

Effet de la lune sur la migration postnuptiale nocturne de l'alouette des champs *Alauda arvensis* L. en France

David James^{a*}, Guy Jarry^a, Christian Érard^{a**}

^a CRBPO, Muséum national d'histoire naturelle, 55, rue Buffon, 75005 Paris, France

Reçu le 13 avril 1999 ; accepté le 15 novembre 1999

Présenté par Pierre Buser

Abstract – Influence of the moon on the nocturnal postnuptial migration of the skylark *Alauda arvensis* L. in France. Night-migrating skylarks (*Alauda arvensis*) were captured during four successive autumns in France. The study aimed at detecting a possible influence of the lunar cycle on the nocturnal migration of this species. Though nocturnal postnuptial migration of the skylarks can occur during every phase of the moon, main nocturnal movements occurred when the moon was in its waxing gibbous phase. This phase gives the best conditions for migration because, from the very beginning of night, it provides the necessary horizon for individuals to navigate and its light allows the use of topographic cues. In addition it allows the species to benefit from optimal conditions of illumination for almost a week. © 2000 Académie des sciences/Éditions scientifiques et médicales Elsevier SAS

***Alauda arvensis* / Aves / Passeriformes / nocturnal bird migration / navigation / moon phases**

Résumé – Des alouettes des champs (*Alauda arvensis*) en migration postnuptiale nocturne ont été capturées en France durant quatre automnes consécutifs. L'un des buts de l'étude était de mettre en évidence une éventuelle influence du cycle lunaire sur la migration nocturne de cette espèce. Si des mouvements migratoires nocturnes de l'alouette des champs peuvent se produire au cours de n'importe quelle phase de la lune, on constate néanmoins une plus grande fréquence et importance des passages quand la lune est dans sa phase lune gibbeuse 1. Cette phase offre les meilleures conditions de migration puisqu'elle donne, dès le début de la nuit, l'horizon nécessaire aux individus pour naviguer et son éclairage facilite l'utilisation de repères topographiques. Elle garantit aussi à l'espèce de profiter de conditions d'éclairage optimales pendant à peu près une semaine. © 2000 Académie des sciences/Éditions scientifiques et médicales Elsevier SAS

***Alauda arvensis* / Aves / Passeriformes / migration avienne nocturne / navigation / phases lunaires**

* Correspondance et tirés à part : crbpo@mnhn.fr

** Nouvelle adresse : Laboratoire d'écologie générale, Muséum national d'histoire naturelle, CNRS, UMR 8571, 4, avenue du Petit-Château, 91800 Brunoy, France.

Abridged version

The role of meteorological factors on bird migration patterns as well as the importance of several astronomical cues for orientation and migration have been well studied but the effects of factors such as the phases of the moon are still poorly understood. However, the moon seems to influence nocturnal bird migration in a complex manner and data on its influence are often contradictory: some observers found that birds move more actively during nights with a shining moon, whereas others found no correlation between migration intensity and phases of the moon or concluded that birds migrate more during nights without moon.

The present paper is based on a large-scale monitoring of the nocturnal migration of the skylark *Alauda arvensis* in France over several years. Birds were attracted by play-back of tape-recorded specific songs and mist-netted while in nocturnal autumnal migration (between 1 October and 18 November) during four consecutive autumns on 14 sites distributed across France. Data from 99 nights are presented here (representing 231 ringing operations and 15 396 larks captured).

The lunar phase duration of the new moon, first quarter, full moon and last quarter corresponds to the day of the phase provided by the ephemerids as well as the preceding and the following days of this day; they have therefore a duration of 3 days each. The four other intermediate phases (waxing crescent, waxing gibbous, waning gibbous and waning crescent) have therefore an average duration of slightly more than 4 days.

In the first analysis, only nights with a migration intensity ≥ 5 individuals/hour and with prevailing favourable atmospheric conditions for migration were selected. In order to detect possible influences of the different phases of the lunar cycle, the distribution of 42 nights (representing 111 ringing operations and 13 035 larks captured) was checked as a function of

lunar phase. Then, in a second analysis, all nights with a migration intensity ≥ 5 individuals/hour, independently of prevailing atmospheric conditions (51 nights representing 126 ringing operations and 14 311 larks captured), were pooled. In both analyses, one third of the nights with a migration intensity ≥ 5 individuals/hour were concentrated during the sole waxing gibbous phase of the moon. In each case the distribution of the nights significantly differed from that expected under the null hypothesis of chance alone, thence pointing to a significant influence of the moon. Though low intensity migration occurred in all moon phases, high intensity migration never took place during the new moon.

A multiple correspondance factor analysis was run on the 99 nights to relate the number of larks captured during each ringing operation to the phase of the moon on the day, the previous day and 2 days before this operation. Highest numbers were clearly associated with the 6 days of highest lightning of waxing moon and particularly with the waxing gibbous phase. This result supports an influence of the lunar phase (particularly waxing gibbous) on both migration intensity and progress.

Though waxing gibbous and waning gibbous phases have the same degree of illumination, they do not rise at the same time; waxing reaches zenith earlier than waning gibbous. Migration was more intense and lasted longer during waxing than during waning gibbous nights. The moon in waxing gibbous phase rises and shines from the beginning of the night and generates a sharp contrast between the ground and the sky. It thus provides the necessary horizon for navigation and, by its lightning, reinforces the perception of topographic cues. As illumination increases from waxing gibbous to full moon and remains high though decreasing from full moon to waning gibbous, larks beginning their migration with the waxing gibbous moon are assured to benefit from optimal conditions of illumination and thence navigation for approximately a week.

1. Introduction

Pour effectuer leur migration, les oiseaux ont développé des facultés d'orientation et de navigation qui ont fait l'objet de nombreuses observations et études expérimentales (cf. [1, 2, 3] pour des synthèses). L'orientation est le fait de maintenir un cap constant sur de grandes distances. Pour cela, l'oiseau peut utiliser toute une gamme de mécanismes s'appuyant sur des repères visuels (topographiques, astronomiques, etc.), olfactifs, acoustiques et/ou magnétiques. Dans la navigation, l'oiseau maintient un cap qu'il peut changer, contrôlant sa position par rapport au point de destination.

