



HAL
open science

Perception visuelle des éoliennes par les oiseaux

Constance Blary

► **To cite this version:**

Constance Blary. Perception visuelle des éoliennes par les oiseaux. Biodiversité et Ecologie. Université de Montpellier, 2023. Français. NNT : 2023UMONG057 . tel-04841518

HAL Id: tel-04841518

<https://theses.hal.science/tel-04841518v1>

Submitted on 16 Dec 2024

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

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

THÈSE POUR OBTENIR LE GRADE DE DOCTEUR DE L'UNIVERSITÉ DE MONTPELLIER

En Écologie, Evolution, Ressources Génétique, Paléobiologie

École doctorale GAIA

Unité de recherche CEFE UMR 5175

PERCEPTION VISUELLE DES ÉOLIENNES PAR LES OISEAUX

Présentée par Constance BLARY

Le 8 Décembre 2023

Sous la direction de Francesco BONADONNA et Olivier DURIEZ
et co-encadrée par Simon POTIER

Devant le jury composé de

Anne CHARMANTIER, Directrice de recherche, Centre d'Écologie Fonctionnelle et Évolutive
(CEFE), CNRS, EPHE, IRD, Université de Montpellier, France

Examinatrice et
présidente du jury

Valérie DUFOUR, Chargée de recherche, Physiologie de la reproduction et des comportements,
INRAE, CNRS, IFCE, Université de Tours, France

Rapportrice

Christian KERBIRIOU, Maître de conférences, Centre d'Écologie et des Sciences de la
Conservation (CESCO), MNHN, CNRS, Sorbonne Université, France

Examineur

Alexandre ROULIN, Professeur, Université de Lausanne, Suisse

Rapporteur



UNIVERSITÉ
DE MONTPELLIER

« Tout le problème consiste à poser les bonnes questions »

L'ensemble des illustrations des titres des parties et chapitres de ce manuscrit est propriété intellectuelle de Constance Blary. Toute reproduction est interdite.

© Constance Blary

TABLE DES MATIÈRES

Table des matières	2
Liste des figures, tables et boîtes.....	4
Remerciements	6
Introduction	10
I. Énergie éolienne et environnement	12
1. Développement de l'énergie éolienne dans le monde	12
2. Éoliennes et biodiversité.....	14
3. Réduction de la mortalité au niveau des centrales éoliennes.....	16
4. L'origine des collisions : une question de perception ?.....	22
II. Capacités visuelles des oiseaux diurnes dans un contexte éolien.....	26
1. Regarder pour voir.....	26
2. Perception visuelle d'une éolienne statique.....	28
3. Perception visuelle d'une éolienne en rotation.....	36
III. Enjeux et objectifs	46
Espèces d'intérêt et sites d'étude	52
Chapitre I. Perception du contraste achromatique entre les éoliennes et leur environnement	60
I. Sensibilité aux contrastes achromatiques des oiseaux	62
Résumé en français de l'étude	62
Présentation de l'article.....	64
II. Évaluation de la gamme des contrastes achromatiques entre une éolienne et son environnement	94
1. Objectif	94
2. Démarche méthodologique.....	94
Chapitre II. Détection du mouvement rotatif des pales des éoliennes par les oiseaux.....	104
Résumé en français de l'étude	107
Présentation de l'article	109
Chapitre III. Décision de traverser la zone balayée par les pales des éoliennes	132
Résumé en français de l'étude	134
Présentation de l'article	136
Discussion générale et perspectives	160
I. La perception visuelle des éoliennes par les oiseaux peut-elle être à l'origine des collisions ?.....	162
II. Comment limiter la mortalité aviaire au niveau des éoliennes ?.....	170
1. Le paradoxe des systèmes de détection-réaction automatisés	170
2. Améliorer la détection des éoliennes par les oiseaux	172

3. Obstacles à la mise en place de solutions efficaces à la réduction de la mortalité aviaire	178
III. Réduire les mortalités aviaires au niveau des centrales éoliennes : un objectif utopique ?	180
Abréviations	182
Liste des publications	184
Liste des communications	186
Références	188
Annexes	204
Annexe I. Article prêt à la soumission sur l'application internet <i>Éoldist</i> (en anglais)	204
Annexe II. Article non publié présentant la démarche collaborative du programme MAPE (en anglais)	247
Annexe III. Espèces d'étude proposées par les acteurs du programme MAPE	261
Annexe IV. Problèmes rencontrés pour l'évaluation de la sensibilité aux contrastes achromatiques des oiseaux	265
Annexe V. Informations complémentaires (en anglais) pour l'article « Weak contrast sensitivity of birds: a common attribute shared by many phylogenetic orders » (Chapitre I)	269
Annexe VI. Informations complémentaires (en anglais) pour l'article « Detection of wind turbines rotary motion by birds » (Chapitre II)	277
Annexe VII. Informations complémentaires (en anglais) pour l'article « Flight decisions of homing pigeons in front of wind turbines: the role of blade rotation frequency » (Chapitre III)	281
Annexe VIII. Calculs pour convertir des cycles par degré en distance par rapport à un objet	291

LISTE DES FIGURES, TABLES ET BOÎTES

Liste des figures

Figure 1. Capacité mondiale de la production d'énergie éolienne de 2001 à 2021.....	12
Figure 2. Dénomination des différentes parties d'une éolienne.....	13
Figure 3. Classification par ordres du nombre d'oiseaux qui ont été tués par des éoliennes et admis dans deux centres de sauvetage espagnol	16
Figure 4. Évitement, réduction et compensation de l'impact d'un projet éolien sur l'environnement via l'application de la séquence ERC.....	18
Figure 5. Organisation des axes de recherche du programme de réduction de la Mortalité Aviaire dans les Parcs Éoliens en exploitation (MAPE).....	20
Figure 6. Champ visuel du Vautour fauve (<i>Gyps fulvus</i>)	26
Figure 7. Parties d'une éolienne situées dans le champ de vision binoculaire d'un Vautour fauve (<i>Gyps fulvus</i>)	27
Figure 8. Représentation graphique d'une résolution spatiale de 3 cyc.deg^{-1}	28
Figure 9. Conditionnement opérant ayant pour objectif de déterminer la résolution spatiale de l'oiseau.....	30
Figure 10. Couleurs perçues par deux espèces distinctes d'un objet et de son arrière-plan....	32
Figure 11. Sensibilité maximale des quatre types de photorécepteurs des cônes simples de la rétine des Bernaches du Canada (<i>Branta canadensis</i>).....	33
Figure 12. Représentation d'un réseau de bandes alternées deux à deux et d'une fonction de sensibilité aux contrastes achromatiques.....	35
Figure 13. Sensibilité aux contrastes de l'Homme.....	39
Figure 14. Illustration du problème d'ouverture	41
Figure 15. Différence de perception de la vitesse de rotation entre deux objets de même forme, mais de taille différente.....	42
Figure 16. Différence de perception de la vitesse de rotation d'un disque selon l'illuminance et la vitesse de rotation.....	43
Figure 17. Différence de perception de la vitesse de translation d'un disque selon la vitesse de déplacement et le contraste entre le disque et son arrière-plan	44
Figure 18. Motifs utilisés par Hodos (2002) pour déterminer si certains motifs permettraient une diminution du flou de mouvement chez le Crécerelle d'Amérique.....	47
Figure 19. Vitesse linéaire en bout de pale, vitesse angulaire et fréquence des pales d'une éolienne	50
Figure 20. Structures au sein desquels les expérimentations présentées dans ce manuscrit ont été menées.....	58
Figure 21. Modèle d'éolienne 3D utilisé pour l'étude.....	95
Figure 22. Exemples du codage des couleurs en système RGB et de l'effet « filtre » de ce système sur la quantité de lumière réelle	97
Figure 23. Spectres de l'illuminant D65 et de la réflectance R d'un des échantillons de pales, et représentation de rayons du soleil rebondissant une, deux ou trois fois sur une éolienne avant d'atteindre l'œil d'un oiseau.....	98
Figure 24. Modélisations d'une éolienne dans différents environnements et selon différents points de vue.....	100
Figure 25. Modélisations d'une éolienne dans différents environnements et selon différents points de vue.....	100
Figure 26. Modélisations d'une éolienne dans un environnement nuageux et exemple de présentation des résultats de l'étude.....	101

Figure 27. Relations entre les facteurs spécifiques à l'espèce, au site et à la centrale éolienne influençant le risque de collision entre les oiseaux et les éoliennes.....	163
Figure 28. Dimensions des pales d'une éolienne de 2 MW avec un plan de coupe au niveau de la zone la plus large des pales	165
Figure 29. Exemple de fonction de sensibilité aux contrastes achromatiques.	166
Figure 30. Motif proposé par Martin et Banks (2023) pour réduire les collisions aviaires au niveau des éoliennes installées en mer.	174
Figure 31. Motifs susceptibles d'améliorer la perception des éoliennes par les oiseaux	175
Figure 32. Éoliennes peintes avec des motifs sans et avec ajout de panneaux aux extrémités des pales.....	177

Liste des tables

Table 1. Espèces, périodes d'expérimentation et sites d'étude.	55
Table 2. Luminance exacte, luminance relative et erreur relative entre ces deux luminances selon l'illuminant et le nombre de rebonds.	99
Table 3. Exemple de présentation des résultats de l'étude	101
Table 4. Distances maximales théoriques de détection d'une éolienne dans le paysage environnant par les oiseaux	167

Liste des boîtes

Boîte 1 : Lexique éolien et vitesses de rotation.....	13
Boîte 2 : Programme MAPE – Réduction de la mortalité aviaire dans les parcs éoliens en exploitation.....	20
Boîte 3 : Définition de la perception	23
Boîte 4 : Méthodes d'étude des capacités visuelles	29
Boîte 5 : Utilisation du réflexe optocolique pour l'étude de capacités visuelles	38
Boîte 6 : Calcul de la distance maximale théorique de détection d'un objet, selon le contraste entre l'objet et son arrière-plan, à l'aide d'une CSF.	166

REMERCIEMENTS

Je tiens tout d'abord à remercier mes directeurs de thèse, **Olivier** et **Francesco**, ainsi que mon co-encadrant **Simon**. Merci de m'avoir offert cette chance de travailler avec vous, de m'avoir transmis votre savoir et m'avoir guidée, soutenue et encouragée à donner le meilleur de moi-même tout au long de ma thèse.

Olivier, ton enthousiasme constant pour mes recherches m'a permis de mener ma thèse avec le sourire, malgré les hauts et les bas. Merci pour toutes les opportunités que tu m'as offertes, que ce soit dans l'enseignement, les sorties baguages ou les loisirs. Grâce à toi, j'ai pu découvrir à quel point il est important que la recherche interagisse avec les personnes et instances qui sont sur le terrain tous les jours. Bien que nous n'ayons pas passé beaucoup de temps ensemble au laboratoire, nous avons pu partager de nombreuses sorties sur le terrain, toutes mémorables à mes yeux. Je te remercie de m'avoir fait confiance dès le début et d'avoir partagé avec moi ton expertise (quasi) infaillible en ornithologie.

Francesco, merci pour ta sincérité et ta disponibilité pendant ces trois ans. Je dois bien avouer que ta franchise n'a pas toujours été facile à accepter, car c'est bien difficile de se remettre en question. Pourtant, c'est grâce à ta manière simple et directe de dire les choses que j'ai grandement progressé, et je t'en suis reconnaissante. Merci de m'avoir transmis ton savoir et ton expérience dans le domaine de l'expérimentation animale, sans lesquelles j'aurais eu du mal à mener à bien mes recherches. Enfin, merci pour ces pauses-café joviales et animées, ton côté rituel, me rappelant ma famille, m'a rapidement mis à l'aise dans ce nouvel environnement.

Simon, tu as un statut de co-encadrant, mais ton soutien et ton investissement ont été bien au-delà. Merci pour ta bonne humeur et ton accueil lors de mes visites en Normandie. Je te remercie aussi de m'avoir fait découvrir le monde de la fauconnerie et de m'avoir fait confiance au point de me recommander auprès de ta famille et de différents parcs animaliers. Sans toi, je n'aurais pas eu l'occasion de rencontrer toutes ces personnes qui m'ont accueillie et participé à mes recherches. Même si nos manières de fonctionner diffèrent, tes connaissances en matière d'expérimentation avec les oiseaux et ta rigueur dans la rédaction d'articles m'ont permis d'avancer et de progresser tout au long de ma thèse.

Je remercie aussi les membres du jury, **Anne Charmantier**, **Valérie Dufour**, **Christian Kerbiriou** et **Alexandre Roulin**, d'avoir répondu favorablement à ma demande, ainsi que les membres de mon comité de thèse, **Almut Kelber**, **Arnaud Gregoire**, **Matthieu Guillemain**,

Claire Doutrelant et **Paul Franc**, qui est aussi mon référent ADEME, pour leur accompagnement et leurs précieux conseils.

Je n'aurais pas pu réaliser cette thèse sans l'aide financière des différents acteurs du programme MAPE, dont l'ADEME, l'OFB (Office Français de la Biodiversité), la DREAL Occitanie (Direction Régionale de l'Environnement, de l'Aménagement et du Logement d'Occitanie), le LabEx CeMEB (UM, Centre Méditerranéen de l'Environnement et de la Biodiversité), la FEE (association Française de l'Énergie Éolienne), le SER (Syndicat des Énergies Renouvelables), la région Occitanie, le ministère de la Transition écologique et solidaire (DGEC, Direction Générale de l'Énergie et du Climat) et 25 opérateurs éoliens.

De même, je n'aurais pas été jusqu'ici sans **Raphaël Musseau**, **Kévin Barré** et **Christian Kerbiriou**, le premier m'ayant poussée vers la recherche quand je remettais en question cette voie, et les derniers m'ayant encouragée à postuler pour ce sujet de thèse. Merci de m'avoir guidée dans cette direction.

Tout au long de ma thèse, j'ai pu faire de nombreuses rencontres scientifiques, chacune ayant participé à plus ou moins grande échelle à ma thèse et à ma formation. En particulier, je te remercie **Élise** pour ton travail et ta patience avec les oiseaux. Merci aussi à toi, **Mindaugas**, pour m'avoir transmis une partie de tes connaissances sur la vision aviaire et pour avoir partagé avec moi les secrets du réflexe optocolique des oiseaux (*Thank you Mindaugas for sharing your knowledge of avian vision and the secrets of bird optocolic reflex with me*). Enfin, je vous remercie **Pascal Barla** et **Christine Andraud** pour votre participation active à cette étude innovante sur l'évaluation des contrastes entre les éoliennes et leurs environnements. Vous avez non seulement apporté des solutions à mes problèmes, mais vous m'avez aussi fait découvrir de nouveaux pans de la recherche, bien que j'aie toujours du mal à comprendre certaines zones sombres de la physique. Cette collaboration montre encore une fois l'importance du partage et des liens entre chercheurs de différents domaines.

Je remercie aussi grandement toutes les institutions qui ont participé à ma thèse en m'accueillant et en mettant à ma disposition leurs oiseaux pour mes recherches : le Grand parc de Puy du Fou, la réserve Africaine de Sigean, les Ailes de l'Urga, Zoodyssé, l'Espace Rambouillet, Goupil Connexion et le CEBC. Merci à toutes les personnes que j'ai rencontrées, pour leur accueil et leur confiance. Je souhaite tout particulièrement remercier **Riboui**, **Fanny** et **Renaud** (Puy du Fou), **Antoine** (Sigean), **Patrice** et **Nathalie** (Ailes de l'Urga), **Alicia** et **Oriane** (Zoodyssée), **Romuald** (Rambouillet), **Marie-Pierre** (Goupil Connexion) et **Frédéric**

(CEBC) pour leur investissement, leur enthousiasme, leur soutien et leur bienveillance. La collaboration entre les parcs animaliers et la recherche est encore fragile, mais essentielle, et je suis ravie d'avoir pu y participer à leurs côtés.

Je remercie aussi **David**, sans qui je n'aurais pas pu réaliser une seule expérimentation. Merci pour le travail incroyable que tu as fait en confectionnant tout mon matériel. Tu as su donner forme à toutes mes demandes, parfois farfelues, et ce, toujours avec le sourire.

Je tiens aussi à remercier toutes les personnes qui ont participé (et participent encore) au volet recherche et administratif du programme MAPE : **Manuela, Enoobong, Ana Maria, Aurélien, Charlène, Thierry, Julie, Sophie, Alexandre, Cyrielle, Théo**, ainsi que les multiples stagiaires qui ont contribué à ce grand programme de recherche. Merci pour votre travail, le partage de vos connaissances et vos commentaires et idées qui m'ont permis d'avancer dans mes recherches. Je remercie tout particulièrement **Aurélien** et **Olivier** pour me permettre de concrétiser mon travail de thèse avec une dernière étude l'année prochaine.

Je vous remercie aussi grandement, amis et collègues, pour votre soutien et votre bonne humeur au cours de ces trois années. Je souhaite remercier toutes les personnes qui ont partagé mon bureau et mon couloir, et en particulier **Ségolène** et **Nicolas**. Merci **Ségolène** d'avoir partagé avec moi ces trois ans, de m'avoir écoutée, et de m'avoir apporté ton aide à de nombreuses reprises. **Nicolas**, ta présence solaire a rayonné dans tout le couloir, propageant une onde positive et joyeuse sur son passage. Merci de nous avoir tous éclairés avec ta bonne humeur et tes blagues, pas toujours répétables. Je remercie aussi toutes les personnes de mes deux équipes officielles, MAD et EC, et celle un peu moins officielle, E3CO, pour leur écoute et leur soutien, ainsi que tous les bons moments que nous avons partagés. Enfin, merci à **Yohan, Sonia, Marie-Charlotte, Angélica, Lilian, Julia, Martin, Riccardo, Charlotte, Lisa, Téo, Lana** et **tous les autres** pour tous les bons moments passés ensemble et pour avoir partagé avec moi les hauts et les bas qu'on peut rencontrer pendant une thèse. En partageant nos problèmes et réussites, j'ai pu surmonter les difficultés et avancer sereinement.


Enfin, je remercie infiniment tous les membres de ma famille qui m'ont accompagnée et soutenue pendant ces longues années d'études. Merci à **Christophe, Sandrine** et les **Chambon**, à mes grands-parents, **Grand-pa, Grand-ma** et **Grany**, à mes oncles et tantes, **Ingrid, Clotilde, Yann, Vincent, Pascale, Lisa** et **Steven**, ainsi qu'à mes cousines, **Domitille, Mathilde, Juliette, Sarah-Marie, Anaé** et mon tout nouveau et seul cousin **Aksel**. Votre

présence, même à des centaines (voir milliers) de kilomètres, m'a donné la force et la confiance nécessaire pour poursuivre mes projets.


Merci à mes parents, **Pouny** et **Mouny**, d'avoir toujours été présent pour moi, de m'avoir toujours encouragée à faire le métier de mon choix, de m'avoir poussée vers le haut et d'avoir cru en moi quand, moi-même, je n'y croyais plus. Vous m'avez transmis des valeurs essentielles, notamment de travail et d'intégrité, qui m'ont permis de faire un métier que j'aime, au plus haut niveau possible. Je remercie aussi leur conjoint respectif, **Céline** et **Franck**, qui m'ont accompagnée dans ce parcours fastidieux.

Enfin, merci à ma sœur pour m'avoir accompagnée et encouragée toute ma vie, ainsi qu'**Igor**, mon beau-frère préféré qui fait maintenant partie de la famille depuis plusieurs années, à notre plus grande joie. **Tasœur**, tu as toujours été présente pour moi, tu m'as réconfortée quand j'en avais besoin, et comme le font toutes les grandes sœurs, tu m'as remonté les bretelles quand c'était nécessaire. Je n'aurais jamais été la personne que je suis aujourd'hui sans toi, sans nos appels pour se plaindre mutuellement de tout et de rien, sans ton sincère intérêt pour ce que je fais, ni sans ton soutien inconditionnel.


INTRODUCTION



*Faites gaffe les gars !
Y'a des trucs **ENORMES** en
plein milieu de la route !!!
Ça m'est passé à une rémige !*



*Quoi ?
Où ça ?*



*À cette
altitude ?*

I. Énergie éolienne et environnement

L'énergie est une composante essentielle de la société moderne, qui favorise la croissance économique, le développement social et le bien-être humain. Cependant, l'augmentation de la population mondiale et de la consommation énergétique met en péril la viabilité à long terme des sources d'énergies traditionnelles. Cette situation a suscité un intérêt croissant pour la diversification énergétique et les énergies renouvelables.

1. Développement de l'énergie éolienne dans le monde

Diversifier la production d'énergie permet d'assurer à la fois une indépendance politique et une croissance économique du pays, tout en gardant en vue la protection de l'environnement (Müller-Steinhagen et Nitsch, 2005 ; Global wind report 2022). L'énergie éolienne constitue une source intéressante d'énergie, car durable et à empreinte carbone faible. Plusieurs pays et instances politiques tels que l'Union Européenne, les États-Unis d'Amérique, l'Inde, le Brésil ou encore la Chine encouragent le développement de l'énergie éolienne, jusqu'alors sous-représentée face aux énergies fossiles et à l'énergie nucléaire (Global wind report, 2022).

Le nombre d'éoliennes installées dans le monde est donc en constante augmentation. En 2021, la production d'énergie éolienne a augmenté de 12,4 % par rapport à 2020, atteignant ainsi une capacité de plus de 837 000 mégawatts (Fig. 1 ; Global wind report, 2022). À l'avenir, le Global Wind Energy Council (GWEC) prévoit une croissance de 6,6 % du marché mondial chaque année, soit une augmentation de 557 000 mégawatts d'ici à 2026 (Global wind report 2022).

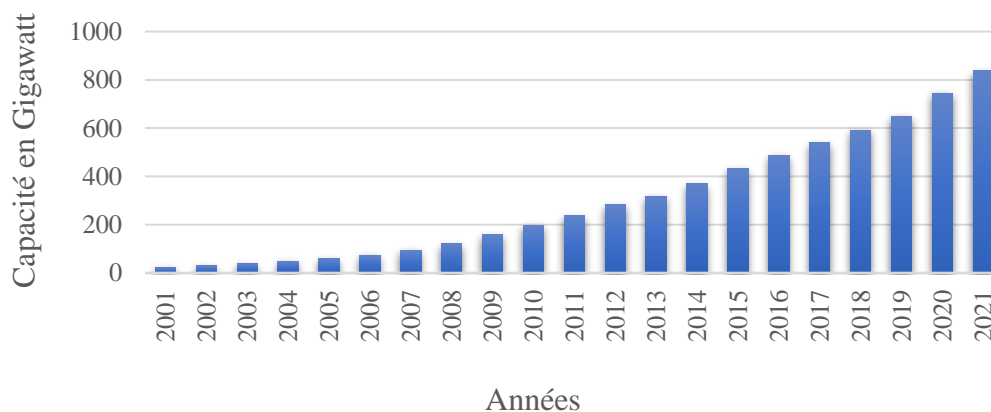


Figure 1. Capacité mondiale de la production d'énergie éolienne de 2001 à 2021 (Global wind report, 2022).

BOÎTE 1 : LEXIQUE ÉOLIEN ET VITESSES DE ROTATION

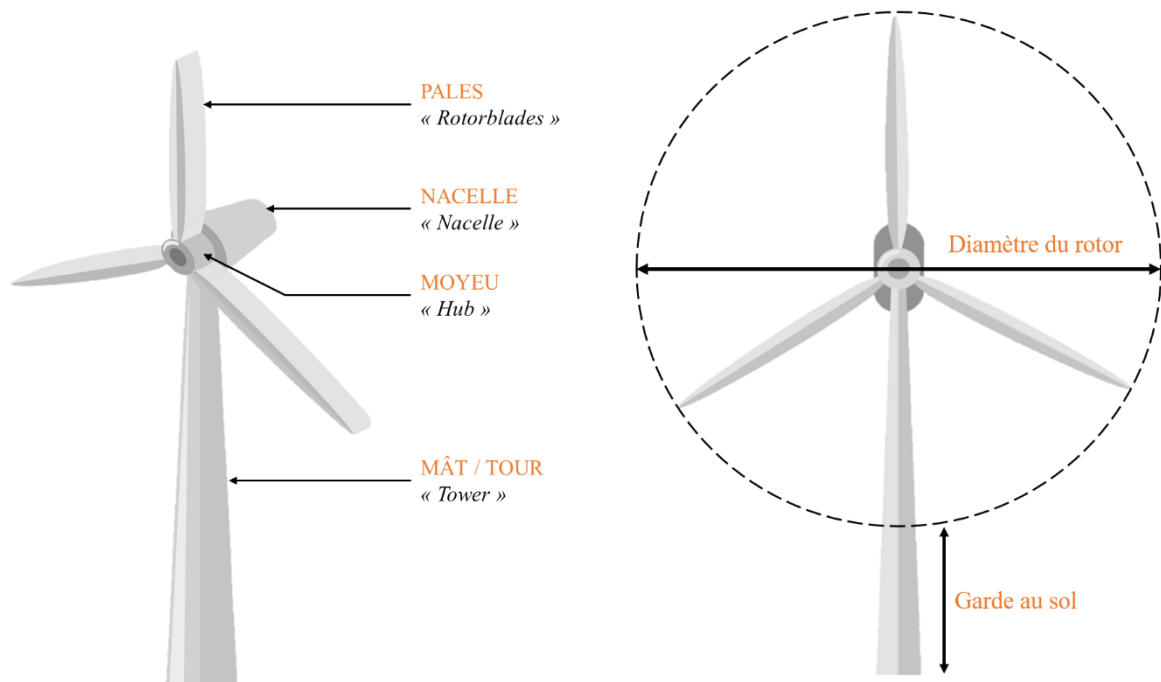


Figure 2. Dénomination des différentes parties d'une éolienne.

La vitesse de rotation des pales s'exprime en rotations par minute (rpm) ou en vitesse linéaire (km.h^{-1} ou m.s^{-1}). Lorsque la vitesse est exprimée en rpm, celle-ci est indépendante de la taille du rotor. En revanche, la vitesse linéaire dépend de la distance au moyeu à laquelle on la mesure. Ainsi, une éolienne de 50 m de diamètre dont les pales sont en rotation à 10 rpm aura une vitesse linéaire en bout de pale de $26,2 \text{ m.s}^{-1}$, tandis qu'une éolienne avec un rotor de 100 m de diamètre, avec la même vitesse de rotation de 10 rpm, aura une vitesse linéaire en bout de pale de $52,4 \text{ m.s}^{-1}$.

$$V_{L \text{ pale}} = 2\pi r \times \frac{V_{rpm}}{60}$$

$V_{L \text{ pale}}$: vitesse linéaire en bout de pale (m.s^{-1})

r : rayon du rotor (m)

V_{rpm} : vitesse de rotation des pales (rpm)

La vitesse de rotation peut aussi s'exprimer en vitesse angulaire. Il s'agit du nombre de degrés parcouru par une pale en une seconde ($V_{\text{degré}}$) :

$$V_{\text{degré}} = 360 \times \frac{V_{rpm}}{60}$$

L'accroissement de la production d'énergie éolienne passe non seulement par une augmentation du nombre d'éoliennes installées, mais aussi par des éoliennes de plus en plus puissantes. En 35 ans, la capacité de production des éoliennes a été multipliée par huit (Enevoldsen et Xydis, 2019). Cette augmentation de production a aussi été permise par une augmentation de la hauteur des mâts et du diamètre des rotors, qui devraient continuer à croître dans les années à venir (Enevoldsen et Xydis, 2019). Ainsi, en 2021 aux États-Unis d'Amérique, la hauteur moyenne des mâts était de 94 m et le diamètre moyen des rotors de 128 m, soit respectivement 4 % plus haut et 2 % plus large qu'en 2020, et 66% plus haut et 164% plus large qu'en 1999 (Land-Based Wind Market Report, 2022).

2. Éoliennes et biodiversité

L'implantation des centrales éoliennes permet une transition vers les énergies renouvelables à faible empreinte carbonique (Crawford, 2009). Cependant, l'installation d'éoliennes a aussi de lourdes conséquences sur la biodiversité (Wang et Wang, 2015), avec des impacts à plusieurs échelles. Au niveau des centrales éoliennes, la biodiversité est impactée par une mortalité importante d'oiseaux et de chauves-souris (Smallwood, 2013 ; Agudelo et al., 2021). La destruction¹ de ces espèces a lieu lors de la phase de construction des centrales éoliennes, mais aussi au cours de la phase d'exploitation, pendant la durée de vie des centrales via des collisions d'oiseaux et chiroptères avec les mâts et les pales des éoliennes (Drewitt et Langston, 2006 ; Smallwood et Bell, 2020). À plus large échelle, les centrales éoliennes peuvent entraîner une perte d'habitat et/ou un évitement de la zone par les oiseaux et les chauves-souris (Powlesland, 2009 ; Marques et al., 2021). L'addition de nouvelles éoliennes augmente les risques de collisions et la surface de perte d'habitat, et il existe une corrélation positive entre la hauteur des mâts et le nombre d'individus et d'espèces tués par collision (Barclay et al., 2007 ; Loss et al., 2013). Or, la perte d'habitat naturel demeure un des premiers facteurs de la perte de biodiversité à l'échelle mondiale (Caro et al., 2022).

La mortalité par collision au niveau des centrales éoliennes n'est pas aisément quantifiable. (i) La variabilité de l'effort mis dans la recherche des cadavres au sol, (ii) la probabilité de détection des cadavres et (iii) la persistance de ces derniers, influencent largement l'obtention de données précises quant au nombre d'oiseaux et de chiroptères tués par an et par

¹ Terme utilisé dans la législation pour désigner l'action de causer la mort ou la disparition d'espèces animales et végétales.

éolienne dans le monde (Bernardino et al., 2012 ; Smallwood, 2007). Bien que peu précis, il est possible d'obtenir un ordre de grandeur du nombre d'oiseaux et de chiroptères tués par collision avec les éoliennes à partir des données de suivis de mortalités effectués au niveau des centrales éoliennes. Malheureusement, ces suivis sont réalisés par peu de centrales éoliennes, et ces informations sont accessibles par le public uniquement pour quelques pays.

Au Canada, environ 8 oiseaux et 16 chiroptères seraient tués par éolienne et par an (Zimmerling et al., 2013 ; Zimmerling et Francis, 2016). Au Japon, il y aurait en moyenne 3 oiseaux tués par éolienne annuellement (Kitano et Shiraki, 2013). Au Nord-Ouest de l'Europe, le nombre de chiroptères tuées par éolienne et par an varie de 0 à 20 selon la localisation des centrales éoliennes (Rydell et al., 2010). En France, Marx (2017) a pu estimer une mortalité d'en moyenne 7 oiseaux par éolienne et par an, avec un minimum de 0,3 et un maximum de 18,3 oiseaux. Rapporté au nombre d'éoliennes actuel en France (environ 8 000), cela représente en moyenne 56 000 oiseaux tués chaque année.

Les espèces de chauves-souris les plus affectées sont celles qui chassent en milieux ouverts, comme les Pipistrelles (Voigt et Kingston, 2016). Concernant les oiseaux, tous les ordres aviaires semblent concernés par ces collisions, bien que certains soient plus sensibles que d'autres (Kitano et Shiraki, 2013 ; Zimmerling et al., 2013 ; Marx, 2017). En France et au Canada, les Passériformes représentent la majorité des cadavres retrouvés au niveau des centrales éoliennes, suivis de près par les Accipitriformes et les Falconiformes (Fig. 3 ; Zimmerling et al., 2013 ; Marx, 2017), tandis qu'en Espagne ce sont les Accipitriformes les plus impactés par les collisions (Fig. 3 ; Balmori de la Puente et Balmori, 2023). Au Japon, ce sont les Charadriiformes qui sont le plus souvent retrouvés morts au niveau des centrales éoliennes (Kitano et Shiraki, 2013). Ces études révèlent une grande variabilité de la mortalité aviaire, qui dépendrait de deux groupes de facteurs distincts : ceux liés aux types d'éoliennes et à leur emplacement géographique (Marques et al., 2014 ; Thaxter et al., 2017), et ceux liés aux espèces d'oiseaux (type de vol et mouvements saisonniers ; Balmori de la Puente et Balmori, 2023). Les espèces qui vocalisent et parquent en vol (*e.g.* Alouette des champs – *Alauda arvensis*), ainsi que celles effectuant du vol stationnaire (*e.g.* Faucon crécerelle – *Falco tinnunculus*) ou du vol plané (*e.g.* Vautour fauve – *Gyps fulvus*), seraient plus soumises aux collisions que les autres (Balmori de la Puente et Balmori, 2023). Les auteurs de cette étude concluent que lorsque les oiseaux concentrent leur attention sur la recherche de nourriture (vols planés ou stationnaires) ou sur l'attraction d'un partenaire (vols de parade), ils sont moins susceptibles de percevoir le danger, et le risque de collision augmente.

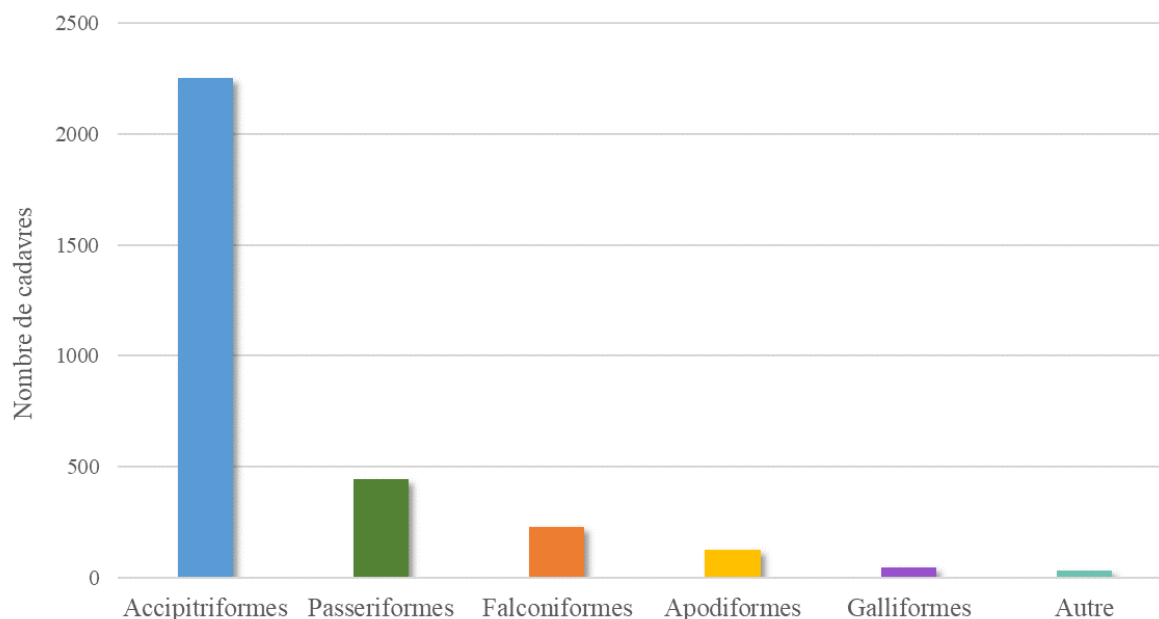


Figure 3. Classification par ordres du nombre d’oiseaux qui ont été tués par des éoliennes et admis dans deux centres de sauvetage espagnol situés dans la communauté autonome Castilla y León entre 2001 et 2016 (Balmori de la Puente et Balmori, 2023).

Un nombre donné de mortalité chez une espèce a un impact bien moins important sur la population si celle-ci a une durée de vie courte et un nombre élevé de jeunes à l’envol chaque année, que celles ayant une durée de vie longue et peu de jeunes. Or, toutes les espèces de chiroptères et plusieurs espèces d’oiseaux (dont un grand nombre d’Accipitriformes) font partie de cette deuxième catégorie (Prinzinger, 1993 ; Barclay et al., 2003). Une augmentation du taux de mortalité chez ces espèces peut entraîner une limitation de la croissance de la population (Duriez et al., 2022), voir un déclin menant à une probabilité accrue d’extinction (Carrete et al., 2009).

