HAL
open science

# Les conséquences de la lumière artificielle nocturne sur les déplacements de la faune et la fragmentation des habitats : une revue

Romain Sordello

## To cite this version:

Romain Sordello. Les conséquences de la lumière artificielle nocturne sur les déplacements de la faune et la fragmentation des habitats : une revue. Bulletin de la Société des naturalistes luxembourgeois, 2017, 119, pp.39-54. mnhn-04285458

**HAL Id: mnhn-04285458**

**https://mnhn.hal.science/mnhn-04285458**

Submitted on 22 Nov 2023

**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.

# Les conséquences de la lumière artificielle nocturne sur les déplacements de la faune et la fragmentation des habitats : une revue

Romain Sordello

Muséum national d'histoire naturelle de Paris, UMS 2006 Patrimoine naturel AFB-CNRS-MNHN, 61, rue Buffon, Chez le CBNBP - CP53., F-75005 Paris (romain.sordello@mnhn.fr)

Sordello, R., 2017. Les conséquences de la lumière artificielle nocturne sur les déplacements de la faune et la fragmentation des habitats : une revue. *Bulletin de la Société des naturalistes luxembourgeois* 119 : 39–54.

**Abstract.** Artificial light at night causes negative effects on biodiversity. It alters species mobility, modifying the goal, the frequency and the temporality of animal movements, by attractive or repulsive effects. Recently, some studies demonstrated a clear fragmentation impact because artificial illumination can cut the dark of the night and then make impassable barriers for fauna. Scientific knowledge is still lacking about this fragmentation "per se" but it is now evidence that light pollution makes natural habitats regress for nocturnal biodiversity. In this situation, ecological networks, i.e. dark natural areas connected with black corridors, should be preserved and restored by policy makers.

**Key words**. Light pollution, ALAN, Corridors, Protected areas, Green infrastructure

## 1. Introduction

### 1.1. La vie s'est construite sur l'alternance jour/nuit

La rotation de la Terre sur elle-même entraîne, pour un observateur considéré comme fixe à sa surface, la vision d'une alternance naturelle de période éclairée et de période obscure. A l'œuvre depuis des milliards d'années, ce phénomène a constitué un paramètre totalement structurant de l'évolution (Gerrish et al. 2009, Warrant & Johnsen 2013, Duffy et al. 2015). Des traits, aussi bien morphologiques que biologiques ou comportementaux, permettent ainsi à certaines espèces de vivre, se repérer et communiquer dans un environnement (quasiment) noir.

On retrouve par exemple :

- la faculté de produire sa propre lumière (bioluminescence) pour voir (et donc notamment s'alimenter), être vu ou communiquer avec ses conspécifiques (Oliveira et al. 2015) ;

- l'utilisation de la lumière naturelle nocturne en maximisant la réception des photons en environnement faiblement éclairé (Bowmaker & Martin 1978, Orlowski et al. 2012, Veilleux & Cummings 2012, Ogawa et al. 2015). Certaines espèces exploitent également la lumière infrarouge (Van Dyke & Grace 2010) ou ultraviolette (Losey et al. 1999, Cowan & Gries 2009) ;

- l'exploitation d'autres sens que celui de la vue, comme chez les chiroptères avec l'écholocalisation (Barataud 2014) ou l'odorat chez les insectes (Leuthold et al. 1976).

Selon Holker (2010b), 28 % des vertébrés et 64 % des invertébrés sont en tout ou partie nocturnes, ce qui amène à constater que la majorité des animaux est partiellement ou totalement nocturne.

### 1.2. La lumière artificielle nocturne

L'Homme, en tant qu'animal diurne, ne possède pas d'adaptation particulière pour vivre la nuit. Souhaitant prolonger son activité sur la période de nuit il utilise alors la technologie pour produire artificiellement de la lumière.

Le dernier atlas mondial de la pollution lumineuse publié en 2016 par Falchi et al. (2016) montre l'étendue planétaire de cette perturbation nocturne : plus de 80 % de la population mondiale est touchée par la pollution lumineuse et cette proportion monte à 99 % à l'échelle de l'Europe et des Etats Unis (Falchi et al. 2016).

Cette émission de lumière artificielle la nuit a des conséquences dans divers domaines :

- elle réduit la visibilité du ciel étoilé (Falchi et al. (2016) estiment qu'un tiers de l'Humanité ne voit désormais plus la Voie lactée),

- elle constitue une part importante des consommations d'énergie. En France, selon les chiffres de l'Agence de l'Environnement et de la Maitrise de l'Energie (ADEME), l'éclairage public représente 41 % des consommations d'électricité des collectivités territoriales, 37 % de leur facture d'électricité et 16 % de leurs consommations toutes énergies confondues,

- elle a des effets sur l'Homme quant à la production des hormones et sur son cycle biologique avec probablement des effets plus larges sur sa santé (Cho et al. 2015, Haim & Zudibat 2015, Erren et al. 2016),

- elle a des conséquences sur la biodiversité (Rich & Longcore 2006, Siblet 2008), y compris végétale (Bennie et al. 2016). Certains auteurs estiment même que la lumière artificielle nocturne est devenue l'une des pressions de sélection les plus importantes qui s'exercent sur la biodiversité (Urbanski et al. 2012, Swaddle et al. 2015).

### 1.3. Biodiversité : de l'échelle des individus à l'échelle paysagère

Dans le domaine de la biodiversité, les premières études ont été surtout observationnelles, constatant des comportements de désorientation et de la mortalité sur des groupes d'individus en particulier des oiseaux (ex : Munro 1924, Lewis 1927) et des insectes (ex : Betz 1961, Beaudouin 1985, Eisenbeis & Hassel 2000). Certaines problématiques particulières ont ensuite été fortement étudiées, jusqu'à en devenir emblématiques par la suite, par exemple celle des tortues marines dès les années 1960-1970 (ex : McFarlane 1963, Philibosian 1976, Mrosovsky 1978) ou des oiseaux marins comme les Pétrels de Barau (Pterodroma baraui) dans les années 1970-1990 (ex : Imber 1975, Reed et al. 1985, Telfer et al. 1987, Bryant 1993). Puis, peu à peu, la recherche en écologie s'est élargie et a investi d'autres espèces et d'autres niveaux d'études, tels que celui des communautés (ex : Davies et al. 2012, Schoeman 2015), des relations interspécifiques (ex : Arlettaz et al. 2000, Bennie et al. 2015) ou encore des écosystèmes et des services qu'ils rendent (ex : Lyytimaki 2013, Lewanzik & Voigt 2014, MacGregor et al. 2016). Depuis peu, le sujet est également appréhendé à l'échelle du paysage (Kyba & Holker 2013, Marcantonio et al. 2015). Une question nouvelle est posée : la lumière artificielle nocturne est-elle une source de fragmentation ?

### 1.4. Des déplacements de la faune à la fragmentation des habitats

Visuellement, il est très facile de constater que l'éclairage artificiel est une source de fragmentation structurelle et de mitage du noir de la nuit. Les points lumineux s'additionnent sous l'effet du comportement ondulatoire de la lumière, ce qui créé une infrastructure lumineuse qui sectionne le noir nocturne (fragmentation) et isole des « poches » de noir relictuel (mitage). Au-delà de cette évidence visuelle, la question doit être étudiée sur le plan fonctionnel. La préoccupation autour du phénomène de fragmentation en écologie prend son origine dans le fait que la biodiversité est dynamique (Dunning et al. 1992, Crooks et al. 2001). Le mouvement est en effet un corollaire indissociable à la vie (Nathan et al. 2008). Les espèces se déplacent dans l'espace et pour cette raison l'existence de barrière peut-être problématique (Norris & Stutchbury 2001, Baguette et al. 2003). Chez toutes les espèces, un déplacement se manifeste à un moment donné du cycle de vie, y compris chez la flore par exemple via la pollinisation ou le transport des graines (Abedi-Lartey et al. 2016, Weighill et al. 2017). Il peut s'agir de déplacements quotidiens (Bontadina et al. 2002), de migrations saisonnières (Marty et al. 2005), de nomadisme (Korpimaki

et al. 1987) ou encore de dispersion natale (Zedrosser et al. 2007). Au final, ces mouvements assurent un brassage génétique (Roeloffs & Riechert 1988, Jehle et al. 2005), ils sont indispensables à la pérennité des populations (Munguia-Vega et al. 2013) et ils contribuent également aux fluctuations spatiales des répartitions (García-Valdés et al. 2015).

Cet article s'articule ainsi en deux parties. Il aborde tout d'abord les conséquences de la lumière artificielle sur les déplacements de la faune puis, dans un second temps, il expose les connaissances disponibles sur la fragmentation des habitats.

## 2. La lumière altère les déplacements de la faune nocturne par attraction ou répulsion

D'une manière générale, la lumière structure la biodiversité animale autour de deux grands comportements de mobilité contradictoires : l'attraction ou la répulsion. Cette dualité peut être retrouvée au sein même d'un groupe biologique comme chez les araignées par exemple (Nakamura & Yamashita 1997).

