada, 2023; Willems et al., 2022).

Nighttime lighting has expanded substantially worldwide over the past decades, exposing all living organisms to light pollution (Falchi et al., 2016). Artificial light at night (ALAN) has been demonstrated to cause many damage on fauna, flora and ecosystems (Falcón et al., 2020; Sanders et al., 2021). It can alter habitat quality (Ciach & Fröhlich, 2019; Picchi et al., 2013) and act as a barrier in the nightscape (Korpach et al., 2022; Vowles & Kemp, 2021; Zeale et al., 2018).

Human activities also generate sounds whose impacts on biodiversity are extensively documented (Sordello et al., 2020); for instance industry (Mason et al., 2016), roads (Grade & Sieving, 2016), aircraft (Injaian et al., 2021), wind farms (Keehn & Feldman, 2018), recreation (Payne et al., 2012). This noise pollution affects animal communication - whether in predator/prey or mating interactions (Duquette et al., 2021; Roca et al., 2016) - behavior or foraging (Klett-Mingo et al., 2016; Mancera et al., 2017). It alters species occurrence (Luscier et al., 2023) and ultimately ecosystem composition (McClure et al., 2017; Sangermano, 2022). As ALAN does, noise degrades habitat quality (Francis et al., 2011; Luo et al., 2018; Ware et al., 2015) and is likely to fragment natural soundscapes; e.g. traffic noise represent an acoustic barrier for owls hunting (Senzaki et al., 2016).

Less attention has been paid to date to the impacts of odors emitted by human activities such as transportation, industry or agriculture on species. However, we know that odors also contribute to sensory landscapes in the form of an odorscape within which many taxa interact (Conchou et al., 2019; Finnerty et al., 2022). Thus, anthropogenic odors are likely to interfere with olfactory communication of

living organisms, by decreasing the intensity of signals or luring individuals with wrong information (David et al., 2022; N.-J. Jiang et al., 2023; Lurling & Scheffer, 2007). Potentially, these man-induced odors can degrade the quality of natural habitats, or even constitute areas of disruption, for example in the context of linear infrastructure (Girling et al., 2013; Jürgens & Bischoff, 2017).

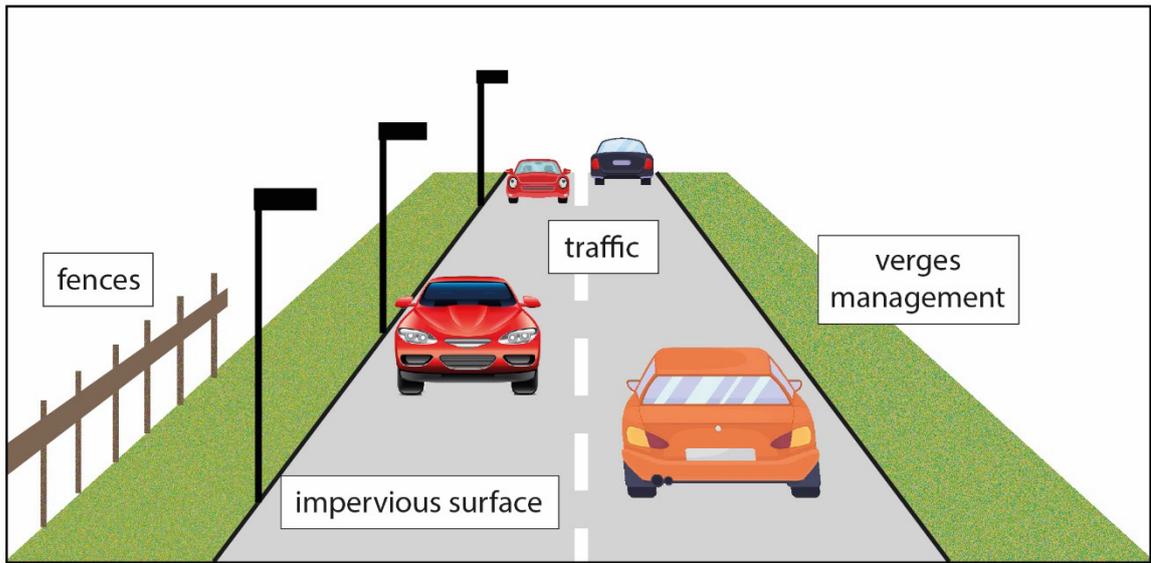
Therefore, nature conservation would benefit from integrating sensory ecology (Elmer et al., 2021; Madliger, 2012), including at landscape level (Little et al., 2022). This raises the need for ecological networks to include sensory pollutants, at least starting with artificial light at night (Sordello, 2017b), man-induced noise (Moulherat et al., 2023) and anthropogenic odors (Renou et al., 2021). This means stopping to consider landscape features solely from a tangible point of view. For instance, a road does not only address physical issues (e.g. impervious surface, traffic, fences), it is also a multi-sensory polluting infrastructure (Figure 4).

3. Towards a more comprehensive Green infrastructure policies

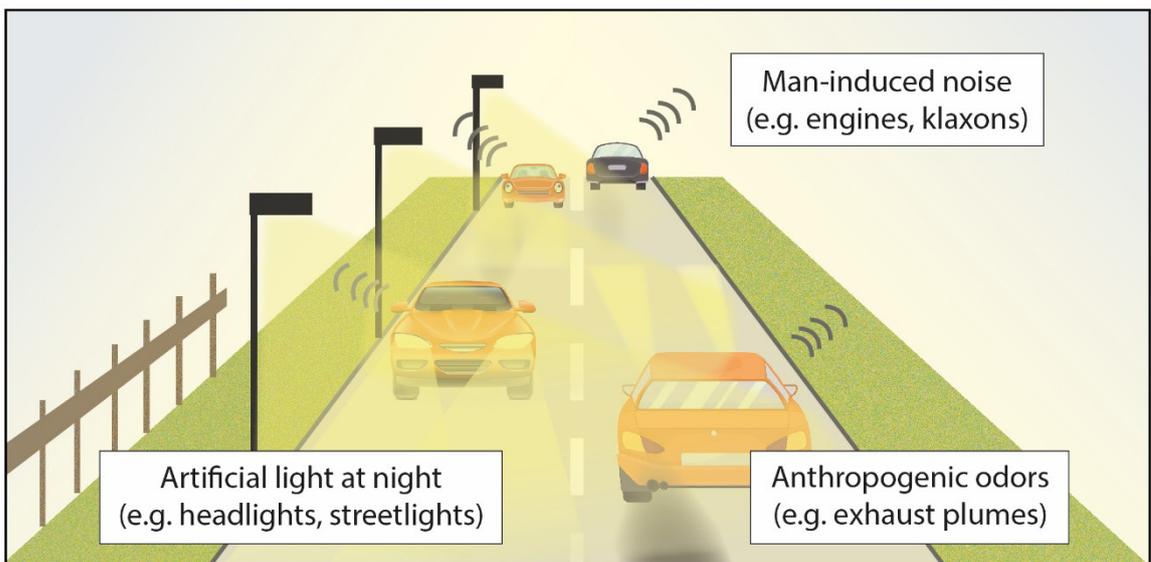
The worldwide implementation of GI is a real step forward in nature conservation policies. They allow an integrated vision of a territory that goes beyond an approach by protected areas. It is a relevant way to take into account biodiversity in land planning. However, the limitations identified above stress that GI currently do not reflect the complexity of ecosystem functioning.

Over the past few years, a process has already been started to think how light pollution could be included in GI, leading to the emergence of a Dark infrastructure (Challéat et al., 2021; Sordello, Busson, et al., 2022). Dark infrastructure have already been developed in France through various projects in cities and in protected areas (e.g. (Sordello et al., 2018)). European Commission is now promoting the extension of GI to night-time environment (European Commission, 2023).

To continue in this sense, we suggest here to extend GI to a more comprehensive scope, including an aerial infrastructure for flying species, an underground infrastructure for soil wildlife (that could be named 'brown infrastructure' in reference to soil color), a dark infrastructure for darkness at night, a noise-free infrastructure (that could be named 'white infrastructure' in reference to 'white noise' ; i.e. sound emitted to mask surrounding noise) and an olfactory infrastructure to deal with anthropogenic odors. This would result in a multidimensional and a multimodal infrastructure, including 1/ air, vegetation, water and subsoil compartments and 2/ both physical and intangible drivers (see Figure 5). In France, such new Infrastructure begin to be implemented. Dark infrastructure is proliferating across the country (Sordello et al., 2021). A noise-free infrastructure has been undertaken in a French regional nature Park (Le Bougnec, 2018). The French metropolis of Limoges has been involved in a brown infrastructure (Cluzeau et al., 2022), as well as the French metropolis of Nancy (Vincent et al., 2022).



A road as considered from a physical point of view



The same road as considered from a sensory point of view

Figure 4 - A road is a multimodal landscape feature that addresses both physical and sensory issues

Caption: A road combines both physical: as impervious ground, fencing, verges management (Ouédraogo et al., 2020) - and sensory threats: as artificial light at night (Davies et al., 2012), noise (Bautista et al., 2004; Bee & Swanson, 2007) and odors (Girling et al., 2013). Sensory pollutants are likely to render restoration measures ineffective (Bhardwaj et al., 2020; Bliss-Ketchum et al., 2016; Sołowczuk, 2019) and widen the road footprint; e.g. avoidance effect of ALAN on bats up to 50 m (Azam et al., 2018) or noise effect on decreasing bird density up to 100 m (Wiącek, 2023).

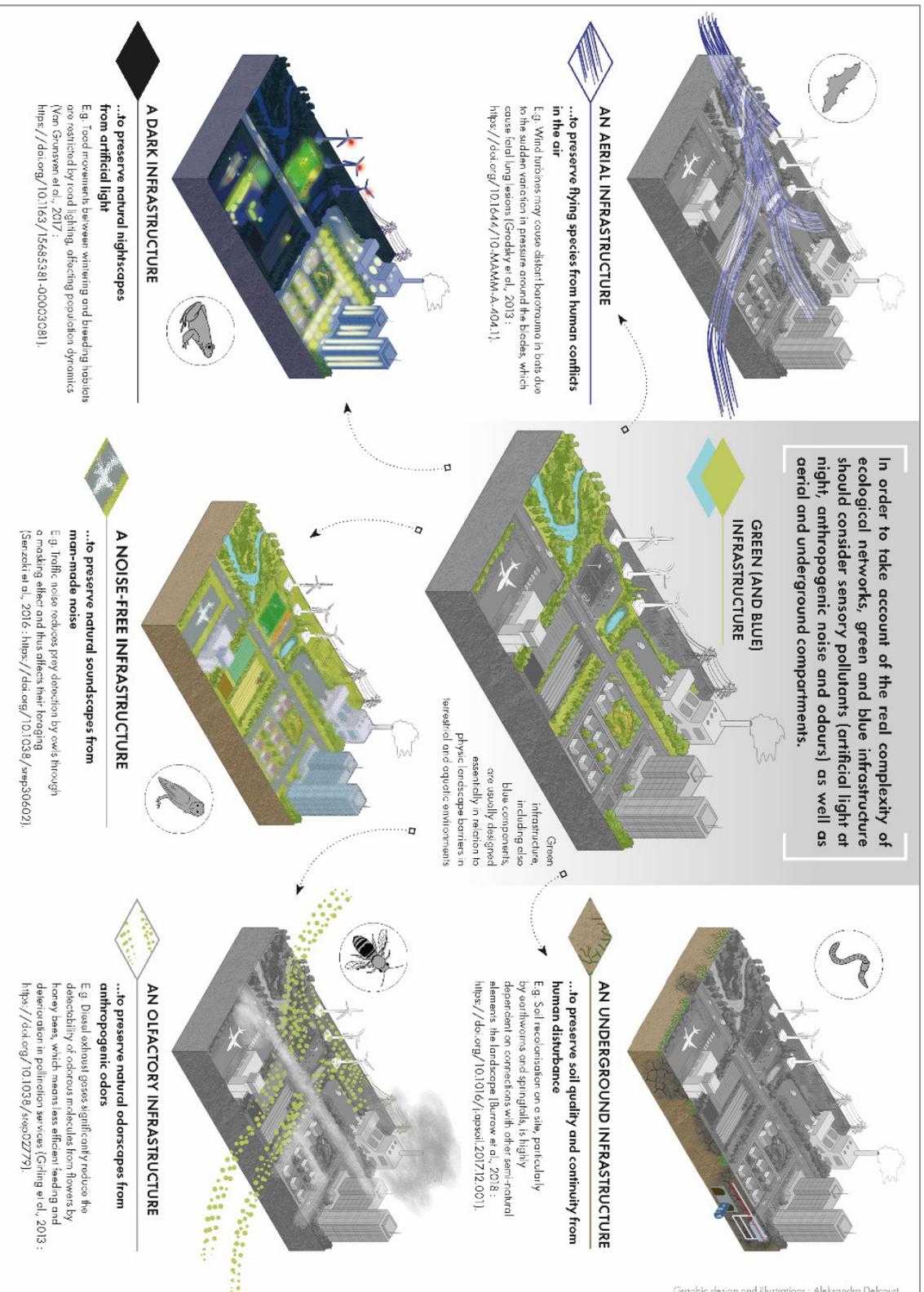


Figure 5 : Extending Green and Blue infrastructure to a multidimensional and a multimodal GI including aerial and underground compartments and sensory pollutants

4. Exploratory practical concerns

The implementation of this new extended GI is a practical challenge: how can this complexity be taken into account while remaining operational and readable? We suggest here two practical outlets: planning and management.

a) GI design for land-use and ecological planning

GI design (i.e. identifying cores, corridors and barriers) should cover airspace (aerial infrastructure) and underground (brown infrastructure) and include the sensory drivers of habitat loss and fragmentation - artificial light, noise and olfactory disturbances.

Such GI mapping - at several territory levels - appears to be an essential first step to identify which areas are still preserved and which ones are degraded (i.e. have to be restored). Preserved areas should benefit from protection to prevent the spread of pressures in the future, for example to avoid the implantation of wind farms on migratory corridors (wind power is growing every year and will continue to do so (GWEC, 2023)) or the extension of night lighting in areas of relict darkness (ALAN is estimated to grow by 2% a year (Kyba et al., 2017)). Then, this type of maps would be a decision-making tool for land-use and ecological planning, as GI already are.

GI design are often based on habitat amount and landscape connectivity metrics and it seems feasible to use such methods to identify additional ecological networks (e.g. dark, noiseless, aerial). It could be done including new drivers (ALAN, noise, odors) as additional parameters in spatial models; e.g. coefficients determining habitats quality or landscape permeability coefficients for network designing tools (Hale et al., 2015; Moulherat et al., 2023; Pauwels et al., 2019).

Another question is how to use 'former' GI to go further. This is an important issue to avoid giving the impression, particularly to local elected representatives, that the works they have undertaken to date are now obsolete. In this respect, it is possible to start from these already designed GI by coupling them with pressure maps in order to identify the parts of the GI network that also meet the additional criteria; e.g. regarding night-time darkness (Ranzoni et al., 2019) or acoustic environment (Le Bougnec, 2018). Regardless the method, data (e.g. pressure, occurrence) and knowledge (species sensitivity thresholds, life traits) that may not be all available today. For instance, the design of an 'aerial infrastructure' requires first of all a good knowledge of the migratory axes and the behavior of flying species (flight heights, frequency of movements, etc.), which is only partially known today (Dokter et al., 2011; Péron et al., 2017). The integration of sensory drivers would require a good knowledge of the sensitivity thresholds of species to light, noise and olfactory pollutants. However, these thresholds are barely known for artificial light at night (Gaston et al., 2013), much less for anthropogenic noise (Kunc & Schmidt, 2019) and totally unexplored for man-made odors. Then, a strong increase of ecological research is required on these topics. Knowledge should evolve rapidly in certain areas; for example, soundscape ecology, which is currently undergoing strong development, offers very promising prospects based on landscape acoustic indices (Farina & Gage, 2017).

b) Management to reduce disturbances

Mitigation measures should be implemented as much as possible to reduce pressures, disturbances and barriers (e.g. aerial obstacles, soil disturbance, light pollution). These measures will contribute to improve the quality of habitats, re-establish or create corridors, remove barriers or reduce the hostility of landscape matrix, resulting in the enhancement of GI functioning. Given the wide range of possible actions, we will only introduce some solutions for each infrastructure (see also Table 1):

1/ Aerial infrastructure: The blades of wind turbines can be lowered or stopped to reduce mortality during specific periods (migration, agricultural works likely to attract birds, etc.) (Smallwood & Bell, 2020). Concerning aircraft, since most collisions occur at less than 150 m above ground (Dolbeer, 2006), a strategy is to reduce the attractiveness of airport verges to wildlife or to introduce scare tactics as a preventive measure (Villers, 2019).

2/ Brown infrastructure: Reducing the impervious areas and increasing open ground in urban green spaces is an essential step to enhance soil biodiversity (Maher et al., 2022) and soil functions as carbon storage (Yan et al., 2023) or water fluxes (Strohbach et al., 2019). Moreover, technosols are a very promising field of ecological engineering to rebuild soils (e.g. by recycling mineral waste as rubble from demolition, sediments from dredging, waste from quarries) (Ivashchenko et al., 2021; Minixhofer et al., 2022). In rural landscapes, shift farming practices towards a more extensive agriculture (e.g. agroforestry, permaculture) may contribute to restore a brown infrastructure (Domínguez et al., 2023).

3/ Dark infrastructure: A lot of practices can improve night quality (Gaston et al., 2012; Sordello, 2018). Lighting should be reduced to strict minimum, which may involve eliminating unnecessary light sources or reducing lighting time; e.g. part-night lighting (Azam et al., 2015), motion-activated lighting (Bolliger et al., 2020), dimming protocols (Merckx et al., 2023). Yellow/amber closed light spectrum, considered less damaging for wildlife, should be preferred (Longcore et al., 2018).

4/ Noise free infrastructure: Reducing man-made sources of noise appears to be the first response (e.g. developing silent engines). Anti-noise barriers, including vegetative, may be a solution (Halim et al., 2015) and quiet zones can be defined, both in rural or urban context (Cerwén & Mossberg, 2019).

5/ Olfactory infrastructure: A strategy of reduction at source also seems to be the most obvious solution (e.g. reducing the use of agricultural inputs and fossil fuels). Landscape management (e.g. tree buffers, hedgerows) might help to reduce propagation of volatile compounds (Tyndall & Colletti, 2007) but assessments show a limited effect (Hernandez et al., 2012). Scent manipulation could become a promising avenue to counterbalance the negative effects of man-made odours, to enhance landscape restoration (e.g. wildlife crossings) or to prevent roadkills (Bíl et al., 2018).

It should be noted that the panel of available measures is uneven between topics (for example, mitigating odors remains entirely exploratory to date). Moreover, measures have varying degrees of efficiency, sometimes not assessed, and can lead to undesirable consequences (e.g. introducing noise to avoid a collision; exposing trees to sensory pollutants to build 'natural barriers'). Research is therefore needed on these emerging topics (Madliger et al., 2016).

c) How to deal with transversality?

A relevant question is: how can all these 'infrastructure' be combined? Should they be carried out in separate projects or in a single one? In this article we distinguish between different 'infrastructure', each one named ('dark infrastructure' for darkness, 'brown infrastructure' for soil, etc.). Such separate names are of interest to make each topic (compartment or pressure) visible, in particular in the communication with the stakeholders, including citizens. Nevertheless, the generic term of 'Green Infrastructure' may be sufficient as long as all issues are well considered behind this term. Ideally, a territory should better adopt a single approach based on ecological networks, designing a multimodal and multidimensional Green infrastructure (used as a generic term). However, it may be useful to divide up the process, for example for reasons of budget or means. An example of a global project undertaken in a French regional nature park, including aerial, underground, dark and white infrastructure, is available in the additional file.

Table 1 - Examples of mitigation measures to reduce disturbances and barriers in each infrastructure

GI		Examples of mitigation measure
Brown Infrastructure	Impervious areas	Reducing impervious areas and increasing open ground urban green spaces (Strohbach et al., 2019)
	Soil decontamination	Using phytoremediation for soil depollution (Chen et al., 2024)
	Agricultural practices	Promoting extensive farming (e.g. agroforestry, agroecology, permaculture) (Dominguez et al., 2023)
	Technosols	Rebuilding soils by recycling mineral waste (Ivashchenko et al., 2021; Minixhofer et al., 2022)
Aerial Infrastructure	Wind turbines	Lowering/Stopping blades during specific periods (Smallwood & Bell, 2020) Using acoustic deterrent systems (Robinson Willmott et al., 2015)
	Powerlines	Visual warning systems (Barrientos et al., 2012)
	Aircraft	Preventive measures on airports (Villers, 2019)
	Building	Repulsive glass pane markings (Rössler et al., 2015)
Dark Infrastructure	Lighting points	Limiting lighting points as much as possible/Removing unnecessary lightings
	Lighting time	Part-night lighting (Azam et al., 2015), Motion-activated lighting (Bolliger et al., 2020), Dimming protocols (Merckx et al., 2023)
	Light spectrum	Selection of a narrow light spectrum based on wildlife issues (Musters et al., 2009)
	Flickering light	Limiting flashing lights or taking into account critical flicker fusion frequency of species (Lafitte et al., 2022)
Noise free Infrastructure	Anti-noise barriers	Limiting noise propagation via vegetation or concrete block barrier (Halim et al., 2015)
	Quiet areas	Prohibiting or restricting human noise intervention in some areas (in natural, rural or urban contexts) (Czerwén & Mossberg, 2019)
Olfactory Infrastructure	Anti-odor barriers	Limiting odor propagation via landscape design (e.g. tree buffers, shelterbelt) (Tyndall & Colletti, 2007)
	Ecological engineering	Odor manipulation, currently unexplored (Bil et al., 2018)

5. Conclusion

Green Infrastructure are public policies based on ecological networks (i.e. landscape habitat amount and connectivity). Providing a decision-making tool for land-use planning in relation to biodiversity issues, they have experienced a growing interest around the world over recent decades. However, while GI emerged mainly in response to specific landscape features, such as roads or dams, ecological issues are now very much broader. Scientific knowledge is evolving fast and regularly highlights new impacts on wildlife due to human activities. This increase in the awareness of anthropogenic disturbances on biodiversity raises the number of parameters that biodiversity conservation policies, including GI, should address. Obviously, fundamental parameters that concern all living organisms (such as the day/night cycle) or major habitats (such as soil) remain unconsidered. To be more comprehensive, GI should cover all living compartments - from soil to air - and all drivers - both physics and sensory - that lead to habitat loss and fragmentation. In this way, we suggest to extend GI, including an aerial infrastructure for flying species, a brown infrastructure for soil wildlife, a dark infrastructure for darkness at night, a noise-free infrastructure and an olfactory infrastructure to deal with anthropogenic odors.

Broadening GI as such is an enormous challenge for societies. It will imply involving more and more stakeholders in the process of GI design and implementation. While ‘traditional’ GI have been mainly involved transportation managers, farmers or water stakeholders, a lot of actors have now to feel concerned as aviation or wind power sector, technosol engineers, lighting engineers or noise and odor emitting industries. This challenge can also generate interest among population since the issues raised here for biodiversity are totally consistent with public health issues. For example, a dark night is essential for human sleeping (Cupertino et al., 2023), living and healthy soils are vital for our food (Hassan et al., 2022), quiet spaces are favorable to our well-being (Hahad et al., 2024). There is therefore a strong link between the promotion of comprehensive GI and our living environment, via ecosystem services.

Additional File

Example of project of a multimodal and multidimensional Green Infrastructure (pdf)

Acknowledgements

We thank Aleksandra Delcourt for the drawing (Figure 5) and Jules Boileau for items supplied as appendices.

List of references

- Ager, A. A., Johnson, B. K., Kern, J. W., & Kie, J. G. (2003). Daily and seasonal movements and habitat use by female rocky mountain elk and mule deer. *Journal of Mammalogy*, *84*(3), 1076–1088. <https://doi.org/10.1644/BBa-020>
- Aleksejeva, J., Voulgaris, G., & Gasparatos, A. (2022). Assessing the potential of strategic green roof implementation for green infrastructure: Insights from Sumida ward, Tokyo. *Urban Forestry & Urban Greening*, *74*, 127632. <https://doi.org/10.1016/j.ufug.2022.127632>
- Andersen, L. W., Fog, K., & Damgaard, C. (2004). Habitat fragmentation causes bottlenecks and inbreeding in the European tree frog (*Hyla arborea*). *Proceedings of the Royal Society of London. Series B: Biological Sciences*, *271*(1545), 1293–1302. <https://doi.org/10.1098/rspb.2004.2720>

- Auclerc, A., Ponge, J. F., Barot, S., & Dubs, F. (2009). Experimental assessment of habitat preference and dispersal ability of soil springtails. *Soil Biology and Biochemistry*, *41*(8), 1596–1604. <https://doi.org/10.1016/j.soilbio.2009.04.017>
- Azam, C., Kerbiriou, C., Vernet, A., Julien, J.-F., Bas, Y., Plichard, L., Maratrat, J., & Le Viol, I. (2015). Is part-night lighting an effective measure to limit the impacts of artificial lighting on bats? *Global Change Biology*, *21*(12), 4333–4341. <https://doi.org/10.1111/gcb.13036>
- Azam, C., Le Viol, I., Bas, Y., Zissis, G., Vernet, A., Julien, J.-F., & Kerbiriou, C. (2018). Evidence for distance and illuminance thresholds in the effects of artificial lighting on bat activity. *Landscape and Urban Planning*, *175*, 123–135. <https://doi.org/10.1016/j.landurbplan.2018.02.011>
- Baerwald, E. F., D'Amours, G. H., Klug, B. J., & Barclay, R. M. R. (2008). Barotrauma is a significant cause of bat fatalities at wind turbines. *Current Biology*, *18*(16), R695–R696. <https://doi.org/10.1016/j.cub.2008.09.017>
- Baker, S. E., Ellwood, S. A., Slater, D., Watkins, R. W., & Macdonald, D. W. (2008). Food Aversion Plus Odor Cue Protects Crop From Wild Mammals. *The Journal of Wildlife Management*, *72*(3), 785–791. <https://doi.org/10.2193/2005-389>
- Barchi, J. R., Knowles, J. M., & Simmons, J. A. (2013). Spatial memory and stereotypy of flight paths by big brown bats in cluttered surroundings. *Journal of Experimental Biology*, *216*(6), 1053–1063. <https://doi.org/10.1242/jeb.073197>
- Bardgett, R. D., & Cook, R. (1998). Functional aspects of soil animal diversity in agricultural grasslands. *Applied Soil Ecology*, *10*(3), 263–276. [https://doi.org/10.1016/S0929-1393\(98\)00125-5](https://doi.org/10.1016/S0929-1393(98)00125-5)
- Barrientos, R., Ponce, C., Palacín, C., Martín, C. A., Martín, B., & Alonso, J. C. (2012). Wire Marking Results in a Small but Significant Reduction in Avian Mortality at Power Lines: A BACI Designed Study. *PLoS ONE*, *7*(3), e32569. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0032569>
- Bautista, L. M., García, J. T., Calmaestra, R. G., Palacín, C., Martín, C. A., Morales, M. B., Bonal, R., & Viñuela, J. (2004). Effect of weekend road traffic on the use of space by raptors. *Conservation Biology*, *18*(3), 726–732. <https://doi.org/10.1111/j.1523-1739.2004.00499.x>
- Bee, M. A. (2007). Selective phonotaxis by male wood frogs (*Rana sylvatica*) to the sound of a chorus. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, *61*(6), 955–966. <https://doi.org/10.1007/s00265-006-0324-8>
- Bee, M. A., & Swanson, E. M. (2007). Auditory masking of anuran advertisement calls by road traffic noise. *Animal Behaviour*, *74*(6), 1765–1776. <https://doi.org/10.1016/j.anbehav.2007.03.019>
- Bennie, J., Davies, T. W., Cruse, D., Bell, F., & Gaston, K. J. (2017). Artificial light at night alters grassland vegetation species composition and phenology. *Journal of Applied Ecology*, *55*(1), 442–450. <https://doi.org/10.1111/1365-2664.12927>
- Berthinussen, A., & Altringham, J. (2012). Do Bat Gantries and Underpasses Help Bats Cross Roads Safely? *PLoS ONE*, *7*(6), e38775. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0038775>
- Bhardwaj, M., Soanes, K., Lahoz-Monfort, J. J., Lumsden, L. F., & van der Ree, R. (2020). Artificial lighting reduces the effectiveness of wildlife-crossing structures for insectivorous bats. *Journal of Environmental Management*, *262*, 110313. <https://doi.org/10.1016/j.jenvman.2020.110313>
- Bíl, M., Andrášik, R., Bartonička, T., Křivánková, Z., & Sedoník, J. (2018). An evaluation of odor repellent effectiveness in prevention of wildlife-vehicle collisions. *Journal of Environmental Management*, *205*, 209–214. <https://doi.org/10.1016/j.jenvman.2017.09.081>
- Billon, L., & Sordello, R. (2017). *Schémas régionaux de cohérence écologique: Chiffres de synthèse à l'échelle nationale* (2017–8; p. 20). Service du patrimoine naturel, Muséum national d'Histoire naturelle, Paris.
- Bliss-Ketchum, L. L., de Rivera, C. E., Turner, B. C., & Weisbaum, D. M. (2016). The effect of artificial light on wildlife use of a passage structure. *Biological Conservation*, *199*, 25–28. <https://doi.org/10.1016/j.biocn.2016.06.003>
- Bolliger, J., Henet, T., Wermelinger, B., Bösch, R., Pazur, R., Blum, S., Haller, J., & Obrist, M. K. (2020). Effects of traffic-regulated street lighting on nocturnal insect abundance and bat activity. *Basic and Applied Ecology*, *47*, 44–56. <https://doi.org/10.1016/j.baae.2020.06.003>
- Botello, F., Sarkar, S., & Sánchez-Cordero, V. (2015). Impact of habitat loss on distributions of terrestrial vertebrates in a high-biodiversity region in Mexico. *Biological Conservation*, *184*, 59–65. <https://doi.org/10.1016/j.biocon.2014.11.035>
- Buchmann, C. M., Schurr, F. M., Nathan, R., & Jeltsch, F. (2012). Movement upscaled – the importance of individual foraging movement for community response to habitat loss. *Ecography*, *35*(5), 436–445. <https://doi.org/10.1111/j.1600-0587.2011.06924.x>
- Cabrera-Cruz, S. A., Cervantes-Pasqualli, J., Franquesa-Soler, M., Muñoz-Jiménez, Ó., Rodríguez-Aguilar, G., & Villegas-Patracá, R. (2020). Estimates of aerial vertebrate mortality at wind farms in a bird migration corridor and bat diversity hotspot. *Global Ecology and Conservation*, *22*, e00966. <https://doi.org/10.1016/j.gecco.2020.e00966>
- Cerda-Peña, C., & Rau, J. R. (2023). The importance of wetland habitat area for waterbird species-richness. *Ibis*, *165*(3), 739–752. <https://doi.org/10.1111/ibi.13205>

- Cerwén, G., & Mossberg, F. (2019). Implementation of Quiet Areas in Sweden. *International Journal of Environmental Research and Public Health*, *16*(1), 134. <https://doi.org/10.3390/ijerph16010134>
- Challéat, S., Barré, K., Laforge, A., Lapostolle, D., Franchomme, M., Sirami, C., Le Viol, I., Milian, J., & Kerbiriou, C. (2021). Grasping darkness: The dark ecological network as a social-ecological framework to limit the impacts of light pollution on biodiversity. *Ecology and Society*, *26*(1), art15. <https://doi.org/10.5751/ES-12156-260115>
- Chen, F., Zhang, S., Chen, Z., Zhang, Y., & Cao, B. (2024). Phytoremediation of Toxic Lead from Contaminated Soil Using *Neyraudia reynaudiana*: Soil of Xuzhou as a Case Study. *Agronomy*, *14*(1), 118. <https://doi.org/10.3390/agronomy14010118>
- Ciach, M., & Fröhlich, A. (2019). Ungulates in the city: Light pollution and open habitats predict the probability of roe deer occurring in an urban environment. *Urban Ecosystems*, *22*(3), 513–523. <https://doi.org/10.1007/s11252-019-00840-2>
- Claireau, F., Kerbiriou, C., Charton, F., Braga, C. D. A., Ferraille, T., Julien, J.-F., Machon, N., Allegrini, B., Puechmaille, S. J., & Bas, Y. (2021). Bat Overpasses Help Bats to Cross Roads Safely by Increasing Their Flight Height. *Acta Chiropterologica*, *23*(1), 189–198. <https://doi.org/10.3161/15081109ACC2021.23.1.015>
- Cluzeau, D., Leprisé, A., Maréchal, J., Auclerc, A., Joussein, E., Soubrand, M., Dom, O., & Sowa-Doyen, J. (2022). *Trame brune de Limoges Métropole. Développement expérimental d'une trame brune sur le territoire d'un EPCI. Phase 1: Approche méthodologique* (p. 42). https://www.trameverteetbleue.fr/sites/default/files/references_bibliographiques/trame_brune_de_limoges_metropole_-_phase_1_approche_methodologique-1.pdf
- Coffin, A. W. (2007). From roadkill to road ecology: A review of the ecological effects of roads. *Journal of Transport Geography*, *15*(5), 396–406. <https://doi.org/10/dsqthb>
- Conchou, L., Lucas, P., Meslin, C., Proffit, M., Staudt, M., & Renou, M. (2019). Insect odorscapes: From plant volatiles to natural olfactory scenes. *Frontiers in Physiology*, *10*, 972. <https://doi.org/10.3389/fphys.2019.00972>
- Conover, M. R. (2007). *Predator-prey dynamics: The role of olfaction* (CRC Press, Taylor and Francis). <https://www.routledge.com/Predator-Prey-Dynamics-The-Role-of-Olfaction/Conover/p/book/9780367389291>
- Cristóbal-Pérez, E. J., Fuchs, E. J., Martén-Rodríguez, S., & Quesada, M. (2021). Habitat fragmentation negatively affects effective gene flow via pollen, and male and female fitness in the dioecious tree, *Spondias purpurea* (Anacardiaceae). *Biological Conservation*, *256*, 109007. <https://doi.org/10.1016/j.biocon.2021.109007>
- Cupertino, M. D. C., Guimarães, B. T., Pimenta, J. F. G., Almeida, L. V. L. D., Santana, L. N., Ribeiro, T. A., & Santana, Y. N. (2023). LIGHT POLLUTION: A systematic review about the impacts of artificial light on human health. *Biological Rhythm Research*, *54*(3), 263–275. <https://doi.org/10.1080/09291016.2022.2151763>
- David, N. F., Henry, T. J., & Sprayberry, J. D. H. (2022). Odor-Pollution From Fungicides Disrupts Learning and Recognition of a Common Floral Scent in Bumblebees (*Bombus impatiens*). *Frontiers in Ecology and Evolution*, *10*, 765388. <https://doi.org/10.3389/fevo.2022.765388>
- Davies, T. W., Bennie, J., Cruse, D., Blumgart, D., Inger, R., & Gaston, K. J. (2017). Multiple night-time light-emitting diode lighting strategies impact grassland invertebrate assemblages. *Global Change Biology*, *23*(7), 2641–2648. <https://doi.org/10.1111/gcb.13615>
- Davies, T. W., Bennie, J., & Gaston, K. J. (2012). Street lighting changes the composition of invertebrate communities. *Biology Letters*, *8*(5), 764–767. <https://doi.org/10/gcmdpm>
- Desholm, M. (2009). Avian sensitivity to mortality: Prioritising migratory bird species for assessment at proposed wind farms. *Journal of Environmental Management*, *90*(8), 2672–2679. <https://doi.org/10.1016/j.jenvman.2009.02.005>
- Dickman, C. R. (1987). Habitat Fragmentation and Vertebrate Species Richness in an Urban Environment. *The Journal of Applied Ecology*, *24*(2), 337. <https://doi.org/10.2307/2403879>
- Dokter, A. M., Liechti, F., Stark, H., Delobbe, L., Tabary, P., & Holleman, I. (2011). Bird migration flight altitudes studied by a network of operational weather radars. *Journal of The Royal Society Interface*, *8*(54), 30–43. <https://doi.org/10.1098/rsif.2010.0116>
- Dolbeer, R. A. (2006). Height Distribution of Birds Recorded by Collisions with Civil Aircraft. *Journal of Wildlife Management*, *70*(5), 1345–1350. [https://doi.org/10.2193/0022-541X\(2006\)70\[1345:HDOBRB\]2.0.CO;2](https://doi.org/10.2193/0022-541X(2006)70[1345:HDOBRB]2.0.CO;2)
- Domínguez, A., Escudero, H. J., Rodríguez, M. P., Ortiz, C. E., Arolfo, R. V., & Bedano, J. C. (2023). Agroecology and organic farming foster soil health by promoting soil fauna. *Environment, Development and Sustainability*. <https://doi.org/10.1007/s10668-022-02885-4>

- Dominoni, D. M., Halfwerk, W., Baird, E., Buxton, R. T., Fernández-Juricic, E., Fristrup, K. M., McKenna, M. F., Mennitt, D. J., Perkin, E. K., Seymoure, B. M., Stoner, D. C., Tennessen, J. B., Toth, C. A., Tyrrell, L. P., Wilson, A., Francis, C. D., Carter, N. H., & Barber, J. R. (2020). Why conservation biology can benefit from sensory ecology. *Nature Ecology & Evolution*, 4(4), 502–511. <https://doi.org/10.1038/s41559-020-1135-4>
- Drewitt, A. L., & Langston, R. H. W. (2008). Collision Effects of Wind-power Generators and Other Obstacles on Birds. *Annals of the New York Academy of Sciences*, 1134(1), 233–266. <https://doi.org/10/c9dktq>
- Duquette, C. A., Loss, S. R., & Hovick, T. J. (2021). A meta-analysis of the influence of anthropogenic noise on terrestrial wildlife communication strategies. *Journal of Applied Ecology*, 58(6), 1112–1121. <https://doi.org/10.1111/1365-2664.13880>
- Eijsackers, H. (2011). Earthworms as colonizers of natural and cultivated soil environments. *Applied Soil Ecology*, 50, 1–13. <https://doi.org/10.1016/j.apsoil.2011.07.008>
- Eisenbeis, G., & Wichard, W. (1987). *Atlas on the Biology of Soil Arthropods*. Springer Berlin Heidelberg. <https://doi.org/10.1007/978-3-642-72634-7>
- Elmer, L. K., Madliger, C. L., Blumstein, D. T., Elvidge, C. K., Fernández-Juricic, E., Horodysky, A. Z., Johnson, N. S., McGuire, L. P., Swaisgood, R. R., & Cooke, S. J. (2021). Exploiting common senses: Sensory ecology meets wildlife conservation and management. *Conservation Physiology*, 9(1), coab002. <https://doi.org/10.1093/conphys/coab002>
- European Commission. (2019). *Review of progress on implementation of the EU green infrastructure strategy*. Publ. Off. of the Europ. Union. <https://eur-lex.europa.eu/legal-content/EN/TXT/PDF/?uri=CELEX:52019DC0236&qid=1562053537296>
- European Commission. (2023). *Science for Environment Policy Future Brief 28: Light Pollution*.
- European Environment Agency. (2014). *Quiet areas in Europe—The environment unaffected by noise pollution* [Publication]. <https://www.eea.europa.eu/publications/quiet-areas-in-europe>
- Fahrig, L. (2003). Effects of Habitat Fragmentation on Biodiversity. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics*, 34(1), 487–515. <https://doi.org/10.1146/annurev.ecolsys.34.011802.132419>
- Falchi, F., Cinzano, P., Duriscoe, D., Kyba, C. C. M., Elvidge, C. D., Baugh, K., Portnov, B. A., Rybnikova, N. A., & Furgoni, R. (2016). The new world atlas of artificial night sky brightness. *Science Advances*, 2(6). <https://doi.org/10.1126/sciadv.1600377>
- Falco, L., Sandler, R., Momo, F., Di Ciocco, C., Saravia, L., & Coviella, C. (2015). Earthworm assemblages in different intensity of agricultural uses and their relation to edaphic variables. *PeerJ*, 3, e979. <https://doi.org/10.7717/peerj.979>
- Falcón, J., Torriglia, A., Attia, D., Viénot, F., Gronfier, C., Behar-Cohen, F., Martinsons, C., & Hicks, D. (2020). Exposure to Artificial Light at Night and the Consequences for Flora, Fauna, and Ecosystems. *Frontiers in Neuroscience*, 14, 602796. <https://doi.org/10.3389/fnins.2020.602796>
- Farina, A., & Gage, S. H. (Eds.). (2017). *Ecoacoustics: The ecological role of sounds*. Wiley.
- Finnerty, P. B., McArthur, C., Banks, P., Price, C., & Shrader, A. M. (2022). The Olfactory Landscape Concept: A Key Source of Past, Present, and Future Information Driving Animal Movement and Decision-making. *BioScience*, 72(8), 745–752. <https://doi.org/10.1093/biosci/biac039>
- Fontúrbel, F. E., Betancurt-Grisales, J. F., Vargas-Daza, A. M., & Castaño-Villa, G. J. (2022). Effects of habitat degradation on bird functional diversity: A field test in the Valdivian rainforest. *Forest Ecology and Management*, 522, 120466. <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2022.120466>
- Forman, R. T. T., & Alexander, L. E. (1998). Roads and their major ecological effects. *Annual Review of Ecology and Systematics*, 29, 207–231. <https://doi.org/10.1146/annurev.ecolsys.29.1.207>
- Francis, C. D., Paritsis, J., Ortega, C. P., & Cruz, A. (2011). Landscape patterns of avian habitat use and nest success are affected by chronic gas well compressor noise. *Landscape Ecology*, 26(9), 1269–1280. <https://doi.org/10.1007/s10980-011-9609-z>
- Freas, C. A., & Spetch, M. L. (2023). Varieties of visual navigation in insects. *Animal Cognition*, 26(1), 319–342. <https://doi.org/10.1007/s10071-022-01720-7>
- Fülöp, A., Daróczy, S. J., Dehelean, A. S., Dehelean, L. A., Domahidi, Z., Dósa, A., Gyékény, G., Hegyeli, Z., Kis, R. B., Komáromi, I. S., Kovács, I., Miholcsa, T., Nagy, A. A., Nagy, A., Ölvedi, S. Z., Papp, T., Pârâu, L. G., Sándor, A. K., Sos, T., & Zeitz, R. (2018). Autumn Passage of Soaring Birds over Dobrogea (Romania): A Migration Corridor in Southeast Europe. *Ardea*, 106(1), 61. <https://doi.org/10.5253/arde.v106i1.a3>
- Gaston, K. J., Bennie, J., Davies, T. W., & Hopkins, J. (2013). The ecological impacts of nighttime light pollution: A mechanistic appraisal. *Biological Reviews*, 88(4), 912–927. <https://doi.org/10.1111/brv.12036>
- Gaston, K. J., Davies, T. W., Bennie, J., & Hopkins, J. (2012). REVIEW: Reducing the ecological consequences of night-time light pollution: options and developments. *Journal of Applied Ecology*, 49(6), 1256–1266. <https://doi.org/10/ggkng>

- Gehrke, P. C., Gilligan, D. M., & Barwick, M. (2002). Changes in fish communities of the Shoalhaven River 20 years after construction of Tallowa Dam, Australia. *River Research and Applications*, 18(3), 265–286. <https://doi.org/10.1002/rra.669>
- Girling, R. D., Lusebrink, I., Farthing, E., Newman, T. A., & Poppy, G. M. (2013). Diesel exhaust rapidly degrades floral odours used by honeybees. *Scientific Reports*, 3(1), 2779. <https://doi.org/10.1038/srep02779>
- Glista, D. J., DeVault, T. L., & DeWoody, J. A. (2008). Vertebrate road mortality predominantly impacts amphibians. *Herpetological Conservation and Biology*, 3(1), 77–87. <http://www.savethefrogs.com/threats/roads/images/Glista%202007%20Roadkill%20Mortality%20in%20Amphibians.pdf>
- Goerlitz, H. R., Greif, S., & Siemers, B. M. (2008). Cues for acoustic detection of prey: Insect rustling sounds and the influence of walking substrate. *Journal of Experimental Biology*, 211(17), 2799–2806. <https://doi.org/10.1242/jeb.019596>
- Grade, A. M., & Sieving, K. E. (2016). When the birds go unheard: Highway noise disrupts information transfer between bird species. *Biology Letters*, 12(4). <https://doi.org/10.1098/rsbl.2016.0113>
- Grashof-Bokdam, C. (1997). Forest species in an agricultural landscape in the Netherlands: Effects of habitat fragmentation. *Journal of Vegetation Science*, 8(1), 21–28. <https://doi.org/10.2307/3237238>
- GWEC. (2023). *Global Offshore Wind Report 2023* (p. 118). <https://gwec.net/wp-content/uploads/2023/08/GWEC-Global-Offshore-Wind-Report-2023.pdf>
- Hahad, O., Kuntic, M., Al-Kindi, S., Kuntic, I., Gilan, D., Petrowski, K., Daiber, A., & Münzel, T. (2024). Noise and mental health: Evidence, mechanisms, and consequences. *Journal of Exposure Science & Environmental Epidemiology*. <https://doi.org/10.1038/s41370-024-00642-5>
- Hailman, J. P. (1984). Bimodal Nocturnal Activity of the Western Toad (*Bufo boreas*) in Relation to Ambient Illumination. *Copeia*, 1984(2), 283. <https://doi.org/10.2307/1445183>
- Hale, J. D., Fairbrass, A. J., Matthews, T. J., Davies, G., & Sadler, J. P. (2015). The ecological impact of city lighting scenarios: Exploring gap crossing thresholds for urban bats. *Global Change Biology*, 21(7), 2467–2478. <https://doi.org/10.1111/gcb.12884>
- Halim, H., Abdullah, R., Ali, A. A. A., & Nor, Mohd. J. Mohd. (2015). Effectiveness of Existing Noise Barriers: Comparison between Vegetation, Concrete Hollow Block, and Panel Concrete. *Procedia Environmental Sciences*, 30, 217–221. <https://doi.org/10.1016/j.proenv.2015.10.039>
- Hamid, A. R., & Tan, P. Y. (2017). Urban Ecological Networks for Biodiversity Conservation in Cities. In P. Y. Tan & C. Y. Jim (Eds.), *Greening Cities: Forms and Functions* (pp. 251–277). Springer. https://doi.org/10.1007/978-981-10-4113-6_12
- Hansen, S. C., Stolter, C., Imholt, C., & Jacob, J. (2017). Like or dislike: Response of rodents to the odor of plant secondary metabolites. *Integrative Zoology*, 12(5), 428–436. <https://doi.org/10.1111/1749-4877.12245>
- Hassan, W., Li, Y., Saba, T., Jabbi, F., Wang, B., Cai, A., & Wu, J. (2022). Improved and sustainable agroecosystem, food security and environmental resilience through zero tillage with emphasis on soils of temperate and subtropical climate regions: A review. *International Soil and Water Conservation Research*, 10(3), 530–545. <https://doi.org/10.1016/j.iswcr.2022.01.005>
- Hernandez, G., Trabue, S., Sauer, T., Pfeiffer, R., & Tyndall, J. (2012). Odor mitigation with tree buffers: Swine production case study. *Agriculture, Ecosystems & Environment*, 149, 154–163. <https://doi.org/10.1016/j.agee.2011.12.002>
- Hilty, J. A., Keeley, A. T. H., Lidicker, W. Z., Merenlender, A. M., & Possingham, H. (2019). *Corridor ecology: Linking landscapes for biodiversity conservation and climate adaptation* (Second edition). Island Press.
- Hilty, J., Worboys, G. L., Keeley, A., Woodley, S., Lausche, B. J., Locke, H., Carr, M., Pulsford, I., Pittock, J., White, J. W., Theobald, D. M., Levine, J., Reuling, M., Watson, J. E. M., Ament, R., & Tabor, G. M. (2020). *Guidelines for conserving connectivity through ecological networks and corridors* (C. Groves, Ed.). IUCN, International Union for Conservation of Nature. <https://doi.org/10.2305/IUCN.CH.2020.PAG.30.en>
- Holyoak, M., & Heath, S. K. (2016). The integration of climate change, spatial dynamics, and habitat fragmentation: A conceptual overview. *Integrative Zoology*, 11(1), 40–59. <https://doi.org/10.1111/1749-4877.12167>
- Homan, R. N., Windmiller, B. S., & Reed, J. M. (2004). CRITICAL THRESHOLDS ASSOCIATED WITH HABITAT LOSS FOR TWO VERNAL POOL-BREEDING AMPHIBIANS. *Ecological Applications*, 14(5), 1547–1553. <https://doi.org/10.1890/03-5125>
- Hyseni, C., Heino, J., Bini, L. M., Bjelke, U., & Johansson, F. (2021). The importance of blue and green landscape connectivity for biodiversity in urban ponds. *Basic and Applied Ecology*, 57, 129–145. <https://doi.org/10.1016/j.baae.2021.10.004>