Si les effets des facteurs météorologiques sur le déroulement des migrations et le nombre de migrateurs nocturnes en vol ont été bien étudiés, il n'en va pas de même pour les effets des facteurs non météorologiques tels que les phases de la lune [4]. La lune semble pourtant influencer la migration nocturne des oiseaux d'une manière complexe. Des expériences menées en laboratoire montrent que l'agitation migratoire de certains migrateurs nocturnes enfermés dans une cage est positivement corrélée avec la variation de l'intensité lumineuse entre la nouvelle et la pleine lune [5, 6]. Cependant la présence visible de la lune semble perturber l'orientation et l'agitation migratoire des oiseaux mis en cage [7]. Les observations de

migrateurs nocturnes dans le milieu naturel ont conduit à des résultats contradictoires quant à l'influence du disque lunaire sur la migration [4, 8]. Quelques chercheurs ont conclu que les oiseaux étaient plus nombreux en vol les nuits sans lune [8, 9, 10], d'autres ne trouvent aucune corrélation entre les phases de la lune et le nombre de migrateurs nocturnes [11, 12]. Toutefois certaines espèces migrent seulement les nuits où la lumière de la lune est présente [13].

Nous avons cherché à quantifier une image objective de la phénologie des migrations de l'alouette des champs (*Alauda arvensis*) afin d'établir des corrélations entre leurs modalités et les facteurs environnementaux. Dans le présent travail, nous présentons les résultats qui démontrent l'incidence des phases lunaires sur le déroulement de la migration nocturne postnuptiale de cette alouette.

2. Matériel et méthodes

2.1. Méthode de capture

La diffusion, à l'aide d'un magnétophone dont le son porte à 200–500 m pour une oreille humaine, de chants enregistrés de l'alouette des champs, amène les individus de cette espèce en migration à se poser à n'importe quelle heure de la nuit [14, 15, 16]. Elle est bien sûr à proscrire ou du moins à manier avec grande prudence pour les oiseaux territoriaux cantonnés ou en cours de cantonnement. Les oiseaux ainsi attirés sont capturés à l'aide de filets japonais disposés en trois lignes parallèles, espacées de 15–20 m, orientées perpendiculairement au sens général de la migration des alouettes sur le site et constituées chacune de trois filets verticaux longs de 12 m chacun. Le haut-parleur du magnétophone est toujours disposé au centre de la ligne centrale de filets (*figure 1*). Les captures ont lieu toutes les nuits durant la période de migration postnuptiale de l'espèce, sauf quand les conditions de vent, de pluie ou de givre sont défavorables à la migration nocturne ; elles débutent à 19 h, pouvant s'achever à 7 h. Bien que les individus d'un sexe [17, 18] ou d'une catégorie d'âge [19] pourraient être plus capturés, il a été montré [20, 21] que cette méthodologie n'induit pas de biais de capture chez l'alouette des champs. Les données d'une migration de cette espèce se déroulant principalement à moins de 100 m d'altitude [22] laissent à penser que l'on contacte la majeure partie des migrateurs, surtout si l'on tient compte des grandes facultés auditives des oiseaux [23]. En outre, les alouettes des champs crient en migration (elles s'entendent de loin !), ce qui renforce leur détectabilité par l'observateur, les participants au programme ont toujours noté une bonne relation entre le nombre des captures et l'intensité du passage « acoustique ».

2.2. Critères de sélection des sites de capture

Les lieux d'opération choisis correspondent aux milieux fréquentés par les alouettes dans la journée ou survolés

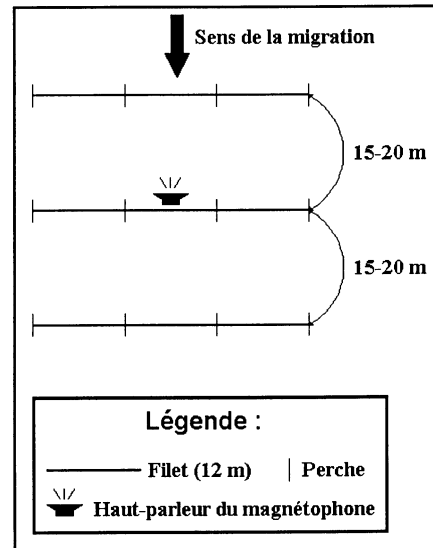


Figure 1. Schéma du dispositif utilisé pour la capture nocturne de l'alouette des champs (*Alauda arvensis*) lors de sa migration postnuptiale nocturne.

par l'espèce en cours de migration diurne, excepté dans les cols de montagne. La nature du terrain est choisie en fonction de critères précis répondant à des impératifs techniques pour les captures : sol couvert de pelouse rase ou partiellement nu, sans obstacle végétal majeur et éloigné de secteurs boisés. Pour une homogénéité des données recueillies par différents observateurs, nous n'avons retenu que les bagueurs du réseau capturant au moins 200 alouettes par automne et disposant de données pour au moins deux automnes. Nous n'avons ainsi retenu que les données provenant de quinze opérateurs sur la soixantaine engagés dans ce programme, travaillant sur quatorze sites répartis sur le territoire (*figure 2*).

2.3. Décomposition du cycle lunaire

La révolution synodique moyenne de la lune ou lunaison est de 29 j 12 h 44 min mais les lunaisons successives ont des valeurs légèrement différentes, dues à près de 1 500 irrégularités du cycle lunaire dont 500 sont prises en compte pour l'établissement des éphémérides de la lune. Ainsi, il faut attendre 19 ans pour que les mêmes phases de la lune reviennent aux mêmes dates, c'est le cycle de Méton. Nous avons donc opté pour une décomposition du cycle lunaire en huit phases.

On convient de faire commencer la lunaison quand la lune est en conjonction avec le Soleil, c'est la nouvelle lune (NL ; position 1, *figure 3*). À partir de cette position, la lune croît et son âge se compte en jours. Viennent ensuite le premier croissant (PC ; position 2), le premier quartier (PQ ; position 3), la lune gibbeuse 1 (LG1 ; position 4) et la pleine lune (PL ; position 5) au cours de laquelle la face visible de la lune est entièrement éclairée. Elle décroît ensuite, l'obscurité envahissant progressivement son disque en passant par les phases lune gibbeuse 2 (LG2 ;

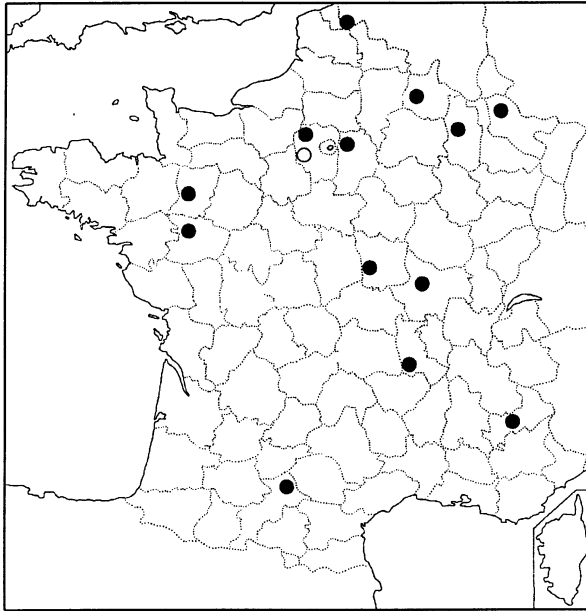


Figure 2. Localisation des sites de baguage retenus dans le cadre de cette étude.