3. Réduction de la mortalité au niveau des centrales éoliennes

Afin de limiter l’impact des éoliennes sur la biodiversité, les constructeurs de centrales éoliennes doivent répondre aux exigences de plusieurs réglementations (Anker et al., 2009). Ces réglementations dépendent du pays d’installation de la centrale, mais concernent souvent uniquement les espèces protégées par le pays et/ou présentes sur la liste rouge de l’Union Internationale pour la Conservation de la Nature (UICN ; Anker et al., 2009). Par exemple, en France de nombreuses espèces d’oiseaux et toutes les espèces de chauves-souris présentes sur le territoire sont protégées par le Code de l’environnement (articles L. 411-1 et R. 411-1 à R. 411-5). Selon les espèces, les arrêtés ministériels français interdisent « la destruction, l’altération ou la dégradation des habitats naturels » de ces dernières (article L. 411-1 du Code

de l'environnement). Une dérogation peut être accordée lorsque le projet ne nuit pas au maintien de l'espèce dans un état de conservation « favorable » (article L. 411-2 du Code de l'environnement). Les projets éoliens français étant considérés comme d'intérêt public majeur, les recours à ces dérogations sont possibles et souvent utilisés lors de la création de nouvelles centrales éoliennes. Depuis 2011, les centrales éoliennes françaises sont considérées comme des Installations Classées pour la Protection de l'Environnement (ICPE). Par conséquent, il est obligatoire de mener une étude en amont du projet afin d'identifier l'impact de la construction de la centrale éolienne sur l'environnement et de prescrire des mesures d'Évitement, de Réduction et de Compensation des impacts du projet sur le milieu naturel (séquence ERC : Eviter – Réduire – Compenser ; Fig. 4). En tant qu'ICPE, les centrales éoliennes françaises doivent aussi réaliser des suivis environnementaux réguliers tout au long de la durée d'exploitation. La réglementation française étant régie par les réglementations européennes, les autres pays de l'Union Européenne possèdent aussi des systèmes de protection de l'environnement, avec des évaluations environnementales et des études d'impacts obligatoires lors de l'implantation de centrales éoliennes (Akerboom et al., 2018).

Lorsque la réglementation impose une réduction de la mortalité et de la perte d'habitat, c'est généralement la séquence « ERC » (Eviter – Réduire – Compenser) qui est appliquée (Fig. 4). Limiter les impacts bruts sur la biodiversité consiste tout d'abord à éviter les zones à risque (Fig. 4, mesures d'évitement). Le choix du site d'implantation des centrales éoliennes, mais aussi la localisation des éoliennes les unes par rapport aux autres au niveau du site permettent d'éviter un certain nombre de collisions (Drewitt et Langston, 2008 ; Gartman et al., 2016). Par exemple, les couloirs migratoires et les sites d'alimentation des oiseaux sont à éviter (Drewitt et Langston, 2008). Cependant, la détermination des « zones à risque » n'est pas toujours évidente. Une première sélection des endroits favorables à l'implantation de centrales éoliennes peut être faite sur la base de cartes de répartition des espèces (Bright et al., 2008). D'autres projets et études sont aussi mis en place pour aider les constructeurs de centrales éoliennes quant au choix des sites, tels que la production de modèles statistiques basés sur la présence et le comportement des espèces, qui prédisent les zones dans lesquelles les risques sont minimales pour une espèce donnée (Smeraldo et al., 2020 ; Murgatroyd et al., 2021). Malheureusement, les zones à éviter pour protéger les oiseaux ne sont pas toujours soumises à des lois strictes et des éoliennes y sont souvent implantées (Balotari-Chiebao et al., 2023).

Bien qu'un évitement des zones sensibles devrait réduire l'impact des éoliennes sur la faune sauvage (Gartman et al., 2016), des risques persistent (Fig. 4, impacts non évitables).

Dans ce cas, des mesures de réduction des impacts de la centrale éolienne sur le milieu naturel sont mises en place (Marques et al., 2014). La réduction des impacts d'une centrale éolienne déjà implantée sur les chiroptères et la population aviaire peut s'effectuer via différentes méthodes (Fig. 4, mesures de réduction). L'enjeu repose sur la limitation du nombre de collisions entre la faune et les éoliennes, tout en minimisant les pertes de production d'électricité. Les impacts résiduels peuvent ensuite être compensés via le financement de projets visant à protéger la faune ou l'environnement (Fig. 4, compensation) (CEC, 2007 ; Cole, 2011).

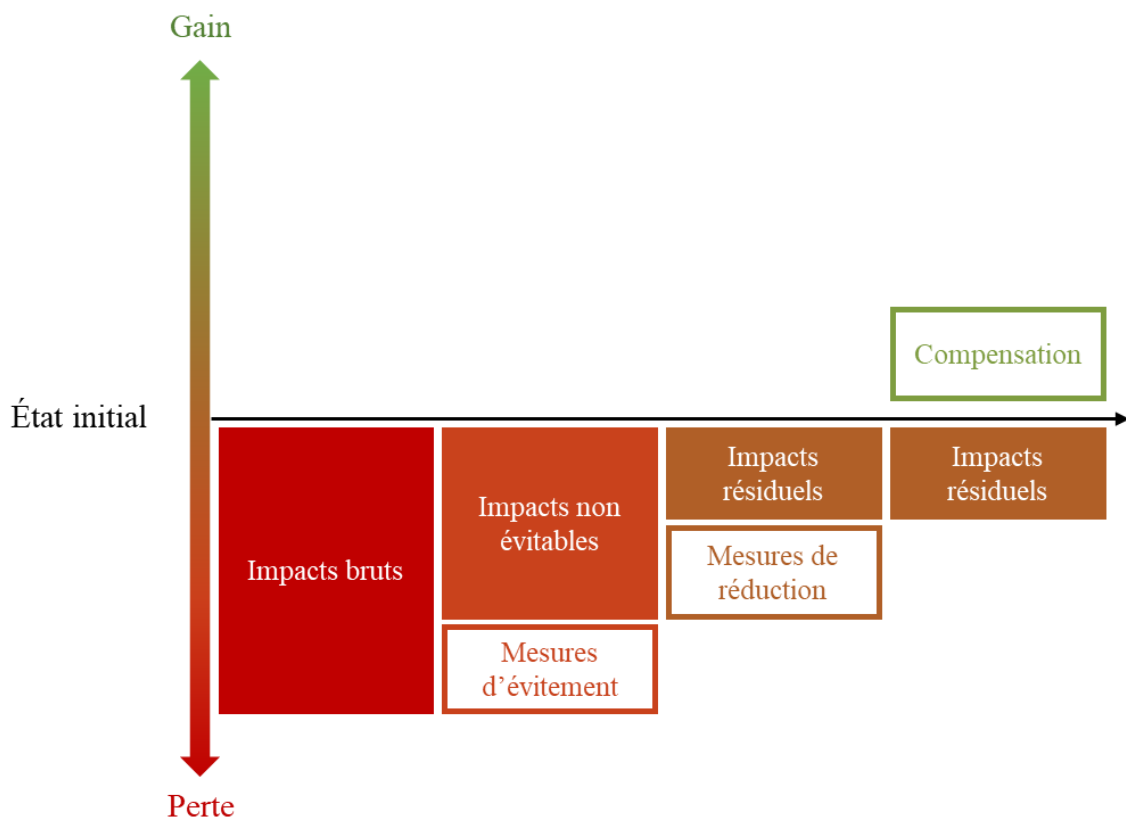


Figure 4. Évitement, réduction et compensation de l'impact d'un projet éolien sur l'environnement via l'application de la séquence ERC.

Une des méthodes de réduction des impacts repose sur la régulation des périodes de fonctionnement des éoliennes, communément appelée « bridage ». Le principe est d'arrêter les éoliennes sur un laps de temps donné (plusieurs heures à plusieurs jours) au cours duquel les risques pour certaines espèces sont accrus (Arnett et al., 2010 ; Smallwood et Bell, 2020). Ces périodes d'arrêt peuvent dépendre de plusieurs facteurs tels que l'heure de la journée, la saison ou encore les conditions météorologiques. Les turbines peuvent par exemple être mises à l'arrêt

lorsque la vitesse du vent est inférieure à 5 m.s^{-1} , car en dessous de ce seuil de vitesse les éoliennes sont peut productives et les chauves-souris très actives (Arnett et al., 2010).

Le bridage peut aussi être utilisé plus ponctuellement, en se basant sur la présence imminente d'une espèce sensible dans la zone du rotor (Hayes et al., 2019 ; Gradolewski et al. 2021). Cette stratégie de bridage se distingue de celle décrite précédemment en ce qu'elle s'appuie sur l'occurrence de scénarios réels à haut risque sur une période de quelques minutes, et non sur des modèles de risque de collision dû à la forte densité probable d'une espèce pendant une période donnée. Ce type de bridage repose sur des Systèmes de Détection-réactions Automatisés (« *Automatic Detection Systems* » ; ADS²) mis en place au niveau des mâts des éoliennes ou situés sur des poteaux à différents points stratégiques des centrales éoliennes. Ces systèmes sont constitués de caméras ou de radars, capables dans certains cas de détecter un oiseau à plusieurs centaines de mètres (Gradolewski et al. 2021 ; McClure et al., 2022). Au-delà d'une certaine envergure, certains ADS peuvent déterminer l'espèce (la distance de détection étant dépendante de la taille de l'oiseau). Par exemple, une caméra de résolution 320×240 pixels peut détecter un oiseau de 35 cm d'envergure à une distance maximum de 30 m (Verstraeten et al., 2010). Si les études d'impacts effectuées au niveau du site ont permis de définir des espèces à enjeux, l'ADS peut être programmé pour se focaliser sur ces espèces seulement. L'ADS analyse ensuite la trajectoire de l'oiseau et la catégorise comme étant à risque si elle traverse la zone des rotors. Si la trajectoire est risquée, le système déclenche alors un signal sonore destiné à effaroucher l'oiseau et/ou un « arrêt » de l'éolienne qui se traduit par un ralentissement de la vitesse des pales jusqu'à 2 à 5 rpm (Fluhr et al., prêt à soumettre ; Annexe I). Ce ralentissement est permis par une rotation individuelle de chaque pale autour de leur axe respectif (pitch), de manière que le vent n'ait plus d'emprise sur les pales. De ce fait, entre le déclenchement du ralentissement et la diminution réelle et effective de la vitesse des pales, plusieurs secondes, voire plusieurs minutes, peuvent s'écouler.

L'efficacité de ces ADS, et plus largement la réduction de la mortalité aviaire, font partie des études réalisées au sein du programme MAPE (réduction de la Mortalité Aviaire dans les Parcs Éoliens en exploitation ; <https://mape.cnrs.fr/>).

² Les acronymes des termes anglais seront privilégiés dans ce manuscrit afin de garder une cohérence avec les articles, en anglais, présentés dans les chapitres.

BOÎTE 2 : PROGRAMME MAPE – RÉDUCTION DE LA MORTALITÉ AVIAIRE DANS LES PARCS ÉOLIENS EN EXPLOITATION

Programme de recherche français, multiacteurs et collaboratif, réunissant des chercheurs et l'ensemble des acteurs concernés par la problématique des éoliennes, afin de répondre à plusieurs objectifs (Besnard et al., non publié, Annexe II).

Ce projet, porté par le Centre d'Écologie Fonctionnelle et Évolutive (CEFE) et animé par la Maison des Sciences de l'Homme SUD (MSH SUD), est structuré en plusieurs axes de recherche (Fig. 5). Le premier axe vise à prédire les risques de collisions des grands oiseaux avec les infrastructures aériennes et à déterminer les causes de mortalité aviaire au niveau des centrales éoliennes, tandis que le deuxième axe est orienté sur les conséquences des collisions sur les populations d'oiseaux. Cette thèse de doctorat fait partie du troisième axe de recherche du programme MAPE, qui a pour objectif l'apport d'informations qui permettraient d'améliorer les solutions de réduction de la mortalité aviaire. Enfin, le dernier axe vise à la création de protocoles d'évaluation des ADS.

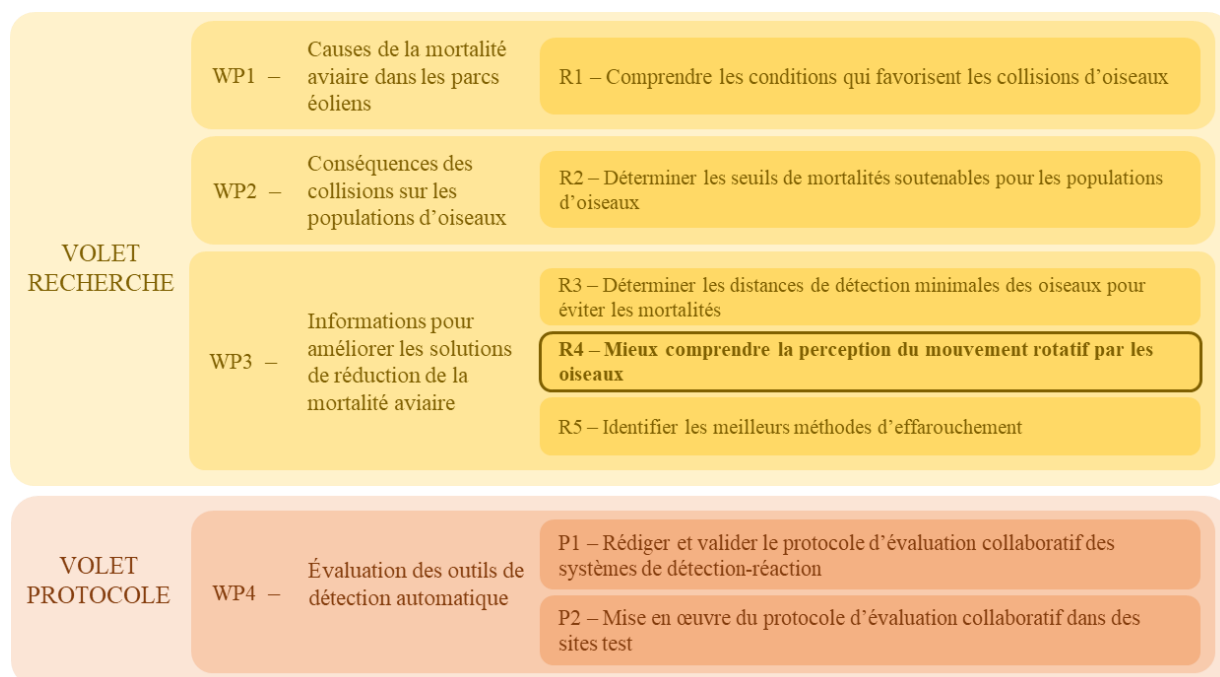


Figure 5. Organisation des axes de recherche du programme de réduction de la Mortalité Aviaire dans les Parcs Éoliens en exploitation (MAPE). Les axes sont organisés en deux volets composés de WorkPackages (WP). Cette thèse de doctorat fait partie du WP3 – R4.

Lorsque des ADS sont installés au niveau des centrales éoliennes, des tests réalisés dans le cadre du programme MAPE ont pu montrer qu'il faut en moyenne plus de 30 secondes pour que les éoliennes atteignent une vitesse résiduelle de 3 rpm (Fluhr et al., prêt à soumettre ; Annexe I). Bien que cette vitesse de 3 rpm semble minime, pour un rotor de 100 m de diamètre cela correspond à une vitesse résiduelle linéaire de 57 km.h⁻¹ en bout de pale. La durée de ralentissement dépend principalement de la vitesse initiale de rotation, la vitesse du vent, la vitesse du pitch et du type de rotor (synchrone ou asynchrone) (Fluhr et al., prêt à soumettre ; Annexe I).

Le bridage des éoliennes sur de longues périodes ou via des ADS fait partie des solutions de réduction de mortalité mise en place sur plusieurs centrales éoliennes à travers le monde. Cependant, cette mesure est encore trop peu utilisée, surtout au niveau des centrales éoliennes les plus anciennes (Voigt et al., 2022). Pourtant, plusieurs études ont pu montrer l'efficacité de cette régulation pour les chiroptères. Le bridage des éoliennes pendant les périodes de forte activité des chiroptères permet de réduire considérablement leur mortalité, avec une diminution possible des collisions de plus de 90 % et une perte de production marginale, parfois inférieure à 1 % de la production annuelle (Arnett et al., 2010 ; Hayes et al., 2019 ; Smallwood et Bell, 2020). En revanche, il n'y a pas de consensus sur l'efficacité du bridage sur de longues périodes ou via des ADS pour les collisions aviaires (Smallwood et Bell, 2020 ; McClure et al., 2022). Trop peu de centrales éoliennes mettent en place de telles mesures pour les oiseaux, et manquent souvent d'un suivi régulier. Par conséquent, seules quelques études ont été menées pour évaluer l'efficacité du bridage sur les oiseaux, avec des résultats contradictoires. Par exemple, aucune mortalité d'oiseaux planeurs (*e.g.* Vautours, Cigognes) a été observée au cours des cinq automnes qui ont suivi l'installation d'un ADS dans une centrale éolienne au Portugal, alors qu'en dehors des périodes de surveillances (hors automne) quatre cadavres ont été recensés (un Vautour fauve, une Buse variable (*Buteo buteo*) et deux Faucons crécerelle ; Tomé et al., 2017). Ferrer et al. (2022) ont relevé un effet très variable du bridage selon les espèces. Suite à la mise en place d'un bridage sur plusieurs centrales éoliennes espagnoles, ils ont, eux aussi, observé une baisse significative de la mortalité des oiseaux planeurs, mais le bridage n'a pas eu d'effet sur la mortalité des passereaux. Enfin, en Californie (comtés de Contra Costa et d'Alameda, États-Unis d'Amérique), le bridage n'a pas permis de réduire significativement les mortalités aviaires (Smallwood et Bell, 2020). De plus, les résultats de Smallwood et Bell (2020) montrent que le nombre de cadavres aviaires retrouvés près des centrales éoliennes non opérationnelles et opérationnelles est similaire. Des collisions ont donc aussi lieu lorsque les pales sont à l'arrêt.

Bien que l'efficacité du bridage sur la réduction des collisions aviaires avec les éoliennes paraisse encourageante, on observe tout de même une mortalité, que les éoliennes soient en fonctionnement ou non, avec des collisions au niveau des pales, mais aussi au niveau des mâts des éoliennes (*e.g.* Lagopède des saules – *Lagopus lagopus* ; Bevanger et al., 2010 ; Stokke et al., 2020). Les oiseaux ne sont donc pas toujours capables de prêter attention, percevoir et/ou d'éviter les tours et les pales des éoliennes, même lorsque les pales tournent à une vitesse réduite ou sont à l'arrêt.

4. L'origine des collisions : une question de perception ?

Les éoliennes sont conçues de manière à être le moins perceptible possible par l'Homme afin de limiter les conflits avec les usagers du territoire (pollution visuelle, pollution sonore, etc. ; Pedersen et Larsman, 2008). Des études ont même pour objectif de les rendre encore moins visibles, en proposant par exemple une approche géospatiale qui permettrait de placer les futures éoliennes dans des zones peu visibles depuis les sites régulièrement utilisés par l'Homme (*e.g.* zones résidentielles ou touristiques ; Alphan, 2021). Cependant, les capacités visuelles humaines permettent généralement de détecter les éoliennes jusqu'à plusieurs dizaines de km de distance (Wróżyński et al., 2016). De plus, notre conscience du danger potentiel des éoliennes nous incite à éviter de nous approcher trop près des pales. La **perception** que nous avons des éoliennes nous permet donc d'éviter le danger qu'elles représentent, alors que cela ne semble pas être le cas des oiseaux.

Ainsi, comprendre pourquoi les oiseaux rentrent en collision avec les éoliennes soulève plusieurs questions :

- (i) Les oiseaux sont-ils capables de détecter les éoliennes, quelles que soient les conditions environnementales, que les pales soient statiques ou en mouvement ?
- (ii) Les oiseaux détectent-ils les éoliennes à une suffisamment grande distance pour pouvoir les éviter à temps ?
- (iii) Les oiseaux sont-ils capables de détecter que les pales sont en rotation ?
- (iv) Les oiseaux associent-ils les éoliennes à un danger ?
- (v) Les oiseaux décident-ils de traverser la zone du rotor, malgré le danger ?

Ces interrogations sont sous-jacentes à une question plus globale : ***comment les oiseaux perçoivent-ils les éoliennes ?***

BOÎTE 3 : DEFINITION DE LA PERCEPTION

Le Centre National de Ressources Textuelles et Lexicales (CNRTL) propose plusieurs définitions (grammaticales et conceptuelles, non biologique) au mot « perception ».

Grammaticalement, le verbe percevoir est un « verbe qui désigne une opération des sens ».

En **philosophie** et **psychologie**, la perception est une « opération psychologique complexe par laquelle l'esprit, en organisant les données sensorielles, se forme une représentation des objets extérieurs et prend connaissance du réel ».

En **psychanalyse**, on distingue la perception externe et la perception interne, « la première étant fondée sur des sensations dérivées des organes des sens, la seconde étant fondée sur la conscience que l'on prend des processus mentaux internes ».

Pour appréhender comment les oiseaux perçoivent les éoliennes, nous devons donc comprendre quelles informations sensorielles sont captées par les oiseaux, puis comment ces informations sont traitées et combinées par l'oiseau pour former la représentation qu'il va avoir de l'éolienne. Or, il est impossible de connaître quelle représentation mentale un oiseau se fait des éoliennes. Toutefois, nous pouvons étudier ses capacités sensorielles et ses réactions comportementales face à des objets simulant des éoliennes, ce qui permet d'estimer comment il les perçoit. C'est en ce sens que sera utilisé le terme « *perception* » dans la suite du manuscrit. Une « perception efficace » des éoliennes est donc définie comme une perception des éoliennes qui permette à l'individu de les détecter, de percevoir le danger et décider de les éviter.

Les capacités sensorielles des oiseaux sont bien différentes des nôtres, mais aussi différentes selon les espèces d'oiseaux. Le principe d'« Umwelt » ou de « monde propre », défini par Jakob von Uexküll (von Uexküll et Kriszat, 1934), signifie que chaque espèce ou individu a un environnement sensoriel qui lui est propre. Ainsi, chaque espèce d'oiseaux serait potentiellement susceptible de percevoir les éoliennes différemment.

Pour comprendre comment les oiseaux perçoivent les éoliennes, il est nécessaire de comprendre quels mécanismes sensoriels sont sollicités chez différentes espèces d'oiseaux face aux éoliennes, puis de comprendre comment et dans quelles conditions ces mécanismes

fonctionnent. Plusieurs capacités sensorielles sont susceptibles d'intervenir dans la perception des éoliennes à distance par les oiseaux : la vue, l'ouïe et l'odorat. Parmi ces sens, les études menées dans le cadre de cette thèse de doctorat se concentrent sur la vue car (1) les rayons lumineux se propagent plus rapidement que le son ou que les particules odorantes, mais aussi (2) parce que la plupart des espèces d'oiseaux ont une capacité relativement faible à localiser la direction et la distance d'une source sonore (Martin, 2017). Étudier la vue des oiseaux semble donc particulièrement appropriée dans l'objectif de proposer des solutions qui permettrait de réduire la mortalité au niveau des éoliennes, puisque la vision permet de détecter la présence d'objets rapidement, mais aussi de les localiser et d'estimer leur distance (Martin, 2017).

II. Capacités visuelles des oiseaux diurnes dans un contexte éolien

1. Regarder pour voir

La capacité d'un oiseau à distinguer une éolienne dépend premièrement de son champ visuel et de sa position par rapport à l'éolienne. Le champ visuel décrit l'espace tridimensionnel autour de la tête d'un oiseau, dans lequel il peut obtenir des informations visuelles à tout moment (Martin, 2007). Le champ visuel peut être représenté en supposant qu'il soit dessiné à la surface d'une sphère centrée sur la tête de l'oiseau (Fig. 6).

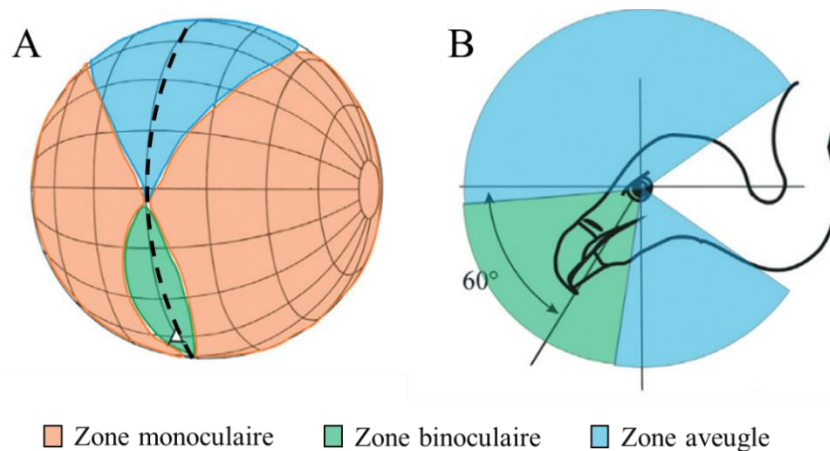


Figure 6. Champ visuel du Vautour fauve (*Gyps fulvus*). (A) Vue en perspective des projections orthographiques des limites des champs visuels des deux yeux. Le diagramme utilise le système de coordonnées conventionnel de latitude et de longitude (grilles à intervalles de 20°). La position du bec est signalée par le triangle blanc (A). Le segment en pointillé de (A) symbolise la ligne de coupe de (B). (B) Coupe verticale à travers le champ binoculaire (plan sagittal médian de la tête). Adaptée depuis Martin et al. (2012).

Le champ visuel diffère selon les oiseaux, principalement en lien avec les stratégies de recherche de nourriture, notamment en termes de taille, d'étendue et de la position du champ binoculaire, mais aussi de l'étendue et la position de la zone aveugle (Martin, 2017). C'est l'étendue et la position de la zone aveugle, associée au comportement de l'oiseau, qui joue un rôle sur le positionnement de l'éolienne dans le champ visuel de l'oiseau. Les oiseaux qui ont régulièrement la tête orientée vers le sol en vol et possédant une zone aveugle étendue au-dessus de leur tête seraient donc particulièrement susceptibles de rentrer en collision avec les éoliennes (Martin et Shaw, 2010). Cela pourrait être le cas des Outardes kori (*Ardeotis kori*), qui ont une large zone aveugle dans l'hémisphère frontal et qui orientent la tête à plus de 25° vers le bas en vol (orientation de l'axe œil-bec en fonction d'un axe horizontal passant par l'œil ; Martin et Shaw, 2010). Dans ces conditions, une éolienne située directement devant l'oiseau en vol ne pourrait pas être détectée (Martin et Shaw, 2010). De même, un comportement de recherche

alimentaire avec la tête orientée vers le sol est régulièrement observé chez les Vautours du genre phylogénétique *Gyps* (Martin et al., 2012). Une éolienne placée sur la trajectoire de l’oiseau ne serait alors pas détectée, puisque située dans la zone aveugle de son champ de vision (Fig. 7. A). Cette limite du champ de vision associée à ce comportement pourrait expliquer une partie des nombreuses collisions constatées entre les vautours et les éoliennes (Martin et al., 2012 ; Balmori de la Puente et Balmori, 2023).

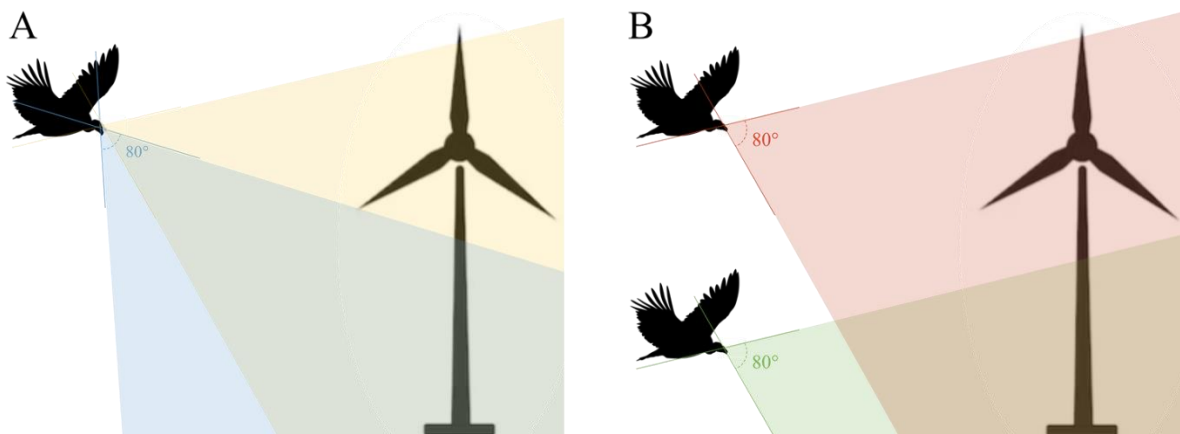


Figure 7. Parties d’une éolienne situées dans le champ de vision binoculaire (zones en couleur) d’un Vautour fauve, en fonction du champ visuel du vautour et de (A) l’abaissement de la tête ou de (B) la position du vautour dans l’espace. Les couleurs délimitent le champ binoculaire du vautour lorsqu’il a la tête relevée, en direction de l’éolienne (jaune, orange et vert) ou lorsqu’il a la tête dirigée vers le sol (bleu), et lorsqu’il vol à la même altitude que le moyeu (jaune, bleu et orange) ou plus bas (vert). Données de champ binoculaire issues de Martin et al. (2012).

Cependant, le champ de vision ne peut pas expliquer toutes les collisions. Certaines espèces, comme l’Urubu à tête rouge (*Cathartes aura*), ont une zone aveugle réduite (largeur de 1° au-dessus de la tête, à 0° d’élévation ; Potier et al., 2018a) et sont pourtant sujets aux collisions (Smallwood et Thelander, 2008). Lorsque l’éolienne est située dans le champ de vision de l’oiseau, d’autres capacités visuelles jouent un rôle dans la détection des éoliennes, pouvant entraîner des collisions. Certaines de ces capacités varient selon le fait que l’objet regardé soit statique ou en mouvement, et d’autres sont spécifiques à la détection du mouvement. Je distingue donc par la suite la perception par les oiseaux d’une éolienne dont les pales sont statiques (ci-après « éolienne statique »), d’une éolienne dont les pales sont en mouvement (ci-après « éolienne en rotation »).

2. Perception visuelle d'une éolienne statique

La résolution spatiale

La capacité d'un oiseau à détecter une éolienne à une distance donnée dépend de sa résolution spatiale. La résolution spatiale est une métrique qui reflète la capacité de l'œil à résoudre des détails spatiaux. Cette métrique est souvent exprimée en cycles par degrés (cyc.deg^{-1}), ce qui permet une comparaison des mesures en s'affranchissant des distances et des dimensions (Fig. 8).

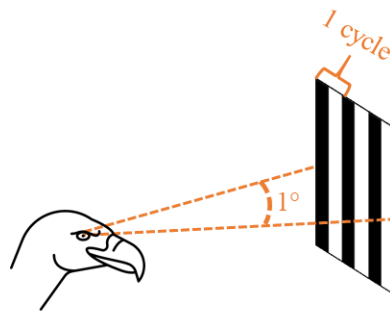


Figure 8. Représentation graphique d'une résolution spatiale de 3 cyc.deg^{-1} . L'oiseau est capable de distinguer trois structures identiques régulièrement espacées (cycles, composés de deux barres, une noire et une blanche) remplissant un degré d'angle visuel.

La résolution spatiale peut être évaluée via plusieurs méthodes, qui se placent soit au niveau anatomique (*e.g.* topographie des photorécepteurs rétiniens ; Coimbra et al., 2015), soit au niveau du système nerveux (*e.g.* pattern-électrorétinogramme (PERG) ; Gaffney et Hodos, 2003), soit au niveau comportemental (*e.g.* conditionnement opérant ; Donner, 1951).

BOÎTE 4 : MÉTHODES D'ÉTUDE DES CAPACITÉS VISUELLES

La topographie des photorécepteurs rétiniens

Principe : Étude de la répartition des photorécepteurs à la surface de la rétine de l'œil.

Avantages et inconvénients :

- Ne nécessite pas d'apprentissage de la part de l'oiseau (étude rapide) ;
- Méthode invasive, nécessitant une anesthésie (optique adaptative) ou une énucléation (densité maximale des cellules ganglionnaires/photorécepteurs) ;
- Évalue la structure de la rétine, ne prend pas en compte les capacités des différentes structures de l'œil impliquées dans la vision, ni tout le processus d'intégration et de traitement de l'information par le cerveau, donc ne permet pas de déterminer comment l'information visuelle est *perçue* par l'oiseau.

Le pattern-électrorétinogramme (PERG)

Principe : Étude du fonctionnement des cellules ganglionnaires de l'œil en réponse à une stimulation lumineuse.

Avantages et inconvénients :

- Ne nécessite pas d'apprentissage de la part de l'oiseau (étude rapide) ;
- Méthode invasive, nécessitant une anesthésie ;
- Mesure la réponse de la rétine, ne prend pas en compte tout le processus d'intégration et de traitement de l'information par le cerveau, donc ne permet pas de déterminer comment l'information visuelle est *perçue* par l'oiseau ;
- La réponse de l'œil seul est évaluée, ce qui peut donner un résultat différent d'une mesure binoculaire (Hodos et al., 2002).

Le conditionnement opérant

Principe : Cette méthode consiste à apprendre une tâche à l'oiseau via la répétition d'essais au cours desquels les erreurs peuvent être réprimées (renforcement négatif) et/ou les succès récompensés (renforcement positif). Une fois que l'oiseau a assimilé la tâche à réaliser, l'expérimentateur modifie la tâche ou l'environnement et évalue la réponse de l'oiseau (Fig. 9).

Avantages et inconvénients :

- Permet de déterminer ce qui est *perçu* par l'oiseau ;
- Nécessite plusieurs semaines, voire plusieurs mois d'apprentissage ;
- Nécessite des espèces facilement manipulables ;
- Nécessite de contrôler au maximum l'environnement afin de limiter les biais ;
- Le comportement de l'oiseau peut varier selon la motivation de celui-ci au moment de l'essai.

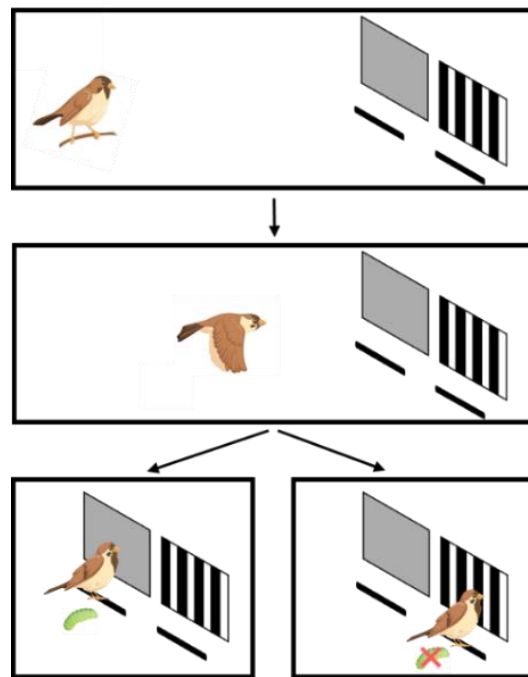


Figure 9. Conditionnement opérant ayant pour objectif de déterminer la résolution spatiale de l'oiseau. Dans cet exemple, le renforcement positif est employé : l'oiseau apprend à discriminer un écran avec des bandes noires et blanches d'un écran gris. Il est récompensé lorsqu'il se perche à côté de l'écran gris (stimulus positif), mais pas lorsqu'il se perche à côté de l'écran noir et blanc (stimulus négatif). Une fois la tâche apprise, la largeur (et le nombre) de bandes est modifié afin de déterminer le seuil minimum de largeur des bandes à partir duquel l'oiseau n'est plus capable de faire la distinction entre l'écran gris et l'écran avec les alternances de barres noires et blanches. Tant que l'oiseau sera capable de faire la différence entre les deux écrans, il se perchera du côté du stimulus positif. Lorsque la taille des bandes sera trop faible pour la résolution de son œil, l'oiseau percevra un écran gris et fera alors un choix aléatoire entre les deux écrans. Le seuil entre ces deux situations permettra de connaître la résolution spatiale maximum de l'oiseau.