- Ichikawa, I., & Kuriwada, T. (2023). The combined effects of artificial light at night and anthropogenic noise on life history traits in ground crickets. *Ecological Research*, 38(3), 446–454. <https://doi.org/10.1111/1440-1703.12380>
- Injaian, A. S., Lane, E. D., & Klinck, H. (2021). Aircraft events correspond with vocal behavior in a passerine. *Scientific Reports*, 11(1), 1197. <https://doi.org/10.1038/s41598-020-80380-4>
- Ivashchenko, K., Lepore, E., Vasenev, V., Ananyeva, N., Demina, S., Khabibullina, F., Vaseneva, I., Selezneva, A., Dolgikh, A., Sushko, S., Marinari, S., & Dovletyarova, E. (2021). Assessing Soil-like Materials for Ecosystem Services Provided by Constructed Technosols. *Land*, 10(11), 1185. <https://doi.org/10.3390/land10111185>
- Jägerbrand, A. K., & Bouroussis, C. A. (2021). Ecological Impact of Artificial Light at Night: Effective Strategies and Measures to Deal with Protected Species and Habitats. *Sustainability*, 13(11), 5991. <https://doi.org/10.3390/su13115991>
- Jiang, F., Fang, G., Xue, F., Cui, J., Brauth, S. E., & Tang, Y. (2015). Male music frogs compete vocally on the basis of temporal sequence rather than spatial cues of rival calls. *Asian Herpetological Research*, 6(4), 305–316. <https://doi.org/10.16373/j.cnki.ahr.150026>
- Jiang, N.-J., Chang, H., Weißflog, J., Eberl, F., Veit, D., Weniger, K., Hansson, B. S., & Knaden, M. (2023). Ozone exposure disrupts insect sexual communication. *Nature Communications*, 14(1), 1186. <https://doi.org/10.1038/s41467-023-36534-9>
- Jones, S., & Somper, C. (2014). The role of green infrastructure in climate change adaptation in London. *The Geographical Journal*, 180(2), 191–196. <https://doi.org/10.1111/geoj.12059>
- Jongman, R. H. G. (1995). Nature conservation planning in Europe: Developing ecological networks. *Landscape and Urban Planning*, 32(3), 169–183. <https://doi.org/10/b939fh>
- Jongman, R. H. G., Külvik, M., & Kristiansen, I. (2004). European ecological networks and greenways. *Landscape and Urban Planning*, 68(2–3), 305–319. <https://doi.org/10/cv36sf>
- Joveniaux, A., & Durand, G. (1987). Gestion forestière et écologie des populations de chouette de Tengmalm (*Aegolius funereus*) dans l'est de la France. *Revue d'Écologie. Supplément*, 42(4), 83–96. <https://doi.org/10.3406/revec.1987.6255>
- Jürgens, A., & Bischoff, M. (2017). Changing odour landscapes: The effect of anthropogenic volatile pollutants on plant–pollinator olfactory communication. *Functional Ecology*, 31(1), 56–64. <https://doi.org/10.1111/1365-2435.12774>
- Keehn, J. E., & Feldman, C. R. (2018). Disturbance affects biotic community composition at desert wind farms. *Wildlife Research*, 45(5), 383–396. <https://doi.org/10.1071/WR17059>
- Keeley, A. T. H., Beier, P., Creech, T., Jones, K., Jongman, R. H., Stonecipher, G., & Tabor, G. M. (2019). Thirty years of connectivity conservation planning: An assessment of factors influencing plan implementation. *Environmental Research Letters*, 14(10), 103001. <https://doi.org/10.1088/1748-9326/ab3234>
- Keyghobadi, N., Roland, J., & Strobeck, C. (2005). Genetic differentiation and gene flow among populations of the alpine butterfly, *Parnassius smintheus*, vary with landscape connectivity: LANDSCAPE CONNECTIVITY and GENE FLOW. *Molecular Ecology*, 14(7), 1897–1909. <https://doi.org/10.1111/j.1365-294X.2005.02563.x>
- Klein, T., Siegwolf, R. T. W., & Körner, C. (2016). Belowground carbon trade among tall trees in a temperate forest. *Science*, 352(6283), 342–344. <https://doi.org/10.1126/science.aad6188>
- Kleinschroth, F., Laporte, N., Laurance, W. F., Goetz, S. J., & Ghazoul, J. (2019). Road expansion and persistence in forests of the Congo Basin. *Nature Sustainability*, 2(7), 628–634. <https://doi.org/10.1038/s41893-019-0310-6>
- Klett-Mingo, J. I., Pavón, I., & Gil, D. (2016). Great tits, *Parus major*, increase vigilance time and reduce feeding effort during peaks of aircraft noise. *Animal Behaviour*, 115, 29–34. <https://doi.org/10.1016/j.anbehav.2016.02.021>
- Korpach, A. M., Garroway, C. J., Mills, A. M., von Zuben, V., Davy, C. M., & Fraser, K. C. (2022). Urbanization and artificial light at night reduce the functional connectivity of migratory aerial habitat. *Ecography*, 2022(8). <https://doi.org/10.1111/ecog.05581>
- Kuipers, K. J. J., Hilbers, J. P., Garcia-Ulloa, J., Graae, B. J., May, R., Verones, F., Huijbregts, M. A. J., & Schipper, A. M. (2021). Habitat fragmentation amplifies threats from habitat loss to mammal diversity across the world's terrestrial ecoregions. *One Earth*, 4(10), 1505–1513. <https://doi.org/10.1016/j.oneear.2021.09.005>
- Kunc, H. P., & Schmidt, R. (2019). The effects of anthropogenic noise on animals: A meta-analysis. *Biology Letters*, 15(11), 20190649. <https://doi.org/10.1098/rsbl.2019.0649>
- Kyba, C. C. M., Kuester, T., Sánchez de Miguel, A., Baugh, K., Jechow, A., Hölker, F., Bennie, J., Elvidge, C. D., Gaston, K. J., & Guanter, L. (2017). Artificially lit surface of Earth at night increasing in radiance and extent. *Science Advances*, 3(11), e1701528. <https://doi.org/10/gcmzgx>

- La Sorte, F. A., Johnston, A., Rodewald, A. D., Fink, D., Farnsworth, A., Van Doren, B. M., Auer, T., & Strimas-Mackey, M. (2022). The role of artificial light at night and road density in predicting the seasonal occurrence of nocturnally migrating birds. *Diversity and Distributions*, *28*(5), 992–1009. <https://doi.org/10.1111/ddi.13499>
- Lafitte, A., Sordello, R., Legrand, M., Nicolas, V., Obein, G., & Reyjol, Y. (2022). A flashing light may not be that flashy: A systematic review on critical fusion frequencies. *PLOS ONE*, *17*(12), e0279718. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0279718>
- Le Bougnec, A. (2018). *La Trame sonore—Elaboration d'une méthode d'identification sur le territoire du Parc Naturel Régional du Golfe du Morbihan*. (p. 79). Université Bordeaux Montaigne.
- Little, C. J., Rizzuto, M., Luhring, T. M., Monk, J. D., Nowicki, R. J., Paseka, R. E., Stegen, J. C., Symons, C. C., Taub, F. B., & Yen, J. D. L. (2022). Movement with meaning: Integrating information into meta-ecology. *Oikos*, *2022*(8), e08892. <https://doi.org/10.1111/oik.08892>
- Longcore, T., Rich, C., Mineau, P., MacDonald, B., Bert, D. G., Sullivan, L. M., Mutrie, E., Gauthreaux, S. A., Avery, M. L., Crawford, R. L., Manville, A. M., Travis, E. R., & Drake, D. (2013). Avian mortality at communication towers in the United States and Canada: Which species, how many, and where? *Biological Conservation*, *158*, 410–419. <https://doi.org/10/f4w fq4>
- Longcore, T., Rodríguez, A., Witherington, B., Penniman, J. F., Herf, L., & Herf, M. (2018). Rapid assessment of lamp spectrum to quantify ecological effects of light at night. *Journal of Experimental Zoology Part A: Ecological and Integrative Physiology*, *329*(8–9), 511–521. <https://doi.org/10.1002/jez.2184>
- Loss, S. R., Will, T., Loss, S. S., & Marra, P. P. (2014). Bird–building collisions in the United States: Estimates of annual mortality and species vulnerability. *The Condor*, *116*(1), 8–23. <https://doi.org/10/gfw98f>
- Loss, S. R., Will, T., & Marra, P. P. (2015). Direct Mortality of Birds from Anthropogenic Causes. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics*, *46*(1), 99–120. <https://doi.org/10/gfw98g>
- Luo, Q., Song, Y., Hu, X., Zhu, S., Wang, H., & Ji, H. (2018). Effects of tourism disturbance on habitat quality and population size of the Chinese giant salamander (*Andrias davidianus*). *Wildlife Research*, *45*(5), 411–420. <https://doi.org/10.1071/WR17092>
- Lurling, M., & Scheffer, M. (2007). Info-disruption: Pollution and the transfer of chemical information between organisms. *Trends in Ecology & Evolution*, *22*(7), 374–379. <https://doi.org/10.1016/j.tree.2007.04.002>
- Luscier, J. D., Christopher, A., Synan, H., & Wilson, K. B. (2023). Effects of light and noise pollution on occupancy of gray treefrogs (*Hyla versicolor*) and green frogs (*Lithobates clamitans*) in Syracuse, NY. *Urban Ecosystems*, *26*(4), 941–953. <https://doi.org/10.1007/s11252-023-01329-9>
- Madliger, C. L. (2012). Toward improved conservation management: A consideration of sensory ecology. *Biodiversity and Conservation*, *21*(13), 3277–3286. <https://doi.org/10.1007/s10531-012-0363-6>
- Madliger, C. L., Cooke, S. J., Crespi, E. J., Funk, J. L., Hultine, K. R., Hunt, K. E., Rohr, J. R., Sinclair, B. J., Suski, C. D., Willis, C. K. R., & Love, O. P. (2016). Success stories and emerging themes in conservation physiology. *Conservation Physiology*, *4*(1), cov057. <https://doi.org/10.1093/conphys/cov057>
- Maher, G. M., Johnson, G. A., & Burdine, J. D. (2022). Impervious surface and local abiotic conditions influence arthropod communities within urban greenspaces. *PeerJ*, *10*, e12818. <https://doi.org/10.7717/peerj.12818>
- Maillard, D. (2009). *Localisation des câbles dangereux pour les oiseaux sur les domaines skiables* (p. 1). ONCFS.
- Mancera, K. F., Murray, P. J., Lisle, A., Dupont, C., Faucheux, F., & Phillips, C. J. C. (2017). The effects of acute exposure to mining machinery noise on the behaviour of eastern blue-tongued lizards (*Tiliqua scincoides*). *Animal Welfare*, *26*(1), 11–24. <https://doi.org/10.7120/09627286.26.1.011>
- Mason, J. T., McClure, C. J. W., & Barber, J. R. (2016). Anthropogenic noise impairs owl hunting behavior. *Biological Conservation*, *199*, 29–32. <https://doi.org/10.1016/j.biocon.2016.04.009>
- McClure, C. J. W., Ware, H. E., Carlisle, J. D., & Barber, J. R. (2017). Noise from a phantom road experiment alters the age structure of a community of migrating birds. *Animal Conservation*, *20*(2), 164–172. <https://doi.org/10.1111/acv.12302>
- McInturff, A., Xu, W., Wilkinson, C. E., Dejid, N., & Brashares, J. S. (2020). Fence Ecology: Frameworks for understanding the ecological effects of fences. *BioScience*, *biaa103*. <https://doi.org/10.1093/biosci/biaa103>
- Medrano-Vizcaíno, P., Grilo, C., Silva Pinto, F. A., Carvalho, W. D., Melinski, R. D., Schultz, E. D., & González-Suárez, M. (2022). Roadkill patterns in Latin American birds and mammals. *Global Ecology and Biogeography*, *31*(9), 1756–1783. <https://doi.org/10.1111/geb.13557>
- Meerow, S. (2020). The politics of multifunctional green infrastructure planning in New York City. *Cities*, *100*, 102621. <https://doi.org/10.1016/j.cities.2020.102621>

- Menta, C., Conti, F. D., Pinto, S., Leoni, A., & Lozano-Fondón, C. (2014). Monitoring soil restoration in an open-pit mine in northern Italy. *Applied Soil Ecology*, *83*, 22–29. <https://doi.org/10.1016/j.apsoil.2013.07.013>
- Merckx, T., Nielsen, M. E., Kankaanpää, T., Kadlec, T., Yazdani, M., & Kivelä, S. M. (2023). Dim light pollution prevents diapause induction in urban and rural moths. *Journal of Applied Ecology*, *60*(6), 1022–1031. <https://doi.org/10.1111/1365-2664.14373>
- Minixhofer, P., Scharf, B., Hafner, S., Weiss, O., Henöckl, C., Greiner, M., Room, T., & Stangl, R. (2022). Towards the Circular Soil Concept: Optimization of Engineered Soils for Green Infrastructure Application. *Sustainability*, *14*(2), 905. <https://doi.org/10.3390/su14020905>
- Mony, C., Uroy, L., Khalfallah, F., Haddad, N., & Vandenkoornhuys, P. (2022). Landscape connectivity for the invisibles. *Ecography*, *2022*(8). <https://doi.org/10.1111/ecog.06041>
- Moreno-Opo, R. (2020). Individual and demographic responses of a marsh bird assemblage to habitat loss and subsequent restoration. *Avian Research*, *11*(1), 4. <https://doi.org/10.1186/s40657-020-00190-0>
- Moulatlet, G. M., Ambriz, E., Guevara, J., López, K. G., Rodes-Blanco, M., Guerra-Arévalo, N., Ortega-Andrade, H. M., & Meneses, P. (2021). Multi-taxa ecological responses to habitat loss and fragmentation in western Amazonia as revealed by RAPELD biodiversity surveys. *Acta Amazonica*, *51*(3), 234–243. <https://doi.org/10.1590/1809-4392202004532>
- Moulherat, S., Plotard, C., De Roince, C., & Cornuau, J. (2023). Prendre en compte la pollution sonore dans une modélisation de dynamiques de populations d'espèces. *Sciences Eaux & Territoires*, *43*, 43–47. <https://doi.org/10.20870/Revue-SET.2023.43.7512>
- Musters, C. J. M., Snelder, D. J., & Vos, P. (2009). *The effects of coloured light on nature*. 43.
- Naumann, S., Davis, M., Kaphengst, T., Pieterse, M., & Rayment, M. (2011). *Design, Implementation and Cost Elements of Green Infrastructure Projects* [Report]. <https://www.ecologic.eu/11382>
- Opdam, P., & Wascher, D. (2004). Climate change meets habitat fragmentation: Linking landscape and biogeographical scale levels in research and conservation. *Biological Conservation*, *117*(3), 285–297. <https://doi.org/10.1016/j.biocon.2003.12.008>
- Ouédraogo, D.-Y., Villemey, A., Vanpeene, S., Coulon, A., Azambourg, V., Hulard, M., Guinard, E., Bertheau, Y., Flamerie De Lachapelle, F., Ruel, V., Le Mitouard, E., Jeusset, A., Vargac, M., Witté, I., Jactel, H., Tourout, J., Reyjol, Y., & Sordello, R. (2020). Can linear transportation infrastructure verges constitute a habitat and/or a corridor for vertebrates in temperate ecosystems? A systematic review. *Environmental Evidence*, *9*(1), 13. <https://doi.org/10.1186/s13750-020-00196-7>
- Pauwels, J., Le Viol, I., Azam, C., Valet, N., Julien, J.-F., Bas, Y., Lemarchand, C., Sanchez de Miguel, A., & Kerbiriou, C. (2019). Accounting for artificial light impact on bat activity for a biodiversity-friendly urban planning. *Landscape and Urban Planning*, *183*, 12–25. <https://doi.org/10/ggknm2>
- Payne, C. J., Jessop, T. S., Guay, P.-J., Johnstone, M., Feore, M., & Mulder, R. A. (2012). Population, Behavioural and Physiological Responses of an Urban Population of Black Swans to an Intense Annual Noise Event. *PLoS ONE*, *7*(9), e45014. <https://doi.org/10/ggndct>
- Péron, G., Fleming, C. H., Duriez, O., Fluhr, J., Itty, C., Lambertucci, S., Safi, K., Shepard, E. L. C., & Calabrese, J. M. (2017). The energy landscape predicts flight height and wind turbine collision hazard in three species of large soaring raptor. *Journal of Applied Ecology*, *54*(6), 1895–1906. <https://doi.org/10.1111/1365-2664.12909>
- Picchi, M. S., Avolio, L., Azzani, L., Brombin, O., & Camerini, G. (2013). Fireflies and land use in an urban landscape: The case of *Luciola italica* L. (Coleoptera: Lampyridae) in the city of Turin. *Journal of Insect Conservation*, *17*(4), 797–805. <https://doi.org/10/f4529x>
- Ranzoni, J., Giuliani, G., Huber, L., & Ray, N. (2019). Modelling the nocturnal ecological continuum of the State of Geneva, Switzerland, based on high-resolution nighttime imagery. *Remote Sensing Applications: Society and Environment*, *16*, 100268. <https://doi.org/10/ggkndd>
- Reddy, G., Murthy, V. N., & Vergassola, M. (2022). Olfactory sensing and navigation in turbulent environments. *Annual Review of Condensed Matter Physics*, *13*(1), 191–213. <https://doi.org/10.1146/annurev-conmatphys-031720-032754>
- Renou, M., Sordello, R., & Reyjol, Y. (2021). La biologie de la conservation doit-elle prendre en compte les paysages odorants ? *Sciences, Eaux et Territoires*. <https://doi.org/10.14758/SET-REVUE.2021.HS.03>
- Robinson Willmott, J., Forcey, G. M., & Hooton, L. A. (2015). Developing an automated risk management tool to minimize bird and bat mortality at wind facilities. *Ambio*, *44*(S4), 557–571. <https://doi.org/10/f7xj9v>
- Roca, I. T., Desrochers, L., Giacomazzo, M., Bertolo, A., Bolduc, P., Deschesnes, R., Martin, C. A., Rainville, V., Rheault, G., & Proulx, R. (2016). Shifting song frequencies in response to anthropogenic noise: A meta-analysis on birds and anurans. *Behavioral Ecology*, *27*(5), 1269–1274. <https://doi.org/10.1093/beheco/arw060>
- Rössler, M., Nemeth, E., & Bruckner, A. (2015). Glass pane markings to prevent bird-window collisions: Less can be more. *Biologia*, *70*(4). <https://doi.org/10/f69xqk>

- Rüter, S., Vos, C. C., van Eupen, M., & Rühmkorf, H. (2014). Transboundary ecological networks as an adaptation strategy to climate change: The example of the Dutch – German border. *Basic and Applied Ecology*, 15(8), 639–650. <https://doi.org/10.1016/j.baae.2014.09.007>
- Rydell, J., Bach, L., Dubourg-Savage, M.-J., Green, M., Rodrigues, L., & Hedenström, A. (2010). Mortality of bats at wind turbines links to nocturnal insect migration? *European Journal of Wildlife Research*, 56(6), 823–827. <https://doi.org/10.1007/s10344-010-0444-3>
- Samways, M. J., & Pryke, J. S. (2016). Large-scale ecological networks do work in an ecologically complex biodiversity hotspot. *Ambio*, 45(2), 161–172. <https://doi.org/10.1007/s13280-015-0697-x>
- Sanders, D., Frago, E., Kehoe, R., Patterson, C., & Gaston, K. J. (2021). A meta-analysis of biological impacts of artificial light at night. *Nature Ecology & Evolution*, 5, 74–81. <https://doi.org/10.1038/s41559-020-01322-x>
- Sangermano, F. (2022). Acoustic diversity of forested landscapes: Relationships to habitat structure and anthropogenic pressure. *Landscape and Urban Planning*, 226, 104508. <https://doi.org/10.1016/j.landurbplan.2022.104508>
- Saunders, D. A., Hobbs, R. J., & Margules, C. R. (1991). Biological Consequences of Ecosystem Fragmentation: A Review. *Conservation Biology*, 5(1), 18–32. <https://doi.org/10.1111/j.1523-1739.1991.tb00384.x>
- Schmidt, J., & Hauck, J. (2018). Implementing green infrastructure policy in agricultural landscapes—Scenarios for Saxony-Anhalt, Germany. *Regional Environmental Change*, 18(3), 899–911. <https://doi.org/10.1007/s10113-017-1241-2>
- Schroer, S., Huggins, B. J., Azam, C., & Hölker, F. (2020). Working with Inadequate Tools: Legislative Shortcomings in Protection against Ecological Effects of Artificial Light at Night. *Sustainability*, 12(6), Article 6. <https://doi.org/10.3390/su12062551>
- Science for Environment Policy. (2012). *The multifunctionality of Green Infrastructure* (p. 40). European Commission’s Directorate-General Environment. https://ec.europa.eu/environment/nature/ecosystems/docs/Green_Infrastructure.pdf
- Senzaki, M., Yamaura, Y., Francis, C. D., & Nakamura, F. (2016). Traffic noise reduces foraging efficiency in wild owls. *SCIENTIFIC REPORTS*, 6. <https://doi.org/10.1038/srep30602>
- Sergio, F., Marchesi, L., Pedrini, P., Ferrer, M., & Penteriani, V. (2004). Electrocutation alters the distribution and density of a top predator, the eagle owl *Bubo bubo*. *Journal of Applied Ecology*, 41(5), Article 5. <https://doi.org/10.1111/j.0021-8901.2004.00946.x>
- Siffczyk, C., Brotons, L., Kangas, K., & Orell, M. (2003). Home range size of willow tits: A response to winter habitat loss. *Oecologia*, 136(4), 635–642. <https://doi.org/10.1007/s00442-003-1256-x>
- Simkin, R. D., Seto, K. C., McDonald, R. I., & Jetz, W. (2022). Biodiversity impacts and conservation implications of urban land expansion projected to 2050. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 119(12), e2117297119. <https://doi.org/10.1073/pnas.2117297119>
- Smallwood, K. S., & Bell, D. A. (2020). Effects of Wind Turbine Curtailment on Bird and Bat Fatalities. *The Journal of Wildlife Management*. <https://doi.org/10/ggnbxf>
- Sołowczuk, A. (2019). Determinants of the Performance of Bat Gantries Installed to Carry Bat Commuting Routes over the S3 Expressway in Poland. *Symmetry*, 11(8), 1022. <https://doi.org/10.3390/sym11081022>
- Sordello, R. (2015). *Première capitalisation méthodologique sur les Schémas régionaux de cohérence écologique adoptés ou en projet—Pollution lumineuse* (p. 15). MNHN-SPN - CDR TVB. <https://bit.ly/3jBqRjv>
- Sordello, R. (2017a). *Des continuités écologiques d’importance nationale aux trames vertes et bleues régionales: Quelles méthodes de prise en compte ?* 10. <https://doi.org/10.14758/SET-REVUE.2017.HS.02>
- Sordello, R. (2017b). Pistes méthodologiques pour prendre en compte la pollution lumineuse dans les réseaux écologiques. *Vertigo - la revue électronique en sciences de l’environnement*, Volume 17 numéro 3, Article Volume 17 numéro 3. <https://doi.org/10.4000/vertigo.18730>
- Sordello, R. (2018). Comment gérer la lumière artificielle dans les continuités écologiques ? *Sciences Eaux & Territoires*, 25(1), 86. <https://doi.org/10.3917/set.025.0086>
- Sordello, R., Billon, L., Amsallem, J., & Vanpeene, S. (2017). Bilan technique et scientifique sur l’élaboration des Schémas régionaux de cohérence écologique. Méthodes d’identification des composantes de la TVB. *Centre de ressources TVB*, 1, 104.
- Sordello, R., Busson, S., Cornuau, J. H., Deverchère, P., Faure, B., Guetté, A., Hölker, F., Kerbiriou, C., Lengagne, T., Le Viol, I., Longcore, T., Moeschler, P., Ranzoni, J., Ray, N., Reyjol, Y., Roulet, Y., Schroer, S., Secondi, J., Valet, N., ... Vauclair, S. (2022). A plea for a worldwide development of dark infrastructure for biodiversity – Practical examples and ways to go forward. *Landscape and Urban Planning*, 219, 104332. <https://doi.org/10.1016/j.landurbplan.2021.104332>

- Sordello, R., Jupille, O., Deutsch, É., Vauclair, S., Salmon-Legagneur, L., & Faure, J.-B. (2018). Trame noire: Un sujet qui « monte » dans les territoires. *Sciences Eaux & Territoires*, 25(1), 78. <https://doi.org/10/ggknmw>
- Sordello, R., Paquier, F., & Daloz, A. (2021). Trame noire: Méthodes d'élaboration et outils pour sa mise en œuvre. *Office français de la biodiversité*, 116.
- Sordello, R., Ratel, O., Flamerie De Lachapelle, F., Leger, C., Dambry, A., & Vanpeene, S. (2020). Evidence of the impact of noise pollution on biodiversity: A systematic map. *Environmental Evidence*, 9(1), 20. <https://doi.org/10.1186/s13750-020-00202-y>
- Sordello, R., Reyjol, Y., Amsallem, J., Bas, Y., Billon, L., Borner, L., Comolet-Tirman, J., Daloz, A., Dugué, A.-L., Guinard, É., Julien, J.-F., Lacoëuilhe, A., Lombard, A., Marmet, J., Mars, B., Marx, G., Ménard, C., Paquier, F., Schweigert, N., ... Siblet, J.-P. (2022). Les déplacements des espèces volantes: Vers la mise en œuvre d'une « Trame aérienne » dans le cadre de la politique Trame verte et bleue ? *Naturae*, 9. <https://doi.org/10.5852/naturae2022a9>
- Spiesman, B. J., & Inouye, B. D. (2013). Habitat loss alters the architecture of plant—Pollinator interaction networks. *Ecology*, 94(12), 2688–2696. <https://doi.org/10.1890/13-0977.1>
- Strohbach, M. W., Döring, A. O., Möck, M., Sedrez, M., Mumm, O., Schneider, A.-K., Weber, S., & Schröder, B. (2019). The “Hidden Urbanization”: Trends of Impervious Surface in Low-Density Housing Developments and Resulting Impacts on the Water Balance. *Frontiers in Environmental Science*, 7. <https://doi.org/10.3389/fenvs.2019.00029>
- Su, J., Yin, H., & Kong, F. (2021). Ecological networks in response to climate change and the human footprint in the Yangtze River Delta urban agglomeration, China. *Landscape Ecology*, 36(7), 2095–2112. <https://doi.org/10.1007/s10980-020-01129-y>
- Timmers, R., Van Kuijk, M., Verweij, P. A., Ghazoul, J., Hautier, Y., Laurance, W. F., Arriaga-Weiss, S. L., Askins, R. A., Battisti, C., Berg, Å., Daily, G. C., Estades, C. F., Frank, B., Kurosawa, R., Pojar, R. A., Woinarski, J. C., & Soons, M. B. (2022). Conservation of birds in fragmented landscapes requires protected areas. *Frontiers in Ecology and the Environment*, 20(6), 361–369. <https://doi.org/10.1002/fee.2485>
- Torres, S., Valenzuela, L., Patarroyo, C., Montes-Rojas, A., & Link, A. (2022). Corridors in heavily fragmented landscapes: Reconnecting populations of critically endangered brown spider monkeys (*ATELES HYBRIDUS*) and sympatric terrestrial vertebrates in the lowland rainforests of Central Colombia. *Restoration Ecology*, 30(4), e13556. <https://doi.org/10.1111/rec.13556>
- Tyndall, J., & Colletti, J. (2007). Mitigating swine odor with strategically designed shelterbelt systems: A review. *Agroforestry Systems*, 69(1), 45–65. <https://doi.org/10.1007/s10457-006-9017-6>
- Uroy, L., Alignier, A., Mony, C., Foltête, J.-C., & Ernoult, A. (2021). How to assess the temporal dynamics of landscape connectivity in ever-changing landscapes: A literature review. *Landscape Ecology*, 36(9), 2487–2504. <https://doi.org/10.1007/s10980-021-01277-9>
- Van Apeldoorn, R. C., Oostenbrink, W. T., Van Winden, A., & Van Der Zee, F. F. (1992). Effects of Habitat Fragmentation on the Bank Vole, *Clethrionomys glareolus*, in an Agricultural Landscape. *Oikos*, 65(2), 265. <https://doi.org/10.2307/3545018>
- Van Grunsven, R. H. A., Creemers, R., Joosten, K., Donners, M., & Veenendaal, E. M. (2017). Behaviour of migrating toads under artificial lights differs from other phases of their life cycle. *Amphibia-Reptilia*, 38(1), 49–55. <https://doi.org/10/f9tz6n>
- Velázquez Melero, J. C., & Rodríguez-Espinosa, V. M. (2023). Identification and assessment of green infrastructure in the Community of Madrid. *Landscape Research*, 48(3), 297–312. <https://doi.org/10.1080/01426397.2023.2165640>
- Vellend, M. (2003). Habitat Loss Inhibits Recovery of Plant Diversity as Forests Regrow. *Ecology*, 84(5), 1158–1164. [https://doi.org/10.1890/0012-9658\(2003\)084\[1158:HLIROP\]2.0.CO;2](https://doi.org/10.1890/0012-9658(2003)084[1158:HLIROP]2.0.CO;2)
- Villers, A. (2019). Intérêt du suivi individuel pour la gestion du risque animalier: Le cas de l'outarde canepetière sur la plateforme aéroportuaire de Marseille-Provence. *Faune sauvage*, 323(2ème trimestre 2019), 10–16.
- Vincent, Q., Mangin, N., Rigolot, R., & Blanchart, A. (2022). Étude de la biodiversité des sols (macrofaune épigée) urbains et péri-urbains dans le cadre de la création d'une trame brune. *Etude et Gestion des Sols*, 29, 275–294.
- Voghera, A., & La Riccia, L. (2019). Ecological Networks in Urban Planning: Between Theoretical Approaches and Operational Measures. In F. Calabrò, L. Della Spina, & C. Bevilacqua (Eds.), *New Metropolitan Perspectives* (Vol. 101, pp. 672–680). Springer International Publishing. https://doi.org/10.1007/978-3-319-92102-0_73
- Voigt, C. C., Currie, S. E., Fritze, M., Roeleke, M., & Lindecke, O. (2018). Conservation Strategies for Bats Flying at High Altitudes. *BioScience*, 68(6), 427–435. <https://doi.org/10/gdpqt3>

- Votsi, N.-E. P., Kallimanis, A. S., Mazaris, A. D., & Pantis, J. D. (2014). Integrating environmental policies towards a network of protected and quiet areas. *Environmental Conservation*, 41(4), 321–329. <https://doi.org/10.1017/S0376892913000362>
- Vowles, A. S., & Kemp, P. S. (2021). Artificial light at night (ALAN) affects the downstream movement behaviour of the critically endangered European eel, *Anguilla anguilla*. *Environmental Pollution*, 274, 116585. <https://doi.org/10.1016/j.envpol.2021.116585>
- Ware, H. E., McClure, C. J. W., Carlisle, J. D., & Barber, J. R. (2015). A phantom road experiment reveals traffic noise is an invisible source of habitat degradation. *PROCEEDINGS OF THE NATIONAL ACADEMY OF SCIENCES OF THE UNITED STATES OF AMERICA*, 112(39), 12105–12109. <https://doi.org/10.1073/pnas.1504710112>
- Wiącek, J. (2023). How farmland birds react to traffic noise? *Belgian Journal of Zoology*, 153. <https://doi.org/10.26496/bjz.2023.108>
- Willems, J. S., Phillips, J. N., & Francis, C. D. (2022). Artificial light at night and anthropogenic noise alter the foraging activity and structure of vertebrate communities. *Science of The Total Environment*, 805, 150223. <https://doi.org/10.1016/j.scitotenv.2021.150223>
- Wolters, V. (2001). Biodiversity of soil animals and its function. *European Journal of Soil Biology*, 37(4), 221–227. [https://doi.org/10.1016/S1164-5563\(01\)01088-3](https://doi.org/10.1016/S1164-5563(01)01088-3)
- Yan, Y., Zhang, W., Hu, Y., Liu, H., Zhang, X., & Zhang, Y. (2023). Spatially explicit subpixel-based study on the expansion of impervious surfaces and its impacts on soil organic carbon. *Urban Ecosystems*, 26(3), 793–806. <https://doi.org/10.1007/s11252-022-01322-8>
- Zeale, M. R. K., Stone, E. L., Zeale, E., Browne, W. J., Harris, S., & Jones, G. (2018). Experimentally manipulating light spectra reveals the importance of dark corridors for commuting bats. *Global Change Biology*, 24(12), 5909–5918. <https://doi.org/10/gfkn4g>
- Zhang, L., Ameca Y Juárez, E. I., & Jiang, Z. (2018). Viability analysis of the wild sika deer (*Cervus nippon*) population in China: Threats of habitat loss and effectiveness of management interventions. *Journal for Nature Conservation*, 43, 117–125. <https://doi.org/10.1016/j.jnc.2018.02.014>

III. Mettre en œuvre les trames sensorielles par la gestion des pressions : exemple de la lumière clignotante de la recherche à l'action

A. Rappel du contexte et objectifs

Nous avons acté jusqu'ici que les trames écologiques peuvent être les politiques publiques réceptacles pour prendre en compte ces problématiques sensorielles émergentes. L'identification des trames est un préalable indispensable afin d'identifier les réseaux écologiques encore fonctionnels aujourd'hui. Elle permet ainsi de prioriser ensuite l'action entre des mesures de préservation (continuités écologiques fonctionnelles) et des mesures de restauration (continuités écologiques dégradées voire détruites).

La restauration passe inévitablement par des mesures de gestion visant à diminuer les pressions. Nous prendrons ici l'exemple de la lumière artificielle. De nombreux paramètres de la lumière ont déjà été considérés, tels que la dimension temporelle, la composition de la lumière ou encore les flux lumineux. Ces paramètres font l'objet de travaux de recherche pour expliciter les différents impacts de la pollution lumineuse. Ils sont aussi règlementés par le Code de l'environnement et sont donc pris en compte dans la gestion de l'éclairage sur les territoires. Par exemple, pour certaines installations la réglementation française limite la quantité de lumière par unité de surface utile⁵, la température de couleur ou encore les horaires (ex : extinction des bâtiments non résidentiels entre 1 h et 7 h du matin).

En revanche, le fait que la lumière soit clignotante ou continue n'a pas été considéré pour l'instant.

Pourtant, le déploiement mondial des LED (*Light-Emitting Diode*) en éclairage extérieur rend les éclairages nocturnes de plus en plus dynamiques : publicités et enseignes lumineuses, panneaux d'informations, éclairages par détection de présence, signalétiques, décorations, etc. Tous ces éclairages intermittents peuvent conduire à des variations rapides et répétées de lumière dans l'environnement nocturne. Un paysage nocturne se caractérise donc souvent par une multitude de sources lumineuses clignotantes (Figure 4.F3).

En outre, la plupart des sources lumineuses que nous considérons comme continues présentent en réalité une modulation temporelle imperceptible à l'œil humain (scintillement appelé *flicker*). Par exemple, les lampes à vapeur de Sodium Haute Pression (SHP), les tubes fluorescents et les iodures métalliques scintillent à une fréquence de 120 Hz environ (Elvidge et al., 2024). Dans le cas des LED, l'effet *flicker* va généralement de 100 Hz à 400 Hz selon la qualité du driver - le composant électronique qui alimente la diode - et selon la quantité de lumière émise. Si l'œil humain perçoit des scintillements jusqu'à 50 Hz environ il n'en est pas de même pour d'autres taxons (Inger et al., 2014).

⁵ Paramètre appelé la Densité Surfaccique de Flux Lumineux Installé (DSFLI)

Intuitivement, on peut faire l'hypothèse que ces modulations temporelles de l'éclairage ne sont pas anodines pour les animaux, puisque la perception visuelle est censée les avertir d'éventuels dangers. En allant plus loin, des modifications soudaines de l'environnement lumineux pourraient même être potentiellement plus problématiques pour la faune qu'un éclairage artificiel constant, tout autre paramètre égal par ailleurs (durée, composition spectrale, flux). Pourtant, il ne semble pas exister de revues synthétisant les impacts biologiques et écologiques de la modulation temporelle sur la faune.

En prenant l'exemple de ce sujet nous allons donc suivre l'ensemble de la chaîne de projet depuis le travail scientifique vers l'implémentation politique (voir la Figure 4.F4 de synthèse en fin de section).

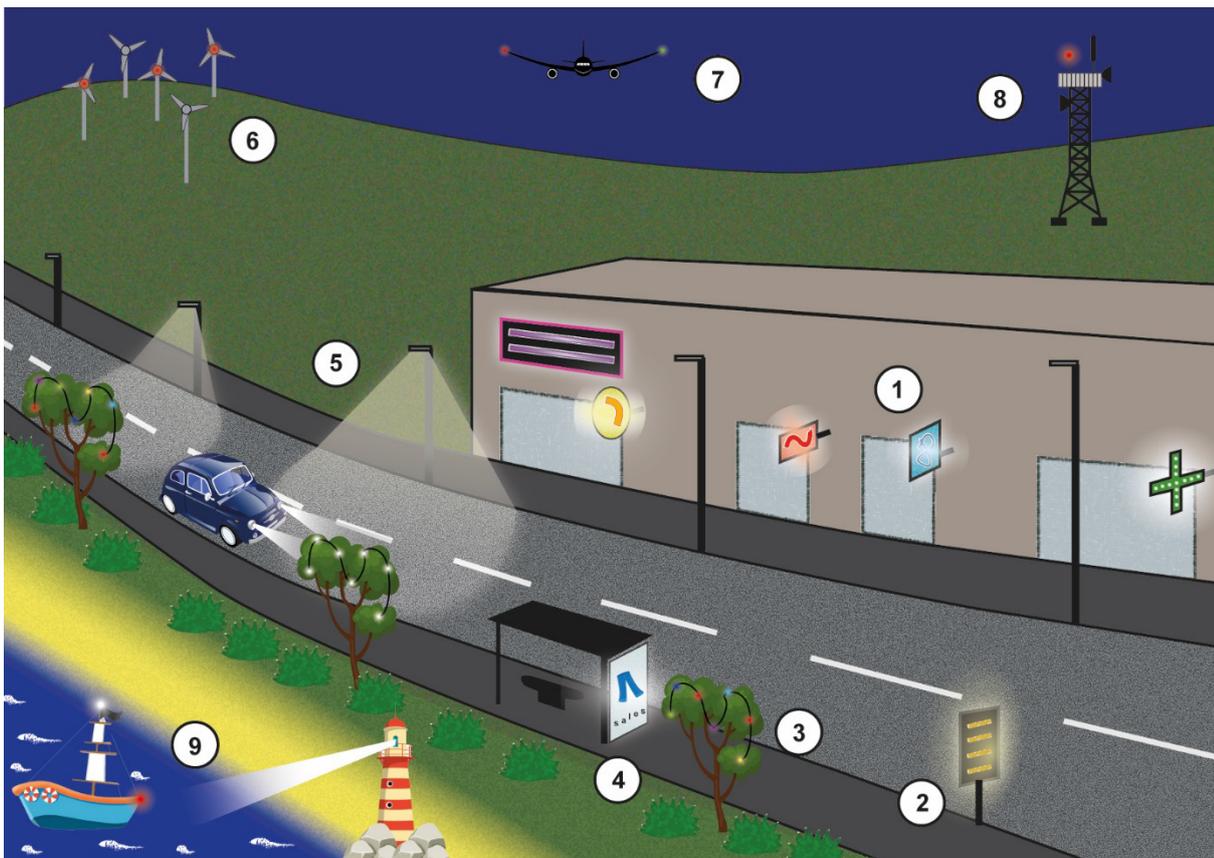


Figure 4.F3 : Différentes sources lumineuses clignotantes dans le paysage nocturne

Crédit : Romain Sordello

1/enseignes lumineuses, 2/panneaux d'information lumineux, 3/décoration/mise en valeur, 4/publicité lumineuse, 5/ éclairage fonctionnel dynamique (activation par détection, activation à la demande, gradation, coupure programmée au milieu de la nuit, etc.), 6-9/ signalétique lumineuse : pour le transport aérien (6-8/ avions, éoliennes, tours de télécommunications) ou pour le transport maritime (9/ bateaux, phares)

B. Méthode et résultats

Pour prendre en charge ce sujet, nous avons tout d'abord souhaité mieux comprendre les impacts qu'une lumière clignotante peut avoir sur la faune.

Pour ce faire PatriNat a conduit deux revues systématiques :

- la première a eu pour objectif de centraliser les fréquences de fusion critique (CFF, pour rappel il s'agit de la fréquence charnière indiquant la sensibilité de chaque espèce à la vision d'une lumière clignotante ou continue) connues dans la littérature taxon par taxon. A ce sujet, il existe quelques revues mais celles-ci méritent d'être actualisées du fait de leur ancienneté ou de la méthode employée (Healy et al., 2013; Inger et al., 2014).

- la deuxième a eu pour but de recenser les travaux de recherche étudiant l'impact d'une modulation temporelle sur la faune en comparaison d'une lumière continue. Nous n'avons pas trouvé de synthèse existante posant clairement cette question.

Ce travail a été mené en collaboration avec l'Association Française de l'Eclairage (AFE) et l'Association des Concepteurs lumière et Éclairagistes (ACE). J'ai assuré le rôle de coordinateur scientifique des deux revues systématiques (notamment pour le respect de la méthode CEE), ce qui a impliqué l'encadrement fonctionnel d'un stagiaire (Marc Legrand) et d'un chargé de mission (Alix Lafitte). J'ai participé aux différentes étapes de ces deux revues (équation de recherche, tri, extraction de données, analyse critique). J'ai ensuite assuré l'implémentation des résultats obtenus (proposition réglementaire auprès du Ministère de l'écologie).

C. Résultats

Le travail scientifique a abouti à deux articles publiés (voir en annexe) dont je suis deuxième auteur dans des revues à comité de relecture (*PLOS One* et *Nature Conservation*).

Lafitte A., Sordello R., Legrand M., Nicolas V., Obein G., Reyjol Y. (2022). A flashing light may not be that flashy: A systematic review on critical fusion frequencies. *PLOS ONE* 17: e0279718. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0279718>

Lafitte A., Sordello R., Legrand M., Nicolas V., Obein G., Reyjol Y. (2023). Does a flashing artificial light have more or conversely less impacts on animals than a continuous one? A systematic review. *Nature Conservation* 54: 149–177. <https://doi.org/10.3897/natureconservation.54.102614>

La première revue systématique (Lafitte et al., 2022) a permis de recenser 200 valeurs de CFF représentant en tout 156 espèces étudiées au sein de 15 groupes taxonomiques. Cela représente peu d'espèces au regard de la vastitude du règne animal. Néanmoins, cette base de données offre un socle inédit de connaissances qui permet de tirer déjà certains enseignements. Notamment, nous pouvons en extraire la CFF maximale mesurée à ce jour dans le vivant.

Dans ce jeu de données, ce sont les insectes et les oiseaux qui possèdent les CFF les plus élevées, ce qui signifie qu'ils perçoivent en moyenne les clignotements les plus rapides. En particulier, la CFF la plus élevée mesurée est celle d'un coléoptère, la punaise de feu (*Melanophila acuminata*), qui possède une CFF comprise entre 300 et 500 Hz. Cela signifie que cet animal perçoit des modulations

temporelles jusqu'à 500 clignotements par seconde, bien au-delà de la modulation temporelle des éclairages installés en extérieur.

La connaissance des CFF est une étape importante qui confirme - par comparaison à la modulation temporelle des éclairages nocturnes - que les animaux peuvent percevoir ces clignotements imperceptibles pour l'œil humain. Néanmoins, cela ne dit pas si cette perception engendre ou non des impacts positifs ou négatifs. Sur ce point, c'est la deuxième revue systématique qui nous renseigne (Lafitte et al., 2023).

Celle-ci a permis d'identifier 32 articles, représentant en tout 54 observations (une observation correspondant à une espèce - une lumière - un impact). Ces études concernent quatre groupes taxonomiques, à savoir les oiseaux, les poissons, les insectes et les mammifères. Elles évaluent essentiellement des effets comportementaux, d'attraction ou de répulsion, vis-à-vis d'une lumière clignotante comparée à une lumière continue. Les résultats qui ressortent sont hétérogènes selon les espèces. Ils dépendent aussi des caractéristiques des sources lumineuses, avant tout de la fréquence du clignotement mais aussi du flux lumineux, de la composition spectrale, de la direction de la lumière ou encore de la durée de l'exposition.

Le faible nombre d'études actuellement disponibles sur le sujet ainsi que la forte hétérogénéité des résultats nous limitent pour conclure que le caractère clignotant des éclairages extérieurs engendre des effets additionnels négatifs sur la faune sauvage. Ce travail appelle donc avant tout, d'une part, à davantage de recherche sur le sujet et, d'autre part, à un principe de précaution dans un contexte où les nuisances lumineuses deviennent de plus en plus prégnantes et variées.

Sur la base de cette incertitude, il a ainsi été proposé de restreindre par précaution les sources lumineuses clignotantes dans les espaces naturels listés par le décret 2012⁶ - pouvant faire l'objet de mesures plus strictes que le reste du territoire (annexe de l'article R583-4 du Code de l'environnement). Le fait de viser certains espaces importants pour la biodiversité et non l'ensemble du territoire constitue une première étape qui se justifie d'un point de vue écologique. Ces espaces naturels (cœurs de parcs nationaux, réserves naturelles, sites Natura 2000, sites classés et inscrits, etc.) forment généralement le socle des réservoirs de biodiversité des trames vertes et bleues en France. En visant ces espaces nous garantissons ainsi une surface minimale où ce risque de nuisance est évité pour la faune.

Cette proposition a donc été formulée dans le cadre de la révision en cours de la réglementation sur les nuisances lumineuses :

*« Dans les espaces naturels mentionnés à l'annexe de l'article R. 583-4 du code de l'environnement, les sources d'éclairage installées, pour toutes les catégories définies à l'article 1, **ne présentent pas de modulation temporelle de la lumière émise**, même en régime d'abaissement, afin de prévenir la perception d'une lumière scintillante par la faune. ».*

⁶ https://www.legifrance.gouv.fr/codes/article_lc/LEGIARTI000032061896

Cette règle générique (« *ne présentent pas de modulation temporelle* ») permet d'éviter de fixer un seuil maximum alors même que notre connaissance actuelle de la CFF maximale reste probablement provisoire au regard de l'état de la littérature. Cette règle a été établie en concertation avec les professionnels de l'éclairage et ne semble pas rencontrer de contrainte technique particulière au regard de la fabrication et de la disponibilité des produits.