Le cercle évidé correspond au site fréquenté par deux bagueurs.

position 6), dernier quartier (DQ ; position 7), dernier croissant (DC ; position 8) puis elle boucle son cycle. Par définition, dans le cadre de cette étude, la durée des phases NL, PQ, PL et DQ correspond au jour de la phase fourni par les éphémérides ainsi que la veille et le lendemain de ce jour, soit 3 j pour chacune. Les quatre autres phases intermédiaires ont une durée moyenne d'un peu plus de 4 j.

Le degré d'éclairement des phases LG1 et LG2, qui sont symétriques par rapport à PL, est identique mais n'intervient pas aux mêmes heures de la nuit. Ainsi la lune est à son zénith vers 21 h 30–22 h 30 en LG1 mais aux environs de 3 h–4 h en LG2. Les phases LG1 et LG2 se distinguent donc par leurs heures de lever et de coucher. En LG1, la lune est déjà levée dès le début de nuit et se couche en fin de nuit alors qu'en LG2 elle se lève en début de nuit et reste donc présente jusqu'au matin.

2.4. Analyse des données

Les données de terrain analysées ont été recueillies chaque année de 1993 à 1996 durant les sept semaines réparties entre le 1^{er} octobre et le 18 novembre. Pour avoir des situations représentatives de la nuit, seules les opérations de capture d'une durée minimale de 6 h ont été prises en compte ; soit 231 opérations de capture, réparties en 99 nuits, au cours desquelles 15 396 alouettes ont été capturées.

Bien que le passage au cours d'une nuit ne soit pas constant [22, 24, 25], nous avons sélectionné dans un premier temps les opérations de baguage durant lesquelles la migration était importante (au moins 5 individus/h) afin d'éliminer d'éventuels effets de déplacements très locaux

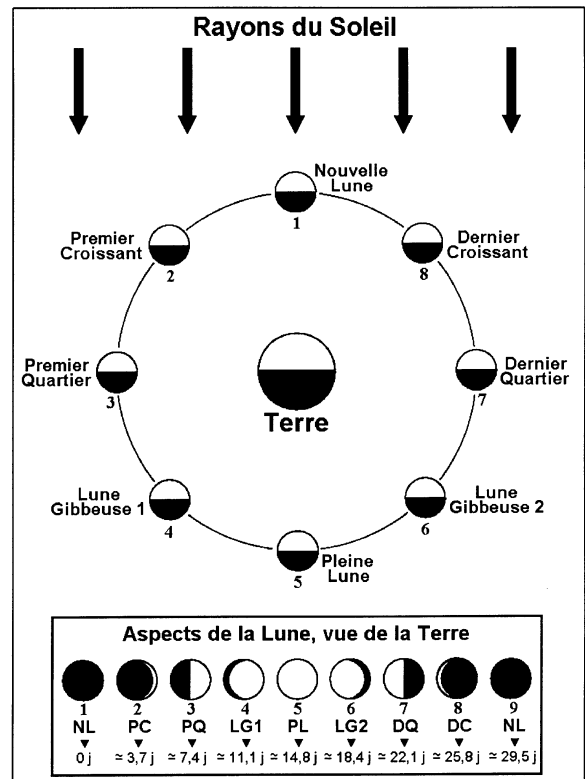


Figure 3. Le cycle lunaire et ses phases.

ou de dérangements dus au dispositif. Nous avons alors retenu 126 opérations de capture, réparties en 51 nuits, au cours desquelles 14 311 alouettes ont été capturées.

La mise en évidence de l'influence de la lune nécessite d'éliminer celle des conditions météorologiques [22]. Dans une première étape, seules ont été sélectionnées les nuits (avec une intensité de migration ≥ 5 individus/h) dont les conditions atmosphériques étaient favorables à la migration. Nous avons ainsi retenu les nuits (111 opérations de capture, réparties en 42 nuits, au cours desquelles 13 035 alouettes ont été capturées) avec des vents faibles porteurs ou latéraux, de secteurs Nord-Est, Nord ou Est [24, 26, 27] et avec ciel dégagé ou faiblement couvert [26, 27]. Nous avons réparti les nuits de migration en fonction des phases lunaires et de l'intensité de la migration.

Nous avons ensuite analysé toutes les nuits (avec une intensité de migration ≥ 5 individus/h ; soit 126 opérations de capture, réparties en 51 nuits), indépendamment des conditions atmosphériques. L'analyse portant sur la France et non sur un site particulier, en cas d'opérations de capture multiples effectuées à la même date, c'est l'intensité migratoire moyenne qui a été retenue.

Une analyse factorielle des correspondances multiples a été effectuée sur les captures réalisées lors des 231 opérations initialement retenues (classes d'abondance : 0, 0–6, 6–18, 18–36, 36–75, > 75 individus capturés/opération) et les phases de la lune présentes le jour, la veille et l'avant-veille de ces 231 opérations. Cette analyse

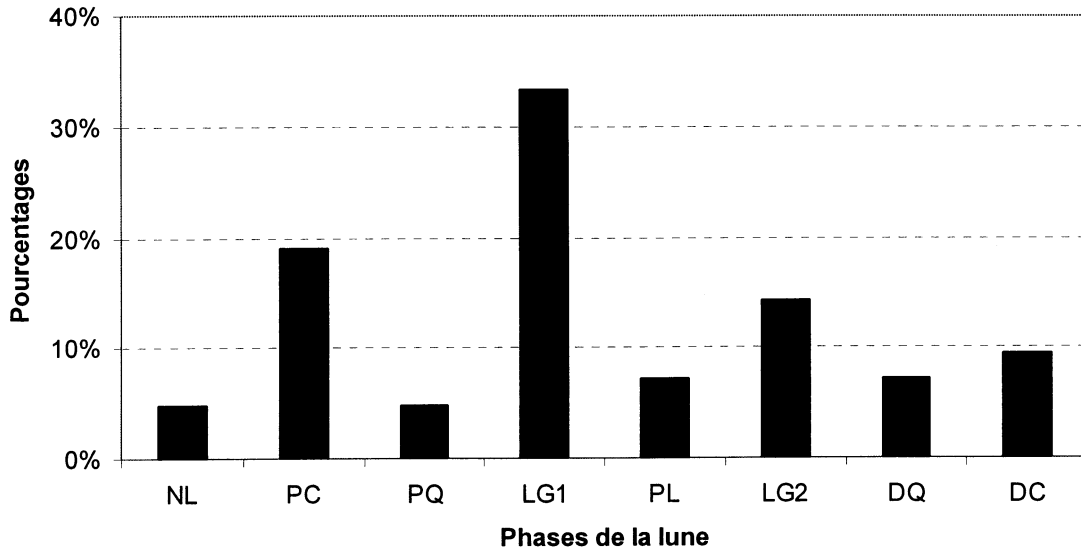


Figure 4. Distribution des nuits ($n = 42$) au cours desquelles s'est déroulée une migration d'intensité ≥ 5 individus/h sous des conditions atmosphériques favorables.

factorielle a été conduite avec le logiciel SPAD version 3.01 (© Cisia 1996).