La résolution spatiale évaluée à l'aide du conditionnement opérant peut donner des résultats variables pour une même espèce selon la procédure expérimentale. La résolution spatiale du Crécerelle d'Amérique (*Falco sparverius*) a été mesurée à plusieurs reprises : Hirsch (1982) rapporte une résolution spatiale de 40 cyc.deg⁻¹, mesurée via du conditionnement opérant, tandis que Gaffney et Hodos (2003) rapportent une résolution spatiale de 29 cyc.deg⁻¹, mesurée avec du PERG. Étant donné que la résolution spatiale en région binoculaire mesurée avec du conditionnement opérant serait supérieure de 37 % à la résolution spatiale en région monoculaire mesurée avec du PERG (Hodos et al., 2002), nous pouvons approximer la mesure de Gaffney et Hodos (2003) à une résolution spatiale en région binoculaire de 46 cyc.deg⁻¹. La variation de résolution spatiale mesurée pour une même espèce peut aussi être expliquée par la luminosité, car la résolution spatiale diminue conjointement avec la luminance du stimulus (Reymond, 1987). Ainsi, la résolution spatiale de l'Aigle d'Australie (*Aquila audax*) est divisée par 2,4 lorsque la luminance décroît de 2000 cd.m⁻² à 2 cd.m⁻² (Reymond, 1987). Enfin, les mesures obtenues, souvent sur un faible nombre d'individus, peuvent aussi refléter une variation inter-individuelle au sein de chaque espèce (Potier et al., 2016).

Les méthodes comportementales montrent une grande variation de la résolution spatiale des oiseaux selon l'espèce. Parmi les espèces pour lesquelles la résolution spatiale a été évaluée via du comportement, la résolution spatiale du Rouge-gorge familier (*Erithacus rubecula*) est une des plus faibles (6 cyc.deg⁻¹ à une luminance de 20 cd.m⁻² ; Donner, 1951) et celle de l'Aigle d'Australie la plus élevée (138 cyc.deg⁻¹ à une luminance de 2000 cd.m⁻², 115 cyc.deg⁻¹ à 20 cd.m⁻² ; Reymond, 1985). En pleine journée, les espèces ayant une faible résolution spatiale pourraient avoir des difficultés à distinguer les éoliennes à grandes distances. Ce problème pourrait être généralisé à toutes les espèces lorsque la luminosité est faible, notamment la nuit. Si l'oiseau ne détecte pas l'éolienne à une distance suffisamment grande pour lui permettre de changer de trajectoire, il risque de rentrer en collision. Dans le cas où la résolution spatiale de l'oiseau lui permet théoriquement de détecter l'éolienne à temps, d'autres paramètres visuels peuvent jouer un rôle dans la détection de l'éolienne.

Sensibilité spectrale

La capacité d'un oiseau à dissocier une éolienne de son arrière-plan dépend en partie de sa sensibilité spectrale et de sa capacité à subdiviser ce spectre en sections discrètes, lui permettant de discriminer deux couleurs relativement proches (Fig. 10).

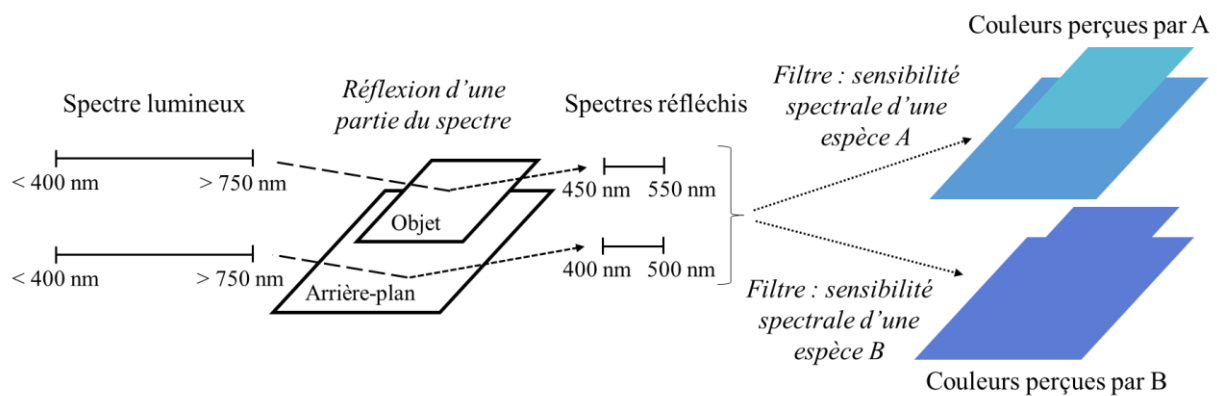


Figure 10. Couleurs perçues par deux espèces distinctes d'un objet et de son arrière-plan. Les couleurs perçues dépendent de la source lumineuse, des propriétés de réflexion de l'objet et de son arrière-plan, ainsi que de la sensibilité spectrale de l'espèce. Dans cet exemple, l'espèce A parvient à distinguer l'objet de l'arrière-plan alors que l'espèce B en est incapable.

La sensibilité spectrale de chaque espèce d'oiseau dépend des photorécepteurs qu'elle possède (Fig. 11). Les photorécepteurs sont des cellules de la rétine spécialisées dans la réception de la lumière. Il en existe deux types : les cônes (simple ou double) et les bâtonnets. L'énergie lumineuse est absorbée par des photopigments contenus dans les photorécepteurs. Parmi les espèces d'oiseaux diurnes étudiées, les cônes contiennent plusieurs types de photopigments, tandis que les bâtonnets n'en contiennent qu'un seul type. Ce sont donc les cônes qui permettent à l'œil d'être sensible aux couleurs. Les bâtonnets étant plus sensibles aux faibles luminosités et les cônes étant plus performant à forte luminosité, les couleurs sont ternies lorsque la luminosité est faible (Lind et al., 2014).

Chaque photorécepteur est sensible à une gamme de longueurs d'ondes précise. Cependant, connaître les types de photorécepteurs contenus dans la rétine de l'œil d'une espèce ne suffit pas à déterminer sa sensibilité spectrale. Chez les oiseaux, les cônes contiennent une gouttelette lipidique riche en pigments. Ces pigments colorent les gouttelettes lipidiques, mais ne sont pas photosensibles. Les gouttelettes lipidiques filtrent les longueurs d'ondes, ce qui affine le spectre reçu par les cônes et décale la position du pic de sensibilité (Fig. 11 ; Hart et Vorobyev, 2005). Enfin, le milieu oculaire peut aussi filtrer certaines longueurs d'ondes (Fig. 11 ; Moore et al., 2012).

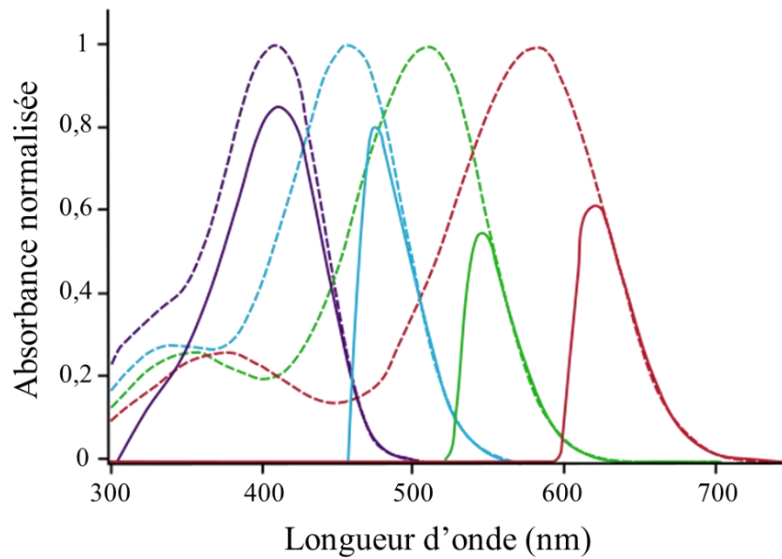


Figure 11. Sensibilité maximale des quatre types de photorécepteurs des cônes simples de la rétine des Bernaches du Canada (*Branta canadensis*). Les lignes en pointillés correspondent aux courbes de sensibilité des pigments visuels dans le segment externe de chaque type de photorécepteurs. Les lignes pleines correspondent aux courbes de sensibilité de chaque photorécepteur, incluant les effets « filtre » du milieu oculaire et des gouttelettes lipidiques sur la sensibilité des pigments visuels. Adaptée depuis Moore et al. (2012).

Bien que les oiseaux diurnes étudiés jusqu'à présent aient une sensibilité spectrale assez étendue, notamment vers les faibles longueurs d'ondes, tous ne sont pas capables de discerner visuellement les ultraviolets (UV) et aucun ne semble capable de percevoir visuellement les infrarouges (longueurs d'ondes > 780 nm ; revu dans Land et Nilsson, 2012). Parmi les espèces étudiées jusqu'à présent (2023), la capacité à distinguer les UV se retrouve seulement chez des Charadriiformes, Struthioniformes, Psittaciformes et Passeriformes-Oscines (à l'exception des Corvidés ; revue dans Martin, 2017).

La sensibilité spectrale a sûrement un impact sur la détection des éoliennes statiques par les oiseaux. Cependant, le manque de données, la diversité de sensibilité selon les espèces et la multitude de couleurs possibles des arrière-plans des éoliennes rend difficile toute estimation du rôle de la sensibilité spectrale dans les collisions avec les éoliennes statiques. Des solutions spectrales pourraient être envisagées si elles sont ciblées sur une ou deux espèces et sur des sites précis de centrales éoliennes.

Sensibilité aux contrastes achromatiques

Lorsqu'une éolienne statique est située dans le champ de vision de l'oiseau, celui-ci pourrait avoir du mal à la distinguer en raison d'un contraste entre l'éolienne et son arrière-plan trop faible pour être perçu. Il existe deux types de contrastes, achromatique (nuances de

luminance) et chromatique (nuances spectrales). Dans ce manuscrit, le terme « contraste » désigne par la suite le contraste achromatique. Le contraste est défini comme une différence de luminance (intensité du flux de lumière émis ou réfléchi dans une direction donnée) entre deux objets ou un objet et son arrière-plan. Il est généralement exprimé sous la forme du contraste de Michelson (C) :

$$C = \frac{L_{max} - L_{min}}{L_{max} + L_{min}}$$

L_{max} et L_{min} correspondent aux luminances maximum et minimum respectivement. Par conséquent, C varie entre 0 (pas de contraste) et 1 (blanc vs noir ; contraste maximum).

Le contraste permet la perception des ombres et des perspectives (O'Shea et al., 1994), ce qui en fait un paramètre essentiel à l'estimation des distances. Le contraste entre l'éolienne et son arrière-plan a donc certainement un rôle important dans la détection des éoliennes statiques par les oiseaux.

La sensibilité aux contrastes étant une capacité ancestrale (*i.e.* conservée au long de l'évolution ; Knudsen, 2020), tous les oiseaux sont capables de discerner un contraste de Michelson égal à 1. Cependant, chaque espèce possède un seuil critique de contraste en dessous duquel l'oiseau n'est plus capable de discerner une différence de luminance. Ce seuil dépend de la luminosité, de la taille de l'objet observé et de sa distance à l'observateur (Reymond et Wolfe, 1981). Par conséquent, la sensibilité aux contrastes des oiseaux est souvent représentée par une courbe, appelée Fonction de Sensibilité aux Contrastes (« *Contrast Sensitivity Function* » ; CSF), tracée selon la fréquence spatiale (« *Spatial Frequency* » ; SF, exprimée en cycles par degrés) et l'inverse du contraste de Michelson (Fig. 12). La plus haute SF perçue (intersection de droite, entre la CSF et l'axe des abscises) correspond à la résolution spatiale maximum de l'espèce (à une luminosité donnée).

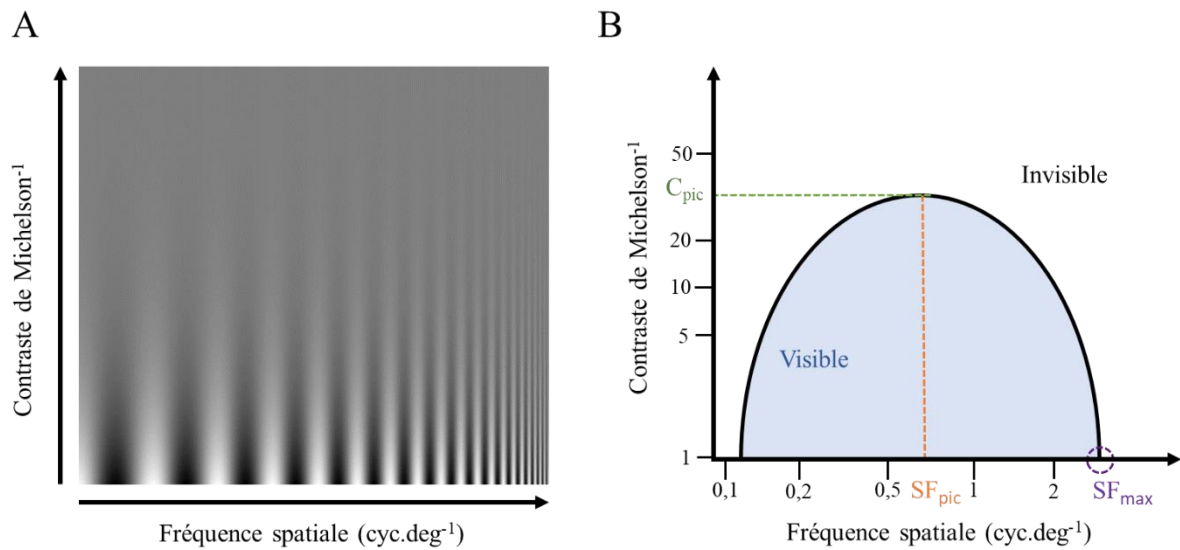


Figure 12. (A) Représentation d'un réseau de bandes alternées deux à deux, dont la largeur varie en abscisse et le contraste en ordonnée. (B) Exemple de fonction de sensibilité aux contrastes achromatiques, avec le pic de sensibilité aux contrastes C_{pic} , la fréquence spatiale correspondante SF_{pic} et la fréquence spatiale la plus élevée perçue SF_{max} .

Tout comme pour la résolution spatiale, les sensibilités aux contrastes déterminées à l'aide de méthodes d'études différentes ne sont pas totalement comparables. On observe les mêmes biais et différences de résultats que pour la résolution spatiale lorsque la sensibilité aux contrastes des oiseaux est évaluée via du PERG ou du conditionnement opérant. Ainsi, la sensibilité aux contrastes des Pigeons carnaux domestiques évaluée avec du PERG est sous-estimée de 54 % par rapport à une méthode reposant sur du conditionnement opérant (Hodos et al., 2002).

Parmi les espèces étudiées via du conditionnement opérant, on observe une grande variabilité de la sensibilité aux contrastes (Hirsch, 1982 ; Lind et Kelber, 2011 ; Lind et al., 2012 ; Haller et al., 2014 ; Potier et al., 2018b). Le pic de sensibilité aux contrastes (*i.e.* contraste le plus faible perçu, exprimé en contraste de Michelson⁻¹) varie de 7 pour la Perruche de Bourke (*Neopsephotus bourkii* ; Lind et al., 2012) à 31 pour le Crécerelle d'Amérique (Hirsch, 1982). Ce pic est 7 à 30 fois inférieur à celui de l'Homme (Campbell et Maffei, 1970). Or, les éoliennes sont actuellement conçues de manière à être le moins visible possible par l'Homme, donc avec un contraste faible avec l'environnement, variable en fonction des conditions météorologiques. Bien que les éoliennes soient de très grandes structures, on peut supposer que le contraste entre les éoliennes et leur arrière-plan est parfois trop faible pour permettre une bonne visibilité des éoliennes par les oiseaux.

3. Perception visuelle d'une éolienne en rotation

Détection des pales en rotation

Le mouvement est souvent considéré comme une aide à la détection d'un objet, car le mouvement augmenterait l'attention de l'individu vers l'objet (Washburn, 1993). Ce phénomène, appelé effet du stimulus de mouvement (SME), a par exemple été vérifié à plusieurs reprises chez les primates (Washburn, 1993 ; Washburn et Putney, 1998). On peut supposer que le mouvement des pales augmente l'attention des oiseaux vers les éoliennes, facilitant leur détection. Cependant, à ma connaissance, il existe une seule étude du SME chez les oiseaux, montrant que cet effet n'a pas lieu chez les Pigeons (*Columba livia* ; Daniel et Katz, 2016). À l'inverse, la stationnarité semble faciliter la détection d'un objet par les Pigeons (SME négatif ; Daniel et Katz, 2016). Le mouvement des pales pourrait donc rendre la perception de l'éolienne encore plus complexe pour les Pigeons. Toutefois, les Pigeons sont principalement granivores, ce qui signifie qu'ils recherchent des sources de nourriture immobiles. En revanche, les espèces aviaires prédatrices sont à la recherche de proies mobiles, ce qui les rend potentiellement plus sensibles aux mouvements (Sarno et Gubanich, 1995). Un SME positif pourrait être effectif chez certaines espèces d'oiseaux, notamment chez les espèces chassant des proies mobiles.

Lorsque les pales se situent dans le champ de vision de l'oiseau, la détection des pales en mouvement par l'oiseau dépend du pouvoir de résolution temporelle de l'œil. L'œil intègre de manière périodique les rayons lumineux projetés sur la rétine (Krauskopf et Mollon, 1971). L'information est ensuite traitée par le système nerveux de manière que le mouvement de l'objet observé semble continu (Krauskopf et Mollon, 1971). Une période correspond à la persistance de l'image sur la rétine (résolution temporelle de l'œil). Il s'agit du temps nécessaire à l'œil pour pouvoir traiter de nouveaux rayons lumineux. Ainsi, un individu qui observe une lumière émettant des flashes successifs avec un intervalle de temps inférieur à son temps de persistance visuelle aura l'impression de voir un flux lumineux continu. En revanche, lorsque l'intervalle entre les flashes est supérieur au temps de la persistance visuelle, le flux lui paraîtra discontinu. La fréquence limite des flashes à partir de laquelle le flux semble continu s'appelle la Fréquence Critique de Fusion (« *Critical Fusion Frequency* » ; CFF). La CFF peut être évaluée à l'aide de méthodes électrophysiologiques (Lisney et al., 2012) ou comportementales (Crozier et Wolf, 1940 ; Boström et al., 2017) et varie selon la luminance (Crozier et Wolf, 1940 ; Lisney et al., 2012 ; Boström et al., 2017). Cette capacité a été évaluée pour moins de vingt espèces d'oiseaux

diurnes (revue par Lafitte et al., 2022). On peut cependant observer une grande variabilité des CFF maximum, allant de 55 Hz à une luminance de 349 cd.m⁻² pour les Diamants mandarins (*Taeniopygia guttata* ; Crozier et Wolf, 1940) à 146 Hz à 1500 cd.m⁻² pour le Gobemouche noir (*Ficedula hypoleuca* ; Boström et al., 2016). Une CFF élevée signifie que l'œil est capable de distinguer des changements d'images rapides, ce qui peut réduire le flou de mouvement (décrit par Pääkkönen et Morgan, 1994) lié à un objet en déplacement à grande vitesse. Ainsi, le seuil de vitesse de rotation des pales auquel un flou de mouvement apparaît pourrait en partie dépendre de la CFF. Ce seuil de vitesse serait plus bas pour les espèces ayant une faible CFF et quand la luminosité est faible ou très élevée. Or, une perception floue des pales pourrait mener l'oiseau à potentiellement prendre le risque de traverser la zone du rotor.

Hormis le flou de mouvement, des pales ayant une vitesse de rotation élevée sont aussi potentiellement plus difficiles à distinguer pour un oiseau que des pales à rotation lente du fait de la diminution de la résolution spatiale conjointe au mouvement rotatif. Il a été montré chez l'Homme que la résolution spatiale évaluée à l'aide d'un objet en rotation diminue avec la vitesse de rotation (Ludvigh, 1949). McIsaac (2001) a fait le même constat chez des Crécerelles d'Amérique. La distance nécessaire pour qu'une espèce donnée puisse distinguer des pales en rotation serait donc largement inférieure à celle nécessaire à la détection des pales statiques. Cette distance est probablement inversement proportionnelle à la vitesse de rotation.

Le mouvement a aussi un impact sur la sensibilité aux contrastes. La sensibilité aux contrastes des oiseaux peut être évaluée via du PERG ou du conditionnement opérant avec un stimulus fixe, mais également avec des stimuli en mouvement. À l'inverse de la résolution spatiale, Haller et al. (2014) ont montré que la sensibilité au contraste achromatique des Perruches ondulées est meilleure lorsque le stimulus défile horizontalement que lorsqu'il est à l'arrêt (17 et 14 respectivement, exprimé en contraste de Michelson⁻¹). Une troisième méthode utilisant du mouvement permet d'évaluer la sensibilité aux contrastes des oiseaux. Cette méthode repose sur le réflexe optocolique (OCR, comportement involontaire). Dans les conditions expérimentales utilisant l'OCR le stimulus s'apparente à un défilement du paysage autour de l'oiseau, et non à un objet en mouvement.

BOÎTE 5 : UTILISATION DU RÉFLEXE OPTOCOLIQUE POUR L'ÉTUDE DE CAPACITÉS VISUELLES

Définition : Réflexe qui tend à faire suivre du regard un paysage défilant afin de stabiliser l'image sur la rétine (Wagner et al., 2021). Ce réflexe est caractérisé par une phase lente pendant laquelle le sujet suit le mouvement, et une saccade de retour rapide (Wagner et al., 2021). Le nom attribué à ce réflexe dépend de la capacité de mouvement oculaire de l'animal. Ce réflexe peut s'exprimer (i) par un mouvement oculaire alors que la tête de l'animal reste fixe (réflexe optocinétique, OKR ; cas par exemple des primates), (ii) par de larges mouvements de tête (réflexe optocolique, OCR ; cas de la plupart des espèces d'oiseaux), ou (iii) par de petits mouvements de la tête et/ou du corps (réflexe optomoteur, OMR, cas par exemple des poissons) (Kretschmer et al., 2017).

Étude de capacités visuelles avec l'OCR : Les méthodes utilisant l'OCR consistent à placer l'oiseau dans un cylindre, face à un grand écran ou au centre d'un arc de cercle d'écrans, sur lesquels un stimulus visuel défile horizontalement à une vitesse angulaire donnée (exprimée en degrés par seconde). Si l'oiseau détecte le stimulus, un OCR sera visible par l'expérimentateur.

Avantages et inconvénients :

- Pas d'apprentissage (méthode rapide) ;
- Possibles biais dû à l'environnement, nécessite un environnement entièrement contrôlé.

La sensibilité aux contrastes des oiseaux ne serait pas uniquement dépendante de la stationnarité vs mouvement. Leur sensibilité aux contrastes pourrait aussi dépendre du type de mouvement observé. Campbell et Maffei (1981) ont évalué la sensibilité aux contrastes de l'Homme à l'aide de points noirs sur un disque blanc, stationnaire ou en rotation. La sensibilité aux contrastes des sujets testés est plus élevée lorsque le disque est immobile que lorsqu'il est en rotation (Fig. 13). De plus, leur sensibilité aux contrastes diminue conjointement avec la diminution de la vitesse (Fig. 13). Cependant, contrairement aux oiseaux, la sensibilité aux contrastes de l'Homme n'est pas améliorée par un mouvement horizontal, mais elle n'est pas non plus diminuée (Burr et Ross, 1982).

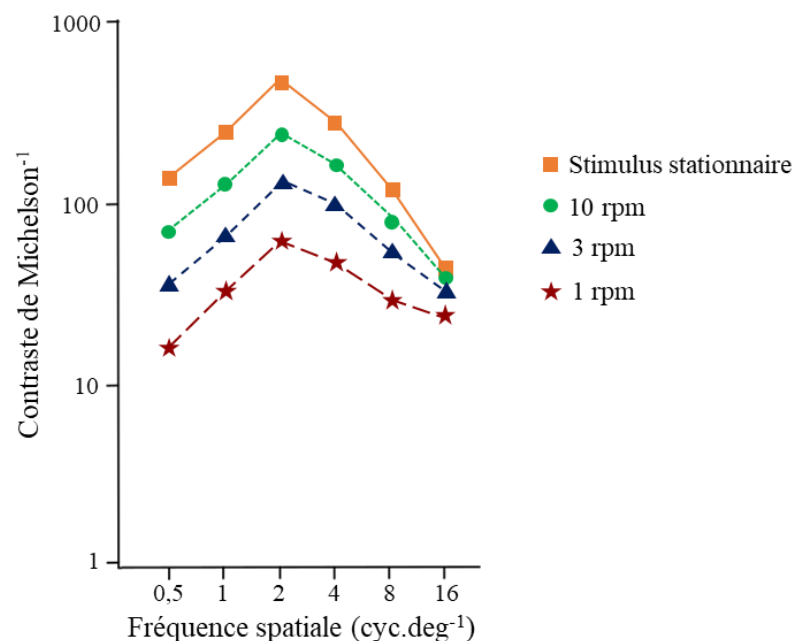


Figure 13. Sensibilité aux contrastes de l'Homme selon la fréquence spatiale, évaluée à l'aide d'un stimulus stationnaire (ligne pleine) ou en rotation (lignes en pointillés) à 1, 3 et 10 rpm. Adaptée depuis Campbell et Maffei (1981).

Si la sensibilité aux contrastes des oiseaux diminue aussi avec le mouvement rotatif, le contraste minimum requis pour qu'ils puissent percevoir une éolienne en rotation serait supérieur à celui requis pour percevoir une éolienne stationnaire. Dans ce cas, une éolienne à l'arrêt, initialement perceptible par un oiseau, mais possédant un faible contraste avec son arrière-plan, deviendrait invisible en rotation, principalement aux faibles vitesses. Cependant, à faible distance des éoliennes, les oiseaux pourraient ne plus percevoir les pales comme un objet en rotation mais comme des objets en translations (*e.g.* horizontale ou verticale) passant régulièrement dans leur champ de vision. Dans ce cas, la situation serait inverse : un contraste entre les pales et leur arrière-plan trop faible pour être perçu quand les pales sont stationnaires, pourrait devenir suffisant quand les pales sont en mouvement (Haller et al., 2014).

Perception de la vitesse de rotation

La capacité à distinguer une éolienne en rotation n'implique pas forcément que la vitesse de rotation perçue (vitesse relative) corresponde à la vitesse réelle (vitesse absolue). La perception visuelle du mouvement est complexe, notamment à cause du « problème d'ouverture » (« *aperture problem* » ; Adelson et Movshon, 1982). La perception du mouvement global d'un objet dépend de la sommation des signaux de mouvements locaux (Fig. 14 ; Adelson et Movshon, 1982). Cependant, la direction du mouvement global de l'objet (Fig. 14. A, D) ne correspond pas toujours à la direction des signaux de mouvements locaux (Fig. 14. B, C, E, F). Le problème d'ouverture apparaît ainsi lorsque l'orientation de l'objet ne coïncide pas avec la direction du mouvement, ou lorsque les signaux de mouvements locaux de chaque partie de l'objet ne correspondent pas au mouvement global de l'objet (Fig. 14 ; Adelson et Movshon, 1982). Lorsqu'il y a un problème d'ouverture, l'observateur peut avoir du mal à estimer correctement la direction globale de l'objet et sa vitesse (Adelson et Movshon, 1982 ; Caplovitz et Tse, 2007). Cela peut être le cas des éoliennes, pour lesquelles seule une partie du mouvement global d'un disque en rotation est visible, surtout lorsque l'observateur est proche des pales (*e.g.* une ou deux pales seulement dans le champ de vision ; Fig. 14. E, F). Estimer la vitesse de rotation d'une éolienne s'apparente alors à estimer la vitesse de rotation d'un disque avec peu de repères visuels (trois pales), ou avec pour seul indice une pale en translation (Fig. 14. E, F). Or, pour l'Homme, Caplovitz et Tse (2007) ont montré que la vitesse perçue d'un objet en rotation avec peu de repères visuels sur le contour est plus faible que celle d'un objet avec une densité plus importante de repères visuels sur le contour. Les oiseaux semblent aussi soumis à ce problème d'ouverture (Martinoya et Delius, 1990). La détection du mouvement par les pigeons serait basée en partie sur des signaux locaux du mouvement (Martinoya et Delius, 1990 ; Bischof et al., 1999), mais leur capacité à détecter un mouvement cohérent serait bien inférieure à celle de l'Homme (Bischof et al., 1999).

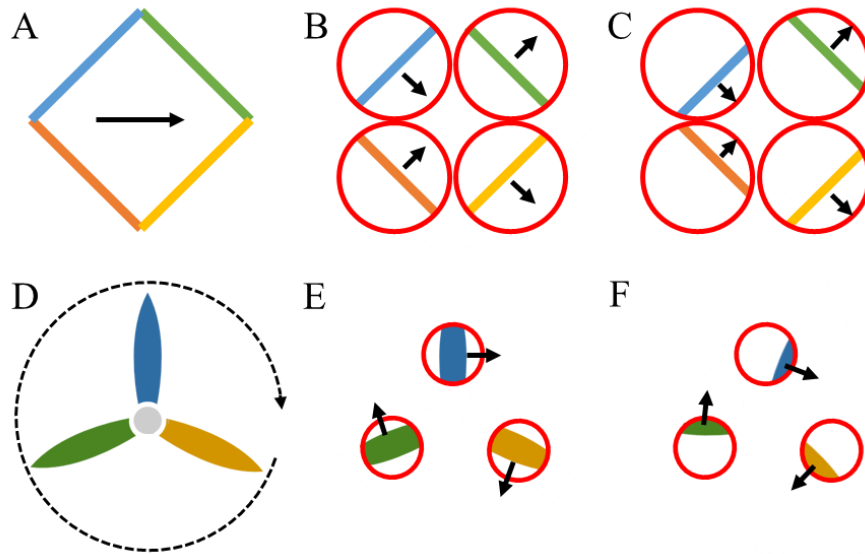


Figure 14. Illustration du problème d'ouverture pour un losange en translation horizontale (A, B, C) et une éolienne en rotation (D, E, F) à un instant t (A, B, D, E) et $t + 1$ (C, F). La perception du mouvement global d'un objet (A, D) dépend des signaux locaux du mouvement (B, C, E, F).

Plusieurs études ont permis d'améliorer nos connaissances sur la perception du mouvement rotatoire par les Pigeons (Koban et Cook, 2009). Les Pigeons sont par exemple capables d'apprendre à discriminer une rotation horaire d'une rotation anti-horaire, avec plus de facilité lorsque la vitesse de rotation augmente (Koban et Cook, 2009). Les Pigeons peuvent dissocier une vitesse de rotation rapide d'une vitesse de rotation lente (Cook et al., 2011), même si cette tâche s'avère difficile (Lazareva et Share, 2017). Il semble cependant que les Pigeons aient des difficultés à discriminer des objets en rotation lorsqu'une partie de l'objet est cachée (Koban et Cook, 2009). De plus, bien que les Pigeons seraient capables d'apprendre à discriminer des objets en rotation, ils semblent avoir des difficultés à transférer cette tâche à de nouveaux objets (Koban et Cook, 2009). Les auteurs émettent l'hypothèse que dans leur expérience, les Pigeons auraient appris à répondre à différentes séquences d'images dérivées du mouvement de l'objet, et non à reconnaître le mouvement rotatif. Il n'existe à ma connaissance aucune étude sur les oiseaux qui évalue la différence entre la vitesse de rotation relative (perçue) et la vitesse de rotation absolue (réelle) de l'objet. Cependant, il existe de nombreuses études sur l'Homme qui évaluent l'effet de différents paramètres sur la vitesse perçue, telle que la vitesse réelle, l'illuminance ou le contraste.

Chez l'Homme, le flou de mouvement lié à un objet en rotation à grande vitesse induit une augmentation de la vitesse perçue (Vaziri-Pashkam et Cavanagh, 2008). À faible vitesse, lorsque le temps de fixation de l'objet est long, la vitesse de l'objet semble diminuer, voir s'arrêter (Kohler et al., 2010), d'où l'utilisation du terme d'« évanouissement de mouvement »

(observé à plusieurs reprises ; *e.g.* Lichtenstein, 1963 ; Cohen, 1965 ; Campbell et Maffei, 1979, 1981 ; Hsie et Tse, 2007). Les oiseaux pourraient eux aussi sous-estimer la vitesse de rotation des pales lorsque qu'elles tournent lentement, ce qui pourrait mener les oiseaux à traverser la zone du rotor et risquer la collision. Cette situation serait encore plus à risque si l'effet de stationnarité apparente (évanouissement de mouvement) mentionnée ci-dessus est aussi valable pour les oiseaux. Dans ce cas, ils percevraient l'éolienne comme étant à l'arrêt lorsque les pales tournent lentement. Or, pour rappel, même à une vitesse de rotation faible de 3 rpm, l'extrémité des pales d'une éolienne de 100 m de diamètre ont une vitesse linéaire de 57 km.h⁻¹, potentiellement mortelle.

La perception par l'Homme de la vitesse de rotation d'un objet dépend aussi de la taille et de la forme de cet objet (Fig. 15 ; Blair et al., 2014). La rotation d'un objet de petite taille sera perçue comme plus lente que celle d'un objet de grande taille (Blair et al., 2014). La forme de l'objet impacte le degré de sous-estimation de la vitesse (Fig. 15 ; Blair et al., 2014). Si cet effet de la taille sur la vitesse perçue se vérifie aussi pour les oiseaux, cela impliquerait que la vitesse perçue des pales par les oiseaux évolue selon la distance entre l'oiseau et l'éolienne.

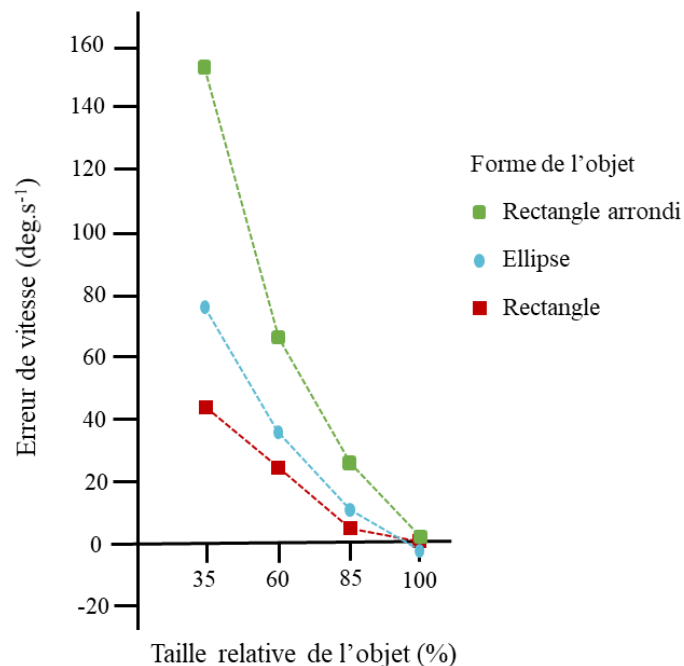


Figure 15. Différence de perception de la vitesse de rotation entre deux objets de même forme, mais de taille différente. Le sujet, placé face à deux objets de même forme A et B (ellipses, rectangle ou rectangle arrondi), devait ajuster visuellement la vitesse de B pour la faire coïncider avec la vitesse de A, tournant à 120 deg.s⁻¹. B faisait 35, 60, 85 ou 100 % de la taille de A (taille relative de l'objet). L'erreur de vitesse correspond à la différence de vitesse entre les deux objets A et B. Une erreur de vitesse supérieure à 0 indique une sous-estimation de la vitesse relative perçue de B par rapport à la vitesse absolue de A. Données issues de Blair et al. (2014).