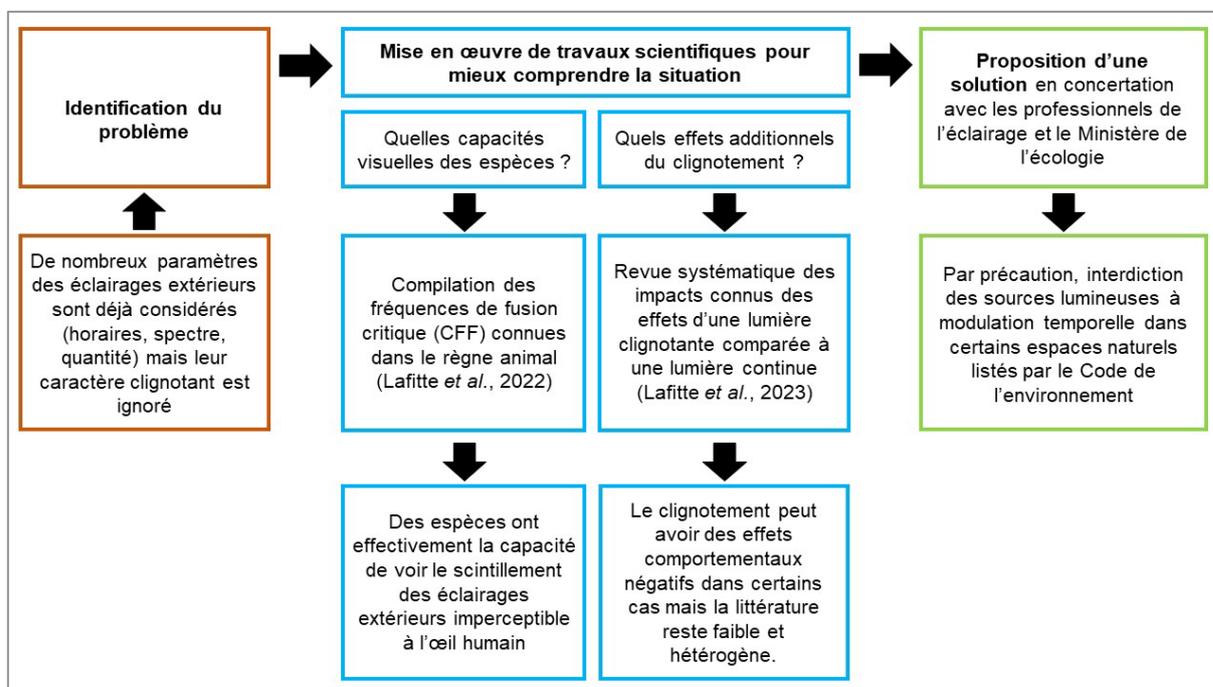


Figure 4.F4 : Chaîne de projet depuis l'identification du problème jusqu'à la solution proposée
Crédit : Romain Sordello

Résumé du chapitre 4

Ce chapitre aborde les modalités opérationnelles de la prise en compte des pressions sensorielles dans les trames écologiques. Il mobilise pour cela différents outils de l'ingénierie écologique : productions techniques, participation au cadre national, plaidoyer international, propositions réglementaires. Ces outils ont été déployés, d'une part, pour massifier la dynamique à l'œuvre sur la Trame noire et, d'autre part, pour proposer un élargissement des infrastructures vertes aux autres pollutions sensorielles (odeurs, bruits). Ces propositions ont été abordées sous l'angle conceptuel mais aussi sous l'angle de la mise en œuvre avec l'exemple du clignotement des sources lumineuses qui a permis de présenter le processus complet depuis une question de recherche jusqu'à son implémentation dans la réglementation.

Références citées

- Elvidge, C. D., Zhizhin, M., Pipkin, A., Anderson, S., Kowalik, W. S., & Bazilian, M. (2024). Exploring the Hidden World of Lighting Flicker with a High-Speed Camera. *Atmosphere*, *15*(4), 438. <https://doi.org/10.3390/atmos15040438>
- European Commission. (2023). *Science for Environment Policy Future Brief 28: Light Pollution*.
- Healy, K., McNally, L., Ruxton, G. D., Cooper, N., & Jackson, A. L. (2013). Metabolic rate and body size are linked with perception of temporal information. *Animal Behaviour*, *86*(4), 685–696. <https://doi.org/10.1016/j.anbehav.2013.06.018>
- Inger, R., Bennie, J., Davies, T. W., & Gaston, K. J. (2014). Potential Biological and Ecological Effects of Flickering Artificial Light. *PLoS ONE*, *9*(5), e98631. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0098631>
- Jägerbrand, A. K., & Bouroussis, C. A. (2021). Ecological Impact of Artificial Light at Night: Effective Strategies and Measures to Deal with Protected Species and Habitats. *Sustainability*, *13*(11), 5991. <https://doi.org/10.3390/su13115991>
- Lafitte, A., Sordello, R., Legrand, M., Nicolas, V., Obein, G., & Reyjol, Y. (2022). A flashing light may not be that flashy: A systematic review on critical fusion frequencies. *PLOS ONE*, *17*(12), e0279718. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0279718>
- Lafitte, A., Sordello, R., Legrand, M., Nicolas, V., Obein, G., & Reyjol, Y. (2023). Does a flashing artificial light have more or conversely less impacts on animals than a continuous one? A systematic review. *Nature Conservation*, *54*, 149–177. <https://doi.org/10.3897/natureconservation.54.102614>
- Le Bougnec, A. (2018). *La Trame sonore—Elaboration d’une méthode d’identification sur le territoire du Parc Naturel Régional du Golfe du Morbihan*. (p. 79). Université Bordeaux Montaigne.
- Moulherat, S., Plotard, C., De Roince, C., & Cornuau, J. (2023). Prendre en compte la pollution sonore dans une modélisation de dynamiques de populations d’espèces. *Sciences Eaux & Territoires*, *43*, 43–47. <https://doi.org/10.20870/Revue-SET.2023.43.7512>
- Renou, M., Sordello, R., & Reyjol, Y. (2021). La biologie de la conservation doit-elle prendre en compte les paysages odorants ? *Sciences, Eaux et Territoires*. <https://doi.org/10.14758/SET-REVUE.2021.HS.03>
- Schroer, S., Huggins, B. J., Azam, C., & Hölker, F. (2020). Working with Inadequate Tools: Legislative Shortcomings in Protection against Ecological Effects of Artificial Light at Night. *Sustainability*, *12*(6), Article 6. <https://doi.org/10.3390/su12062551>
- Sordello, R. (2017a). Pistes méthodologiques pour prendre en compte la pollution lumineuse dans les réseaux écologiques. *Vertigo*, *Volume 17 numéro 3*. <https://doi.org/10.4000/vertigo.18730>
- Sordello, R. (2017b). Pollution lumineuse et trame verte et bleue: Vers une trame noire en France ? *Territoire en mouvement*, *35*. <https://doi.org/10.4000/tem.4381>
- Sordello, R. (2018). Comment gérer la lumière artificielle dans les continuités écologiques ? *Sciences Eaux & Territoires*, *Numéro 25*(1), 86. <https://doi.org/10.3917/set.025.0086>
- Sordello, R., Busson, S., Cornuau, J. H., Deverchère, P., Faure, B., Guetté, A., Hölker, F., Kerbiriou, C., Lengagne, T., Le Viol, I., Longcore, T., Moeschler, P., Ranzoni, J., Ray, N., Reyjol, Y., Roulet, Y., Schroer, S., Secondi, J., Valet, N., ... Vauclair, S. (2022). A plea for a worldwide development of dark infrastructure for biodiversity – Practical examples and ways to go forward. *Landscape and Urban Planning*, *219*, 104332. <https://doi.org/10.1016/j.landurbplan.2021.104332>
- Sordello, R., Jupille, O., Deutsch, É., Vauclair, S., Salmon-Legagneur, L., & Faure, J.-B. (2018). Trame noire: Un sujet qui « monte » dans les territoires. *Sciences Eaux & Territoires*, *Numéro 25*(1), 78. <https://doi.org/10.3917/set.025.0078>
- Sordello, R., Paquier, F., & Daloz, A. (2021). Trame noire: Méthodes d’élaboration et outils pour sa mise en œuvre. *Office français de la biodiversité*, 116.

- Whalen, C. E., Brown, M. B., McGee, J., Powell, L. A., & Walsh, E. J. (2018). Male Greater Prairie-Chickens adjust their vocalizations in the presence of wind turbine noise. *The Condor*, *120*(1), 137–148. <https://doi.org/10.1650/CONDOR-17-56.1>
- Whalen, C. E., Brown, M. B., McGee, J., Powell, L. A., & Walsh, E. J. (2019). Wind turbine noise limits propagation of greater prairie-chicken boom chorus, but does it matter? *Ethology*, *125*(12), 863–875. <https://doi.org/10.1111/eth.12940>
- Zhou, D., & Chu, L. M. (2012). How would size, age, human disturbance, and vegetation structure affect bird communities of urban parks in different seasons? *JOURNAL OF ORNITHOLOGY*, *153*(4), 1101–1112. <https://doi.org/10.1007/s10336-012-0839-x>
- Zwart, M. C., Dunn, J. C., McGowan, P. J. K., & Whittingham, M. J. (2016). Wind farm noise suppresses territorial defense behavior in a songbird. *Behavioral Ecology*, *27*(1), 101–108. <https://doi.org/10.1093/beheco/arv128>



Axe 1 Réduire les pressions qui s'exercent sur la biodiversité
Sous-axe 1.1 - Réduire les pressions directes

Mesure 9 Réduire les pollutions lumineuses et sonores

Ministères et opérateurs pilotes	Ministère de la Transition écologique et de la Cohésion des territoires (MTECT)/Direction de l'eau et de la biodiversité (DEB)/Bureau de la politique de la biodiversité (ET1). Secrétariat d'État en charge de la Mer (SeMer)/Direction générale des Affaires Maritimes, de la Pêche et de l'Aquaculture (DGAMPA). Ministère de la transition énergétique (MTE). Office français de la biodiversité (OFB).
Autres ministères et opérateurs impliqués	Ministère de la Transition écologique et de la Cohésion des territoires (MTECT)/Direction de l'habitat, de l'urbanisme et des paysages (DHUP)/Direction générale des infrastructures, des transports et des mobilités (DGITM)/Direction générale de la prévention des risques (DGPR)/Direction générale de l'énergie et du climat (DGEC)/Direction générale de l'aviation civile (DGAC). Ministère de l'Enseignement supérieur et de la Recherche (MESR) Ministère de l'Intérieur et des Outre-mer (MIOM)/Direction générale des Outre-mer (DGOM). UMS PatriNat. Centre d'expertise et de données sur le patrimoine naturel Centre d'études et d'expertise sur les risques, l'environnement, la mobilité et l'aménagement (Cerema). Agence de l'environnement et de la maîtrise de l'énergie (ADEME).
Contexte/enjeux	La pollution lumineuse a des impacts sur nos paysages nocturnes, la biodiversité, la consommation d'énergie, l'observation du ciel étoilé et la santé humaine (cf. rapport de l'ANSES « Effets sur la santé humaine et sur la faune et la flore des systèmes utilisant des diodes électroluminescentes »). La France a adopté une réglementation ambitieuse en matière de nuisances lumineuses et voit une grande diversité de projets se concrétiser sur son territoire pour réduire cette pollution, mais c'est encore insuffisant et les efforts doivent se poursuivre, notamment en matière de connaissance (parcs de lumière, impacts sur la biodiversité), et de territoires impactés par les pollutions lumineuses (aujourd'hui, 85 % du territoire français subit des pressions dues à la pollution lumineuse). Etats, collectivités, associations, acteurs privés et citoyens, nous pouvons tous agir pour réduire les impacts de la lumière artificielle sur nos paysages, notre biodiversité nocturne, notre santé et notre consommation d'énergie. <i>[Les actions sur la trame noire sont à retrouver dans la mesure 20 sur les trames]</i> La pollution sonore est, pour sa part, un enjeu particulièrement prégnant pour la faune marine. Les principales espèces potentiellement concernées par les impacts négatifs du bruit sous-marin sont les cétacés et les phocidés. Les réactions des animaux marins face aux émissions sonores sont de différents types et dépendent de l'espèce concernée, de l'intensité du bruit et de la durée d'émission. Globalement, on note des risques de masquage, de dérangement, des effets indirects (fuite des proies, perte d'habitat, etc.). Le trafic maritime contribue de façon significative au bruit ambiant sous-marin. À basse fréquence (5-500 Hz), la navigation motorisée est la principale source de bruit anthropique dans les océans. De nombreuses études font état d'une corrélation entre l'augmentation du bruit ambiant sous-marin dans certaines régions (jusqu'à + 3 dB par décade, ce qui correspond à un doublement de l'intensité sonore tous les 10 ans) et l'augmentation du nombre de navires commerciaux dans ces régions. Entre 1965 et 2003 la taille moyenne des navires marchands a été multipliée par 2, et leur tonnage brut par 4. À l'échelle mondiale, plus de 100 000 navires de commerce naviguent en permanence. À l'instar des navires marchands, les bateaux de plaisance motorisés présentent une signature acoustique caractéristique qui varie fortement en fonction de plusieurs paramètres, dont les principaux sont la taille et la vitesse. Généralement, les bateaux équipés de moteurs hors-bords sont également plus bruyants. Comme pour les navires marchands, le bruit généré par les navires de plaisance est principalement lié à l'appareil propulsif et aux phénomènes de cavitation autour de l'hélice. Les navires de plaisance sont principalement des navires de petite taille, équipés de petites hélices ayant une importante vitesse de rotation. Ceci conduit à produire un bruit de niveau plus faible et plus aigu (énergie décalée vers les hautes fréquences).



Axe 1 Réduire les pressions qui s'exercent sur la biodiversité
Sous-axe 1.1 - Réduire les pressions directes

Mesure 9 Réduire les pollutions lumineuses et sonores	
Action 1 Pilote : MTECT/DGALN Co-pilote : OFB	Objectif : évaluer les impacts sur la biodiversité des éclairages extérieurs <u>Description de l'action :</u> Mise en place du nouvel observatoire des mesures de la pollution lumineuse et d'une base de données nationale sur les parcs de luminaires publics. <u>Indicateur(s) avec valeur cible :</u> ⇒ Dès 2024, un observatoire est mis en place pour mesurer la pollution lumineuse.
Action 2 Pilote : OFB	Objectif : régler le problème à la source en travaillant sur la mise en marché et sur le choix des consommateurs des équipements lumineux <u>Description de l'action :</u> Généraliser l'évaluation des impacts sur la biodiversité des équipements dédiés à l'éclairage extérieur, avant mise sur le marché (à porter au niveau européen au travers du règlement sur l'écoconception des sources lumineuses) et instaurer des chartes ou labels applicables aux entreprises (producteurs ou distributeurs) ou produits (luminaires à faible impact sur la biodiversité). Amener, en les formant, les distributeurs d'éclairages extérieurs à accompagner les consommateurs vers des choix en faveur d'éclairage respectueux (affichage environnemental, label) et à les informer sur la réglementation contre les nuisances lumineuses. <u>Indicateur(s) avec valeur cible :</u> ⇒ Nombre de vendeurs sous charte ou label « biodiversité ».
Action 3 Pilote : MTECT/DGPR (avec appui OFB)	Objectif : renforcer la réglementation sur les nuisances lumineuses sur la biodiversité et les contrôles de cette réglementation pour s'assurer d'un réel effet sur le terrain <u>Description de l'action :</u> Améliorer l'efficacité du dispositif réglementaire de lutte contre les pollutions lumineuses par : <ul style="list-style-type: none">■ la révision de l'arrêté du 27 décembre 2018 relatif à la prévention, à la réduction et à la limitation des nuisances lumineuses en introduisant des obligations renforcées sur l'extinction des vitrines, en introduisant la notion de trame noire et sa déclinaison pour les parcs naturels régionaux, en limitant l'éclairage des équipements sportifs hors événements, en limitant les pollutions lumineuses générées par les serres et en diminuant la puissance lumineuse de l'éclairage public en cœur de nuit ;■ le renforcement des contrôles de la réglementation de lutte contre les pollutions lumineuses en priorisant ceux sur les zones sensibles pour la biodiversité (notamment les oiseaux migrateurs). <u>Indicateur(s) avec valeur cible :</u> ⇒ Évolution du nombre de contrôles réalisés. ⇒ Baisse de 50 % la pollution lumineuse en France d'ici 2030.
Action 4 Pilote : MTECT/DEB Appui : DGAMPA	Objectif : agir à l'international et avec les compagnies maritimes pour réduire les impacts du bruit sous-marin <u>Description de l'action :</u> En ce qui concerne le trafic maritime gros porteur, la France continuera à contribuer aux travaux de l'Organisation maritime internationale (OMI) sur la révision des lignes directrices visant à réduire le bruit sous-marin produit par les navires de commerce pour atténuer leurs incidences néfastes sur la faune marine. Ces lignes directrices prévoient la création d'un plan de gestion bruit sous-marin. Chaque navire doit disposer d'un plan de gestion propre avec une approche personnalisée. Chaque plan d'action comportera quatre étapes : <ul style="list-style-type: none">■ définir le niveau de bruit individuel par navire ;■ fixer des objectifs de seuils de bruit à ne pas dépasser, pour des vitesses données ;■ cibler des mesures de réduction applicables ;■ évaluer l'efficacité par modélisation et test réel. Les compagnies maritimes seront chargées de mettre en œuvre les plans de gestion sur leurs navires. Les concepteurs et bureaux d'étude seront en charge de la conception des navires neufs ou révision des navires existants.



Axe 1 Réduire les pressions qui s'exercent sur la biodiversité
 Sous-axe 1.1 - Réduire les pressions directes

Mesure 9	Réduire les pollutions lumineuses et sonores
<p>Action 4 (suite)</p> <p>Pilote : MTECT/DEB</p> <p>Appui : DGAMPA</p>	<p>Les constructeurs, fournisseurs et fabricants seront mobilisés sur la phase chantier, de même que les sociétés de classification pour aider les armateurs à bâtir des plans de gestion atteignables. Les autorités maritimes et portuaires seront invitées à prendre des mesures de soutien pour faire progresser la planification.</p> <p><u>Indicateur(s) avec valeur cible :</u></p> <p>⇒ Nombre de plan de gestion individualisé par navire : xx.</p>
<p>Action 5</p> <p>Pilote : MTECT/DEB</p> <p>Appui : DGAMPA</p>	<p>Objectif : réduire la pollution sonore liée aux activités récréatives dans les aires marines protégées, en particulier dans le sanctuaire de Pelagos</p> <p><u>Description de l'action :</u></p> <p>En ce qui concerne les engins récréatifs, l'action prévoit une interdiction d'ici l'été 2024 des compétitions de véhicules nautiques à moteur au sein des aires marines protégées du sanctuaire Pelagos (incluant la protection des mammifères marins dans leurs statuts).</p> <p><u>Indicateur(s) avec valeur cible :</u></p> <p>⇒ Fin des compétitions de véhicules nautiques à moteur dans les AMP de Pelagos par arrêté du Préfet de Méditerranée dès le printemps 2024.</p>
<p>Action 6</p> <p>Pilote : Direction de l'eau et de la biodiversité (DEB)</p> <p>Co-Pilote : Direction générale des Affaires maritimes, de la pêche et l'aquaculture (DGAMPA)</p>	<p>Objectif : limiter les pollutions sonores sur la faune marine liées aux navires, véhicules nautiques à moteurs et autres engins récréatifs</p> <p><u>Description de l'action :</u></p> <p>Le trafic maritime contribue de façon significative au bruit ambiant sous-marin. À basse fréquence (5-500 Hz), la navigation motorisée est la principale source de bruit anthropique dans les océans. De nombreuses études font état d'une corrélation entre l'augmentation du bruit ambiant sous-marin dans certaines régions (jusqu'à + 3 dB par décade, ce qui correspond à un doublement de l'intensité sonore tous les 10 ans) et l'augmentation du nombre de navires commerciaux dans ces régions.</p> <p>Les navires de plaisance sont, pour leur part, principalement des navires de petite taille, équipés de petites hélices ayant une importante vitesse de rotation. Ceci conduit à produire un bruit de niveau plus faible et plus aigu (énergie décalée vers les hautes fréquences).</p> <p>Dans les deux cas, les principales espèces potentiellement concernées par les impacts négatifs de cette activité sont les cétacés et les phocidés.</p> <p>En ce qui concerne le trafic maritime gros porteur, la France continuera à contribuer aux travaux de l'Organisation maritime internationale (OMI) sur la révision des lignes directrices visant à réduire le bruit sous-marin produit par les navires de commerce pour atténuer leurs incidences néfastes sur la faune marine. Ces lignes directrices prévoient la création d'un plan de gestion bruit sous-marin. Chaque navire doit disposer d'un plan de gestion propre avec une approche personnalisée. Chaque plan d'action comportera quatre étapes :</p> <ul style="list-style-type: none"> ■ définir le niveau de bruit individuel par navire ; ■ fixer des objectifs de seuils de bruit à ne pas dépasser, pour des vitesses données ; ■ cibler des mesures de réduction applicables ; ■ évaluer l'efficacité par modélisation et test réel. <p>Les compagnies maritimes seront chargées de mettre en œuvre les plans de gestion sur leurs navires. Les concepteurs et bureaux d'étude seront en charge de la conception des navires neufs ou révision des navires existants. Les constructeurs, fournisseurs et fabricants seront mobilisés sur la phase chantier, de même que les sociétés de classification pour aider les armateurs à bâtir des plans de gestion atteignables. Les autorités maritimes et portuaires seront invitées à prendre des mesures de soutien pour faire progresser la planification.</p> <p>En ce qui concerne les engins récréatifs, l'action prévoit une interdiction d'ici l'été 2024 des compétitions de véhicules nautiques à moteur au sein des aires marines protégées du sanctuaire Pelagos (incluant la protection des mammifères marins dans leurs statuts).</p> <p><u>Indicateur(s) avec valeur cible :</u></p> <p>⇒ Fin des compétitions de véhicules nautiques à moteur dans les AMP de Pelagos par arrêté du Préfet de Méditerranée dès le printemps 2024.</p> <p>⇒ Nombre de plan de gestion individualisé par navire: xx.</p>



Mots-clés		
<p>Pression IPBES</p> <ul style="list-style-type: none"> <input checked="" type="checkbox"/> Changement d'usage des terres et des mers <input type="checkbox"/> Surexploitation des ressources naturelles <input checked="" type="checkbox"/> Dérèglement climatique <input type="checkbox"/> Pollutions de l'eau, des sols et de l'air <input type="checkbox"/> Espèces exotiques envahissantes 	<p>Cible Cadre mondial</p> <ul style="list-style-type: none"> <input checked="" type="checkbox"/> C01 Aménagement du territoire <input checked="" type="checkbox"/> C02 Restauration <input type="checkbox"/> C03 Aires protégées <input checked="" type="checkbox"/> C04 Conservation et restauration des espèces <input type="checkbox"/> C05 Surexploitation <input type="checkbox"/> C06 Espèces exotiques envahissantes <input checked="" type="checkbox"/> C07 Pollutions <input type="checkbox"/> C08 Changement climatique <input type="checkbox"/> C09 Utilisation durable des espèces sauvages <input type="checkbox"/> C10 Agriculture, Aquaculture, pêche, sylviculture <input type="checkbox"/> C11 Solutions fondées sur la nature 	<ul style="list-style-type: none"> <input type="checkbox"/> C12 Nature en ville <input type="checkbox"/> C13 Partage des avantages <input type="checkbox"/> C14 Politiques publiques <input type="checkbox"/> C15 Entreprises <input type="checkbox"/> C16 Citoyens <input type="checkbox"/> C17 Biosécurité <input type="checkbox"/> C18 Incitations <input type="checkbox"/> C19 Financements <input type="checkbox"/> C20 Mobilisation et renforcement des capacités <input type="checkbox"/> C21 Connaissance <input type="checkbox"/> C22 Société inclusive <input type="checkbox"/> C23 Égalité femmes/hommes
<p>Public Cible</p> <ul style="list-style-type: none"> <input checked="" type="checkbox"/> État <input checked="" type="checkbox"/> Opérateurs de l'État <input type="checkbox"/> Régions <input type="checkbox"/> Départements <input checked="" type="checkbox"/> EPCI <input checked="" type="checkbox"/> Communes <input checked="" type="checkbox"/> Entreprises <input type="checkbox"/> Acteurs financiers <input type="checkbox"/> Associations et fédérations <input checked="" type="checkbox"/> Citoyens 	<p>Milieus</p> <ul style="list-style-type: none"> <input type="checkbox"/> Mers et océans <input checked="" type="checkbox"/> Littoral et zones côtières <input type="checkbox"/> Eau douce <input type="checkbox"/> Montagne <input type="checkbox"/> Forêts <input checked="" type="checkbox"/> Milieu urbain <input type="checkbox"/> Milieu agricole <input type="checkbox"/> Zones humides <input type="checkbox"/> Sols 	<p>Outre-mer</p> <ul style="list-style-type: none"> <input checked="" type="checkbox"/> Oui <input type="checkbox"/> Non <p>Ministères et opérateurs</p> <p>MTECT MTE MESR MIOM OFB UMS PatriNat Cerema ADEME</p>



ACTIONS	2023	2024	2025	2026	2027	2028	2029	2030
Action 1 Évaluer les impacts sur la biodiversité des éclairages extérieurs	Mise en place du nouvel observatoire des mesures de la pollution lumineuse et d'une base de données nationale sur les parcs de luminaires publics.			Impacts évalués.				
Action 2 Régler le problème à la source en travaillant sur la mise en marché et sur le choix des consommateurs des équipements lumineux <i>Généraliser l'évaluation des impacts sur la biodiversité des équipements dédiés à l'éclairage extérieur, avant mise sur le marché et instaurer des chartes ou labels applicables aux entreprises ou produits</i>		Mise en place de charte ou label.	Portage au niveau européen au travers du règlement sur l'écoconception des sources lumineuses.					
Action 3 Renforcer la réglementation sur les nuisances lumineuses sur la biodiversité et les contrôles de cette réglementation pour s'assurer d'un réel effet sur le terrain	Révision de l'arrêté du 27 décembre.	Contrôles priorités et renforcés sur secteurs sensibles biodiversité.						



Axe 2 Restaurer la biodiversité dégradée partout où c'est possible

Mesure 20 Renforcer les actions en faveur des trames écologiques et effacer leurs principaux obstacles

<p>Ministères et opérateurs pilotes</p>	<p>Ministère de la Transition écologique et de la Cohésion des territoires (MTECT)/Direction de l'eau et de la biodiversité (DEB). Office français de la biodiversité (OFB).</p>
<p>Autres ministères et opérateurs impliqués</p>	<p>Ministère de la Transition écologique et de la Cohésion des territoires (MTECT)/Direction de l'habitat, de l'urbanisme et des paysages (DHUP)/Direction générale des infrastructures, des transports et des mobilités (DGITM)/Direction générale de la prévention des risques (DGPR)/Direction générale de l'énergie et du climat (DGEC)/Direction générale de l'aviation civile (DGAC). Ministère de l'agriculture et de la souveraineté alimentaire (MASA). Ministère de l'Enseignement supérieur et de la Recherche (MESR). Ministère des Outre-mer (MIOM).</p>
<p>Contexte/enjeux</p>	<p>La fragmentation des habitats est reconnue par l'IPBES comme une des cinq pressions anthropiques principales responsable de l'effondrement de la biodiversité (changement d'usage des terres et des mers). Cette fragmentation peut être liée à des discontinuités d'impact variable.</p> <p>Les obstacles majeurs sont appelés « points noirs ». Ils empêchent la bonne circulation des espèces et augmentent la vulnérabilité des habitats naturels et des espèces, tout particulièrement dans un contexte de changement climatique. Cela peut comprendre les aménagements ou activités anthropiques tels que les infrastructures linéaires de transport et énergétiques, la conurbation, les barrages, l'agriculture ou la foresterie intensive, l'éclairage artificiel, etc. Les manières de résorber ces points noirs et de restaurer ainsi les continuités écologiques sont diverses et leur coût est très variable selon les solutions à mettre en place (signalétique, petit passage à faune, éco-pont, passe à poisson, plantation de haies, pratiques agroécologiques, nature en ville, adaptation du parc d'éclairage public, etc.).</p> <p>Au-delà des points noirs, il est important de maintenir la continuité de tous les types d'écosystèmes. C'est l'enjeu des « trames » qui visent à enrayer la perte de biodiversité, en préservant et en restaurant des réseaux de milieux naturels qui permettent aux espèces de circuler et d'interagir. Ces réseaux d'échanges, appelés continuités écologiques, sont constitués de réservoirs de biodiversité reliés les uns aux autres par des corridors écologiques.</p> <p>La trame verte et bleue inclut une composante verte qui fait référence aux milieux naturels et semi-naturels terrestres et une composante bleue qui fait référence aux réseaux aquatiques et humides (fleuves, rivières, canaux, étangs, milieux humides...). Ces deux composantes se superposent dans des zones d'interface (milieux humides et végétation de bords de cours d'eau notamment) et forment un ensemble destiné à assurer le bon état écologique du territoire. La trame verte et bleue porte l'ambition d'inscrire la préservation de la biodiversité dans les décisions d'aménagement du territoire, contribuant à l'amélioration du cadre de vie et à l'attractivité résidentielle et touristique. Depuis 12 ans, elle est mise en œuvre, par tous les échelons du territoire, et par une très grande diversité d'acteurs concernés par cette politique.</p> <p>En 2018, les Assises de l'Eau ont réaffirmé la nécessité de préserver et restaurer les cours d'eau et leur continuité à travers deux actions : restaurer 25 000 km de cours d'eau par la mise en œuvre du plan national de revitalisation des rivières et l'appui financier des Agences de l'eau (action 9.a), et préserver les cours d'eau les plus sensibles pour les écosystèmes aquatiques et les poissons migrateurs (cours d'eau en liste 1) de toute nouvelle artificialisation (action 9.b).</p> <p>Le Plan National en faveur des Migrateurs Amphihalins (PNMA), approuvé en décembre 2021, prévoit également des actions de restauration des habitats et de la continuité des cours d'eau afin de permettre à ces espèces en danger d'accomplir leur cycle de vie.</p> <p>Enfin, le Plan Eau prévoit aussi plusieurs actions visant à restaurer le grand cycle de l'eau, avec notamment 70 projets d'opérations phares labellisées solutions fondées sur la nature pour lutter contre les sécheresses, dont des restaurations de cours d'eau, ou encore un investissement de 100 M€ pour financer des projets de renaturation dans le cadre du Fonds vert.</p>



Axe 2 Restaurer la biodiversité dégradée partout où c'est possible

Mesure 20 Renforcer les actions en faveur des trames écologiques et effacer leurs principaux obstacles

Contexte/enjeux (suite)

La Trame verte et bleue évolue également sur le fond, d'un point de vue scientifique et écologique. En effet, là où les barrages sur les cours d'eau, pour la trame bleue, et les routes, pour la trame verte, occupaient initialement une part centrale de la politique, ce sont aujourd'hui diverses nouvelles continuités qui sont questionnées, identifiées, qui font l'objet de travaux.

La démarche de Trame noire a pour sa part été mise en place avec pour objectif de préserver ou recréer un réseau écologique propice à la vie nocturne. La lumière générée par les systèmes d'éclairage pendant la nuit a en effet de graves conséquences pour la biodiversité. Par exemple, les oiseaux et les insectes nocturnes qui se repèrent et s'orientent en fonction des étoiles ou de la lune perdent leurs repères en étant attirés par ces lumières artificielles. Au contraire, d'autres espèces comme les chauves-souris qui fuient la lumière n'arrivent pas à franchir ces obstacles.

L'enjeu de la SNB est bien de continuer à développer ces différentes trames et de résorber les principaux points noirs afin de restaurer les continuités écologiques en s'attachant à appliquer la séquence éviter-réduire-compenser (ERC) pour les nouveaux aménagements.

Action 1

Objectif : déployer la résorption des discontinuités en lien avec les collectivités

Pilote : MTECT/DGALN

Description de l'action :

Établir un plan d'action pour la restauration des continuités écologiques, en lien avec les collectivités

En concertation avec les pilotes des politiques locales, maîtres d'ouvrage et gestionnaires concernés, chaque région (Conseil régional) identifie ses points noirs prioritaires selon une méthodologie nationale (en cours de construction par le Cerema) et une standardisation et classification de ces points noirs (infrastructures linéaires de transport, urbanisation, agricole, forestier, lumière, bruit, olfactif...), et évalue le coût de leur résorption.

Un point noir est reconnu comme prioritaire selon, d'une part, des critères d'enjeux écologiques, d'autre part, des critères d'impact évaluant le pouvoir fragmentant d'un obstacle.

La SNB vise l'objectif de que chaque région ait listé d'ici 2025 les points noirs qu'elle résorbera avant la fin de la décennie. Cet objectif sera défini en coordination avec les collectivités territoriales, via les SRADDET et les Schémas d'Aménagement Régional en Outre-mer, en cohérence avec les autres documents de planification.

Une base de données « points noirs » sera établie au niveau national pour assurer un bon suivi de la résorption et de l'atteinte des objectifs.

Pour la trame bleue, les SDAGE et les instances de bassin détermineront les zones où agir.

Au regard des points noirs connus à ce jour, on peut s'attendre à une dizaine de points noirs par région à résorber prioritairement d'ici 2030.

Tout au long de la SNB, il s'agira d'accompagner financièrement et techniquement les porteurs de projets dans la résorption des points noirs (appui technique notamment du Cerema et de l'OFB).

Développer ou valoriser, lorsqu'elle existe, l'offre d'animation auprès des collectivités et des acteurs impliqués dans la mise en œuvre de la TVB, en mobilisant les Agences régionales de la biodiversité, les agences ou offices de l'eau et en associant d'autres partenaires comme les conseils d'architecture, d'urbanisme et de l'environnement (CAUE), les agences d'urbanisme, les chambres d'agriculture, les Fédérations de chasse, les Centres Permanents d'Initiative pour l'Environnement (CPIE) ou les Conservatoires d'espaces naturels. Une attention particulière sera portée pour les Outre-mer, afin de développer des outils spécifiques si nécessaire.

Indicateur(s) avec valeur cible :

- ⇒ Identification des points noirs prioritaires de chaque région d'ici 2025 au travers d'une base de données points noirs nationale.
- ⇒ % de ces points noirs prioritaires résorbés en visant 100 % en 2030.



Axe 2 Restaurer la biodiversité dégradée partout où c'est possible

<p>Mesure 20</p>	<p>Renforcer les actions en faveur des trames écologiques et effacer leurs principaux obstacles</p>
<p>Action 2</p> <p>Pilote : MTECT/DGALN</p> <p>Appui : OFB</p>	<p>Objectif : se doter d'objectifs chiffrés pour l'indicateur de fragmentation des espaces naturels à l'échelle nationale et par région</p> <p><u>Description de l'action :</u></p> <p>Suivre et évaluer le niveau de fragmentation, ainsi que les résultats de la restauration, par la promotion de l'indicateur de fragmentation des espaces naturels à différentes échelles territoriales (régionale pour le suivi des schémas régionaux, infrarégionale pour le suivi des actions de restauration des TVB et des Contrats régionaux de transition écologique (CRTE) par exemple).</p> <p>Se doter d'ici 2025, d'objectifs chiffrés pour cet indicateur, à l'échelle nationale et par région (pourcentage de progression de la taille effective de maille).</p> <p>En parallèle, faire progresser cet indicateur pour qu'il intègre les nouveaux jeux de données disponibles autour de la TVB et le rendre plus représentatif encore de la réalité de terrain.</p> <p><u>Indicateur(s) avec valeur cible :</u></p> <p>⇒ Indicateur de fragmentation des espaces naturels (taille effective de maille) avec comme valeurs cibles (nationale et régionales) les objectifs chiffrés qui seront déterminés au travers des travaux menés dans le cadre de cette action.</p>
<p>Action 3</p> <p>Pilote : MTECT/Direction de l'Eau et de la Biodiversité</p>	<p>Objectif : poursuivre la restauration des continuités des cours d'eau</p> <p><u>Description de l'action :</u></p> <p>Poursuivre l'objectif de restaurer la continuité écologique des cours d'eau sur les 5 000 ouvrages priorités par les bassins sur leurs territoires (listes d'ouvrages prioritaires par bassin consultables sur les sites Internet des Dreal de bassin), en tenant compte des objectifs de la politique relative au patrimoine bâti. Ces 5 000 ouvrages ont été priorités en grande partie en fonction d'enjeux relatifs aux migrateurs amphihalins, et figurent dans les SDAGE et programmes de mesures.</p> <p>Accompagner les gestionnaires dans la restauration et la continuité écologique de ces cours d'eau, par une stratégie de communication en faveur de la restauration du bon fonctionnement des cours d'eau.</p> <p><u>Indicateur(s) avec valeur cible :</u></p> <p>⇒ Nombre d'ouvrages sur lesquels une opération de restauration de la continuité écologique a eu lieu dont nombre d'opérations de restauration de l'hydromorphologie avec un objectif de 5 000 ouvrages priorités mis en conformité d'ici 2027.</p>
<p>Action 4</p> <p>Pilote : Office français de la biodiversité (OFB)</p>	<p>Objectif : rendre la mise en place de trame noire aussi systématique que celles des trames vertes et bleues dans les stratégies territoriales</p> <p><u>Description de l'action :</u></p> <p>Identification des continuités écologiques nocturnes à préserver aux différentes échelles du territoire.</p> <p>Déclinaison des objectifs de surfaces ou de linéaires de continuités écologiques nocturnes à préserver ou restaurer aux différentes échelles de territoire (nationale et jusqu'aux littoraux voire en pleine mer, régionale dans les SRADDET et locale dans les règlements locaux de publicité).</p> <p>Incitation des gestionnaires d'espaces naturels à intégrer des dispositions sur la prise en compte de la trame noire dans leurs documents de gestion.</p> <p>Appui à la gestion et au traitement de l'éclairage nocturne pour mieux protéger la biodiversité. Dans le cadre du programme de la FNCCR « LUMACT », il y aura un accompagnement de 80 syndicats d'énergie, 100 métropoles/CA/CU et 300 communes isolées, tant dans les territoires ruraux qu'en ville. Ce programme permettra notamment d'accompagner la mise en place de SDAL (Schémas Directeurs d'Aménagement Lumière), en mobilisant l'expertise de l'OFB, qui a publié en 2021 un guide pratique pour agir pour la trame noire.</p> <p>Consolidation du tableau de bord de l'ONB pour rendre compte des efforts des différents acteurs.</p> <p><u>Indicateur(s) avec valeur cible :</u></p> <p>⇒ Mesure de la luminance zénithale en cœur de nuit avec une cible de 50 % de la pollution lumineuse sur tout le territoire.</p>



Mots-clés		
<p>Pression IPBES</p> <ul style="list-style-type: none"><input checked="" type="checkbox"/> Changement d'usage des terres et des mers<input type="checkbox"/> Surexploitation des ressources naturelles<input type="checkbox"/> Dérèglement climatique<input checked="" type="checkbox"/> Pollutions de l'eau, des sols et de l'air<input type="checkbox"/> Espèces exotiques envahissantes	<p>Cible Cadre mondial</p> <ul style="list-style-type: none"><input checked="" type="checkbox"/> C01 Aménagement du territoire<input checked="" type="checkbox"/> C02 Restauration<input type="checkbox"/> C03 Aires protégées<input checked="" type="checkbox"/> C04 Conservation et restauration des espèces<input type="checkbox"/> C05 Surexploitation<input type="checkbox"/> C06 Espèces exotiques envahissantes<input checked="" type="checkbox"/> C07 Pollutions<input type="checkbox"/> C08 Changement climatique<input type="checkbox"/> C09 Utilisation durable des espèces sauvages<input type="checkbox"/> C10 Agriculture, Aquaculture, pêche, sylviculture<input type="checkbox"/> C11 Solutions fondées sur la nature	<ul style="list-style-type: none"><input checked="" type="checkbox"/> C12 Nature en ville<input type="checkbox"/> C13 Partage des avantages<input checked="" type="checkbox"/> C14 Politiques publiques<input checked="" type="checkbox"/> C15 Entreprises<input type="checkbox"/> C16 Citoyens<input type="checkbox"/> C17 Biosécurité<input checked="" type="checkbox"/> C18 Incitations<input checked="" type="checkbox"/> C19 Financements<input type="checkbox"/> C20 Mobilisation et renforcement des capacités<input checked="" type="checkbox"/> C21 Connaissance<input type="checkbox"/> C22 Société inclusive<input type="checkbox"/> C23 Égalité femmes/hommes
<p>Public Cible</p> <ul style="list-style-type: none"><input checked="" type="checkbox"/> État<input checked="" type="checkbox"/> Opérateurs de l'État<input checked="" type="checkbox"/> Régions<input checked="" type="checkbox"/> Départements<input checked="" type="checkbox"/> EPCI<input checked="" type="checkbox"/> Communes<input type="checkbox"/> Entreprises<input type="checkbox"/> Acteurs financiers<input type="checkbox"/> Associations et fédérations<input type="checkbox"/> Citoyens	<p>Milieux</p> <ul style="list-style-type: none"><input type="checkbox"/> Mers et océans<input checked="" type="checkbox"/> Littoral et zones côtières<input checked="" type="checkbox"/> Eau douce<input type="checkbox"/> Montagne<input checked="" type="checkbox"/> Forêts<input checked="" type="checkbox"/> Milieu urbain<input checked="" type="checkbox"/> Milieu agricole<input checked="" type="checkbox"/> Zones humides<input checked="" type="checkbox"/> Sols	<p>Outre-mer</p> <ul style="list-style-type: none"><input checked="" type="checkbox"/> Oui<input type="checkbox"/> Non <p>Ministères et opérateurs</p> <p>MTECT - DHUP - DGITM - DGPR - DGEC - DGAC</p> <p>MASA</p> <p>MESR</p> <p>MOM</p> <p>OFB</p> <p>Agences de l'eau</p> <p>PatriNat, centre d'expertise et de données sur le patrimoine naturel</p> <p>INRAE</p> <p>Cerema</p> <p>ADEME</p> <p>AFAC</p>



ACTIONS	2023	2024	2025	2026	2027	2028	2029	2030
Action 1 Déployer la résorption des discontinuités en lien avec les collectivités	Points noirs prioritaires listés par Région + Résorption des points noirs prioritaires.		Résorption des points noirs prioritaires.					100 % des points noirs prioritaires sont résorbés.
Action 2 Se doter d'objectifs chiffrés pour l'indicateur de fragmentation des espaces naturels à l'échelle nationale et par région	Se doter d'objectifs chiffrés pour l'indicateur de fragmentation des espaces naturels à l'échelle nationale et par région + faire progresser cet indicateur pour qu'il intègre les nouveaux jeux de données disponibles autour de la TVB et le rendre plus représentatif encore de la réalité de terrain.		Assurer un suivi de la fragmentation aux différentes échelles du territoire.					
Action 3 Poursuivre la restauration des continuités des cours d'eau		Avoir engagé les travaux sur au moins 50 % des ouvrages prioritaires.			Avoir mis en conformité les 5 000 ouvrages prioritaires.			
Action 4 Rendre la mise en place de trame noire aussi systématique que celles des trames vertes et bleues dans les stratégies territoriales	Déclinaison des objectifs de surfaces ou de linéaires de continuités écologiques nocturnes à préserver ou restaurer aux différentes échelles de territoire. Consolidation du tableau de bord de l'ONB pour rendre compte des efforts des différents acteurs.							Mesure de la luminance zénithale en cœur de nuit avec une cible de -50 % de la pollution lumineuse.

Annexe 4.A2 : Séminaires tenus en 2023 sur les trames émergentes

Date	Cadre/Contexte	Intitulé de l'évènement	Organisateur	Audience
23 Mars 2023	Collaboration avec la Fédération des PNR	Prendre en compte la perception sensorielle des espèces	Fédération des PNR	Tous les PNR intéressés (une trentaine de participants en visio)
4 Avril 2023	Journée d'échange technique du CDR TVB. Suite de la journée « Trame noire » de 2019	Quand la Trame verte et bleue prend de nouvelles couleurs : une opportunité pour une approche élargie des réseaux écologiques ? ¹	OFB	Nationale (150 participants en présentiel + 200 en visio)
20 Juin 2023	16ème édition des Ateliers du Développement Durables des Territoires de l'Union Régionale des Centres Permanents d'Initiatives pour l'Environnement des Pays de la Loire	Trames verte et bleue, brune, noire... Comment les articuler sur ma collectivité pour une meilleure prise en compte des continuités écologiques	CPIE 72	Régionale (100 participants en présentiel)
13 Octobre 2023	Journée technique à destination du réseau associatif et ouverte à toute personne ou structure qui souhaitait en apprendre plus sur les nouvelles trames	Qu'est ce qui se trame en région ? Comprendre les trames écologiques ²	FNE Centre Val de Loire	Régionale (une cinquantaine de participants en présentiel)

¹ <https://www.trameverteetbleue.fr/vie-tvb/groupe-echange-tvb/journee-echanges-quand-trame-verte-bleue-prend-nouvelles-couleurs>

² <https://fne-centrevaldeloire.org/actualites/retour-sur-le-seminaire-qu-est-ce-qui-se-trame-en-region>

RESEARCH ARTICLE

A flashing light may not be that flashy: A systematic review on critical fusion frequencies

Alix Lafitte^{1,2*}, Romain Sordello¹, Marc Legrand^{1,2,3}, Virginie Nicolas^{4,5}, Gaël Obein^{2,6}, Yorick Reyjol¹

1 PatriNat (Office Français de la Biodiversité (OFB), Muséum National d'Histoire Naturelle (MNHN), Centre National de la Recherche Scientifique (CNRS)), Paris, France, **2** Association Française de l'Eclairage (AFE), Paris, France, **3** Université Jean Monnet, Saint-Etienne, France, **4** Association des Concepteurs lumière et Eclairagistes (ACE), Paris, France, **5** Concepto, Arcueil, France, **6** Laboratoire National de métrologie et d'Essais—Conservatoire National des Arts et Métiers (LNE-CNAM), Saint-Denis, France

* alix.lafitte@mnhn.fr



OPEN ACCESS

Citation: Lafitte A, Sordello R, Legrand M, Nicolas V, Obein G, Reyjol Y (2022) A flashing light may not be that flashy: A systematic review on critical fusion frequencies. PLoS ONE 17(12): e0279718. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0279718>

Editor: Christopher Nice, Texas State University, UNITED STATES

Received: May 10, 2022

Accepted: December 13, 2022

Published: December 30, 2022

Peer Review History: PLOS recognizes the benefits of transparency in the peer review process; therefore, we enable the publication of all of the content of peer review and author responses alongside final, published articles. The editorial history of this article is available here: <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0279718>

Copyright: © 2022 Lafitte et al. This is an open access article distributed under the terms of the [Creative Commons Attribution License](https://creativecommons.org/licenses/by/4.0/), which permits unrestricted use, distribution, and reproduction in any medium, provided the original author and source are credited.

Data Availability Statement: All relevant data are within the paper and its [Supporting Information](#) files.

Funding: This research was funded thanks to the support of the AFE (French Association on

Abstract

Background

Light pollution could represent one of the main drivers behind the current biodiversity erosion. While the effects of many light components on biodiversity have already been studied, the influence of flicker remains poorly understood. The determination of the threshold frequency at which a flickering light is perceived as continuous by a species, usually called the Critical Fusion Frequency (CFF), could thus help further identify the impacts of artificial lighting on animals.

Objective

This review aimed at answering the following questions: what is the distribution of CFF between species? Are there differences in how flicker is perceived between taxonomic classes? Which species are more at risk of being impacted by artificial lighting flicker?

Methods

Citations were extracted from three literature databases and were then screened successively on their titles, abstracts and full-texts. Included studies were critically appraised to assess their validity. All relevant data were extracted and analysed to determine the distribution of CFF in the animal kingdom and the influence of experimental designs and species traits on CFF.

Results

At first, 4881 citations were found. Screening and critical appraisal provided 200 CFF values for 156 species. Reported values of CFF varied from a maximum of between 300 Hz and 500 Hz for the beetle *Melanophila acuminata* D. to a mean of 0.57 (\pm 0.08) Hz for the snail

Lighting), the ACE (French Association of Lighting Designers and Lighting Engineers), Citeos and PatriNat (French Office for Biodiversity (OFB) – French National Museum of Natural History (MNHN) – French National Centre for Scientific Research (CNRS)).

Competing interests: The authors have read the journal's policy and declare the following competing interests: Gaël Obein is the president of the AFE (French Lighting Association) and Virginie Nicolas is the president of the ACE (French Association of Lighting Designers and Lighting Engineers).

Lissachatina fulica B. Insects and birds had higher CFF than all other studied taxa. Irrespective of taxon, nocturnal species had lower CFF than diurnal and crepuscular ones.

Conclusions

We identified nine crepuscular and nocturnal species that could be impacted by the potential adverse effects of anthropogenic light flicker. We emphasize that there remains a huge gap in our knowledge of flicker perception by animals, which could potentially be hampering our understanding of its impacts on biodiversity, especially in key taxa like bats, nocturnal birds and insects.

Introduction

We are currently facing a major crisis of biodiversity erosion [1] with species becoming extinct more and more rapidly, notably since the 1990s [2]. Simultaneously, satellite-detectable light has increased by at least 49% between 1992 and 2017, notably due to urbanisation and Light-Emitting Diode (LED) 'rebound effect' [3]. Furthermore, light pollution, generated by anthropogenic light sources, has been identified as one of the main factors behind the current biodiversity erosion [4, 5].