### 2.1 Attraction

Certaines espèces utilisent les structures naturellement lumineuses du ciel nocturne (Lune, Voie lactée, constellations) pour se repérer dans leurs déplacements. C'est le cas notamment chez les insectes (ex : Menzel & Greggers 1985, Dacke et al. 2013, Smolk et al. 2016, Warrant & Dacke 2016), les oiseaux migrateurs (Wiltschko et al. 1987, Mouritsen & Larsen 2001, Muheim et al. 2006) ou encore les mammifères marins (Mauck et al. 2008). Ces animaux font alors preuve d'un phototactisme positif qui peut se traduire aussi bien par une orientation que par une réelle attraction vis-à-vis des sources lumineuses (Beaudouin 1985). Les tortues marines, qui naissent sur les plages, de nuit (Bustard 1967, Mrosovsky 1968, Witherington et al. 1990), se dirigent instinctivement vers l'océan (Parker 1922, Daniel & Smith 1947, Carr & Ogren 1960, Ehrenfeld & Carr 1967, Mrosovsky 1972) en se basant sur le différentiel de luminosité entre mer et terre (Mrosovsky 1972, Mrosovsky & Kingsmill 1985). Les juvéniles de Pétrels et Puffins se dirigent aussi spontanément vers la mer et ce comportement s'expliquerait soit par le reflet des étoiles et de la Lune dans l'eau (Reed et al. 1985) soit par une attraction naturelle vis-à-vis des organismes bioluminescents de l'océan (ex : calamars) (Imber 1975, Telfer et al. 1987, Le Corre et al. 2002).

Ces espèces ayant un phototactisme positif seront alors désorientées par les lumières artificielles nocturnes parce que les points lumineux artificiels peuvent les leurrer.

Les oiseaux en migration peuvent être attirés par les points lumineux de grande ampleur tels que les phares maritimes, les lasers ou les tours éclairées. Les observations de mortalités massives au pied de ces infrastructures sont nombreuses (ex : Longcore et al. 2012, Longcore et al. 2013) et font partie des plus anciennes publications sur les relations entre pollution lumineuse et biodiversité (ex : Munro 1924, Lewis 1927, Cochran & Graber 1958, Avery et al. 1976). Bruderer et al. (1999) estiment que l'influence d'un faisceau lumineux dirigé vers le haut peut se faire sentir jusqu'à 1 km (Bruderer et al. 1999).

Les oiseaux marins, comme les Pétrels, en particulier les jeunes, sont également attirés par les lumières des côtes (Rodriguez & Rodriguez 2009, Wilhelm et al. 2013). Ceux-ci se dirigent spontanément vers les points lumineux qu'ils confondraient avec leurs proies bioluminescentes (Imber 1975, Le Corre et al. 2002).

Chez les tortues marines, la lumière artificielle est une source d'attraction (Thums et al. 2016). Les jeunes nés sur la plage se dirigent vers la terre et non vers la mer en présence d'un littoral éclairé car le contraste naturel mer/plage est alors inversé (Witherington 1991, Witherington 1992, Nicholas 2001, Salmon 2003, Tuxbury & Salmon 2005).

Les insectes sont quant à eux attirés par la lumière artificielle (Nabli et al. 1999, Cowan & Gries 2009, Van Langevelde et al. 2011, Barghini & De Medeiros 2012). Chez les papillons de nuit, cette attraction serait plus prononcée chez les mâles (Altermatt et al.

2009). Ce phototactisme positif amène les insectes nocturnes à se retrouver piégés par les lampadaires (Perkin et al. 2011, Justice & Justice 2016), y compris les insectes aquatiques (Perkin et al. 2014). Ils y deviennent alors des proies faciles car concentrées et visibles et aussi parce que leur mécanisme de défense anti-prédation est perturbé (Svensson & Rydell 1998, Wakefield et al. 2015). Davies et al. (2012) ont montré que ce piège écologique était à même de modifier les communautés d'invertébrés (Davies et al. 2012).

Par ailleurs, cette attractivité de la lumière artificielle ne repose pas uniquement sur les points lumineux pris séparément. En effet, la lumière artificielle émise dans l'environnement diffuse et se mêle aux particules en suspension dans l'atmosphère, ce qui engendre un halo lumineux (skyglow) (Kocifaj & Lamphar 2013, Kyba & Holker 2013). La formation de cette « couche » de lumière dépend notamment des conditions météorologiques (couverture nuageuse) et de la pollution de l'air (microparticules, aérosols). Ce halo lumineux affecte aussi les espèces à phototactisme positif (Kyba & Holker 2013). Il contribue par exemple à l'inversion du contraste terre/mer à l'origine de la désorientation des tortues marines (Bertolotti & Salmon 2005). Enfin, des perturbations aux déplacements sont aussi suspectées chez les espèces utilisant la lumière polarisée pour se repérer, comme les insectes (Malnas et al. 2011, Perkin et al. 2011).

### 2.2. Répulsion

Certaines espèces expriment un phototactisme négatif. Elles fuient la lumière et sont ainsi qualifiées de « lucifuges ». En présence de sources artificielles de lumière la nuit celles-ci sont alors contraintes dans leurs déplacements car la lumière artificielle les oblige à se détourner de leur chemin habituel.

Chez les chiroptères des études manipulatoires ont clairement montré ce phénomène chez le Petit rhinolophe qui évite les structures végétales éclairées par des lampes à sodium haute-pression (Stone et al. 2009). L'activité chez cette espèce est également réduite par des lampes de type LED (Stone et al. 2012).

Une publication relate aussi l'évitement des zones éclairées par les Puma (*Felis concolor*) en dispersion (Beier 1995). Les jeunes dispersent par des trajets en zones noires et *a contrario* les zones éclairées ne sont pas franchies.

La migration verticale du zooplancton est également limitée par le halo lumineux des villes et l'impact existe jusqu'à plus de 16 km (Moore et al. 2000).

Ce phototactisme négatif peut s'expliquer de deux façons :

- soit par des traits physiologiques/biologiques.

Les yeux des animaux nocturnes sont adaptés à la vision dans la pénombre du fait de leur forme et de leur composition qui maximise le peu de lumière naturelle présente la nuit (Warrant 2004, Warrant & Johnsen 2013). Ces systèmes oculaires ne tolèrent donc pas de recevoir beaucoup de lumière et les individus fuient alors la lumière artificielle pour ne pas être éblouis (Rich & Longcore 2006),

- soit par une stratégie comportementale naturelle de réduction de sa propre visibilité.

Globalement, il semble qu'il existe la recherche d'un compromis par la faune entre « voir le mieux » (sa nourriture, son environnement) « tout en étant le moins vu possible » (de ses propres prédateurs, proies ou compétiteurs). Chez beaucoup d'espèces, les variations du cycle lunaire sont déjà suffisantes pour modifier leur activité en réaction sans doute à ce mécanisme d'évitement. Par exemple, des oiseaux marins réduisent leur activité en période de pleine lune (Mougeot & Bretagnolle 2000). Au sein des mammifères, en période de pleine lune, l'activité est aussi fortement réduite chez les rongeurs, lagomorphes et chauves-souris (Gilbert & Boutin 1991, Prugh & Golden 2014) Les études de ce type sont abondantes chez les rongeurs, montrant une diminution d'activité en période de pleine lune (Clarke 1983, Daly et al. 1992, Falkenberg & Clarke 1998). Clarke et al. (1996) ont aussi démontré ce phénomène chez un serpent (Crotale des prairies *Crotalus viridis viridis*) en comparant l'activité des individus en fonction des phases lunaires (Clarke et al. 1996). Leur expérimentation indique que les adultes

sont significativement plus actifs en période sans lune (obscurité maximale).

Une étude intéressante montre en sens inverse ces aspects de « *trade-off* » chez une souris (*Peromyscus leucopus*) (Zollner & Lima 1999). De manière expérimentale, les auteurs constatent que ce rongeur ne parvient pas à transiter d'un habitat favorable à un autre distant de 30 m dans l'obscurité alors qu'il y parvient jusqu'à 60 m en période de pleine lune. Malgré cela, cette souris privilégie les moments obscurs pour se déplacer, vraisemblablement car cela diminue le risque de prédation lié à sa propre visibilité qui est forte en contexte éclairé. Les auteurs concluent ainsi à une stratégie « *look now and move later* » (regarder maintenant mais se déplacer plus tard) : le rongeur utiliserait les informations de son environnement, qu'il capte mieux en période éclairée, pour se déplacer ensuite en contexte obscur moins directement discernable mais plus sûr du point de vue de la prédation.

Une réduction de l'activité en période de pleine lune est aussi constatée chez des arthropodes (Tigar & Osborne 1999), notamment les Scorpions (Skutelsky 1996). Un mécanisme d'évitement de la lumière est aussi à l'œuvre chez le zooplancton, qui pratique une migration verticale journalière. Le zooplancton passe en effet la journée dans les eaux profondes, ce qui lui permettrait de réduire le risque de prédation par les poissons, et il remonte alors à la surface la nuit pour s'alimenter (Dodson 1990). La présence du zooplancton en eau de surface de nuit l'exposerait à un risque de prédation moindre que le jour (Alldredge & King 1980, Last et al. 2016). Cette migration verticale est donc régulée par le niveau d'éclairement (Gal et al. 1999). Là encore, le seuil de luminosité est sensible au point que cette migration est réduite par la pleine lune (Gliwicz 1986, Smith et al. 1992).