L'illuminance et le temps d'exposition affectent également la vitesse perçue. Un individu observant pendant un certain temps un objet tournant à une vitesse de rotation supérieure à 15 rpm perçoit une vitesse plus rapide lorsque l'illuminance est faible que lorsque l'illuminance est élevée (Fig. 16 ; Vaziri-Pashkam et Cavanagh, 2008). Cette surestimation n'a pas lieu quand le temps d'observation est court (Vaziri-Pashkam et Cavanagh, 2008). Si cet effet se vérifie pour les oiseaux, alors la vitesse de rotation des pales sera perçue comme étant plus rapide lorsque la luminosité est faible. Cet effet pourrait s'avérer bénéfique, car une vitesse perçue comme étant élevée pourrait mener les oiseaux à éviter la zone du rotor si les pales sont perçues comme un danger.

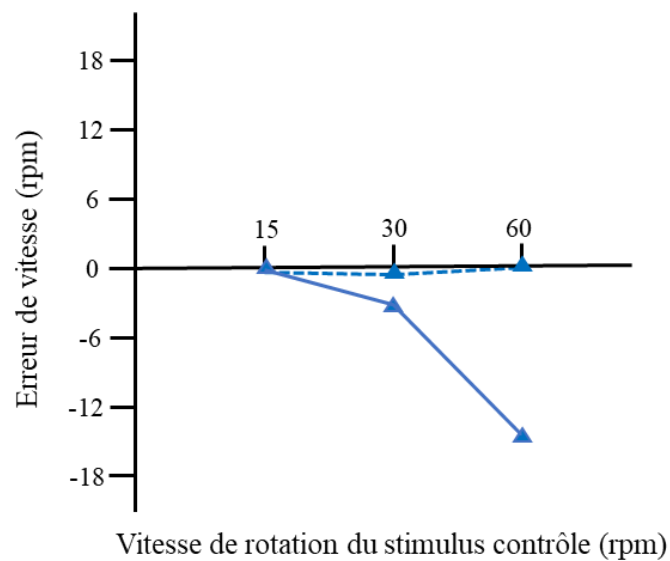


Figure 16. Différence de perception de la vitesse de rotation d'un disque selon l'illuminance et la vitesse de rotation. Face à deux disques A (stimulus contrôlé) et B (stimulus test) noirs avec des points blancs, les sujets devaient faire concorder visuellement la vitesse de rotation du disque B avec celle du disque A, sans être limité dans le temps. L'erreur de vitesse correspond à la différence de vitesse entre les deux disques (B – A). Une erreur de vitesse inférieure à 0 indique une surestimation de la vitesse relative perçue de B par rapport à la vitesse absolue de A. L'expérience a été réalisée avec la même illuminance pour les deux disques (courbe pointillée) et avec une illuminance plus faible pour B que pour A (courbe pleine). Adaptée depuis Vaziri-Pashkam et Cavanagh (2008).

La différence de couleur perçue entre l'objet et son arrière-plan (contraste chromatique) ne semble pas avoir d'impact sur la vitesse perçue d'un objet en mouvement (Farell, 1999). Cependant, la vitesse relative perçue est dépendante du contraste achromatique entre l'objet et son arrière-plan. Lorsque le contraste entre l'objet et son arrière-plan est faible, en dessous d'un certain seuil de contraste, la vitesse de rotation relative perçue est inférieure à la vitesse de rotation absolue de l'objet (Fig. 17 ; Blakemore et Snowden, 1999). Plus le contraste diminue, plus cet effet appelé « effet de Thompson » s'accroît (Fig. 17 ; Blakemore et Snowden, 1999 ; Owens et al., 2018).

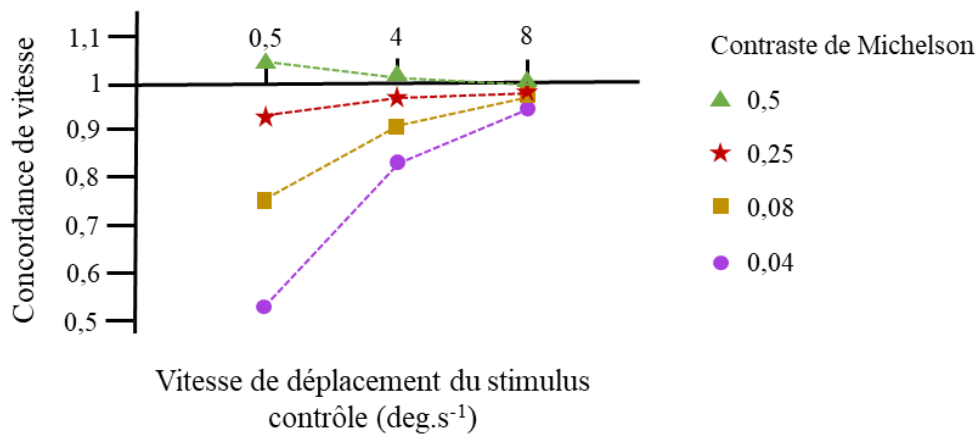


Figure 17. Différence de perception de la vitesse de translation d'un disque selon la vitesse de déplacement et le contraste entre le disque et son arrière-plan. Face à deux disques A (stimulus contrôle) et B (stimulus test) en mouvement, les sujets devaient faire concorder visuellement la vitesse de translation du disque B avec celle du disque A. L'expérience a été réalisée une première fois avec un contraste de 0,5 entre le disque A et son arrière-plan, et un contraste allant de 0,5 à 0,04 entre le disque B et son arrière-plan. L'expérience a été répétée une seconde fois avec un contraste équivalent entre A et B et leurs arrière-plan, variant de 0,5 à 0,04. La concordance de vitesse reflète la différence de vitesse perçue entre la première et la deuxième expérience (A-B). Une concordance inférieure à 1 indique une sous-estimation de la vitesse du disque B par rapport à celle du disque A. Les valeurs indiquées correspondent aux moyennes obtenues pour trois individus. Données issues de Blakemore et Snowden (1999).

Les oiseaux pourraient, eux aussi, sous-estimer la vitesse de rotation des pales lorsque le contraste entre les pales et leur arrière-plan est faible, et donc prendre le risque de traverser la zone du rotor.

Finalement, la manière dont un objet en mouvement est visuellement perçu par les oiseaux, et l'évaluation de sa vitesse, dépendent certainement de nombreux facteurs, tels que la taille de l'objet, sa forme, sa vitesse, son contraste avec son arrière-plan, etc. Malheureusement, la majeure partie de nos connaissances sur la perception des objets en mouvement provient d'études réalisées sur l'Homme, nous conduisant à formuler des hypothèses quant à la façon dont les oiseaux perçoivent les éoliennes et la vitesse des pales lorsqu'elles sont en rotation.

III. Enjeux et objectifs

Ce présent travail se place ainsi dans un contexte éolien, où il devient urgent de trouver des solutions face au nombre croissant d'éoliennes, et donc de collisions aviaires potentielles. Jusqu'à présent, les solutions proposées reposent sur la perception humaine des éoliennes et visent simplement à ralentir ou arrêter les éoliennes. Il est de ce fait supposé que seules les hautes vitesses de rotation sont accidentogènes. Pourtant, les études sur le sujet, bien que peu nombreuses, montrent que ralentir les éoliennes ou les arrêter ne réduit pas systématiquement, ni totalement, le nombre de collisions (Smallwood et Bell, 2020).

À la lumière des connaissances disponibles sur (i) les capacités visuelles des oiseaux, (ii) les paramètres environnementaux et intrinsèques aux éoliennes pouvant les impacter et (iii) les cas de mortalité par collision observés, nous pouvons supposer qu'une partie des collisions aviaires avec les éoliennes serait dû à une mauvaise perception des éoliennes par les oiseaux³.

Comprendre les capacités de perception dans le but de modifier l'apparence des éoliennes de manière à améliorer leur perception par les oiseaux permettrait de réduire la mortalité aviaire au niveau des centrales éoliennes.

Dans cet objectif, Hodos (2002) a testé l'effet de différents motifs (Fig. 18) « anti-effet de flou de mouvement » sur l'activité de certains neurones impliqués dans la vision des Crécerelles d'Amérique. Ces motifs, dessinés sur des éoliennes miniatures, lui ont permis de définir lequel serait le mieux perçu par ces oiseaux (Fig. 18).

³ Pour rappel, dans ce manuscrit une « mauvaise perception » des éoliennes est définie comme une perception des éoliennes qui ne permette pas à l'individu de les détecter, de percevoir le danger et décider de les éviter.

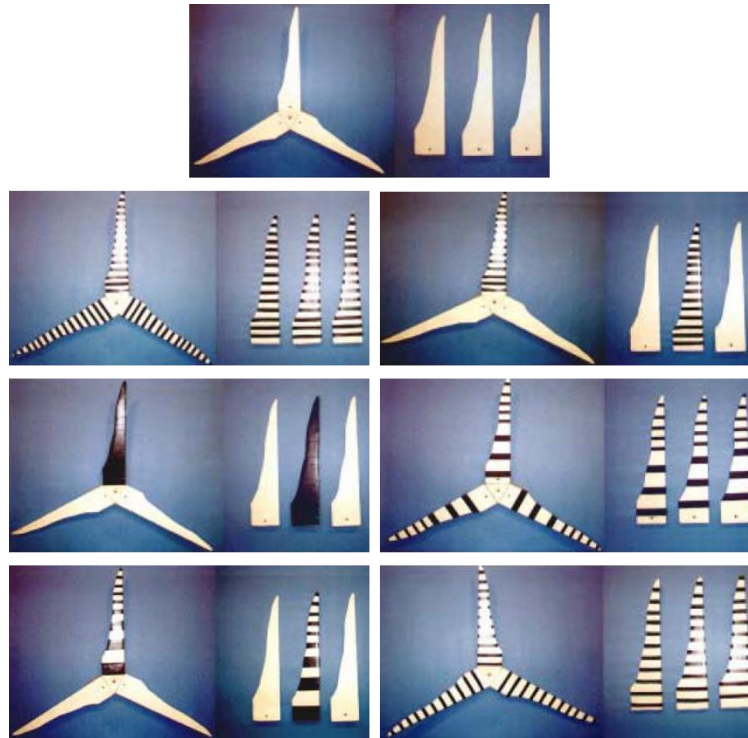


Figure 18. Motifs utilisés par Hodos (2002) pour déterminer si certains motifs permettraient une diminution du flou de mouvement chez le Crécerelle d'Amérique.

Dans ce rapport, Hodos (2002) conclut que peindre une pale en noir pourrait diminuer l'effet de flou de mouvement, permettant ainsi une meilleure perception des éoliennes par les Crécerelles d'Amérique. Cette étude, ainsi que celle de McIsaac (2001), sont pionnières dans le domaine de la perception des éoliennes par les oiseaux, proposant des solutions de réduction de mortalité basées sur les capacités visuelles des oiseaux. L'étude de Hodos (2002) soulève aussi de nouvelles questions. Hodos (2002) a utilisé la méthode du PERG pour évaluer l'effet du flou du mouvement. Par conséquent, il suppose qu'une inactivité nerveuse traduit un effet de flou de mouvement. Il n'est pas certain qu'une étude similaire basée sur du comportement, évaluant la façon dont les pales sont effectivement *perçues* par les oiseaux, donne les mêmes résultats. Le PERG pourrait aussi, tout comme pour la sensibilité aux contrastes (Hodos et al., 2002), sous-estimer le seuil à partir duquel les oiseaux perçoivent un flou de mouvement. Enfin, Hodos (2002) a évalué la perception par les oiseaux des grandes vitesses de rotation, mais les faibles vitesses de rotation et l'arrêt des éoliennes sont également accidentogènes.

L'objectif de cette thèse de doctorat est d'étudier (i) comment les oiseaux perçoivent visuellement les éoliennes et (ii) quel impact a cette perception sur leur décision de traverser la zone du rotor, afin de (iii) proposer des leviers qui permettraient de réduire les collisions aviaires avec les éoliennes.

La manière dont les oiseaux perçoivent les éoliennes dépend de multiples facteurs sensoriels, mais aussi environnementaux. Cependant, dans l'objectif d'améliorer la perception des éoliennes par l'ensemble des oiseaux, en optimisant notamment la distance de détection des mâts et des pales, certaines capacités visuelles semblent plus pertinentes que d'autres à étudier. Par exemple, les contrastes achromatiques sont détectables à plus grande distance que les contrastes chromatiques. De plus, comme décrit précédemment, les solutions spectrales sont espèces dépendantes, tandis que les solutions basées sur le contraste achromatique peuvent être appliquées à toutes les espèces d'oiseaux.

La résolution spatiale des oiseaux est probablement déterminante pour une détection à distance des éoliennes. Toutefois, les éoliennes sont déjà des structures de grande taille, et augmenter la taille des éoliennes pourrait poser des problèmes techniques de construction. De plus, une augmentation de la hauteur des masts augmente aussi le nombre de collisions (Loss et al., 2013).

De même, bien que la résolution temporelle des oiseaux ait certainement un impact sur leur perception des éoliennes, pour garder une bonne rentabilité de la production d'énergie (vent supérieur à 5 m.s^{-1} ; Fan et Zhu, 2019) il semble impossible de réduire la vitesse de rotation des éoliennes dans le but d'éviter un flou de mouvement (Fan et Zhu, 2019). Cependant, Hodos (2002) montre que le flou de mouvement peut être réduit en augmentant le contraste achromatique entre l'éolienne et son arrière-plan.

Mieux comprendre la sensibilité aux contrastes achromatiques des oiseaux constitue donc une piste intéressante pour améliorer la perception des éoliennes par les oiseaux, car il est possible d'augmenter le contraste au sein de l'éolienne, et entre l'éolienne et son arrière-plan, en peignant les pales en noir et blanc. La sensibilité aux contrastes achromatiques ayant été étudiée chez peu d'espèces d'oiseaux (< 15), il est nécessaire de vérifier si la faible sensibilité aux contrastes des oiseaux comparés à l'Homme est partagée par un plus grand nombre d'espèces et si cette sensibilité serait suffisante pour leur permettre de détecter les éoliennes, quelles que soient les conditions environnementales. Dans le **Chapitre I** de ce manuscrit, j'évaluerai dans une première étude la sensibilité aux contrastes achromatiques de 32 espèces d'oiseaux (sur 35 étudiées) en utilisant l'OCR. Au vu de la littérature, je pose l'hypothèse que la sensibilité aux contrastes achromatiques des oiseaux varie grandement entre les espèces étudiées, mais reste globalement faible par rapport aux mammifères (excepté les petits mammifères). Dans ce même chapitre, j'évaluerai dans une seconde étude la gamme de

contrastes possibles entre les éoliennes et leur arrière-plan afin de déterminer s'il existe des situations dans lesquelles la sensibilité aux contrastes des oiseaux serait trop faible pour leur permettre de détecter les éoliennes (les résultats de cette étude n'étant pas encore disponibles, seule les objectifs et la démarche expérimentale seront présentés).

Augmenter le contraste entre l'éolienne et son arrière-plan constitue donc une première piste de solution pour augmenter la détectabilité des éoliennes par les oiseaux. Cependant, comme décrit précédemment, la détection des éoliennes n'est pas une condition suffisante pour limiter les collisions. Les oiseaux doivent aussi être capables de percevoir que les pales sont en rotation. Le **Chapitre II** de cette thèse de doctorat sera en conséquence consacré à l'étude de la perception de la rotation par les oiseaux. À l'aide de conditionnement opérant, j'évaluerai si les oiseaux peuvent dissocier une éolienne miniature dont les pales sont stationnaires, d'une éolienne miniature dont les pales sont en mouvement, selon la vitesse de rotation et le contraste achromatique entre l'éolienne et son arrière-plan. À défaut de littérature conséquente sur ce sujet pour les oiseaux et au vu de celle disponible pour l'Homme, j'é mets l'hypothèse que ces deux paramètres (vitesse et contraste) affectent la perception de la rotation par les oiseaux. En particulier, j'é mets les prédictions suivantes : (1) à grande vitesse, l'effet de flou de mouvement modifierait la perception de la vitesse de rotation par les oiseaux, pouvant donner l'impression d'une stationnarité des pales, (2) les très faibles vitesses de rotation seraient perçues par les oiseaux comme étant ralenties, voir statiques et (3) cette perception de très faible vitesse de rotation (voir de stationnarité) serait aggravée dans les cas où le contraste entre l'éolienne et son arrière-plan est faible.

Enfin, par une méthode comportementale, j'évaluerai dans le **Chapitre III** si la vitesse perçue par l'oiseau a un impact sur sa décision de traverser la zone à risque du rotor. En particulier, il est important de comprendre sur quels paramètres se basent les oiseaux pour estimer la vitesse : la vitesse angulaire ($\text{deg}\cdot\text{sec}^{-1}$), la vitesse linéaire ($\text{m}\cdot\text{s}^{-1}$, variant selon la distance au centre de rotation) ou la fréquence des pales (sec^{-1} ou Hz) (Fig. 19). La fréquence des pales correspond au nombre de fois qu'une pale passe en un point précis sur une période donnée. Un rotor ayant trois pales, la fréquence des pales est donc équivalente à trois fois la vitesse de rotation exprimée en rpm. Si les oiseaux basent leur décision sur la fréquence des pales ou sur la vitesse angulaire perçue, augmenter le diamètre du rotor n'aurait pas d'impact sur leur prise de risque puisque la longueur des pales ne modifie pas ces deux paramètres (Fig. 19). En revanche, si les oiseaux basent leur décision sur la vitesse linéaire perçue, augmenter le

diamètre du rotor aurait potentiellement un impact sur leur prise de risque face aux éoliennes (Fig. 19).

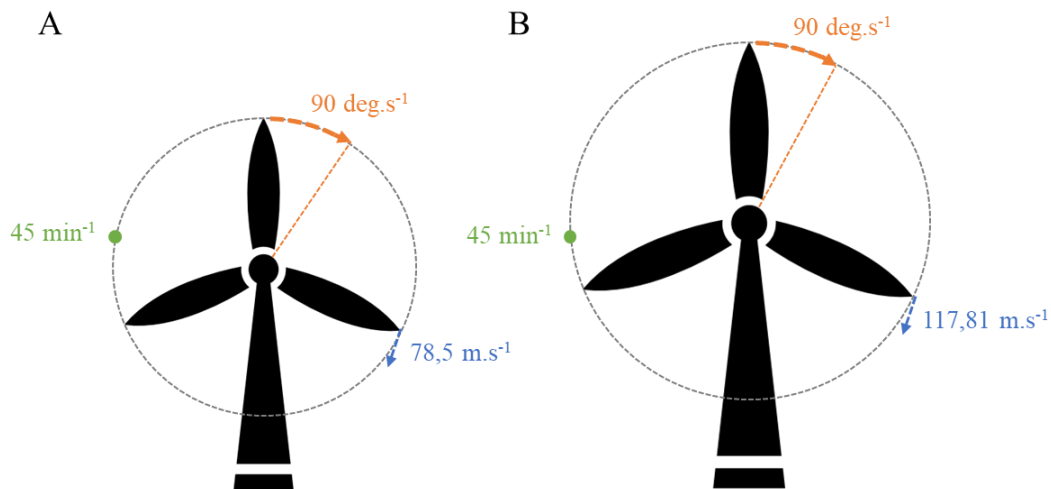


Figure 19. Vitesse linéaire en bout de pale (bleu), vitesse angulaire (orange) et fréquence (vert) des pales d'éoliennes avec un rotor de (A) 100 m et (B) 150 m de diamètre, tournant à 15 rpm.

Chez l'Homme, la perception de la vitesse de rotation dépendrait de la vitesse angulaire, mais aussi de la vitesse linéaire (Barraza et Grzywacz, 2002 ; Blair et al., 2014). Selon la forme de l'objet en rotation, c'est la perception de l'une ou l'autre de ces vitesses qui prime pour l'évaluation de la vitesse de rotation (Blair et al., 2014). La fréquence des pales pourrait aussi jouer un rôle puisque la vitesse perçue augmente lorsqu'il y a davantage de repères visuels sur le contour d'un disque en rotation (Caplovitz et Tse, 2007). Deux de ces paramètres pouvant influencer sur la vitesse perçue, et donc sur la décision des oiseaux, ils seront étudiés dans le **Chapitre III** de ce manuscrit. J'émetts l'hypothèse que la décision de l'oiseau de traverser la zone du rotor dépendrait de la vitesse de rotation, mais aussi de la fréquence des pales. J'émetts aussi la prédiction qu'à faible vitesse de rotation les oiseaux décideront de traverser la zone du rotor.

Le choix des espèces étudiées dans ces trois chapitres a été fait selon (i) les espèces soumises aux collisions avec les éoliennes, (ii) la liste d'espèces à étudier demandée par les acteurs du programme MAPE (Annexe III), (iii) la disponibilité des espèces pour mener les expérimentations, et (iv) les possibilités de manipulation de ces espèces sans générer de stress important. Ce choix d'espèces, ainsi que les sites d'expérimentations, seront détaillés dans la section suivante de ce manuscrit.

Les résultats de ces études seront discutés dans une dernière section et mis en perspective avec la littérature et les objectifs des centrales éoliennes : réduire la mortalité aviaire tout en conservant un niveau de production d'électricité rentable.

ESPÈCES D'INTERÊT ET SITES D'ÉTUDE



La plupart des espèces d'oiseaux sont susceptibles de rentrer en collision avec les éoliennes. Cependant, les centrales éoliennes ciblent généralement la protection d'une ou deux espèces « à enjeux » selon le site d'implantation. C'est pourquoi les acteurs du programme MAPE ont défini une liste d'espèces cibles pour chaque axe du programme (Annexe III). Il était toutefois important de prendre aussi en compte les autres espèces d'oiseaux dans les études menées dans le cadre de cette thèse, dans l'optique d'apporter des connaissances valables à long terme sur une large gamme d'espèces. Pour chacune des études réalisées, nous avons sélectionné les espèces d'oiseaux à étudier en fonction de plusieurs facteurs. Tout d'abord, nous avons pris en compte la liste d'espèces fournie par les acteurs du programme MAPE (Annexe III). Nous avons ensuite ajouté d'autres espèces afin de couvrir un large éventail d'ordres phylogénétiques. Cette liste a par la suite été limitée par plusieurs facteurs (listés ci-après), dépendants de chaque étude (Table 1).

Premièrement, le nombre d'espèces étudiées a été limité par le temps disponible pour chaque étude. L'étude sur la sensibilité aux contrastes des oiseaux présentée dans le **Chapitre I** a nécessité deux à trois heures d'expérimentation pour chaque individu. Ces heures d'expérimentations ont ensuite requis plusieurs heures de vérification des résultats, via le visionnage au ralenti des vidéos enregistrées au cours de l'expérimentation. Cette étude s'est donc concentrée sur 35 espèces (Table 1), avec en moyenne trois individus par espèce. Les études présentées dans les **Chapitres II** et **III** ont exigé plusieurs semaines, voire plusieurs mois d'expérimentation par individu, avec la possibilité d'étudier cinq à dix individus au maximum par jour à cause du temps alloué à chaque individu (45 minutes à 1h30 par individu et par jour). C'est pourquoi seulement deux espèces ont été étudiées dans le cadre du **Chapitre II** et une seule pour l'étude présentée dans le **Chapitre III** (Table 1).

Deuxièmement, les expérimentations ont été réalisées avec des espèces captives. Par conséquent, le choix des espèces était dépendant des espèces disponibles dans les différents laboratoires et parcs zoologiques s'étant portés volontaires pour participer à chaque expérimentation. Les rapaces, figurant parmi les espèces à enjeu majeur concernant les collisions avec les éoliennes, et étant largement représentés dans les voleries, 12 espèces d'Accipitriformes et 4 espèces de Falconiformes ont été étudiées dans le cadre de l'expérimentation sur la sensibilité aux contrastes des oiseaux présentée dans le **Chapitre I** (Table 1). Les autres Ordres étant moins représentés en parcs zoologiques, la liste des espèces étudiées a été limitée à quelques espèces parmi les Ordres ciblés en amont, selon la disponibilité

des espèces dans les parcs zoologiques, les laboratoires et centres de soins de la faune sauvage (Table 1).

Troisièmement, les expérimentations présentées dans les **Chapitres II** et **III** nécessitaient des oiseaux pouvant être manipulés par l’Homme tous les jours et pendant plusieurs jours d’affilée. Ce paramètre a donc limité les espèces étudiées dans ces deux chapitres à des espèces domestiquées, habituées à l’Homme et facilement manipulable. De ce fait, le choix a été réduit à des espèces de Colombiformes et d’Accipitriformes disponibles en captivité (Table 1).

Enfin, les études présentées dans les deux derniers chapitres requiéraient des connaissances particulières sur la vision des espèces étudiées. Le choix des espèces pour ces expérimentations était donc dépendant de la littérature disponible sur chaque espèce. C’est pourquoi nous avons choisi d’étudier les Buses de Harris (*Parabuteo unicinctus*) et les Tourterelles domestiques (*Streptopelia roseogrisea risoria*) pour l’étude présentée dans le **Chapitre II** et uniquement les Pigeons voyageurs (*Columba livia domestica*) pour celle présentée dans le **Chapitre III** (Table 1).

Table 1. Espèces, périodes d’expérimentation et sites d’étude.

Ordre	Espèce	Période	Site
<i>Chapitre I</i>			
Accipitriformes	Aigle botté (<i>Hieraaetus pennatus</i>)	Juin 2021	Espace Rambouillet
	Aigle impérial (<i>Aquila heliaca</i>)	Juin 2021	Espace Rambouillet
		Mai 2021	Grand Parc du Puy du Fou
	Aigle royal (<i>Aquila chrysaetos</i>)	Juin 2021	Espace Rambouillet
	Milan noir (<i>Milvus migrans</i>)	Mai 2021	Grand Parc du Puy du Fou
	Buse variable (<i>Buteo buteo</i>)	Mai 2021	Grand Parc du Puy du Fou

	Pygargue à queue blanche (<i>Haliaeetus albicilla</i>)	Mai 2021	Grand Parc du Puy du Fou
	Pygargue à tête blanche (<i>Haliaeetus leucocephalus</i>)	Mai 2021	Grand Parc du Puy du Fou
	Vautour fauve (<i>Gyps fulvus</i>)	Mai 2021	Grand Parc du Puy du Fou
		Juin 2021	Espace Rambouillet
	Vautour moine (<i>Aegypius monachus</i>)	Mai 2021	Grand Parc du Puy du Fou
	Vautour percnoptère (<i>Neophron percnopterus</i>)	Mai 2021	Grand Parc du Puy du Fou
Ansériformes	Oie cendrée (<i>Anser anser</i>)	Octobre 2021	Réserve Africaine de Sigean
	Bernache néné (<i>Branta sandvicensis</i>)	Mai 2021	Grand Parc du Puy du Fou
	Canard pilet (<i>Anas acuta</i>)	Octobre 2021	Réserve Africaine de Sigean
	Canard souchet (<i>Spatula clypeata</i>)	Octobre 2021	Réserve Africaine de Sigean
Apodiformes	Martinet noir (<i>Apus apus</i>)	Juillet 2021	Goupil connexion
Charadriiformes	Vanneau du Sénégal (<i>Vanellus senegallus</i>)	Octobre 2021	Réserve Africaine de Sigean
	Vanneau éperonné (<i>Vanellus spinosus</i>)	Octobre 2021	Réserve Africaine de Sigean
	Œdicnème criard (<i>Burhinus oediconemus</i>)	Juin 2021	Zoodyssée
Ciconiiformes	Cigogne blanche (<i>Ciconia ciconia</i>)	Mai 2021	Grand Parc du Puy du Fou
Falconiformes	Crécerelle d'Amérique (<i>Falco sparverius</i>)	Juin 2021	Les Ailes de l'Urga
	Faucon crécerelle (<i>Falco tinnunculus</i>)	Mai 2021	Grand Parc du Puy du Fou

	Faucon hobereau (<i>Falco subbuteo</i>)	Mai 2021	Grand Parc du Puy du Fou
	Faucon pèlerin (<i>Falco peregrinus</i>)	Juin 2021	Espace Rambouillet
		Mai 2021	Grand Parc du Puy du Fou
Galliformes	Francolin à cou jaune (<i>Pternistis leucoscepus</i>)	Octobre 2021	Réserve Africaine de Sigean
Gruiformes	Grue demoiselle (<i>Grus virgo</i>)	Mai 2021	Grand Parc du Puy du Fou
Otidiformes	Outarde canepetière (<i>Tetrax tetrax</i>)	Juin 2021	Zoodyssée
Passeriformes	Hirondelle de fenêtre (<i>Delichon urbicum</i>)	Juillet 2021	Goupil connexion
	Mésange bleue (<i>Cyanistes caeruleus</i>)	Décembre 2020	Centre d'Écologie Fonctionnelle et Évolutive
	Moineau domestique (<i>Passer domesticus</i>)	Février 2021	Centre d'Études Biologiques de Chizé
	Grand corbeau (<i>Corvus corax</i>)	Juin 2021	Les Ailes de l'Urga
	Diamant mandarin (<i>Taeniopygia guttata</i>)	Février 2021	Centre d'Études Biologiques de Chizé
Pélécianiformes	Spatule d'Afrique (<i>Platalea alba</i>)	Octobre 2021	Réserve Africaine de Sigean
	Ibis chauve (<i>Geronticus eremita</i>)	Octobre 2021	Réserve Africaine de Sigean
	Héron garde-bœufs (<i>Bubulcus ibis</i>)	Mai 2021	Grand Parc du Puy du Fou
Phoenicopteriformes	Flamant du Chili (<i>Phoenicopus chilensis</i>)	Octobre 2021	Réserve Africaine de Sigean

Chapitre II

Accipitriformes	Buse de Harris (<i>Parabuteo unicinctus</i>)	Juin – Juillet 2022	Les Ailes de l'Urga
Colombiformes	Tourterelle domestique (<i>Streptopelia roseogrisea risoria</i>)	Avril – Juin 2022	Centre d'Écologie Fonctionnelle et Évolutive

Chapitre III

Colombiformes

Pigeon voyageur

Mars – Avril 2023

Grand Parc du Puy du Fou

(*Columba livia domestica*)

Les études présentées dans ce manuscrit ont pu être menées grâce à la participation de cinq parcs zoologiques (le Grand Parc du Puy du Fou, la Réserve Africaine de Sigean, Zoodyssée, Les Ailes de l'Urga et l'Espace Rambouillet), un centre de soin de la faune sauvage (Goupil Connexion) et deux laboratoires (le Centre d'Études Biologiques de Chizé (CEBC) et le CEFE) (Fig. 20).

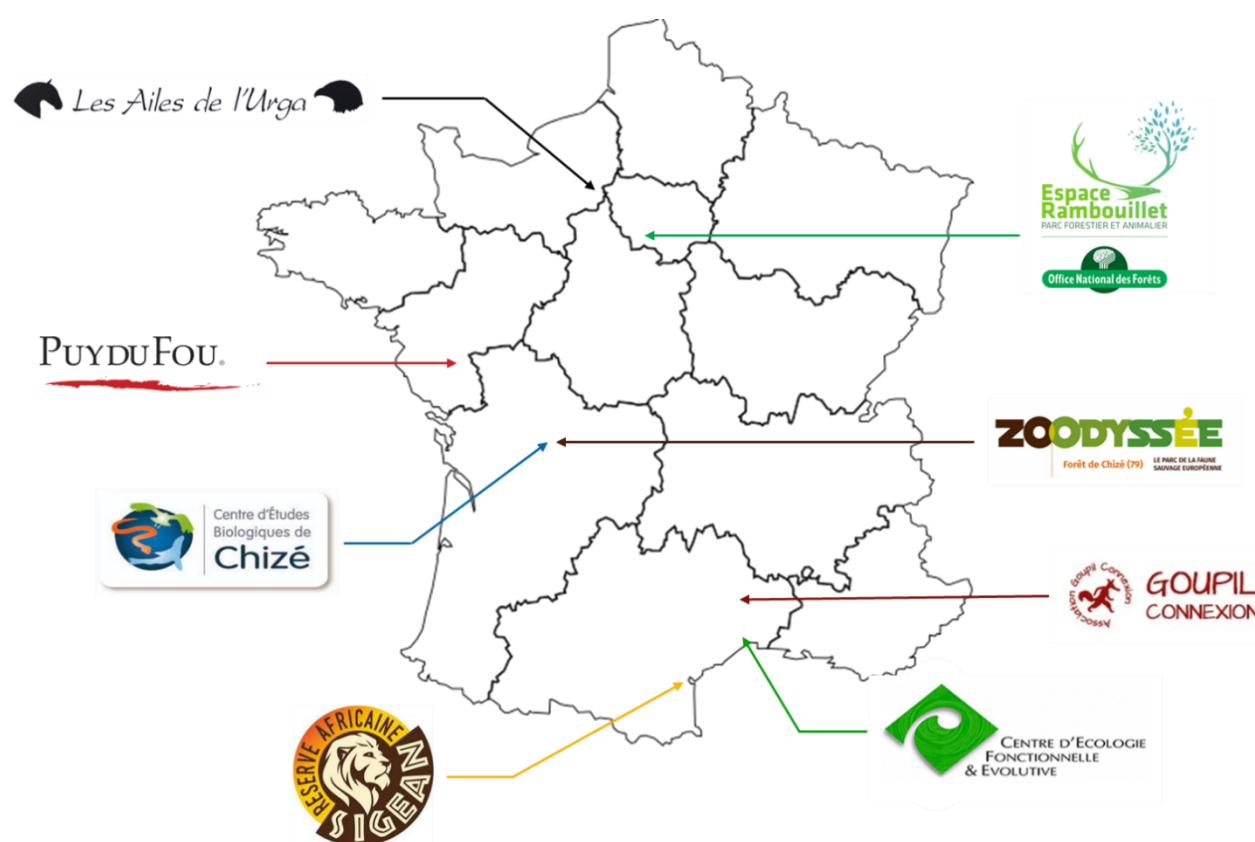


Figure 20. Structures au sein desquels les expérimentations présentées dans ce manuscrit ont été menées.

Ces huit institutions m'ont accueillie plusieurs jours ou plusieurs semaines en 2020 – 2021 et ont mis à ma disposition les oiseaux étudiés dans le cadre du **Chapitre I** (Table 1). L'étude menée dans le cadre du **Chapitre II** a été réalisée au CEFE, où nous avons pu accueillir des Tourterelles domestiques le temps des expériences, et au sein du parc Les Ailes de l'Urga, qui a laissé ses Buses de Harris à disposition d'Élise Dussauze, en stage de deuxième année de Master. Le Grand Parc du Puy du Fou m'a ensuite accueillie une deuxième fois pendant deux

mois en 2023 afin que je puisse réaliser l'expérimentation présentée dans le **Chapitre III** de ce manuscrit.

Les expériences menées dans le cadre des différents chapitres de ce manuscrit ont été réalisées conformément à la directive de l'Union européenne sur la protection des animaux utilisés à des fins scientifiques (2010/63/EU) et à la législation française. Les protocoles et espèces étudiées ont été approuvés par un comité d'éthique en expérimentation animale et autorisés par la direction générale de la recherche et de l'innovation française (APAFIS# 31775-2021041311196892 v5). Au moment des expérimentations, tous les parcs zoologiques partenaires étaient en possession d'une autorisation d'ouverture et au moins un membre du personnel de chacun des parcs détenait un certificat de capacité.