The effects of artificial light at night (ALAN) on species and ecosystems are now more and more acknowledged [6, 7] and have been linked to alteration of physiology, behaviour, reproduction, habitat use, mobility and inter-species relationships [8]. In plants, light pollution can disrupt the phenology and advance the timing of budburst as shown by French-Constant *et al.* (2016) [9]. At higher trophic levels, Owens *et al.* (2020) [10] reported that ALAN may alter insects' spatial distribution and life history, thus representing one of the main anthropogenic drivers behind insect decline. For birds, Dickerson, Hall & Jones (2022) [11] found that ALAN could suppress the nocturnal singing behaviour of the willie wagtail *Rhipidura leucophrys* L. and could be linked to a higher predation risk as individuals would be more easily spotted by predators under lighted conditions. Artificial light can also have adverse effects in aquatic environments and has been linked to reduced fitness in the common clownfish *Amphiprion ocellaris* C. [12]. In addition, ALAN could also have deleterious impacts on ecosystem functioning by, for example, disrupting two key ecosystem processes, namely pollination and seed dispersal [13, 14].

Impacts on biological organisms have been linked to several key components of artificial lighting, such as intensity [15–17], spectral composition [18–20], or temporality [21, 22]. Flicker frequency, another component of lighting [23], can be a consequence of either the alternating nature of power supply (i.e. 50 Hz in Europe and 60 Hz in the United States) or dynamic flashing rates of anthropogenic light sources and could represent a possible additional and significant source of impacts. For instance, Greenwood *et al.* (2004) [24] found a significant behavioural preference for a continuous light compared to a flickering one in the European starling, *Sturnus vulgaris* L. Sautter, Cocchi & Schenk (2008) [25] showed that a 1.5 Hz flickering light could increase the time that rats took to get out of a water labyrinth. Barroso *et al.* (2017) [26] examined the number of captured nocturnal insects between continuous and flickering light sources and found a potential flicker avoidance effect as lowered numbers of Diptera, Hemiptera and Lepidoptera were caught in traps associated with a flickering light. Flicker can also have potential significant effects on human health, as Wilkins *et al.* showed as early as in 1989 [27]. The qualification and quantification of the different impacts of flickering

lights is becoming increasingly important as new technologies such as LEDs now allow for more advanced dynamic lighting to appear, notably concerning shopfronts and ad panels, or the development of traffic-regulated street lamps [7, 23].

Species perception of flicker may depend on their temporal resolution, which can be defined as the ability to resolve rapid movements [28]. Each species is likely to have a different temporal resolution, shaped, among other parameters, by its ecology—e.g. foraging behaviour and habitat [29, 30]. A species temporal resolution can be estimated using Flicker Fusion Frequency (FFF), defined as the threshold frequency at which a flickering light is perceived as continuous [31]. Because FFF values can vary with light intensity, Critical Fusion Frequency (CFF) is defined as the maximum flicker fusion frequency at any light intensity—i.e. the point where any further increase of light intensity does not lead to an increase of FFF [32]. A first step before assessing the impacts of flashing artificial light on animals is to gain better knowledge of variations in CFF across the animal kingdom. To this end, Inger *et al.* (2014) [33] published a set of 93 CFF measurements for 81 species and observed that a substantial amount of animal taxa, and especially birds and insects, were likely to perceive the flicker of a lamp on a 50 Hz or 60 Hz power supply. Healy *et al.* (2013) [34] also compiled a sample of 34 specific CFF values and showed that body mass and metabolic rate were correlated to temporal resolution. Both reviews, while useful, are not based on specific methods of evidence synthesis. The comprehensiveness or the transparency of their search strategy, screening process (inclusion/exclusion decisions of all articles) or data extraction may thus be limited. For decision-makers to be informed in the best possible way and to reach highly beneficial biodiversity protective actions, we argue that a more comprehensive and transparent literature survey is therefore needed [35, 36].

Here, we present a systematic review of animals' critical fusion frequencies, using the method of systematic maps and reviews as recommended by the Collaboration for Environmental Evidence [37]. Systematic reviews are based on standardized protocols that have been developed in the field of ecology over the last few years and have proven very successful to provide strong scientific evidence for practitioners [38–40]. To consolidate the existing knowledge and earlier published reviews, we used a comprehensive search strategy based on several databases and performed a critical analysis of accepted studies in order to assess their susceptibility to bias and to attribute levels of confidence in CFF values. A database was produced, containing all collected CFF values, as well as their associated metadata. Our analysis identified patterns in the distribution of CFF across the animal kingdom, which may notably result from the influence of some species traits. This work focused on wild and domestic animals, excluding humans, and aimed at answering the following questions: what is the distribution of CFF between species? Are there differences in how flicker is perceived between taxonomic classes? Which species are more at risk of being impacted by artificial lighting flicker?

Material & methods

This review, requested by professional lighting associations—i.e. the French Association on Lighting (AFE) and the French Association of Lighting Designers and Lighting Engineers (ACE)—followed the method of systemic review recommended by the Collaboration for Environmental Evidence (CEE) [37] and conformed to ROSES reporting standards [41] (S1 File). Deviations from CEE standards are listed in the section “Review limitations”.

Search for literature

We conducted a search for literature on three accessible databases from the Web of Science platform (Clarivate): Web of Science Core Collection (WOSCC), Biological Abstracts, and

Zoological Records—using the access rights provided by the French National Museum of Natural History (MNHN). These databases were selected because they cover both biology and ecology and because their functionalities enable an advanced search of literature. The WOSCC search included the following citation indexes: SCI–EXPANDED, SSCI, A&HCI, CPCI–S, CPCI–SSH, BKCI–S, BKCI–SSH, ESCI and CCR–EXPANDED. A search string was built with English terms as follows:

```
("fusion frequenc*" OR "flicker threshold$" OR "flicker sensitivit*" OR "flicker detection$" OR "flicker vision$" OR "flicker fusion" OR "flicker frequenc*" OR "temporal sinusoidally-modulated full-field luminance variation$")
```

This search string resulted from an iterative building process achieved by both ecological and physic experts from the MNHN and the National Conservatoire of Arts and Crafts (CNAM) and was used to reach the best comprehensiveness—i.e. the best recovery from a previously established test list of relevant articles. This test list included 60 articles, of which 56 came from Inger *et al.* (2014) [33] and 4 were included by the review team (S3 File). Of these 60 articles, 39 were found in the three databases that we used, providing an 85% comprehensiveness (33/39). The final search was conducted on “Topic” (TS) on 1 February 2021.

Screening process

All citations were exported and screened through a three-stage process: firstly, on titles, then, on abstracts and finally, on full-texts. Each of the three screening stages was based on predefined inclusion/exclusion criteria—i.e. population, exposure and outcome—according to our review questions. Thence, we included all wild and domesticated animal species while excluding humans and other living organisms—e.g. plants, bacteria. Only artificial light sources at all wavelengths and colour temperatures were taken into account, whereas natural light sources or other types of waves like noise were excluded. We retained only citations measuring behavioural or physiological responses.

At the full-text screening stage, some additional criteria that could not be assessed at previous stages were included, regarding the language and the content and type of document. Only articles written in English and French were considered. We acknowledge that only including articles in those two languages constitutes a potential bias to our systematic review but this could not be avoided based on the linguistic competences of the review team. Articles which corresponded only to an abstract were excluded, as well as reviews and studies based strictly on modelling to keep solely studies with real *in-situ* or *ex-situ* collected data. At last, articles dealing with flicker which did not provide any CFF values were also discarded.

Each step of the screening process was performed by two reviewers (ML and RS), in accordance with CEE guidelines [37]. To assess the consistency of the inclusion/exclusion decisions between screeners, a Randolph’s Kappa coefficient was computed on a random set of 5% of all articles to be screened at each step. The process was repeated until reaching a Kappa coefficient value higher than 0.6. In any case, all disagreements were discussed and resolved before beginning the screening process.

Other sources of literature

To complete our search for literature strategy, we retrieved documents from other sources. First, we extracted references identified when carrying out critical appraisal and where CFF data were cited but were not present in our initial corpus [28, 42–45]. Additionally, we included values extracted from the two main previously published reviews on CFF in our corpus [33, 34]. Other relevant articles found by the review team, but not directly found in the three considered databases, were also added to the final corpus. As these articles all dealt with

CFF, they did not go through any screening stage and were directly included in our corpus. A call for literature—and in particular non peer-reviewed articles published in French or in English—was also carried out by sending emails to a group of 40 experts on 12 February 2021. The corresponding documents were screened on full-texts according to the same inclusion/exclusion criteria as described above.

Critical appraisal

All the articles accepted on full-texts were split into studies—a study corresponding to one species and one method—in order to carry out a critical appraisal and assess their validity. First, a test was conducted on a subsample of studies by two reviewers (RS and AL) before critical appraisal was performed by AL for all studies. To define the criteria of this appraisal, a golden standard protocol was firstly determined in the context of an ideal study, supposedly granted with unlimited financing, time and workforce [37]. Six criteria were identified:

- the number of individuals (Replication criterion),
- the number of measures (Repetition criterion),
- the presence of a control (Control criterion); namely a reference electrode in the case of an electroretinogram or a continuous light for a behavioural experiment,
- the randomisation of individuals throughout experimental groups (Randomisation criterion),
- how specimens were handled before the experiment (Population criterion),
- how specimens were exposed to the treatment during the experiment (Exposition criterion).

Each criterion was assigned a ‘high’, ‘medium’ or ‘low’ risk of bias (see [S6 File](#) for details). Finally, an overall risk of bias was assigned for each accepted study:

- ‘high’ for a study with three high-risk-of-bias criteria,
- ‘medium’ for a study which had a medium risk of bias in the replication or control criteria or three medium-risk-of-bias criteria,
- ‘low’ for remaining studies.

We considered a study to be unreliable, and therefore directly excluded it if there was a total absence of replication or control.

Data extraction

Several experimental methodologies have been used in the literature in order to quantify CFF. Electrophysiological protocols are the most frequently used and often involve electroretinograms (ERG) or, alternatively electroencephalograms, which respectively measure the electrical response of the retina and brain to flickering light. Behavioural protocols have also been used and are mainly of two kinds: either a two-alternative forced choice procedure that requires an animal to choose the preferred light source between the flickering one (usually with increasing frequencies) and the continuous one [28]; or optomotor protocols where the nystagmus reflex of the head or eye of an animal is monitored through increasing flicker frequencies [46].

CFF data were extracted by two reviewers (ML and AL). AL checked all the extracted data by ML, which means that half of the corpus was double checked. Also, a test was conducted on a subsample of studies by two reviewers (RS and AL). As our goal was to determine the

maximum CFF at which animals could be impacted, if an article was to test different light intensities, we extracted the maximum CFF recorded by authors. If data were only presented on graphs, we extracted them using WebPlotDigitizer [47]. We also extracted metadata from each study: namely methods, either electrophysiological or behavioural, light sources, light intensities at which CFF were measured. We added a measure of the low, variable or high light exposure levels an animal is likely to experience in natural conditions (following the method from Inger *et al.* (2014) and Healy *et al.* (2013) [33, 34]). Briefly, a nocturnal or deep-sea foraging animal is likely to experience a low exposure to light compared to the high exposure of a diurnal or shallow water foraging animal. Cathemeral and crepuscular animals are considered to be exposed to variable quantities of light. Each species was associated with its taxonomic class [48], its trophic guild—i.e. herbivore, omnivore, carnivore—and a measure of its body size—i.e. very small, small, medium, large, very large. Categories were built thanks to data mainly provided by two available online trait databases [49, 50]. Animals with a body mass inferior to 1 g were arbitrarily considered to be very small, between 1 g and 10^3 g small, between 10^3 g and 10^4 g medium, between 10^4 g and 10^5 g large, and superior to 10^5 g very large. Each study was also assigned its critical appraisal risk of bias.

Statistical analysis

To assess the influence of taxonomic classes, risks of bias, methods, light sources, light exposure levels, body sizes and trophic guilds on CFF, we implemented a linear mixed modelling approach.

Due to high collinearity between our variables, we split our analysis into two linear-mixed effect models (LMM). We first assessed whether CFF varied between taxonomic classes by using a LMM with species as the random term. Using a subset of means, medians, ranges of values, and extrapolated CFF values, we considered 7 sufficiently represented taxonomic classes, which corresponded to 151 CFF values. Model fits (residual vs. fit plots) were visually checked and CFF was square root-transformed to reach the best normality of residuals.

A second more comprehensive LMM was then fitted to assess the influence of risks of bias, methods, light sources, light exposure levels, body sizes and trophic guilds on CFF. This model also had a species random term as well as a taxonomic class random term to account for the non-independence of CFF across species and taxonomic classes. Due to the low availability of data on body masses and trophic guilds for Insecta and Malacostraca, both classes were discarded and the analysis carried out on a subset of 79 CFF values. Like for the first model, CFF was square root-transformed and model fits were visually checked. The most parsimonious model was selected based on the computation of the relative importance (RI) of each variable proposed by De Kort *et al.* (2021) [51].

To assess to what extent variations of CFF were explained by our second model, we computed $R_{\text{GLMM}(m)}^2$, the marginal R^2 representing the variance explained by the fixed effects and $R_{\text{GLMM}(c)}^2$, the conditional R^2 representing the variance explained by both fixed and random effects. All statistical analyses were carried out on R software (version 4.1.2). The LMM was computed with the package 'lmerTest' [52]. The most parsimonious model and R^2 were determined thanks to the package 'MuMIn' [53]. Graphs were customized thanks to the 'ggplot2' package [54].

Results

Screening process

The complete literature screening process is presented on Fig 1. All citations and their inclusion/exclusion on titles, abstracts and full-texts, associated with the reason in case of exclusion, are listed in S4 and S5 Files.

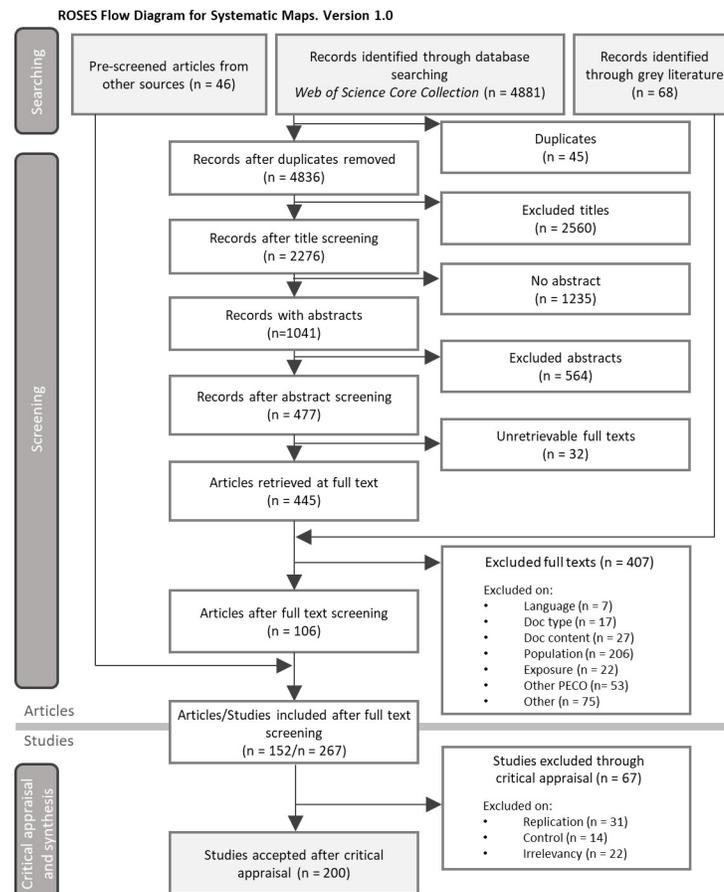


Fig 1. ROSES flow diagram reporting the screening process of the articles and studies of the review [55].

<https://doi.org/10.1371/journal.pone.0279718.g001>

At first, 4881 citations were exported from the three databases and 2276 were selected on titles, among which 1041 had an available abstract. Abstracts screening lead to 477 accepted citations. Among them, 445 full-texts PDF were retrieved, of which 106 were kept after the full-text screening step. Over the whole screening process, 45 citations were identified as duplicates and were removed. Sixty-eight additional records came from our call for grey literature but none passed the full-text screening. Lastly, 46 other articles found by the review team that directly dealt with CFF [28, 33, 34, 42–45], but not directly found in the three considered databases, were added to the final corpus.

Overall, 152 articles were included and were split into 267 studies. After the exclusion of studies without any replication nor control, 200 studies were retained. The critical appraisal step resulted in 8% (16) of studies with a high risk of bias, 78% (155) with a medium risk of bias and 14% (29) with a low risk of bias (S6 File).

Bibliometric results

Accepted articles were published between 1935 and 2020 with a major increase in the mid-1990s with less than 10 articles being published every five years before 1990 to more than 40 between 2015 and 2020 (S11 File). We classified studies' methodology into two groups: electrophysiology (153) and behavioural (47). In the first group, electroretinogram was the most frequently used methodology even if electroencephalograms and other physiological protocols

were also used. For the second group, two-alternative forced choice procedures were more often chosen, followed by optomotor ones. In both types of studies, authors used several types of light sources to produce their stimuli, LED being the most frequently chosen one (79) along with gas discharge lamps (37) and monochromators (33). More rarely, incandescent lamps and monitor screens were also used.

Fifteen taxonomic classes were found. Actinopterygii was the most represented taxon with more than 44 species being examined, followed by Malacostraca, Mammalia and Insecta with approximately 30 species (S11 File). Aves were studied in 23 species and Elasmobranchii as well as Reptilia were less examined both with 14 species. Only three Cephalaspidomorpha species were studied and, for each of the 7 remaining taxonomic classes, only one study was carried out. Overall, on the 200 CFF values that were observed, 156 different species were recorded. *Mus musculus* L. was the most examined species with 8 occurrences, along with *Gallus gallus* L. (6 studies) and *Rattus norvegicus* B. (6 studies). The vast majority of species (133) were studied only once.

Distribution of CFF values

CFF was more often reported as a mean value (125 studies) but authors also used the range of values, the minimum or maximum, the median value or the extrapolation from their data. Among the 125 mean values, 77 were detailed by a measure of variation, either a standard error (65) or a standard deviation.

Reported values of CFF varied from a maximum of between 300 Hz and 500 Hz for the beetle *Melanophila acuminata* D. [56] to a mean (\pm SD) of 0.57 (\pm 0.08) Hz for the snail *Lissachatina fulica* B. [57].

Some commonly used light technologies such as LED or gas discharge (e.g. High Pressure Sodium) lamps may produce a flickering effect at a frequency of 100 Hz due to the 50 Hz electrical supply in Europe. For this reason, we considered a 100 Hz CFF threshold to identify species that might perceive ALAN's flicker in real *in-situ* conditions, outside at night. When only considering species living under low and variable light exposure levels, seven insects and two fish species among three taxonomic classes, namely Insecta, Aves, and Actinopterygii, had CFF higher than this threshold (Fig 2).

Effects of taxonomy, experimental design characteristics and selected life history traits on CFF

The first LMM testing only for CFF variability between taxonomic classes, namely Insecta, Aves, Actinopterygii, Elasmobranchii, Malacostraca, Mammalia and Reptilia, was fitted on a subset of 123 species and 151 comparable CFF values. The effect of taxonomic classes was found to be highly significant (F-value = 28.11, df = 6, p-value < 0.001). Over the 7 taxonomic classes, Insecta had significantly higher CFF than Aves (p-value = 0.001), with respectively 150.6 (\pm 88.2) Hz and 89.4 (\pm 29.2) Hz. Both classes had also significantly greater CFF than the other five taxa (p-value < 0.007). Actinopterygii, Reptilia and Mammalia had similar CFF with respectively 51.5 (\pm 23.2) Hz, 45.0 (\pm 18.2) Hz and 41.6 (\pm 20.0) Hz. Even if not consistently significant, CFF from Malacostraca and Elasmobranchii were inferior with 27.2 (\pm 13.7) Hz and 26.6 (\pm 12.5) Hz (for all other comparisons between taxonomic classes see Fig 3 and Table 1).

The second model was fitted on a subset of 79 CFF values. The most parsimonious model only comprised the two fixed effects critical appraisal and light exposure levels (S11 File), which were both significant (F-value = 3.52, df = 2, p-value = 0.04; F-value = 11.74, df = 2, p-value < 0.001). Even though the majority of the variations of CFF was explained by random

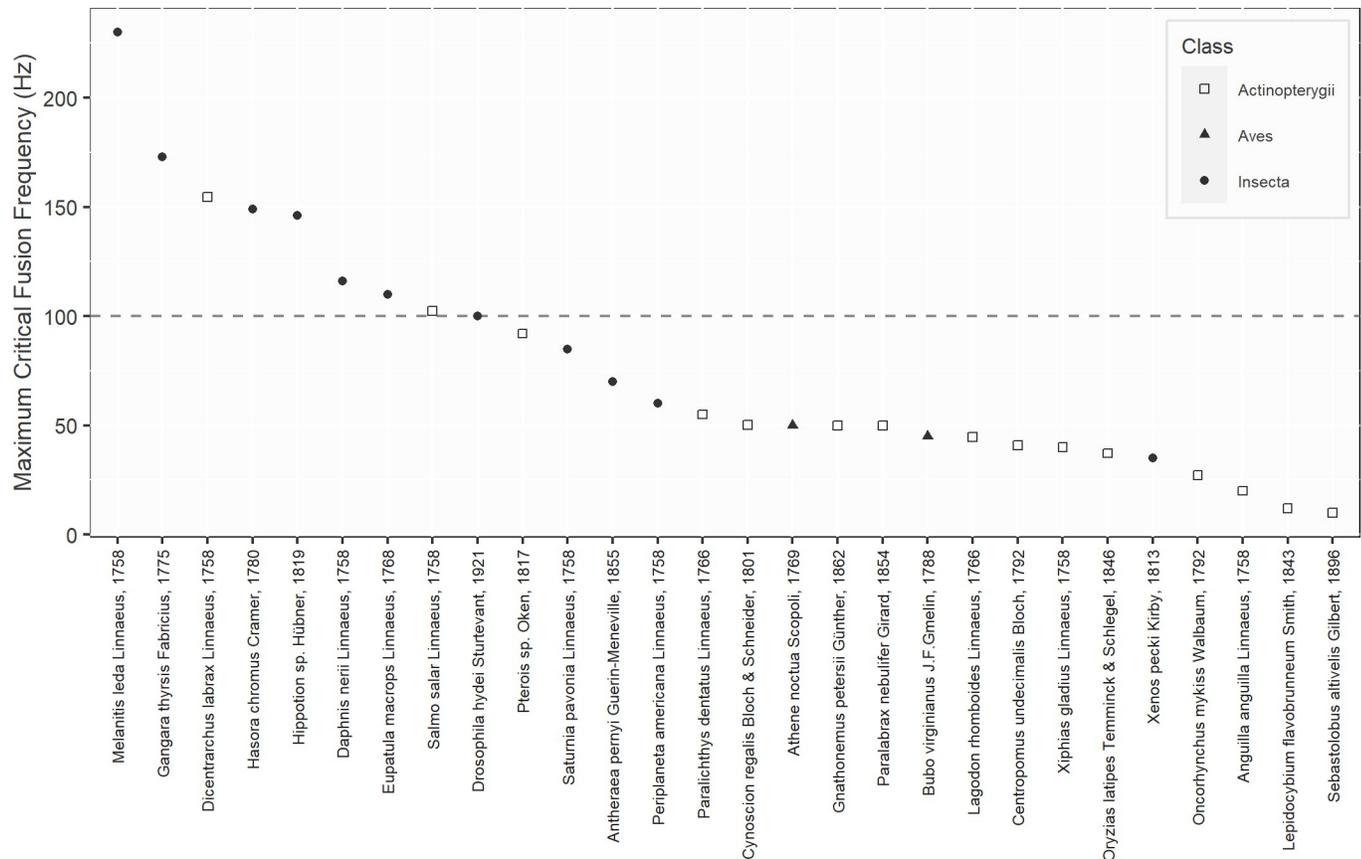


Fig 2. Distribution of maximum Critical Fusion Frequencies (CFF). Only species living under low and variable light exposure levels in Actinopterygii, Aves, and Insecta, the three classes that had species with CFF higher than 100 Hz, are represented. The dashed line represents the flicker frequency of a lamp on a 50 Hz electrical supply—i.e. 100 Hz.

<https://doi.org/10.1371/journal.pone.0279718.g002>

terms, a significant proportion was still explained by the two fixed effects ($R_{GLMM(m)}^2 = 0.28$; $R_{GLMM(c)}^2 = 0.72$). CFF values provided by studies rated with a low risk of bias were significantly higher than those provided by medium risk of bias studies (p-value = 0.01) (Fig 4A). Animals exposed to variable and high levels of light had significantly higher CFF (p-value < 0.001) with a mean of 86.1 (± 30.8) Hz and 65.8 (± 29.5) Hz compared to 33.4 (± 16.9) Hz for animals exposed to low light levels (Fig 4B). Animals exposed to variable levels of light had also significantly higher CFF than those exposed to high light levels (p-value = 0.02).

Discussion

Before the potential effects of flickering light on species can be evaluated, an essential prerequisite is to build a comprehensive knowledge base on CFF values—the latter being a first estimate of flicker perception by animals. We thus aimed at updating previous reviews on CFF [33, 34] by following a more comprehensive and transparent method of systematic reviews preconized by the CEE [37]. We identified that wide gaps of knowledge in CFF values remain to date for numerous taxa (e.g. Amphibia, Arachnida and some aquatic taxa) which should be filled by further experimental investigations.

When comparing our CFF values to those found by Inger *et al.* (2014) [33], the maximum CFF remained the same—i.e. between 300 Hz and 500 Hz for the beetle *Melanophila acuminata* D.—while a lower minimum was found—i.e. 0.57 (± 0.08) Hz for the snail *Lissachatina*

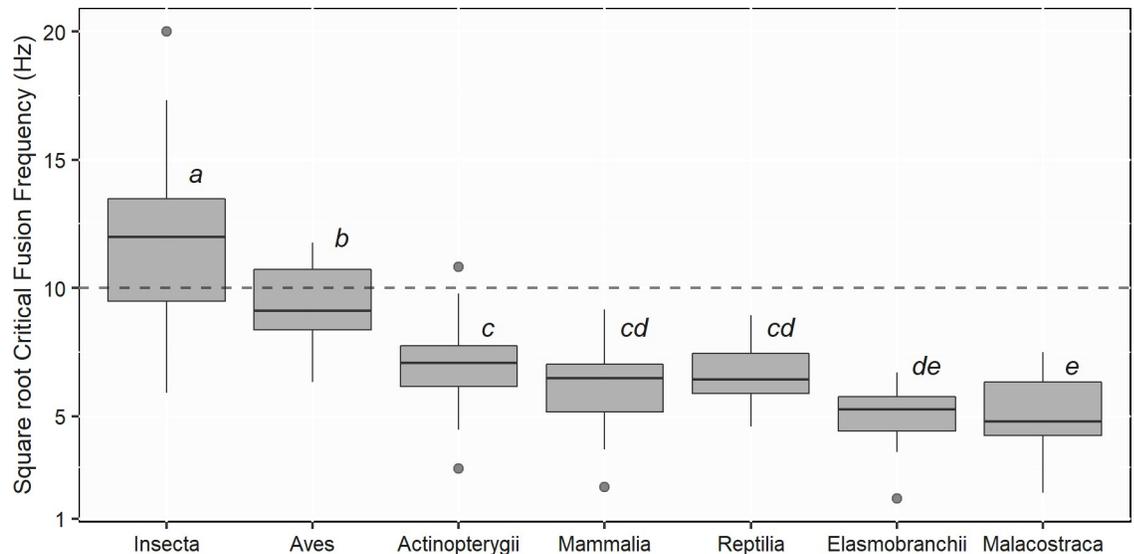


Fig 3. Distribution of square root Critical Fusion Frequencies (CFF) across the most studied taxonomic classes. The dashed line represents the flicker frequency of a lamp on a 50 Hz electrical supply—i.e. 100 Hz. Sample size: Insecta (n = 26), Aves (n = 17), Reptilia (n = 13), Actinopterygii (n = 35), Mammalia (n = 19), Malacostraca (n = 29), Elasmobranchii (n = 12). Linear mixed effect model significant differences (p-value < 0.05) are indicated by the letters above each boxplot.

<https://doi.org/10.1371/journal.pone.0279718.g003>

fulica B.—which can be explained by the more extensive literature search strategy carried out here. Even though Hammer *et al.* (2001) [56] acknowledged that their measure of CFF from *M. acuminata*'s pit organ was not accurate, those two upper and lower boundaries for CFF have not been challenged for nearly 20 years. Thus, we can hypothesise that they represent solid limit frequencies within the animal kingdom.

When fitting similar models as Inger *et al.* (2014) [33] on our broader set of species, the similar overall results were observed in the present study: neither the methodology, electrophysiological or behavioural, nor the light source significantly explained differences in CFF, while taxonomic classes and light exposure levels did. Insecta had the greatest CFF followed by Aves, both of which had significantly higher CFF than the ones observed for all other classes. The ability to fly, which many birds and insects have, could explain their high critical

Table 1. Linear-mixed models (LMM) results testing for differences of Critical Fusion Frequencies (CFF) between the most studied taxonomic classes.

	Insecta		Aves		Reptilia		Actinopterygii		Mammalia		Elasmobranchii		Malacostraca	
	p-value		p-value		p-value		p-value		p-value		p-value		p-value	
Insecta	-		1.44E-3	**	4.87E-11	***	1.31E-13	***	9.82E-8	***	7.37E-16	***	4.49E-20	***
Aves			-		7.04E-4	***	8.90E-4	***	6.66E-3	**	3.61E-7	***	1.09E-8	***
Reptilia					-		0.46		0.82		0.05		0.03	*
Actinopterygii							-		0.73		2.80E-3	**	3.19E-4	***
Mammalia									-		0.06		0.04	*
Elasmobranchii											-		0.99	
Malacostraca													-	

Significant differences are indicated as follows:

*** p-value < 0.001,

** p-value < 0.01,

* p-value < 0.05.

<https://doi.org/10.1371/journal.pone.0279718.t001>

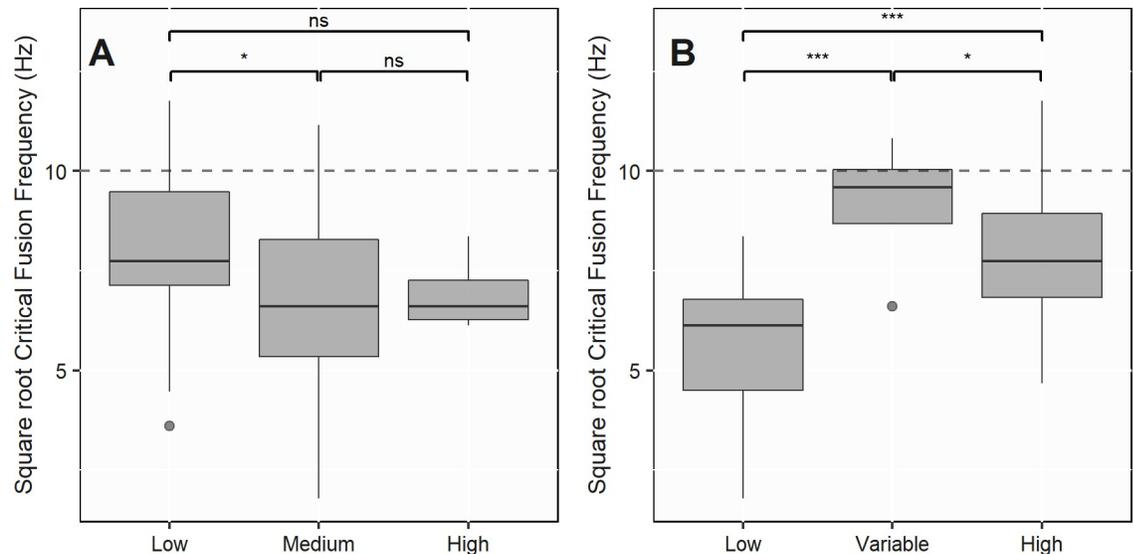


Fig 4. Square root Critical Fusion Frequencies (CFF) for (A) low, medium and high risks of bias and for (B) low, variable and high light exposure levels. The dashed line represents the flicker frequency of a lamp on a 50 Hz electrical supply—i.e. 100 Hz. Sample size: (A) Low (n = 20), Medium (n = 55), High (n = 4); (B) Low (n = 30), Variable (n = 4), High (n = 45). Linear mixed effect model differences are indicated as follows: *** p-value < 0.001, ** p-value < 0.01, * p-value < 0.05, ns non significant.

<https://doi.org/10.1371/journal.pone.0279718.g004>

fusion frequencies since fast visual systems may be required to accomplish accurate manoeuvres and possibly avoid collisions [29, 33]. This latter finding is also interesting when considering the current decline of insect populations [58, 59] of which ALAN, alongside the loss of natural habitats and the use of pesticides [60], may be one of the main drivers [4, 5]. We can, therefore, hypothesise that flicker might represent a meaningful component of light pollution, along with intensity, spectral composition and temporality.

Even though we were not able to show any significant effect of trophic guilds on CFF with our model, the prey-predator relationship and its impact on CFF have already been discussed extensively in the literature. Indeed, Potier *et al.* (2019) [28] have linked the temporal resolution, defined as the ability to resolve rapid movements and estimated by the CFF, to the speed of the prey of diurnal raptors. They showed that the peregrine falcon, which hunts birds, had a higher temporal resolution than the Harris's hawk which eats mainly terrestrial mammals. Likewise, in clear water marine habitats, McComb *et al.* (2010) [30] related the higher temporal resolutions of bonnethead sharks to their shallow and bright reef habitats and their fast-moving prey compared to the lower temporal resolution of blacknose sharks, which may forage in deeper and dimmer water environments. Differences in temporal resolutions may even rely on a co-evolutionary relationship between the prey and the predator. Indeed, Boström *et al.* (2016) [29] argued that the high speed of insect prey could represent a major driver of high temporal resolutions in flycatchers, their bird predator, which could, then, drive those of insects further away.

Similar to our examination of trophic guilds, our model did not show any significant effect of body size on CFF. However, one could think that the smaller the animal, the higher the CFF might be (S11 File). Our analysis also showed that nocturnal animals had significantly lower CFF than crepuscular and diurnal ones, which is in line with the often reported trade-off between light sensitivity and temporal resolution—i.e. higher light levels are needed for high rates of sampling [30, 33, 34]. Those two previous results have already been assessed by Healy *et al.* (2013) [34] who demonstrated the correlation between body mass, metabolic rate and

temporal resolution—i.e. small animals with high metabolic rates in high light environments tend to have much higher CFF than large animals with low metabolic rate in darker environments.

One additional result provided by our modelling approach concerns the degree of confidence that should be granted to reported CFF values. Indeed, we found that CFF coming from low risk of bias studies were significantly greater than those from medium risk of bias studies and also possibly high risk of bias studies—the latter being not significant which may be due to the small sample size (only 4 studies). This result shows that, in order to correctly assess a species' CFF, a robust experimental protocol is needed and determines the level of confidence that can be granted to a CFF value. Then, replicating the experiment, repeating the measures, having a clear control, randomising the selection of individuals and appropriately preparing specimens before the experiment seem to directly influence the accuracy of CFF values. In addition, regarding the exposure criterion, studies experimenting on several increasing light intensities were more usually given low risk of bias than the ones using only one unique light intensity. Indeed, we considered that several increasing light intensities had to be trialled to ensure that a true maximum of FFF (i.e. the CFF) was reached.

The perception of artificial anthropogenic light flicker

Due to the alternating nature of power supply, some anthropogenic light sources may flicker at a frequency of 100 Hz. This flicker has been thoroughly studied in fluorescent lighting [24, 33, 61, 62] but can be found in vapour discharge luminaires as well. While the latter are still used for outdoor lighting, it has hardly ever been the case for fluorescent lighting. Be that as it may, both types are increasingly being replaced by LEDs, that are proving much more energy-efficient. Various LED technologies have been engineered and each one may or may not show a 100-Hz flickering effect depending on the quality of their driver, the electronic component supplying power to the diode, and their dimming technology which relies, in the case of Pulse Width Modulation (PWM) technology, on rapid ON/OFF sequences at varying frequencies (usually 100 Hz–400 Hz) according to the chosen light intensity.

We thus considered the 100-Hz threshold to be relevant in order to assess the potential perception of anthropogenic flicker by animals. By isolating nocturnal and crepuscular animals, we were able to identify seven insects and two fish species which were much more likely to experience adverse effects from artificial light flicker. As we observed important intra-specific variation in CFF, we could also expect that some other species near the 100-Hz threshold were at risk of being impacted. Chatterjee *et al.* (2020) [63] provided the latest data on nocturnal and crepuscular insects CFF and looking at maximum values, they measured CFF of 230 Hz, 173 Hz and 149 Hz, respectively in the crepuscular butterflies *Melanitis leda* L., *Gangara thyrasis* F., *Hasora chromus* C., and 146 Hz, 116 Hz, 110 Hz in the moths *Hippotion* sp. H., *Daphnis nerii* L., and *Eupatula macrops* L., finally covering one of the poorly studied groups that Inger *et al.* (2014) [33] highlighted. Contrary to Inger *et al.* (2014) [33] who argued that the actual perception of flicker by animals should be limited—as they found that only diurnal animals were able to perceive flicker—we identified some crepuscular and nocturnal species that could, in fact, be influenced by flickering ALAN. Nonetheless, the actual perception of flicker—in real *in-situ* conditions—relies on more complex patterns and cannot be deduced solely by comparing species' CFF and light sources flicker frequencies. Indeed, the flicker perception depends also on light intensity and thus indirectly on the distance to the light source, as Inger *et al.* (2014) [33] stated. Flicker from an intense light source would indeed be perceptible from further away, hence the importance of keeping outdoor lighting at low light levels. In addition, the orientation of light sources could also be crucial because, as light emitted horizontally or

worse upwards can be spotted from farther away by animals, its flickering effect could be more perceptible as well.

Eventually, we would like to point out that animals may be subjected to the deleterious effects of flicker even though they cannot perceive it consciously. Indeed, Lu *et al.* (2012) [64] argued that a chromatic flicker at frequencies between 42.5 and 75 Hz, superior to the human CFF and therefore consciously unperceivable, was still able to entail their human subjects' alerting and orienting attentional networks. Even though a first assessment of CFF seems essential, such results could challenge their wider use and justifies the need for a potential future systematic review on the specific matter of the impacts of flashing and flickering light on biodiversity.

Knowledge gaps

As was first noted by Inger *et al.* (2014) [33], this review highlights how an overall lack of data on animals' CFF remains and continues to hamper our understanding of the impacts of anthropogenic lighting on biodiversity. We, thence, reiterate the important need for additional primary research in order to improve our knowledge of CFF in as many species as possible. Indeed, on the millions of species that populate the Earth, just over 150 were studied thus far accounting for only 15 taxonomic classes. This scarcity of data is particularly noticeable in key nocturnal taxa, which are likely to be greatly disturbed by ALAN. As such, the flicker perception of many more nocturnal and crepuscular insect species should be studied as well as those of nocturnal birds and bats, two other groups on which no additional data was retrieved in our systematic review compared to previous reviews [33, 34].

Additionally, based on critical appraisal, we identified that very few studies achieved a low risk of bias according to the criteria defined in this review. For instance, a large number of authors failed to indicate if they had performed any repetition or randomisation. Likewise, very little information was provided on the state of animals prior to the experiments in some studies, which could be an important predictor of an animal's response to light treatments [65]. Too few studies in our corpus used several (or not as many as needed) light intensities in order to reach the true maximum flicker fusion frequency that is the CFF. Some studies could not report true maximum FFF as the highest frequency that their apparatuses could attain was too low for their specimens. In this case, we chose to report the highest FFF the authors could attain as a provisional CFF value. Such values should later be reassessed in order to build a more accurate CFF database. We also advocate the need for a strong and consistent reporting of CFF data. Indeed, accurate values of CFF should absolutely be reported as a mean attached to a measure of variation, which only one third of our studies provided, despite being a basic statistical need. Last but not least, we remind the essential need for replications and controls in order to measure reliable CFF values. Many recent studies have only used one specimen or have failed to report the use of a reference electrode for electroretinograms and had to be excluded after critical appraisal. While we acknowledge the difficulties in collecting and/or training large numbers of individuals, it is nonetheless critical to include measurements of multiple individuals for robust estimates of a species' threshold of flicker perception.

Review limitations

Due to time limitation and financing constraints, we sometimes had to reduce our requirements comparing to CEE guidelines. First, we could not include search engines (e.g. Google Scholar) in our search strategy, nor could we request supplementary databases (e.g. Scopus) which would have probably increased the reliability of our search by increasing the number of test list articles indexed in the requested databases. In addition, after title screening, we had to

set aside citations that did not possess an appended abstract. Indeed, dealing with these citations would have meant searching for the full-texts of these 1235 citations, which represented an additional workload unfeasible within the scope of our project. However, this additional work remains feasible subsequently thanks to the [S7 File](#) which lists these citations without abstract. We also could not exploit the reviews (i.e. articles that might include some CFF values through their full-texts) identified through citation screening—except Inger *et al.* (2014) [33] and Healy *et al.* (2013) [34]—and we then collated them in [S8 File](#) for further exploitation. We are conscious that these shortcomings may lead to an underestimation of the number of identified CFF, which could potentially have been assessed in more species, and could provide less robust data as more values for a given species might have been found. Nevertheless, our database already provides many additional CFF values compared to previously published reviews [33, 34].

Lastly, studies were only critically appraised by one reviewer whereas CEE guidelines call for a double independent assessment by two reviewers. However, we performed a test between two reviewers on a subsample of articles before starting critical appraisal. Accordingly, we could not carry out a double independent data extraction on the whole corpus, as requested by the CEE, and only performed the double independent extraction on one half of the corpus.

Conclusions

This systematic review, based on the method preconized by the CEE, provided a database of 200 critical fusion frequency values for 156 different species. This database complements the existing reviews on CFF by providing a wider range of more confident values. It, then, represents a current and qualitative state of knowledge of flicker perception in the animal kingdom, which could be helpful for scientists and researchers as well as for practitioners, such as lighting managers and designers. Here, we found that the beetle *Melanophila acuminata* D. could perceive the highest flicker frequency among all the recorded species whereas the snail *Lissachatina fulica* B. had the lowest temporal resolution. Insects and birds were the two taxa with the highest CFF. Moreover, nocturnal species had lower CFF than diurnal and crepuscular ones. We observed that some nocturnal and crepuscular insects could potentially perceive the flicker of anthropogenic light sources, which means that they could be subjected to its deleterious adverse effects. We also identified that ensuring the best experimental practices possible when determining CFF is crucial in order to report robust and accurate values of a species threshold of flicker perception. Nevertheless, the number of collected CFF values remains very low in relation to the number of all living animal species. In addition, this lack of data especially concerns key nocturnal taxa like birds and bats that are likely to be exposed to outdoor lighting. Therefore, the results presented here are necessarily provisional. We thus argue that many more species should be pressingly investigated by researchers to improve our knowledge of flicker perception by animals.

Supporting information

S1 File. ROSES reporting standards.

(XLSX)

S2 File. PRISMA checklist.

(PDF)

S3 File. Articles from the test list.

(XLSX)

S4 File. Citation screening.

(XLSX)

S5 File. Citations excluded at full-text.

(XLSX)

S6 File. Studies critical appraisal.

(XLSX)

S7 File. Citations without an abstract.

(XLSX)

S8 File. Reviews identified through screening.

(XLSX)

S9 File. Unobtainable articles at full-text.

(XLSX)

S10 File. CFF dataset.

(XLSX)

S11 File. Statistical analyses results.

(DOCX)

Acknowledgments

We would like to thank Simon Potier who enlightened us about behavioural and optomotor CFF discrimination protocols. We also wish to thank Françoise Viénot, Christophe Martinsons, Jack Falcón, Christian Kerbirou, Léa Mariton and Matthieu Iodice for providing us with literature, as well as Dakis-Yaoba Ouédraogo and Simon Blanchet for their fruitful statistical advice which contributed to substantially improve the quality of our manuscript. At last, we sincerely thank Marie-Pierre Alexandre for her support and advice all along our study.

Author Contributions

Conceptualization: Romain Sordello, Virginie Nicolas, Gaël Obein, Yorick Reyjol.

Data curation: Alix Lafitte, Marc Legrand.

Formal analysis: Alix Lafitte.

Investigation: Alix Lafitte, Romain Sordello, Marc Legrand.

Project administration: Romain Sordello, Yorick Reyjol.

Writing – original draft: Alix Lafitte.

Writing – review & editing: Romain Sordello, Marc Legrand, Virginie Nicolas, Gaël Obein, Yorick Reyjol.