3. Résultats

3.1. Migration par nuits favorables

Les 42 nuits durant lesquelles les conditions météorologiques furent favorables aux migrateurs se répartissent de manière très inégale en fonction des phases de la lune (figure 4), avec une nette prédominance (1 sur 3) en LG1. Cette distribution est très significativement ($\chi^2 = 22,38$; 7 ddl; $p < 0,005$) différente d'une distribution au hasard et démontre l'influence de la lune. On remarquera aussi que l'on a 27 nuits durant les phases montantes (NL à PL) contre 15 durant les phases descendantes (PL à NL).

Les différences de répartition des nuits de passage en fonction de l'intensité migratoire entre les nuits éclairées (regroupement LG1 + PL + LG2) et les autres ne sont pas significatives, ni la tendance à une plus forte proportion de passages intenses (≥ 15 individus/h) lors des nuits éclairées (10 vs 5) ($\chi^2 = 1,67$; 1 ddl; $P \approx 0,2$). De même, si on observe qu'une nuit sur deux a lieu en LG1 pour des passages ≥ 15 individus/h contre une nuit sur quatre pour ceux de moindre intensité, la différence n'est ici encore pas statistiquement significative ($\chi^2 = 2,92$; 1 ddl; $p \approx 0,09$).

Autrement dit, la lune influence le déroulement de la migration mais peut-être pas (du moins sur la base de notre échantillon) l'intensité du passage.

3.2. Migration indépendamment des conditions atmosphériques

L'analyse statistique de la distribution des 51 nuits avec une intensité de migration ≥ 5 individus/h (figure 5) mon-

tre ici encore et par rapport au résultat attendu sous l'hypothèse du hasard, une influence significative de la lune ($\chi^2 = 14,42$; 7 ddl; $p < 0,05$). Cela démontre visiblement un effet assez fort de la lune puisque la prise en compte de toutes les nuits, favorables ou défavorables, ne modifie pas le résultat. On observe une influence marquée de LG1 et une propension à la migration durant les phases montantes de la lune (34 nuits de NL à PL) plutôt que lors des descendantes (17 nuits de PL à NL). Les échantillons sont toutefois trop faibles pour faire apparaître une concentration significative des passages les plus intenses en LG1 ou durant les nuits les plus éclairées.

3.3. Comparaison entre les phases lunaires gibbeuse 1 et 2

Il est curieux de constater une différence de comportement des alouettes entre les phases LG1 et LG2 (figures 4 et 5). Pour tenter de la comprendre, nous avons comparé les répartitions horaires du passage au cours de nuits de migration intense (≥ 15 individus/h) et durant lesquelles les conditions atmosphériques étaient favorables, selon qu'elles étaient en LG1 ($n = 14$) ou en LG2 ($n = 6$). Les profils sont différents. En LG1, la migration culmine en début de nuit (figure 6) alors qu'en LG2, elle est faible en début de nuit mais se développe peu après l'apparition de la lune (figure 7). Cela montre donc que l'état de la lune peut, au cours de la nuit, modifier l'horaire du passage lequel est plus marqué lorsque la lune est aux environs de son zénith. Ce résultat laisse entrevoir que la hauteur de la lune par rapport à l'horizon jouerait un rôle dans le déclenchement de la migration nocturne de l'alouette des champs.

3.4. Influence des phases lunaires du jour, de la veille et de l'avant-veille des opérations de capture

Le résultat de l'analyse factorielle des correspondances multiples effectuée sur les phases lunaires du jour, de la

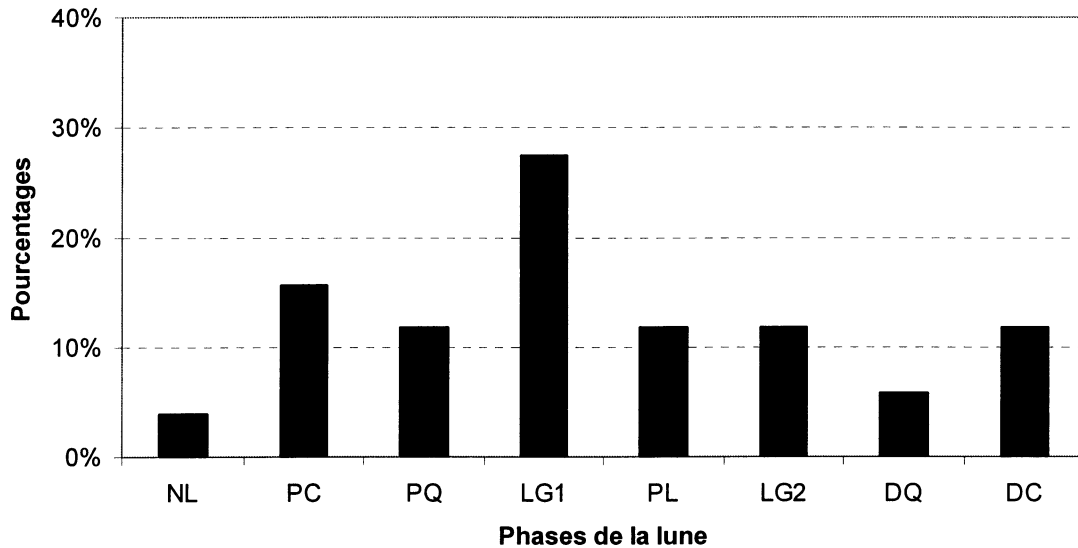


Figure 5. Distribution de toutes les nuits de migration ($n = 51$) avec une intensité de migration ≥ 5 individus/h, indépendamment des conditions atmosphériques.

veille et de l'avant-veille des opérations de capture est représenté en *figure 8*. Le premier axe explique 13,92 % de l'inertie totale et le deuxième axe 13,65 %. Le plan (F1, F2) rend donc compte de 27,57 % de la variation totale des données.

On remarque d'emblée que l'on retrouve l'aspect cyclique des phases lunaires. L'association des maximums de capture à LG1 est très marquée. De fait, si l'on ajoute les points AV = PQ et J = PL aux LG1 de la *figure 8*, tous liés aux valeurs élevées du nombre de captures, il apparaît que le maximum des captures s'effectue dans la période de six jours entre l'avant-veille de LG1 et le jour de la Pleine

Lune, c'est-à-dire durant la phase montante d'éclairement maximal de la lune. Ces résultats vont bien dans le sens d'une influence de LG1 sur l'intensité de la migration.