CHAPITRE I
PERCEPTION DU CONTRASTE ACHROMATIQUE ENTRE
LES ÉOLIENNES ET LEUR ENVIRONNEMENT



Ce chapitre vise à comprendre si le contraste achromatique entre les éoliennes et leurs arrière-plans est parfois trop faible pour être perçu par les oiseaux, rendant ces derniers incapables de les détecter, peu importe leur taille. Pour ce faire, la démarche a été scindée en deux études : la première est consacrée à l'évaluation de la sensibilité aux contrastes achromatiques de plusieurs espèces d'oiseaux, tandis que la seconde est dédiée à l'obtention de la gamme des contrastes possibles entre les éoliennes et leurs arrière-plans. Les résultats de la seconde étude n'étant pas encore disponibles, seule la démarche est présentée dans ce chapitre.

L'étude sur la capacité des oiseaux à discerner les contrastes a permis d'obtenir la fonction de sensibilité aux contrastes (CSF) de 32 espèces aviaires (sur 35 espèces étudiées) parmi 12 ordres phylogénétiques. Les pics de sensibilités aux contrastes calculés à partir des CSF seront comparés à la gamme des contrastes achromatiques entre les éoliennes et leur environnement, issue de la seconde étude, afin de déterminer si, selon les conditions environnementales et météorologiques, les oiseaux sont capables de détecter des éoliennes statiques. La gamme des contrastes sera obtenue via la modélisation d'une éolienne en 3D dans différents environnements photographiques, en utilisant les propriétés de réflexion de la lumière (mesurées sur des échantillons de pales). Cette deuxième étude innovante est réalisée en collaboration avec Christine Andraud, professeure au Muséum National d'Histoire Naturelle de Paris, qui travaille sur l'interaction lumière-matière (MNHN, CNRS, Centre de recherche sur la conservation), et Pascal Barla, chercheur à l'Inria dans le domaine des images de synthèse, en lien avec l'écologie.

I. Sensibilité aux contrastes achromatiques des oiseaux

Résumé en français de l'étude

La vision est une modalité sensorielle importante chez les oiseaux. Parmi les capacités visuelles des oiseaux, leur sensibilité aux contrastes achromatiques a peu été étudiée (sensibilité connue pour 12 espèces seulement ; Reymond et Wolfe, 1981 ; Porciatti et al., 1989 ; Türke et al., 1996 ; Lee et al., 1997 ; Schmid et Wildsoet, 1998 ; Hodos et al., 2002 ; Ghim et Hodos, 2006 ; Harmening et al., 2009 ; Jarvis et al., 2009 ; Lind et Kelber, 2011 ; Lind et al., 2012 ; Shi et Stell, 2013 ; Haller et al., 2014 ; Potier et al., 2018b). Pourtant, la sensibilité aux contrastes est essentielle pour détecter les détails dans une scène visuelle, des objets lorsqu'il y a du brouillard ou évaluer la distance des objets (Land et Nilsson, 2012). Dans cette étude, j'ai

mesuré la sensibilité aux contrastes achromatiques de 32 espèces d'oiseaux parmi 12 ordres phylogénétiques⁴. J'ai également évalué l'effet de la phylogénie sur la sensibilité aux contrastes des oiseaux et testé la possible relation positive entre le pic de sensibilité aux contrastes des oiseaux et le ratio du diamètre de la cornée (« *Corneal Diameter* » ; CD) sur la longueur axiale (« *Axial length* » ; AL) (proxy de la luminosité de l'image rétinienne).

La sensibilité aux contrastes achromatiques des oiseaux a été évaluée à l'aide du réflexe optocolique (OCR), en plaçant les oiseaux au centre d'un cercle (ou arc de cercle) d'écrans, sur lesquels était diffusé un signal. Ce signal était constitué de bandes verticales avec différents niveaux de gris défilant horizontalement. Pour chaque individu, l'expérience débutait avec un signal constitué de bandes noires et blanches (contraste maximum), puis le contraste était réduit jusqu'à atteindre un seuil auquel l'OCR n'était plus visible chez l'oiseau. Ce seuil correspondait au contraste achromatique minimum perçu par l'oiseau. Cette procédure était ensuite répétée en faisant varier la fréquence spatiale (SF) du signal afin d'obtenir une CSF pour chaque individu/espèce. Le ratio CD:AL de chaque espèce a ensuite été calculé pour utiliser cette valeur comme proxy de la luminosité de l'image rétinienne. Les valeurs de CD et AL utilisées ont été extraites des mesures effectuées par Ritland (1982) (excepté pour le Pygargue à queue blanche – *Haliaeetus albicilla* – dont les données, non publiées, ont été fournies par Mindaugas Mitkus). Les données de phylogénie ont été extraites de Birdtree avec la méthode de « Hackett backbone » (Jetz et al., 2012). Enfin, deux régressions linéaires ont été réalisées (une avec et une sans contrôle par la phylogénie) entre le pic de sensibilité aux contrastes achromatiques (calculé à partir de la CSF) et le ratio CD:AL.

Parmi les 32 espèces étudiées, nous avons pu observer une grande variabilité du pic de sensibilité aux contrastes achromatiques, allant de 4,9 pour le Flamant du Chili (*Phoenicopterus chilensis*) à 29,8 pour le Grand corbeau (*Corvus corax*) (valeurs exprimées en contraste de Michelson⁻¹), avec une position du pic allant de 0,3 cyc.deg⁻¹ pour le Flamant du Chili à 1,6 cyc.deg⁻¹ pour le Héron garde-bœufs (*Bubulcus ibis*). Le ratio CD:AL n'a pas eu d'effet significatif sur le pic de sensibilité aux contrastes, alors que la phylogénie a permis d'expliquer 25 % de la variation de ce pic entre les espèces.

Les pics de sensibilités aux contrastes achromatiques mesurés sont dans la gamme des valeurs évaluées pour des espèces aviaires similaires avec du conditionnement opérant

⁴ La variabilité d'espèces étudiées et le manque d'informations disponibles sur certaines espèces ont posés de nombreux défis pour mesurer la sensibilité aux contrastes des oiseaux. Les problèmes rencontrés ainsi que les solutions apportées sont décrits en Annexe IV.

(Reymond and Wolfe, 1981 ; Schmid et Wildsoet, 1998 ; Hodos et al., 2002 ; Ghim et Hodos, 2006 ; Harmening et al., 2009 ; Jarvis et al., 2009 ; Lind et Kelber, 2011 ; Lind et al., 2012 ; Shi et Stell, 2013; Haller et al., 2014 ; Potier et al., 2018b). Cependant, la position du pic de sensibilité et la SF maximum perçue par les oiseaux mesurés avec l’OCR sont inférieures aux valeurs évaluées avec du conditionnement opérant. Les oiseaux testés dans cette étude ont une sensibilité aux contrastes achromatiques bien plus faible que celle des grands mammifères testés jusqu’à présent (*e.g.* chats, primates ; Bisti et Maffei, 1974 ; De Valois et al., 1974 ; Merigan, 1976 ; Jacobs, 1977 ; Langston et al., 1986), des poissons, des requins et des poulpes (Northmore et Dvorak, 1979 ; Bilotta et Powers, 1991 ; Northmore et al., 2007 ; Ryan et al., 2016 ; Santon et al., 2019 ; Nahmad-Rohen et Vorobyev, 2020). Leur sensibilité aux contrastes achromatiques est semblable à celle des petits mammifères (*e.g.* écureuils ; Jacobs et al., 1980 ; Jacobs et al., 1982). De manière inattendue, le ratio CD:AL, un proxy de la luminance de l’image rétinienne, n’a pas d’effet significatif sur le pic de sensibilité aux contrastes. D’autres facteurs pourraient être à l’origine de la variation de ce pic observée entre les espèces, comme la sensibilité de l’œil à la luminosité. La variation observée pourrait aussi dépendre des niveaux supérieurs de traitement de l’information (*e.g.* traitements neuronaux).

Présentation de l’article

Titre : “Weak contrast sensitivity in birds: a common attribute shared by many phylogenetic orders”

Auteurs : Constance L. M. Blary, Olivier Duriez, Francesco Bonadonna, Mindaugas Mitkus, Samuel P. Caro, Aurélien Besnard et Simon Potier

Journal : Journal of Experimental Biology

Date de soumission : 21 Juin 2023

En révision par les auteurs (depuis le 21 Août 2023) en vue d’une resoumission au même journal

Contributions : C.B., O.D., F.B., M.M. et S.P. ont conçu l’étude. S.C. a fourni et entretenu les oiseaux au CEFÉ. C.B. et S.P. ont réalisé les expériences. C.B., S.P., O.D., F.B., A.B. et M.M. ont analysé les données. C.B. a rédigé le manuscrit avec la contribution de tous les auteurs.

Les informations complémentaires (« *Supplementary material* ») sont disponibles en Annexe V.

Weak contrast sensitivity in birds: a common attribute shared by many phylogenetic orders

Constance L. M. Blary^{1,2}, Olivier Duriez¹, Francesco Bonadonna¹, Mindaugas Mitkus³, Samuel P. Caro¹, Aurélien Besnard⁴ and Simon Potier^{5,6}

¹ CEFE, Univ Montpellier, CNRS, EPHE, IRD, Montpellier, France

² Agence de l'environnement et de la Maîtrise de l'Energie 20, avenue du Grésillé- BP 90406 49004, Angers Cedex 01, France

³ Institute of Biosciences, Life Sciences Center, Vilnius University, Vilnius, Lithuania

⁴ CEFE, Univ Montpellier, CNRS, EPHE PSL University, IRD, Montpellier, France

⁵ Lund Vision Group, Department of Biology, Lund University, Sölvegatan 35, Lund S-22362, Sweden

⁶ Les Ailes de l'Urga, 72 rue de la vieille route, 27320 Marcilly la Campagne, France

Key words: Bird vision, Contrast sensitivity, Optocollic, Eye sensitivity, Axial length, Corneal diameter, Phylogeny

Summary statement

This study provided the first phylogenetically controlled analysis of the visual contrast sensitivity estimated using a reflex-like behaviour of 32 bird species.

Abstract

Vision is an important sensory modality in birds, often outperforming other vertebrates in some visual abilities. One of these abilities, sensitivity to achromatic contrasts – the ability to discern luminance difference between two objects or an object and its background – seems to be limited in birds compared to other vertebrates. We conducted a comparative study to evaluate the achromatic contrast sensitivity of 32 bird species from 12 orders using the optocollic reflex. We then performed an analysis controlled by phylogeny to test for potential variability in contrast sensitivity depending on the corneal diameter to the axial length ratio, a proxy of the retinal image brightness. We found a low achromatic contrast sensitivity for all avian species studied compared to other vertebrates (except small mammals), with high variability between species. This variability is partly related to phylogeny, but appears to not be dependent on the corneal diameter to axial length ratio.

1. Introduction

Vision is an important sensory modality in many bird species, as evidenced by their large eye relative to body mass ratio (Brooke et al., 1999). Indeed, some birds outperform all vertebrates in the ability to resolve fine details in a visual scene (hereafter called visual acuity), with some diurnal raptors having the highest visual acuity in the animal kingdom (see Mitkus et al., 2018; Potier et al., 2020 for reviews). However, high contrast in a visual scene is also needed to resolve fine details. Therefore, not only visual acuity, but also contrast sensitivity of a species has to be studied.

Visual channels can be distinguished into chromatic and achromatic channels. A distinction therefore is also made between chromatic and achromatic contrast sensitivity (see Lind and Kelber, 2011 for details on chromatic contrast sensitivity). Achromatic contrast sensitivity is the ability of an organism to distinguish luminance differences between two objects, or an object and its background. High achromatic contrast sensitivity enables animals to detect and discriminate subtle differences in luminance, which can help them identify important visual cues in their environment. In particular, animals need high contrast sensitivity to detect objects in fog or glare situations and to see soft shadows (Land and Nilsson, 2012). The ability to detect an object's shape in three dimensions is also due to the variation in the amount of light reflected from different parts of a homogeneous object (*i.e.*, the contrast). Therefore, contrast sensitivity may also be important for the perception of relative distances between objects, for example obstacles in a cluttered environment.

In spite of its importance, contrast sensitivity remains understudied in vertebrates, and so in birds. To our knowledge, the achromatic contrast sensitivity has been studied only in 12 bird species (Reymond and Wolfe, 1981; Porciatti et al., 1989; Türke et al., 1996; Lee et al., 1997; Schmid and Wildsoet, 1998; Hodos et al., 2002; Ghim and Hodos, 2006; Harmening et al., 2009; Jarvis et al., 2009; Lind and Kelber, 2011; Lind et al., 2012; Shi and Stell, 2013; Haller et al., 2014; Potier et al., 2018). These studies on birds' achromatic contrast sensitivity are often difficult to compare due to the use of various methodologies for evaluating this ability. Among these 14 studies, only five have investigated wild species, *i.e.*, not domesticated by humans for several generations, and the phylogenetic diversity of the investigated species in these 14 studies is limited to only six orders. There is a considerable need for further research

examining achromatic contrast sensitivity in birds across a broader range of species and phylogenetic groups, with a focus on non-domestic species. This would allow a comparative analysis among different avian species and would make it possible to study whether properties of contrast sensitivity are derived from a common evolutionary ancestor or whether they are a result of specific visual adaptations to the environment.

We obtained a contrast sensitivity function (CSF) for the wide-field moving gratings using optocollic reflex (OCR) of 32 species from 12 phylogenetic orders, and with different ecologies. Unlike previous studies that mostly focused on domestic species that are often studied in laboratories (Türke et al, 1996; Lee et al., 1997; Schmid and Wildsoet, 1998; Hodos et al., 2002; Jarvis et al., 2009; Lind and Kelber, 2011; Lind et al., 2012; Shi and Stell, 2013; Haller et al., 2014), our study provides information on 31 wild species. From these CSFs we extracted the peak contrast sensitivity along with the corresponding spatial frequency and the high frequency cut-off. We also intended to explore the origin of the variation in peak contrast sensitivity. As low contrasts require high level of light to be seen (Land and Nilsson, 2012), we aimed to investigate a potential positive relationship between contrast sensitivity and retinal image brightness. To determine the extent to which phylogenetic relatedness influences achromatic contrast sensitivity, we performed the analyses with and without control for phylogeny.

2. Material and methods

a. Experimental subjects

We tried to estimate the contrast sensitivity of 137 captive individuals from 35 species and 12 orders belonging to different bird-keeping facilities in France, including two research institutes, five zoological parks and one wildlife hospital (Table S1). All individual birds had reached their adult size and were fed daily by their usual keeper. Birds of 33 species were housed in outdoor aviaries, subjected to natural photoperiod and light conditions. Two other species, the Blue tits (*Cyanistes caeruleus*) and the Zebra finches (*Taeniopygia guttata*), were kept in indoor aviaries. Blue tits were subjected to natural photoperiod, while the Zebra finches' room was artificially lit for 12 hours a day (see Supplementary material S1 for more details). Species and number of individuals studied varied according to bird availability at the time of the experiment.

b. Ethics statement

Experiments were carried out in accordance with the European Union directive on the protection of animals used for scientific purposes (2010/63/EU) and French legislation. The protocol and species studied were approved by a local French ethics committee in animal experimentation and authorized by the French general directorate of research and innovation (APAFIS# 31775-2021041311196892 v5). In agreement with the French law, birds were handled by their usual keepers under the permits issued to different parks (Réserve Africaine de Sigean, certificate to maintain birds n°11-264 delivered the 23 February 2018 to Antoine Joris, the director of the zoological park; Espace Rambouillet, national certificate to maintain birds delivered to the director of the falconry, Romuald de Romans, the 3rd July 1997; Le Grand Parc du Puy du Fou, national certificate to maintain birds n°17-85-154; Zoodyssée, national certificate to maintain birds n°78/2022/D102; Les Ailes de l'Urga, national certificate to maintain birds n°DDPP-19-108).

For reasons of bird welfare, the duration of the experiment was limited to a maximum of 3 hours per individual. If necessary, the experiment could be stopped at any time and these 3 hours could be achieved in several sessions over several days.

c. Assessing the contrast sensitivity of birds

To evaluate contrast sensitivity of vertebrates, three methods are commonly used: operant conditioning, pattern electroretinogram or use of reflex-like behaviours. The use of reflex-like behaviours to study visual abilities was largely used since the 1970s in a broad variety of animals, including mammals, fish, birds and amphibians (Wagner et al., 2021). These reflexes or nystagmus are caused by involuntary compensatory mechanisms for image stabilization: an individual follows a moving pattern by eyes, head or body to keep an image stationary on the retina (Wagner et al., 2021). These reflexes are characterized by a slow phase, during which the subject follows the movement, and a fast return saccade back (Wagner et al., 2021). The type of reflexes involved depends on the animal's eye-movement capability (Gioanni, 1988). This reflex can be expressed by eye movement while the animal's head remains fixed (optokinetic reflex, OKR), as is typically the case in primates (Gioanni, 1988; Kretschmer et al., 2017). Individuals may also make large head movements (optocollic reflex, OCR), or small movements of the head and/or the body (optomotor reflex, OMR) (Kretschmer et al., 2017). Most bird species have limited eye mobility (between 2° and 18°; Martin, 2009;

O'Rourke et al., 2010) that they compensate by very flexible necks compared to mammals (Terray et al., 2020), resulting to about 80-90% of the total gaze response being led by head movements (Gioanni 1988). The OCR method is thus suitable to study bird contrast sensitivity function (CSF), which describes contrast sensitivity for different spatial frequencies (SF). Therefore, the CSF allows obtaining the peak contrast sensitivity along with the corresponding spatial frequency and the high frequency cut-off (*i.e.* the highest SF perceived by an individual at a Michelson contrast of 1).

d. Experimental set-up

Birds were placed either into a glass cylinder with a wooden perch or into a transparent U-shaped box (Fig. 1A, B) according to their body size and morphology.

The glass cylinder of 10 cm in diameter, 25.3 cm in height and with 2 mm thick wall was used for small birds (Table S1). The top of the cylinder was locked by a removable 0.3 mm thick PVC sheet, which was perforated to allow airflow.

Larger species were placed in a large U-shaped box (Table S1), 100 cm length \times 50 cm width \times 150 cm height, with a black wooden floor and ceiling, and a 2 mm thick polycarbonate wall. A removable wooden door locked the box at the rear (Fig. 1). According to the bird's body size, the door could be moved forward/backward to adapt the size of the box. Different wooden boards could be added on the floor to optimize height of the box for each species (Fig. 1). The door and the ceiling were made of two wooden boards spaced 1 cm apart: a perforated panel to let the air pass through and a solid and smaller panel so that the bird could not see through the holes of the other panel. A wooden perch was added in the box if needed, based on ecology of species (Fig. 1). All wooden surfaces were painted matte black (Liberty black, mat, GoodHome).

Species of intermediate size were placed in a medium size U-shaped box (60 cm length \times 25 cm width \times 70 cm height, Table S1) with all possible adjustments as described above for the large box.

Both experimental boxes and cylinder were placed at the centre of an octagon or an arc of a dodecagon made with computer monitors (Acer KG281KAbmiipx, 28", 62 \times 37 cm display area, 3840 \times 2160 pixels, 60Hz, Acer) in portrait orientation. The height of the boxes/cylinder was adjusted so that the head of the bird was levelled with the centre of the screens (Fig. 1). The glass cylinder was placed in the centre of an octagon of 8 computer monitors (Fig. 1D) so

the stimulus covered 360×69.5 degrees of the bird's visual field (horizontal \times vertical extent). The U-shaped boxes were placed in the centre of an arc of a dodecagon formed by 7 computer monitors (Fig. 1C) so the stimulus covered 210×48.4 degrees of the bird's visual field (horizontal \times vertical extent). Stimuli of such size are large enough to elicit bird's OCR (Schmid and Wildsoet, 1998).

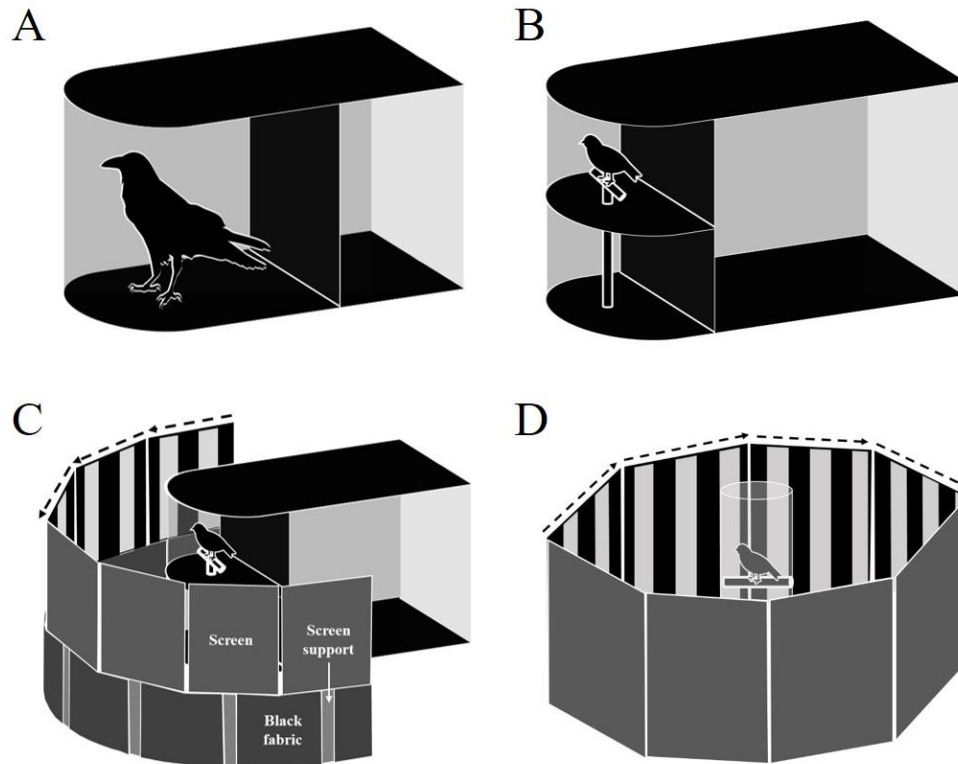


Fig. 1. Adjustable U-shaped boxes (A, B), example of two configurations. Experimental set-up for large and medium-sized birds (C) or for small birds (D).

To assess the possible impact of the polycarbonate wall of the U-shaped box, we repeated the measurements on falconry-trained American kestrels (*Falco sparverius*), a species able of staying on a perch in front of the monitors without any box. The bird was placed on a black perch in the centre of the arc of a dodecagon, with tarsus loosely fastened to the perch with leather jesses. Contrast sensitivity functions based on two American kestrels, tested in the setup with and without the box, were similar (Fig. S1), although no statistical test could be performed.

The experimental setup was placed in an opaque black cloth tent (260 cm length \times 250 cm width \times 190 cm height). The base of the monitors and the floor were also covered by an

opaque black cloth to minimize possible disturbing visual cues. The experimenter stayed outside the tent during the entire experiment.

Two video cameras (25 fps; Sony FDR-AX43 4K) were placed above the monitors with an inclination towards the ground of 30 to 40 degrees and approximately separated by 90 degrees (both at 45 degrees from the bird's body axis). These cameras allowed to observe and record the bird's behaviour during the experiment. One of these cameras was connected to a screen located outside the tent so that the experimenter could monitor the bird during the entire procedure. Because small passerines can move their heads rapidly, the head movement characteristic of the OCR was difficult to see with the two cameras. Therefore, a third camera (25 fps; Mobius 1080 Action Camera, Lens A2, Mobius) was placed on the PVC sheet to record the passerines from above.

e. Stimuli

A vertical sinusoidal achromatic grating, at variable angular velocities, spatial frequency and contrast, was generated in Matlab (R2020b) using Psychtoolbox (Brainard, 1997). This grating was mirrored on each screen of the experimental setup using two HDMI splitters (8-Port, 4K, 60Hz, ST128HD20, StarTech). Birds' OCR was elicited with an angular stimulus velocity ranging from 5 to 30 degrees per second, depending on species (Table S1), a spatial frequency ranging from 0.08 to 2.83 cycles per degree and a Michelson contrast ranging from 0.02 to 0.99 (Table S2). The contrast was evaluated by measuring the luminance of darkest and lightest area of the grating (converted into a square wave signal to facilitate measurement) at the centre of the monitor with a lightmeter (Hagner ScreenMaster, B. Hagner, Sweden) (Table S2). As far as we know, there is no documentation allowing us to define the most appropriate angular velocity for each species. Thus, the angular velocity used for each species was determined in preliminary tests by the experimenter; it corresponded to the angular velocity at which the OCR was most pronounced using maximum contrast at different spatial frequencies used for the species. The angular velocity used was the same within a species, except for Eurasian stone curlew (*Burhinus oedicnemus*) (Table S1).

Spatial frequencies were determined by the experimenter for each species at the beginning of the experiment in order to be sure to frame the spatial frequency range corresponding to the contrast sensitivity curve.

The stimulus was presented for 20 or 30 seconds, depending on species (Table S1). A duration of 20 seconds was generally sufficient to observe an OCR (Schmid and Wildsoet, 1998; Shi and Stell, 2013; Wagner et al., 2021). The duration of the signal was therefore determined by the experimenter beforehand at maximum contrast for different spatial frequencies. If 20 seconds were not enough to observe an OCR, the duration of the stimulus presentation was set to 30 seconds.

The direction of the stimulus (clockwise or counter-clockwise) was changed in a pseudo-random order, *i.e.* the number of consecutive trials in the same direction was limited to three.

The illuminance at the bird's head position was 120 lux inside the U-shaped box, 321 lux inside the cylinder, and the average stimulus luminance was $101 \pm 2 \text{ cd m}^{-2}$ (mean \pm se; measured with a lightmeter (Hagner ScreenMaster, B. Hagner, Sweden)).

f. Experimental procedure

The experimental session started 5 to 20 minutes after the bird was placed in the setup depending on the individual's habituation to its new environment.

The presence of OCR was assessed “by eye” by the experimenter (C.B.), similarly as in Schmid and Wildsoet (1998) or Shi and Stell (2013) studies. At the end of the experiment, the two or three views were combined into one video with multiple views (using the Multi View function, PlayMemories Home, Sony software), which was then divided into 10 minutes long segments. The experimenter (C.B.) was thus able to view the trials post hoc and validate or not the presence of OCR blindly, *i.e.* being not aware of the angular velocity, spatial frequency, contrast of the stimulus and individual. Only the results from the blind double-checked trials were used in this study. The experimenter (C.B) was the same in the whole experiment to avoid observer bias.

Each trial consisted of a specific combination of angular velocity, spatial frequency and contrast, separated by 5 seconds pause (or longer if the bird did not look at the monitors), during which a homogeneous grey (isoluminant to the sinusoidal gratings) was displayed on the monitors.

Each session began with a stimulus grating having maximum contrast (Michelson contrast of 0.99) to ensure that the bird was expressing an OCR detectable by the experimenter.

The contrast was then decreased and increased in a stepwise manner to find a contrast threshold where birds no longer exhibited the reflex. The typical sequence started with 0.99 contrast, and then half decreased to 0.50 then to 0.25, *etc.*, until the bird no longer expressed an OCR. The contrast was then increased halfway between the last two steps. If an OCR was expressed it was then lowered again to the midpoint between the last two steps, until finding the lowest contrast at which the OCR was visible. Following Shi and Stell (2013) method, we used a “four of five” criterion. Each specific combination was presented 5 times and the response was considered reliable if the OCR was elicited at least 4 times out of the 5 trials. Thus, the lowest contrast with a validated 4 out of 5 criterion was defined as the threshold contrast. Once this threshold was reached, the experiment was repeated with the same angular velocity, but with a different spatial frequency. To obtain a contrast sensitivity function, the experiment was repeated at 4 to 10 different SF for each species.

g. Retinal image brightness variable

Low contrasts require a high level of light to be seen, making the contrast sensitivity dependent on the eye’s sensitivity to light. As Linsey et al., (2012a, b, 2013) we used the corneal diameter (CD) to the axial length (AL) ratio to reflect the retinal image brightness. A large CD allows for a larger pupil size, which raises the number of photons that reach the retina, improving visual sensitivity (Hall and Ross, 2007). The AL is a proxy of focal length, therefore inversely proportional to retinal image brightness (Kirk, 2006). Thus, the CD:AL ratio is positively linked to the retinal image brightness. High values of the CD:AL ratio are consistently found in animals that primarily are active and live in dim light conditions compared to animals that live in higher light levels (Kirk 2004, 2006; Hall and Ross 2007; Veilleux and Lewis 2011; Lisney et al. 2012a, b).

When available, CD and AL measured by Ritland (1982) were used for calculating the CD:AL ratio. When these data were not available for a species, CD and AL measured by Ritland on related species were used (see Supplementary Material S2 for details), except for the White-tailed eagle (*Haliaeetus albicilla*) whose data were provided by M.M. from an unpublished study.

h. Data analysis

All analyses were performed with R v. 4.1.2. (R Core Team 2021). Contrast sensitivities were expressed as the inverse of the Michelson contrast at a threshold. A double exponential function was fitted to the contrast sensitivity data with the method of least squares (Uhlrich et al., 1981) to produce a CSF for each species.

We performed a linear regression to test for a potential positive relationship between the peak contrast sensitivity and the CD:AL ratio.

Phylogenetically related species often share similar characteristics or abilities. We tested the relationship between peak contrast sensitivity and CD:AL ratio with a phylogenetic linear regression (R package *phylolm*; Ho and Ane, 2014) to separate ecological processes resulting from a common ancestry (Veilleux and Kirk, 2014). According to our data, we used the most probable tree (*consensus.edges* function from the *phylolm* R package) between 1,000 phylogenetic trees extracted from Birdtree with the Hackett backbone method (Jetz et al., 2012). The variation in the peak sensitivity explained by phylogeny was extracted using the R function *R2_pred* (Ives and Li, 2018; Ives, 2019) on a null phylogenetical regression.

3. Results

For the 137 birds investigated in this study, we were able to determine a contrast threshold for at least one SF of 103 individuals representing 32 species (see Supplementary materials S3 for details about individuals that did not respond). The contrast threshold was estimated for four to ten SF per species, with one to ten individuals per SF (all data are available at <https://data.indores.fr/>).

a. Contrast sensitivity function

A contrast sensitivity function was calculated for 32 species (Fig. 2). From the CSFs, we extracted the peak contrast sensitivity (expressed as Michelson contrast⁻¹), the position of peak sensitivity on spatial frequency domain (hereafter – position of sensitivity peak), as well as the high cut-off frequency (Table 1).

Table 1. Contrast sensitivity in birds determined by optocollic reflex (OCR) or operant conditioning (behavioural).

Species	n	Position of sensitivity peak (cyc deg ⁻¹)	Peak spatial contrast sensitivity	High cut-off frequency (cyc deg ⁻¹)	Stimulus luminance (cd m ⁻²)	Method	References
Accipitriformes							
<i>Aegypius monachus</i>	1	0.78	25.56	4.17	101	OCR	Present report
<i>Aquila audax</i>	1	7.7**	12.7**	45.6	20	Behavioural	Reymond and Wolfe (1981)
<i>Aquila chrysaetos</i>	3	0.86	16.91	3.36	101	OCR	Present report
<i>Aquila heliaca</i>	2	0.97	12.75	3.68	101	OCR	Present report
<i>Buteo</i>	4	0.84	17.14	4.21	101	OCR	Present report
<i>Gyps fulvus</i>	5	0.76	22.60	17.81	101	OCR	Present report
<i>Haliaeetus albicilla</i>	3	0.89	11.94	4.38	101	OCR	Present report
<i>Haliaeetus leucocephalus</i>	3	0.73	12.12	2.34	101	OCR	Present report
<i>Hieraetus pennatus</i>	1	1.14	13.67	4.91	101	OCR	Present report
<i>Milvus migrans</i>	3	0.76	23.86	3.80	101	OCR	Present report
<i>Neophron percnopterus</i>	3	0.92	20.40	4.37	101	OCR	Present report
<i>Parabuteo unicinctus</i>	2	6.6	11.75	50.9	175	Behavioural	Potier et al. (2018)
Anseriformes							
<i>Anas acuta</i>	3	0.30	16.49	1.85	101	OCR	Present report
<i>Anser anser</i>	2	0.45	5.84	1.11	101	OCR	Present report
<i>Spatula clypeata</i>	4	0.50	5.73	1.42	101	OCR	Present report
Apodiformes							
<i>Apus apus</i>	5	0.47	22.99	2.19	101	OCR	Present report
Charadriiformes							
<i>Burhinus oedicephalus</i>	2	0.81	20.63	3.29	101	OCR	Present report
Ciconiiformes							
<i>Ciconia ciconia</i>	3	1.08	12.69	4.03	101	OCR	Present report
Columbiformes							
<i>Columba livia</i>	3	0.8	9.92	5.23	16	Behavioural	Hodos et al. (2002)
Falconiformes							
<i>Falco peregrinus</i>	2	1.05	26.74	5.26	101	OCR	Present report
<i>Falco sparverius</i>	2	1.12	28.61	5.53	101	OCR	Present report
<i>Falco sparverius</i>	1	10	31*	40	40	Behavioural	Hirsch (1982)
<i>Falco Subbuteo</i>	1	0.73	26.83	3.60	101	OCR	Present report
<i>Falco tinnunculus</i>	1	1.16	20.24	5.27	101	OCR	Present report
Galliformes							
<i>Gallus gallus</i>	8	1.2	9.1	7.7 – 8.6	65	OCR	Schmid and Wildsoet (1998)
<i>Gallus gallus</i>	7	1	12*	7	16	Behavioural	Jarvis et al. (2009)
<i>Gallus gallus</i>	16	0.5	16.15	2-8	95	OCR	Shi and Stell (2013)

<i>Pternistis leucoscepus</i>	1	0.53	14.98	1.76	101	OCR	Present report
Gruiformes							
<i>Grus virgo</i>	1	0.83	8.62	2.88	101	OCR	Present report
Otidiformes							
<i>Tetrax tetrax</i>	2	0.94	10.65	3.12	101	OCR	Present report
Passeriformes							
<i>Corvus corax</i>	3	1.05	29.87	5.04	101	OCR	Present report
<i>Cyanistes caeruleus</i>	10	0.41	12.79	1.75	101	OCR	Present report
<i>Delichon urbicum</i>	3	0.65	20.49	2.95	101	OCR	Present report
<i>Passer domesticus</i>	10	0.45	16.65	2.47	101	OCR	Present report
<i>Taeniopygia guttata</i>	10	0.35	20.67	1.68	101	OCR	Present report
Pelecaniformes							
<i>Bubulcus ibis</i>	3	1.63	6.23	6.31	101	OCR	Present report
<i>Geronticus eremita</i>	3	0.64	11.73	2.19	101	OCR	Present report
<i>Platalea alba</i>	2	0.49	5.29	1.53	101	OCR	Present report
Phoenicopteriformes							
<i>Phoenicopus chilensis</i>	2	0.28	4.90	2.33	101	OCR	Present report
Psittaciformes							
<i>Neopsephotus bourkii</i>	2	2.4	7	9.3	62	Behavioural	Lind et al. (2012)
<i>Melopsittacus undulatus</i>	4	1.4	10	11.7	50	Behavioural	Lind et al. (2012)
<i>Melopsittacus undulatus</i>	5	1.9	17.4	NA	63	Behavioural	Haller et al. (2014)
Strigiformes							
<i>Tyto alba</i>	3	1	14	3.2	3	Behavioural	Orlowski et al. (2012)
<i>Tyto alba</i>	2	1	13	3.95	2.74	Behavioural	Harmening et al. (2009)

Single asterisks indicate values that were acquired by reading the original manuscript figures with Plot Digitizer by Lind et al. (2012). Double asterisk indicates values obtained by fitting a double exponential function to the contrast sensitivity data described in original study with the method of least squares.