References

1. Intergovernmental Science-Policy Platform on Biodiversity and Ecosystem Services. Summary for policymakers of the IPBES global assessment report on biodiversity and ecosystem services. 2019. Available from: [10.5281/zenodo.3553579](https://zenodo.org/record/3553579)
2. International Union for Conservation of Nature. IUCN Red List 2017–2020 Report. 2021. Available from: https://nc.iucnredlist.org/redlist/resources/files/1630480997-IUCN_RED_LIST_QUADRENNIAL_REPORT_2017-2020.pdf

3. Sánchez de Miguel A, Bennie J, Rosenfeld E, Dzurjak S, Gaston KJ. First Estimation of Global Trends in Nocturnal Power Emissions Reveals Acceleration of Light Pollution. *Remote Sensing*. 2021; 13: 3311. <https://doi.org/10.3390/rs13163311>
4. Hölker F, Wolter C, Perkin EK, Tockner K. Light pollution as a biodiversity threat. *Trends Ecol Evol*. 2010; 25: 681–682. <https://doi.org/10.1016/j.tree.2010.09.007> PMID: 21035893
5. Hölker F, Bolliger J, Davies TW, Giavi S, Jechow A, Kalinkat G, et al. 11 Pressing Research Questions on How Light Pollution Affects Biodiversity. *Front Ecol Evol*. 2021; 9: 767177. <https://doi.org/10.3389/fevo.2021.767177>
6. Davies TW, Smyth T. Why artificial light at night should be a focus for global change research in the 21st century. *Glob Change Biol*. 2018; 24: 872–882. <https://doi.org/10.1111/gcb.13927> PMID: 29124824
7. Falcón J, Torriglia A, Attia D, Viénot F, Gronfier C, Behar-Cohen F, et al. Exposure to Artificial Light at Night and the Consequences for Flora, Fauna, and Ecosystems. *Front Neurosci*. 2020; 14: 602796. <https://doi.org/10.3389/fnins.2020.602796> PMID: 33304237
8. Pérez Vega C, Zielinska-Dabkowska KM, Schroer S, Jechow A, Hölker F. A Systematic Review for Establishing Relevant Environmental Parameters for Urban Lighting: Translating Research into Practice. *Sustainability*. 2022; 14: 1107. <https://doi.org/10.3390/su14031107>
9. French-Constant RH, Somers-Yeates R, Bennie J, Economou T, Hodgson D, Spalding A, et al. Light pollution is associated with earlier tree budburst across the United Kingdom. *Proc R Soc B*. 2016; 283: 20160813. <https://doi.org/10.1098/rspb.2016.0813> PMID: 27358370
10. Owens ACS, Cochard P, Durrant J, Farnworth B, Perkin EK, Seymoure B. Light pollution is a driver of insect declines. *Biological Conservation*. 2020; 241: 108259. <https://doi.org/10.1016/j.biocon.2019.108259>
11. Dickerson AL, Hall ML, Jones TM. The effect of natural and artificial light at night on nocturnal song in the diurnal willie wagtail. *Science of The Total Environment*. 2022; 808: 151986. <https://doi.org/10.1016/j.scitotenv.2021.151986> PMID: 34843784
12. Fobert EK, Burke da Silva K, Swearer SE. Artificial light at night causes reproductive failure in clownfish. *Biol Lett*. 2019; 15: 20190272. <https://doi.org/10.1098/rsbl.2019.0272> PMID: 31288686
13. Knop E, Zoller L, Ryser R, Gerpe C, Hörler M, Fontaine C. Artificial light at night as a new threat to pollination. *Nature*. 2017; 548: 206–209. <https://doi.org/10.1038/nature23288> PMID: 28783730
14. Lewanzik D, Voigt CC. Artificial light puts ecosystem services of frugivorous bats at risk. Pocock M, editor. *J Appl Ecol*. 2014; 51: 388–394. <https://doi.org/10.1111/1365-2664.12206>
15. Gaston KJ, Bennie J, Davies TW, Hopkins J. The ecological impacts of nighttime light pollution: a mechanistic appraisal: Nighttime light pollution. *Biol Rev*. 2013; 88: 912–927. <https://doi.org/10.1111/brv.12036> PMID: 23565807
16. Simons AL, Martin KLM, Longcore T. Determining the Effects of Artificial Light at Night on the Distributions of Western Snowy Plovers (*Charadrius nivosus nivosus*) and California Grunion (*Leuresthes tenuis*) in Southern California. *Journal of Coastal Research*. 2021; 38. <https://doi.org/10.2112/JCOASTRES-D-21-00107.1>
17. Secondi J, Mondy N, Gippet JMW, Touzot M, Gardette V, Guillard L, et al. Artificial light at night alters activity, body mass, and corticosterone level in a tropical anuran. *Behavioral Ecology*. 2021; 32: 932–940. <https://doi.org/10.1093/beheco/arab044>
18. Diamantopoulou C, Christoforou E, Dominoni DM, Kaiserli E, Czyzewski J, Mirzai N, et al. Wavelength-dependent effects of artificial light at night on phytoplankton growth and community structure. *Proc R Soc B*. 2021; 288: 20210525. <https://doi.org/10.1098/rspb.2021.0525> PMID: 34157871
19. Kühne JL, van Grunsven RHA, Jechow A, Hölker F. Impact of Different Wavelengths of Artificial Light at Night on Phototaxis in Aquatic Insects. *Integr Org Biol*. 2021; 61: 1182–1190. <https://doi.org/10.1093/icb/icab149> PMID: 34180520
20. Spoelstra K, van Grunsven RHA, Ramakers JJC, Ferguson KB, Raap T, Donners M, et al. Response of bats to light with different spectra: light-shy and agile bat presence is affected by white and green, but not red light. *Proc R Soc B*. 2017; 284: 20170075. <https://doi.org/10.1098/rspb.2017.0075> PMID: 28566484
21. Azam C, Kerbiriou C, Vernet A, Julien J-F, Bas Y, Plichard L, et al. Is part-night lighting an effective measure to limit the impacts of artificial lighting on bats? *Glob Change Biol*. 2015; 21: 4333–4341. <https://doi.org/10.1111/gcb.13036> PMID: 26179558
22. Day J, Baker J, Schofield H, Mathews F, Gaston KJ. Part-night lighting: implications for bat conservation: Part-night lighting and bats. *Anim Conserv*. 2015; 18: 512–516. <https://doi.org/10.1111/acv.12200>
23. International Commission on Non-Ionizing Radiation Protection. Light-Emitting Diodes (LEDs): Implications for Safety. *Health Physics*. 2020; 118: 549–561. <https://doi.org/10.1097/HP.0000000000001259> PMID: 32251083

24. Greenwood VJ, Smith EL, Goldsmith AR, Cuthill IC, Crisp LH, Walter-Swan MB, et al. Does the flicker frequency of fluorescent lighting affect the welfare of captive European starlings? *Appl Anim Behav Sci*. 2004; 86: 145–159. <https://doi.org/10.1016/j.applanim.2003.11.008>
25. Sautter CS, Cocchi L, Schenk F. Dynamic visual information plays a critical role for spatial navigation in water but not on solid ground. *Behavioural Brain Research*. 2008; 194: 242–245. <https://doi.org/10.1016/j.bbr.2008.07.006> PMID: 18682262
26. Barroso A, Haifig I, Janei V, da Silva I, Dietrich C, Costa-Leonardo A. Effects of flickering light on the attraction of nocturnal insects. *Lighting Res Technol*. 2017; 49: 100–110. <https://doi.org/10.1177/1477153515602143>
27. Wilkins AJ, Nimmo-Smith I, Slater AI, Bedocs L. Fluorescent lighting, headaches and eyestrain. *Lighting Res Technol*. 1989; 21: 11–18. <https://doi.org/10.1177/096032718902100102>
28. Potier S, Lieuvain M, Pfaff M, Kelber A. How fast can raptors see? *Journal of Experimental Biology*. 2019; jeb.209031. <https://doi.org/10.1242/jeb.209031> PMID: 31822552
29. Boström JE, Dimitrova M, Canton C, Håstad O, Qvarnström A, Ödeen A. Ultra-Rapid Vision in Birds. *PLoS ONE*. 2016; 11: e0151099. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0151099> PMID: 26990087
30. McComb DM, Frank TM, Hueter RE, Kajiura SM. Temporal Resolution and Spectral Sensitivity of the Visual System of Three Coastal Shark Species from Different Light Environments. *Physiol Biochem Zool*. 2010; 83: 299–307. <https://doi.org/10.1086/648394> PMID: 20109067
31. Boström JE, Haller NK, Dimitrova M, Ödeen A, Kelber A. The flicker fusion frequency of budgerigars (*Melopsittacus undulatus*) revisited. *J Comp Physiol A*. 2017; 203: 15–22. <https://doi.org/10.1007/s00359-016-1130-z> PMID: 27837238
32. Frank TM. Comparative Study of Temporal Resolution in the Visual Systems of Mesopelagic Crustaceans. *The Biological Bulletin*. 1999; 196: 137–144. <https://doi.org/10.2307/1542559> PMID: 28296477
33. Inger R, Bennie J, Davies TW, Gaston KJ. Potential Biological and Ecological Effects of Flickering Artificial Light. Boyles JG, editor. *PLoS ONE*. 2014; 9: e98631. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0098631> PMID: 24874801
34. Healy K, McNally L, Ruxton GD, Cooper N, Jackson AL. Metabolic rate and body size are linked with perception of temporal information. *Animal Behaviour*. 2013; 86: 685–696. <https://doi.org/10.1016/j.anbehav.2013.06.018> PMID: 24109147
35. Sutherland WJ, Pullin AS, Dolman PM, Knight TM. The need for evidence-based conservation. *Trends Ecol Evol*. 2004; 19: 305–308. <https://doi.org/10.1016/j.tree.2004.03.018> PMID: 16701275
36. Walsh JC, Dicks LV, Sutherland WJ. The effect of scientific evidence on conservation practitioners' management decisions. *Conservation Biology*. 2015; 29: 88–98. <https://doi.org/10.1111/cobi.12370> PMID: 25103469
37. Collaboration for Environmental Evidence. Guidelines and standards for evidence synthesis in environmental management. Version 5.0. In: Pullin AS, Frampton GK, Livoreil B, Petrokofsky G, editors. 2018 [cited 2022 Apr 7]. Available from: <http://www.environmentalevidence.org/information-for-authors>.
38. Berger-Tal O, Greggor AL, Macura B, Adams CA, Blumenthal A, Bouskila A, et al. Systematic reviews and maps as tools for applying behavioral ecology to management and policy. *Behavioral Ecology*. 2019; 30: 1–8. <https://doi.org/10.1093/beheco/ary130>
39. Haddaway NR, Bernes C, Jonsson B-G, Hedlund K. The benefits of systematic mapping to evidence-based environmental management. *Ambio*. 2016; 45: 613–620. <https://doi.org/10.1007/s13280-016-0773-x> PMID: 26984257
40. Dicks LV, Walsh JC, Sutherland WJ. Organising evidence for environmental management decisions: a '4S' hierarchy. *Trends Ecol Evol*. 2014; 29: 607–613. <https://doi.org/10.1016/j.tree.2014.09.004> PMID: 25280588
41. Haddaway N, Macura B, Whaley P, Pullin A. ROSES for Systematic Map Reports. Version 1.0. 2018. <https://doi.org/10.6084/m9.figshare.5897299>
42. Lisney TJ, Rubene D, Rózsa J, Løvlie H, Håstad O, Ödeen A. Behavioural assessment of flicker fusion frequency in chicken *Gallus gallus domesticus*. *Vision Research*. 2011; 51: 1324–1332. <https://doi.org/10.1016/j.visres.2011.04.009> PMID: 21527269
43. Ryan LA, Hemmi JM, Collin SP, Hart NS. Electrophysiological measures of temporal resolution, contrast sensitivity and spatial resolving power in sharks. *J Comp Physiol A*. 2017; 203: 197–210. <https://doi.org/10.1007/s00359-017-1154-z> PMID: 28247014
44. Warrington RE, Hart NS, Potter IC, Collin SP, Hemmi JM. Retinal temporal resolution and contrast sensitivity in the parasitic lamprey *Mordacia mordax* and its non-parasitic derivative *M. praecox*. *Journal of Experimental Biology*. 2017; jeb.150383. <https://doi.org/10.1242/jeb.150383> PMID: 28108670

45. Woo KL, Hunt M, Harper D, Nelson NJ, Daugherty CH, Bell BD. Discrimination of flicker frequency rates in the reptile tuatara (*Sphenodon*). *Naturwissenschaften*. 2009; 96: 415–419. <https://doi.org/10.1007/s00114-008-0491-8> PMID: 19089401
46. Jenssen TA, Swenson B. An ecological correlate of critical flicker-fusion frequencies for some *Anolis* lizards. *Vision Research*. 1974; 14: 965–970. [https://doi.org/10.1016/0042-6989\(74\)90164-3](https://doi.org/10.1016/0042-6989(74)90164-3) PMID: 4432395
47. Rohatgi A. WebPlotDigitizer. Version 4.3. 2020 [cited 2022 Apr 7]. Available from: <https://automeris.io/WebPlotDigitizer>
48. GBIF.org. Global Biodiversity Information Facility Secretariat: GBIF Backbone Taxonomy [Internet]. 2021 [cited 2021 Dec 13]. Available from: <https://doi.org/10.15468/39omei>
49. Myers P, Espinosa R, Parr C, Jones T, Hammond G, Dewey T. The Animal Diversity Web [Internet]. 2022 [cited 2022 Oct 3]. Available from: <https://animaldiversity.org>
50. Froese R, Pauly D. FishBase, World Wide Web electronic publication [Internet]. 2022 [cited 2022 Oct 3]. Available from: www.fishbase.org
51. De Kort H, Prunier JG, Ducatez S, Honnay O, Baguette M, Stevens VM, et al. Life history, climate and biogeography interactively affect worldwide genetic diversity of plant and animal populations. *Nat Commun*. 2021; 12: 516. <https://doi.org/10.1038/s41467-021-20958-2> PMID: 33483517
52. Kuznetsova A, Brockhoff PB, Christensen RHB. lmerTest Package: Tests in Linear Mixed Effects Models. *J Stat Soft*. 2017;82. <https://doi.org/10.18637/jss.v082.i13>
53. Barton K. Model selection and model averaging based on information criteria (AICc and alike). Version 1.46.0. 2022 [cited 2022 Apr 7]. Available from: <http://cran.rproject.org/web/packages/MuMIn/index.html>
54. Wickham H. ggplot2: Elegant Graphics for Data Analysis. 2nd ed. 2016. Cham: Springer International Publishing; Imprint: Springer; 2016. <https://doi.org/10.1007/978-3-319-24277-4>
55. Haddaway N, Macura B, Whaley P, Pullin A. ROSES flow diagram for systematic maps. Version 1.0. 2018. <https://doi.org/10.6084/m9.figshare.6085940>
56. Hammer DX, Schmitz H, Schmitz A, Grady H, Iii R, Welch AJ. Sensitivity threshold and response characteristics of infrared detection in the beetle *Melanophila acuminata* (Coleoptera: Buprestidae). *Comp Biochem Physiol Part A*. 2001; 128: 805–819. [https://doi.org/10.1016/s1095-6433\(00\)00322-6](https://doi.org/10.1016/s1095-6433(00)00322-6) PMID: 11282323
57. Bobkova MV, Tartakovskaya OS, Borissenko SL, Zhukov VV, Meyer-Rochow VB. Restoration of morphological and functional integrity in the regenerating eye of the giant African land snail *Achatina fulica*: Eye regeneration in *Achatina fulica*. *Acta Zoologica*. 2004; 85: 1–14. <https://doi.org/10.1111/j.0001-7272.2004.00152.x>
58. Sánchez-Bayo F, Wyckhuys KAG. Worldwide decline of the entomofauna: A review of its drivers. *Biological Conservation*. 2019; 232: 8–27. <https://doi.org/10.1016/j.biocon.2019.01.020>
59. Tallamy DW, Shriver WG. Are declines in insects and insectivorous birds related? *Ornithological Applications*. 2021;123: duaa059. <https://doi.org/10.1093/ornithapp/duaa059>
60. Spiller KJ, Dettmers R. Evidence for multiple drivers of aerial insectivore declines in North America. *The Condor*. 2019;121: duz010. <https://doi.org/10.1093/condor/duz010>
61. Evans JE, Smith EL, Bennett ATD, Cuthill IC, Buchanan KL. Short-term physiological and behavioural effects of high- versus low-frequency fluorescent light on captive birds. *Animal Behaviour*. 2012; 83: 25–33. <https://doi.org/10.1016/j.anbehav.2011.10.002>
62. Maddocks SA, Goldsmith AR, Cuthill IC. The Influence of Flicker Rate on Plasma Corticosterone Levels of European Starlings, *Sturnus vulgaris*. *Gen Comp Endocrinol*. 2001; 124: 315–320. <https://doi.org/10.1006/gcen.2001.7718> PMID: 11742515
63. Chatterjee P, Mohan U, Krishnan A, Sane SP. Evolutionary constraints on flicker fusion frequency in Lepidoptera. *J Comp Physiol A*. 2020; 206: 671–681. <https://doi.org/10.1007/s00359-020-01429-3> PMID: 32529485
64. Lu S, Cai Y, Shen M, Zhou Y, Han S. Alerting and orienting of attention without visual awareness. *Consciousness and Cognition*. 2012; 21: 928–938. <https://doi.org/10.1016/j.concog.2012.03.012> PMID: 22512841
65. Aulsebrook AE, Jechow A, Krop-Benesch A, Kyba CCM, Longcore T, Perkin EK, et al. Nocturnal lighting in animal research should be replicable and reflect relevant ecological conditions. *Biol Lett*. 2022; 18: 20220035. <https://doi.org/10.1098/rsbl.2022.0035> PMID: 35291885

Does a flashing artificial light have more or conversely less impacts on animals than a continuous one? A systematic review

Alix Lafitte^{1,2}, Romain Sordello¹, Marc Legrand^{1,2,3}, Virginie Nicolas^{4,5}, Gaël Obein^{2,6}, Yorick Reyjol¹

¹ *PatriNat (Office Français de la Biodiversité (OFB)–Muséum National d'Histoire Naturelle (MNHN)), Paris, France*

² *Association Française de l'Eclairage (AFE), Paris, France*

³ *Université Jean Monnet, Saint-Etienne, France*

⁴ *Association des Concepteurs lumière et Eclairagistes (ACE), Paris, France*

⁵ *Concepto, Arcueil, Paris, France*

⁶ *Conservatoire National des Arts et Métiers (Laboratoire National de métrologie et d'Essais (LNE)–CNAM), Saint-Denis, France*

Corresponding author: Alix Lafitte (alix.lafitte@mnhn.fr)

Abstract

Background: Light pollution has been increasingly recognised as a threat to biodiversity, especially with the current expansion of public lighting. Although the impacts of light intensity, spectral composition and temporality are more often studied, another component of light, its flicker frequency, has been largely overlooked. However, flashing light could also have impacts on biodiversity, and especially on animal behaviour and physiology.

Objective: This systematic review aimed at identifying the reported physiological and behavioural impacts of flashing light on animals when compared to continuous light.

Methods: We followed the standards recommended by the Collaboration for Environmental Evidence (CEE) in order to achieve a comprehensive, transparent and replicable systematic review. Citations were primarily extracted from three literature databases and were then screened for relevance successively on their titles, abstracts and full-texts. Retained studies were finally critically appraised to assess their validity and all relevant data were extracted. Only studies which compared a flashing light to a continuous one were included.

Results: At first, we found 19,730 citations. Screening and critical appraisal resulted in 32 accepted articles corresponding to 54 accepted observations—one observation corresponding to one species and one outcome. We collated data on four main taxa: Aves (the most studied one), Actinopterygii, Insecta and Mammalia as well as on plankton.

Conclusions: The impacts of flashing light are currently critically understudied and varied between species and many light specificities (e.g. frequency, wavelength, intensity). Therefore, no definitive conclusions could be drawn for now. Thus, research on flashing light should be pressingly carried out in order to better mitigate the impacts of Artificial Light at Night (ALAN) on wildlife. In the meantime, we would recommend precautionary principles to be applied: flashing lighting should be limited when not deemed essential and flicker frequencies managed to prevent animals from experiencing any potential harm from flashing light.

Key words: Blinking light, critical flicker fusion frequencies, dark infrastructure, dynamic lighting, light emitting diodes, nature, sensory disturbance, vision



Academic editor: Marcus Fritze

Received: 24 February 2023

Accepted: 17 July 2023

Published: 7 December 2023

ZooBank: <https://zoobank.org/D737F861-93EB-42CC-97D1-7E6E2CA35C39>

Citation: Lafitte A, Sordello R, Legrand M, Nicolas V, Obein G, Reyjol Y (2023) Does a flashing artificial light have more or conversely less impacts on animals than a continuous one? A systematic review. *Nature Conservation* 54: 149–177. <https://doi.org/10.3897/natureconservation.54.102614>

Copyright: © Alix Lafitte et al.

This is an open access article distributed under terms of the Creative Commons Attribution License (Attribution 4.0 International – CC BY 4.0).

Introduction

Since the 1990s, species diversity has been decreasing at an accelerating pace (IPBES 2019; IUCN 2021). Among the main drivers affecting biodiversity, land degradation, overexploitation, climate change, chemical pollution and invasive species are now commonly acknowledged as the most impacting ones (IPBES 2019). However, during the last decades, other types of anthropogenic drivers have intensified as well, such as light pollution, which is now considered a serious cause of biodiversity erosion (Hölker et al. 2010, 2021). Indeed, satellite-detectable light has increased by at least 49% between 1992 and 2017, notably due to increased urbanisation and economic growth (Sánchez de Miguel et al. 2021). Simultaneously, Light Emitting Diode (LED) installations have increased, due to their reduced energetic consumption and cost compared to previous technologies such as gas discharge lamps (Zissis et al. 2021), and could lead to a potential 'rebound effect' where more anthropogenic light may end up being emitted (Kyba et al. 2017).

Artificial Light at Night (ALAN) have a wide range of impacts on biodiversity from alterations of an individual's physiology, behaviour and reproduction to ecosystem-wide consequences through impacts on species mobility, relationships and habitat use, threatening community persistence at the landscape level (Falcón et al. 2020; Pérez Vega et al. 2022). These effects of ALAN may depend on several key components of the light source (e.g. intensity, spectral composition, temporality, spatial distribution). For instance, Simons et al. (2021) showed the importance of light intensity on the distribution of runs of the California grunion *Leuresthes tenuis* and roosts of the western snowy plover *Charadrius nivosus* and identified a threshold of 50 mlx to 100 mlx at which the behaviours of both species started to be impacted by ALAN. Increasing intensity levels of ALAN have also been shown to alter cane toads *Rhinella marina* activity patterns and to strongly decrease their corticosterone levels (Secondi et al. 2021). As for ALAN spectral composition, Deichmann et al. (2021) observed an overall significant decrease of insect attraction to filtered-amber LED lamps (deprived in blue spectrum) in a tropical forest environment. Considering the temporality of ALAN, Davies et al. (2017) observed that switching off lighting during periods of low demand while also dimming, was the most promising alternative in order to mitigate the impacts of ALAN on the composition of grassland spider and beetle assemblages. However, on higher levels of the food chain, part-night lighting schemes have been shown to poorly reduce the ecological impacts of ALAN on bats (Azam et al. 2015; Hooker et al. 2022).

Another component of anthropogenic light sources has been largely overlooked despite its potential effects on species: its flicker frequency. Flicker results from the alternating nature of power supply (i.e. 50 Hz in Europe and 60 Hz in the United States) and may usually reach a frequency of 100 Hz (or 120 Hz). All light technologies may be affected by flicker, in particular vapour discharge—such as high-pressure sodium lamps—and LED which are more commonly used as outdoor lighting. Additionally, the expansion of the LED market has also enabled new advanced dynamic lighting to flourish, as exemplified by flashing shop fronts and ad panels or new traffic-regulated street lamps (Falcón et al. 2020; ICNIRP 2020). For the sake of conciseness and clarity and because the difference between flashing and flickering is purely based on how humans perceive flashing light, we will solely use 'flashing' in the rest of the

article. Indeed, in the literature, a low flicker frequency (usually under 10 Hz) is more often called a flashing whereas a higher flicker frequency (usually superior to 100 Hz) is more often called a flicker.

The perception of a flashing light is variable according to the species and depends on a threshold frequency value, called the Critical Fusion Frequency (CFF) (Frank 1999; Boström et al. 2017). To this day, the knowledge of CFF distribution within the animal kingdom is still patchy (Inger et al. 2014). However, Lafitte et al. (2022) recently identified that some animal species, and more especially nocturnal and crepuscular ones, had exceptionally high CFF and could theoretically perceive ALAN as flashing. However, whether they are perceived or not, flashing lights have already been linked to alteration of behaviour and physiology in several species. For instance, Barroso et al. (2015) recorded fewer captured insects at traps lit with a flashing light compared to the ones lit with a continuous one. Greenwood et al. (2004) found that the starling *Sturnus vulgaris* was preferentially attracted to a continuous light source compared to a flashing one. Examining the ocular physiology of guinea pigs exposed to a 1 Hz flashing LED, Zhi et al. (2013) found that a significant myopia had been induced by flashing light after just three weeks of treatment. Flashing has also been linked to potential significant effects on human health such as headaches and eyestrains, as discovered by Wilkins et al. (1989).

Hence, we propose this systematic review which aimed at answering the following question: what are the known physiological and behavioural impacts of flashing artificial light on animals when compared to continuous light? We chose to only consider and report results comparing continuous and flashing lights because we felt they were the only ones to really evaluate the effect of the flashing characteristic of a light stimulus, as opposed to the effect of the light stimulus as a whole. We followed the method recommended by the Collaboration for Environmental Evidence (CEE) (CEE 2018). Adapted to the field of ecology, CEE systematic reviews are based on standardized protocols and provide a transparent, accurate and unbiased reporting of evidence to help practitioners make informed and efficient decisions (Haddaway et al. 2016; Berger-Tal et al. 2019; Pullin et al. 2022). We used a comprehensive search strategy based on several databases and performed a critical analysis of accepted observations in order to judge the level of confidence which could be granted to the reported impacts of flashing light.

Methods

This review followed the method for systemic reviews recommended by the Collaboration for Environmental Evidence (CEE) (CEE 2018) and conformed to ROSES RepORting standards for Systematic Evidence Syntheses (Haddaway et al. 2017) (see Suppl. material 1). The procedure typically includes (i) a literature searching phase, (ii) a screening process related to several eligibility criteria, (iii) a critical appraisal phase during which the susceptibility to bias of each selected article is evaluated and (iv) the extraction of all relevant data in the form of a narrative synthesis. Deviations from CEE standards are listed in the section “Review limitations”.

Search for literature

We carried out a search for literature on three accessible databases from the Web of Science platform (Clarivate): Web of Science Core Collection, Biological

Abstracts, and Zoological Records. These databases were chosen for their functionalities, which enabled an advanced search strategy to be carried out, and because of their wide coverage on biological and ecological matters. For the Web of Science Core Collection search, SCI–EXPANDED, SSCI, A&HCI, CPCI–S, CPCI–SSH, BKCI–S, BKCI–SSH, ESCI and CCR–EXPANDED citation indexes were used. As for Biological Abstracts and Zoological Records, we had access to all indexed databases (respectively 1969–present and 1864–present). In order to achieve the best recovery of citations, several successive search strings were designed by both ecological scientists from the French National Museum of Natural History (MNHN) and physicists from the National Conservatoire of Arts and Crafts (CNAM). Each one was tested for comprehensiveness on a pre-established test list of articles—comprised of 35 articles identified as relevant while scoping the evidence on Web of Science Core Collection and Google scholar at the beginning of the project (see Suppl. material 2)—until the following search string was finally accepted:

((“light* flash*” OR “flicker* light*” OR “blink* light*” OR “light* strob*” OR “strob* light*” OR “light* wink*” OR “light* puls*” OR “puls* light*” OR “intermittent* light*” OR “dynamic* light*” OR “light*dim*” OR “dim* light*” OR “discontinuous light” OR “dynamic illumination” OR “flash rate” OR “change\$ of light*”) AND (ecolog* OR biodiversity OR ecosystem\$ OR species OR vertebrate\$ OR mammal\$ OR reptile\$ OR amphibian\$ OR bird\$ OR fish* OR invertebrate\$ OR arthropod\$ OR insect\$ OR arachnid\$ OR crustacean\$ OR centipede\$ OR animal\$ OR plant\$* OR bacteri* OR microorganism*)).

The search was then conducted on “Topic” (TS) on 1 February 2021 and reached a comprehensiveness of 86%, corresponding to the percentage of articles from the test list retrieved by the search string.

Screening process and eligibility criteria

Following CEE guidelines for systematic reviews (CEE 2018), a three-stage screening process was carried out on all citations to select only those relevant to our question, starting with titles, then abstracts and finally full-texts. Citation eligibility screening relied on Population–Exposure–Comparator–Outcome (PECO) criteria. At title and abstract screening stages, only restricted Population and Exposure criteria were considered due to the limited amount of available information (Table 1).

At the full-text screening stage, these Population and Exposure criteria were further refined (Table 2). Indeed, while our first aim was to assess the effects of flashing light on biodiversity as a whole, we had to limit the scope of this systematic review due to the high volume of literature retrieved by the search string

Table 1. List of eligibility criteria at title and abstract screening stages.

	Include	Exclude
Population	- All wild and domesticated species in all types of ecosystems (e.g. animals, fungi, plants, micro-organisms)	- Humans - Isolated organs (except those from the visual pathway, optical nerve and/or pineal gland)
Exposure	- Artificial flashing light sources at all wavelengths and correlated colour temperatures	- Natural (e.g. lightning) or unknown light sources

and thus, of accepted citations after title and abstract screening. As such, we decided to only keep alive and conscious wild animals while domesticated, dead (or animal parts) and anaesthetised animals were excluded—the generalisability of their results was considered too low for our review objectives. Plants, fungi and micro-organisms were discarded as well. In addition, Comparator–Outcome inclusion/exclusion criteria as well as language, document type and document content criteria were assessed as well. Only articles comparing a continuous light source to a flashing one were included as we considered that they were the only ones to really assess the sole effect of the flashing characteristic of a light stimulus as opposed to the effect of the light stimulus as a whole. Articles only comparing the obscurity (no light) to a flashing light source or comparing several flicker frequencies were thus excluded. Ideally, the flashing characteristic of light would be the only varying factor between the control and the exposed groups but the presence of confounding factors (e.g. type of light source, spectral composition, temporality) was not considered as an exclusion criteria and was further assessed during critical appraisal (see section ‘Critical appraisal’). Only studies published in English and/or French were retained in this systematic review in respect to the competences of the review team. Articles without an appended abstract were not screened due to their high number and because of time limitations.

Screening was carried out by at least two reviewers: ML and RS for titles, ML, RS and YR for abstracts, ML, RS and AL for full-texts. For title and abstract screening, a Randolph’s Kappa coefficient was computed on a random sample of 5% of all articles in order to assess the consistency of the inclusion/exclusion decisions between screeners. This process was repeated until reaching a Kappa coefficient value higher than 0.6, usually considered sufficient (Adams et al. 2019; Ghordouei Milan et al. 2022). All disagreements between reviewers were discussed before beginning the screening process to resolve any differences in the understanding of eligibility criteria. To prevent any conflicts of interest, special care was taken, at each stage of the screening process, to ensure that no reviewer would screen articles they co-authored.

Table 2. List of eligibility criteria at the full-text screening stage.

	Include	Exclude
Population	- All wild animal species in all types of ecosystems	- Domesticated animals
	- Alive specimens	- Humans, plants, fungi and micro-organisms
	- Conscious specimens	- Dead specimens and therefore isolated organs, tissues or cells - Anaesthetised specimens
Exposure	- Artificial flashing light sources at all wavelengths and correlated colour temperatures	- Natural or unknown light sources
	- Short-lived flashing patterns	- Very slow flashing light patterns spreading on possibly several hours (e.g. circadian patterns)
Comparator	- Studies comparing a continuous light source to a flashing one	- Studies only comparing the obscurity (no light) to a flashing light source
		- Studies comparing several flicker frequencies
Outcome	- Physiological and/or behavioural responses	
Language	- Articles written in English and/or French	
Document type	- Journal article, book chapter, technical report, Ph.D. or M.Sc. theses	
Document content	- Primary research articles	- Reviews and meta-analyses, modelling studies without experimental data

Other sources of literature

A call for literature—and in particular non peer-reviewed articles published in French and/or English—was also carried out by contacting a group of 40 experts on 12 February 2021. Indeed, as there exists a publication bias where only significant results may be accepted for publication, the CEE advocates for grey literature to be included in the literature search of systematic reviews to limit the risk of overestimating the effect of the exposure on the studied population (Haddaway and Bayliss 2015; CEE 2018).

Other sources of literature were added to improve the comprehensiveness of our search. First, we included references dealing with flashing light coming from Adams et al. (2019, 2021), who recently published a systematic map on the effects of artificial light on bird populations. Additionally, some other articles on the impacts of flashing light on animals identified by the review team but not directly extracted from the three considered databases were also included. All corresponding documents were screened on their full-texts according to the same inclusion/exclusion criteria as described above.

Critical appraisal

Critical appraisal is one of the defining stages of systematic reviews, albeit it remains rarely performed in environmental evidence syntheses (Stanhope and Weinstein 2022). Its aim is to assess the extent of systematic error that can be found in primary research articles included in the systematic review. Systematic error is usually estimated thanks to pre-built and objective risk of bias criteria (see below in the context of this review) and may lead to the exclusion of research considered as highly susceptible to bias.

Accepted articles after screening stages were split into observations, an observation corresponding to one species and one outcome, in order to carry out a critical appraisal and assess the validity of each single observation for a given article—e.g. an article analysing two responses of three different species would be split into six observations which would then be critically appraised individually. A test was conducted on a subsample of observations by two reviewers (RS and AL), then critical appraisal was performed by AL for all observations. To prevent any conflicts of interest, special care was taken to ensure that no reviewer would critically appraise articles they co-authored.

When hypothesizing a 'gold standard protocol', carried out in the context of an ideal and quasi-perfect study supposedly granted with unlimited financing, time and workforce (CEE 2018), we were able to identify six risks of bias criteria to evaluate the validity of each observation:

- the type of experimental design (Control criterion),
- the number of individuals (Replication criterion),
- the number of measures (Repetition criterion),
- the randomisation of individuals throughout experimental groups (Randomisation criterion),
- if individuals really perceived the exposure to flashing light (i.e. flicker frequency higher than their CFF) (Exposure criterion),

- if confounding factors have been accounted for (Confounding factors criterion),
- if any other risk of bias was detected (Other bias criterion).

Each of these criteria was assigned a 'high', 'medium' or 'low' risk of bias (see Suppl. material 7 for details). Finally, for each accepted observation, an overall risk of bias was attributed:

- 'high' for an observation which had a high risk of bias in the control or replication criteria or more than two high risks of bias criteria,
- 'medium' for an observation which had a medium risk of bias in the control or replication criteria or more than two medium risks of bias criteria,
- 'low' for remaining observations.

We considered an observation to be unreliable in the total absence of control or replication, therefore resulting in its exclusion. However, due to expected in-situ experimenting challenges and because we wanted to ensure the best comprehensiveness of study designs, in-situ observations with only one experimental site (but several replicates) were still kept but were given a high risk of bias in the Replication criterion.

Data extraction

Data on the influence of flashing light for a particular species or taxa were extracted by one reviewer (AL) although a test was first conducted on a subsample of observations by two reviewers (RS and AL) to assess agreement between reviewers. Metadata were also extracted for each observation, namely locations, specificities of population (age, sex) and light sources (type, wavelength, power, luminance, correlated colour temperatures and flicker frequency) as well as outcomes (e.g. behaviour, weight, mortality). Each species was associated with its taxonomic class and name updated with the latest taxonomy (GBIF 2021). Critical appraisal risks of bias were also appended to each observation included in the database.

Data synthesis and presentation

Accepted observations are described in an exhaustive narrative synthesis (see Suppl. material 9) and are arranged by subgroups based on taxa, outcomes and risks of bias. All statistical analyses were carried out on the R software (November 2021, version 4.1.2) and graphs were customized thanks to the 'ggplot2' package (Wickham 2016).

Results

Screening process and critical appraisal

A total number of 19,730 citations were extracted from the three databases from which 5,253 citations were kept after title screening. Among them, 2,145 citations had no indexed abstracts and were discarded. After abstract

screening, 2,594 citations were kept. With the addition of 68 citations identified through the call for grey literature and 63 identified by the review team, 2,130 PDFs were successfully retrieved and screened on full-texts. The screening process resulted in 32 accepted articles (see Suppl. material 3 for inclusions/exclusions on titles, abstracts and full-texts, Suppl. material 4 for full-text reasons for exclusion and Suppl. material 6 for unobtainable full-texts).

All 32 articles accepted after the screening process were then split into 62 observations—an observation corresponding to one species and one outcome—and subjected to critical appraisal. Among them, 54 observations were accepted on which 22.2% (12 observations) were rated with a high, 70.4% (38 observations) with a medium and 7.4% (4 observations) with a low risk of bias (see Suppl. material 7). Complete screening and critical appraisal processes are presented on Fig. 1.

Bibliometric results

Year of publication

The earliest accepted observations were published in 1972. However, this research subject boomed at the start of the 2000s and the vast majority of observations (51 observations) were investigated between 2000 and 2020, with a slight increase over time (see Suppl. material 9).

Literature sources

The majority of accepted observations came from our search on Web of Science Core Collection database (32 observations) while 10 were provided thanks to the work carried out during Lafitte et al. (2022)'s systematic review on CFF, 8 were extracted thanks to Adams et al.'s systematic map on the effect of ALAN on birds (Adams et al. 2019, 2021), three were identified by the review team and finally one was provided thanks to the call for grey literature. No observations from Zoological Records or Biological Abstracts databases were accepted in the end.

Observation location

The United States (US) is the primary research location with 22 observations, followed by the United Kingdom (11 observations), Canada (6 observations) and Germany (4 observations). The 11 remaining observations were conducted either in Egypt, Switzerland, Israel, Japan, Taiwan and Brazil, as well as one joint experimental observation carried out between the US and Israel (Fig. 2 and Suppl. material 9).

Type of light source exposures

Most of the 54 observations used LED (17 observations), 11 used gas discharge lamps and three used incandescent bulbs. Experiments were also carried out thanks to lasers (3 observations), a video projector (1 observation) or a monitor screen (1 observation). Sometimes, several light sources were used at the same time: for instance, LED and gas discharge (4 observations), LED

ROSES Flow Diagram for Systematic Maps. Version 1.0

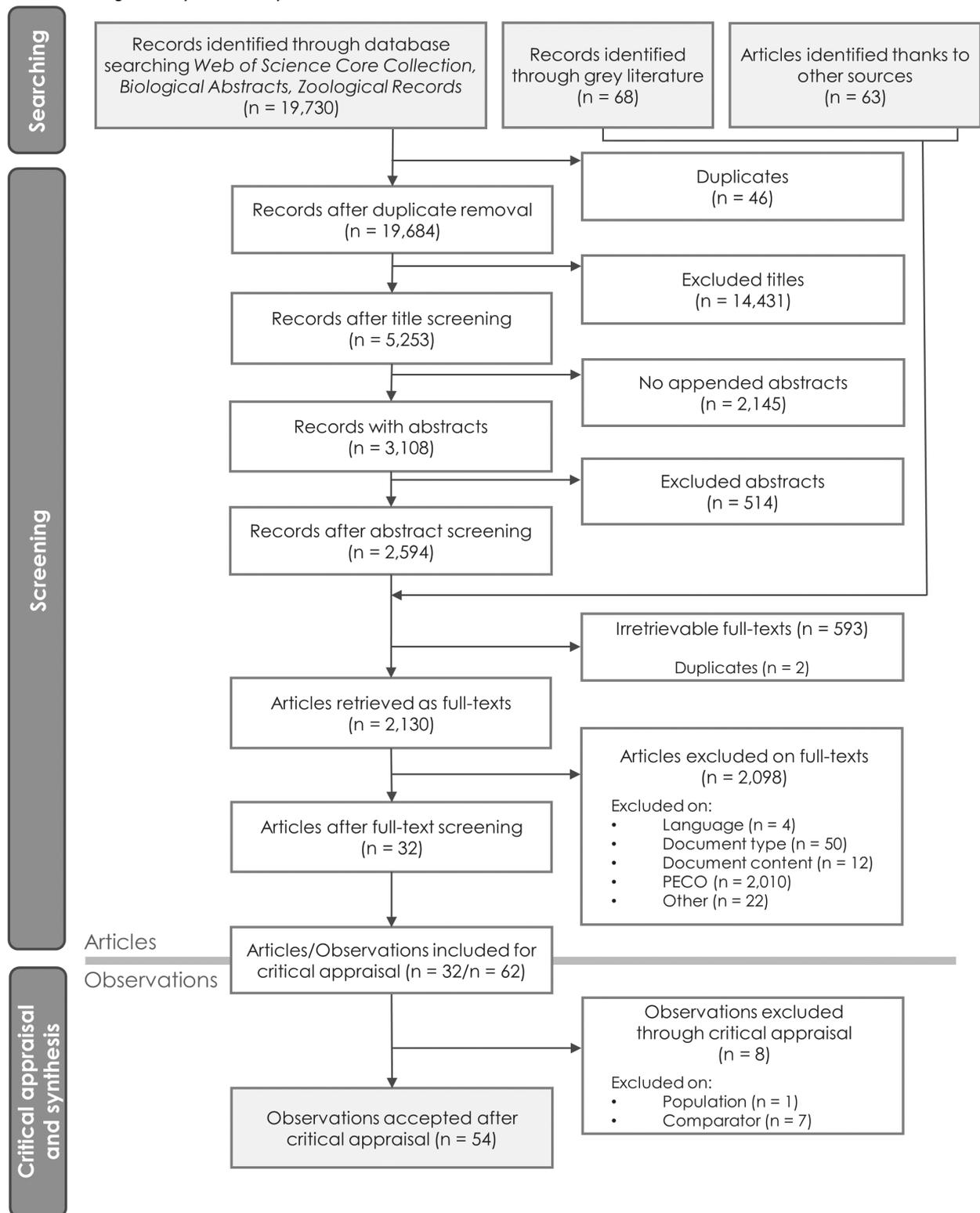


Figure 1. ROSES flow diagram reporting the screening process of articles and observations included in the review. (Haddaway et al. 2018). 'PECO' stands for Population–Exposure–Comparator–Outcome eligibility criteria.

and incandescent (3 observations). In some cases, the light source was not sufficiently reported which resulted in some observations having an unclear light source appended to them (see Suppl. material 9).

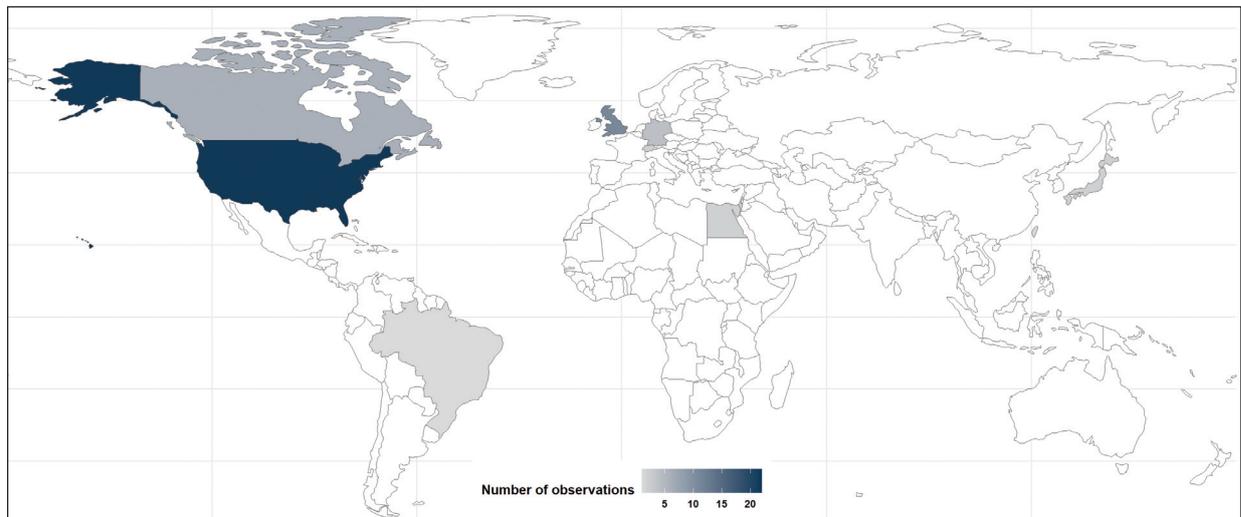


Figure 2. World map showing the number of included observations by country. The joint Israel/United States observation is not shown.

Studied taxa

Data on the four main taxonomic classes Aves (28 observations), Actinopterygii (10 observations), Insecta (8 observations) and Mammalia (6 observations) were collated (Fig. 3A). Additionally, two observations investigated the effects of flashing light on plankton (notably on Malacostraca and Polychaeta larvae). While a fraction of observations was conducted in-situ (18 observations), 70% of observations (36 observations) were carried out in laboratories. The starling *S. vulgaris* was the most investigated species with 13 observations (Fig. 3B), followed by the brown-headed cowbird *Molothrus ater* (4 observations) and the cat flea *Ctenocephalides felis* (3 observations). All other species or taxa were only studied once or twice.

Measured outcomes

In the vast majority of cases, observations measured the effects of flashing light on animals' behaviour (Fig. 4). Phototactic behaviour—i.e. the attraction of animals to flashing light when compared to a continuous one (or which should be perceived as continuous based on their CFF)—was mostly investigated (33 observations), but activity level (6 observations) and other types of behavioural responses such as disorientation, feeding, aggression (6 observations) were also assessed. Observations on the physiological responses of animals exposed to flashing light were also collected albeit more sparsely. Cortisol levels were studied four times while haematocrit, memory, neuronal activity, ocular physiology and weight were studied once each.

The impacts of artificial flashing light

Before reading the following results, the reader has to be reminded that only observations comparing a flashing light to a continuous one were included; all other comparisons were not reported in this review—e.g. obscurity compared to flashing light or comparing several flicker frequencies.

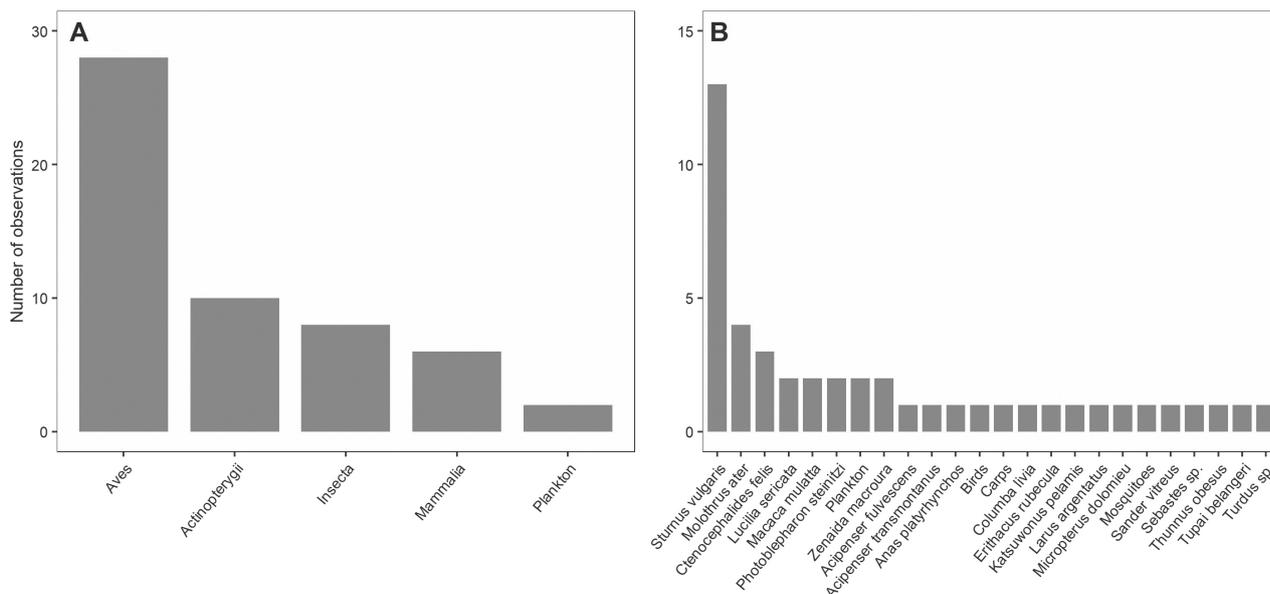


Figure 3. Proportion of included observations by taxa **A** total number of included observations by taxonomic classes and **B** number of included observations by detailed taxa.

	 Aves			 Actinopterygii			 Insecta		 Mammalia		 Plankton
Types of outcome	L	M	H	L	M	H	M	H	M	H	M
Phototactic behaviour	3	9	2	•	7	1	4	4	1	•	2
Activity level	•	•	3	1	•	•	•	•	2	•	•
Behaviour	•	4	•	•	1	•	•	•	•	1	•
Cortisol level	•	4	•	•	•	•	•	•	•	•	•
Haematocrit	•	1	•	•	•	•	•	•	•	•	•
Memory	•	1	•	•	•	•	•	•	•	•	•
Neuronal activity	•	•	•	•	•	•	•	•	•	1	•
Ocular physiology	•	•	•	•	•	•	•	•	1	•	•
Weight	•	1	•	•	•	•	•	•	•	•	•

Figure 4. Summary of the number of observations by outcomes and risks of bias for all taxa. ‘L’ low risk of bias, ‘M’ medium risk of bias, ‘H’ high risk of bias, ‘•’ no data.

Taking the example of phototactic behaviour, the most studied outcome with 33 observations (60% of the corpus), a clear and definitive conclusion on the effects of flashing light remains hard to draw (Fig. 5)—even though one could argue that flashing light might be as attractive as continuous light, or even slightly less so. Overall, the impacts of flashing light are highly variable according to taxa (Fig. 6) as well as light parameters.

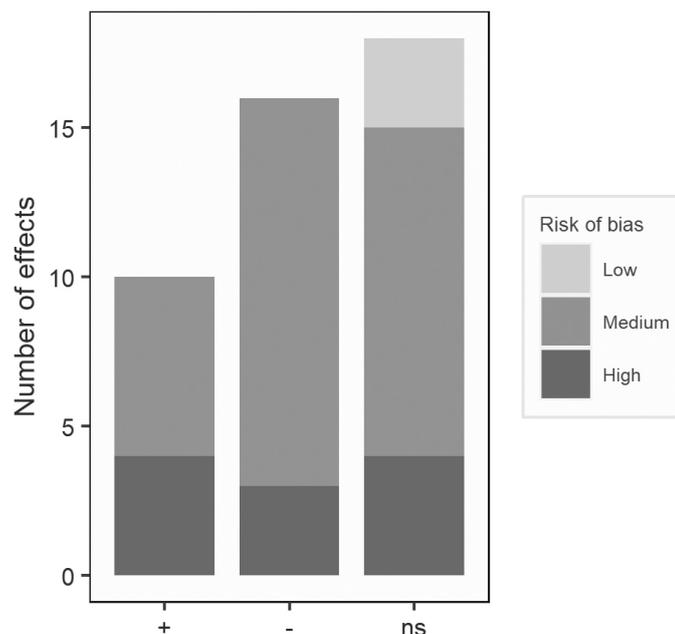


Figure 5. Number of reported effects for the outcome phototactic behaviour. ‘+’ animals are more attracted to a flashing light than a continuous one, ‘-’ animals are less attracted to a flashing light than a continuous one, ‘ns’ no significant effect. Sample size: Aves (n = 14 observations), Actinopterygii (n = 8), Insecta (n = 8), Mammalia (n = 1), Plankton (n = 2). As directions of effects are not homogeneous between the different types of reported outcomes, we decided to only show the number of effects for phototactic behaviour, the most studied outcome which accounts for 60% of the corpus with 33 observations.