Ces résultats sur l'influence des variations de luminosité naturelle de la nuit laissent imaginer l'ampleur des conséquences de l'éclairage artificiel dont le niveau d'éclairement engendré est de fait plus élevé que lors d'une nuit de pleine lune. Même si la littérature sur les impacts de la lumière artificielle nocturne ne couvre pas toutes les espèces ni même tous les groupes biologiques, cette sensibilité extrêmement fine de certains organismes aux variations de la lumière environnante est donc déjà une partie de la démonstration.

En résumé, la lumière artificielle la nuit modifie les différents paramètres des déplacements chez la faune tels que :

- la fréquence : par exemple des mâles de Grenouille verte exposés à des lumières artificielles se déplacent plus fréquemment que des individus en ambiance naturelle (Baker & Richardson 2006),

- les horaires : Riley et al. prouvent que le déroulement de la dispersion des saumons, qui est une étape fondamentale dans la dynamique des populations, est modifié par le niveau d'éclairement de l'eau du à la présence d'éclairage sur les voies bordant les cours d'eau (Riley et al. 2012, Riley et al. 2013),

- le but : en leurrant les animaux, la lumière artificielle les oriente sur elle et constitue à ce titre un piège écologique comme c'est le cas chez les Pétrels par exemple (Imber 1975, Telfer et al. 1987, Le Corre et al. 2002).

Nathan et al. (2008) ont proposé une typologie en trois axes pour décrire le mouvement dans le vivant qui sont influencés par des facteurs internes et externes : la motivation (pourquoi se déplacer ?), le moyen (comment se déplacer ?) et la navigation (quand et où se déplacer ?). En reprenant cette typologie, nous pouvons dire que la lumière artificielle influe au moins sur la motivation (pièges et leurres modifiant ainsi le but du mouvement) et la navigation (altération des repères, restriction des voies de déplacement, …).

## 3. Fragmentation des habitats par l'éclairage nocturne : au sens large et au sens strict

### 3.1. Qu'est-ce que la fragmentation ?

Il existe un débat dans la communauté scientifique sur la notion même de fragmentation. Certains auteurs prennent le terme de fragmentation au sens propre et limitent donc le phénomène à l'effet strict de

barrière (Franklin et al. 2002, Fahrig 2003). D'autres auteurs associent la fragmentation des habitats à la disparition des habitats, puisque bien souvent ces deux phénomènes sont liés (Wiegand et al. 2005, Polus et al. 2007, Cushman 2010, Liao et al. 2013). Par exemple, une route supprime d'abord les habitats naturels qui se trouvaient initialement sur l'emprise par le bitume qui les remplace, avant de constituer ensuite éventuellement une barrière linéaire infranchissable entre les habitats restants de part et d'autre de son tracé. On peut donc distinguer une acception large de la fragmentation et une acception plus restreinte de la fragmentation qui est alors qualifiée de fragmentation « *per se* » (Fahrig 2003).

### 3.2. Acception large regroupant fragmentation et disparition

En prenant l'acception large, la lumière artificielle nocturne est sans équivoque une source de fragmentation et de disparition des habitats. Elle constitue en effet un répulsif pour de nombreuses espèces et en ce sens elle réduit leur habitat potentiel. Azam et al. (2016) ont montré que l'éclairage artificiel nocturne était le paramètre qui expliquait le mieux la répartition de plusieurs espèces de chauves-souris, après l'agriculture et devant l'imperméabilisation des sols. La pollution lumineuse s'avère néfaste aussi aux espèces pour lesquelles la lumière artificielle peut générer des avantages locaux (accès aux proies) (Mathews et al. 2015). Selon Threlfall et al. (2013), l'éclairage nocturne restreint les zones de chasse pour les chauves-souris en milieu urbain. Picchi et al. (2013) démontrent aussi que pour les Lucioles l'éclairement représente une dégradation de leur habitat. Le noir devient ainsi une ressource à part entière et un critère de qualité des habitats nocturnes (Gerrish et al. 2009, Gaston et al. 2013).

*A contrario*, la lumière artificielle peut créer de nouvelles niches spatio-temporelles pour certaines espèces diurnes ou capables de tolérer une certaine luminosité nocturne. Le Faucon Pèlerin (*Falco peregrinus*) par exemple, rapace diurne, peut prolonger son activité de chasse sur la période de nuit grâce à l'éclairage nocturne (Rejt 2001, Marconnot 2003, Decandido & Allen 2006). Cela montre que l'éclairage artificiel nocturne remet en cause les équilibres populationnels entre espèces diurnes et nocturnes qui initialement avaient des niches temporelles séparées.

Certaines araignées construisent préférentiellement leur toile au niveau des éclairages artificiels nocturnes pour bénéficier de l'attraction spontanée de leurs proies vers la lumière (Heiling 1999).

Certaines chauves-souris profitent aussi localement de la concentration en insectes sous les lampadaires (Rydell 1992, Blake et al. 1994). Ce phénomène déséquilibre les rapports proies-prédateurs par une augmentation de la pression de prédation (Minaar et al. 2014). Par ailleurs, il est à l'origine d'une banalisation de la biodiversité en favorisant les espèces généralistes capables de tolérer la pollution lumineuse (Polak et al. 2011).

Là encore, on peut supposer que ces effets sont largement sous-estimés, au regard de la sensibilité des espèces aux variations de luminosité nocturne naturelle évoquée précédemment. Dans l'étude de Clarke et al. (1996), en période d'éclairement naturel fort, les adultes chez le serpent *Crotalus viridis viridis*, en plus d'avoir une activité globalement réduite, évitent les zones ouvertes (donc des zones éclairées) et limitent leurs déplacements aux haies (donc des zones sombres). De plus, des effets en cascades sont aussi connus, du fait des relations interspécifiques, notamment trophiques (Bennie et al. 2015). Un habitat peut donc se retrouver dégradé pour une espèce qui n'est pas influencée directement par la lumière artificielle.

### 3.3. Acception restreinte de la fragmentation « per se »

Les effets de la fragmentation « per se » sur la biodiversité sont multiples et bien démontrés vis-à-vis des sources « classiques » de fragmentation (Cushman et al. 2010), telles que les infrastructures de transport (Bartoszek & Greenwald 2009, Berthinussen & Altringham 2012) ou le mode de gestion en milieu agricole et forestier (Bayne & Hobson 1998, Kolozsvary & Swihart 1999, Keller

et al. 2013). La fragmentation a ainsi des conséquences d'ordre démographique, sur la distribution des espèces (Gibbs 1998) et elle cause de la mortalité directe (Guinard et al. 2012). Elle a des effets aussi à l'échelle des communautés (Bell & Donnelly 2006, Bergerot et al. 2010), en particulier elle favorise les généralistes au détriment des spécialistes (Devictor et al. 2008). Enfin, en limitant ou en empêchant les déplacements des individus, la fragmentation engendre des différenciations génétiques entre populations isolées (Gerlach & Musolf 2000, Garcia-Gonzalez et al. 2012). Ce manque de brassage allélique peut remettre en cause la pérennité des populations (Maya-García et al. 2016). A long terme, la fragmentation menace ainsi d'extinction les populations relictuelles (Sielezniew & Rutkowski 2012).

Vis-à-vis de la lumière artificielle nocturne, ces différents effets propres à la fragmentation sont différemment documentés. Il existe toutefois plusieurs illustrations du phénomène.

Eisenbeis a théorisé dès 2006 (*in* Rich & Longcore 2006) le phénomène de fragmentation par la lumière pour les insectes de nuit, sous la dénomination de « *crash barrier effect* ». Selon l'auteur, l'addition des luminaires le long d'un tracé routier implique qu'une route n'est jamais franchissable : les insectes se retrouvent piégés par ces lampadaires qu'ils ne peuvent plus quitter et comme ce phénomène se reproduit tout au long de l'infrastructure linéaire de transport, il crée une barrière à cette échelle.

Une publication récente a montré que, pour des mammifères, un passage à faune devenait inutilisé s'il était éclairé, les animaux refusant alors de l'emprunter. De par son caractère manipulatoire cette étude est l'une des plus probantes sur le sujet (Bliss-Ketchum et al. 2016). Une expérimentation similaire a été réalisée en France sur le territoire du Parc naturel des Causses du Quercy pour déceler un éventuel effet fragmentant chez les mammifères terrestres : les résultats montreraient un effet négatif de la lumière artificielle sur les chevreuils (Douglazet 2016).

Il se profile ainsi deux types de fragmentation par la lumière qui reflètent la dichotomie connue au niveau comportemental, attraction/répulsion :

- la fragmentation résultant de l'attraction empêche l'espèce concernée de traverser la structure lumineuse puisqu'elle y est attirée puis piégée,

- la fragmentation résultant de la répulsion empêche l'espèce concernée de traverser la structure lumineuse puisqu'elle s'en tient à distance par un mécanisme d'évitement de la lumière.