Contrast sensitivity in Accipitriformes was variable, with the peak sensitivity ranging from 11.9 to 25.6, with position of sensitivity peak from 0.7 to 1.1 cyc deg⁻¹ (Table 1; Fig. 2A). The cut-off frequency in Accipitriformes varied from 2.3 cyc deg⁻¹ for the Bald eagle (*Haliaeetus leucocephalus*) to 17.8 cyc deg⁻¹ for the Griffon vulture (*Gyps fulvus*) (Table 1; Fig. 2A).

The four Falconiformes species studied had similar contrast sensitivity, with the peak sensitivity ranging from 20.2 to 28.6, with position of sensitivity peak from 0.7 to 1.2 cyc deg⁻¹

¹ (Table 1; Fig. 2B), and a cut-off frequency from 3.6 cyc deg⁻¹ for the Eurasian hobby (*Falco subbuteo*) to 5.5 cyc deg⁻¹ for the American kestrel (*Falco sparverius*) (Table 1; Fig. 2B).

We recorded a greater diversity of contrast sensitivity in Passeriformes, ranging from 12.8 for Blue tits, with position of sensitivity peak at 0.4 cyc deg⁻¹, to 29.9 for Northern raven (*Corvus corax*), with position of sensitivity peak at 1.1 cyc deg⁻¹ (Table 1; Fig. 2C). The cut-off frequency also varied greatly, ranging from 1.7 cyc deg⁻¹ for the Zebra finch to 5.0 cyc deg⁻¹ for the Northern raven (Table 1; Fig. 2C).

In Anseriformes, Northern shoveler (*Spatula clypeata*) and Greylag goose (*Anser anser*) had similar CSF with low peak contrast sensitivity compared to other bird species, 5.7 and 5.8 respectively, while Northern pintail (*Anas acuta*) had a peak sensitivity of 16.5 (Table 1; Fig. 2D). However, positions of sensitivity peak (from 0.3 to 0.5 cyc deg⁻¹) and cut-off frequencies (from 1.1 to 1.9 cyc deg⁻¹) of these 3 species were similar (Table 1).

In Pelecaniformes, the Northern bald ibis (*Geronticus eremita*) differed from the African spoonbill (*Platalea alba*) and the Western cattle egret (*Bubulcus ibis*) with a peak sensitivity of 11.7 versus 5.3 and 6.2 respectively, and a position of sensitivity peak at 0.6, 0.5 and 1.6 cyc deg⁻¹ respectively (Table 1; Fig. 2E). The cut-off frequency of these species was 2.2 for the Northern bald ibis, 1.5 for the African spoonbill and 6.3 cyc deg⁻¹ for the Western cattle egret (Table 1; Fig. 2E).

For other species studied, *i.e.* Common swift (*Apus apus*), Eurasian stone curlew (*Burhinus oedicephalus*), White stork (*Ciconia ciconia*), Yellow-necked spurfowl (*Pternistis leucoscepus*), Demoiselle crane (*Grus virgo*), Little bustard (*Tetrax tetrax*) and Chilean flamingo (*Phoenicopterus chilensis*), we observed a great variability of contrast sensitivity, with a peak sensitivity ranging from 4.9 for the Chilean flamingo, with position of sensitivity peak at 0.3 cyc deg⁻¹, to 23.0 for the Common swift, with position of sensitivity peak at 0.5 cyc deg⁻¹ (Table 1; Fig. 2F). The cut-off frequency varied from 1.8 cyc deg⁻¹ for the Yellow-necked spurfowl to 4.0 cyc deg⁻¹ for the White stork (Table 1; Fig. 2F).

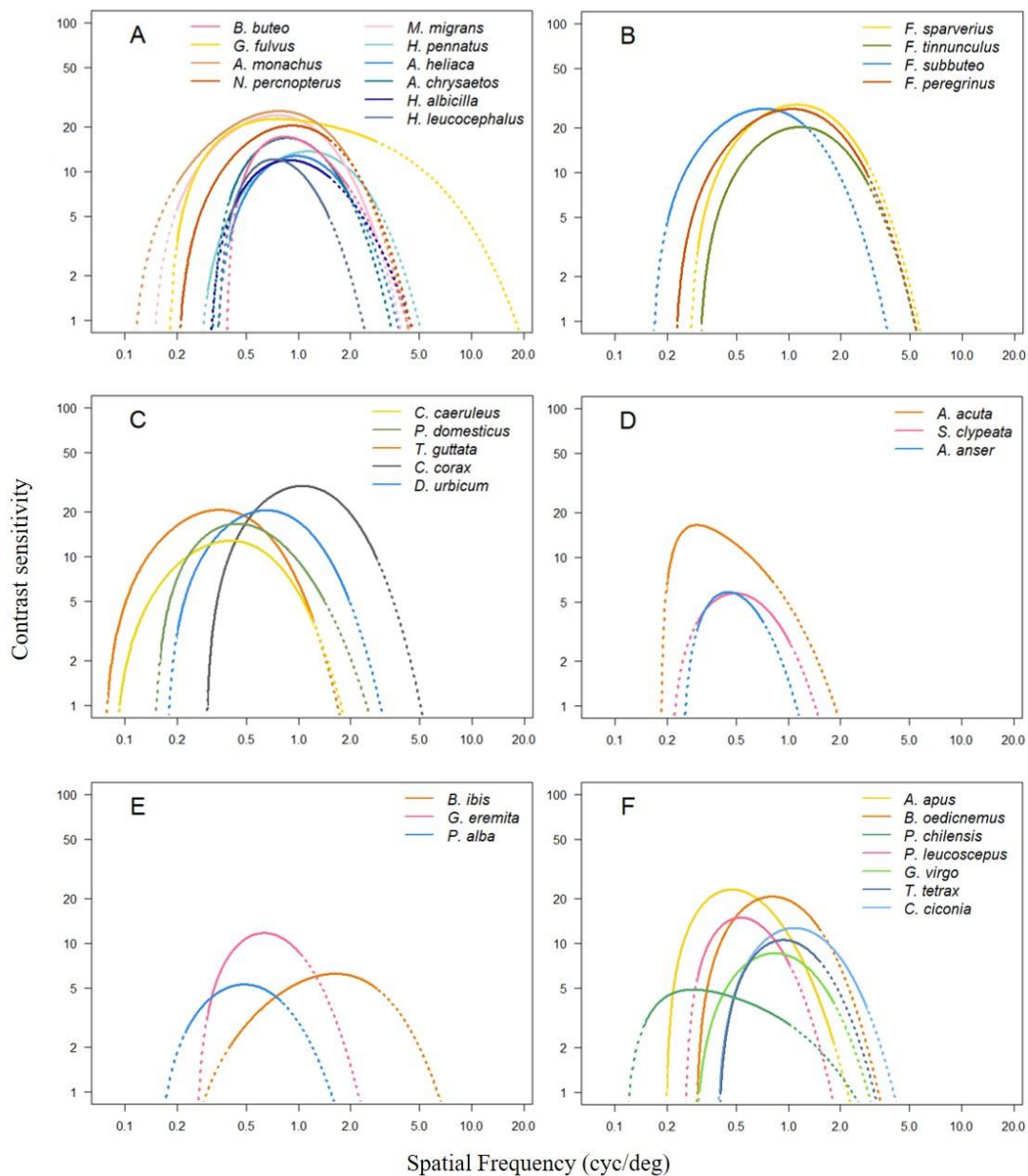


Fig. 2. Contrast sensitivity function for Accipitriformes (A), Falconiformes (B), Passeriformes (C), Anseriformes (D), Pelecaniformes (E) and species of the other orders studied (F). For each species, the curve is solid between the lowest and highest SF for which a contrast sensitivity threshold has been determined. The scales of the axes are logarithmic.

b. Effects of phylogeny and CD:AL ratio on the peak contrast sensitivity variability

Two linear regressions were performed to estimate the effect of the CD:AL ratio (a proxy of the retinal image brightness) on the peak contrast sensitivity, one controlled for phylogeny and one without phylogeny. We did not find any significant effect of the CD:AL ratio when phylogeny was considered or not (Table 2; Fig. S2). Peak contrast sensitivity was

highly conserved across our subset of avian phylogeny (Pagel's lambda = 0.79) (Fig. 3). Phylogeny explained 25% of the variation in peak contrast sensitivity (Fig. 3).

Table 2. Linear regressions with and without phylogeny, 95% confidence interval (CI), with bootstrap results based on 1,000 fitted replicates.

	Estimates \pm SE	Lower boot CI	Upper boot CI	t	p
<i>Linear regression with phylogeny</i> (AIC = 215.3; lambda = 0.79)					
Intercept	20.562 \pm 14.730	-11.163	51.737	1.396	0.173
CD:AL ratio	-10.244 \pm 8.108	-61.296	42.290	-0.416	0.681
<i>Linear regression without phylogeny</i> (AIC = 220.1; adjusted R ² = 0.05)					
Intercept	39.30 \pm 14.100	9.703	65.949	2.786	0.009
CD:AL ratio	-40.42 \pm 24.860	-88.108	12.437	-1.626	0.114

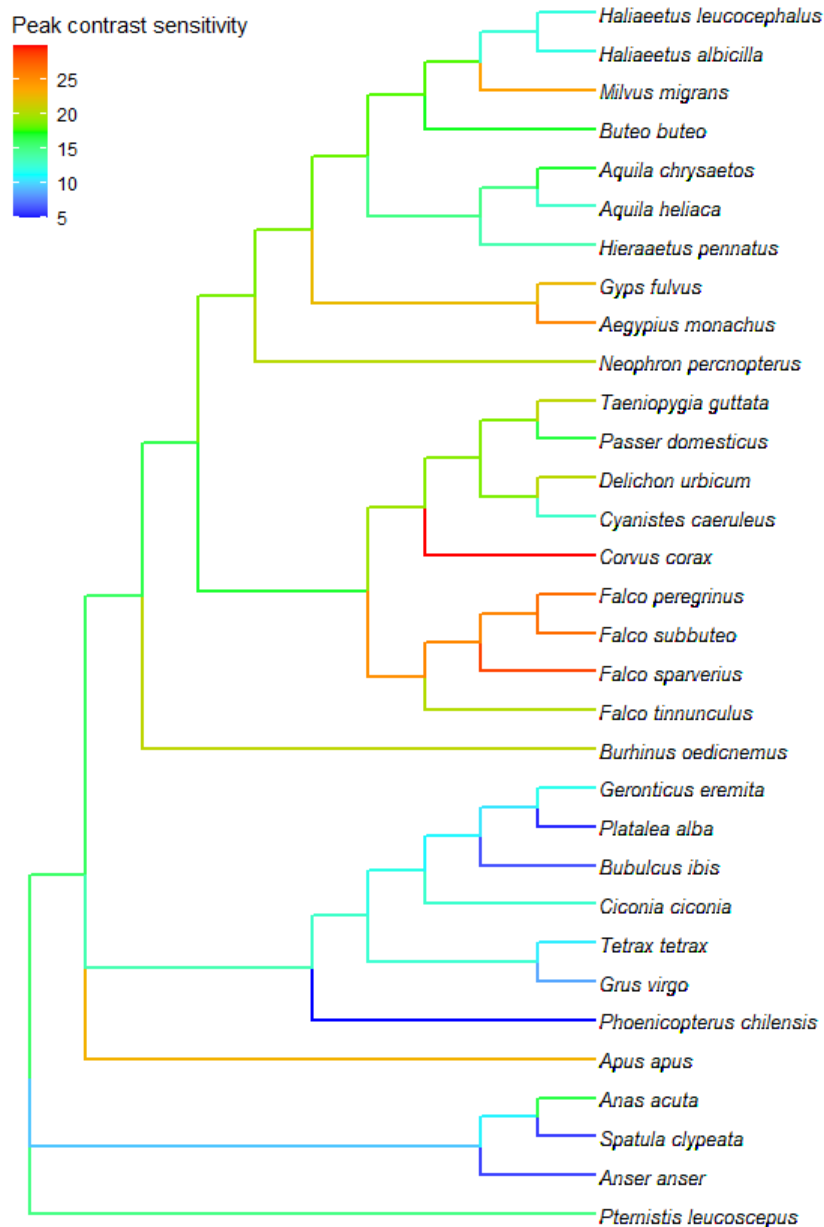


Fig. 3. Phylogenetic tree with the peak contrast sensitivity.

4. Discussion

This study provides the first phylogenetically controlled analysis of variation in the peak contrast sensitivity of birds. Although, as far as we know, the contrast sensitivity of 12 bird species had been previously assessed, these studies did not allow for easy comparison between them as values come from both operant conditioning and pattern electroretinogram (PERG) methods, and none of them used anatomy or phylogeny to understand variation among species.

a. The relatively low peak contrast sensitivity is shared among birds

Peak contrast sensitivities reported in our study were not comparable to those measured with a PERG method, as the peak contrast sensitivity seems to be largely underestimated compared to the operant conditioning measures (Hodos et al., 2002). Although contrast sensitivity tested with stationary stimuli underestimates peak contrast sensitivity in budgerigars (Haller et al., 2014), our results were in the range of previously measured values with an operant conditioning method with stationary or moving stimuli (Table 1). Indeed, our measures of peak contrast sensitivity ranged from 4.9 for the Chilean flamingo to 29.8 for the Northern raven, falling in the range of previously reported values: from 4.8 for the Bourke's parrot (*Neopsephotus bourkii*) (Lind et al., 2012) to 31 for the American kestrel (Hirsch, 1982) (Table 1). Positions of sensitivity peak varied from 0.3 cyc deg⁻¹ for the Chilean flamingo to 1.6 cyc deg⁻¹ for the Western cattle egret, and are in the lower part of previously reported values, which ranged from 0.5 cyc deg⁻¹ for domestic chickens (*Gallus gallus*) (Shi and Stell, 2013) to 10 cyc deg⁻¹ for the American kestrel (Hirsch, 1982). Interestingly, the peak contrast sensitivity found for the American kestrel in our study (28.61) is similar to that reported by Hirsch (Hirsch, 1982), but the position of sensitivity peak is 10 times lower. Similarly, the peak contrast sensitivity of the Common buzzard (*Buteo buteo*) (17.1) is close to the 11.8 measured by Potier et al. (2018) for the closely related species, the Harris's hawk (*Parabuteo unicinctus*), but the position of sensitivity peak (0.8 cyc deg⁻¹) is eight times lower (Table 1). This highlights that values of bird peak contrast sensitivity obtained by operant conditioning and optocollic reflex are comparable, however their associated spatial frequencies are not. The stimulus velocity used during the experiment may affect the CSF. However, Haller et al. (2014) showed that for low or high SF the contrast sensitivity varies with the velocity of the stimulus, while this is not the case with intermediate SF. Hence, stimulus velocity should not have an impact on the peak contrast sensitivity, but the cut-off frequency calculated from the CSFs may be underestimated.

Overall, our study highlights low achromatic contrast sensitivity of birds compared to large mammals, which are two to six times more sensitive (peak contrast sensitivity of 116 for cats (Bisti and Maffei, 1974) and 77 - 175 for primates (De Valois et al., 1974; Merigan, 1976; Jacobs, 1977; Langston et al., 1986)). Studies of contrast sensitivity in these large mammals have been conducted using operant conditioning. Same as with birds tested in operant conditioning, the position of sensitivity peak of these mammals (2 to 4.5 cyc deg⁻¹) is higher

than those found in our study, except for the cat (0.2 cyc deg^{-1}) and the Greater galago (*Galago crassicaudatus*; 0.8 cyc deg^{-1}) (Bisti and Maffei, 1974; Langston et al., 1986). The contrast sensitivity of birds is comparable to that of small mammals such as rats (peak contrast sensitivity ranges from 7 to 20) (Birch and Jacobs, 1979; Keller et al., 2000) and squirrels (from 12 to 32) (Jacobs et al., 1980; Jacobs et al., 1982). Interestingly, although studies on small mammals were performed with operant conditioning, the range of position of sensitivity peak is similar to that of birds (0.1 to 0.7 cyc deg^{-1}). Aquatic species such as fishes, sharks and octopuses seem to be more sensitive to low contrast than birds since the peak sensitivity ranges from 19 to 125 (Northmore and Dvorak, 1979; Bilotta and Powers, 1991; Northmore et al., 2007; Ryan et al., 2016; Santon et al., 2019; Nahmad-Rohen and Vorobyev, 2020). Although different experimental methods have been used for these studies (including operant conditioning and OKR), the position of sensitivity peak (0.1 to 0.4 cyc deg^{-1}) remains low compared to birds.

The low achromatic contrast sensitivity observed in avian species may be attributed to a trade-off between achromatic contrast sensitivity and ultraviolet sensitivity, as proposed by Ghim and Hodos (2006). This hypothesis is supported by the fact that large mammals, such as primates, do not appear to be sensitive to ultraviolet light (see Hunt et al., 2001 for review) and have a greater sensitivity to achromatic contrasts than smaller mammals and birds, some of which are sensitive to ultraviolet (Hunt et al., 2001).

b. Effects of CD:AL ratio and phylogeny on the peak contrast sensitivity variability

Unexpectedly, the peak contrast sensitivity of birds was not significantly related to the eye's CD:AL ratio. Because a high level of light is required to detect low contrasts, contrast sensitivity should be related to the sensitivity of an eye (Land and Nilsson, 2012). The eye's sensitivity to light partly depends on the retinal image brightness, which is determined by the f-number (the ratio of the eye's focal length (f) to the aperture (pupil) diameter (D); the smaller the f-number, the brighter the retinal image). The aperture varies with the size of the pupil, but cannot be greater than the corneal diameter and thus the eye width itself. Wider eyes should therefore allow higher retinal image brightness. As AL and CD are often used as proxies of the eye's focal length and pupil diameter respectively, the CD:AL ratio may be used as a proxy of the f-number to represent the retinal image brightness and sensitivity of an eye (Martin, 1982; Hall and Ross, 2007; Hall et al., 2012).

Other parameters than just the retinal image brightness affect eye sensitivity, such as the ratio of the retinal sampling unit size (d) to the focal length f (Land, 1981). If the eye size is scaled up proportionally to increase pupil diameter D , the focal length f increases as well, causing a decrease in the d to f ratio and thus light sensitivity. Moreover, spatial summation, *i.e.* signal pooling from many photoreceptors to the same retinal ganglion cell, improves eye's sensitivity by increasing the effective sampling unit size d (Warrant, 1999; Land and Nilsson, 2012). Finally, eye's sensitivity may also be affected by the post-retinal processing of the information (Martin, 1982; Land and Nilsson, 2012). Therefore, the variation of contrast sensitivity observed in birds may be dependent on higher information processing levels, not only by retinal image brightness.

Results of our study reveal a relatively low contrast sensitivity shared by many avian phylogenetic orders. There is great variability between species, explained at 25% by phylogeny. Thus, a part of the contrast sensitivity variation among birds is linked to common ancestry.

The part of the variation not explained by phylogeny may rely on the birds' ecology. When moving through an environment, close obstacles appear to move faster than distant ones (motion parallax effect; Rogers and Graham, 1985). An increase in the optic flow speed may lead to blurry retinal images if temporal resolution and contrast sensitivity are not high. A high contrast sensitivity should help the birds to see and avoid obstacles better. Thus, we speculate that the contrast sensitivity may be positively related to the density of objects around a flying bird. Species foraging or migrating in flocks, like the Common swift, or flying in dense habitats, like the Booted eagle, might have a higher peak contrast sensitivity than those flying alone or in open habitats. Such a relationship would be interesting to investigate to better understand variation in bird contrast sensitivity. However, given the diversity of environments in which birds may fly, data on more bird species is needed to test this hypothesis.

Symbols and abbreviations

AIC: Akaike information criterion

AL: Axial length

CD: Corneal diameter

CSF: Contrast sensitivity function

d: diameter of retinal sampling unit

f: focal length of an eye

OCR: Optocollic reflex

OKR: Optokinetic reflex

OMR: Optomotor reflex

PERG: Pattern electroretinogram

SF: Spatial frequency

Acknowledgements

We thank all the teams, and particularly Thierry Bouchet, Oriane Chevasson, Patrice Potier, Romuald de Romans, Antoine Joris, Marie-Pierre Puech and Frédéric Angelier, of Le Grand Parc du Puy du Fou, Zoodyssée, Les Ailes de l'Urga, Espace Rambouillet, the Réserve Africaine de Sigean, Goupil Connexion and the Centre d'Etudes Biologiques de Chizé for allowing us to conduct experiments with their birds and for their help during experiments. We also thank David Degueldre for helping to design and build the equipment needed for these experiments.

Competing interests

No competing interests declared.

Author Contributions

C.B., O.D., F.B., M.M and S.P. designed the study. S.C. supplied, maintained and cared for the birds at the CEFE. C.B. and S.P. performed the experiments. C.B., S.P., O.D, F.B. and A.B. analysed the data. C.B. wrote the manuscript with contribution from all authors.

Funding

C.B. was supported by a PhD fellowship from various actors of the French MAPE programme (Reduction of Bird Mortality at Operating Wind farms), including ADEME (French Environment and Energy Management Agency), OFB (French Office for Biodiversity), DREAL Occitanie (Regional Directorate for the Environment, Planning and Housing of Occitanie), LABEX CEMEB (UM, Mediterranean Centre for the Environment and Biodiversity), FEE (France Wind Energy Association) and the SER (Union of renewable energies), the Occitanie region, the Ministry of Ecological Transition and Solidarity (DGEC, Directorate-General for Energy and Climate) and 25 wind energy operators.

Data availability

Data used for analyses are available at <https://data.indores.fr/>

References

- Bilotta, J. and Powers, M. K. (1991). Spatial contrast sensitivity of goldfish: mean luminance, temporal frequency and a new psychophysical technique. *Vis. Res.* 31, 577-585. [https://doi.org/10.1016/0042-6989\(91\)90108-H](https://doi.org/10.1016/0042-6989(91)90108-H)
- Birch, D. and Jacobs, G. H. (1979). Spatial contrast sensitivity in albino and pigmented rats. *Vis. Res.* 19, 933-937. [https://doi.org/10.1016/0042-6989\(79\)90029-4](https://doi.org/10.1016/0042-6989(79)90029-4)
- Bisti, S. and Maffei, L. (1974). Behavioural contrast sensitivity of the cat in various visual meridians. *J. Physiol.* 241, 201-210. <https://doi.org/10.1113/jphysiol.1974.sp010649>
- Brainard, D. H. (1997). The Psychophysics Toolbox. *Spat Vis.* 10(4):433-6. PMID: 9176952.
- Brooke, M. D. L., Hanley, S. and Laughlin, S. (1999). The scaling of eye size with body mass in birds. *Proc. R. Soc. Lond., B, Biol. Sci.* 266(1417), 405-412. <https://doi.org/10.1098/rspb.1999.0652>
- De Valois, R. L., Morgan, H. and Snodderly, D. M. (1974). Psychophysical studies of monkey Vision-III. Spatial luminance contrast sensitivity tests of macaque and human observers. *Vis. Res.* 14, 75-81. [https://doi.org/10.1016/0042-6989\(74\)90118-7](https://doi.org/10.1016/0042-6989(74)90118-7)
- Ghim, M. M. and Hodos, W. (2006). Spatial contrast sensitivity of birds. *J. Comp. Physiol. A* 192, 523-534. <https://doi.org/10.1007/s00359-005-0090-5>
- Gioanni, H. (1988). Stabilizing gaze reflexes in the pigeon (*Columba livia*). *Exp. Brain Res.* 69: 567-582. <https://doi.org/10.1007/BF00247310>
- Hall, M. I. and Ross, C. F. (2007). Eye shape and activity pattern in birds: eye shape and activity pattern in birds. *J. Zool.* 271, 437-444. <https://doi.org/10.1111/j.1469-7998.2006.00227.x>
- Hall, M.I., Kamilar, J.M. and Kirk, E.C. (2012). Eye shape and the nocturnal bottleneck of mammals. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, 279(1749), pp.4962-4968.
- Haller, N. K., Lind, O., Steinlechner, S. and Kelber, A. (2014). Stimulus motion improves spatial contrast sensitivity in budgerigars (*Melopsittacus undulatus*). *Vis. Res.* 102, 19-25. <https://doi.org/10.1016/j.visres.2014.07.007>
- Harmening, W. M., Nikolay, P., Orlowski, J. and Wagner, H. (2009). Spatial contrast sensitivity and grating acuity of barn owls. *J. Vis.* 9, 13-13. <https://doi.org/10.1167/9.7.13>
- Hirsch, J. (1982). Falcon visual sensitivity to grating contrast. *Nature* 300, 57-58.

Ho, L. S. T. and Ane, C. (2014). A linear-time algorithm for Gaussian and non-Gaussian trait evolution models. *Systematic Biology*, 63, 397-408.

Hodos, W., Ghim, M. M., Potocki, A. and Storm, T. (2002). Contrast sensitivity in pigeons: a comparison of behavioral and pattern ERG methods. *Doc Ophthalmol* 104, 107-118. <https://doi.org/10.1023/A:1014427615636>

Hunt, D.M., Wilkie, S.E., Bowmaker, J.K. and Poopalasundaram, S. (2001). Vision in the ultraviolet. *CMLS*, 58, pp.1583-1598. <https://doi.org/10.1007/PL00000798>

Ives, A. and Li, D. (2018). rr2: An R package to calculate R2s for regression models. *JOSS* 3, 1028. <https://doi.org/10.21105/joss.01028>

Ives, A.R. (2019). R2s for Correlated Data: Phylogenetic Models, LMMs, and GLMMs. *Systematic Biology* 68, 234–251. <https://doi.org/10.1093/sysbio/syy060>

Jacobs, G. H. (1977). Visual capacities of the owl monkey (*Aotus trivirgatus*) - II. Spatial contrast sensitivity. *Vis. Res.* 17, 821-825. [https://doi.org/10.1016/0042-6989\(77\)90125-0](https://doi.org/10.1016/0042-6989(77)90125-0)

Jacobs, G. H., Birch, D. G. and Blakeslee, B. (1982). Visual acuity and spatial contrast sensitivity in tree squirrels. *Behav. Processes* 7, 367-375. [https://doi.org/10.1016/0376-6357\(82\)90008-0](https://doi.org/10.1016/0376-6357(82)90008-0)

Jacobs, G. H., Blakeslee, B., McCourt, M. E. and Tootell, R. B. H. (1980). Visual sensitivity of ground squirrels to spatial and temporal luminance variations. *J. Comp. Physiol. A* 136, 291-299. <https://doi.org/10.1007/BF00657349>

Jarvis, J. R., Abeyesinghe, S. M., McMahon, C. E. and Wathes, C. M. (2009). Measuring and modelling the spatial contrast sensitivity of the chicken (*Gallus g. domesticus*). *Vis. Res.* 49, 1448-1454. <https://doi.org/10.1016/j.visres.2009.02.019>

Jetz, W., Thomas, G. H., Joy, J. B., Hartmann, K. and Mooers, A. O. (2012). The global diversity of birds in space and time. *Nature* 491, 444-448. <https://doi.org/10.1038/nature11631>

Keller, J., Strasburger, H., Cerutti, D. T. and Sabel, B. A. (2000). Assessing spatial vision - automated measurement of the contrast-sensitivity function in the hooded rat. *J. Neurosci. Methods* 97, 103-110. [https://doi.org/10.1016/S0165-0270\(00\)00173-4](https://doi.org/10.1016/S0165-0270(00)00173-4)

Kirk, E.C. (2004). Comparative morphology of the eye in primates. *Anat. Rec.* 281(1), pp.1095-1103. <https://doi.org/10.1002/ar.a.20115>

Kirk, E.C. (2006). Eye morphology in catemeral lemurids and other mammals. *Folia Primatol.* 77(1-2), pp.27-49. <https://doi.org/10.1159/000089694>

Kretschmer, F., Tariq, M., Chatila, W., Wu, B. and Badea, T. C. (2017). Comparison of optomotor and optokinetic reflexes in mice. *J. Neurophysiol.* 118, 300-316. <https://doi.org/10.1152/jn.00055.2017>

Land, M.F. (1981). Optics and vision in invertebrates. *Handbook of sensory physiology*, 6, pp.471-592.

Land, M. F. and Nilsson, D. -E. (2012). *Animal eyes*. Oxford; New York: Oxford University Press. <https://doi.org/10.1093/acprof:oso/9780199581139.001.0001>

Langston, A., Casagrande, V. A. and Fox, R. (1986). Spatial resolution of the galago. *Vis. Res.* 26, 791-796. [https://doi.org/10.1016/0042-6989\(86\)90094-5](https://doi.org/10.1016/0042-6989(86)90094-5)

Lee, J. Y., Holden, L. A. and Djamgoz, M. B. A. (1997). Effects of ageing on spatial aspects of the pattern electroretinogram in male and female quail. *Vis. Res.* 37, 505-514. [https://doi.org/10.1016/S0042-6989\(96\)00159-9](https://doi.org/10.1016/S0042-6989(96)00159-9)

Lind, O. and Kelber, A. (2011). The spatial tuning of achromatic and chromatic vision in budgerigars. *J. Vis.* 11, 2-2. <https://doi.org/10.1167/11.7.2>

Lind, O., Sunesson, T., Mitkus, M. and Kelber, A. (2012). Luminance-dependence of spatial vision in budgerigars (*Melopsittacus undulatus*) and Bourke's parrots (*Neopsephotus bourkii*). *J. Comp. Physiol. A* 198, 69-77. <https://doi.org/10.1007/s00359-011-0689-7>

Lisney, T.J., Iwaniuk, A.N., Bandet, M.V. and Wylie, D.R. (2012a). Eye shape and retinal topography in owls (Aves: Strigiformes). *Brain Behav. Evol.* 79(4), pp.218-236. <https://doi.org/10.1159/000337760>

Lisney, T.J., Iwaniuk, A.N., Kolominsky, J., Bandet, M.V., Corfield, J.R. and Wylie, D.R. (2012b). Interspecific variation in eye shape and retinal topography in seven species of galliform bird (Aves: Galliformes: Phasianidae). *J. Comp. Physiol.* 198, pp.717-731. <https://doi.org/10.1007/s00359-012-0742-1>

Lisney, T.J., Stecyk, K., Kolominsky, J., Schmidt, B.K., Corfield, J.R., Iwaniuk, A.N. and Wylie, D.R. (2013). Ecomorphology of eye shape and retinal topography in waterfowl (Aves: Anseriformes: Anatidae) with different foraging modes. *J. Comp. Physiol.* 199, pp.385-402. <https://doi.org/10.1007/s00359-013-0802-1>

Martin, G.R. (1982). An owl's eye: Schematic optics and visual performance in *Strix aluco* L. *J. Comp. Physiol.* 145, 341–349. <https://doi.org/10.1007/BF00619338>

Martin, G. R. (2009). What is binocular vision for? A birds' eye view. *J. Vis.* 9, 14-14. <https://doi.org/10.1167/9.11.14>

Merigan, W. H. (1976). The contrast sensitivity of the squirrel monkey (*Saimiri sciureus*). *Vis. Res.* 16, 375-379. [https://doi.org/10.1016/0042-6989\(76\)90199-1](https://doi.org/10.1016/0042-6989(76)90199-1)

Mitkus, M., Potier, S., Martin, G. R., Duriez, O. and Kelber, A. (2018). Raptor Vision, in: Oxford Research Encyclopedia of Neuroscience. Oxford University Press. <https://doi.org/10.1093/acrefore/9780190264086.013.232>

Nahmad-Rohen, L. and Vorobyev, M. (2020). Spatial contrast sensitivity to polarization and luminance in octopus. *Front. Physiol.* 11, 379. <https://doi.org/10.3389/fphys.2020.00379>

Northmore, D. P. M. and Dvorak, C. A. (1979). Contrast sensitivity and acuity of the goldfish. *Vis. Res.* 19, 255-261. [https://doi.org/10.1016/0042-6989\(79\)90171-8](https://doi.org/10.1016/0042-6989(79)90171-8)

Northmore, D. P. M., Oh, D. -J. and Celenza, M. A. (2007). Acuity and contrast sensitivity of the bluegill sunfish and how they change during optic nerve regeneration. *Vis. Neurosci.* 24, 319-331. <https://doi.org/10.1017/S0952523807070307>

O'Rourke, C. T., Hall, M. I., Pitlik, T. and Fernández-Juricic, E. (2010). Hawk eyes I: diurnal raptors differ in visual fields and degree of eye movement. *PloS one*, 5(9), e12802. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0012802>

Orlowski, J., Harmening, W. and Wagner, H. (2012). Night vision in barn owls: visual acuity and contrast sensitivity under dark adaptation. *J. Vis.*, 12(13), pp.4-4. <https://doi.org/10.1167/12.13.4>

Porciatti, V., Fontanesi, G. and Bagnoli, P. (1989). The electroretinogram of the little owl (*Athene noctula*). *Vis. Res.* 23, 12, 1693-1698. [https://doi.org/10.1016/0042-6989\(89\)90151-X](https://doi.org/10.1016/0042-6989(89)90151-X)

Potier, S., Mitkus, M. and Kelber, A. (2018). High resolution of colour vision, but low contrast sensitivity in a diurnal raptor. *Proc. Royal Soc. B* 285, 20181036. <https://doi.org/10.1098/rspb.2018.1036>

Potier, S., Mitkus, M. and Kelber, A. (2020). Visual adaptations of diurnal and nocturnal raptors. *Seminars in Cell & Developmental Biology* 106, 116–126. <https://doi.org/10.1016/j.semcdb.2020.05.004>

Reymond, L. and Wolfe, J. (1981). Behavioural determination of the contrast sensitivity function of the eagle aquila audax. *Vis. Res.* 21, 263-271. [https://doi.org/10.1016/0042-6989\(81\)90120-6](https://doi.org/10.1016/0042-6989(81)90120-6)

Ritland, S. M. (1982). The allometry of the vertebrate eye. PhD thesis, University of Chicago, Chicago, Illinois.

Rogers, B. and Graham, M. (1985). Motion Parallax and the Perception of Three-Dimensional Surfaces. In: Ingle, D.J., Jeannerod, M., Lee, D.N. (eds) *Brain Mechanisms and Spatial Vision*. NATO ASI Series, vol 21. Springer, Dordrecht. https://doi.org/10.1007/978-94-009-5071-9_5

Ryan, L. A., Hart, N. S., Collin, S. P. and Hemmi, J. M. (2016). Visual resolution and contrast sensitivity in two benthic sharks. *J. Exp. Biol.* 219(24): 3971-3980. <https://doi.org/10.1242/jeb.132100>

Santon, M., Münch, T. A. and Michiels, N. K. (2019). The contrast sensitivity function of a small cryptobenthic marine fish. *J. Vis.* 19, 1. <https://doi.org/10.1167/19.2.1>

Schmid, K. L. and Wildsoet, C. F. (1998). Assessment of visual acuity and contrast sensitivity in the chick using an optokinetic nystagmus paradigm. *Vis. Res.* 38, 2629-2634. [https://doi.org/10.1016/S0042-6989\(97\)00446-X](https://doi.org/10.1016/S0042-6989(97)00446-X)

Shi, Q. and Stell, W. K. (2013). Die fledermaus: regarding optokinetic contrast sensitivity and light-adaptation, Chicks are Mice with wings. *PLoS one* 8, e75375. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0075375>

Terray, L., Plateau, O., Abourachid, A., Böhmer, C., Delapré, A., De La Bernardie, X. and Cornette, R. (2020). Modularity of the neck in birds (Aves). *Evol Biol* 47:97–110. <https://10.1007/s11692-020-09495-w>

Türke, W., Nalbach, H. -O. and Kirschfeld, K. (1996). Visually elicited head rotation in Pigeons (*Columba livia*). *Vis. Res.* 36, 3329-3337. [https://doi.org/10.1016/0042-6989\(96\)00042-9](https://doi.org/10.1016/0042-6989(96)00042-9)

Uhlrich, D. J., Essock, E. A. and Lehmkuhle, S. (1981). Cross-species correspondence of spatial contrast sensitivity functions. *Behav. Brain Res.* 2, 291-299. [https://doi.org/10.1016/0166-4328\(81\)90013-9](https://doi.org/10.1016/0166-4328(81)90013-9)

Veilleux, C.C. and Kirk, E.C. (2014). Visual Acuity in Mammals: Effects of Eye Size and Ecology. *Brain Behav Evol* 83, 43–53. <https://doi.org/10.1159/000357830>

Veilleux, C.C. and Lewis, R.J. (2011). Effects of habitat light intensity on mammalian eye shape. *Anat. Rec.* 294(5), pp.905-914. <https://doi.org/10.1002/ar.21368>

Wagner, H., Pappé, I. and Nalbach, H. -O. (2021). Optocollic responses in adult barn owls (*Tyto furcata*). *J. Comp. Physiol. A* 208, 239-25. <https://doi.org/10.1007/s00359-021-01524-z>

Warrant, E.J. (1999). Seeing better at night: life style, eye design and the optimum strategy of spatial and temporal summation. *Vision Res.* 39(9), 1611-1630. [https://doi.org/10.1016/S0042-6989\(98\)00262-4](https://doi.org/10.1016/S0042-6989(98)00262-4)

II. Évaluation de la gamme des contrastes achromatiques entre une éolienne et son environnement

1. Objectif

L'objectif de cette étude est d'évaluer si, dans différentes conditions environnementales et météorologiques, les oiseaux sont capables de détecter les éoliennes en se basant exclusivement sur le contraste achromatique entre les éoliennes et leur arrière-plan. Pour atteindre cet objectif, nous souhaitons comparer la sensibilité aux contrastes achromatiques des oiseaux, obtenue dans l'étude présentée ci-dessus, avec la gamme des contrastes possibles entre les éoliennes en leur environnement, en modélisant en image une éolienne en 3D dans différents environnements naturels.