	 Aves			 Actinopterygii			 Insecta		 Mammalia		 Plankton
Types of outcome	L	M	H	L	M	H	M	H	M	H	M
Phototactic behaviour	ns	+ - ns	- ns	•	+ - ns	ns	+ - ns	+ - ns	ns	•	ns
Activity level	•	•	+ ns	+ ns	•	•	•	•	ns	•	•
Behaviour	•	+ - ns	•	•	+ - ns	•	•	•	•	-	•
Cortisol level	•	+ - ns	•	•	•	•	•	•	•	•	•
Haematocrit	•	ns	•	•	•	•	•	•	•	•	•
Memory	•	+	•	•	•	•	•	•	•	•	•
Neuronal activity	•	•	•	•	•	•	•	•	•	+ -	•
Ocular physiology	•	•	•	•	•	•	•	•	ns	•	•
Weight	•	ns	•	•	•	•	•	•	•	•	•

Figure 6. Summary of flashing light effects by outcomes and risks of bias for all different taxa. ‘L’ low risk of bias, ‘M’ medium risk of bias, ‘H’ high risk of bias, ‘+’ flashing light increases the outcome compared to continuous light, ‘-’ flashing light decreases the outcome compared to continuous light, ‘ns’ no significant effect, ‘•’ no data.

Due to this strong heterogeneity of results, we chose to provide, in the following section, a brief summary of our main findings. For a full and exhaustive narrative synthesis of all observations and results included in this systematic review, we refer the reader to Suppl. materials 8, 9.

On birds, we collated 28 observations. First, in 5 observations, flashing light appeared to be less attractive than continuous light to night-migrating birds and might thus help lower the number of avian fatalities with communication towers or wind turbines, even though such results could be wavelength-dependent (Evans et al. 2007; Gehring et al. 2009; Gehring 2010; d'Entremont 2015; Rebke et al. 2019). The impact of flashing light on bird vehicle deterrence was inconsistent and seemed to be species-, frequency- and speed-dependent (Blackwell and Bernhardt 2004; Blackwell et al. 2009; Doppler et al. 2015). Avian preference for high-frequency lighting (i.e. lighting frequency superior to 30,000 Hz) over low-frequency (i.e. lighting frequency of 100 Hz) followed a more complex pattern than predicted and may depend on the spatial frequency of the surrounding environment (Greenwood et al. 2004; Smith et al. 2005)—for example, a black and white grating. Bird behavioural responses to flashing light stimuli seemed very variable but were often altered after the exposure (Greenwood et al. 2004; Smith et al. 2005; Evans et al. 2012; Wiltschko et al. 2016). Flashing light was hypothesised to induce greater stress levels in birds kept under low-frequency lighting but results proved to be highly inconsistent (Maddocks et al. 2001; Greenwood et al. 2004; Smith et al. 2005; Evans et al. 2012). Bird activity levels have been shown to be affected by flashing light but such results were dependent on the species and type of light source (Lustick 1972). In addition, one observation on the common pigeon *Columbia livia* also indicated that flashing stimuli may be easier to remember for birds (Fetterman 2000). Haematocrit and weight were also investigated once and were not shown to be impacted by flashing light when compared with a continuous one (Smith et al. 2005).

On fishes, we reported the results of 10 observations. Fish phototactic behaviour was found to be highly variable and seemed to be, in part, species-, frequency- and wavelength-dependent (Ruebush et al. 2012; Rooper et al. 2015; Ford et al. 2018, 2019; Elvidge et al. 2019; Oshima et al. 2019), and even more so when flashing stimuli can be used by some fish species to communicate with conspecifics (Hellinger et al. 2020). In contrast to continuous light, flashing light was also found to significantly alter the behaviour of the flashlight fish *Photoblepharon steinitzi* (Hellinger et al. 2020) as well as to influence daily fluctuations in activity levels of the nesting smallmouth bass *Micropterus dolomieu* (Foster et al. 2016).

Regarding insects, 8 observations were collected. Overall, flashing light was shown to produce an effect on insect phototactic behaviour, but results were highly species- and frequency-dependent (Müller et al. 2011; Barroso et al. 2015; Eichorn et al. 2017; Liu et al. 2017; Bolliger et al. 2020). In addition, flashing light may be particularly important for insects as some species seem to use flashing signals to identify conspecifics and sexually-mature partners (Eichorn et al. 2017).

Mammals were investigated in 6 observations. Bat activity level was reported in two observations and phototactic behaviour once. Both outcomes were not found to be significantly influenced by flashing light (Jain et al. 2011; Bolliger et al. 2020). One observation on the tree shrew *Tupaia belangeri* showed that flashing blue light could cause myopia when the continuous blue one did not (Gawne et al. 2017)—the result, however, depended on the spectral composition of the light source. Two observations also found that the rhesus monkey *Macaca mulatta* could be less efficient at

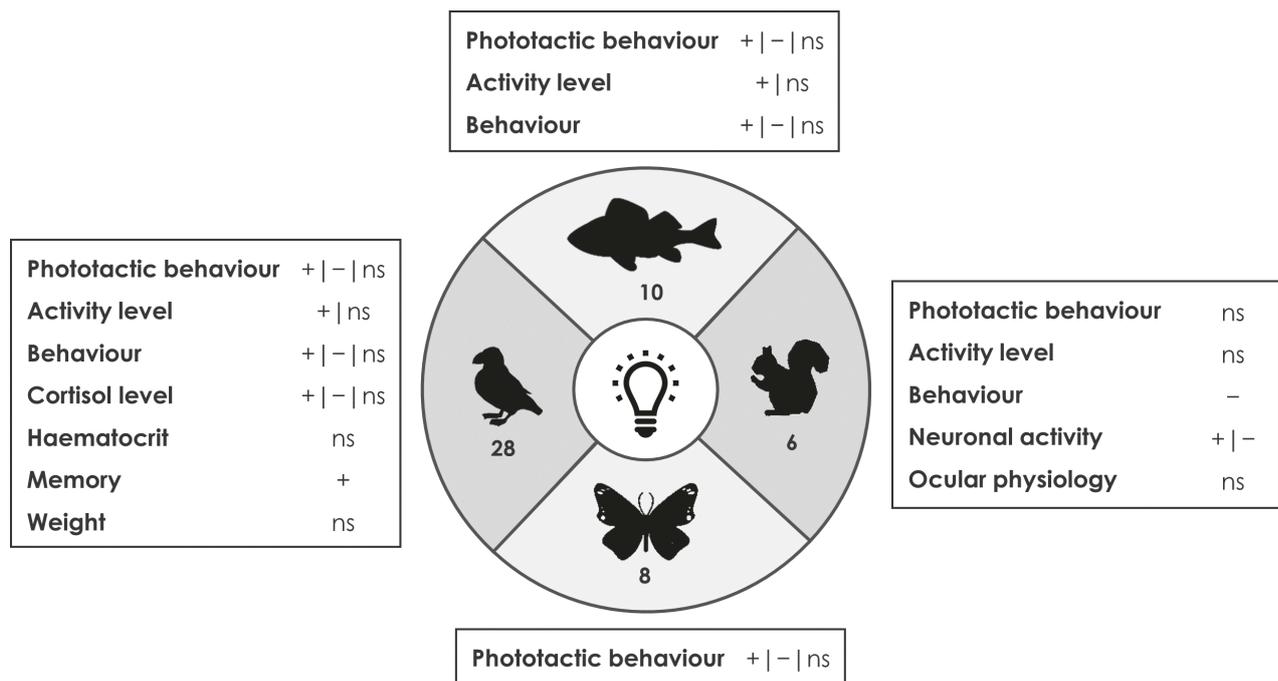


Figure 7. Summary of results for the four main studied taxonomic classes. ‘+’ flashing light increases the outcome compared to continuous light, ‘-’ flashing light decreases the outcome compared to continuous light, ‘ns’ no significant effect. For clarity, the two observations on plankton phototactic behaviour are not shown but were both found to be non-significant.

discriminating the direction of moving stimuli with a flashing background (Churan and Ilg 2002).

Finally, we also collated two studies on the phototactic behaviour of plankton, which did not find any significant impact of flashing light over continuous light (Dougherty et al. 2016).

Discussion

Within this systematic review, which aimed at summarising the physiological and behavioural impacts of flashing light on animals, 32 articles accounting for 54 observations were accepted. After carrying out screening and critical appraisal, 28 observations on birds, 10 on fishes, 8 on insects, 6 on mammals, as well as 2 on plankton were collected (Fig. 7). Overall, we found that: (i) the impacts of flashing light may vary according to the species and taxonomic classes; (ii) the various specificities of light sources (e.g. flicker frequency, light intensity, spectral composition, duration) may also influence the response of animals to flashing light; (iii) the available literature is scarce and more research should be carried out rapidly in order to give more definitive conclusions; (iv) therefore, in the meantime, precautionary principles should be applied to avoid adding potential negative impacts on sensitive animals.

The impacts of flashing light may vary between species and taxonomic classes

While the evidence still seems scarce, our results indicate that the effects of flashing light are highly variable between species and taxonomic classes. We

found that, in some animal species, a flashing light could be less harmful than a continuous one. For example, the brown-headed cowbird *M. ater* showed a lower attraction to a 2 Hz flashing light (Blackwell et al. 2009; Doppler et al. 2015). Similarly, flashing lights on communication towers have been shown to reduce the number of avian collisions (Evans et al. 2007; Gehring et al. 2009; Gehring 2010; Rebke et al. 2019). Bolliger et al. (2020) showed that, in a street with intermittent lighting, fewer insects, and more especially fewer heteropterans, may be trapped compared to the one that would be lit all night. Alternatively, species exposed to flashing light may sometimes experience the same kind of effects as for a continuous light. For instance, bats were studied thrice and the impact of a flashing light was not shown to differ from that of a continuous one (Jain et al. 2011; Bolliger et al. 2020). No differences in plankton phototaxis to flashing or continuous light was observed either (Dougherty et al. 2016). Lastly, in some cases, flashing light have been shown to be more impactful than continuous light. For instance, one observation showed that flashing light could lead to greater daily fluctuations in fish activity levels (Foster et al. 2016). Some fish species, like the lake sturgeon *Acipenser fulvescens*, may also be more attracted to flashing light (Elvidge et al. 2019), which could then disturb their overall behaviour and hamper their ability to feed or reproduce. Such variability in the responses of different taxa to light pollution has already been highlighted in vertebrates, for which the impacts of ALAN on melatonin and circadian rhythms may be highly dependent on the species and taxonomic class considered (Grubisic et al. 2019). For bats too, the effects of ALAN can greatly vary between different species and foraging guilds (Voigt et al. 2021). These differences of responses to ALAN between and within taxa preclude us from drawing general conclusions on the impact of light pollution and, in our particular case, flashing light.

The impacts of flashing light may also vary according to several parameters of the light source

In addition to variations between species and taxonomic classes, the response to flashing light may also differ according to the type of exposure to the light source—i.e. flicker frequency, light intensity, wavelength and/or duration.

First and foremost, the response to flashing light depends on the frequency at which the source flashes. For instance, Eichorn et al. (2017) found that male green bottle flies *Lucilia sericata* were greatly attracted to flicker frequencies of 178 Hz, 190 Hz and 250 Hz, while no differences in phototaxis between flashing and continuous lights were found for flicker frequencies of 110 Hz and 290 Hz. In particular, as there exists for each species a threshold frequency at which a flashing light begins to be perceived as continuous, defined as the CFF, the importance of a light source flicker frequency seems paramount. Indeed, a species perception of a flashing light source could theoretically be inferred thanks to the knowledge of its CFF and the flicker frequency of a light source. To that end, Inger et al. (2014) first reviewed the actual perception of flashing light by animals by collating one of the first databases on animal CFF. Lafitte et al. (2022) then updated this work by following the method of systematic reviews recommended by the CEE (CEE 2018) and were able to collate a comprehensive database of 200 CFF values. As they identified that animal CFF ranged

from 0.57 to a maximum of 500 Hz, they argued that outdoor lighting should exceed this upper threshold in order to limit the impacts of ALAN on wild animals. In addition, they reported that some nocturnal animals (e.g. moths and fishes) had CFF higher than the 100 Hz threshold sometimes found in some lighting technologies such as LED. Based on this analysis of both CFF and light source flicker frequencies, it can be assumed that some species could be subjected to the potential adverse effects of flashing light.

However, comparing a species CFF with the flicker frequency of a light source may prove insufficient in order to conclude on the existence or absence of impacts of flashing light on animals. Indeed, in real in-situ conditions, many factors can accentuate or limit the perception of a flashing light by an animal (Fig. 8). Indeed, the specificities of light sources, such as intensity, spectral composition, correlated colour temperatures, or timing and duration of exposure, have often been linked to the variability observed in the reported effects of ALAN on animals (Grubisic et al. 2019; Voigt et al. 2021). In the case of flashing light, we therefore advocate for a better regulation of outdoor lighting, as a precautionary measure. The light intensity and therefore the distance to the light source may influence the extent of potential impacts. Indeed, as a brighter continuous light source may be perceived from further away compared to a dimmer one, we therefore advocate for keeping light levels of flashing lights as low as possible. The orientation of the light source is also crucial as a horizontal, or worse, upward-oriented flashing light source may be detected from further away. In relation to the chromatic visual capabilities of each taxon, the spectral composition of the light source could also influence how flashing light is perceived and how it potentially impacts animals. Indeed, Evans et al. (2007) and

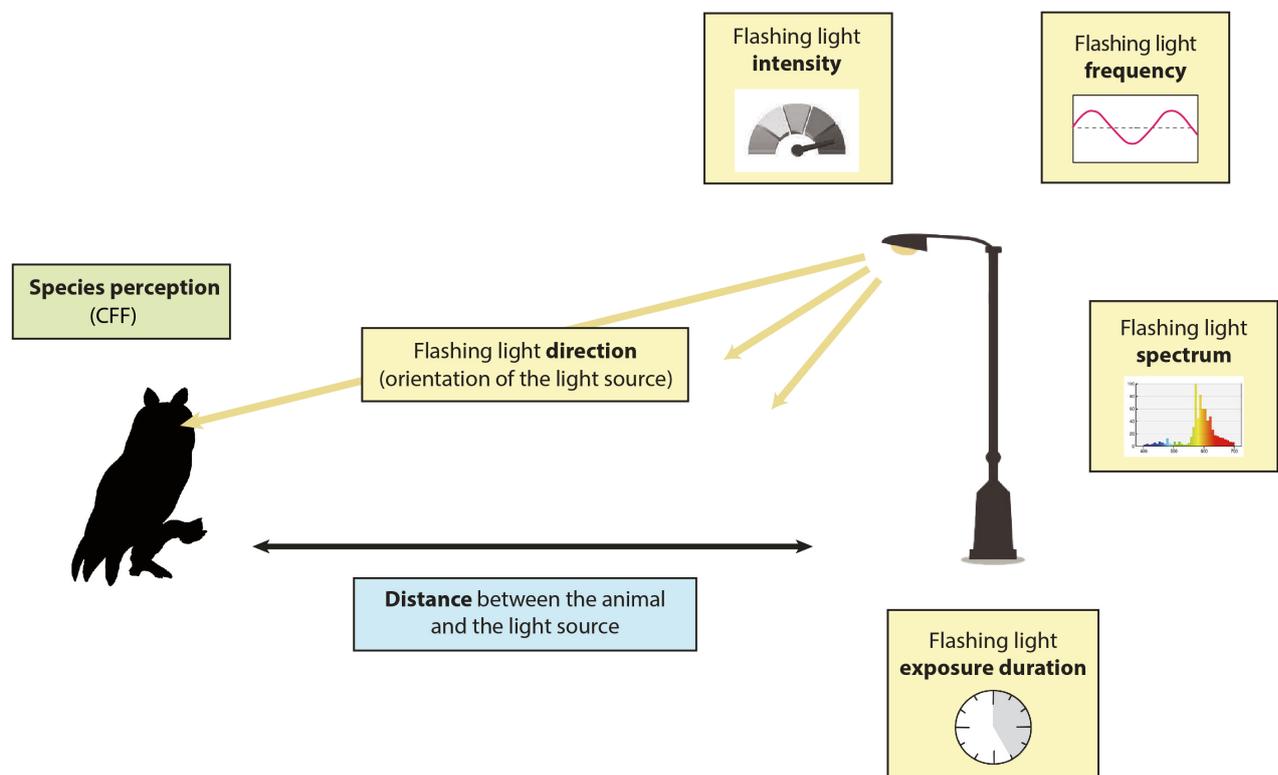


Figure 8. The in-situ perception of flashing light by animals depends on several parameters of the light source.

Rebke et al. (2019) showed that red-coloured lights, whether flashing or not, were less attractive for night-migrating birds, unlike other light colours such as green, blue or white which were less attractive only when flashing. Gawne et al. (2017) found that flashing light could induce myopia in the tree shrew *T. be-langeri*, but the response seemed highly wavelength-dependent as well. Finally, the duration of the exposure to flashing light could also influence the extent of the recorded impacts. For instance, in several publications, we identified that similar exposures to flashing light, but with varying durations, produced very different behavioural responses in birds (Greenwood et al. 2004; Smith et al. 2005; Evans et al. 2012).

Thus, the impacts of flashing light on animals may be considered highly variable and may depend on the species, the taxonomic class, various parameters from the light source and on the surrounding environment (e.g. buildings, surfaces, vegetation).

A huge lack of knowledge for a timely subject

In the end, this systematic review highlights a dearth of knowledge on the effects of flashing light on animals. Although the research on this subject has gained momentum since the 2000s, the evidence remains scarce on this matter. While we were able to identify a relative knowledge cluster on birds' phototactic attraction to flashing light, many other taxa and outcomes were at least poorly studied or simply not investigated. These knowledge gaps on the effects of flashing light should be filled pressingly as lighting is expected to get more and more dynamic with on-demand or sensor lightings being currently rapidly scaled up. While these new technologies could help limit the duration of the exposure to ALAN, the new type of light pollution they may produce and its impacts on biodiversity are not fully understood for now. Likewise, LED, which may flash depending on their technology, are currently being deployed all over the world to reduce the energy consumption of lighting (Zissis et al. 2021) but without taking into account their potential adverse effects on animal populations.

Moreover, among the studies included in this systematic review, very few in-situ experiments were carried out. As such, the generalisability of these studies to real-world situations is low. Only one study dealt with sensor lighting (Bolliger et al. 2020) and some others investigated flashing lights on communication towers (Gehring et al. 2009, 2010) and wind turbines (d'Entremont 2015). We were not able to find any study on the effects of illuminated advertising, billboards or flashing signs which are very common sources of outdoor flashing light.

Another surprising point is that the majority of included studies involved diurnal species, with the starling *S. vulgaris* being the most investigated species. Indeed, diurnal species can be impacted by ALAN—for example, ALAN disturbs their sleep and can have repercussions on their immunology (Ouyang et al. 2017; Sun et al. 2017; Ulgezen et al. 2019). Nonetheless, nocturnal species are probably the most likely to discern whether night-time lighting is flashing or not.

Then, it appears from all previous points that more research on the subject of flashing light should be pressingly carried out in order to keep up with the fast-paced evolution of lighting practices.

Recommendations for further research

First, the studied species and taxonomic classes which were identified in this systematic review should be further investigated. Then, more research is pressingly needed on key taxa which have not yet been studied and could also be at risk of being impacted by flashing light—e.g. moths, amphibians, nocturnal raptors, glow worms. Further research on additional outcomes should also be contemplated such as fitness, foraging or reproductive behaviours as well as other key physiological or spatial outcomes—e.g. immunity, movement, spatial distribution. More in-situ studies should be carried out in order to take into account all light source parameters which may influence a species sensitivity to flashing light—i.e. distance from the light source, orientation, spectrum, intensity. In the case of these in-situ experiments, several locations should also be studied to account for local heterogeneity in species repartition. Based on our criteria for critical appraisal, we advocate for authors to use more robust experimental protocols (Fig. 9). For instance, few studies had protocols comparing two populations, one unexposed and one exposed, before and after the exposure to flashing light—i.e. BACE designs.

We also would like to stress the need for a better reporting of experimental designs specifications (Fig. 9). Light sources were rarely completely described and information on the flicker frequency of flashing or continuous light sources was rarely reported. This lack of reported data on the light sources used to expose specimens to light disturbances has already been noted in another review on the impacts of ALAN on melatonin and circadian rhythms on vertebrates (Grubisic et al. 2019). However, the actual perception of a light source as continuous by one species can only be proven by crossing the flicker frequency of the continuous light source with the CFF of this species. Therefore, if the flicker frequency of the continuous light source is not provided, it cannot be verified if the two light stimuli were perceived any differently by the specimens under scrutiny. In addition, other parameters of the light source like wavelength and light intensity could also influence the results of the experi-

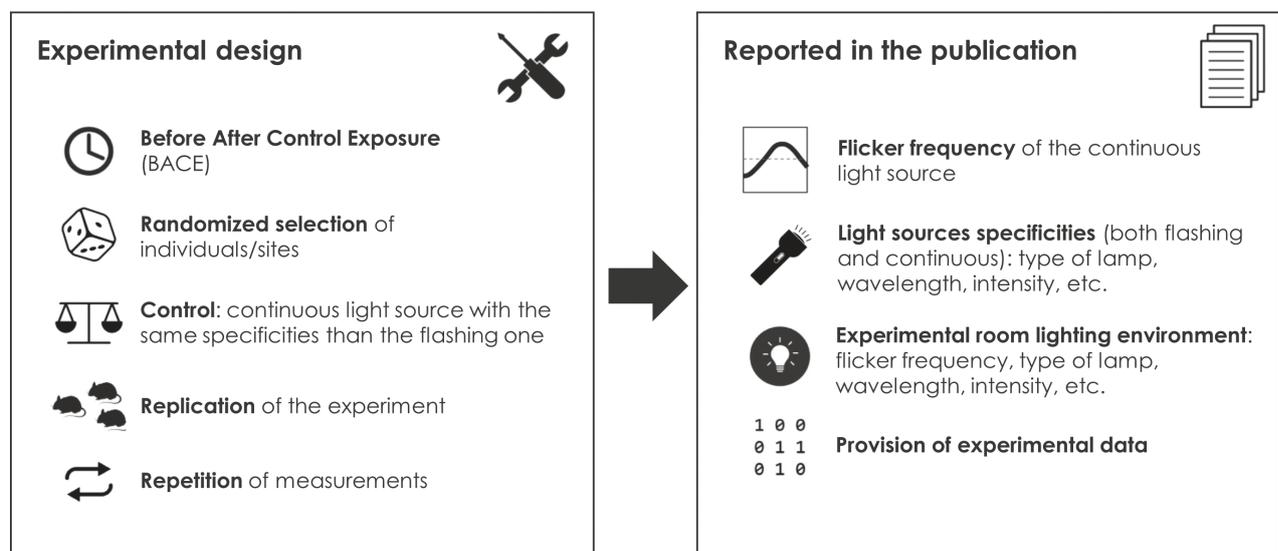


Figure 9. Selected recommendations for more robust and better reported experimental designs and results.

ment and should be reported thoroughly. As such, we recommend light sources to be strictly the same between the control and treatment groups in order to avoid adding any potential confounding factors. Finally, data on laboratories lighting conditions is rarely provided, which could also alter experimental results as some indoor light sources could flash and thus impact the specimens being investigated.

Review limitations

Our methodology comprised some biases which have to be pointed out. First, while the majority of articles found in this review came from our literature search, more than a third was provided by additional sources of literature, indicative that the scope of our search string might have been too limited.

In addition, we sometimes had to decide to reduce our requirements compared to CEE guidelines (CEE 2018) due to time limitations and financing constraints. First, we could not request supplementary databases (e.g. Scopus) or include search engines (e.g. Google Scholar) in our search strategy. However, doing so may have increased the number of test list articles indexed in the requested databases which would have probably increased the reliability of our search strategy. In addition, while consistency checks between reviewers were performed for the title and abstract screening stages, we could not do so for full-text screening. Likewise, CEE guidelines (CEE 2018) call for a double independent assessment by two reviewers during critical appraisal and data extraction. However, in this review, only one reviewer critically appraised and extracted data from all observations accepted after full-text screening. A test between two reviewers on a subsample of articles was still performed before starting critical appraisal and data extraction to check their agreement.

In addition, citations for which an appended abstract was not available were discarded during the screening process. Indeed, searching for these additional 2,145 full-texts was deemed to represent an unfeasible additional workload within the scope of our project. We nevertheless made sure to create an additional database which lists these citations without abstract (see Suppl. material 5). We hope that this database will prove useful for whomever would want to continue this work. Moreover, due to the high level of accepted citations after title and abstract screening and while the initial scope of this review included plants, microorganisms, domesticated animals as well as the impacts of ALAN timing on circadian rhythms, we had to downgrade our expectations and only carry out this systematic review on the sole behavioural and physiological impacts of flashing light on animals. However, if one wishes to disentangle the impacts of flashing on the other identified taxa, we made sure to create easily available categories in Suppl. material 3 to facilitate a potential future full-text screening on these citations. We chose to only consider and report results comparing continuous and flashing lights as we judged they were the only ones to really assess the effect of the flashing characteristic of a light stimulus alone, as opposed to the effect of the light stimulus as a whole. Any update of this systematic review could then also try to assess additional types of comparators which could be useful to draw a more complete picture. Indeed, some studies may also evaluate the effects of several different flicker

frequencies or compare the obscurity (no light) to a flashing light source, such as in this recent study by Krivek et al. (2022).

We are aware that these limitations may reduce this review's scope but we believe that this work remains one essential first step in order to better identify and mitigate the impacts of artificial light on biodiversity.

Conclusion

Within this systematic review, more than fifty observations on the behavioural and physiological impacts of flashing light on animals were collected. Birds were the primarily studied taxon while fishes, insects and mammals were less investigated. Phototaxis to flashing light was the most studied outcome but, overall, very few outcomes were investigated. We found little available evidence on nocturnal species: bats were found to be alarmingly understudied while nocturnal raptors as well as glow worms have not been the subject of any research so far. The impacts of flashing light seemed to vary greatly between studied species. On the one hand, flashing light can be more impactful on animals than continuous light. On the other hand, more surprisingly, in the case of night-migrating birds, it might also reduce animals' phototaxis to ALAN and therefore limit some effects of light pollution. In some other cases, responses to flashing and continuous lights were not found to differ.

As LED and dynamic lighting are currently being rapidly scaled up, this systematic review represents a relevant first step in order to better grasp the actual state of the evidence base regarding the effects of flashing light on biodiversity. However, our results highlighted a crucial lack of knowledge and we therefore advocate for further research to be pressingly carried out. Many more species and outcomes should be investigated and more in-situ experiments conducted in order to better understand real-world lighting situations—e.g. illuminated signs and advertisements, sensor lighting, wind turbines. Then, an update of this review should be contemplated as it will surely allow for more complete and definitive conclusions on the impacts of flashing light to be drawn.

In the meantime, based on these first provisional results, we argue that some precautionary measures should be taken to reduce the potential adverse effects of flashing light on animals. First, from the point of view of lamp engineers and manufacturers, flicker frequencies should be kept way beyond the currently known highest critical frequencies of the animal kingdom—i.e. 500 Hz. Secondly, from a lighting management perspective, new regulations should be implemented in order to better consider this understated flashing parameter of light pollution—as it is the case for more acknowledged characteristics of light such as direction, spectral composition and intensity.

Acknowledgments

We also wish to thank Françoise Viénot, Christophe Martinsons, Jack Falcón, Christian Kerbiriou, Léa Mariton and Matthieu Iodice for providing us with literature. We also sincerely thank Dakis-Yaoba Ouédraogo and Marie-Pierre Alexandre for their support and advice all along our study.

Additional information

Conflict of interest

The authors declare the following competing interests: Gaël Obein is the president of the AFE (French Association on Lighting) and Virginie Nicolas is the president of the ACE (French Association of Lighting Designers and Lighting Engineers).

Ethical statement

No ethical statement was reported.

Funding

This research was funded thanks to the support of the AFE (French Association on Lighting), the ACE (French Association of Lighting Designers and Lighting Engineers), Citeos and PatriNat (French Office for Biodiversity (OFB)–French National Museum of Natural History (MNHN)).

Author contributions

Conceptualization: YR, RS, GO, VN. Data curation: ML, AL. Formal analysis: AL. Investigation: RS, YR, AL, ML. Project administration: RS, YR. Writing – original draft: RS, AL. Writing – review and editing: ML, RS, AL, VN, YR, GO.

Author ORCIDs

Alix Lafitte  <https://orcid.org/0000-0001-6118-7647>

Romain Sordello  <https://orcid.org/0000-0002-7144-101X>

Gaël Obein  <https://orcid.org/0000-0002-2577-6361>

Data availability

All of the data that support the findings of this study are available in the main text or Supplementary Information.

References

- Adams CA, Blumenthal A, Fernández-Juricic E, Bayne E, St. Clair CC (2019) Effect of anthropogenic light on bird movement, habitat selection, and distribution: A systematic map protocol. *Environmental Evidence* 8: 13. <https://doi.org/10.1186/s13750-019-0155-5>
- Adams CA, Fernández-Juricic E, Bayne EM, St. Clair CC (2021) Effects of artificial light on bird movement and distribution: A systematic map. *Environmental Evidence* 10: 37. <https://doi.org/10.1186/s13750-021-00246-8>
- Azam C, Kerbirou C, Vernet A, Julien J-F, Bas Y, Plichard L, Maratrat J, Le Viol I (2015) Is part-night lighting an effective measure to limit the impacts of artificial lighting on bats? *Global Change Biology* 21(12): 4333–4341. <https://doi.org/10.1111/gcb.13036>
- Barroso A, Haifig I, Janei V, da Silva I, Dietrich C, Costa-Leonardo A (2015) Effects of flickering light on the attraction of nocturnal insects. *Lighting Research & Technology* 49(1): 1–11. <https://doi.org/10.1177/1477153515602143>
- Berger-Tal O, Greggor AL, Macura B, Adams CA, Blumenthal A, Bouskila A, Candolin U, Doran C, Fernández-Juricic E, Gotanda KM, Price C, Putman BJ, Segoli M, Snijders L, Wong BBM, Blumstein DT (2019) Systematic reviews and maps as tools for apply-

- ing behavioral ecology to management and policy. *Behavioral Ecology* 30(1): 1–8. <https://doi.org/10.1093/beheco/ary130>
- Blackwell BF, Bernhardt GE (2004) Efficacy of aircraft landing lights in stimulating avoidance behavior in birds. *Journal of Wildlife Management* 68(3): 725–732. [https://doi.org/10.2193/0022-541X\(2004\)068\[0725:EOALLI\]2.0.CO;2](https://doi.org/10.2193/0022-541X(2004)068[0725:EOALLI]2.0.CO;2)
- Blackwell BF, Fernández-Juricic E, Seamans TW, Dolan T (2009) Avian visual system configuration and behavioural response to object approach. *Animal Behaviour* 77(3): 673–684. <https://doi.org/10.1016/j.anbehav.2008.11.017>
- Bolliger J, Hennet T, Wermelinger B, Bösch R, Pazur R, Blum S, Haller J, Obrist MK (2020) Effects of traffic-regulated street lighting on nocturnal insect abundance and bat activity. *Basic and Applied Ecology* 47: 44–56. <https://doi.org/10.1016/j.baae.2020.06.003>
- Boström JE, Haller NK, Dimitrova M, Ödeen A, Kelber A (2017) The flicker fusion frequency of budgerigars (*Melopsittacus undulatus*) revisited. *Journal of Comparative Physiology A* 203(1): 15–22. <https://doi.org/10.1007/s00359-016-1130-z>
- CEE (2018) Guidelines and standards for evidence synthesis in environmental management Version 5.0. [Pullin A, Frampton G, Livoreil B, Petrokofsky G (Eds)] <http://www.environmentalevidence.org/information-for-authors/>
- Churan J, Ilg UJ (2002) Flicker in the visual background impairs the ability to process a moving visual stimulus: Motion processing. *The European Journal of Neuroscience* 16(6): 1151–1162. <https://doi.org/10.1046/j.1460-9568.2002.02164.x>
- d’Entremont M (2015) Movement patterns of nocturnal avian migrants at a wind energy project in northeast British Columbia. PhD Thesis. University of British Columbia, Canada.
- Davies TW, Bennie J, Cruse D, Blumgart D, Inger R, Gaston KJ (2017) Multiple night-time light-emitting diode lighting strategies impact grassland invertebrate assemblages. *Global Change Biology* 23(7): 2641–2648. <https://doi.org/10.1111/gcb.13615>
- Deichmann JL, Ampudia Gatty C, Andía Navarro JM, Alonso A, Linares-Palomino R, Longcore T (2021) Reducing the blue spectrum of artificial light at night minimises insect attraction in a tropical lowland forest. *Insect Conservation and Diversity* 14(2): 247–259. <https://doi.org/10.1111/icad.12479>
- Doppler MS, Blackwell BF, DeVault TL, Fernández-Juricic E (2015) Cowbird responses to aircraft with lights tuned to their eyes: Implications for bird–aircraft collisions. *The Condor* 117(2): 165–177. <https://doi.org/10.1650/CONDOR-14-157.1>
- Dougherty LF, Niebergall AK, Meyer KE (2016) Examining flashing as a potential prey lure in the ‘Disco’ clam, *Ctenoides ales*. *American Malacological Bulletin* 34(2): 160–168. <https://doi.org/10.4003/006.034.0213>
- Eichorn C, Hrabar M, Van Ryn EC, Brodie BS, Blake AJ, Gries G (2017) How flies are flirting on the fly. *BMC Biology* 15(1): 2. <https://doi.org/10.1186/s12915-016-0342-6>
- Elvidge CK, Reid CH, Ford MI, Sills M, Patrick PH, Gibson D, Backhouse S, Cooke SJ (2019) Ontogeny of light avoidance in juvenile lake sturgeon. *Journal of Applied Ichthyology* 35(1): 202–209. <https://doi.org/10.1111/jai.13822>
- Evans W, Akashi Y, Altman N, Manville AM (2007) Response of night-migrating songbirds in cloud to colored and flashing light. *North America Birds*: 476–488.
- Evans JE, Smith EL, Bennett ATD, Cuthill IC, Buchanan KL (2012) Short-term physiological and behavioural effects of high- versus low-frequency fluorescent light on captive birds. *Animal Behaviour* 83(1): 25–33. <https://doi.org/10.1016/j.anbehav.2011.10.002>
- Falcón J, Torriglia A, Attia D, Viénot F, Gronfier C, Behar-Cohen F, Martinsons C, Hicks D (2020) Exposure to Artificial Light at Night and the Consequences for Flora, Fauna,

- and Ecosystems. *Frontiers in Neuroscience* 14: e602796. <https://doi.org/10.3389/fnins.2020.602796>
- Fetterman JG (2000) Biases in pigeon working memory. *Animal Learning & Behavior* 28(1): 68–79. <https://doi.org/10.3758/BF03199773>
- Ford MI, Elvidge CK, Baker D, Pratt TC, Smokorowski KE, Sills M, Patrick P, Cooke SJ (2018) Preferences of age-0 white sturgeon for different colours and strobe rates of LED lights may inform behavioural guidance strategies. *Environmental Biology of Fishes* 101(4): 667–674. <https://doi.org/10.1007/s10641-018-0727-1>
- Ford MI, Elvidge CK, Patrick PH, Sills M, Cooke SJ (2019) Coloured LED light as a potential behavioural guidance tool for age 0 and 2 year walleye *Sander vitreus*. *Journal of Fish Biology* 95(5): 1249–1256. <https://doi.org/10.1111/jfb.14124>
- Foster JG, Algera DA, Brownscombe JW, Zolderdo AJ, Cooke SJ (2016) Consequences of different types of littoral zone light pollution on the parental care behaviour of a freshwater Teleost fish. *Water, Air, and Soil Pollution* 227(11): e404. <https://doi.org/10.1007/s11270-016-3106-6>
- Frank TM (1999) Comparative study of temporal resolution in the visual systems of mesopelagic crustaceans. *The Biological Bulletin* 196(2): 137–144. <https://doi.org/10.2307/1542559>
- Gawne TJ, Siegwart Jr JT, Ward AH, Norton TT (2017) The wavelength composition and temporal modulation of ambient lighting strongly affect refractive development in young tree shrews. *Experimental Eye Research* 155: 75–84. <https://doi.org/10.1016/j.exer.2016.12.004>
- GBIF (2021) Global Biodiversity Information Facility Secretariat: GBIF Backbone Taxonomy. <https://doi.org/10.15468/39omei>
- Gehring J (2010) Studies of Avian Collisions with Communication Towers: A Quantification of Fatalities at a Self-Supported Rescue 21 Tower and a Test of Different Tall Tower Lighting Systems – 2008 and 2009 Progress Report. Michigan State University, Lansing, 26 pp. <https://mnfi.anr.msu.edu/reports/MNFI-Report-2010-32.pdf>
- Gehring J, Kerlinger P, Manville II AM (2009) Communication towers, lights, and birds: Successful methods of reducing the frequency of avian collisions. *Ecological Applications* 19(2): 505–514. <https://doi.org/10.1890/07-1708.1>
- Ghordouei Milan E, Mahvi AH, Nabizadeh R, Alimohammadi M (2022) What is the effect on antibiotic resistant genes of chlorine disinfection in drinking water supply systems? A systematic review protocol. *Environmental Evidence* 11(1): 1–11. <https://doi.org/10.1186/s13750-022-00266-y>
- Greenwood VJ, Smith EL, Goldsmith AR, Cuthill IC, Crisp LH, Walter-Swan MB, Bennett ATD (2004) Does the flicker frequency of fluorescent lighting affect the welfare of captive European starlings? *Applied Animal Behaviour Science* 86(1–2): 145–159. <https://doi.org/10.1016/j.applanim.2003.11.008>
- Grubisic M, Haim A, Bhusal P, Dominoni DM, Gabriel KMA, Jechow A, Kupprat F, Lerner A, Marchant P, Riley W, Stebelova K, Van Grunsven RHA, Zeman M, Zubidat AE, Hölker F (2019) Light pollution, circadian photoreception, and melatonin in vertebrates. *Sustainability* 11(22): e6400. <https://doi.org/10.3390/su11226400>
- Haddaway NR, Bayliss HR (2015) Shades of grey: Two forms of grey literature important for reviews in conservation. *Biological Conservation* 191: 827–829. <https://doi.org/10.1016/j.biocon.2015.08.018>
- Haddaway NR, Bernes C, Jonsson B-G, Hedlund K (2016) The benefits of systematic mapping to evidence-based environmental management. *Ambio* 45(5): 613–620. <https://doi.org/10.1007/s13280-016-0773-x>

- Haddaway N, Macura B, Whaley P, Pullin A (2017) ROSES for Systematic Map Protocols. Version 1.0. <https://doi.org/10.6084/m9.figshare.5897284>
- Haddaway N, Macura B, Whaley P, Pullin A (2018) ROSES flow diagram for systematic maps. Version 1.0. <https://doi.org/10.6084/m9.figshare.6085940>
- Hellinger J, Jägers P, Spoida K, Weiss LC, Mark MD, Herlitze S (2020) Analysis of the territorial aggressive behavior of the bioluminescent flashlight fish *Photoblepharon steinitzi* in the Red Sea. *Frontiers in Marine Science* 7: 78. <https://doi.org/10.3389/fmars.2020.00078>
- Hölker F, Wolter C, Perkin EK, Tockner K (2010) Light pollution as a biodiversity threat. *Trends in Ecology & Evolution* 25(12): 681–682. <https://doi.org/10.1016/j.tree.2010.09.007>
- Hölker F, Bolliger J, Davies TW, Giavi S, Jechow A, Kalinkat G, Longcore T, Spoelstra K, Tidau S, Visser ME, Knop E (2021) 11 pressing research questions on how light pollution affects biodiversity. *Frontiers in Ecology and Evolution* 9: e767177. <https://doi.org/10.3389/fevo.2021.767177>
- Hooker J, Lintott P, Stone E (2022) Lighting up our waterways: Impacts of a current mitigation strategy on riparian bats. *Environmental Pollution* 307: e119552. <https://doi.org/10.1016/j.envpol.2022.119552>
- ICNIRP (2020) Light-Emitting Diodes (LEDs): Implications for Safety. *Health Physics* 118(5): 549–561. <https://doi.org/10.1097/HP.0000000000001259>
- Inger R, Bennie J, Davies TW, Gaston KJ (2014) Potential Biological and Ecological Effects of Flickering Artificial Light. *PLoS ONE* 9(5): e98631. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0098631>
- IPBES (2019) The global assessment report on biodiversity and ecosystem services: Summary for policymakers. <https://doi.org/10.5281/zenodo.3553579>
- IUCN (2021) IUCN Red List 2017-2020 Report, 42 pp. https://nc.iucnredlist.org/redlist/resources/files/1630480997-IUCN_RED_LIST_QUADRENNIAL_REPORT_2017-2020.pdf
- Jain AA, Koford RR, Hancock AW, Zenner GG (2011) Bat mortality and activity at a Northern Iowa wind resource area. *American Midland Naturalist* 165(1): 185–200. <https://doi.org/10.1674/0003-0031-165.1.185>
- Krivek G, Schulze B, Poloskei PZs, Frankowski K, Mathgen X, Douwes A, Van Schaik J (2022) Camera traps with white flash are a minimally invasive method for long-term bat monitoring. In: Rowcliffe M, Mulero-Pazmany M (Eds) *Remote Sensing in Ecology and Conservation* 8: 284–296. <https://doi.org/10.1002/rse2.243>
- Kyba CCM, Kuester T, Sánchez de Miguel A, Baugh K, Jechow A, Hölker F, Bennie J, Elvidge CD, Gaston KJ, Guanter L (2017) Artificially lit surface of Earth at night increasing in radiance and extent. *Science Advances* 3(11): e1701528. <https://doi.org/10.1126/sciadv.1701528>
- Lafitte A, Sordello R, Legrand M, Nicolas V, Obein G, Reyjol Y (2022) A flashing light may not be that flashy: A systematic review on critical fusion frequencies. *PLoS ONE* 17(12): e0279718. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0279718>
- Liu Y-N, Liu Y-J, Chen Y-C, Ma H-Y, Lee H-Y (2017) Enhancement of mosquito trapping efficiency by using pulse width modulated light emitting diodes. *Scientific Reports* 7(1): e40074. <https://doi.org/10.1038/srep40074>
- Lustick SI (1972) *Physical Techniques for Controlling Birds to Reduce Aircraft Strike Hazards*. Ohio State University, USA, 57 pp. <https://apps.dtic.mil/sti/citations/AD0754269>
- Maddocks SA, Goldsmith AR, Cuthill IC (2001) The influence of flicker rate on plasma corticosterone levels of european starlings, *Sturnus vulgaris*. *General and Comparative Endocrinology* 124(3): 315–320. <https://doi.org/10.1006/gcen.2001.7718>
- Müller GC, Dryden MW, Revay EE, Kravchenko VD, Broce AB, Hampton K, Junnila A, Schlein Y (2011) Understanding attraction stimuli of the cat flea, *Ctenocephalides felis*, in

- non-chemical control methods. *Medical and Veterinary Entomology* 25(4): 413–420. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2915.2011.00960.x>
- Oshima T, Takao Y, Hasegawa S, Kimura T, Uehara T, Fusejima I (2019) Differences in reaction of bigeye tuna (*Thunnus obesus*) and skipjack tuna (*Katsuwonus pelamis*) to intermittent light. *Fisheries Research* 214: 148–156. <https://doi.org/10.1016/j.fishres.2019.02.003>
- Ouyang JQ, Jong M, Grunsven RHA, Matson KD, Haussmann MF, Meerlo P, Visser ME, Spoelstra K (2017) Restless roosts: Light pollution affects behavior, sleep, and physiology in a free-living songbird. *Global Change Biology* 23(11): 4987–4994. <https://doi.org/10.1111/gcb.13756>
- Pérez Vega C, Zielinska-Dabkowska KM, Schroer S, Jechow A, Hölker F (2022) A systematic review for establishing relevant environmental parameters for urban lighting: Translating research into practice. *Sustainability* 14(3): e1107. <https://doi.org/10.3390/su14031107>
- Pullin AS, Cheng SH, Jackson JD, Eales J, Envall I, Fada SJ, Frampton GK, Harper M, Kadykalo AN, Kohl C, Konno K, Livoreil B, Ouédraogo D-Y, O’Leary BC, Pullin G, Randall N, Rees R, Smith A, Sordello R, Sterling EJ, Twardek WM, Woodcock P (2022) Standards of conduct and reporting in evidence syntheses that could inform environmental policy and management decisions. *Environmental Evidence* 11(1): 1–16. <https://doi.org/10.1186/s13750-022-00269-9>
- Rebke M, Dierschke V, Weiner CN, Aumüller R, Hill K, Hill R (2019) Attraction of nocturnally migrating birds to artificial light: The influence of colour, intensity and blinking mode under different cloud cover conditions. *Biological Conservation* 233: 220–227. <https://doi.org/10.1016/j.biocon.2019.02.029>
- Rooper CN, Williams K, De Robertis A, Tuttle V (2015) Effect of underwater lighting on observations of density and behavior of rockfish during camera surveys. *Fisheries Research* 172: 157–167. <https://doi.org/10.1016/j.fishres.2015.07.012>
- Ruebush B, Sass G, Chick J, Stafford J (2012) In-situ tests of sound-bubble-strobe light barrier technologies to prevent range expansions of *Asian carp*. *Aquatic Invasions* 7(1): 37–48. <https://doi.org/10.3391/ai.2012.7.1.005>
- Sánchez de Miguel A, Bennie J, Rosenfeld E, Dzurjak S, Gaston KJ (2021) First estimation of global trends in nocturnal power emissions reveals acceleration of light pollution. *Remote Sensing* 13(16): e3311. <https://doi.org/10.3390/rs13163311>
- Secondi J, Mondy N, Gippet JMW, Touzot M, Gardette V, Guillard L, Lengagne T (2021) Artificial light at night alters activity, body mass, and corticosterone level in a tropical anuran. *Behavioral Ecology* 32(5): 932–940. <https://doi.org/10.1093/beheco/abab044>
- Simons AL, Martin KLM, Longcore T (2021) Determining the effects of artificial light at night on the distributions of Western Snowy Plovers (*Charadrius nivosus nivosus*) and California Grunion (*Leuresthes tenuis*) in Southern California. *Journal of Coastal Research* 38(2): 302–309. <https://doi.org/10.2112/JCOASTRES-D-21-00107.1>
- Smith A, Greenwood V, Goldsmith A, Cuthill I (2005) Effect of repetitive visual stimuli on behaviour and plasma corticosterone of European starlings. *Animal Biology* 55(3): 245–258. <https://doi.org/10.1163/1570756054472827>
- Stanhope J, Weinstein P (2022) Critical appraisal in ecology: What tools are available, and what is being used in systematic reviews? *Research Synthesis Methods* 14(3): 342–356. <https://doi.org/10.1002/jrsm.1609>
- Sun J, Raap T, Pinxten R, Eens M (2017) Artificial light at night affects sleep behaviour differently in two closely related songbird species. *Environmental Pollution* 231: 882–889. <https://doi.org/10.1016/j.envpol.2017.08.098>
- Ulgezen ZN, Käpylä T, Meerlo P, Spoelstra K, Visser ME, Dominoni DM (2019) The preference and costs of sleeping under light at night in forest and urban great tits. *Proceed-*

- ings of the Royal Society B, Biological Sciences 286(1905): e20190872. <https://doi.org/10.1098/rspb.2019.0872>
- Voigt CC, Dekker J, Fritze M, Gazaryan S, Hölker F, Jones G, Lewanzik D, Limpens HJGA, Mathews F, Rydell J, Spoelstra K, Zagamajster M (2021) The impact of light pollution on bats varies according to foraging guild and habitat Context. *Bioscience* 71(10): 1103–1109. <https://doi.org/10.1093/biosci/biab087>
- Wickham H (2016) *ggplot2: Elegant Graphics for Data Analysis* (2nd edn.). Springer International Publishing, Cham. <https://doi.org/10.1007/978-3-319-24277-4>
- Wilkins AJ, Nimmo-Smith I, Slater AI, Bedocs L (1989) Fluorescent lighting, headaches and eyestrain. *Lighting Research & Technology* 21(1): 11–18. <https://doi.org/10.1177/096032718902100102>
- Wiltschko R, Ahmad M, Nießner C, Gehring D, Wiltschko W (2016) Light-dependent magnetoreception in birds: The crucial step occurs in the dark. *Journal of the Royal Society, Interface* 13(118): e20151010. <https://doi.org/10.1098/rsif.2015.1010>
- Zhi Z, Pan M, Xie R, Xiong S, Zhou X, Qu J (2013) The effect of temporal and spatial stimuli on the refractive status of guinea pigs following natural emmetropization. *Investigative Ophthalmology & Visual Science* 54(1): e890. <https://doi.org/10.1167/iovs.11-8064>
- Zissis G, Bertoldi P, Serrenho T (2021) Update on the Status of LED-Lighting World Market Since 2018. Publications Office of the European Union, Luxembourg, 79 pp. <https://data.europa.eu/doi/10.2760/759859>

Supplementary material 1

ROSES form

Authors: Alix Lafitte, Romain Sordello, Marc Legrand, Virginie Nicolas, Gaël Obein, Yorick Reyjol

Data type: excel file

Copyright notice: This dataset is made available under the Open Database License (<http://opendatacommons.org/licenses/odbl/1.0/>). The Open Database License (ODbL) is a license agreement intended to allow users to freely share, modify, and use this Dataset while maintaining this same freedom for others, provided that the original source and author(s) are credited.