4. Discussion

4.1. Effets de la lune sur la migration

Très peu de travaux ont été consacrés à l'influence du cycle lunaire sur les migrations, notamment en milieu naturel, et leurs résultats sont contradictoires. L'étude au radar de l'effet lunaire sur la migration des Passereaux n'a

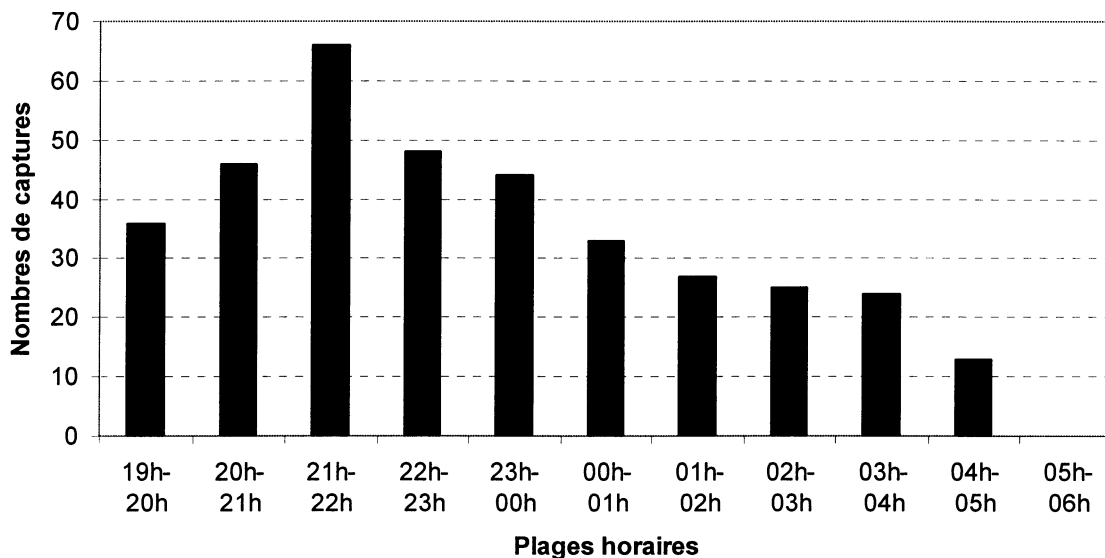


Figure 6. Type de répartition horaire des captures lors d'une nuit de forte migration en phase LG1. Nuit du 27 au 28 octobre 1993 : lune levée à 17 h 07 et couchée à 5 h 22.

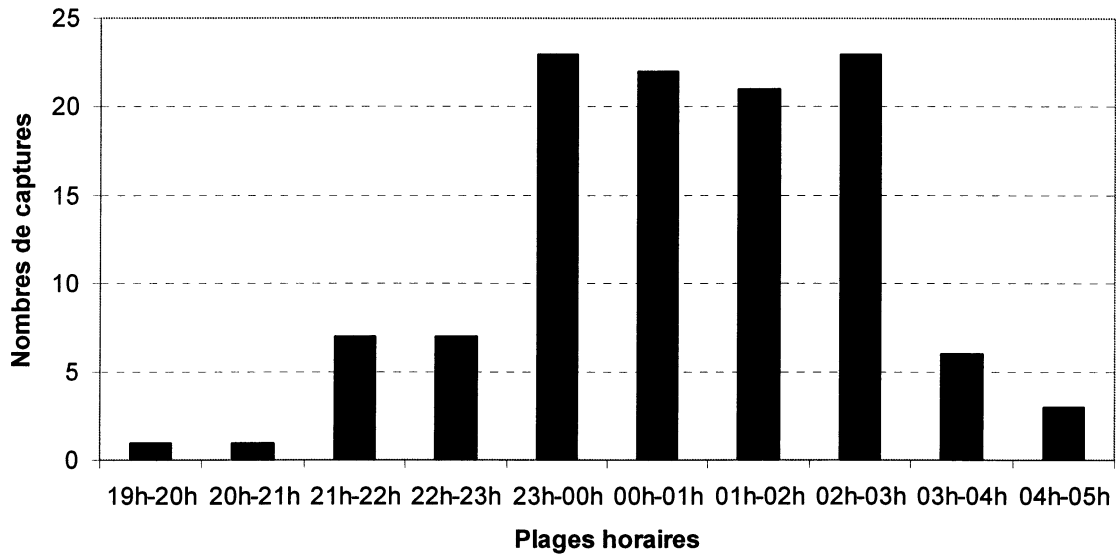


Figure 7. Type de répartition horaire des captures lors d'une nuit de forte migration en phase LG2. Nuit du 3 au 4 novembre 1993 : lune levée à 21 h 13 et couchée à 12 h 21.

révélé aucune corrélation entre les phases de la lune et le nombre de migrateurs en vol [11] mais il semble que les effets des facteurs météorologiques n'aient pas été pris en compte avant d'étudier ceux des phases de la lune [4]. L'analyse des phases de la lune associées à des nuits de collisions massives d'oiseaux contre des structures éclai-

rées ou des avions [28] a montré que ces collisions n'ont pas une distribution uniforme au cours du cycle lunaire mais sont essentiellement concentrées en NL ou aux environs de celle-ci ; aucune n'a été rapportée en PL. Ces collisions se produisent donc principalement par nuit sombre, ce qui n'implique aucune relation entre cycle