2. Démarche méthodologique

Notre démarche se décompose en quatre étapes :

- 1) Déterminer comment les matériaux et peintures utilisés à la surface des pales réfléchissent les rayons lumineux ;
- 2) Appliquer les caractéristiques de réflexion de la lumière des pales à une éolienne modélisée en 3D, puis placer cette éolienne dans différents environnements naturels (photographies HDRI 360°) ;
- 3) Obtenir des images de l'éolienne dans ces environnements, à partir de différents points de vue, puis convertir ces images de manière à obtenir la luminance de chaque pixel ;
- 4) À partir de la luminance des pixels, calculer le contraste entre l'éolienne et les environnements choisis, à partir des différents points de vue, puis les comparer au pic de sensibilité aux contrastes des oiseaux évalués dans l'étude présentée ci-dessus.

(1) Caractérisation de la réflexion de la lumière sur les matériaux et peintures utilisés à la surface des pales

Il existe plusieurs types de matériaux et peintures utilisés pour la face externe des pales d'éoliennes, ces deux composants pouvant influencer sur la manière dont les rayons lumineux sont réfléchis, et donc sur le contraste entre l'éolienne et son arrière-plan. Afin de prendre en compte la diversité de ces matériaux et peintures, nous avons obtenu trois échantillons de pales distincts, deux via le programme MAPE et un via ENGIE (model d'éolienne ref LM40.OP ; couleur ref

RAL7035). Malheureusement, nous n'avons pas pu obtenir les références des peintures et des matériaux utilisés pour chacun de ces échantillons. Les trois échantillons, de 10×10 cm, ont été placés dans un spectrophotomètre (Cary 5000 UV-Vis-NIR Spectrophotometer, Agilent) afin de mesurer la réflectance spectrale spéculaire et diffuse de chacun d'eux.

(2) Modélisation d'une éolienne en 3D dans différents environnements photographiques

Le modèle 3D d'éolienne utilisé (Fig. 21) est issu de la bibliothèque Blend Swap (<https://www.blendswap.com/blend/4629>).



Figure 21. Modèle d'éolienne 3D utilisé pour l'étude.

Les environnements utilisés sont issus des collections Matte Paint (<https://mattepaint.com/>) et Poly Haven (<https://polyhaven.com/>). Tous les environnements sont des images photographiques HDRI (images à grande gamme dynamique) afin de pouvoir couvrir de grandes variations d'intensité lumineuse. Nous avons sélectionné plusieurs environnements représentant une variété de conditions météorologiques (*e.g.* ciel dégagé, ciel nuageux, brouillard), pour lesquels il est possible d'ajuster la luminance. Ces environnements représentent une variété de conditions d'éclairages et de paysages qui pourraient être rencontrés dans les zones où sont implantées les éoliennes. Cependant, les images HDRI issues de Matte Paint et Poly Haven ne donnent pas d'information sur la luminance exacte de l'environnement au moment de la prise de vue. Nous pouvons toutefois « corriger » l'image pour extraire une luminance précise grâce au nuancier de couleur présent sur la photo. En effet, la façon dont une couleur réfléchit la lumière dépend de la luminance et de l'orientation des rayons. Nous pouvons donc utiliser ce nuancier, composé de couleurs référencées, pour calculer un facteur de correction correspondant à la différence entre les composants RGB des pixels d'une couleur

donnée sur cette photo et les composants RGB connus pour cette teinte, dans un environnement connu lui aussi (voir encadré ci-après pour des détails sur le système RGB).

Le modèle d'éolienne et les environnements sélectionnés ont ensuite été importés dans le logiciel Blender (<http://www.blender.org>). Les caractéristiques de réflexion des rayons lumineux mesurées sur les échantillons de pale ont été appliquées à l'éolienne. La sensibilité aux contrastes variant avec la luminance, chaque environnement est « corrigé » afin qu'il corresponde à une luminance équivalente à celle utilisée pour la mesure de la sensibilité aux contrastes achromatiques des oiseaux. Afin d'évaluer si les oiseaux sont capables de discerner les éoliennes la nuit, nous utilisons aussi ces environnements avec une luminance faible. Toutefois, dans cette situation, lorsque nous comparons le contraste entre l'éolienne et son environnement au pic de sensibilité aux contrastes des oiseaux, nous surestimons la capacité des oiseaux puisque la sensibilité aux contrastes décroît conjointement avec la luminance (Lind et al., 2012). Afin de limiter cette surestimation, il est possible d'extrapoler les CSF mesurées dans l'étude présentée dans la première partie de ce chapitre, à l'aide de facteurs calculés pour quelques espèces (*e.g.* Lind et al., 2012 ; Orłowski et al., 2012).

Problèmes liés à l'utilisation du système RGB

Le système RGB est une manière de représenter les couleurs, principalement utilisé dans la photographie et l'affichage numérique. La lumière se décompose en de multiples longueurs d'ondes, chacune plus ou moins captée par l'œil. L'Homme possède trois types de photorécepteurs capables de capter une partie des rayons lumineux. Ces photorécepteurs (cônes) sont régulièrement vulgairement nommés selon la couleur dominante captée : rouge (R, « *Red* », ou LW, « *Long Wavelength* »), vert (G, « *Green* », ou MW, « *Medium Wavelength* ») et bleu (B, « *Blue* », ou SW, « *Short Wavelength* »). La plupart des systèmes numériques utilisent les propriétés de ces trois photorécepteurs (et de l'effet « filtre » des différentes couches de l'œil) pour afficher les couleurs en convertissant le spectre lumineux en ces trois composantes (R, G et B). Chaque couleur est formée d'un assemblage de ces trois composantes, sachant que chaque composante peut avoir une intensité allant de 0 à 255 (valeurs sans unités ; Fig. 22. A). Ainsi, la luminance du pixel varie aussi avec les composantes RGB (Fig. 22. B).

Le système RGB pose deux problèmes dans le cas de notre étude. Premièrement, il ne reflète qu'une seule partie du spectre lumineux, donc filtre la luminance totale d'un

environnement. Deuxièmement, il est basé sur la sensibilité spectrale de l'humain, et ne permet donc pas d'obtenir une image représentative de ce que verrait un oiseau.

Il est possible de convertir une lumière spectrale à l'aide d'un système similaire au RGB, mais en utilisant les caractéristiques des photorécepteurs d'espèces aviaires pour lesquels ces paramètres sont connus, mais nous aurions été limités à un faible nombre d'espèces (Hart, 2001). De plus, les environnements spectraux disponibles sont peu nombreux, peu développés, difficilement accessibles et complexes à utiliser. C'est pourquoi nous avons fait le choix de ne pas utiliser d'environnements spectraux, mais des photographies panoramiques HDRI 360° utilisant le système RGB.

Nous avons au préalable vérifié que le contraste mesuré sur une image RGB reste proche du contraste mesuré sur une image spectrale (Fig. 22. B). En d'autres termes, nous avons vérifié que l'illuminance retranscrite par le système RGB (zone hachurée sur la Fig. 22. B) soit proche de l'illuminance totale réfléchi par les pales des éoliennes (addition de la zone grise et de la zone hachurée sur la Fig. 22. B). Comme nous nous intéressons au contraste et non aux couleurs, si ces deux mesures sont similaires, nous pourrions faire l'hypothèse que dans notre étude le système RGB sera équivalent à la lumière spectrale en termes de luminance, et s'affranchir ainsi du fait que le système RGB est basé sur la vision humaine.

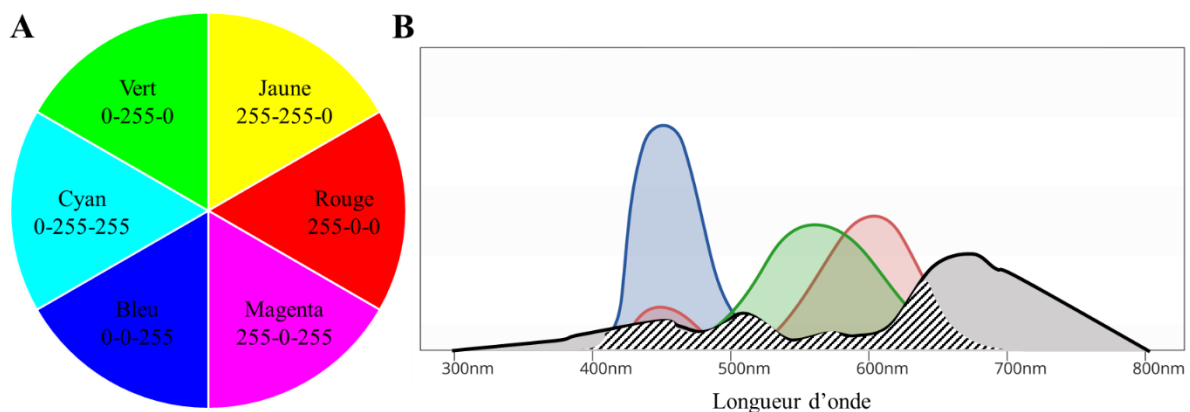


Figure 22. Exemples (A) du codage des couleurs en système RGB et (B) de l'effet « filtre » de ce système sur la quantité de lumière réelle. (B) Les courbes rouge, verte et bleu représentent la sensibilité spectrale de l'œil humain, chacune de ces courbes étant utilisées pour convertir un spectre lumineux en code R (LW), G (MW) et B (SW). La courbe noire représente le spectre lumineux réfléchi par un objet quelconque. L'aire sous la courbe noire représente la luminance totale réfléchi par cet objet. La zone hachurée représente la luminance totale perçue par l'œil humain et retranscrite par le système RGB.

Le contraste étant un ratio de luminance, nous avons en premier lieu calculé la luminance d'une image spectrale (ci-après « luminance exacte ») en utilisant les mêmes paramètres que ceux du luxmètre utilisé pour mesurer le contraste achromatique du signal

présenté aux oiseaux (**Chapitre I**). Pour calculer la luminance exacte d'une image spectrale, nous avons utilisé quatre **illuminants (I)** standards (références D65, D50, A et F2) et la **réflectance (R)** des échantillons de pales (obtenue via les mesures au spectrophotomètre) (Fig. 23. A). Chaque illuminant correspond à une source lumineuse différente : D65 correspond à la lumière moyenne de midi en Europe occidentale, D50 est l'illuminant de référence de l'industrie graphique (il est utilisé par la plupart des spectrophotomètres) et correspond à une lumière à l'horizon, A représente la lumière typique d'un filament d'une ampoule domestique et F2 correspond à une lumière fluorescente, blanche et froide. Nous avons ensuite calculé la luminance d'un rayon de chacune de ces quatre sources lumineuses après que celui-ci a rebondi **une, deux ou trois** fois sur l'éolienne (Fig. 23. B). La luminance exacte correspond à l'intégration du produit de R et I (**$R \times I$ pour un rebond, $R^2 \times I$ pour deux rebonds et $R^3 \times I$ pour trois rebonds**) sur la fonction de sensibilité du luxmètre (Table 2).

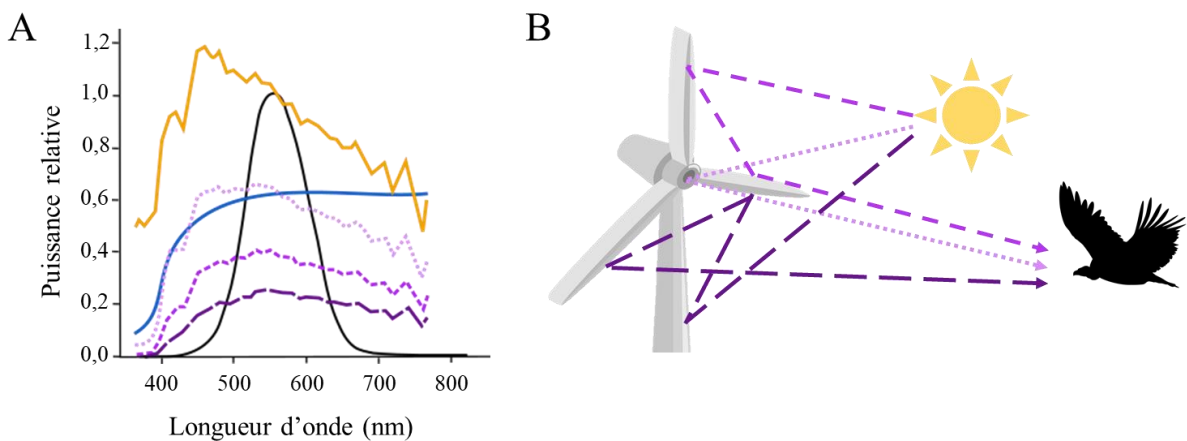


Figure 23. (A) Spectres de l'illuminant D65 (jaune) et de la réflectance R d'un des échantillons de pales (bleu), avec la simulation du spectre d'un rayon lumineux issu de l'illuminant D65 rebondissant une fois (petits pointillés roses), deux fois (pointillés intermédiaires violet clair) ou trois fois (gros pointillés violet foncé) sur une pale possédant les caractéristiques de réflexion R. La courbe noire représente le spectre de sensibilité du luxmètre. (B) Représentation de rayons du soleil rebondissant une, deux ou trois fois sur une éolienne avant d'atteindre l'œil d'un oiseau.

La luminance de l'image spectrale convertie en RGB (ci-après « luminance approchée ») est calculée de la même manière, mais à la place d'intégrer le produit de la réflectance R et l'illuminant I sur la fonction de sensibilité Y du luxmètre, on intègre en premier lieu R et I sur Y, puis on calcule le produit de l'intégrale de R sur Y et de l'intégrale de I sur Y pour obtenir la luminance approchée d'un rayon rebondissant une, deux ou trois fois sur une éolienne (Table 2).

Nous pouvons ensuite calculer l'erreur relative entre la luminance exacte (*i.e.* image spectrale) et la luminance approchée (*i.e.* image RGB) (Table 2) :

$$Erreur\ relative = \left| \frac{Luminance_{exacte} - Luminance_{approchée}}{Luminance_{exacte}} \right|$$

Table 2. Luminance exacte, luminance relative et erreur relative entre ces deux luminances selon l'illuminant et le nombre de rebonds. Le tableau présente une erreur relative différente de celle calculée à partir des valeurs arrondies des luminances affichées, car elle est basée sur les valeurs entières de luminance.

Illuminant	Nombre de rebond	Luminance exacte	Luminance approchée	Erreur relative (%)
D65	1	0,609	0,610	0,179
	2	0,375	0,376	0,235
	3	0,232	0,232	0,181
A	1	0,627	0,623	0,711
	2	0,390	0,384	1,475
	3	0,243	0,237	2,285
D50	1	0,607	0,606	0,070
	2	0,375	0,374	0,242
	3	0,232	0,231	0,505
F2	1	0,085	0,084	0,716
	2	0,053	0,052	1,501
	3	0,033	0,032	2,344

L'erreur relative étant faible (inférieure à 1 % quel que soit le nombre de rebonds pour les illuminants correspondant à une lumière naturelle), nous faisons l'hypothèse dans la suite de l'étude que le contraste entre une éolienne et son environnement mesuré à partir d'une modélisation utilisant des environnements RGB est équivalent à celui mesuré à partir d'une modélisation utilisant des environnements spectraux. Cependant, cette approximation devra être prise en compte dans la discussion des résultats, car une erreur, même faible, pourrait avoir un effet non négligeable (Tedore et Nilsson, 2019).

(3) *Extraction des modélisations et conversion des pixels en luminance*

Une fois les éoliennes et les environnements importés dans le logiciel Blender, il est possible de visualiser l'éolienne dans l'environnement choisi à partir de différents points de vue. On peut par exemple choisir de se placer face à l'éolienne, de la regarder par en dessous ou par au-dessus, et de se placer à différentes distances de l'éolienne, puis d'extraire l'image (Fig. 24).



Figure 24. Modélisations d'une éolienne dans différents environnements et selon différents points de vue. Sur ces images, l'éolienne possède les mêmes caractéristiques de réflectance que l'un des échantillons de pale. Chaque pixel est codé selon un triplet RGB.

Les images des différents environnements et points de vue sont ensuite importées sur un logiciel de codage, puis converties pour que chaque pixel ait une valeur de luminance et non un triplet de valeur RGB (Fig. 25).



Figure 25. Modélisations d'une éolienne dans différents environnements et selon différents points de vue. Sur ces images, l'éolienne possède les mêmes caractéristiques de réflectance que l'un des échantillons de pale. Chaque pixel est codé selon une valeur de luminance.

(4) Calcul des contrastes et comparaisons au pic de sensibilité aux contrastes des oiseaux

Les pixels étant convertis en luminance, il est alors possible de calculer les contrastes entre les pixels situés sur le contour de l'éolienne et ceux de l'environnement accolé à l'éolienne.

Plusieurs rendus sont possibles. On peut par exemple obtenir un rendu visuel, en traçant en rouge les contours de l'éoliennes où le contraste entre l'éolienne et son arrière-plan est inférieur au seuil de sensibilité aux contrastes d'une espèce donnée (donc visible ; Fig. 26), ou obtenir un rendu chiffré en calculant le pourcentage de pixel au niveau du contour de chaque partie de l'éolienne (*i.e.* les trois pales et le mât) dont le contraste est inférieur au seuil de sensibilité aux contrastes d'une espèce donnée (Table 3).

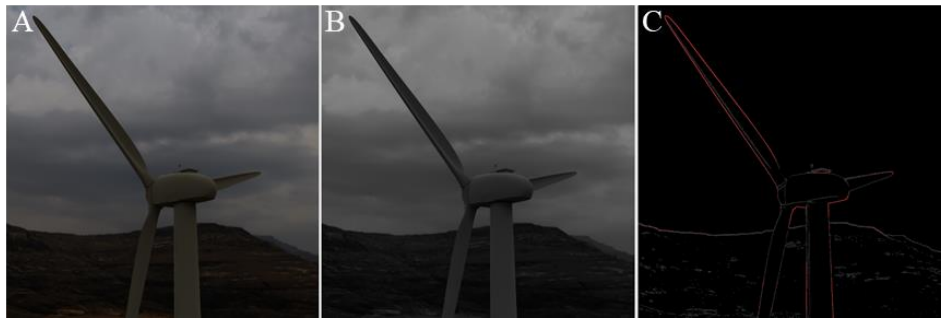


Figure 26. Modélisations d'une éolienne dans un environnement nuageux (A, B) et exemple de présentation des résultats de l'étude (C). Les pixels de ces images sont codés par un triplet RGB (A) ou par une valeur de luminance (B). Les parties de l'éolienne dont le contraste achromatique avec l'arrière-plan est suffisant pour être perçu par une espèce X sont entourées de rouge (C). L'éolienne modélisée pour chacune de ces images possède les mêmes caractéristiques de réflectance qu'un des échantillons de pale.

Table 3. Exemple de présentation des résultats de l'étude sous forme de pourcentage de contour de l'éolienne théoriquement visible par les oiseaux selon l'espèce, le point de vue par rapport à l'éolienne, le matériau/peinture de l'éolienne (correspondant aux propriétés de réflexion de la lumière des échantillons de pales), l'environnement et l'intensité lumineuse choisis. Les chiffres présentés dans cette table sont utilisés à des fins illustratives et ne représentent pas des résultats réels.

Espèce	Point de vue	Matériau	Environnement	Intensité lumineuse (lux)	Partie de l'éolienne	Pourcentage du contour visible
Milan noir	Face	Matériau 1	Ciel bleu	10 000	Pale 1	99
					Pale 2	80
					Pale 3	87
					Mât	78
			Brumeux	10 000	Pale 1	95
					Pale 2	86
					Pale 3	88
					Mât	91
			Nuit	40	Pale 1	54
					Pale 2	37
					Pale 3	19
					Mât	22

Au vu de la faible sensibilité aux contrastes des oiseaux évaluée dans l'étude présentée dans la première partie de ce chapitre, nous pouvons nous attendre à ce qu'une partie importante des éoliennes ne soit pas détectables par les oiseaux dans des environnement brumeux ou lorsque la luminosité est faible.

CHAPITRE II DÉTECTION DU MOUVEMENT ROTATIF DES PALES DES ÉOLIENNES PAR LES OISEAUX



Ce chapitre vise à mieux comprendre comment les oiseaux perçoivent les éoliennes lorsque les pales sont en rotation. En effet, très peu d'études se sont intéressées à la manière dont les oiseaux perçoivent le mouvement rotatif. Hodos (2002) suggère que le flou de mouvement généré par les pales en rotation rapide pourrait être à l'origine d'une mauvaise perception de celles-ci par les oiseaux. Cependant, cette étude ne permet pas de déterminer si l'oiseau est bien capable de détecter que les pales sont en rotation. De plus, les faibles vitesses de rotation, comme celles atteintes lorsqu'un ralentissement des pales est déclenché par les systèmes de détection automatisés (ADS), pourraient aussi perturber la détection de la rotation des pales par les oiseaux (Campbell et Maffei, 1980 ; Cavanagh et al., 1984). À ma connaissance, il n'existe pas d'étude sur la manière dont les oiseaux perçoivent la vitesse de rotation d'un objet. Toutefois, chez l'Homme, en dessous d'un certain seuil de vitesse, l'objet peut parfois être perçu comme statique (Cavanagh et al., 1984). Chez l'homme, ce seuil de stationnarité apparente est négativement corrélé au contraste entre l'objet et son arrière-plan (Campbell et Maffei, 1980). Comme l'Homme et les oiseaux ont des yeux avec des fonctionnements de type « caméra » similaires (différents des yeux composés des insectes ; Land et Nilsson, 2012), nous pouvons émettre l'hypothèse que les oiseaux perçoivent les pales comme étant stationnaires lorsque la vitesse de rotation est faible et/ou lorsque le contraste entre les pales et leur arrière-plan est faible.

L'étude présentée dans ce chapitre a permis de déterminer si les Tourterelles domestiques (*Streptopelia roseogrisea*) et les Buses de Harris (*Parabuteo unicinctus*) sont capables de dissocier une éolienne miniature stationnaire d'une éolienne miniature dont les pales sont en mouvement, selon la vitesse de rotation et le contraste entre les pales et leur arrière-plan. Au cours de cette étude, j'ai pu co-encadrer Élise Dussauze, en stage de Master 2, qui a effectué 70 % des expérimentations et participé à l'analyse des résultats.

Résumé en français de l'étude

Afin de réduire les collisions entre les oiseaux et les éoliennes, des ADS ont été mis au point pour repérer les oiseaux qui s'approchent des pales et déclencher le ralentissement des éoliennes jusqu'à 3-5 rotations par minute (rpm). Cependant, il n'existe à ma connaissance aucune étude permettant de déterminer si les oiseaux peuvent détecter cette vitesse réduite et éviter les éoliennes. Nous avons donc mené une étude, via du conditionnement opérant, sur cinq Tourterelles domestiques (*Streptopelia roseogrisea risoria*) et cinq Buses de Harris (*Parabuteo unicinctus*) afin d'évaluer leur capacité à distinguer des éoliennes miniatures stationnaires de celles dont les pales sont en mouvement, en fonction de la vitesse de rotation et du contraste entre les pales et leur arrière-plan (uniquement pour les tourterelles dans ce dernier cas).

Deux éoliennes miniatures blanches en PVC de 1,8 m de diamètre ont été conçues pour cette étude. Les éoliennes, reliées à un moteur permettant de les mettre en rotation, étaient placées dans une volière, derrière une plaque de plexiglas transparente (afin de bloquer l'accès aux oiseaux) et devant un fond noir. Pour les tourterelles, l'expérience s'est déroulée dans une volière extérieure à trois branches, avec un bras de départ où l'oiseau était relâché et deux bras périphériques où étaient installées les éoliennes. Pour les buses, l'expérience a eu lieu dans une pièce en intérieur, sans fenêtres, où l'oiseau faisait face aux deux éoliennes, fixées côte à côte sur un des mur, séparées par une cloison. Dans chacune des deux configurations, l'oiseau était placé dans une boîte à 3 m des éoliennes, avec une vue directe sur celles-ci. La configuration de cette expérimentation s'apparente à un oiseau placé à 187 m d'une éolienne réelle qui aurait un rotor de 100 m de diamètre. Dans la volière d'expérimentation des tourterelles, le fond noir placé derrière les éoliennes pouvait être remplacé par un fond gris foncé ou gris clair, permettant ainsi de modifier le contraste achromatique entre les pales et leur arrière-plan. Une première phase de conditionnement des oiseaux a eu lieu avant de passer à la phase de test. Au cours de la phase de conditionnement, les oiseaux étaient placés face à deux stimuli, une éolienne stationnaire et une éolienne en rotation à 8 ou 21 rpm (gamme de vitesse des éoliennes), fixées devant un fond noir. L'oiseau était récompensé uniquement lorsqu'il choisissait d'aller se poser à côté de l'éolienne stationnaire (stimulus positif). Une fois la tâche assimilée, la phase de test débutait. Au cours de la phase de test, l'oiseau devait choisir entre l'éolienne stationnaire et l'éolienne en rotation en allant se poser à côté d'une des deux éoliennes, la vitesse de l'éolienne en rotation pouvant tourner aléatoirement à 3, 5, 8, 21 ou 285 rpm. Les vitesses choisies correspondent aux vitesses atteintes par les pales lorsqu'un ralentissement est déclenché par les

ADS (3 et 5 rpm ; Fluhr et al., Annexe I), aux vitesses de rotations courantes des éoliennes (8, 16 et 21 rpm ; Khalfallah et Koliub, 2007) et à la vitesse maximum que pouvait atteindre le dispositif expérimental (285 rpm). Chaque oiseau a été testé 32 fois pour chacune des vitesses. Pour les tourterelles seulement, deux autres phases de tests ont été réalisées, avec un fond gris foncé derrière les éoliennes (contraste intermédiaire entre les éoliennes et leur arrière-plan), puis avec un fond gris clair (contraste faible). La capacité des oiseaux à distinguer l'éolienne stationnaire de celle en rotation a été évaluée à l'aide de tests binomiaux réalisés pour chaque vitesse (3, 5, 8, 16, 21 ou 285 rpm), contraste (noir, gris foncé ou gris clair) et individus.

Les tourterelles ont été capables de distinguer une éolienne stationnaire d'une éolienne en rotation lorsque la vitesse de rotation était supérieure à 3 rpm et que le contraste entre les pales et leur arrière-plan était élevé (fond noir ou gris foncé). À 3 rpm les tourterelles n'étaient pas capables de faire cette distinction. Ce seuil de vitesses auquel les pales apparaissaient comme stationnaires pour une majorité des tourterelles montait à 8 rpm lorsque le contraste entre l'éolienne et son arrière-plan était faible (fond gris clair). Avec le fond gris clair, certains individus n'ont pas réussi à faire la distinction entre la stationnarité et la rotation, quelle qu'en soit la vitesse. Les résultats pour les buses sont plus mitigés : si l'on considère un seuil de significativité à 0.05, toutes les buses ont réussi à distinguer l'éolienne stationnaire de celle en rotation, peu importe la vitesse de rotation. Cependant, à 3, 5 et 8 rpm les résultats de plusieurs individus étaient très proches du seuil de significativité, suggérant une plus grande difficulté à percevoir le mouvement de ces faibles vitesses de rotation.

Cette étude a permis de montrer que les buses étaient capables de différencier une éolienne stationnaire d'une éolienne en rotation, quelle que soit la vitesse de rotation testée, tandis que les tourterelles n'y parvenaient plus en dessous de 5 rpm. La diminution du contraste entre les pales et l'arrière-plan a également augmenté le seuil de vitesse de rotation à partir duquel une majorité de tourterelles percevaient les pales comme immobiles. Par conséquent, la réduction de vitesse à 3 rpm provoquée par les ADS lorsqu'un oiseau est détecté comme approchant d'une éolienne pourrait augmenter les risques de collisions. En effet, en réduisant la vitesse de rotation, les tourterelles (et potentiellement d'autres espèces) percevraient les pales comme étant stationnaire et risqueraient de traverser la zone balayée par les pales. Pourtant, à 3 rpm une éolienne de 100 m de diamètre atteint une vitesse de 57 km.h⁻¹ en bout de pale, soit une vitesse potentiellement mortelle. Bien qu'il n'existe à ma connaissance aucune étude sur l'impact de la vitesse de rotation sur la trajectoire empruntée par les oiseaux aux abords des éoliennes, les ADS devraient par précaution déclencher un arrêt franc et rapide des pales. Un

contraste élevé entre les pales et leur arrière-plan paraît également être essentiel à la détection de la rotation des pales par les oiseaux pour une large gamme de vitesses.

Présentation de l'article

Titre : “Detection of wind turbines rotary motion by birds: a matter of speed and contrast.”

Auteurs : Constance Blary, Francesco Bonadonna, Elise Dussauze, Simon Potier, Aurélien Besnard et Olivier Duriez

Journal : Conservation Science and Practice

Date d'acceptation : 30 Août 2023 (<https://doi.org/10.1111/csp2.13022>)

Contributions : C.B., F.B., S.P. et O.D. ont conçu l'étude. C.B., E.D. et S.P. ont réalisé l'expérience. C.B. et E.D. ont analysé les données. C.B. a rédigé le manuscrit avec la contribution de tous les auteurs.

Les informations complémentaires (« *Supplementary material* ») sont disponibles en Annexe VI.

Detection of wind turbines rotary motion by birds: a matter of speed and contrast.

Constance Blary^{1,2}, Francesco Bonadonna¹, Elise Dussauze¹, Simon Potier^{3,4}, Aurélien Besnard⁵ and Olivier Duriez¹

¹ CEFE, Univ Montpellier, CNRS, EPHE, IRD, Montpellier, France

² Agence de l'environnement et de la Maîtrise de l'Energie 20, avenue du Grésillé- BP 90406 49004, Angers Cedex 01, France

³ Department of Biology, Lund University, Sölvegatan 35, Lund S-22362, Sweden

⁴ Les Ailes de l'Urga, 72 rue de la vieille route, 27320 Marcilly-la-campagne, France

⁵ CEFE, Univ Montpellier, CNRS, EPHE PSL University, IRD, Montpellier, France

Keywords: Bird vision, Collision, Contrast, Motion blur, Rotary motion, Speed detection, Wind turbine

Abstract

To reduce bird collisions on wind turbines, Automatic Detection Systems have been developed to locate approaching birds and trigger turbines to slowdown to 2-3 rotations per minute (rpm). However, it is unknown whether birds can detect this reduced speed and avoid the turbine. We conducted an operant conditioning experiment on domestic doves (*Streptopelia roseogrisea*) and Harris's hawks (*Parabuteo unicinctus*) to assess their ability to discriminate between stationary and rotating miniature wind turbines, depending on the rotation speed and the contrast between the white blades and the background (only for doves for the latter). At high contrast, regardless of the speed tested, hawks were able to differentiate between the rotating and stationary turbines, while doves were not able to discriminate the slow-rotating turbine (3 rpm) from the stationary one. The discrimination threshold increased to 5 rpm for the doves when the contrast was reduced. Our results suggest that the residual wind turbine speed of 2-3 rpm may not be detected by all bird species under all environmental conditions. Increasing the contrast between wind turbines and their environment may improve the detection of low-speed rotation by some birds, otherwise, complete turbine shutdown should be recommended.

1. Introduction

The development of renewable energy is crucial for the energetic transition worldwide (IPCC report, 2022). Wind farms have been installed across the globe for three decades, with an increase of 53% in wind power production in 2020 (GWEC, Global wind report 2021). However, this form of energy production may have negative impacts on biodiversity, particularly on bats and birds (Drewitt and Langston, 2006; Kunz et al., 2007). Although actual avian mortality from collisions with wind turbines is not easily quantifiable, the average number of collisions is estimated to be 8, 7 and 3 birds per wind turbine per year in Canada, France and Japan respectively (Kitano and Shiraki, 2013; Zimmerling et al., 2013; Marx, 2017). Bird collisions are a concern on all continents, but appear to be dependent on the site, type of wind turbine and bird species (Marques et al., 2014; Thaxter et al., 2017).

To reduce these collisions, a number of mitigation strategies are increasingly being implemented. Among mitigation measures, several companies are developing Automatic Detection Systems (ADS thereafter), combining cameras or radars to detect approaching birds, with a computer to analyze bird trajectories and eventually send orders to deter birds and/or “shut-down” the wind turbine (*e.g.* May et al., 2012; McClure et al., 2021). Yet, in practice when birds are detected, blades are not completely stopped. Wind turbines are generally slowed down by changing blade pitch in opposition to wind direction, aiming to reduce angular speed from a production speed of 15-20 rotations per minute (rpm) to a residual speed of 2-3 rpm (May et al., 2015). Engineers developing ADSs assume that birds (1) are looking at wind turbines, (2) are able to detect them, (3) associate them with potential risk and (4) are able to avoid them when the rotation speed is low. All these points are important and should be addressed to understand why birds collide with wind turbines. We report here a study aiming to give an answer to the second point.

First, the visual system of some birds, such as visual fields, spatial resolution, spectral sensitivity and/or contrast sensitivity may not be adapted to detect wind turbines (Martin et al., 2012; Martin, 2017). For example, to prevent conflicts with the human neighborhood, wind turbines are sometimes painted in a way that they appear inconspicuous in the landscape for human observers, with low contrast between the wind turbine and its background. Birds' contrast sensitivity being, in many species, relatively low compared to humans (Ghim and Hodos, 2006; Lind et al., 2012; Potier et al., 2018; Blary et al., unpublished), this could lower

bird abilities to detect wind turbines in the landscape especially in low contrast conditions, such as in fog.

Second, when the contrast is high enough for the birds, they may be able to see stationary wind turbines, but whether this is the case while rotating remains unknown. The visual challenges of seeing a moving object are different from those of a stationary one (Land, 1999). When an object moves with increasing speed, it is perceived as becoming progressively blurrier (Pääkkönen and Morgan, 1994). This phenomenon is called “motion smear” or “motion blur”. Hodos (2002) suggested that motion blur depends on the size and speed of the object, the distance from the viewer as well as the speed at which birds can process time-varying visual stimuli, *i.e.* their temporal resolution. Species with high temporal resolution would perceive wind turbines as more blurred at higher rotating speeds than species with low temporal resolution. A small and fast-rotating wind turbine at a given distance will also induce more motion blur than a larger and slower one for American Kestrels (*Falco sparverius*) (Hodos, 2002). As a result, a wind turbine of 100 m diameter rotating at 14 rpm would appear blurred at 20 m for this species. However, Hodos (2002) used an electroretinogram experiment to determine this threshold, while a behavioral-based experiment may better reflect the actual perception of birds

If blurring at high speed seems obvious, low rotation speed may also be problematic. For instance, in humans, an object moving at low speeds is evaluated as being much slower than its actual speed. Under a speed threshold, this may create a stationarity illusion (Cavanagh et al., 1984). This threshold is negatively correlated to the contrast between the object and the background (Campbell and Maffei, 1980). As both humans and birds have a conceptually similar camera-type eye (Land and Nilsson, 2012), it may be possible that birds detect a wind turbine rotating at low speed, or with low contrast with its background, as stationary.