Link: <https://doi.org/10.3897/natureconservation.54.102614.suppl1>

Supplementary material 2

Test list and comprehensiveness

Authors: Alix Lafitte, Romain Sordello, Marc Legrand, Virginie Nicolas, Gaël Obein, Yorick Reyjol

Data type: excel file

Copyright notice: This dataset is made available under the Open Database License (<http://opendatacommons.org/licenses/odbl/1.0/>). The Open Database License (ODbL) is a license agreement intended to allow users to freely share, modify, and use this Dataset while maintaining this same freedom for others, provided that the original source and author(s) are credited.

Link: <https://doi.org/10.3897/natureconservation.54.102614.suppl2>

Supplementary material 3

Citation screening

Authors: Alix Lafitte, Romain Sordello, Marc Legrand, Virginie Nicolas, Gaël Obein, Yorick Reyjol

Data type: excel file

Copyright notice: This dataset is made available under the Open Database License (<http://opendatacommons.org/licenses/odbl/1.0/>). The Open Database License (ODbL) is a license agreement intended to allow users to freely share, modify, and use this Dataset while maintaining this same freedom for others, provided that the original source and author(s) are credited.

Link: <https://doi.org/10.3897/natureconservation.54.102614.suppl3>

Supplementary material 4

Citations excluded at full-text screening

Authors: Alix Lafitte, Romain Sordello, Marc Legrand, Virginie Nicolas, Gaël Obein, Yorick Reyjol

Data type: excel file

Copyright notice: This dataset is made available under the Open Database License (<http://opendatacommons.org/licenses/odbl/1.0/>). The Open Database License (ODbL) is a license agreement intended to allow users to freely share, modify, and use this Dataset while maintaining this same freedom for others, provided that the original source and author(s) are credited.

Link: <https://doi.org/10.3897/natureconservation.54.102614.suppl4>

Supplementary material 5

Citations with irretrievable abstracts

Authors: Alix Lafitte, Romain Sordello, Marc Legrand, Virginie Nicolas, Gaël Obein, Yorick Reyjol

Data type: excel file

Copyright notice: This dataset is made available under the Open Database License (<http://opendatacommons.org/licenses/odbl/1.0/>). The Open Database License (ODbL) is a license agreement intended to allow users to freely share, modify, and use this Dataset while maintaining this same freedom for others, provided that the original source and author(s) are credited.

Link: <https://doi.org/10.3897/natureconservation.54.102614.suppl5>

Supplementary material 6

Unobtainable articles at full-text screening

Authors: Alix Lafitte, Romain Sordello, Marc Legrand, Virginie Nicolas, Gaël Obein, Yorick Reyjol

Data type: excel file

Copyright notice: This dataset is made available under the Open Database License (<http://opendatacommons.org/licenses/odbl/1.0/>). The Open Database License (ODbL) is a license agreement intended to allow users to freely share, modify, and use this Dataset while maintaining this same freedom for others, provided that the original source and author(s) are credited.

Link: <https://doi.org/10.3897/natureconservation.54.102614.suppl6>

Supplementary material 7

Observation critical appraisal

Authors: Alix Lafitte, Romain Sordello, Marc Legrand, Virginie Nicolas, Gaël Obein, Yorick Reyjol

Data type: excel file

Copyright notice: This dataset is made available under the Open Database License (<http://opendatacommons.org/licenses/odbl/1.0/>). The Open Database License (ODbL) is a license agreement intended to allow users to freely share, modify, and use this Dataset while maintaining this same freedom for others, provided that the original source and author(s) are credited.

Link: <https://doi.org/10.3897/natureconservation.54.102614.suppl7>

Supplementary material 8

Systematic review observation database

Authors: Alix Lafitte, Romain Sordello, Marc Legrand, Virginie Nicolas, Gaël Obein, Yorick Reyjol

Data type: excel file

Copyright notice: This dataset is made available under the Open Database License (<http://opendatacommons.org/licenses/odbl/1.0/>). The Open Database License (ODbL) is a license agreement intended to allow users to freely share, modify, and use this Dataset while maintaining this same freedom for others, provided that the original source and author(s) are credited.

Link: <https://doi.org/10.3897/natureconservation.54.102614.suppl8>

Supplementary material 9

Additional bibliometric results and narrative synthesis

Authors: Alix Lafitte, Romain Sordello, Marc Legrand, Virginie Nicolas, Gaël Obein, Yorick Reyjol

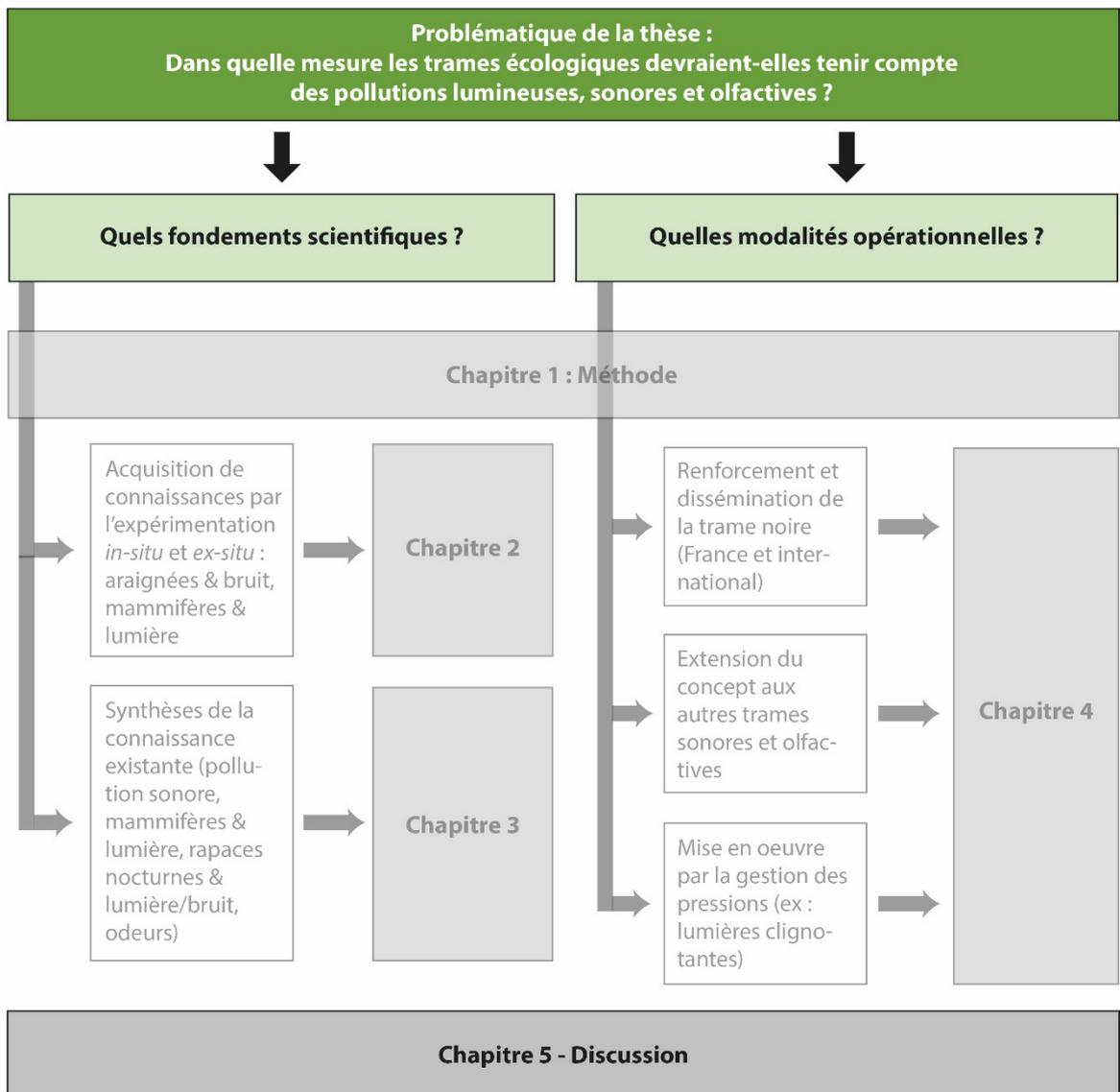
Data type: word file

Copyright notice: This dataset is made available under the Open Database License (<http://opendatacommons.org/licenses/odbl/1.0/>). The Open Database License (ODbL) is a license agreement intended to allow users to freely share, modify, and use this Dataset while maintaining this same freedom for others, provided that the original source and author(s) are credited.

Link: <https://doi.org/10.3897/natureconservation.54.102614.suppl9>

CHAPITRE 5

DISCUSSION GENERALE



Arrivés à la discussion générale nous rappelons ici la problématique de la thèse posée en introduction (Partie 5 Section I) :

« *Dans quelle mesure les trames écologiques devraient-elles tenir compte des pollutions lumineuses, sonores et olfactives ?* »

Comme nous l'avons vu au fil des trois chapitres précédents, le sujet est très vaste et les points qui mériteraient d'être discutés sont donc nombreux. Ici, nous faisons le choix d'articuler notre discussion autour des deux sous-questions déclinées à partir de la problématique et qui ont irrigué le travail de thèse :

- "pourquoi" : **1- Quelle justification scientifique ?** A quel point les pollutions sensorielles sont-elles susceptibles d'entraver la mobilité des espèces, de faire disparaître ou fragmenter des habitats et donc d'influer sur l'organisation spatiale de la biodiversité à l'échelle d'un paysage ? En quoi les notions de base développées en première partie telles que la surface et la qualité des habitats, la fragmentation ou la connectivité paysagère, doivent-elles être revisitées par le prisme des pollutions sensorielles ?

- "comment" : **2- Quelle opérationnalité ?** Si la prise en compte de l'échelle paysagère en écologie politique repose sur les trames écologiques, doit-on les reconsidérer pour qu'elles intègrent cette dimension sensorielle ? En particulier, de quelle manière ces politiques publiques pourraient-elles tenir compte des pollutions lumineuses, sonores et olfactives ?

I. Pourquoi les trames écologiques devraient-elles tenir compte des pollutions sensorielles ?

Nous allons ici mettre en perspective les résultats présentés dans les chapitres 2 et 3 afin de formuler des propositions et souligner dans le même temps les limites et les marges de progrès.

A. Des facteurs de disparition et de fragmentation des habitats

1) Des effets confirmés par l'expérimentation et les revues de littérature

Cette thèse contribue à une meilleure compréhension des effets des pollutions sensorielles sur la faune et les écosystèmes par : 1/ les résultats obtenus à partir d'expérimentations *in-situ* et *ex-situ* et 2/ une vision plus large de la littérature existante acquise par des processus de cartes et revues systématiques. Notre objectif était de voir si ces pollutions constituaient des facteurs de dégradation des habitats et de fragmentation paysagère pour la faune, motivation sous-jacente à leur prise en compte dans les trames écologiques. Nos résultats abondent effectivement en ce sens et renforcent l'état des lieux dressé en introduction (Partie 5 Section II.A).

Il ressort de l'expérimentation *ex-situ* menée sur les araignées que le bruit est un facteur apparemment hostile à l'implantation des pholques phalangistes (tendance à une baisse de l'abondance en présence de bruit) (Chapitre 2 Section I). L'expérimentation *in-situ* sur les mammifères terrestres met en évidence que la lumière artificielle nocturne freine les déplacements

du blaireau européen (diminution de la vitesse et de la probabilité de traversée) et du renard roux (baisse de la probabilité de traversée) à certains moments de l'année (printemps et/ou automne) (Chapitre 2 Section II).

Les différentes revues systématiques conduites dans le chapitre 3 soulignent que les pollutions lumineuse et sonore ont des impacts variés conduisant directement (éviter) ou indirectement à une perte d'habitat (ex : modification des ressources) et à une perturbation des déplacements (ex : désynchronisation des rythmes biologiques). Nous avons pu identifier ces processus en particulier sur les mammifères et les rapaces nocturnes (Chapitre 3 Section II).

Concernant les odeurs l'article présenté dans le chapitre 3 (Section III) fait état d'impacts des odeurs anthropiques sur la détection des ressources (notamment dans les relations plantes-insectes) et de nombreux impacts potentiels encore inexplorés par la recherche.

Ces résultats confirment que l'émission de stimuli sensoriels anthropiques **gènèrent des paysages sensoriels perturbés** où s'accumulent des pièges et des facteurs répulsifs pour la faune comme nous le posons dans l'introduction (Partie 4 Section IV). Comme nous l'avons vu dans le chapitre 3 (Section II), des activités considérées comme favorables à la transition écologique contribuent aussi à la dégradation des paysages sensoriels, telles que les éoliennes - fer de lance de la transition énergétique - ou la fréquentation des espaces naturels - plébiscitée pour reconnecter l'homme et la nature. Les pollutions sensorielles engendrent une **dégradation de la qualité de l'habitat** (altération des ressources alimentaires, perturbation de la recherche de partenaire, etc.) voire une **perte directe de surfaces d'habitats** (éviter de certaines zones bruyantes ou éclairées). Elles peuvent devenir également **des freins voire des obstacles aux déplacements de la faune**.

En conséquence, nous proposons de faire évoluer certaines notions de base en écologie pour intégrer cette dimension sensorielle. Ceci paraît être une étape préalable indispensable pour faire exister cette dimension et favoriser sa prise en compte. Ces définitions ne sont que des propositions amenées à être mises au débat et à évoluer si besoin

- Habitat

En reprenant les définitions données en introduction (Partie 1 Section I.A), un habitat pourrait être défini comme « *un espace homogène par ses conditions stationnelles (climat, sol, relief) et sa biocénose, notamment une végétation caractéristique, ainsi que par ses caractéristiques sensorielles, notamment une certaine luminosité, une ambiance sonore et une signature olfactive* ». En effet, les conditions stationnelles traditionnellement considérées n'incluent à l'évidence pas les caractéristiques sensorielles, elles se réfèrent à des paramètres tels que l'hygrométrie, l'ensoleillement, la topographie, etc. Pourtant un habitat forestier sera totalement différent le jour et la nuit. L'habitat d'espèce pourrait quant à lui être défini comme « *son environnement immédiat à la fois biotique et abiotique, matériel et sensoriel* » afin de tenir compte de l'ensemble des caractéristiques constitutives de l'habitat d'une espèce.

- Paysage

La définition du paysage telle que donnée par la convention de Florence rencontre ici ses limites. En effet la notion de « *territoire perçu par une population* » relève d'une vision anthropocentrée qui ne prend pas en compte la possibilité de perception par des animaux non-humains. Pourtant nous avons vu que la faune (et la flore) perçoit son paysage de manière visuelle, sonore et olfactive.

En ce qui concerne le paysage tel que défini en écologie (voir en Introduction Partie 1 Section II.B), la définition paraît rester valable. Il s'agit d'un niveau d'organisation de la biosphère plus large que le niveau de l'écosystème, un cadre d'étude. En revanche, c'est l'utilisation de ce cadre qui est amenée à s'élargir. L'écologie du paysage cherche à décrypter les dynamiques spatiales et temporelles du vivant. Jusqu'à présent cela concerne essentiellement les flux de gènes et d'individus et devrait donc englober aussi les **flux d'information véhiculés par les stimuli sensoriels**. Par ailleurs, l'écologie du paysage cherche à expliquer la dynamique du vivant au regard de la nature et de l'organisation des éléments naturels et/ou anthropiques qui composent le paysage. Les pollutions sensorielles commencent à être considérées parmi les différents facteurs anthropiques et il est important d'amplifier cette prise en compte.

- Obstacle

L'évolution qui a déjà été opérée dans les ON TVB pour la notion d'obstacle présentée dans l'introduction (Partie 5 Section III.B) va dans le bon sens et nous nous appuyons ici sur cette définition pour l'ajuster à la marge. Un obstacle peut ainsi être défini comme « *un élément d'origine anthropique ou une partie de territoire anthropisé qui a pour conséquence de fragmenter les habitats et de limiter ou de rendre impossible son franchissement par certaines espèces. Il peut être ponctuel, linéaire ou surfacique et de diverses natures, matérielle (infrastructure, barrage, milieux dégradés, paysages simplifiés, sols artificialisés ou anthropisés) comme sensorielle (pollution lumineuse, chimique, sonore, etc.)*. Cette nouvelle définition élargit considérablement le type et le nombre d'obstacles à prendre en compte, bien au-delà des infrastructures de transport et des obstacles à l'écoulement qui étaient principalement considérés jusqu'ici (Introduction Partie 1 Section V.D)

2) Barrière physique et barrière sensorielle : jusqu'où la comparaison peut-elle aller ?

Puisque la lumière, le bruit et les odeurs d'origine anthropique peuvent dégrader et fragmenter les habitats, il est intéressant de se demander dans quelle mesure ces perturbations sensorielles sont véritablement comparables à des éléments fragmentants physiques. Quels sont leurs points communs et leurs différences ?

De prime abord il peut sembler difficile de mettre les deux types de perturbations sur le même plan puisque justement les unes sont d'ordre matériel et les autres d'ordre immatériel (rappelons que la lumière a néanmoins une dimension matérielle en tant qu'onde corpusculaire mais ce n'est pas le sujet ici). Pourtant, les réactions comportementales que ces pollutions provoquent chez les animaux, notamment par photo-, sono- ou chimio-tactisme, positif (attraction) ou négatif

(répulsion), aboutissent *in fine* à un mécanisme d'infranchissabilité des zones polluées (voir la figure 2 de l'article sur la Trame noire Sordello *et al.*, 2022 paru dans *Landscape and Urban Planing* présenté au chapitre 4). Un comportement d'attraction conduira à la formation d'un puits écologique alors qu'une répulsion se traduira par un évitement de la zone, mais dans les deux cas la zone en question ne pourra pas être traversée, ou difficilement. Aussi, à l'instar du trafic routier (fragmentation physique), la lumière artificielle nocturne provoque de la mortalité directe lors des déplacements (collisions d'animaux contre des tours éclairés, piégeage mortel d'animaux attirés par les lampadaires d'une route).

A l'instar des barrières physiques du paysage, ces barrières sensorielles ne sont pas pour autant totalement imperméables, elles s'apparenteraient plutôt à des filtres. De la même manière qu'une ligne ferroviaire n'est pas forcément une barrière opaque pour toute la faune (Prunier *et al.*, 2014; Vandeveld *et al.*, 2012), une zone bruyante ou éclairée pourra être franchie par certaines espèces, selon leur niveau de tolérance (point sur lequel nous reviendrons plus loin). Cette situation se constate avec l'expérimentation sur les mammifères terrestres présentée dans le chapitre 2 (Section II) où la lumière artificielle n'impacte pas la traversée des martres/fouines tout en perturbant celle du blaireau européen et du renard roux. Pour ces deux dernières espèces les effets varient en fonction des saisons, ce qui souligne aussi la variabilité temporelle du phénomène pour une espèce donnée, au regard de son cycle de vie. Il existe donc des nuances dans le caractère nocif de ces pollutions sensorielles, qui s'avère *a minima* espèce-dépendant et saison-dépendant.

Malgré ces points communs, les pollutions sensorielles présentent des spécificités. Notamment, elles sont réversibles contrairement aux pressions physiques exercées sur les milieux (construction d'un barrage ou d'une route, coupes rases ou arrachages de haies) qui, sans être totalement définitives, s'impriment beaucoup plus durablement dans l'espace. La réversibilité de la lumière artificielle nocturne et des bruits est immédiate du fait de la nature même de ces perturbations (ondes). Pour les odeurs, une certaine rémanence est potentiellement possible, s'agissant de molécules dont l'évacuation dans l'air ou dans l'eau dépend de nombreux facteurs (vents, courants, concentration, *etc.*). Pour autant, les effets de ces perturbations sensorielles sur la biodiversité sont-ils eux-aussi réversibles? Nous avons étudié ce point dans l'expérimentation sur les mammifères grâce à la mise en place d'un protocole Avant/Pendant/Après (BDAE) et nous avons effectivement constaté un retour à l'état initial pour les espèces impactées pendant l'éclairage, en termes de probabilité de traversée et de vitesse de déplacement après extinction des lumières (Chapitre 2 Section II). D'autres études dans la littérature montrent également que des mesures d'extinction partielle (par exemple avec de la détection de présence) sont associées à une certaine réversibilité des impacts générés pendant les périodes d'allumage (Bolliger *et al.*, 2020). De telles études *in-situ* n'existent pas, à notre connaissance, sur l'effet des bruits et des odeurs artificielles.

Ces pollutions ont aussi comme originalité d'agir à distance, ce qui accroît au final leur zone de nuisance. Ce point est souligné par les résultats exposés dans le chapitre 2 (Section III) sur le bruit des éoliennes et des activités récréatives. Par exemple, le bruit d'une éolienne fait fuir la caille des blés (*Coturnix coturnix*) dans un rayon d'environ 175 m autour du mat (Haenn & Thauront, 2017). Dans un rayon d'1 km autour des éoliennes le bruit modifie la communication acoustique des tétras de

prairies (*Tympanuchus cupido pinnatus*), avec certaines vocalisations plus fortes et plus fréquentes (Whalen et al., 2018). Le bruit d'un concert en extérieur entraîne une plus faible prise de masse des poussins de puffin de Scopoli (*Calonectris diomedea*) à 325 m de la source sonore (Cianchetti-Benedetti et al., 2018). Dans le cas de routes, plusieurs études ont déjà mis en évidence que l'impact sonore du trafic dépasse de loin l'emprise du bitume ; par exemple la densité d'oiseaux diminue jusqu'à 100 m du tracé (Wiącek, 2023). Avec ces exemples, nous mesurons à quel point le paysage physique et le paysage sensoriel n'ont pas les mêmes contours (voir par exemple la figure 4 de l'article soumis à *Landscape and Urban Planning* exposé dans le chapitre 4). Finalement, ces pollutions sensorielles expliqueraient potentiellement mieux les *patterns* de répartition d'espèces qu'en considérant les emprises physiques. C'est ce qu'a montré à l'échelle nationale une étude sur les chauves-souris en comparant l'effet de la pollution lumineuse et des surfaces imperméabilisées (Azam et al., 2016).

B. Une connaissance à renforcer

Les chapitres 2 et 3 confirment un manque de connaissances sur de nombreux aspects qui avaient été exposés en introduction (Partie 5 Section II.B) et nous en listerons ici les principaux. En outre, nous soulèverons deux points venant nuancer l'état des connaissances disponibles :

- la manière dont ces effets sont mis en évidence : soulevant la question des protocoles expérimentaux.
- les difficultés scientifiques intrinsèques au domaine de la perception sensorielle.

Enfin, nous aborderons la question des études multisensorielles, qui restent actuellement très peu nombreuses.

1) De nombreux *knowledge gaps* identifiés

Le chapitre 3 nous a fourni une vision plus exhaustive de l'état des connaissances en complément du chapitre 2. Nous avons déroulé une stratégie composite avec différentes entrées :

- une entrée relativement large concernant la pollution sonore (carte systématique tout taxons, activités et impacts confondus).
- plusieurs entrées ciblées concernant les bruits ou la lumière artificielle, en investiguant certaines expositions (éoliennes, activités récréatives) ou certains taxons (mammifères, rapaces nocturnes).
- une vision exploratoire pour les odeurs afin de dresser un premier état des lieux.

A travers ces différents travaux, nous avons pu identifier des manques dans la connaissance à différents niveaux.

Tout d'abord, la carte systématique sur la pollution sonore met en évidence que divers groupes biologiques des écosystèmes terrestres sont fortement sous-étudiés ; c'est le cas des reptiles (18 études) et de la majorité des invertébrés (en particulier les arachnides avec seulement 3 études). Au sein des sources de bruits, les bruits récréatifs figurent parmi les moins explorés ce qui a amené des difficultés à tirer des conclusions définitives dans l'exploitation de ce *cluster* (Chapitre 2

Section II). En termes d'*outcomes*, les impacts sur le plan spatial (déplacements, aires de répartition, domaines vitaux, *etc.*) font partie des moins connus. Au final, de très nombreuses combinaisons (ex : population-exposition ou population-impact) n'ont jamais été étudiées.

Au sein du *cluster* des "bruits industriels", nous avons pu constater que les bruits des éoliennes terrestres étaient assez peu investigués (7 articles). Néanmoins, l'actualisation sur la période 2019-2023 a doublé le nombre d'articles collectés, ce qui montre une vive dynamique. Le *cluster* des bruits récréatifs que nous avons exploité souligne que la grande diversité des activités humaines qui s'inscrit dans ce *cluster* (événementiel, tourisme, loisirs à moteurs, *etc.*) reste très peu représentée. Avec seulement 16 articles sélectionnés pour notre revue, ce corpus s'avère donc maigre ; la plupart des activités ne font l'objet que d'un ou deux articles.

Toutefois, la pollution sonore est un sujet qui fait l'objet d'une activité de recherche de plus en plus soutenue (Duquette et al., 2021; Gomes et al., 2022). Nous pouvons donc espérer que certains des manques identifiés seront comblés assez rapidement.

En ce qui concerne la revue systématique sur les rapaces nocturnes, 46 espèces ont fait l'objet d'au moins une étude ce qui représente 19 % des *Strigiformes*. Cela reste donc peu pour un groupe biologique aux mœurs nocturnes et par conséquent fortement exposé à l'éclairage artificiel.

Concernant les mammifères terrestres européens, sur les 186 espèces européennes considérées, nous avons collecté de la littérature pour 22 d'entre elles, représentant 12 des 22 familles européennes. Peu d'espèces bénéficient de plusieurs études permettant une vision plus globale de l'effet de la lumière artificielle sur divers paramètres. La plupart des articles (30/48 soit 62 %) se déroulent en laboratoire ou en enclos et se concentrent sur des modifications de la photopériode (impacts physiologiques, comportementaux ou sur l'activité). Seulement 5 études sont expérimentales, menées *in-situ* ou en enclos, cherchant à évaluer l'effet de tel ou tel éclairage artificiel. Uniquement 4 études concernent des analyses globales de pollution lumineuse (corrélation entre la pollution lumineuse et la répartition d'espèces ou l'activité).

Enfin, les effets des odeurs anthropiques constituent un champ à explorer, avec pour l'instant peu de littérature comme l'a souligné la synthèse exploratoire publiée et intégrée au chapitre 3 (section III). Parmi les trois pressions sensorielles considérées ici, c'est surtout sur celle-ci que la recherche devrait se focaliser dans l'immédiat.

En résumé, cette situation lacunaire plaide pour un renforcement de la recherche sur ces sujets afin d'obtenir un paysage plus complet des connaissances. Néanmoins, nous pensons qu'il existe suffisamment de connaissances d'impacts pour justifier d'agir à la réduction des émissions artificielles. En revanche, des connaissances plus précises et exhaustives seront indispensables dans une visée opérationnelle (ex : établissement de seuils de sensibilité) et nous reviendrons sur ce point dans la section II.

2) Une connaissance disponible plus ou moins démonstrative et robuste

Tout d'abord, comme rappelé dans le chapitre 1, les études observationnelles montrent plutôt des corrélations qu'une causalité. Idéalement il est donc préférable de disposer d'études manipulatoires, y compris *in-situ*, pour attribuer avec davantage de certitude l'effet constaté sur les organismes à la pollution sensorielle étudiée. La carte systématique sur la pollution sonore révèle qu'environ 40 % des études recensées sur les écosystèmes terrestres sont des études observationnelles. Cela suggère que cette partie non négligeable de la littérature est donc *a priori* faiblement démonstrative (même si une étude observationnelle avec un protocole rigoureux peut mettre en évidence une corrélation forte). En d'autres termes, quels que soient les résultats de ses études (effet positif, neutre ou négatif du bruit) ceux-ci doivent être considérés comme des tendances plutôt que comme des preuves (*low versus strong evidence*).

Deuxièmement, dans le cas des études manipulatoires, la rigueur du protocole expérimental - qui doit permettre de limiter les biais - influe sur la fiabilité des résultats. Or, dans les revues systématiques réalisées dans cette thèse nous avons pu mettre en évidence à plusieurs reprises certaines limites des études collectées. Bien que nous n'ayons pas conduit d'analyse critique aboutissant à un niveau de biais global de chaque étude, nous avons extrait différentes données liées aux protocoles expérimentaux telles que le type de *design* (CE, BAE, BACE) ou la mesure de la population et de l'exposition (lune, lumière artificielle, bruit artificiel). Ces données permettent à l'utilisateur de ces revues de se faire son propre avis sur la qualité des études synthétisées. A partir de ces données, nous avons développé un regard critique sur les études disponibles dans la discussion du chapitre 3 (Section V). Nous avons souligné que la robustesse des études était variable et que toutes les connaissances synthétisées ne peuvent donc pas être mises sur le même niveau de fiabilité. Dans les revues systématiques produites nous avons inclus des recommandations à la recherche afin de mieux tenir compte de ces biais potentiels. Dans la discussion du chapitre 2 (Section III) nous avons rappelé que les protocoles de type *Before/After/Control/Exposed* - possédant une double comparaison spatiale et temporelle - sont considérés comme les plus robustes ; ils devraient donc être privilégiés dans les futures études.

3) Le monde sensible : un monde difficile à appréhender par nature ?

Etudier les effets de stimuli sensoriels est complexe car cela a trait à la dimension sensible, intangible et qui comporte une part de subjectivité. Cela fait intervenir des réactions comportementales qu'il est toujours difficile d'interpréter sans faire d'anthropocentrisme.

Aujourd'hui encore, les mécanismes qui sous-tendent les réactions "basiques" d'attraction ou de répulsion des organismes vis-à-vis des stimuli sensoriels restent mal connus. Par exemple, l'attraction des insectes vers les sources lumineuses fait régulièrement l'objet de nouvelles explications (Baker, 1987; Beaudouin, 1985; Fabian et al., 2024). L'élucidation de ces mécanismes nécessite des connaissances diverses - notamment en physiologie, neurobiologie, éthologie - ce qui invite au développement d'études pluridisciplinaires bien au-delà de l'écologie (Rosa & Koper, 2018).

En reprenant la notion de "monde propre" développée par Jakob von Uexküll (voir introduction Partie 3 Section II), comprendre comment un amphibien réagit à la pollution sonore demande de

comprendre comment cet animal expérimente le monde qui l'entoure. Cette nécessaire transposition nous remet humblement à notre place. Tous les organismes perçoivent le monde extérieur avec leur faculté et ce monde perçu devient leur réalité, qui coexiste avec celle des autres sans que l'une ne soit plus réelle ou légitime que les autres.

Cette diversité des mécanismes de perception sensorielle empêche une transposition hâtive sur la base des capacités humaines. Par exemple, au sein du vivant l'ouïe repose sur des organes aussi divers et éloignés des nôtres que des soies sensorielles (araignées), l'audition pulmonaire (amphibiens) ou la ligne latérale des poissons. Cette diversité peut aussi constituer une difficulté très concrète pour l'identification des trames sensorielles car elle implique qu'il faudrait s'intéresser à un très grand nombre de taxons pour couvrir la réalité du vivant. Toutefois, il pourrait être possible de raisonner par guildes fonctionnelles en regroupant les espèces ayant des capacités sensorielles proches, au-delà de la taxonomie. Pour ce faire, des traits pourraient être utilisés comme des *proxy* de ces facultés sensorielles (taille des yeux, morphologie de l'endocrâne, etc.).

Par ailleurs, ces mécanismes de perception sensorielle, et les impacts des émissions artificielles qui en découlent, sont souvent appréhendés comme s'ils étaient uniformes pour une espèce donnée. Or, de la même manière que chez les humains toutes les personnes ne sont pas sensibles de la même façon aux nuisances sonores ou lumineuses (par exemple on constate une grande variabilité dans la capacité à dormir avec des lumières intrusives), il existe probablement une grande variabilité individuelle dans les réponses des autres animaux aux pollutions sensorielles.

Une étape importante de la perception sensorielle est celle de l'intégration du stimulus par l'individu (voir Figure I.F19 de l'introduction Partie 2 Section I). Dans certains cas, et notamment chez certains taxons, cette étape se fait probablement en suivant un processus purement mécanistique et relativement prévisible : le stimulus est perçu, intégré par le cerveau et il engendre des réactions réflexes (ex : mise en mouvement). Dans d'autres cas et notamment chez les organismes dotés de capacités cognitives, le processus d'intégration du stimulus met en jeu la compréhension, l'apprentissage, la mémoire. Or, nous savons encore très peu de choses de ces capacités cognitives dont l'étude relève de l'éthologie et de la neurobiologie. Nous pouvons en tous cas nous attendre à une forte variabilité intraspécifique et donc à une grande part d'imprévisibilité dans les réactions du fait, entre autres, de la sensibilité de chaque individu et de son expérience. Ceci limite l'extrapolation au rang d'espèces des résultats obtenus sur quelques individus dans une expérimentation comme celles présentées dans le chapitre 2.

Dans les études sur les pollutions sensorielles, cette variabilité intraspécifique est très rarement prise en compte. Une revue sur les effets du bruit a précisément montré que moins de 10 % des articles recensés par les auteurs (51/589) en tiennent compte. Pourtant, les études qui examinent cette variabilité individuelle sont 75 % à trouver qu'il s'agit d'un facteur significatif dans l'explication des résultats (Harding et al., 2019). La variabilité individuelle peut être liée à différents paramètres, tels que l'âge ou la position sociale dans le groupe (Eastcott et al., 2020).

Dans d'autres domaines et sur d'autres taxons, plusieurs travaux nous invitent à une meilleure prise en compte de la variabilité intraspécifique pour comprendre et prévoir l'effet des pressions anthropiques. Les amphibiens montrent par exemple une variabilité intraspécifique dans la sensibilité à certaines substances dans le milieu (ex : nitrates) (Miaud et al., 2011). Chez les espèces

végétales, la variabilité intraspécifique des traits de vie se révèle importante (Albert et al., 2010; Siefert et al., 2015) et a été mise en évidence comme un facteur déterminant dans le niveau de sensibilité au changement climatique (Jung et al., 2014). Ceci suggère à quel point la variabilité individuelle des réponses est susceptible de nuancer nos connaissances en écologie, et en l'occurrence celles que nous avons des impacts des pollutions sensorielles. Une généralisation au rang d'espèce est inévitablement associée à une simplification de la réalité.

4) Les effets combinés

Les trois pollutions sensorielles que sont la lumière artificielle nocturne, le bruit et les odeurs anthropiques ont chacune des impacts sur la biodiversité comme nous l'avons vu. Dans le même temps, elles peuvent agir ensemble, par exemple en amplifiant leurs effets respectifs (Halfwerk & Jerem, 2021).

La prise en compte des différentes pollutions sensorielles pourrait mettre en évidence la capacité éventuelle de certains animaux à privilégier tel ou tel sens face à un environnement pollué (par exemple privilégier l'ouïe en cas de pollution lumineuse), ce sur quoi nous savons très peu de choses. Cela nous amène à la notion de spécialiste/généraliste sur le plan sensoriel, connue pour les préférences d'habitats ou de régime alimentaire, et qui mériterait d'être approfondie pour les sens. En outre, ces pressions sensorielles sont souvent des facteurs corrélés car elles ont fréquemment les mêmes émetteurs (une route, la ville, des industries, etc.). La pollution sonore peut donc être un facteur confondant dans une étude sur la pollution lumineuse, et inversement.

Il est donc indispensable de s'intéresser aux relations entre ces trois pressions sensorielles dans des études communes. Or, peu d'études considèrent conjointement plusieurs types de stimuli sensoriels.

Au cours de la revue sur les rapaces nocturnes exposée dans le chapitre 3 (Section II) - qui s'intéresse à deux facteurs sensoriels (bruit et lumière) - nous avons recensé seulement trois articles qui ont pris en compte à la fois le bruit et la pollution lumineuse et aucun d'entre eux n'a examiné les interactions potentielles entre les deux facteurs de stress (Alquezar et al., 2020; Marín-Gómez et al., 2020; Scobie et al., 2016).

Au cours de la thèse, nous avons regardé plus précisément dans la littérature le nombre d'études analysant les effets des trois pressions et nous avons trouvé qu'une méta-analyse (Guenat & Dallimer, 2023). Le duo lumière-bruit est plus fréquent mais cela n'implique pas forcément que les auteurs ont cherché à mettre en évidence des interactions entre les deux facteurs.

C. Conclusion

Les pollutions sensorielles connaissent actuellement un intérêt grandissant dans le domaine de la recherche en écologie (Dominoni et al., 2020; Halfwerk & Slabbekoorn, 2015). La lumière artificielle nocturne bénéficie d'un volume de connaissances important, de même que les bruits anthropiques. Toutefois, il paraît nécessaire d'aborder désormais ces problématiques différemment : en les considérant comme un problème global de pollutions sensorielles, ce qui fait émerger des questions

plus transversales d'interactions entre ces stimuli qui ont pour l'instant peu été investiguées. Les connaissances devraient également aller jusqu'à l'échelle individuelle et pas uniquement spécifique, compte tenu de la variabilité intraspécifique attendue sur un tel sujet.

Les impacts que ces pollutions sensorielles ont en écologie spatiale sont ceux les moins bien décrits même si nous savons déjà que des parallèles sont faisables avec les éléments physiques du paysage en termes de disparition et de fragmentation des habitats. Tout en s'en rapprochant, ces pollutions sensorielles ont aussi des spécificités (emprise plus large, réversibilité) qui soulignent que les connaissances acquises sur la fragmentation physique ne sont pas transposables telles quelles.

Il est donc nécessaire que l'écologie du paysage se saisisse davantage de la dimension sensorielle du vivant. De manière réciproque, l'écologie sensorielle devrait elle-aussi investir davantage l'échelle du paysage alors qu'elle s'était concentrée pour le moment surtout sur l'échelle individuelle ou écosystémique. Récemment, la méta-écologie apparaît également comme un champ disciplinaire nouveau dédié à l'étude des interdépendances spatiales entre les systèmes écologiques (entre populations, entre communautés, entre écosystèmes) (Schiesari et al., 2019). Cette discipline étudie donc les flux d'organismes, d'énergie et de matière à travers le paysage. Par conséquent, il serait pertinent qu'elle intègre les flux sensoriels, faisant partie des flux d'énergie. Cette thèse est donc une invitation à un renforcement des interfaces entre ces différentes disciplines pour mieux comprendre les relations paysages/sensorialité.

L'augmentation de la part artificielle dans les paysages sensoriels sur la planète soulève de nombreuses questions. Ces émissions pourraient-elles devenir une nouvelle force évolutive ? La question se pose sur le plan biologique comme écologique (Hopkins et al., 2018).

Nous savons que les systèmes sensoriels se développent sous la pression de sélection, en lien notamment avec les rapports proies/prédateurs. Une phase clef de l'évolution a été "l'explosion cambrienne" il y a environ 500 Ma qui a engendré subitement une "course à l'armement". Plus tard, la sortie des eaux a également été un nouveau moteur d'évolution des systèmes sensoriels du fait du changement de compartiment. Aujourd'hui, les systèmes sensoriels vont-ils évoluer en réponse à un environnement sensoriel qui change brusquement sous l'effet de nos activités et sachant que les stimuli artificiels impactent précisément les rapports proies/prédateurs ?

Certains travaux montrent que des phénomènes de microévolution sont déjà à l'œuvre. Par exemple, la pollution lumineuse tendrait à sélectionner les individus les moins dispersifs dans certaines populations de papillons (Altermatt & Ebert, 2016) avec une évolution des traits morphologiques liés à la mobilité (réduction de la taille des ailes) (Van De Schoot et al., 2024). Si ces évolutions peuvent être considérées comme des formes d'adaptation, elles ne sont probablement pas sans conséquence sur la dynamique des populations concernées et leur brassage génétique. Pour le moment, aucune étude ne semble avoir mis en évidence un isolement génétique de populations par une fragmentation liée explicitement aux polluants sensoriels.

Avec ce premier axe de discussion, nous constatons qu'il reste beaucoup de questions en suspens. Dans le même temps, nous pensons qu'il existe suffisamment de connaissances sur les impacts des pollutions sensorielles pour justifier d'agir à la réduction de ces émissions artificielles afin de limiter les dégâts sur la biodiversité et notamment de les prendre en compte dans les trames écologiques.

II. Les trames écologiques élargies à la dimension sensorielle

A. Débat d'ordre général sur les trames écologiques : une démarche pertinente sans être pour autant LA solution ?

En introduction nous sommes revenus sur l'élargissement de la protection de la nature au fil des années (Patrie 1 Section V.A). Les limites de la protection réglementaire (aires protégées) ont impliqué de trouver des moyens plus larges d'action, ce à quoi les réseaux écologiques ont correspondu. Les trames écologiques apparaissent en effet comme une politique publique pertinente pour considérer les phénomènes de disparition et de fragmentation des habitats à l'échelle d'un territoire. Par conséquent, la lumière, le bruit et les odeurs ayant elles-aussi ce type d'impacts paysagers, **il paraît logique et pertinent que les trames écologiques se renforcent pour élargir leur spectre et prendre en charge ces pollutions sensorielles.**

Dans le même temps, nous avons souligné en introduction que la notion de réseaux écologiques et plus précisément de corridors est parfois critiquée, présentée comme une approche simpliste cherchant à guider la biodiversité sur des rails. Ce discours a été entendu pour la Trame verte et bleue et s'entend parfois aujourd'hui pour la Trame noire.

Certes le modèle noyaux/corridors des trames écologiques est schématique mais il est pratique et opérationnel, notamment pour prioriser les arbitrages politiques entre la préservation de la biodiversité et l'aménagement dans les paysages anthropisés (Arroyo-Rodríguez et al., 2020). Il existe de très nombreuses façons de s'intéresser à la connectivité d'un paysage. La notion de corridor en fait partie et peut se traduire elle-même de multiples manières (corridors linéaires, corridors en mosaïques, corridors paysagers) (voir Figure I.Fg de l'introduction). L'approche choisie dépend du contexte mais aussi du projet de territoire (comme nous le soulignons, les trames écologiques sont des projets politiques). D'ores et déjà les projets de trame noire réalisés en France sont très différents d'un territoire à l'autre. Des projets ont été menés dans des espaces très urbanisés (métropoles) ou très préservés (parcs nationaux) et ceci tient justement à la souplesse du modèle réservoir/corridor.

Enfin, il faut d'emblée considérer que les politiques de trames n'ont pas vocation à embrasser l'ensemble des politiques de préservation de la biodiversité. Elles se concentrent sur les enjeux de continuités écologiques, au travers d'une approche spatialisée. Il est donc important de ne pas considérer les trames écologiques comme l'unique politique publique devant prendre en charge les pollutions sensorielles. Des actions de réduction de ces pollutions à la source, partout où c'est possible, sont indispensables. Nous avons vu en introduction (Partie 5 Section III.A) que la France possède une véritable politique de réduction des nuisances lumineuses, y compris dans un souci de protection de la biodiversité, qui dépasse de loin l'approche des continuités écologiques. Une telle dynamique devrait être encouragée aussi concernant le bruit. A ce jour l'attention est en grande partie focalisée sur la pollution sonore marine et une politique de réduction des nuisances sonores sur les écosystèmes terrestres devrait être renforcée. Pour les odeurs, la mise en place d'une politique nationale sur les odeurs anthropiques reste à mener.

B. Quelle définition donner à ces nouvelles trames "sensorielles" ?

1) Sur le plan technique

D'un point de vue technique, l'exemple de la Trame noire montre la difficulté à définir précisément ces nouvelles trames. Deux définitions ont été posées dans un cadre institutionnel :

- dans le guide Trame noire de l'OFB (Sordello et al., 2021).
- au sein d'une motion sur la pollution lumineuse votée au congrès UICN organisé en France en 2021¹.

Dans le guide Trame noire nous avons défini la Trame noire comme : « *un ensemble connecté de réservoirs de biodiversité et de corridors écologiques pour différents milieux (sous-trames), dont l'identification tient compte d'un niveau d'obscurité suffisant pour la biodiversité nocturne* ». Il s'agit donc d'un réseau de corridors et de réservoirs connectés, par sous-trames, comme l'est la TVB. La différence réside dans la considération de la dimension sensorielle, en l'occurrence nous précisons que cette Trame noire doit tenir compte d'un niveau d'obscurité "suffisant" la nuit.

Toute la difficulté est donc de définir ce qu'est ce niveau "suffisant". Il faut reconnaître que pour la TVB, ce travail n'a jamais été fait et on peut imaginer que ce fut volontaire. Par exemple, ni les définitions règlementaires ni les définitions scientifiques ne disent à partir de quelle densité d'arbres une sous-trame forestière est optimale. Fixer un seuil serait trop restrictif car cela dépend des espèces et des forêts. Certaines espèces spécialistes vont fréquenter uniquement les forêts denses quand d'autres espèces vont fréquenter la forêt mais aussi des zones semi-ouvertes (bocages, peuplements clairs) voire temporairement des zones vraiment ouvertes (clairières, prairies entre forêts).

Pour la Trame noire il est pertinent qu'il en soit de même car certaines espèces vont se contenter d'une obscurité partielle, étant plus habituées au crépuscule, quand d'autres vont rechercher le noir le plus profond. Aussi, la littérature met en évidence des impacts pour des quantités extrêmement faibles de lumière artificielle comme nous l'avons vu en introduction (Partie 4 Section I.B). Un seuil de tolérance à la lumière prenant en compte ces données serait donc proche de zéro. Or, nous savons dans le même temps que certaines espèces parviennent à se maintenir dans des zones faiblement polluées par l'éclairage.

Dans son alinéa 6, la motion UICN votée en 2021 « *recommande que les autorités identifient, préservent et restaurent les infrastructures naturellement sombres (réseaux écologiques formés de zones centrales et de corridors, caractérisés par un degré naturel d'obscurité nocturne et par sa périodicité) afin de faciliter le fonctionnement de milieux nocturnes sains, riches en espèces* ». Il s'agit donc d'une autre approche, faisant référence à l'état naturel, sans aller jusqu'à le quantifier. L'obscurité doit être la plus proche possible des niveaux naturels, en prenant en compte la variabilité naturelle de cette obscurité (liée à la Lune et aux saisons par exemple). Les seuils naturels de

¹ <https://www.iucncongress2020.org/fr/motion/o84>

luminosité nocturne sont mesurables, même s'ils dépendent là encore de plusieurs facteurs (latitude, saison, etc.).

Cette référence à un état naturel paraît adaptée aussi pour la Trame blanche et la Trame olfactive. En effet, préconiser une trame silencieuse (dépourvu de tout son) pourrait être trompeur puisque l'environnement sonore naturel est rarement nul (biophonie, géophonie). Là encore celui-ci varie selon les saisons et les heures de la journée. De même pour les odeurs, les paysages odorants naturels sont riches d'odeurs émanant des végétaux, du sol, des animaux, dans une dynamique spatio-temporelle. Une autre proposition pour les trames sonores et olfactives pourrait être de fixer un seuil maximum de proportion de bruits/odeurs anthropiques. A cette fin, les indices bioacoustiques peuvent être de bons indicateurs (tels que décrits en annexe I.A7 de l'introduction).

2) Sur le plan réglementaire

D'un point de vue réglementaire (en France) nous avons vu en introduction que les trames sensorielles n'existent pas aujourd'hui au regard du droit (Partie 4 Section III.A). Les pollutions lumineuses, sonores et chimiques sont, au mieux, citées dans la définition d'un obstacle (ON TVB après leur mise à jour en 2019).

Dans le même temps, le Code de l'environnement parle de "continuité écologique" sans précision, ce qui est au final très inclusif. D'aucun peut donc considérer que cela vise toutes les continuités écologiques et que ce terme englobe déjà tacitement les continuités écologiques nocturnes par exemple. Cela pourrait éventuellement être valable aussi pour la notion de continuité écologique de quiétude mais cette interprétation est déjà plus fragile. Pour les odeurs, cela paraît encore plus compliqué de les considérer comme tacitement déjà incluses. Aussi, ce raisonnement conduirait à penser que d'autres types de continuités seraient déjà visées par le Code de l'environnement (5G, radiations nucléaires, etc.) alors que tout le monde s'accorde à reconnaître que ce n'est pas le cas.