Chez les insectes, les ponts éclairés - nécessairement placés perpendiculairement aux cours d'eau - sont aussi susceptibles d'engendrer des barrières lumineuses pour les insectes se déplaçant le long des cours d'eau (Perkin et al. 2011). Une autre étude en revanche n'a pas mis en évidence de fragmentation par la lumière pour certains insectes (larves de lépidoptères). En comparant la prédation au niveau de lisières forestières (donc les environnements les plus lumineux) et en cœur de forêt (donc les environnements les plus sombres), les auteurs concluent que dans le cas précis la luminosité n'engendre pas de fragmentation supplémentaire à la fragmentation physique du milieu (Grenis et al. 2015).

Hale et al. (2015) ont par ailleurs montré que, même chez les chauves-souris tolérantes à la lumière au niveau de leurs terrains de chasses, l'éclairage artificiel perturbait leurs déplacements. Les auteurs montrent pour la première fois que l'éclairage artificiel réduit la perméabilité du milieu à l'échelle d'une ville entière pour une chauve-souris réputée tolérante à l'éclairage (Hale et al. 2015).

La lumière artificielle est par ailleurs susceptible de provoquer des collisions mortelles, phénomène également caractéristique d'une fragmentation. Les publications traitant de la mortalité directe sont nombreuses chez les oiseaux, aussi bien les oiseaux en migration (Munro 1924, Lewis 1927, Cochran & Graber 1958, Avery et al. 1976, Longcore et al. 2012, Longcore et al. 2013) que les oiseaux marins (Rodriguez et al. 2014). Dans certains cas, cette mortalité est à même de provoquer le déclin des populations (Rodriguez et al. 2012).

Pour résumer, l'ensemble de ces études démontre que la lumière artificielle est une source de fragmentation des habitats au sens de la fragmentation « per se ». Et ici encore, cet effet barrière est probablement sous-estimée au regard de la sensibilité à la lumière de certaines espèces aux simples variations des phases lunaires. Sur le plan génétique en revanche, la différenciation entre populations isolées par la lumière artificielle ne semble pas documentée à ce jour. Bliss-Ketchum et al. (2016) en font en revanche l'hypothèse. La difficulté pour démontrer un tel effet sur la structuration génétique est de parvenir à isoler le facteur paysager dont on souhaite vérifier l'effet fragmentant. Ici, pour la lumière, la tâche est compliquée car la lumière est relativement connexe à l'urbanisation (même si la lumière agit à distance, les points lumineux sont liés aux infrastructures grises : routes, villes, bâti, ...).

## 4. Conclusion

Les conséquences de la lumière artificielle sur les déplacements de la faune sont nombreuses. Selon les mécanismes d'attraction ou de répulsion de la lumière, la mobilité des espèces se retrouve affectée (but, fréquence, …). Ces effets se traduisent à l'échelle du paysage par un phénomène de fragmentation. La lumière artificielle dégrade la qualité des habitats nocturnes. Elle peut aussi bloquer strictement les déplacements de la faune. La lumière artificielle nocturne correspond donc bien au phénomène de fragmentation des habitats dans une acception large (incluant la disparition des habitats) comme plus restreinte (fragmentation per se).

A ce jour, les preuves de « fragmentation stricte » restent néanmoins encore peu nombreuses. Elles manquent encore à l'échelle des gènes et des écosystèmes pour couvrir les différents niveaux de la biodiversité. La recherche doit donc se poursuivre pour compléter les connaissances scientifiques sur l'effet barrière de la pollution lumineuse. Certains groupes biologiques sont particulièrement orphelins (ex : rapaces nocturnes, mammifères terrestres hors chauves-souris). Pour cela, les études manipulatoires, permettant d'isoler le facteur étudié (lumière) et de minimiser les variables confondantes, sont à privilégier. En particulier, les protocoles de type BACI (Before, After, Control, Intervention) sont à favoriser. Ultérieurement, des revues systématiques ou a minima des méta-analyses seront à entreprendre pour transférer les connaissances de la recherche vers la sphère opérationnelle et ainsi aider au développement des réseaux écologiques prenant en compte la lumière artificielle.

Cependant, malgré les lacunes de connaissances, il est d'ores et déjà possible de supposer que l'effet fragmentant de la lumière artificielle nocturne est une menace majeure pour la biodiversité (Holker et al. 2010a). Rappelons en effet que la majorité des animaux est en tout ou partie nocturne (Holker et al. 2010b) et que beaucoup des déplacements d'individus ont ainsi lieu la nuit, y compris chez des espèces qualifiées globalement de diurnes (cas de la migration des oiseaux par exemple). Enfin, la sensibilité des espèces nocturnes aux variations de la lumière est très fine, déjà influencée par les phases lunaires (ex : Clarke 1983, Gilbert & Boutin 1991, Daly et al. 1992, Falkenberg & Clarke 1998, Prugh & Golden 2014). Tous ces éléments laissent ainsi penser que l'ampleur de la fragmentation due à la pollution lumineuse est largement sous-estimée à l'heure actuelle.

Les conséquences de cette fragmentation par la lumière sont, elles-aussi, potentiellement très fortes car les déplacements constituent une dimension fondamentale du fonctionnement de la biodiversité. Lorsqu'une espèce se déplace, elle se déplace pour elle-même mais elle peut aussi constituer un vecteur intermédiaire pour d'autres taxons. C'est le cas des animaux pollinisateurs qui, par leurs mouvements, permettent aux espèces végétales, fixes, de se reproduire (Rydin & Bolinder 2015). Il existe de plus un processus de co-évolution entre plantes et insectes pollinisateurs parmi lesquels les papillons de nuit ont une place fondamentale (Young 2002). L'entrave aux déplacements de ces insectes (Van Langevelde et al. 2011) pourrait ainsi avoir des conséquences en chaîne sur la survie de populations végétales tout à fait éloignées de sources lumineuses (MacGre-

gor et al. 2015, MacGregor et al. 2016). Les chauves-souris frugivores qui ont un rôle majeur dans la dissémination des graines sont un autre exemple (Lewanzik & Voigt 2014).

Enfin, la hiérarchisation entre les conséquences de la disparition d'habitats et celles de la fragmentation stricte fait l'objet de discussions dans la communauté scientifique (Hodgson et al. 2011). Plusieurs auteurs estiment que la fragmentation « per se » ne commencent à avoir des effets qu'en dessous d'un certain seuil de surfaces d'habitats favorables (ex : Andrén 1994, With & King 1999). L'effet majeur de la « fragmentation per se » est effectivement la différenciation génétique entre populations, ce qui intervient au fil des générations et donc plutôt sur le long terme (Gaublomme et al. 2012).

Par conséquent, si sur le plan intellectuel et scientifique il est intéressant de savoir si oui ou non la lumière artificielle a des effets de type « fragmentation stricte », sur le plan opérationnel, il ne parait pas capital de se focaliser sur cet effet barrière net et d'attendre que la recherche avance sur cette question avant d'agir. Une étude a d'ailleurs récemment montré que la lumière artificielle avait déjà exercé une pression de sélection sur les papillons de nuit en modifiant leurs traits de vie de dispersion en ville (Altermatt & Ebert 2016).

Face aux sources « classiques » de fragmentation des habitats (routes, voies ferrées, …) il est préconisé de préserver et de restaurer des réseaux écologiques (ex : Jongman 1995, Hepcan et al. 2009). Ce sont des ensembles de zones naturelles, de qualité, taille et nombre suffisants, préservées et connectées entre elles par des corridors. Compte tenu de tous les effets paysagers de la pollution lumineuse, les réseaux écologiques apparaissent donc aussi comme une réponse adaptée pour prendre charge les effets cumulés de la disparition et de la fragmentation des habitats par la lumière artificielle nocturne (Challéat 2010, Sordello et al. 2014, Gaston et al. 2015).

**Remerciements**

Merci à Sylvie Vanpeene et à Pascal Moeschler pour leur relecture.

## Bibliographie

Abedi-Lartey, M., F.K.N. Dechmanna, M. Wikelski, A.K. Scharf & J. Fahr, 2016. Long-distance seed dispersal by straw-coloured fruit bats varies by season and landscape. *Global Ecology and Conservation* 7: 12–24.

Alldredge, A.L. & J.M. King, 1980. Effects of moonlight on the vertical migration patterns of demersal zooplankton. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* 44: 133–156.

Altermatt, F. & D. Ebert, 2016. Reduced flight-to-light behaviour of moth populations exposed to long-term urban light pollution. *Biology Letters* 12 (4): 2016011.

Altermatt, F., A. Baumeyer & D. Ebert, 2009. Experimental evidence for male biased flight-to-light behavior in two moth species. *Entomologia Experimentalis et Applicata* 130: 259-265.

Andrén, H., 1994. Effects of habitat fragmentation on birds and mammals in landscapes with different proportions of suitable habitat: A review. *Oikos* 71: 355-366.

Arlettaz, R., S. Godat & H. Meyer, 2000. Competition for food by expanding pipistrelle bat populations (*Pipistrellus pipistrellus*) might contribute to the decline of lesser horseshoe bats (*Rhinolophus hipposideros*). *Biological Conservation* 93: 55-60.

Avery, M., P.F. Springer & J.F. Cassel, 1976. The effects of a tall tower on nocturnal bird migration: A portable ceilometer study. *The Auk*. 93: 281-291.