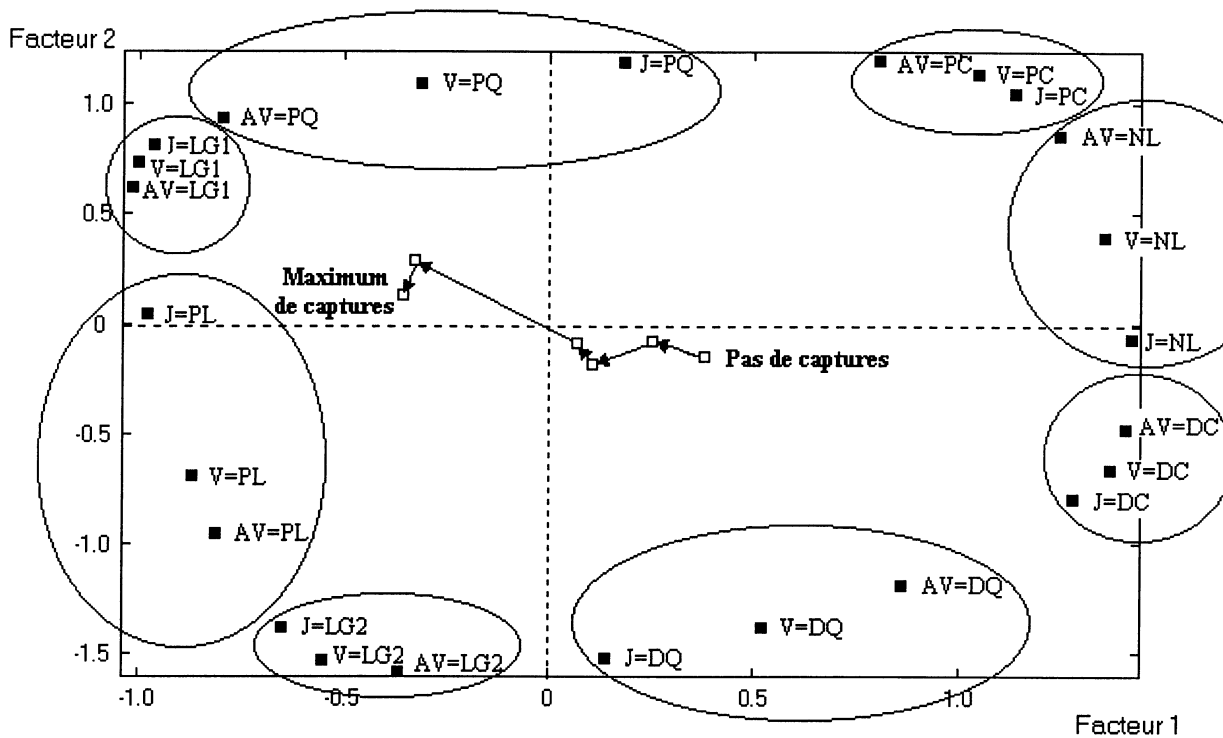


Figure 8. Plan F1 x F2 de l'analyse multifactorielle des correspondances multiples effectuée sur les phases de la lune du jour (J), de la veille (V) et de l'avant-veille (AV) des opérations de baguage.

lunaire et déroulement de la migration. En revanche, neuf bécasses d'Amérique suivies par radiopistage partaient entre 0 et 11 jours avant PL et ce les soirs où la lune était au-dessus de l'horizon [29]. De même, *Capella gallinago delicata* présente deux pics de migration automnale : l'un en PL au mois de septembre et l'autre en PQ en octobre, soit lors de deux phases de lune éclairante [13].

Nos données démontrent une influence de la lune et plus particulièrement de sa phase gibbeuse 1, sur le déroulement de la migration de l'alouette des champs. Ce résultat est en contradiction avec celui du seul travail consacré aux effets de la lune sur la migration de cette même espèce [22] et qui situe le maximum de la migration par les nuits sans lune, c'est-à-dire pendant ou 2-3 j avant NL et ce, même par conditions défavorables (ciel couvert et pluie intense). Toutefois, ce travail ne s'appuie que sur cinq nuits de migration intense dont l'une avec un fort éclairage de la lune. La très nette différence que nous observons entre les phases éclairantes LG1, PL et LG2 (figures 4 et 5) montre que les migrations qui se déroulent préférentiellement en LG1 correspondent à un choix de l'espèce.

4.2. Hypothèses d'explication de l'influence de la lune

Pour certains [30] les repères visuels seraient de première importance pour déterminer l'orientation initiale du vol migratoire mais aussi pour la maintenir durant la nuit. Ces repères visuels nocturnes peuvent être associés aux étoiles ou à la lune et impliquer également l'utilisation d'éléments topographiques servant de lignes directrices [31, 32]. Si les expériences de laboratoire ont montré qu'ils savent utiliser les étoiles, les oiseaux ne sont pas désorientés quand ils ne les voient pas [33, 34, 35] mais le sont en revanche quand ils ne voient ni les étoiles ni le sol [30]. De plus, les migrateurs nocturnes sont souvent attirés par des structures illuminées isolées quand la lune n'est pas présente et que le plafond nuageux est bas ou que la brume obscurcit l'horizon. Ces confusions suggèrent l'utilisation de repères visuels au sol : les oiseaux seraient facilement trompés non parce qu'ils confondent ces structures lumineuses avec la lune qui servirait à l'orientation du vol [29], mais parce que, dans ces conditions, le contraste entre le sol et le ciel est alors fortement diminué [30]. Or, la perception d'un horizon est essentielle pour la navigation, aussi bien de nuit que de jour [36], comme cela a été démontré chez le pigeon [37]. Tous ces éléments amènent d'ailleurs Martin [30] à conclure que la discrimination visuelle nocturne des passereaux serait limitée ; même quand le ciel est complètement dégagé, ils seraient influencés par des repères topographiques qui primeraient sur l'orientation magnétique ou astronomique, même si celle-ci est utilisée pour déterminer le cap au moment du départ. Il convient toutefois de remarquer qu'une telle conception s'applique davantage aux migrateurs n'effectuant que des déplacements de faible envergure qu'aux migrateurs au long cours, survolant des étendues marines ou franchissant des déserts. Il faut cependant garder en mémoire le fait que les divers éléments et

mécanismes utilisés pour l'orientation et la navigation lors de la migration sont complémentaires et s'intègrent dans un programme multifactoriel [38, 39].

Dans le cas de l'alouette des champs, on peut émettre l'hypothèse que la présence de la lune donne lieu à un excellent contraste entre le sol et le ciel, fournissant ainsi l'horizon nécessaire à la navigation ; elle peut également favoriser la perception des repères topographiques grâce à sa luminosité. Rappelons qu'en LG1, elle est présente au-dessus de l'horizon en début de nuit et atteint son zénith vers 21 h 30–22 h 30 alors qu'en LG2 elle ne l'atteint qu'aux environs de 3 h–4 h. Le départ des migrateurs nocturnes ayant lieu entre 30 et 45 min après le coucher du soleil [30], on comprend la préférence pour LG1, la lune étant alors visible lors de la phase de calme crépusculaire (*Einschlafpause*) reconnue pour être importante pour les migrateurs nocturnes qui ont à prendre la décision de partir ou non en migration et dans quelle direction [39]. De plus, en LG1, la lune est éclairante et l'éclairage va durer (suivi par PL puis LG2 ; figure 9). En revanche, en PL, elle est à son maximum d'éclairage mais sa présence visible est plus tardive qu'en LG1 et l'éclairage va diminuer durant les nuits suivantes. En LG2, elle est certes aussi éclairante qu'en LG1, mais l'éclairage va en décroissant au cours des nuits suivantes. Les migrateurs utilisant LG1 bénéficieront au moins d'une semaine d'éclairage avec possibilité de navigation visuelle.