Il paraît donc préférable de bien nommer explicitement les choses, notamment dans le Code de l'environnement. En particulier, l'article L371-1 du Code de l'environnement, définissant la Trame verte et la Trame bleue pourrait être modifié, à la suite de l'alinéa « II. – La trame verte comprend : » et « III. – La trame bleue comprend : ».

Par exemple, concernant la Trame noire, il conviendrait de disposer que :

III. – La trame noire comprend l'ensemble des réservoirs de biodiversité et des corridors écologiques, terrestres et aquatiques, caractérisés par un degré naturel d'obscurité nocturne et par sa périodicité.

Il serait pertinent d'engager une réflexion similaire pour la définition de la Trame blanche et de la Trame olfactive.

En 2023-2024, un projet de proposition de loi était à l'étude sous l'impulsion d'une Sénatrice, offrant une perspective prometteuse d'effectuer ce renforcement législatif en faveur d'une reconnaissance de la Trame noire dans le Code de l'environnement.

C. Repenser notre conception de l’artificialisation des milieux et de la planification territoriale

Les Trames sont identifiées à plusieurs échelles, notamment en France à l’échelle nationale et régionale (voir introduction Partie 1 Section V) puis *in fine* ces politiques trouvent leur opérationnalité à l’échelle locale au travers des documents d’urbanisme et de planification (voir la note du Centre de ressource TVB)². Or, ces documents fonctionnent par rapport à l’occupation du sol (zones à urbaniser, zones naturelles, etc.). Ils ne sont donc pas prévus pour inclure des perturbations intangibles comme les pollutions sensorielles et encore moins lorsque celles-ci sont liées à une temporalité (cycle jour/nuit par exemple). Une première lecture juridique tend à penser que ce ne sont pas des documents de gestion susceptibles d’intégrer des règles relatives à l’éclairage nocturne et encore moins à l’émission d’odeurs ou de bruits par diverses activités. Notons tout de même que ces documents intègrent d’ores et déjà des règles précises sur certains aspects du bâti (couleurs des volets ou des tuiles), ce qui pourrait être transposé à l’éclairage (règles sur des ambiances lumineuses à respecter).

Nous rencontrons donc ici un manque pour retranscrire concrètement ces trames sensorielles dans les territoires. Pour le moment il n’existe pas de document réglementaire totalement adapté. D’ailleurs, concernant la trame noire, nous constatons que la plupart des démarches des collectivités se traduisent pour l’instant par des documents autoportants qui n’ont pas de valeur juridique au sens du Code de l’urbanisme. Une enquête du Centre de ressources TVB en 2022 recensant les exemples de documents d’urbanisme intégrant la Trame noire montre qu’ils sont très peu nombreux. Les documents de l’urbanisme lumière apparaissent comme une solution intéressante pour la Trame noire mais ces documents ne sont qu’à l’initiative des communes volontaires, sans portée réglementaire.

Pourtant, la SNB 2030 prévoit de « rendre la mise en place de trame noire aussi systématique que celles des trames vertes et bleues dans les stratégies territoriales » (mesure 20 action 3 vue dans le Chapitre 4 Section I). Par ailleurs, depuis la loi Climat et Résilience du 22 août 2021³, dans tous les nouveaux PLU(i), les Orientations d’Aménagement et de Programmation (OAP) doivent désormais définir « les actions et opérations nécessaires pour mettre en valeur les continuités écologiques » (article L. 151-6-2 du Code de l’urbanisme). Ces OAP constituent la déclinaison opérationnelle du projet de territoire par les élus (voir la note du centre de ressources TVB)⁴. Nous pourrions considérer que les OAP doivent englober les continuités écologiques des trames nocturnes, sonores et olfactives.

Au cours de la journée nationale d’échange organisée en 2023 (voir annexe du chapitre 4) (JET 2023), cette question a été longuement abordée lors de la table ronde. A cette occasion, Philippe Billet Professeur agrégé de droit public (Faculté de droit - U. Jean-Moulin - Lyon 3) et Directeur de

² https://www.trameverteetbleue.fr/sites/default/files/references_bibliographiques/note_technique_cdr_tvb_n3_plutvb.pdf

³ <https://www.legifrance.gouv.fr/jorf/id/JORFTEXT000043956924>

⁴ https://www.trameverteetbleue.fr/sites/default/files/references_bibliographiques/note_technique_cdr_tvb_n2_oap_tvb.pdf

l'Institut de droit de l'environnement de Lyon (CNRS - UMR 5600 - EVS-IDE) a souligné : « *Les outils de la TVB sont les outils de l'urbanisme. Or, la question de l'éclairage n'est pas une préoccupation de l'urbanisme (permis de construire). Les outils de l'urbanisme ne sont pas pensés pour cela, par exemple un maire ne peut pas délivrer un permis de construire sous condition d'éclairage ou d'extinction. L'élargissement aux autres trames [sensorielles] pose donc la nécessité d'un nouveau pilotage juridique des trames en général, qui doit dépasser la dimension de l'urbanisme et de l'occupation du sol.* ». Cette impasse concerne tout autant d'autres nouvelles trames qui émergent également en ce moment pour les continuités écologiques aériennes (trame aérienne) ou souterraines (trame brune). Les documents d'urbanisme, basés sur une approche "à plat" au sol, ne sont pas non plus conçus pour prendre en charge ces strates.

Plus généralement, c'est notre manière d'appréhender l'artificialisation des milieux naturels qu'il convient de faire évoluer. Celle-ci repose pour l'instant sur l'artificialisation du sol. Cette conception a été réaffirmée récemment à travers la politique "Zéro artificialisation nette" (ZAN) initiée par la loi Climat et Résilience (citée plus haut) destinée à enrayer la perte nette de milieux naturels en conditionnant la possibilité d'artificialisation d'un lieu à la renaturation d'un autre lieu. L'objectif fixé à l'échelle nationale est de réduire de moitié la consommation des espaces naturels, agricoles et forestiers d'ici à 2031, par rapport à celle observée entre 2011 et 2021, puis à atteindre le ZAN en 2050. Les textes qui précisent les modalités du ZAN définissent très clairement l'artificialisation (décret n° 2023-1096 du 27 novembre 2023 relatif à l'évaluation et au suivi de l'artificialisation des sols⁵) : « *L'artificialisation est définie comme l'altération durable de tout ou partie des **fonctions écologiques d'un sol**, en particulier de ses fonctions biologiques, hydriques et climatiques, ainsi que de son potentiel agronomique par son occupation ou son usage.* » (article L101-2-1 du Code de l'urbanisme)⁶. Au sein des documents de planification et d'urbanisme, les surfaces à considérer comme artificialisées sont celles « *dont les sols sont soit imperméabilisés en raison du bâti ou d'un revêtement, soit stabilisés et compactés, soit constitués de matériaux composites* ». Nous voyons bien qu'avec cette approche, les pollutions sensorielles ne sont pas considérées comme une forme d'artificialisation. Pourtant l'artificialisation d'une route ne se limite pas à sa surface imperméabilisée ; ses émissions sonores, lumineuses, olfactives artificialisent les milieux adjacents.

En résumé, nous touchons ici à un point complexe, aussi bien juridique que "philosophique", lié à notre manière d'appréhender notre environnement qui est essentiellement matérialiste pour l'instant. Notre conception est relativement binaire : un espace est soit aménagé, donc occupé au sol par des structures physiques, soit naturel. La perte de fonctionnalité par altération de la perception sensorielle ne rentre pas dans ce cadre. Il y a donc ici un champ d'investigation pour penser de nouveaux outils, documents, leviers, procédures. En ce sens, une réflexion sur la transposabilité des trames sensorielles au niveau territorial devrait être engagée. Différentes ressources offrent déjà des premiers éléments de réflexion. Le guide Trame noire de l'OFB comporte dans sa partie C.5 des pistes pour intégrer la Trame noire dans les documents d'urbanisme

⁵ <https://www.legifrance.gouv.fr/jorf/id/JORFTEXT000048465959>

⁶ https://www.legifrance.gouv.fr/codes/article_lc/LEGIARTI000043967077

et de planification. Le Cerema a également produit une fiche sur l'intégration des enjeux de biodiversité nocturne dans la planification (fiche AUBE n°2)⁷.

D. Comment articuler ces différentes trames ?

Multiplier les différentes trames (vertes, bleues, noires, blanches, olfactives, mais aussi brunes, aériennes, turquoises, etc.) pose la question de leur articulation sur un même territoire. Le fait est que de nombreux éléments du paysage sont liés à plusieurs trames à la fois et qu'une transversalité est donc nécessaire. Ceci était déjà le cas dans la Trame verte et bleue avec le découpage en sous-trames destiné à couvrir l'ensemble des continuités écologiques (forestières, aquatiques, etc.). Cette approche n'était pas incompatible avec le fait que de nombreuses espèces sont inféodées à plusieurs sous-trames.

Cette coordination inter-trames devrait idéalement se faire au cours d'un projet unique de "Trames" sur un même territoire, englobant les différentes dimensions, matérielle et sensorielle. Un exemple de projet "multitrames" a été mené par le bureau d'études TerrOiko sur le territoire du parc naturel régional Scarpe Escaut (Boileau, 2023). Dans le cadre de la JET 2023, Jérémie Cornuau, Docteur en écologie exerçant au sein de ce bureau d'études a partagé son point de vue : « *Le fait d'aborder toutes les trames ensemble permet de mutualiser et au final fait gagner du temps et de l'argent [à la collectivité]. Cela donne une vision globale qui est nécessaire pour savoir quels sont les freins aux déplacements des espèces (parfois c'est le manque de haies, parfois c'est la lumière artificielle, parfois c'est le bruit, etc.)* ».

Cette complémentarité entre trames est un gage d'efficacité et aussi d'adhésion des élus qui pourraient se sentir dépassés par la succession de nouvelles dimensions à prendre en compte sur leur territoire. Dans le même temps, le fait de nommer explicitement chaque déclinaison de trame apporte un intérêt ludique, notamment pour communiquer auprès des citoyens. Pour cette raison nous avons proposé dans le chapitre 4 (Section II) la notion de Trame noire, Trame blanche, Trame olfactive (termes déjà utilisés dans certains projets). Dans le cadre de la JET 2023, la Ville de Lille a témoigné : « *Le fait de segmenter en différentes thématiques (bruit, lumière, etc.) a aidé beaucoup les choses pour ensuite repartir sur une vision systémique et globale. La multiplicité des trames apparaît donc ludique et facilitatrice.* ». Cette idée résume bien les échanges de cette journée.

III. Comment les pressions sensorielles peuvent-elles être intégrées dans les trames écologiques ?

Partant du principe que l'intégration des pollutions sensorielles dans les trames est pertinente, nous allons discuter dans cette troisième partie des aspects techniques et méthodologiques pour le faire.

Dans l'article sur la Trame noire présenté au chapitre 4 (Section I Figure 4.F3 ; voir aussi (Sordello, 2017a)) nous avons proposé un canevas à 4 étapes pour la Trame noire qui peut valoir pour les

⁷ <https://www.cerema.fr/fr/centre-ressources/boutique/aube-amenagement-urbanisme-biodiversite-eclairage>

différentes trames sensorielles, incluant 1/ Un diagnostic, 2/ L'identification du réseau écologique 3/ La mise en œuvre (préservation/restauration) et 4/ Le suivi et l'évaluation. Ici nous allons discuter de certaines de ces étapes.

A. Comment diagnostiquer les pollutions sensorielles ?

La prise en compte des pressions sensorielles dans la conservation de la nature, et notamment dans les trames écologiques, sous-entend d'avoir une bonne connaissance de ces pressions. En introduction (Partie 4) nous avons vu qu'en France nous disposions d'une connaissance très moyenne à ce sujet. La création d'observatoires de ces pressions lumineuses, sonores et olfactives est donc à encourager.

A ce jour, il existe un indicateur national de pollution lumineuse, plus précisément de la luminance zénithale en cœur de nuit par temps clair (Introduction Partie 4 Section I.A.). Cet indicateur reste incomplet du fait des données satellitaires utilisées. Toutefois, la SNB 2030 (qui prévoit notamment la constitution d'une base de données nationale des points lumineux) devrait permettre d'améliorer la situation, de même que le LIFE Biodiv France ⁸ piloté par l'OFB qui intègre une action sur la pollution lumineuse coordonnée par les parcs nationaux. Ces deux leviers devraient aboutir à la production de nouveaux indicateurs terrestres mais aussi aquatiques. Déjà les méthodes et les rendus de cartographies de pollution lumineuse ont beaucoup progressé ces dernières années grâce au travail de bureaux d'études spécialisés, que ce soit à partir d'images satellitaires ou à partir de métrologie avec le développement de boîtiers-capteurs autonomes (Deverchère et al., 2022). Le développement d'un réseau national de surveillance est aussi à l'étude. Des données à haute résolution viennent également d'être mises à disposition à partir du satellite LuoJia ⁹.

Sur ce sujet des pressions, une vraie lacune existe pour les odeurs. Pour améliorer tout d'abord notre connaissance des paysages olfactifs naturels, il serait possible de passer par les cartographies des végétations, lorsque celles-ci seront disponibles en France via la politique publique CarHab ¹⁰. En effet, les émissions volatiles d'un grand nombre de végétaux supérieurs sont connues et en combinant ces connaissances avec les associations végétales, une typologie des paysages odorants pourrait être envisagée. Une vraie difficulté se présente par contre pour diagnostiquer les niveaux de pollutions olfactives (odeurs anthropiques). En effet, nous avons déjà soulevé en introduction la complexité du fait qu'une odeur n'existe que lorsqu'elle rencontre un récepteur biologique la considérant comme telle (Introduction Partie 4 Section III.A.). Toutefois, il serait possible d'estimer indirectement le potentiel de nuisance olfactive d'un paysage à partir des concentrations en certaines molécules de ROS ou de COVs dans l'atmosphère. En comparant ensuite ces valeurs à des seuils de références identifiés sur des organismes indicateurs (par exemple les seuils provoquant une perte d'attractivité des plantes à fleurs par les insectes ou les seuils devenant un facteur de

⁸ <https://www.ofb.gouv.fr/le-projet-life-btp-biodiversite-integree-dans-les-territoires-et-les-politiques>

⁹ <https://www.data.gouv.fr/fr/datasets/cartographies-departementales-de-la-radiance-nocturne-du-satellite-luojia-2018/>

¹⁰ <https://inpn.mnhn.fr/programme/carhab>

stress chez des plantes), les niveaux de pollutions olfactives pourraient être déterminés (com. pers. Renou).

B. Comment identifier des corridors et des réservoirs ?

1) Méthode inclusive vs intégrative

L'identification de ces nouvelles trames soulève de nombreuses questions méthodologiques. Une réflexion unique et globale sur les trames écologiques paraît la meilleure approche comme nous l'avons vu précédemment. C'est l'approche que nous avons qualifiée d'intégrative dans le guide Trame noire (voir aussi (Sordello, 2017b)). Les continuités écologiques sont identifiées, dans un état à préserver ou à restaurer, en intégrant les différents facteurs susceptibles de perturber les habitats naturels et les déplacements de la faune, dont les pressions sensorielles.

Dans le même temps, le fait de développer des nouveaux projets de trames sur des territoires ayant déjà investi dans la Trame verte et bleue pourrait constituer une difficulté voire un facteur décourageant pour des élus. La TVB est une politique en cours depuis une quinzaine d'années en France. De nombreux territoires ont alors déjà identifié leurs continuités écologiques, ce qui a souvent représenté un investissement conséquent (budget, temps, moyens, procédure, etc.). Il paraît inopportun de dire à ces territoires de repartir à zéro. Pour cette raison, la méthode que nous avons qualifiée d'inclusive peut être mise en place. Elle consiste à repartir des continuités écologiques identifiées pour la TVB et à vérifier quelles parties d'entre elles répondent ou non aux critères de qualité de l'environnement nocturne, sonore, olfactif, déterminant ainsi leur état à préserver ou à restaurer. Cette méthode permet de valoriser le travail déjà effectué, tout en restant pertinente.

2) La notion de seuil

En reconnaissant les pressions sensorielles comme des facteurs de dégradation des habitats ou de restriction des déplacements, cela rend possible leur prise en compte dans les outils de modélisation habituellement utilisés pour la TVB, tels que le chemin de moindre coût, la dilatation-érosion (Voir introduction Partie 1 Section V.D) et bien d'autres modèles de simulation de la connectivité. Par exemple, la lumière artificielle peut devenir un critère supplémentaire dans l'attribution des coefficients de friction aux différents pixels d'occupation du sol (Sordello, 2017b).

Qu'il s'agisse de la méthode intégrative ou de la méthode déductive, nous revenons donc ici à la nécessité d'un seuil abordée en section II.B. Autant la détermination d'un seuil ne paraît pas opportune dans une définition générale (notamment juridique) de ces nouvelles trames, autant il s'agit d'un passage technique qui semble incontournable lors de leur identification.

Ces préoccupations relatives à des "seuils" sont récurrentes dans les politiques de conservation de la nature. On peut citer l'exemple de la politique de l'eau (Directive européenne Cadre sur l'eau DCE, 2000) avec l'état écologique des masses d'eau ou la politique Natura 2000 (Directives européennes

Oiseaux, 1979 et Habitats-Faune-Flore, 1992) avec l'état de conservation des habitats et des espèces.

Dans le cas de la DCE, le point de référence de l'évaluation pour le volet biologique s'appuie sur des stations considérées comme pas ou très peu perturbées par des pressions anthropiques et sur lesquelles les espèces présentes ont été répertoriées. La qualité écologique est ainsi calculée par un écart aux références.

Dans le cas de Natura 2000, l'état favorable est défini par plusieurs critères tels qu'une aire de répartition ou une superficie "suffisante". Toutefois, ces niveaux "suffisants" ne sont pas définis et des débats ont régulièrement lieu au niveau européen sur les *favourable reference value* qui n'ont pas vraiment abouti pour l'instant (com. pers. Rouveyrol). Dans tous les cas, beaucoup d'habitats Natura 2000 sont dépendants d'une activité anthropique (milieux agropastoraux) et ne peuvent donc pas être comparés à des habitats "vierges et non perturbés par les humains".

Le règlement européen récemment adopté sur la restauration de la nature ¹¹ remet au goût du jour cette question du niveau de référence. Ce règlement fixe des objectifs de restauration - notamment les États membres devront remettre en bon état d'ici 2030 au moins 30 % des habitats actuellement en mauvais état, puis 60 % d'ici 2040 et 90 % d'ici 2050 - sans définir quel est ce bon état à atteindre. En dehors des habitats d'intérêt communautaire et de certains oiseaux (oiseaux agricoles pour lesquels un objectif est déjà précisé), chaque État membre devra engager un travail de définition des "niveaux satisfaisants" (com. pers. Aurélien Carré).

Pour les trames sensorielles, par exemple pour la Trame noire, nous avons vu plus haut qu'une option est de se référer à l'éclairement maximal d'une nuit naturelle, et donc de prendre comme référence l'éclairement d'une nuit de pleine Lune, cette donnée étant accessible (Kyba et al., 2017). Toutefois, ce seuil très ambitieux aboutirait à une Trame noire limitée en surface avec un grand nombre de zones à restaurer. En ce sens, il paraît opportun que ce choix soit fait le plus localement possible afin de tenir compte des spécificités territoriales à la fois écologiques et anthropologiques. En effet, comme dans d'autres politiques, « *la nécessité d'évaluer amène à faire des choix, pour décider de l'état optimal souhaité ; ces choix doivent être éclairés par des éléments scientifiques tout en s'insérant dans le contexte socio-économique et culturel* » (Maciejewski et al., 2016). Les infrastructures vertes sont précisément des objets politiques même si elles se basent sur le savoir scientifique et leur mise en œuvre doit donc nécessairement s'inscrire dans des territoires en tenant compte des besoins humains.

C. Quelles actions de restauration mettre en œuvre ?

Comment gérer ces pollutions sensorielles, notamment dans un objectif de restauration des continuités écologiques ? Dans l'article soumis à *Landscape and Urban Planning* (chapitre 4) nous avons intégré quelques mesures de gestion de la lumière, du bruit et des odeurs à mettre en œuvre dans les trames sensorielles.

¹¹ <https://www.consilium.europa.eu/fr/press/press-releases/2024/06/17/nature-restoration-law-council-gives-final-green-light/>

Agir à la source en réduisant ces émissions paraît la meilleure des options à privilégier. En effet, il existe très peu de solutions pour réduire ces polluants une fois qu'ils sont émis. Les barrières végétales ou les murs (anti-lumière, anti-bruit, anti-odeur) restent des solutions partiellement satisfaisantes puisqu'elles introduisent de nouvelles barrières aux déplacements de la faune dans le paysage et pour certaines exposent volontairement des végétaux à ces perturbations en les "sacrifiant" pour le reste de l'écosystème.

La réduction à la source de ces pollutions peut se faire de deux manières :

- 1- En améliorant l'efficacité technique. Par exemple, la réduction des flux perdus sur les luminaires, le développement de moteurs moins bruyants, la révision de processus industriels pour qu'ils soient moins émetteurs d'odeurs ou de bruits.
- 2- En réinterrogeant nos pratiques, c'est-à-dire en réduisant nos besoins d'éclairages (plages horaires, nombre de points lumineux, quantité de lumière, *etc.*), en limitant spatialement les activités humaines (zones de quiétudes par exemple), en réduisant l'usage des véhicules notamment thermiques, *etc.*

L'axe 1/ est prometteur. L'exemple que nous avons présenté dans le chapitre 5 (Section III) sur les lumières clignotantes est un retour d'expérience intéressant. Il montre qu'un impact pourrait être réduit voire évité en procédant à des choix d'ordre technique (impulsé par la réglementation) qui ne posent pas de difficultés logistiques particulières et n'engendrent pas de perte de confort pour les usagers (en l'occurrence ici privilégier les sources lumineuses sans modulation temporelle). C'est donc un exemple de conciliation entre besoins des usagers et protection environnementale. Toutefois, la technique possède ses propres limites et il paraît illusoire qu'elle suffise à atteindre nos objectifs de réduction des pressions sans entreprendre une véritable démarche de sobriété (axe 2). La recherche de sobriété commence à devenir un objectif affiché en matière de politique environnementale. Par exemple, le gouvernement a publié en octobre 2022 un plan de sobriété énergétique qui traite notamment d'éclairage nocturne ¹². La SNB 2030 parle elle-aussi de « *régler le problème [de la pollution lumineuse] à la source en travaillant sur la mise en marché et sur le choix des consommateurs des équipements lumineux* » (mesure 9 action 2). Cette recherche de sobriété sort du champ unique de la science, car elle devient un choix de société. Elle sous-entend de redéfinir nos priorités, de faire éventuellement des compromis voire des "sacrifices", de renoncer à certains plaisirs ou certaines activités. En revanche, la science conserve toute sa place dans cette démarche car elle peut éclairer la société dans ses choix, par exemple en indiquant quelles activités sont les plus polluantes et où se trouvent les meilleurs ratio gains/perte. Il peut donc en résulter un arbitrage gagnant-gagnant : sacrifier les activités les moins utiles et les plus polluantes.

Enfin, la gestion des stimuli sensoriels englobe aussi un champ intéressant du génie écologique basé sur l'enrichissement du milieu qui peut être envisagé temporairement pour accélérer l'efficacité de certaines mesures. Par exemple, la diffusion de sons ou la dissémination d'odeurs est une perspective prometteuse pour le rétablissement de franchissement sécurisé des infrastructures linéaires par la faune. Ce champ mériterait d'être davantage investigué.

¹² <https://www.ecologie.gouv.fr/sites/default/files/dp-plan-sobriete.pdf>

IV. Conclusion et perspectives

La connaissance scientifique met régulièrement à jour des impacts anthropiques jusqu'alors méconnus, que la sphère opérationnelle et politique cherche donc à prendre en compte, et les pollutions sensorielles s'inscrivent dans cette suite logique. Par ailleurs, les trames écologiques étant des politiques intégratrices elles sont souvent le réceptacle des problématiques émergentes. L'intégration des pollutions sensorielles dans les trames suit ainsi le "sens de l'histoire".

Depuis déjà quelques années, la Trame noire a émergé en France pour considérer la pollution lumineuse dans les continuités écologiques, ce qui peut servir de base à la réflexion. Toutefois, la prise de conscience qu'il existe également des pollutions sonores et olfactives portant atteinte aux continuités écologiques crée de fait une certaine rupture. Elle oblige à repenser la prise en compte de la lumière artificielle nocturne, non plus de manière isolée comme un "simple" problème d'alternance jour/nuit, mais dans une démarche bien plus globale d'intégration de la dimension sensorielle dans les trames.

Cet élargissement soulève de nombreuses questions car la protection de la nature, l'urbanisme ou encore le droit se sont construits essentiellement en lien avec la dimension physique de notre monde. Cette limite déjà constatée pour la Trame noire devient désormais un nœud central à résoudre dans la perspective du développement d'une Trame blanche et d'une Trame olfactive. Ainsi, nous faisons face à un certain "impensé" technique, politique et sociétal, qui nécessite une remise en cause profonde et devra probablement aboutir à la création de nouvelles logiques de pensées, de nouveaux outils et documents, de nouvelles règles. Cette thèse est donc avant tout une invitation à engager un débat interdisciplinaire pour que la perception sensorielle soit davantage considérée, afin que nos actions en faveur de la biodiversité ne se limitent pas à la partie visible et tangible du monde.

Il faut d'emblée admettre que de futurs élargissements viendront encore, par exemple à d'autres stimuli sensoriels (goût, toucher, champs électromagnétiques, *etc.*) ou en considérant d'autres compartiments, comme les milieux marins. En effet, la question de la connectivité en mer se pose également, notamment au niveau des interfaces terre-mer, et l'on voit émerger l'idée d'une trame marine et littorale (Basilico et al., 2023; Dumonteil & Amsallem, 2023). La perception sensorielle des espèces marines est elle-aussi perturbée par les pollutions sensorielles lumineuses (Smyth et al., 2021; Zapata et al., 2019), sonores (Gomez et al., 2016; Nowacek et al., 2007) et très probablement olfactives. Le passage dans le compartiment d'eau salé apportera des spécificités à la question posée dans cette thèse, par exemple dans la diffusion de ces polluants.

Il serait également intéressant d'investiguer plus précisément la flore, essentiellement considérée dans cette thèse comme constituant des habitats. En tant qu'organismes, les végétaux sont eux aussi dotés d'une perception sensorielle : la lumière régule leurs cycles biologiques, les composés volatiles sont pour eux aussi un vecteur de communication et des travaux récents suggèrent qu'ils seraient sensibles au son (Bhandawat & Jayaswall, 2022; Del Stabile et al., 2022; Frongia et al., 2020).

Devant cette complexité et cette richesse du vivant, et constatant que des impacts toujours plus nombreux de nos activités sont mis en évidence par la science, il conviendrait de rechercher avant tout une certaine sobriété dans notre manière d'agir et d'occuper l'espace, par précaution, car la connaissance ne sera jamais totale et en quelques sortes toujours en retard.

Ce vaste chantier d'intégration des pollutions sensorielles dans les trames responsabilise l'ensemble des acteurs. En effet, la protection de l'environnement est l'affaire de tous (rappelons qu'« *Il est du devoir de chacun de veiller à la sauvegarde et de contribuer à la protection de l'environnement, y compris nocturne* », article L110-2 du Code de l'environnement). Toutefois, élargir le spectre des trames écologiques amène de plus en plus d'acteurs à être très directement concernés par ces politiques publiques. A l'origine des infrastructures vertes, notamment en France, les gestionnaires d'infrastructure de transport et les professionnels de l'eau ont été les principaux acteurs directement embarqués dans la nécessité de réduire leur emprise sur les continuités écologiques. Désormais, la prise en compte des pollutions lumineuse, sonore et olfactive agrandit le cercle à de nouvelles filières extrêmement variées (par exemple pour la trame noire : concepteurs lumière, fabricants d'éclairage, syndicats d'énergie, etc.). Cette prise de conscience est à l'œuvre en France comme en témoignent plusieurs évènements autour des multi-trames qui ont eu lieu en 2023 et qui ont chacun rencontré un vif succès. Il paraît donc nécessaire d'imaginer et de mettre en place une gouvernance adaptée pour que chaque partie prenante puisse s'impliquer.

Les citoyens sont directement concernés car l'accès à un environnement nocturne, sonore et olfactif sain est une revendication légitime de tout être humain. Rappelons qu'en France « *chacun a le droit de vivre dans un environnement équilibré et respectueux de la santé* » (principe de la charte de l'environnement de 2005¹³ et reconnu comme une liberté fondamentale en 2022 par le Conseil d'Etat¹⁴). Or, nous savons que les nuisances sonores, lumineuses et olfactives ont des impacts sur la santé humaine (Cupertino et al., 2023; Hahad et al., 2024) et pour certains d'entre eux soulèvent même des enjeux majeurs de santé publique. Dans son récent ouvrage *L'écologie sonore radicale*, Juliette Volcler prône « *une répartition équitable du répit auditif et des conditions acoustiques vivables* » (Volcler, 2022).

La considération de la dimension sensorielle dans nos relations avec le vivant devient un sujet d'intérêt. La recherche de bien-être dans la nature et l'usage récréatif des milieux naturels sont en plein essor dans un souci hédoniste voire thérapeutique (voir par exemple les bains de forêt ou *Shinrin-yoku*, une expérience sensorielle très populaire au Japon (Antonelli et al., 2022; Wen et al., 2019)). Bien que nous ayons vu que ces activités ne sont pas sans incidence sur les paysages sensoriels, elles peuvent être un levier pour promouvoir une meilleure protection de l'environnement.

En effet, la psychologie de l'environnement nous apprend que les moments de contact et d'immersion dans la nature génèrent des émotions et nourrissent des souvenirs qui forgent les

¹³ <https://www.legifrance.gouv.fr/contenu/menu/droit-national-en-vigueur/constitution/charte-de-l-environnement>

¹⁴ <https://www.conseil-etat.fr/actualites/vivre-dans-un-environnement-equilibre-et-respectueux-de-la-sante-reconnu-liberte-fondamentale>

Chapitre 5

valeurs et les attitudes de chacun vis-à-vis de la nature et notamment sa propension à la préserver. Ces "expériences de nature" sont des phénomènes complexes faisant intervenir nos connaissances rationnelles mais précisément surtout notre perception sensorielle, y compris inconsciente (Agapito et al., 2013; Tilley, 2006). Par exemple, alors que dans notre quotidien l'odorat n'est pas considéré comme un sens prédominant et s'avère même plutôt dévalué socialement, il joue un rôle important dans l'expérience de nature (Truong, 2018). Ces expériences vécues dans l'enfance sont particulièrement déterminantes mais des personnes adultes qui passent régulièrement du temps dans la nature s'avèrent aussi plus "connectées" et susceptibles de mettre en œuvre des pratiques actives en faveur de la biodiversité (Prévot et al., 2018). Or, la disparition des milieux naturels et nos modes de vie très urbains engendrent une raréfaction inquiétante de notre expérimentation de la nature (Cazalis et al., 2023).

Un rapprochement des problématiques entre les humains et les non-humains, pour l'accès à des paysages sensoriels aussi naturels que possible serait donc une stratégie doublement gagnante.

Références citées

- Agapito, D., Mendes, J., & Valle, P. (2013). Exploring the conceptualization of the sensory dimension of tourist experiences. *Journal of Destination Marketing & Management*, 2(2), 62–73. <https://doi.org/10.1016/j.jdmm.2013.03.001>
- Albert, C. H., Thuiller, W., Yoccoz, N. G., Soudant, A., Boucher, F., Saccone, P., & Lavorel, S. (2010). Intraspecific functional variability: Extent, structure and sources of variation. *Journal of Ecology*, 98(3), 604–613. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2745.2010.01651.x>
- Alquezar, R. D., Tolesano-Pascoli, G., Gil, D., & Macedo, R. H. (2020). Avian biotic homogenization driven by airport-affected environments. *Urban Ecosystems*, 23(3), 507–517. <https://doi.org/10.1007/s11252-020-00936-0>
- Altermatt, F., & Ebert, D. (2016). Reduced flight-to-light behaviour of moth populations exposed to long-term urban light pollution. *Biology Letters*, 12(4), 20160111. <https://doi.org/10.1098/rsbl.2016.0111>
- Antonelli, M., Donelli, D., Carlone, L., Maggini, V., Firenzuoli, F., & Bedeschi, E. (2022). Effects of forest bathing (shinrin-yoku) on individual well-being: An umbrella review. *International Journal of Environmental Health Research*, 32(8), 1842–1867. <https://doi.org/10.1080/09603123.2021.1919293>
- Arroyo-Rodríguez, V., Fahrig, L., Tabarelli, M., Watling, J. I., Tischendorf, L., Benchimol, M., Cazetta, E., Faria, D., Leal, I. R., Melo, F. P. L., Morante-Filho, J. C., Santos, B. A., Arasa-Gisbert, R., Arce-Peña, N., Cervantes-López, M. J., Cudney-Valenzuela, S., Galán-Acedo, C., San-José, M., Vieira, I. C. G., ... Tschardtke, T. (2020). Designing optimal human-modified landscapes for forest biodiversity conservation. *Ecology Letters*, 23(9), 1404–1420. <https://doi.org/10.1111/ele.13535>
- Azam, C., Le Viol, I., Julien, J.-F., Bas, Y., & Kerbirou, C. (2016). Disentangling the relative effect of light pollution, impervious surfaces and intensive agriculture on bat activity with a national-scale monitoring program. *Landscape Ecology*, 31(10), 2471–2483. <https://doi.org/10.1007/s10969-016-0111-1>
- Baker, R. (1987). Integrated use of moon and magnetic compasses by the heart-and-dart moth, *Agrotis exclamationis*. *Animal Behaviour*, 35(1), 94–101. [https://doi.org/10.1016/S0003-3472\(87\)80214-2](https://doi.org/10.1016/S0003-3472(87)80214-2)
- Basilico, L., Paquier, F., Jabouin, C., Dumonteil, H., & Amsellem, J. (2023). *Vents porteurs pour la Trame marine et littorale* (p. 6). Office français de la biodiversité. https://oai-gem.ofb.fr/exl-php/document-affiche/ofb_recherche_oai/OUVRE_DOC/60968?vue=ofb_recherche_oai&action=OUVRE_DOC&cid=60968&fic=doco0084394.pdf
- Beaudouin, L. (1985). Le comportement des animaux en présence de sources lumineuses (théorie de l'éclairage directionnel). *Cah. Liaison OPIE*, 19(3–4), 25–41.
- Bhandawat, A., & Jayaswall, K. (2022). Biological relevance of sound in plants. *Environmental and Experimental Botany*, 200, 104919. <https://doi.org/10.1016/j.envexpbot.2022.104919>
- Boileau, J. (2023). *Etude des continuités écologiques et traduction sous forme de différentes trames* (p. 73). Terroïko - Auddicé - PNR Scarpe-Escaut.
- Bolliger, J., Hennem, T., Wermelinger, B., Bösch, R., Pazur, R., Blum, S., Haller, J., & Obrist, M. K. (2020). Effects of traffic-regulated street lighting on nocturnal insect abundance and bat activity. *Basic and Applied Ecology*, 47, 44–56. <https://doi.org/10.1016/j.baae.2020.06.003>
- Cazalis, V., Loreau, M., & Barragan-Jason, G. (2023). A global synthesis of trends in human experience of nature. *Frontiers in Ecology and the Environment*, 21(2), 85–93. <https://doi.org/10.1002/fee.2540>
- Cianchetti-Benedetti, M., Becciu, P., Massa, B., & Dell'Omo, G. (2018). Conflicts between touristic recreational activities and breeding shearwaters: Short-term effect of artificial light and sound on chick weight. *European Journal of Wildlife Research*, 64(2). <https://doi.org/10.1007/s10344-018-1178-x>
- Cupertino, M. D. C., Guimarães, B. T., Pimenta, J. F. G., Almeida, L. V. L. D., Santana, L. N., Ribeiro, T. A., & Santana, Y. N. (2023). LIGHT POLLUTION: A systematic review about the impacts of artificial light on

human health. *Biological Rhythm Research*, 54(3), 263–275.
<https://doi.org/10.1080/09291016.2022.2151763>

- Del Stabile, F., Marsili, V., Forti, L., & Arru, L. (2022). Is there a role for sound in plants? *Plants*, 11(18), 2391.
<https://doi.org/10.3390/plants11182391>
- Deverchère, P., Vauclair, S., Bosch, G., Moulherat, S., & Cornuau, J. H. (2022). Towards an absolute light pollution indicator. *Scientific Reports*, 12(1), 17050. <https://doi.org/10.1038/s41598-022-21460-5>
- Dominoni, D. M., Halfwerk, W., Baird, E., Buxton, R. T., Fernández-Juricic, E., Fristrup, K. M., McKenna, M. F., Mennitt, D. J., Perkin, E. K., Seymoure, B. M., Stoner, D. C., Tennesen, J. B., Toth, C. A., Tyrrell, L. P., Wilson, A., Francis, C. D., Carter, N. H., & Barber, J. R. (2020). Why conservation biology can benefit from sensory ecology. *Nature Ecology & Evolution*, 4(4), 502–511. <https://doi.org/10.1038/s41559-020-1135-4>
- Dumonteil, H., & Amsallem, J. (2023). *Continuités écologiques en milieu marin: Méthode d'identification et de mise en place d'une Trame marine et littorale—Outils, données et méthodes* (p. 33). Centre INRAE Occitanie Montpellier. https://tvb.espaces-naturels.fr/sites/default/files/references_bibliographiques/rapport_methode_identification_trame_marine_et_littorale_janv_2023.pdf
- Duquette, C. A., Loss, S. R., & Hovick, T. J. (2021). A meta-analysis of the influence of anthropogenic noise on terrestrial wildlife communication strategies. *Journal of Applied Ecology*, 58(6), 1112–1121.
<https://doi.org/10.1111/1365-2664.13880>
- Eastcott, E., Kern, J. M., Morris-Drake, A., & Radford, A. N. (2020). Intrapopulation variation in the behavioral responses of dwarf mongooses to anthropogenic noise. *Behavioral Ecology*, 31(3), 680–691.
<https://doi.org/10.1093/beheco/araa011>
- Fabian, S. T., Sondhi, Y., Allen, P. E., Theobald, J. C., & Lin, H.-T. (2024). Why flying insects gather at artificial light. *Nature Communications*, 15(1), 689. <https://doi.org/10.1038/s41467-024-44785-3>
- Frongia, F., Forti, L., & Arru, L. (2020). Sound perception and its effects in plants and algae. *Plant Signaling & Behavior*, 15(12), 1828674. <https://doi.org/10.1080/15592324.2020.1828674>
- Gomes, L., Solé, M., Sousa-Lima, R. S., & Baumgarten, J. E. (2022). Influence of anthropogenic sounds on Insect, Anuran and Bird acoustic signals: A meta-Analysis. *Frontiers in Ecology and Evolution*, 10, 827440. <https://doi.org/10.3389/fevo.2022.827440>
- Gomez, C., Lawson, J. W., Wright, A. J., Buren, A. D., Tollit, D., & Lesage, V. (2016). A systematic review on the behavioural responses of wild marine mammals to noise: The disparity between science and policy. *Canadian Journal of Zoology*, 94(12), 801–819. <https://doi.org/10.1139/cjz-2016-0098>
- Guenat, S., & Dallimer, M. (2023). A global meta-analysis reveals contrasting impacts of air, light, and noise pollution on pollination. *Ecology and Evolution*, 13(4), e9990. <https://doi.org/10.1002/ece3.9990>
- Haenn, T., & Thauront, M. (2017). Impact du bruit anthropique sur la faune. *Ecosphère*.
- Hahad, O., Kuntic, M., Al-Kindi, S., Kuntic, I., Gilan, D., Petrowski, K., Daiber, A., & Münzel, T. (2024). Noise and mental health: Evidence, mechanisms, and consequences. *Journal of Exposure Science & Environmental Epidemiology*. <https://doi.org/10.1038/s41370-024-00642-5>
- Halfwerk, W., & Jerem, P. (2021). A Systematic Review of Research Investigating the Combined Ecological Impact of Anthropogenic Noise and Artificial Light at Night. *Frontiers in Ecology and Evolution*, 9, 765950. <https://doi.org/10.3389/fevo.2021.765950>
- Halfwerk, W., & Slabbekoorn, H. (2015). Pollution going multimodal: The complex impact of the human-altered sensory environment on animal perception and performance. *Biology Letters*, 11(4).
<https://doi.org/10.1098/rsbl.2014.1051>
- Harding, H. R., Gordon, T. A. C., Eastcott, E., Simpson, S. D., & Radford, A. N. (2019). Causes and consequences of intraspecific variation in animal responses to anthropogenic noise. *Behavioral Ecology*, 30(6), 1501–1511. <https://doi.org/10.1093/beheco/arz114>

- Jung, V., Albert, C. H., Violle, C., Kunstler, G., Loucougaray, G., & Spiegelberger, T. (2014). Intraspecific trait variability mediates the response of subalpine grassland communities to extreme drought events. *Journal of Ecology*, *102*(1), 45–53. <https://doi.org/10.1111/1365-2745.12177>
- Kyba, C. C. M., Mohar, A., & Posch, T. (2017). How bright is moonlight? *Astronomy & Geophysics*, *58*(1), 1.31-1.32. <https://doi.org/10.1093/astrogeo/atx025>
- Maciejewski, L., Lepareur, F., Viry, D., Bensettiti, F., Puissauve, R., & Touroult, J. (2016). État de conservation des habitats: Propositions de définitions et de concepts pour l'évaluation à l'échelle d'un site Natura 2000. *Revue d'Écologie (La Terre et La Vie)*, *71*(1), 3–20. <https://doi.org/10.3406/rev.2016.1862>
- Marín-Gómez, O. H., García-Arroyo, M., Sánchez-Sarria, C. E., Sosa-López, J. R., Santiago-Alarcon, D., & MacGregor-Fors, I. (2020). Nightlife in the city: Drivers of the occurrence and vocal activity of a tropical owl. *Avian Research*, *11*(1), 9. <https://doi.org/10.1186/s40657-020-00197-7>
- Miaud, C., Oromí, N., Navarro, S., & Sanuy, D. (2011). Intra-specific variation in nitrate tolerance in tadpoles of the Natterjack toad. *Ecotoxicology*, *20*(6), 1176–1183. <https://doi.org/10.1007/s10646-011-0662-9>
- Nowacek, D. P., Thorne, L. H., Johnston, D. W., & Tyack, P. L. (2007). Responses of cetaceans to anthropogenic noise. *Mammal Review*, *37*(2), 81–115. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2907.2007.00104.x>
- Prévo, A.-C., Cheval, H., Raymond, R., & Cosquer, A. (2018). Routine experiences of nature in cities can increase personal commitment toward biodiversity conservation. *Biological Conservation*, *226*, 1–8. <https://doi.org/10.1016/j.biocon.2018.07.008>
- Prunier, J. G., Kaufmann, B., Léna, J.-P., Fenet, S., Pompanon, F., & Joly, P. (2014). A 40-year-old divided highway does not prevent gene flow in the alpine newt *Ichthyosaura alpestris*. *Conservation Genetics*, *15*(2), Article 2. <https://doi.org/10.1007/s10592-013-0553-0>
- Rosa, P., & Koper, N. (2018). Integrating multiple disciplines to understand effects of anthropogenic noise on animal communication. *Ecosphere*, *9*(2), e02127. <https://doi.org/10/gc8qdj>
- Schiesari, L., Matias, M. G., Prado, P. I., Leibold, M. A., Albert, C. H., Howeth, J. G., Leroux, S. J., Pardini, R., Siqueira, T., Brancalion, P. H. S., Cabeza, M., Coutinho, R. M., Diniz-Filho, J. A. F., Fournier, B., Lahr, D. J. G., Lewinsohn, T. M., Martins, A., Morsello, C., Peres-Neto, P. R., ... Vázquez, D. P. (2019). Towards an applied metaecology. *Perspectives in Ecology and Conservation*, *17*(4), 172–181. <https://doi.org/10.1016/j.pecon.2019.11.001>
- Scobie, C. A., Bayne, E. M., & Wellicome, T. I. (2016). Influence of human footprint and sensory disturbances on night-time space use of an owl. *ENDANGERED SPECIES RESEARCH*, *31*, 75–87. <https://doi.org/10.3354/esr00756>
- Siefert, A., Violle, C., Chalmandrier, L., Albert, C. H., Taudiere, A., Fajardo, A., Aarssen, L. W., Baraloto, C., Carlucci, M. B., Cianciaruso, M. V., de L. Dantas, V., de Bello, F., Duarte, L. D. S., Fonseca, C. R., Freschet, G. T., Gaucherand, S., Gross, N., Hikosaka, K., Jackson, B., ... Wardle, D. A. (2015). A global meta-analysis of the relative extent of intraspecific trait variation in plant communities. *Ecology Letters*, *18*(12), 1406–1419. <https://doi.org/10.1111/ele.12508>
- Smyth, T. J., Wright, A. E., McKee, D., Tidau, S., Tamir, R., Dubinsky, Z., Iluz, D., & Davies, T. W. (2021). A global atlas of artificial light at night under the sea. *Elementa: Science of the Anthropocene*, *9*(1), 00049. <https://doi.org/10.1525/elementa.2021.00049>
- Sordello, R. (2017a). Pistes méthodologiques pour prendre en compte la pollution lumineuse dans les réseaux écologiques. *Vertigo - la revue électronique en sciences de l'environnement*, Volume 17 numéro 3, Article Volume 17 numéro 3. <https://doi.org/10.4000/vertigo.18730>
- Sordello, R. (2017b). Pollution lumineuse et trame verte et bleue: Vers une trame noire en France ? *Territoire en mouvement*, 35. <https://doi.org/10/ggknmv>
- Sordello, R., Paquier, F., & Daloz, A. (2021). Trame noire: Méthodes d'élaboration et outils pour sa mise en œuvre. *Office français de la biodiversité*, 116.

- Tilley, C. (2006). The Sensory Dimensions of Gardening. *The Senses and Society*.
<https://doi.org/10.2752/174589206778476252>
- Truong, M.-X. (2018). *Construction et perception de la part olfactive de l'expérience de nature: Complémentarité des relations cognitives, écologiques et sensorielles de la nature* [These de doctorat, Paris, Muséum national d'histoire naturelle]. <https://theses.fr/2018MNHN0026>
- Van De Schoot, E., Merckx, T., Ebert, D., Wesselingh, R. A., Altermatt, F., & Van Dyck, H. (2024). Evolutionary change in flight-to-light response in urban moths comes with changes in wing morphology. *Biology Letters*, 20(3), 20230486. <https://doi.org/10.1098/rsbl.2023.0486>
- Vandavelde, J.-C., Penone, C., & Julliard, R. (2012). High-speed railways are not barriers to *Pyronia tithonus* butterfly movements. *Journal of Insect Conservation*, 16(5), 801–803. <https://doi.org/10.1007/s10841-012-9513-0>
- Volcler, J. (2022). Bâtir une écologie sonore radicale. In *Pour un tournant radical* (pp. 64–79). Socialter.
<https://doi.org/10.3917/soci.vion.2022.01.0064>
- Wen, Y., Yan, Q., Pan, Y., Gu, X., & Liu, Y. (2019). Medical empirical research on forest bathing (Shinrin-yoku): A systematic review. *Environmental Health and Preventive Medicine*, 24(1), 70.
<https://doi.org/10.1186/s12199-019-0822-8>
- Whalen, C. E., Brown, M. B., McGee, J., Powell, L. A., & Walsh, E. J. (2018). Male Greater Prairie-Chickens adjust their vocalizations in the presence of wind turbine noise. *CONDOR*, 120(1), 137–148.
<https://doi.org/10.1650/CONDOR-17-56.1>
- Wiącek, J. (2023). How farmland birds react to traffic noise? *Belgian Journal of Zoology*, 153.
<https://doi.org/10.26496/bjz.2023.108>
- Zapata, M. J., Sullivan, S. M. P., & Gray, S. M. (2019). Artificial Lighting at Night in Estuaries—Implications from Individuals to Ecosystems. *Estuaries and Coasts*, 42(2), 309–330. <https://doi.org/10/ggkmp6>