Azam, C., I. Le Viol, J.F. Julien, Y. Bas & C. Kerbiriou, 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: 2471.

Baker, B.J. & J.M.L. Richardson, 2006. The effect of artificial light on male breeding-season behaviour in green frogs, *Rana clamitans melatona*. Canadian Journal of Zoology 84: 1528-1532.

Baguette, M., G. Mennechez, S. Petit & N. Schtickzelle, 2003. Effect of habitat fragmentation on dispersal in the butterfly *Proclossiana Eunomia*. *Comptes Rendus Biologies* 326, Suppl. 1: 200–209.

Barataud, M., 2014. Écologie acoustique des chiroptères d'Europe. Éditions Biotope. Collection Inventaires & Biodiversité. Deuxième édition, 344 pp.

Barghini, A. & B.A.S. De Medeiros, 2012. UV radiation as an attractor for insects. *Leukos* 9: 47–56.

Bartoszek, J. & K.R. Greenwald, 2009. A population divided: railroad tracks as a barrier to gene flow in an isolated population of Marbled Salamanders (*Ambystoma opacum*). *Herpetological Conservation and Biology* 4:191-197.

Bayne, E.M. & K.A Hobson, 1998. The effects of habitat fragmentation by forestry and agriculture on the abundance of small mammals in the southern boreal mixedwood forest. *Revue canadienne de zoologie* 76: 62-69.

Beaudouin, L., 1985. Le comportement des animaux en présence de sources lumineuses (théorie de l'éclairement directionnel). *Cahier de liaison de l'OPIE* 19: 25-41.

Beier, P., 1995. Dispersal of juvenile cougars in fragmented habitat. *The Journal of Wildlife Management* 59: 228-237.

Bell, K.E. & M.A. Donnelly, 2006. Influence of forest fragmentation on community structure of frogs and lizards in northeastern Costa Rica. *Conservation Biology* 20: 1750–1760.

Bennie, J., T.W. Davies, D. Cruse & K.J. Gaston, 2016. Ecological effects of artificial light at night on wild plants. *Journal of Ecology* 104: 611–620.

Bennie, J., T.W. Davies, D. Cruse, R. Inger & K.J. Gaston, 2015. Cascading effects of artificial light at night: resource-mediated control of herbivores in a grassland ecosystem. *Philosophical Transactions of the Royal Society* 370 (1667): DOI : 10.1098/rstb.2014.0131.

Bergerot, B., R. Julliard & M. Baguette, 2010. Metacommunity Dynamics: Decline of Functional Relationship along a Habitat Fragmentation Gradient. *PLoS ONE* 5 (6): e11294.

Berthinussen, A. & J. Altringham, 2012. The effect of a major road on bat activity and diversity. *Journal of Applied Ecology* 49: 82–89.

Bertolotti, S. & M. Salmon, 2005. Do embedded roadway lights protect sea turtles? *Environmental Management* 36: 702–710.

Betz, J.T., 1961. Éclairage public et faune des Hétérocères. *Alexanor* 2: 51-54.

Blake, D., A.M. Hutson, P.A. Racey, J. Rydell & J.R. Speakman, 1994. Use of lamplit roads by foraging bats in southern England. *Journal of Zoology* 234: 453–462.

Bliss-Ketchum, L.L., C.E. De Rivera, B.C. Turner & D.M. Weisbaum, 2016. The effect of artificial light on wildlife use of a passage structure. *Biological Conservation* 199: 25–28.

Bontadina, F., H. Schofield & B. Naef-Daenzer, 2002. Radio-tracking reveals that Lesser horseshoe bats (*Rhinolophus hipposideros*) forage in woodland. *Journal of Zoology of London* 258: 281-290.

Bowmaker, J.K. & G.R. Martin, 1978. Visual pigments and colour vision in a nocturnal bird (*Strix aluco*), the tawny owl. *Vision Research* 18: 1125-1130.

Bruderer, B., D. Peter & T. Steuri, 1999. Behaviour of migrating birds exposed to x-band radar and a bright light beam. *Journal of Experimental Biology* 202: 1015-1022.

Bryant, S.L., 1993. Influences of Larus gulls and nocturnal environmental conditions on Leach's storm petrel activity patterns at the breeding colony. Memorial University of Newfoundland, 84 pp.

Bustard, H.R., 1967. Mechanism of nocturnal emergence from the nest in green turtle hatchlings. *Nature* 214: 317.

Carr, A.F. & L.H. Ogren, 1960. The ecology and migrations of sea turtles. 4, The green turtle in the Caribbean Sea. *Bulletin of the AMNH* 121, article 1.

Challéat S., 2010. « Sauver la nuit » – Empreinte lumineuse, urbanisme et gouvernance des territoires. Thèse de Géographie, Université de Bourgogne, 540 pp.

Cho, Y.M., S.H. Ryu, B.R. Lee, K.H. Kim, E. Le & J. Choi, 2015. Effects of artificial light at night on human health: A literature review of observational and experimental studies applied to exposure assessment. *Chronobiology International* 32: 1294-1310.

Clarke, J.A., 1983. Moonlight's influence on predator/prey interactions between short-eared owls (*Asio flammeus*) and deermice (*Peromyscus maniculatus*). *Behavioral Ecology and Sociobiology* 13: 205-209.

Clarke, J.A., J.T. Chopko & S.P. Mackessy, 1996. The effect of moonlight on activity patterns of adult and juvenile prairie rattlesnakes (*Crotalus viridis viridis*). *Journal of Herpetology* 30: 192-197.

Cochran, W.W. & R.R. Graber, 1958. Attraction of nocturnal migrants by lights on a television tower. *The Wilson Bulletin* 70: 378-380.

Cowan, T. & G. Gries, 2009. Ultraviolet and violet light: attractive orientation cues for the Indian meal moth, *Plodia interpunctella*.

*Entomologia Experimentalis et Applicata* 131: 148–158.

Crooks, K.R., A.V. Suarez, D.T. Bolger & M.E. Soulé, 2001. Extinction and colonization of birds on habitat islands. *Conservation Biology* 15: 159–172.

Cushman, S.A., 2010. Effects of habitat loss and fragmentation on amphibians: A review and prospectus. *Biological Conservation* 128 (2006): 231–240.

Cushman, S.A., B.W. Compton & K. McGarigal, 2010. Habitat fragmentation effects depend on complex interactions between population size and dispersal ability: modeling influences of roads, agriculture and residential development across a range of life-history characteristics. In Cushman, S. A. & F. Huettmann (eds): Spatial complexity, informatics, and wildlife conservation, chapter 20: 369-385, Springer.

Dacke, M., E. Baird, M. Byrne, C.H. Scholtz & E.J. Warrant, 2013. Dung beetles use the milky way for orientation. *Current Biology* 23: 298–300.

Daly, M., P.R. Behrends, M.I. Wilson & L.F. Jacobs, 1992. Behavioural modulation of predation risk: moonlight avoidance and crepuscular compensation in a nocturnal desert rodent, *Dipodomys merriami*. *Animal Behaviour* 44: 1-9.

Daniel, R.S. & K.U. Smith, 1947. The sea-approach behavior of the neonate loggerhead turtle (*Caretta caretta*). *Journal of Comparative and Physiological Psychology* 40: 413-20.

Davies, T.W., J. Bennie & K.J. Gaston, 2012. Street lighting changes the composition of invertebrate communities. *Biology Letters 8: 764-767*.

Decandido, R. & D. Allen, 2006. Nocturnal hunting by peregrine falcons at the Empire State Building, New York City. *The Wilson Journal of Ornithology* 118: 53-58.

Devictor, V., R. Julliard & F. Jiguet, 2008. Distribution of specialist and generalist species along spatial gradients of habitat disturbance and fragmentation. *Oikos* 117: 507-514.

Dodson, S., 1990. Predicting diel vertical migration of zooplankton. *Limnology and Oceanography* 35: 1195–1200.

Douglazet, M., 2016. Elaboration d'un protocole d'étude de l'impact de l'éclairage artificiel sur les déplacements des mammifères terrestres nocturnes. Rapport de stage. Parc naturel régional des Causses du Quercy, 29 pp.

Duffy, J.P., J. Bennie, A.P. Duran & K.J. Gaston, 2015. Mammalian ranges are experiencing erosion of natural darkness. *Scientific Reports* 5. Article 12042.

Dunning, J.B., B.J. Danielson & H.R. Pulliam, 1992. Ecological Processes That Affect Populations in Complex Landscapes. *Oikos* 65: 169-175.

Ehrenfeld, D.W. & A. Carr, 1967. The role of vision in the sea-finding orientation of the green turtle (*Chelonia mydas*). *Animal Behaviour* 15: 25-36.

Eisenbeis, G. & F. Hassel, 2000. Attraction of nocturnal insects to street lights: a study of municipal lighting systems in a rural area of Rheinhessen (Germany). *Natur und Landschaft* 75: 145-156.

Erren, T.C., P. Morfeld, R.G. Foster, R.J. Reiter, J.V. Grob & I.K. Westermann, 2016. Sleep and cancer: Synthesis of experimental data and meta-analyses of cancer incidence among some 1,500,000 study individuals in 13 countries. *Chronobiology International: The Journal of Biological and Medical Rhythm Research* 33: 325-350.