5. Conclusion

Selon une étude effectuée sur des alouettes des champs capturées lors de leur migration postnuptiale et maintenues en cage [25], l'espèce volerait sur de courtes distances, donnant l'impression d'effectuer sa migration par « bonds ». Or, des informations sur la vitesse de migration postnuptiale de l'espèce [40], provenant de 29 reprises (dont 28 en France) d'individus bagués entre le 15 septembre et le 15 novembre en Belgique ou au Pays-Bas, montrent que l'espèce peut tout aussi rapidement effectuer des petits déplacements que couvrir des distances atteignant 810 km par jour (trois individus). L'alouette des champs utiliserait en alternance deux stratégies de migration postnuptiale nocturne :

- La première (durant la phase LG1/PL/LG2 ; figure 9) serait d'effectuer massivement la migration en un minimum de temps et donc de voler pendant toute la nuit et durant plusieurs jours de suite. À cet égard, la phase LG1 serait la mieux adaptée pour initier cette stratégie car elle assure un éclairage suffisant pour la navigation (présence d'un horizon, possibilité de visualiser la topographie) et qui va durer pendant environ une semaine, laquelle pourra donc être mise à profit pour la migration si elle est associée à des conditions météorologiques favorables.

- La seconde serait de migrer de manière diluée dès que les conditions sont optimales pour le vol, même si elles ne permettent que d'effectuer des trajets limités (présence de la lune plus tardive qu'en LG1, manque de

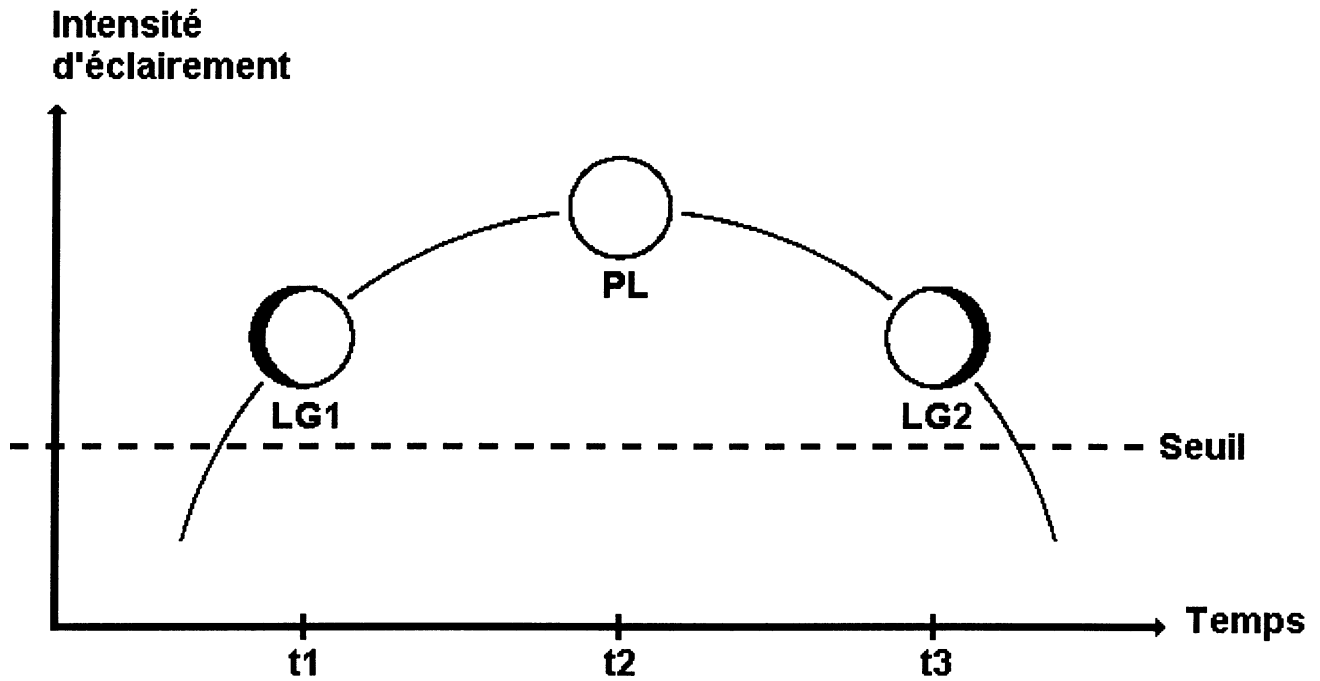


Figure 9. Hypothèse de l'influence de la lune sur la migration postnuptiale nocturne de l'alouette des champs (*Alauda arvensis*). Le seuil de déclenchement reste à déterminer (peut-être PQ et DQ). Les oiseaux partant en t1 parcourent dans de bonnes conditions de navigation de plus grandes distances que ceux qui partent en t2 ou t3 et surtout que ceux qui partiront après t3.

repères visuels, conditions météorologiques favorables sur une zone restreinte alors qu'elles sont défavorables sur le reste du continent européen). À cette seconde stratégie correspondrait la migration par « bonds » et les passages de moindre intensité observés au cours des autres phases (figures 4 et 5). Elle n'est peut-être pas la stratégie préférentielle de l'espèce puisque, comme la plupart des espèces de Passereaux, les alouettes des champs accumulent des réserves lipidiques pour effectuer leur migration. De plus, elles profitent des haltes diurnes pour reconstituer ces réserves, ce qui suppose qu'elles « prévoient » la possibilité d'effectuer des vols à plus longue distance.

Acknowledgements: Nous adressons nos plus vifs remerciements à tous les bagueurs qui ont recueilli les données sur lesquelles repose cette étude et qui ont

bénévolement passé bon nombre de nuits blanches, parfois dans des conditions peu clémentes, à baguer les alouettes des champs ; nous remercions ainsi plus particulièrement G. Chaussi, J.L. Clavier, P. Dalous, V. Daurat, M. Dichamp, M. Grosselet, J.L. Jondeau, B. Juillard, J.M. Lapios, S. Lestan, J.P. Marcq, J. Meguin, T. Printemps et B. Van Acker. Nous sommes également très reconnaissants à un relecteur anonyme dont les remarques fort constructives ont permis d'améliorer considérablement le manuscrit, ainsi qu'à R. Baudoin pour son aide dans l'utilisation du logiciel SPAD et à D. Evans pour sa relecture de l'anglais.

References

- [1] Berthold P., *Orientation in Birds*, Birkhäuser Verlag, Bâle, 1991.
- [2] Berthold P., *Bird Migration. A General Survey*, Oxford University Press, Oxford, 1993.
- [3] Berthold P., *Control of Bird Migration*, Chapman & Hall, Londres, 1996.
- [4] Richardson W.J., Timing and amount of bird migration in relation to weather: a review, *Oikos* 30 (1978) 224–272.
- [5] Gwinner E., Wirkung des Mondlichtes auf die Nachtaktivität von Zugvögeln. Lotsenversuch an Rotkehlchen (*Erithacus rubecula*) und Gartenrotschwänzen (*Phoenicurus phoenicurus*), *Experientia* 23 (1967) 227–228.
- [6] Czeschlik D., Der Einfluss der Beleuchtungsstärke auf die Zugruhe von Garten- und Mönchsgrasmücken (*Sylvia borin* und *S. atricapilla*), *J. Orn.* 118 (1977) 268–281.
- [7] Brown I.L., Mewaldt L.R., Behavior of Sparrows of the genus *Zonotrichia*, in orientation cages during the lunar cycle, *Z.Tierpsychol.* 25 (1968) 668–700.
- [8] Nisbet I.C.T., Drury W.H. Jr, Short-term effects of weather on bird migration: a field study using multivariate statistics, *Anim. Behav.* 16 (1968) 496–530.
- [9] Vleugel D.A., On the night-migration of thrushes and their probable orientation, *Limosa* 27 (1954) 1–19.
- [10] Drost R., Über den nächtlichen Vogelzug auf Helgoland, *Proc. 12 Int. Ornithol. Congr.*, Helsinki 1958, 1960, pp. 178–192.

- [11] Able K.P., The role of weather variables and flight direction in determining the magnitude of nocturnal bird migration, *Ecology* 54 (1973) 1031–1041.
- [12] Richardson W.J., Reorientation of nocturnal landbird migrants over the Atlantic Ocean near Nova Scotia in autumn, *Auk* 95 (1978) 732.
- [13] Tuck L.M., The Snipes, *Can. Wildl. Serv. Monogr. Ser. 5*, Ottawa, 1972.
- [14] Jenni L., L'activité ornithologique au col de Bretolet en 1977, *Nos Oiseaux* 34 (1978) 245–256.
- [15] McClure E., *Bird Banding*, The Boxwood Press, Pacific Grove, 1984.
- [16] Bub H., *Bird Trapping and Bird Banding*, Cornell University Press, New York, 1991.
- [17] Kneutgen J., Musikalische Formen im Gesang der Schamadrossel (*Kittacincla macroura* Gm.) und ihre Funktionen, *J. Orn.* 110 (1969) 15–285.
- [18] Herremans M., Habitat and sampling related bias in sex-ratio of trapped Blackcaps *Sylvia atricapilla*, *Ring. Migr.* 10 (1989) 31–34.
- [19] Schekkerman H., Doortrekpatronen en Selectie op Geslacht bij Vinkenbaanvangsten van Veldleeuweriken (*Alauda arvensis*), *Op. Het Vinkentouw* 83 (1997) 12–23.
- [20] Weatherhead P.J., Greenwood H., Age and condition bias of decoy-trapped birds, *J. Field Ornithol.* 52 (1981) 10–15.
- [21] Leroux C., L'apport de la biométrie à l'étude phénologique de la migration de l'alouette des champs (*Alauda arvensis*), mémoire de BPE, université Paris-6-Pierre-et-Marie-Curie, Paris, 1998.
- [22] Zalakevicius M., Švazas S., Stanevicius V., Vaitkus G., Bird migration and wintering in Lithuania, *Acta Zoologica Lituanica Ornithologica* 2: a monograph, Vilnius, 1995.
- [23] Wiley R.H., Richards D.G., Adaptations for acoustic communication in birds: sound transmission and signal detection, in : Kroodsmá D.E., Miller E.H. (éd.), *Acoustic Communication in Birds*. Vol. 1. Production, Perception, and Design Factors of Sounds, Academic Press, New York, 1982, pp. 131–181.
- [24] James D., Incidence des conditions atmosphériques et du degré d'éclairement de la lune sur la migration automnale nocturne de l'alouette des champs (*Alauda arvensis*) en France, mémoire de DEA, Muséum national d'histoire naturelle, Paris, 1997.
- [25] Guyomarc'h J.C., Guillet S., La migration postnuptiale chez l'alouette des champs *Alauda arvensis* en captivité, rapport de l'université de Rennes-1, Rennes, 1996.
- [26] Švazas S., Weather factors affecting migratory take-off of nocturnal migrants in autumn, *Acta Ornithol. Lituanica* 7–8 (1993) 27–35.
- [27] Zalakevicius M., Species specificity of bird migration control, *Acta Ornithol. Lituanica* 9–10 (1994) 3–11.
- [28] Verheijen F.J., The moon: a neglected factor in studies on collisions of nocturnal migrant birds with tall lighted structures and with aircraft, *Volgelwarte* 30 (1980) 305–320.
- [29] Coon R.A., Caldwell P.D., Storm G.L., Some characteristics of fall migration of female Woodcock, *J. Wildl. Manag.* 40 (1976) 91–95.
- [30] Martin G.R., *Birds by Night*, T & A D Poyser Ltd, Londres, 1990.
- [31] Sauer E.G.F., Sauer E.M., Zur Frage der nachtlischen Zugorientierung von Grasmücken, *Rev. Suisse Zool.* 62 (1955) 250–259.
- [32] Emlen S.T., Migratory orientation in the Indigo Bunting, *Passerina cyanea*. The evidence for celestial cues, *Auk* 84 (1967) 309–312.
- [33] Wiltschko W., Höck H., Merkel F.W., Outdoor experiments with migrating European Robins in artificial magnetic fields, *Z. Tierpsychol.* 29 (1971) 409–415.
- [34] Dalberg Petersen F., Rabøl J., Comparison of the overcast and a starry sky orientation in nightmigrating passerines, *Dansk Orn. Foren. Tidskr.* 66 (1972) 113–122.
- [35] Able K.P., Field studies of avian nocturnal migratory orientation. 1. Interaction of sun, wind and stars as directional cues, *Anim. Behav.* 30 (1982) 761–767.
- [36] Pennycuik C.J., The physical basis of astronavigation in birds: theoretical considerations, *J. Exp. Biol.* 37 (1960) 573–593.
- [37] Whiten A., Operant studies on Pigeon orientation and navigation, *Anim. Behav.* 26 (1978) 571–610.
- [38] Keeton W.T., Avian orientation and navigation: new developments in an old mystery, in : Nöhring R. (éd.), *Acta XVII Congressus internationalis Ornithologici*, Berlin, 1980, pp. 137–157.
- [39] Emlen S.T., Decision making by nocturnal bird migrants: the integration of multiple cues, in : Nöhring R. (éd.), *Acta XVII Congressus internationalis Ornithologici*, Berlin, 1980, pp. 553–560.
- [40] Spaepen J., A study of the migration of the Skylark, *Alauda arvensis*, based on European ringing data, *Le Gerfaut* 85 (1995) 63–89.