Fahrig, L., 2003. Effects of habitat fragmentation on biodiversity. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics* 34: 487-515.

Falchi, F., P. Cinzano, D. Duriscoe, C.C.M. Kyba, C.D. Elvidge, K. Baugh, B.A. Portnov, N.A. Rybnikova & R. Furgoni, 2016. The new world atlas of artificial night sky brightness. *Science Advances* 2 (6), e1600377.

Falkenberg, J.C. & J.A. Clarke, 1998. Microhabitat use of deer mice: effects of interspecific interaction risks. *Journal of Mammalogy* 79: 558-565.

Franklin, A.B., B.R. Noon & T.L. George, 2002. What is habitat fragmentation? Studies in *Avian Biology* 25: 20-29.

Gal, G., E.R. Loew, L.G. Rudstam & A.M. Mohammadian, 1999. Light and diel vertical migration: spectral sensitivity and light avoidance by *Mysis relicta*. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* 56: 311-322.

Garcia-Gonzalez, C., D. Campo, I.G. Pola & E. Garcia-Vazquez, 2012. Rural road networks as barriers to gene flow for amphibians: Species-dependent mitigation by traffic calming. *Landscape and Urban Planning* 104: 171–180.

García-Valdés, R., N.J. Gotelli, M.A. Zavala, D.W. Purves & M.B. Araújo, 2015. Effects of climate, species interactions, and dispersal on decadal colonization and extinction rates of Iberian tree species. *Ecological Modelling* 309–310: 118–127.

Gaston, K.J., J. Bennie, T.W. Davies & J. Hopkins, 2013. The ecological impacts of nighttime

light pollution: a mechanistic appraisal. *Biological Reviews* 88: 912–927.

Gaston, K.J., J.P. Duffy, J. Bennie, 2015. Quantifying the erosion of natural darkness in the global protected area system. *Conservation Biology* 29: 1132–1141.

Gaublomme, E., K. Maebe, K. Van Doninck, H. Dhuyvetter, X. Li, K. Desender & F. Hendrickx, 2012. Loss of genetic diversity and increased genetic structuring in response to forest area reduction in a ground dwelling insect: a case study of the flightless carabid beetle *Carabus problematicus* (Coleoptera, Carabidae). *Insect Conservation and Diversity* 6: 473-482.

Gerlach, G. & K. Musolf, 2000. Fragmentation of landscape as a cause for genetic subdivision in bank voles. *Conservation Biology* 14: 1066-1074.

Gerrish, G.A., J.G. Morin, T.J. Rivers & Z. Patrawala, 2009. Darkness as an ecological resource: the role of light in partitioning the nocturnal niche. *Oecologia* 160: 525-536.

Gibbs, J.P., 1998. Distribution of woodland amphibians along a forest fragmentation gradient. *Landscape Ecology* 13: 263–268.

Gilbert, B.S. & S. Boutin, 1991. Effect of moonlight on winter activity of snowshoe hares. *Arctic and Alpine Research* 23: 61–65.

Gliwicz, M.Z., 1986. A lunar cycle in zooplankton. *Ecology* 67: 883–897.

Grenis, K., B. Tjossem & S.M. Murphy, 2015. Predation of larval Lepidoptera in habitat fragments varies spatially and temporally but is not affected by light pollution. *Journal of Insect Conservation* 19: 559-566.

Guinard, E., R. Julliard & C. Barbraud, 2012. Motorways and bird traffic casualties: Carcasses surveys and scavenging bias. *Biological Conservation* 147: 40–51.

Haim, A. & A.E. Zudibat, 2015. Artificial light at night: melatonin as a mediator between the environment and epigenome. *Philosophical Transactions of the Royal Society* 370: 20140121. Theme issue 'The biological impacts of artificial light at night: from molecules to communities' compiled and edited by Kevin J. Gaston, Marcel E. Visser and Franz Hölker.

Hale, J.D., A.J. Faibrass, T.J. Matthews, G. Davies & J.P. Sadler, 2015. The ecological impact of city lighting scenarios: exploring gap crossing thresholds for urban bats. *Global Change Biology* 21: 2467–2478.

Heiling, A.M., 1999. Why do nocturnal orb-web spiders (Araneidae) search for light? *Behavioral Ecology and Sociobiology* 46: 43-49.

Hepcan, S., C.C. Hepcan, I.M. Bouwma, R.H.G. Jongman & M.B. Ozkana, 2009. Ecological networks as a new approach for nature conservation in Turkey: A case study of I˙zmir Province. *Landscape and Urban Planning* 90: 143–154.

Holker, F., T. Moss, B. Griefahn, W. Kloas & C.C. Voigt, 2010a. The dark side of light: A transdisciplinary research agenda for light pollution policy. *Ecology and Society* 15 (4) Art. 13.

Holker, F., W. Wolter, E.K. Perkin & K. Tockner, 2010b. Light pollution as a biodiversity threat. *Trends in Ecology & Evolution* 25: 681–682.

Hodgson, J.A., A. Moilanen, B.A. Wintle & C.D. Thomas, 2011. Habitat area, quality and connectivity: striking the balance for efficient conservation. *Journal of Applied Ecology* 2011 (48): 148–152.

Imber, M.J., 1975. Behavior of petrels in relation to the moon and artificial lights. *Notornis* 22: 302-306.

Jehle, R., G.A. Wilson, J.W. Arntzen & T. Burke, 2005. Contemporary gene flow and the spatio-temporal genetic structure of subdivided newt populations (*Triturus cristatus*, *T. marmoratus*). *Journal of Evolutionary Biology* 18: 619–628.

Jongman, R.H.G., 1995. Nature conservation planning in Europe: developing ecological networks. *Landscape and Urban Planning* 32: 169-183.

Justice, M.J. & T.C. Justice, 2016. Attraction of insects to incandescent, compact fluorescent, halogen, and led lamps in a light trap: implications for light pollution and urban ecologies. *Entomological News* 125: 315-326.

Keller, D., M.J. Van Strien, M. Herrmann, J. Bolliger, P.J. Edwards, J. Ghazoul & R. Holderegger, 2013. Is functional connectivity in common grasshopper species affected by fragmentation in an agricultural landscape? *Agriculture, Ecosystems and Environment* 175: 39–46.

Kocifaj, M. & H.A.S. Lamphar, 2013. Skyglow effects in UV and visible spectra: Radiative fluxes. *Journal of Environmental Management* 127: 300–307.

Kolozsvary, M.B. & R.K. Swihart, 1999. Habitat fragmentation and the distribution of amphibians: patch and landscape correlates in farmland. *Canadian Journal of Zoology* 77: 1288–1299.

Korpimaki, E., M. Lagerstrom & P. Saurola, 1987. Field evidence for nomadism in Tengmalm's owl *Aegolius funereus*. *Ornis Scandinavica* 18: 1-4.

Kyba, C.C.M. & F. Holker, 2013. Do artificially illuminated skies affect biodiversity in nocturnal landscapes? *Landscape Ecology* 28: 1637-1640.

Last, K.S., L. Hobbs, J. Berge, A.S. Brierley, F. Cottier, 2016. Moonlight drives ocean-scale mass vertical migration of zooplankton during the arctic winter. *Current Biology* 26: 244–251.

Le Corre, M., A. Ollivier, S. Ribes & P. Jouventin, 2002. Light-induced mortality of petrels: a 4-year study from Reunion Island (Indian Ocean). *Biological Conservation* 105: 93-102.

Leuthold, R.H., O. Bruinsma & A. Van Huis, 1976. Optical and pheromonal orientation and memory for homing distance in the harvester termite *Hodotermes mossambicus* (Hagen). *Behavioral Ecology and Sociobiology* 1: 127-139.

Lewanzik, D. & C.C. Voigt, 2014. Artificial light puts ecosystem services of frugivorous bats at risk. *Journal of Applied Ecology* 51: 388–394.

Lewis, H.F., 1927. Destruction of birds by lighthouses in the provinces of Ontario and Quebec. *Canadian Field-Naturalist* 41: 55-58.

Liao, J., Z. Li, D.E. Hiebeler, M. El-Bana, G. Deckmyn & I. Nijs, 2013. Modelling plant population size and extinction thresholds from habitat loss and habitat fragmentation: Effects of neighbouring competition and dispersal strategy. *Ecological Modelling* 268: 9–17.

Longcore, T., C. Rich, P. Mineau, B. MacDonald, D.G. Bert, L.M. Sullivan, E. Mutrie, S.A. Gauthreaux Jr, M.L. Aavery, R.L. Crawford, A.M. Manville II, E.R. Travis & D. Drake, 2012. An estimate of avian mortality at communication towers in the United States and Canada. *PLoS ONE* 7 (4), e34025: 1-17.

Longcore, T., C. Rich, P. Mineau, B. MacDonald, D.G. Bert, L.M. Sullivan, E. Mutrie, S.A. Gauthreaux Jr, M.L. Avery, R.L. Crawford, A.M. Manville II, E.R. Travis & D. Drake, 2013. Avian mortality at communication towers in the United States and Canada: which species, how many, and where? *Biological Conservation* 158: 410–419.

Losey, G.S., T.W. Cronin, T.H. Goldsmith, D. Hyde, N.J. Marshall, N. McFarland & F. Terrasson, 1999. The UV visual world of fishes: a review. *Journal of Fish Biology* 54: 921–943.

Lyytimaki, J., 2013. Nature's nocturnal services: Light pollution as a non-recognised challenge for ecosystem services research and management. *Ecosystem Services* 3: e44–e48.

MacGregor, C.J., D.M. Evans, R. Fox & M.J. Pocock, 2016. The dark side of street lighting: impacts on moths and evidence for the disruption of nocturnal pollen transport. *Global Change Biology* 23: 697-707.

MacGregor, C.J., M.J.O. Pocock, R. Fox & D.M. Evans, 2015. Pollination by nocturnal Lepidoptera, and the effects of light pollution: a review. *Ecological Entomology* 40: 187–198.

Malnas, K., L. Polyak, E. Prill, R. Hegedus, G. Kriska, G. Devai, G. Horvath & S. Lengyel, 2011. Bridges as optical barriers and population disruptors for the mayfly *Palingenia longicauda*: an overlooked threat to freshwater biodiversity? *Journal of Insect Conservation* 15: 823-832.

Marcantonio, M., S. Pareeth, D. Rocchini, M. Metz, C.X. Garzon-Lopez & M. Neteler, 2015. The integration of artificial night-time lights in landscape ecology: A remote sensing approach. *Ecological Complexity* 22: 109–120.

Marconnot, B., 2003. Comportement de chasse nocturne du Faucon pèlerin *Falco peregrinus* à Belfort. *Ornithos* 10: 207-211.

Marty, P., S. Angelibert, N. Giani & P. Joly, 2005. Directionality of pre- and post-breeding migrations of a marbled newt population (*Triturus marmoratus*): implications for buffer zone management. *Aquatic Conservation: Marine and Freshwater Ecosystems* 15: 215–225.

Mathews, F., N. Roche, T. Aughney, N. Jones, J. Day, J. Baker & S. Langton, 2015. Barriers and benefits: implications of artificial night-lighting for the distribution of common bats in Britain and Ireland. *Philosophical Transactions of the Royal Society* 370 (1667). Theme issue 'The biological impacts of artificial light at night: from molecules to communities' compiled and edited by Kevin J. Gaston, Marcel E. Visser and Franz Hölker.

Mauck, B., N. Glaser, W. Schlosser & G. Dehnhardt, 2008. Harbour seals (*Phoca vitulina*) can steer by the stars. *Animal Cognition* 11: 715-718.

Maya-García, R., S. Arizaga, P. Cuevas-Reyes, J. Manuel Peñaloza-Ramírez, V. Rocha Ramírez & K. Oyama, 2016. Landscape genetics reveals inbreeding and genetic bottlenecks in the extremely rare short-globose cacti *Mammillaria pectinifera* (Cactaceae) as a result of habitat fragmentation. *Plant Diversity* 39: 13-19.

McFarlane, R.W., 1963. Disorientation of loggerhead hatchlings by artificial road lighting. *Copeia* 1963: 153.

Menzel, R. & U. Greggers, 1985. Natural phototaxis and its relationship to colour vision in honeybees. *Journal of Comparative Physiology A*. 157: 311–321.

Minaar, C., J.G. Boyles, I.A. Minaar, C.L. Sole & A.E. McKechnie, 2014. Stacking the odds: light pollution may shift the balance in an ancient predator–prey arms race. *Journal of Applied Ecology* 52: 522–531.

Moore, M.V., S.M. Pierce, H.M. Walsh, S.K. Kvalvik & J.D. Lim, 2000. Urban light pollution alters the diel vertical migration of *Daphnia*. *Verhandlungen der Internationalen Vereinigung für Theoretische und Angewandte Limnologie* 27: 1-4.

Mougeot, F. & V. Bretagnolle, 2000. Predation risk and moonlight avoidance in nocturnal seabirds. *Journal of Avian Biology* 31: 376–386.

Mouritsen, H. & O.N. Larsen, 2001. Migrating songbirds tested in computer-controlled Emlen funnels use stellar cues for a time-independent compass. *Journal of Experimental Biology* 204: 3855-3865.

Mrosovsky, N., 1968. Nocturnal emergence of hatchling sea turtles: control by thermal inhibition of activity. *Nature* 220: 1338-1339.

Mrosovsky, N., 1972. The water-finding ability of sea turtles. Behavioural studies and physiological speculations. *Brain, Behavior and Evolution* 5: 202-225.

Mrosovsky, N., 1978. Effect of flashing lights on sea-finding behaviour of Green turtles. *Behavioral Biology* 22: 85–91.

Mrosovsky, N. & S.F. Kingsmill, 1985. How Turtles Find the Sea. *Zeitschrift für Tierpsychologie* 67: 237-256.

Muheim, R., F.R. Moore & J.B. Phillips, 2006. Calibration of magnetic and celestial compass cues in migratory birds - a review of cue-conflict experiments. *Journal of Experimental Biology* 209: 2-17.

Munguia-Vega, A., R. Rodriguez-Estrella, W.W. Shaw & M. Culver, 2013. Localized extinction of an arboreal desert lizard caused by habitat fragmentation. *Biological* Conservation: 157: 11–20.

Munro, J.A., 1924. A preliminary report on the destruction of birds at lighthouses on the coast of British Columbia. *Canadian Field-Naturalist* 38: 171-175.

Nabli, H., W.C. Bailey & S. Necibi, 1999. Trapping of *Phyllophaga* sp. (Coleoptera: Scarabaeidae), *Epicauta* sp. (Coleoptera: Meloidae), and Green Stink Bugs (Hemiptera: Pentatomidae) with different sources of light. *Journal of the Kansas Entomological Society* 72: 222–225.

Nakamura, T. & S. Yamashita, 1997. Photoactic behaviour of nocturnal and diurnal spiders: negative and positive photoaxes. *Zoological Science* 4: 199-203.

Nathan, R., W.M. Getz, E. Revilla, M. Holyoak, R. Kadmon, D. Saltz & P.E. Smouse, 2008. A movement ecology paradigm for unifying organismal movement research. *Proceedings of the National Academy of Sciences* 105: 19052-19059.

Nicholas, M., 2001. Light pollution and marine turtle hatchlings: the straw that breaks the camel's back? *Protecting Dark Skies* 18: 77-82.

Norris, D.R. & B.J.M. Stutchbury, 2001. Extraterritorial movements of a forest songbird in a fragmented landscape. *Conservation Biology* 15: 729–736.

Ogawa, Y., M. Falkowski, A. Narendra, J. Zeil & J.M. Hemmi, 2015. Three spectrally distinct photoreceptors in diurnal and nocturnal Australian ants. *Proceedings of the Royal Society* 282 (1808): 2015.0673.

Oliveira, A.G., C.V. Stevani, H.E. Waldenmaier, V. Viviani, J.M. Emerson, J.J. Loros & J.C. Dunlap, 2015. Circadian Control Sheds Light on Fungal Bioluminescence. *Current Biology* 25: 964–968.

Orlowski, J., W. Harmening & H. Wagner, 2012. Night vision in barn owls: Visual acuity and contrast sensitivity under dark adaptation. *Journal of Vision* 12 (13): 4, 1–8.

Parker, G.H., 1922. The crawling of young loggerhead turtles toward the sea. *Journal of Experimental Zoology* 36: 322–331.

Perkin, E.K., F. Holker, J.S. Richardson, J.P. Sadler, C. Wolter & K. Tockner, 2011. The influence of artificial light on stream and riparian ecosystems: questions, challenges, and perspectives. *Ecosphere* 2 (11), Article 122, 16 pp.

Perkin, E.K., F. Holker & K. Tockner, 2014. The effects of artificial lighting on adult aquatic and terrestrial insects. *Freshwater Biology* 59: 368–377.

Philibosian, R., 1976. Disorientation of Hawksbill Turtle hatchlings, *Eretmochelys imbricata*, by stadium lights. *Copeia* 1976: 824.

Picchi, M.S., L. Avolio, A. Azzani, O. Brombin & G. Camerini, 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: 797-805.

Polak, T., C. Korine, S. Yair & M.W. Holderied, 2011. Differential effects of artificial lighting on flight and foraging behaviour of two sympatric bat species in a desert. *Journal of zoology* 285: 21–27.

Polus, E., S. Vandewoestijne, J. Choutt & M. Baguette, 2007. Tracking the effects of one century of habitat loss and fragmentation on calcareous grassland butterfly communities. *Biodiversity and Conservation* 16: 3423-3436.

Prugh, L.R. & C.D. Golden, 2014. Does moonlight increase predation risk? Meta-analysis reveals divergent responses of nocturnal mammals to lunar cycles. *Journal of animal ecology* 83: 504–514.

Reed, J.R., J.L. Sincock & J.P. Hailman, 1985. Light attraction in endangered procellariiform birds: reduction by shielding upward radiation. *The Auk* 102: 377-383.

Rejt, L., 2001. Nocturnal feeding of young by urban peregrine falcons (*Falco peregrinus*) in Warsaw (Poland). *Polish Journal of Ecology* 52: 63-68.

Rich, C. & T. Longcore, 2006. Ecological consequences of artificial night lighting. Island Press, Washington, D.C., USA. 458 pp.

Riley, W.D., B. Bendall, M.J. Ives, N.J. Edmonds & D.L. Maxwell, 2012. Street lighting disrupts the diel migratory pattern of wild Atlantic salmon, *Salmo salar* L., smolts leaving their natal stream. *Aquaculture* 330–333: 74–81.

Riley, W.D., P.I. Davison, D.L. Maxwell, B. Bendall, 2013. Street lighting delays and disrupts the dispersal of Atlantic salmon (*Salmo salar*) fry. *Biological Conservation* 158: 140–146.

Rodriguez, A. & B. Rodriguez, 2009. Attraction of petrels to artificial lights in the Canary Islands: effects of the moon phase and age class. *Ibis* 151: 299-310.

Rodriguez, A., B. Rodriguez & M.P. Lucas, 2012. Trends in numbers of petrels attracted to artificial lights suggest population declines in Tenerife, Canary Islands. *Ibis* 154: 167-172.

Rodriguez, A., G. Burgan, P. Dann, R. Jessop, J.J. Negro & A. Chiaradia, 2014. Fatal attraction of short-tailed shearwaters to artificial lights. *PLoS ONE* 9 (10): e110114.

Roeloffs, R. & S.E. Riechert, 1988. Dispersal and population-genetic structure of the cooperative spider, *Agelena consociata*, in West African rainforest. *Evolution* 42: 173-183.

Rydell, J., 1992. Exploitation of Insects around streetlamps by Bats in Sweden. *Acta Agriculturae Scandinavica* 6: 744-750.

Rydin, C., K. Bolinder, 2015. Moonlight pollination in the gymnosperm *Ephedra* (Gnetales). *Biology Letters* 11: 20140993.

Salmon, M., 2003. Artificial night lighting and sea turtles. *Biologist* 50: 163-168.

Schoeman, M.C., 2015. Light pollution at stadiums favors urban exploiter bats. *Animal Conservation* 19: 120–130.

Siblet, J.P., 2008. Impact de la pollution lumineuse sur la biodiversité. Synthèse bibliographique. Muséum national d'Histoire naturelle, 30 pp.

Sielezniew, M. & R. Rutkowski, 2012. Population isolation rather than ecological variation explains the genetic structure of endangered myrmecophilous butterfly *Phengaris* (=*Maculinea*) *arion*. *Journal of Insect Conservation* 16: 39–50.

Skutelsky, O., 1996. Predation risk and state-dependent foraging in scorpions: effects of moonlight on foraging in the scorpion *Buthus occitanus*. *Animal Behaviour* 52: 49–57.

Smith, S.L., R.E. Pieper, M.V. Moore, L.G. Rudstam, C.H. Greene, J.E. Zamon, C.N. Flagg & C.E. Williamson, 1992. Acoustic techniques for the in situ observation of zooplankton. *Archiv für Hydrobiologie. Beihefte. Ergebnisse der Limnologie* 36: 23–43.

Smolk, J., E. Baird, B. El Jundi, T. Reber, M.J. Byrne & M. Dacke, 2016. Night sky orientation with diurnal and nocturnal eyes: dim-light adaptations are critical when the moon is out of sight. *Animal Behaviour* 111: 127–146.

Sordello, R., S. Vanpeene, C. Azam, C. Kerbiriou, I. Le Viol & T. Le Tallec, 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 ? Muséum national d'Histoire naturelle, Centre de ressources Trame verte et bleue, 31 pp.

Stone, E.L., G. Jones & S. Harris, 2009. Street lighting disturbs commuting bats. *Current Biology* 19: 1123-1127.

Stone, E.L., G. Jones & S. Harris, 2012. Conserving energy at a cost to biodiversity? Impacts of LED lighting on bats. *Global Change Biology* 18: 2458-2465.

Svensson, A.M. & J. Rydell, 1998. Mercury vapour lamps interfere with the bat defence of tympanate moths (*Operophtera* spp.; Geometridae). *Animal Behaviour* 55: 223–226.

Swaddle, J.P., C.D. Francis, J.R. Barber, C.B. Cooper, C.C.M. Kyba, D.M. Dominoni, G. Shannon, E. Aschenoug, S.E. Goodwin, A.Y. Kawahara, D. Luther, K. Spoelstra, M. Voss & T. Longcore, 2015. A framework to assess

evolutionary responses to anthropogenic light and sound. *Trends in Ecology & Evolution* 30: 550–556.

Telfer, T.C., J.L. Sincock, G.V. Byrd & J.R. Reed, 1987. Attraction of Hawaiian seabirds to lights: conservation efforts and effect of moon phase. *Wildlife Society Bulletin* 15: 406-413.

Threlfall, C.G., B. Law & P.B. Banks, 2013. The urban matrix and artificial light restricts the nightly ranging behaviour of Gould's long-eared bat (*Nyctophilus gouldi*). *Austral Ecology* 38: 921–930.

Thums, M., S.D. Whiting, J. Reisser, K.L. Pendoley, C.B. Pattiaratchi, M. Proietti, Y. Hetzel, R. Fisher & M.G. Meekan, 2016. Artificial light on water attracts turtle hatchlings during their near shore transit. *Royal Society Open Science* 3: 160142.

Tigar, B.J. & P.E. Osborne, 1999. The influence of the lunar cycle on ground-dwelling invertebrates in an Arabian desert. *Journal of Arid Environments* 43: 171–182.

Tuxbury, S.M. & M. Salmon, 2005. Competitive interactions between artificial lighting and natural cues during seafinding by hatchling marine turtles. *Biological Conservation* 121: 311-316.

Urbanski, J., M. Mogi, D. O'Donnell, M. Decotiis, T. Toma & P. Armbruster, 2012. Rapid adaptive evolution of photoperiodic response during invasion and range expansion across a climatic gradient. *The American Naturalist* 179: 490-500.

Van Dyke, J.U. & M.S. Grace, 2010. The role of thermal contrast in infrared-based defensive targeting by the copperhead, *Agkistrodon contortrix*. *Animal Behaviour* 79: 993–999.

Van Langevelde, F., J.A. Ettema, M. Donners, M.F. Wallisdevries, D. Groenendijk, 2011. Effect of spectral composition of artificial light on the attraction of moths. *Biological Conservation* 144: 2274-2281.

Veilleux, C.C. & M.E. Cummings, 2012. Nocturnal light environments and species ecology: implications for nocturnal color vision in forests. *Journal of Experimental Biology* 215: 4085-4096.

Wakefield, A., E.L. Stone, G. Jones & S. Harris, 2015. Light-emitting diode street lights reduce last-ditch evasive manoeuvres by moths to bat echolocation calls. *Royal Society Open Science* 2: 150291.

Warrant, E. & M. Dacke, 2016. Vision and visual navigation in nocturnal insects. *Physiology* 31: 182-192.

Warrant, E., 2004. Vision in the dimmest habitats on Earth. *Journal of Comparative Physiology A*: 190: 765-789.

Warrant, E.J. & S. Johnsen, 2013. Vision and the light environment. *Current Biology* 23: R990–R994.

Weighill, B., A. Huysamer & B. Anderson, 2017. The nightshift: Seed dispersal and consumption differences by rodents before and after dark. *South African Journal of Botany* 108: 267–271.

Wiegand, T., E. Revilla & K.A. Moloney, 2005. Effects of habitat loss and fragmentation on population dynamics. *Conservation Biology* 19: 108-121.

Wilhelm, S.I., J.J. Schau, E. Schau, S.M. Dooley, D.L. Wiseman & H.A. Hogan, 2013. Atlantic puffins are attracted to coastal communities in Eastern Newfoundland. *Northeastern Naturalist* 20: 624-630.

Wiltschko, W., P. Daum, A. Fergenbauer-Kimmel & R. Wiltschko, 1987. The Development of the Star Compass in garden warblers, *Sylvia borin*. *Ethology* 74: 285-292.

With, K.A. & A.W. King, 1999. Extinction thresholds for species in fractal landscapes. *Conservation Biology* 13: 314–326.

Witherington, B.E., 1991. Orientation of hatchling loggerhead turtles at sea off artificially lighted and dark beaches. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* 149: 1-11.

Witherington, B.E., 1992. Behavioral responses of nesting sea turtles to artificial lighting. *Herpetologica* 48: 31-39.

Witherington, B.E., K.A. Bjorndal & C.M. McCabe, 1990. Temporal pattern of nocturnal emergence of loggerhead turtle hatchlings from natural nests. *Copeia* 1990: 1165-1168.

Young, H.J., 2002. Diurnal and nocturnal pollination of *Silene alba* (Caryophyllaceae). American *Journal of Botany* 89: 433-440.

Zedrosser, A., O.G. Stoen, S. Saebo, J.E. Swenson Should, 2007. Should I stay or should I go? Natal dispersal in the brown bear. *Animal Behaviour* 74: 369–376.

Zollner, P.A. & S.L. Lima, 1999. Illumination and the perception of remote habitat patches by white-footed mice. *Ecological Applications* 58: 489-500.