If slow-speed rotating wind turbines are assessed as stationary by birds, the wind turbines' “shut-down” triggered by ADS may be counterproductive as it may indeed increase the likelihood for birds to take the decision to cross the rotor. Understanding how birds see the rotation of wind turbines is necessary to improve the efficiency of mitigation measures. We performed a set of operant conditioning experiments on two species with different ecologies: domestic dove (*Streptopelia roseogrisea risoria*) and Harris's hawk (*Parabuteo unicinctus*). Both species belong to avian phylogenetical orders (respectively Columbiformes and Accipitriformes) well known to be impacted by collision with wind turbines (Thaxter et al.,

2017) and their visual systems have been well studied (Martin, 2017; Potier et al., 2020a). We aimed to identify (1) if these birds are able to distinguish high turbine rotation speeds, likely blurred, from stationary turbines; (2) if the residual rotation induced by ADSs (2-3 rpm) can be differentiated from a stationary turbine and (3) if the contrast between the turbine and the background impacts the detection of the blades' speed by birds.

2. Material and methods

a. Experimental subjects

Experiments were carried out in two different bird housing sites in France. The experimental subjects were five healthy adult domestic doves (hereafter doves) housed at the Centre for Functional and Evolutionary Ecology (CEFE) and five healthy adult Harris's hawks (hereafter hawks) housed at the falconry park Les Ailes de l'Urga (Table S1). Birds were kept in outdoor aviaries, subjected to natural lighting and photoperiod. When experiments were planned during the day, birds were fed only during the experiment. On non-experimental days, they were fed in the morning. Doves were fed 10 g per day of a seed mixture specially designed for doves (Prestige Doves, Versele Laga), which corresponds to the quantity of food ingested per day ad libitum. Hawks were fed with chicken meat and maintained at above 90% of their full weight. For both species, water was ad libitum. Training and experimentation took place three to seven days per week.

b. Ethics statement

Experiments were carried out in accordance with the European Union directive on the protection of animals used for scientific purposes (2010/63/EU) and the French legislation. The protocol and species studied were approved by a local French ethics committee in animal experimentation and authorized by the French general direction of research and innovation (APAFIS# 31775-2021041311196892 v5). In agreement with French law, hawks were handled by their usual trainers under the permit of the park Les Ailes de l'Urga (national certificate to maintain birds n°DDPP-19-108 and for public presentation n°27-10-2006 and n°DDPP-18-283).

c. Experimental set-up

Two miniature wind turbines (hereafter “turbines”) were designed for the experiment (Fig. 1, S1A). Blades were made of white PVC 10 mm thick (expanded PVC Celuka, Prolians). Their design and proportion correspond to a turbine diameter of 160 cm, a blade width varying between 7 cm at the base and 2 cm at the tip, and a hub diameter of 7 cm. Blades and the hub were attached to a horizontal rod connected to an electric motor (SD1-4.2A-21, IMO Precision Controls) that allowed the turbines to rotate clockwise, or counterclockwise from 3 to 286 rpm. The rotation speed of these turbines was measured using a 3-axial accelerometer (Axytrek, Technosmart) placed at the center of the hub, pointing downward. The frequency of oscillations on the X-axis of the accelerometer were then used to obtain the number of rotations per minute (Fig. S2).

For doves, the experiment took place in an outdoor aviary built as a Y-maze set-up (see Fig. 1.A & B for aviary dimensions), with one starting arm where the bird was released, and two peripheric arms where the bird had to make a choice (Figs. 1.A & B, S1B). Windbreakers were placed all around the aviary to limit visual external stimuli, and a tarpaulin was placed on the ground to prevent birds from accessing possible food on the soil.

One turbine was placed at the end of each peripheric arm, with the hub at one meter high. A plexiglass panel of 200 x 200 cm and 3 mm thick was placed 10 cm in front of each turbine to prevent the bird from coming into contact with the turbine and to prevent the airflow generated by the rotating turbine from entering the aviary (Fig. 1.A & B). A remotely triggered food dispenser was installed 45 cm from each turbine, 65 cm high, (Fig. 1.A & B). A wooden perch was attached to the dispenser for the birds to land on when making a choice.

A black-painted wooden panel (Black, mat, Dulux valentine) was placed 10 cm behind each turbine (Fig. 1. A, B). This panel could be covered by a dark grey fabric (ref: 223969, Mondial Tissus <https://www.mondialtissus.fr/>) or a light grey fabric (ref: 231272, Mondial Tissus) in order to decrease the contrast between the white turbines and the background. The Michelson contrast between the turbine and the background, measured every experimental day with a luxmeter (Hagner ScreenMaster, B. Hagner, Sweden) because of outdoor conditions, was 0.88 ± 0.002 (mean \pm s.e.) for the black background, 0.56 ± 0.004 (mean \pm s.e.) with the dark grey fabric and 0.25 ± 0.003 (mean \pm s.e.) with the light grey fabric. Since the experimental

aviary was outdoors, the illuminance and the contrast between the turbines and the background were measured at the beginning of each session.

A box (28.5 x 25.5 x 25.5 cm) made of five wooden panels and a 3 mm thick plexiglass transparent door was used as a starting point for each trial, allowing the birds to see the turbines. The illuminance at the wooden box was $43,776 \pm 1,691$ lux (TES 1339 Light Meter Pro., TES Electrical Electronic Corp.). This box was placed 110 cm from the ground, at the entrance of the starting arm, and 300 cm apart from each turbine (Fig. 1.A). Given the proportions of the turbine (width / length), this situation was equivalent to a bird looking at a 100 m diameter real wind turbine from a distance of 187.5 m.

As birds were placed at 3 m from the blades when they made the choice, the corresponding spatial frequency was $1.32 \text{ cyc deg}^{-1}$. This ensures that turbines were visible to the birds, as the maximum Rock doves' (*Columba livia*) visual acuity is 18 cyc deg^{-1} (Hodos et al., 1976) and the lowest Michelson contrast detected for a spatial frequency of $1.32 \text{ cyc deg}^{-1}$ is 0.08 (Hodos et al., 2002).

For the hawks, the experiment took place in a windowless room, lit by a ceiling lamp (Trådfri LED 1000 lm, IKEA) and a light diffuser ((LEE filters 452, Andover, UK) (Figs. 1.C & D, S1C). The same miniature wind turbines used for doves were placed side by side at one meter high facing the bird, separated by a 175 cm long, two meters high, wooden panel (Fig. 1.C & D). As for the doves, a plexiglass panel of 190 x 200 cm and 3 mm thick was placed 30 cm distant from the turbines and a black-painted wooden panel of the same size was placed behind it (Fig. 1.C & D) (Black, mat, Dulux valentine). The Michelson contrast (value of 1) between the white turbines and the black background was measured once (Hagner ScreenMaster, B. Hagner, Sweden) because of constant indoor conditions. Hawks were placed on a perch in a wooden box of 120 x 100 x 60 cm at one meter height, in the middle of the room, placed 3 m from each turbine (Fig. 1.C & D). The illuminance at the wooden box was 19.67 lux (TES 1339 Light Meter Pro., TES Electrical Electronic Corp.) A remotely triggered food dispenser was installed 65 cm from each turbine, 94 cm high, symmetrically on each side of the room (Fig. 1.C & D). A wooden perch was attached to the dispenser. Every wall of the room, except behind turbines, was covered with a grey fabric (ref: 223969, Mondial Tissus).

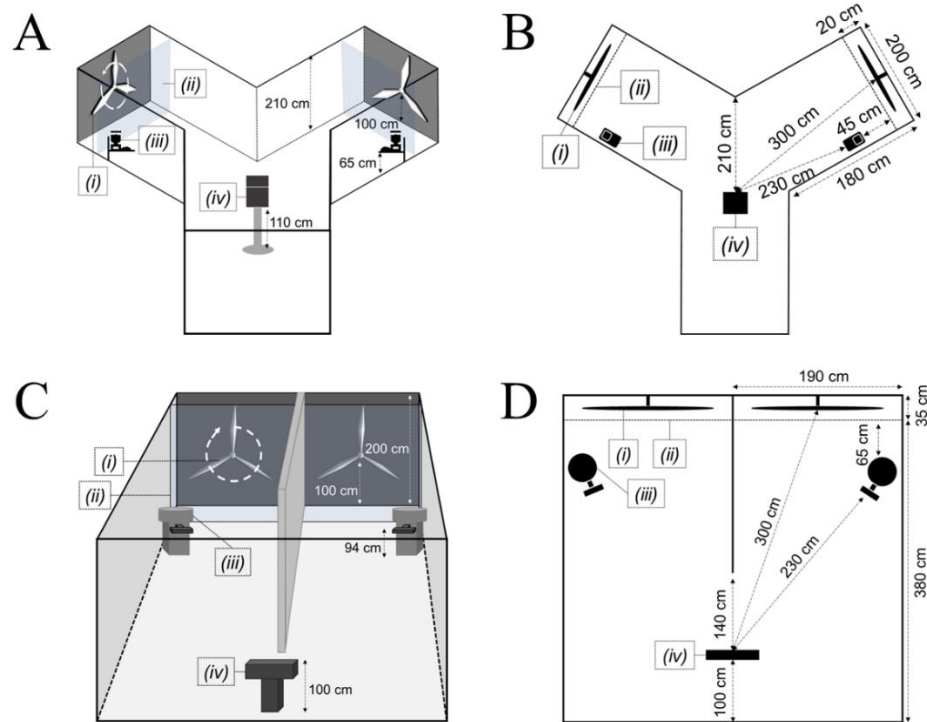


Fig. 1. Experimental set-up in 3D for doves (A) and Harris's hawks (C) and 2D for doves (B) and Harris's hawks (D), with (i) wind turbines, (ii) plexiglass panels, (iii) feeders and (iv) the bird starting point.

d. Behavioural experiment

Experiments took place from April to June 2022 for doves and from May to July 2022 for hawks. We used an operant conditioning technique, involving conditioning and testing phases. The conditioning phase was performed with the highest contrast, *i.e.* black background. For doves, the testing phase was first performed with the maximum contrast, then with the intermediate contrast and finally with the lowest contrast. Due to the limited time available for experiments with hawks (five weeks), hawks were tested only with the highest contrast, *i.e.* black background.

(i) Conditioning phase

Birds were required to choose between two stimuli. The positive stimulus, rewarded, was a stationary turbine. The negative stimulus, unrewarded, was a rotating turbine. Two rotation speeds were used as negative stimuli (8 or 21 rpm), representing the most commonly encountered lower and higher turbine rotation speeds. This limits the risk for a bird being conditioned to avoid a specific rotation speed rather than being conditioned to the stationary turbine. The side of the turbine (*i.e.* left or right), direction of rotation (*i.e.* clockwise or counter-clockwise) and rotation speed of the negative stimulus was changed in a pseudo-random order

(i.e. the negative stimulus was not presented on the same side or direction of rotation or speed for more than three consecutive trials). To prevent the bird from selecting the turbine based on the noise produced by the rotation (54 ± 1 dB; mean \pm s.e.; measured with the Décibel X - dB Sonomètre application on a Smartphone), a white noise corresponding to an engine noise was broadcast (58 dB).

A session consisted of 16 trials for doves and 32 trials for hawks. Differences between species are justified by the quantity of food (reward) they can ingest per day. Therefore, for each session, the negative stimulus was presented eight times (four in each direction of rotation: two at 8 rpm and two at 21 rpm) on each side for doves and 16 times (eight in each direction of rotation: four at 8 rpm and four at 21 rpm) for hawks.

Between each trial a black cloth was placed in front of the bird, to prevent it from seeing the stimulus change. The cloth was then removed to let the bird see both turbines and make a choice. To ensure that birds take enough time to observe the two turbines before choosing, the plexiglass door of the dove box was opened only after 20 seconds. For safety reasons we were not able to implement this procedure for hawks, they could therefore fly directly to one of the two turbines as soon as the black cloth was removed. If the bird chose the positive stimulus, a small amount of food (around 10 seeds for doves and 3 g for hawks) was given to the birds through the dispenser. The experimenter was hiding behind the bird's starting position. At the end of each trial, doves were placed back gently in the box, while hawks returned to the box by themselves. One session per bird was conducted daily for doves, and one to two sessions daily for hawks. When a bird reached 75% correct choices in four consecutive sessions for doves and 80% correct choices in two consecutive sessions for hawks, we ended the conditioning phase and started the test phase. Initially, the same threshold of 80% of correct choice was chosen for both species (as Haller et al., 2014; Potier et al., 2020b), but as the number of trials per session was low for doves, we had to decrease this threshold to 75% for this species (as White et al., 2007; Olsson et al., 2015). This threshold still ensures that it is not a random choice (binomial test, $p < 0.05$).

(ii) Testing phase and data analysis

As for the conditioning phase, one session per day, with 16 trials per session, was conducted with each dove, five to seven days a week. One to two sessions per day of 32 trials were conducted with each hawk five days a week. To ensure that birds were still conditioned, each test session started with four easy trials (negative stimulus rotating at 21 rpm), one on each

side and in each direction of rotation. These four easy trials were not considered in our results.

Contrary to McIsaac (2001) and Hodos (2002) who used rotation speeds higher than 40 rpm, we tested five rotation speeds (3, 5, 8, 16 and 21 rpm) (Table 1), reflecting the range encountered in real wind turbines (from 5 to 30 rpm in production and 2-3 rpm after ADS trigger) (Khalfallah and Koliub, 2007). We also tested the maximum speed that our experimental turbines could reach (286 rpm), to determine whether birds can still differentiate it from a stationary one (even if a blur effect may appear). Due to limited time, 21 rpm was tested only for doves under high contrast. Each combination of speed and contrast was presented 32 times (16 times on each side, eight times clockwise and eight times counter-clockwise) and in a pseudo-random order within each session.

Table 1. Rotation speeds used in the experiment. See Supplementary material S1 for the retinal image speed calculation.

Blade speed (rpm)	Blade-tip speed (m.sec ⁻¹)	Blade-tip speed (deg.sec ⁻¹)	Blade-tip Retinal image speed (dva.sec ⁻¹)
3	0.25	18.24	4.86
5	0.44	31.26	8.34
8	0.70	50.16	13.38
16	1.36	97.32	25.95
21	1.80	128.58	34.29
286	23.94	1714.26	457.17

Binomial tests were performed with R v. 4.1.2, using a Holm-Bonferroni corrected statistical threshold for each test, calculated with a significance level of $p = 0.05$. Mean values are presented \pm standard error.

3. Results

The five doves and three (out of five) hawks were successfully conditioned to the experiment. The conditioning phase duration ranged between 10 and 32 sessions for doves and 9 and 18 sessions for hawks (see Table S2 for information about the number of sessions per bird).

a. Effect of rotation speed at maximum contrast

All doves were not able to discriminate between turbines that were stationary and those rotating at 3 rpm when the black background was used. However, all of them were able to differentiate the two stimuli at higher rotation speeds (Table 2; Fig. 2).

Hawks were able to discriminate between stationary and rotating turbines at every rotation speed if considering a significance threshold of 0.05, even though several results were very close to the significance threshold. However, when the Holm-Bonferroni correction was applied, only one individual out of the three was able to differentiate the two stimuli at 5 rpm (Table 2; Fig. 2).

Table 2. Percentage of success of birds, confidence interval (CI; in brackets) and p-value (p; binomial test; in grey when $p \leq$ Holm-Bonferroni threshold).

Species	Wind turbine's background	Individual	Rotation speed (rpm)					
			3	5	8	16	21	286
			Success (%) p (95% CI)	Success (%) p (95% CI)	Success (%) p (95% CI)	Success (%) p (95% CI)	Success (%) p (95% CI)	Success (%) p (95% CI)
Harris's hawks	Black	Dali	72 0.020 (53 – 86)	69 0.050 (50 – 84)	88 < 0.001 (71 – 96)	84 < 0.001 (67 – 95)	-	84 < 0.001 (67 – 95)
		Gypsie	69 0.050 (50 – 84)	69 0.050 (50 – 84)	72 0.020 (53 – 86)	78 0.002 (60 – 91)	-	72 0.020 (53 – 86)
		Lancelot	78 0.002 (60 – 91)	84 < 0.001 (67 – 95)	69 0.050 (50 – 84)	94 < 0.001 (79 – 99)	-	69 0.050 (50 – 84)
Domestic doves	Black	White	56 0.597 (38 – 74)	72 0.020 (53 – 86)	91 < 0.001 (75 – 98)	97 < 0.001 (84 – 100)	78 0.002 (60 – 91)	75 0.007 (57 – 89)
		Blue	69 0.050 (50 – 84)	75 0.007 (57 – 89)	78 0.002 (60 – 91)	97 < 0.001 (84 – 100)	97 < 0.001 (84 – 100)	81 0.001 (64 – 93)
		Red	59 0.377 (41 – 76)	69 0.050 (50 – 84)	94 < 0.001 (79 – 99)	91 < 0.001 (75 – 98)	94 < 0.001 (79 – 99)	78 0.002 (60 – 91)
		Yellow	66 0.110 (47 – 81)	94 < 0.001 (79 – 99)	88 < 0.001 (71 – 96)	94 < 0.001 (79 – 99)	91 < 0.001 (75 – 98)	94 < 0.001 (79 – 99)
		Green	41 0.377 (24 – 59)	91 < 0.001 (75 – 98)	72 0.020 (53 – 86)	100 < 0.001 (89 – 100)	94 < 0.001 (79 – 99)	75 0.007 (57 – 89)
	Dark grey	White	66 0.110 (47 – 81)	94 < 0.001 (79 – 99)	97 < 0.001 (84 – 100)	94 < 0.001 (79 – 99)	-	84 < 0.001 (67 – 95)
		Blue	63 0.215 (44 – 79)	81 0.001 (64 – 93)	78 0.002 (60 – 91)	91 < 0.001 (75 – 98)	-	91 < 0.001 (75 – 98)
		Red	56 0.597 (38 – 74)	75 0.007 (57 – 89)	84 < 0.001 (67 – 95)	84 < 0.001 (67 – 95)	-	84 < 0.001 (67 – 95)
		Yellow	72 0.020 (53 – 86)	84 < 0.001 (67 – 95)	97 < 0.001 (84 – 100)	84 < 0.001 (67 – 95)	-	88 < 0.001 (71 – 96)
		Green	72 0.020 (53 – 86)	88 < 0.001 (71 – 96)	75 0.007 (57 – 89)	84 < 0.001 (67 – 95)	-	78 0.002 (60 – 91)
	Light grey	White	47 0.860 (29 – 65)	75 0.007 (57 – 89)	56 0.597 (38 – 74)	84 < 0.001 (67 – 95)	-	56 0.597 (38 – 74)
		Blue	53 0.860 (35 – 71)	59 0.377 (41 – 76)	78 0.002 (60 – 91)	81 0.001 (64 – 93)	-	81 0.001 (64 – 93)
		Red	50 1.000 (32 – 68)	66 0.110 (47 – 81)	66 0.110 (47 – 81)	84 < 0.001 (67 – 95)	-	84 < 0.001 (67 – 95)
		Yellow	66 0.110 (47 – 81)	81 0.001 (64 – 93)	88 < 0.001 (71 – 96)	75 0.007 (57 – 89)	-	75 0.007 (57 – 89)
		Green	47 0.860 (29 – 65)	50 1.000 (32 – 68)	69 0.050 (50 – 84)	59 0.377 (41 – 76)	-	66 0.110 (47 – 81)

b. Effect of contrast at different speeds

For doves only, results with the intermediate contrast (dark grey background) were similar to those with the maximum contrast (Table 2; Fig. 2). However, under the low contrast condition (light grey background), the majority of doves were able to discriminate between a stationary and a rotating turbine only at speeds higher than 8 rpm (Table 2; Fig. 2), even if individual differences were found at each rotation speed (Table 2; Fig. 2).

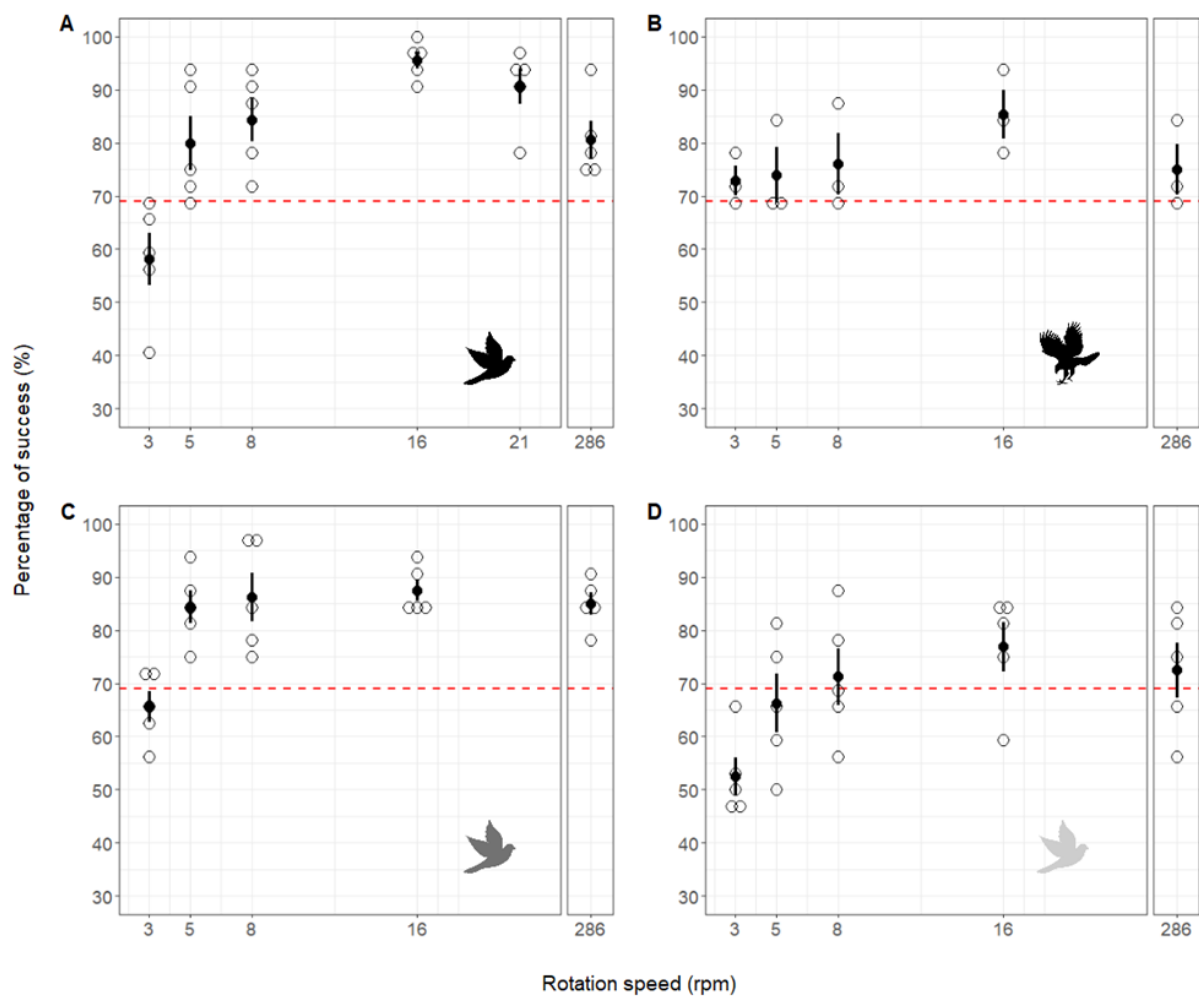


Fig. 2. Percentage of success of birds depending on rotation speed for domestic doves (A, C, D) and Harris's hawks (B) with a black background (A, B), a dark grey background (C) or a light grey background (D). Mean values (\pm s.e.) are given in black and individual values in white circles surrounded by black. The red line represents the threshold of detection (binomial test, $p < 0.05$).

4. Discussion

To our knowledge, our study is the first to investigate birds' detection of turbine rotation depending on speed and contrast. We found that the detection of rotation differed between species, with hawks being able to differentiate between a stationary and a rotating turbine regardless of rotation speed (except at 5 rpm if considering the Holm-Bonferroni correction), while doves failed at the lowest speed (3-5 rpm, Table 2; Fig. 2). Decreasing contrast between the blades and the background also increased the rotation speed threshold at which a majority of doves perceived the blades as stationary (Table 2; Fig. 2).

Both species were able to discriminate between a stationary and a fast-rotating turbine. Hodos (2002) associated a high speed of the image on the retina (expressed in degrees of visual angle per second (dva s^{-1}); Supplementary material S1) with a motion blur effect. For American Kestrels, a blurring effect would appear when the speed exceeded 200 dva.s^{-1} (corresponding to 125 rpm in our experimental conditions; Supplementary material S1) (Hodos 2002). At 286 rpm, our turbine would induce an image speed on the retina of 457 dva s^{-1} (Table 1; Supplementary material S1). If the limit of 200 dva.s^{-1} for American Kestrel was also true for doves and hawks, we can assume that a motion blur effect was present at this speed, but that our birds were still able to differentiate between a blurred turbine and a stationary one.

While in our study all hawks were able to detect a rotation speed of 3 rpm, doves were not. It is possible that this 3 rpm threshold varies slightly between individuals and between species. To our knowledge, misestimation of an object's speed has been studied in humans only (Vaziri-Pashkam and Cavanagh, 2008). Below 60 rpm (*i.e.* 20 rpm in our experiments as turbines have three blades), humans underestimate the rotation speed of an object, which may ultimately lead to an illusion of stationarity at very low speeds (Vaziri-Pashkam and Cavanagh, 2008). Whether this is the case for birds remains to be studied in depth, but our results suggest that it may be the case in birds too, as doves detect the rotation speed of 3 rpm as static. For hawks, the results for the low-speed threshold were less clear and were dependent on the statistical method applied, with values of 3 and 5 rpm close to the significance limit fixed at 0.05. The individual variation of hawks observed at 5 rpm when the Holm-Bonferroni correction was applied could be due to an overcorrection of the significance level (Streiner and Norman, 2011). One explanation could be that the speed threshold for hawks might be very

close to 3 rpm, but more experiments with more birds would be needed to find an absolute value for this threshold. Another possible explanation for the difference between hawks and doves' results might be that ambient luminosity in the hawks' indoor experiment was 2,000 times lower than for the doves' outdoor experiment. In humans, the perceived rotation speed is negatively correlated with luminosity only at high speed (Vaziri-Pashkam and Cavanagh, 2008). Because in our experiment differences between hawks and doves appeared at low speeds, our result may not be due to differences in luminosity.

In humans, speed underestimation increases with lower contrast; as a consequence, the apparent stationarity threshold is higher at low contrast (Campbell and Maffei, 1980). This appeared to be the case in doves too, as threshold detection was at a higher rotation speed (5 rpm) under the low contrast condition. In humans, the contrast sensitivity is higher when an object is stationary than when it is rotating, but once in motion, the contrast sensitivity is positively correlated to rotation speed (Campbell and Maffei, 1980). As a consequence, under the low contrast condition our stationary turbine may be detectable by doves, but invisible when rotating, especially at low speeds. Our research did not address the question of whether doves can detect a rotating wind turbine with low contrast to its surroundings, but this issue is essential to understand birds' behavior toward wind turbines in the real world. We can assume that a bird's behavior in front of a perceived stationary wind turbine would not be the same if the wind turbine was not perceived at all, hence an experiment examining this issue would be crucial for improving bird conservation.

While ADSs slow down wind turbines at about 3 rpm, our study showed that this speed may be counterproductive for some bird species, as found in doves. Even a regulation speed of 5 rpm may not be detected as different from stationary if the contrast between the wind turbines and the background is low. Furthermore, to our knowledge, there are no studies on the ability of birds to predict rotational movement. As this movement does not occur in nature, we can assume that birds are not able to predict the path of the blades. Thus, even if the turbine is perceived as rotating, if birds are not able to predict the rotational movement, they will not be able to predict the risk. Our results dramatically show the need for more studies on the way regulation speed is detected by birds and whether it effectively reduces collisions, to help decision-making, especially as birds vary greatly in their visual and motor abilities which enable them to avoid collisions (reviewed in Martin, 2017).

The proportions used in our experimental mini wind turbines mimicked a scenario where a bird would be standing 187.5 m away from a 100 m diameter wind turbine. However, the bird's perception of the turbine may change as it came closer. As a result, a turbine perceived as stationary at 187 m may be perceived by the bird as rotating at 50 m, just as the reverse can be true. However, understanding how birds perceive wind turbines at a distance is still relevant as they must decide whether to continue flying towards the turbine or change direction to avoid it before entering the rotor-swept area, and the likelihood of a collision increases as birds approach the turbine. The perception of a stationary wind turbine while it is rotating, or the underestimation of the actual speed, could impact the bird's decision to enter the rotor-swept zone. If birds adapt their behavior according to the perceived rotation speed, the action to slow down the blade speed might encourage the bird to fly through the rotor-swept zone despite the risk. Such a phenomenon of wrong decisions induced by the misperception of the quality of the environment recalls the problem of ecological and evolutionary traps (Robertson et al., 2013). In this theory, animals take wrong decisions because they still use cues for certain habitat quality, inherited by natural selection which shaped their perception of the world, while human activities altered habitat quality without modifying the cues. When triggering a slow-down of blades at 3 rpm, ADS could send a “wrong cue” of stationarity to birds, hence acting as an evolutionary trap, as other human-made structures (Lorne and Salmon, 2007; Demeyrier et al., 2016; Vlaschenko et al., 2019). To efficiently prevent collisions while considering all species and all environmental conditions, a precautionary principle should be that ADS target regulation speed should be a fast and true stop at 0 rpm.

Our study highlighted also the importance of high contrast for rotation speed detection. Painting one blade in black, as proposed by McIsaac (2001), Hodos (2002) and applied by May et al. (2020), increases the contrast between the wind turbine and the background. This may be a promising solution to reduce avian collision with wind turbines as the bird's rotation speed perception might be better under high contrast conditions.

However, our study may have misestimated birds' abilities to see rotations as our birds were trained to focus on the turbine, whereas in the wild, birds would scan the surroundings for their daily life (searching for food, defending territory, migrating...) without necessarily paying attention to the wind turbine. As self-motion may alter the neuronal pathways of vision, an additional misestimation may be due to the fact that birds were perched when making their decision and were not in flight (Frost, 2010). Our study should be repeated with flying birds to highlight the actual detection of turbines' rotation while approaching.

Although further studies are needed to understand how birds see rotations and how we can improve wind turbine detection, our results highlight for the first time the potential impact of wind turbine rotation on blade detection by birds, and thus possibly on avian collision risk.

Acknowledgments

We thank Patrice Potier and Nathalie Descarsin for allowing us to conduct experiments with their birds at the park Les Ailes de l'Urga, and David Degueudre for building miniature wind turbines and food dispensers used in these experiments.

Author contribution

C.B., F.B, S.P and O.D. designed the study. C.B., E.D. and S.P. performed the experiment. C.B. and E.D. analysed the data. C.B. wrote the manuscript with contributions from all authors.

Funding

C.B. was supported by a Ph.D. fellowship from various actors of the French MAPE program (Reduction of Bird Mortality at Operating Wind farms), including ADEME (French Environment and Energy Management Agency), OFB (French Office for Biodiversity), DREAL Occitanie (Regional Directorate for the Environment, Planning and Housing of Occitanie), LABEX CEMEB (UM, Mediterranean Centre for the Environment and Biodiversity), FEE (France Wind Energy Association) and the SER (Union of renewable energies), the Occitanie region, the Ministry of Ecological Transition and Solidarity (DGEC, Directorate-General for Energy and Climate) and 25 wind energy operators.

Competing interests

No competing interests declared.

Data availability

Data used for analyses are available at <https://data.indores.fr/>

References

Campbell, F.W., Maffei, L., 1981. The influence of spatial frequency and contrast on the perception of moving patterns. *Vision Res.* 21, 713–721. [https://doi.org/10.1016/0042-6989\(81\)90080-8](https://doi.org/10.1016/0042-6989(81)90080-8)

Cavanagh, P., Tyler, C.W. and Favreau, O.E., 1984. Perceived velocity of moving chromatic gratings. *J. Opt. Soc. Am. A* 1, 893-899. <https://doi.org/10.1364/JOSAA.1.000893>

Demeyrier, V., Lambrechts, M.M., Perret, P. and Grégoire, A., 2016. Experimental demonstration of an ecological trap for a wild bird in a human-transformed environment. *Anim. Behav.*, 118, pp.181-190. <https://doi.org/10.1016/j.anbehav.2016.06.007>

Drewitt, A.L. and Langston, R.H.W., 2006. Assessing the impacts of wind farms on birds: Impacts of wind farms on birds. *Ibis* 148, 29–42. <https://doi.org/10.1111/j.1474-919X.2006.00516.x>

Frost, B.J., 2010. A taxonomy of different forms of visual motion detection and their underlying neural mechanisms. *Brain Behav. Evol.* 75(3), 218-235. <https://doi.org/10.1159/000314284>

Ghim, M.M. and Hodos, W., 2006. Spatial contrast sensitivity of birds. *J. Comp. Physiol. A* 192, 523–534. <https://doi.org/10.1007/s00359-005-0090-5>

Haller, N.K., Lind, O., Steinlechner, S. and Kelber, A., 2014. Stimulus motion improves spatial contrast sensitivity in budgerigars (*Melopsittacus undulatus*). *Vision Res.* 102, 19–25. <https://doi.org/10.1016/j.visres.2014.07.007>

Hodos, W., 2002. Minimization of Motion Smear: Reducing Avian Collision with Wind Turbines; Period of Performance: July 12, 1999 -- August 31, 2002. United States: N. p., 2003. <https://doi.org/10.2172/15004460>

Hodos, W., Ghim, M.M., Potocki, A., Fields, J.N. and Storm, T., 2002. Contrast sensitivity in pigeons: a comparison of behavioral and pattern ERG methods. *Doc. Ophthalmol.* 104(1), 107-118. <https://doi.org/10.1023/A:1014427615636>

Hodos, W., Leibowitz, R.W. and Bonbright Jr, J.C., 1976. Near-field visual acuity of pigeons: Effects of head location and stimulus luminance. *J. Exp. Anal. Behav.* 25(2), 129-141. <https://doi.org/10.1901/jeab.1976.25-129>

IPCC, 2022: *Climate Change 2022: Mitigation of Climate Change*.

Khalfallah, M.G. and Koliub, A.M., 2007. Suggestions for improving wind turbines power curves. *Desalination* 209, 221–229. <https://doi.org/10.1016/j.desal.2007.04.031>

Kitano, M. and Shiraki, S., 2013. Estimation of bird fatalities at wind farms with complex topography and vegetation in Hokkaido, Japan. *Wildl. Soc. Bull.* 37, 41–48. <https://doi.org/10.1002/wsb.255>

Kunz, T.H., Arnett, E.B., Erickson, W.P., Hoar, A.R., Johnson, G.D., Larkin, R.P., Strickland, M.D., Thresher, R.W. and Tuttle, M.D., 2007. Ecological impacts of wind energy development on bats: questions, research needs, and hypotheses. *Front. Ecol. Environ.* 5, 315–324. [https://doi.org/10.1890/1540-9295\(2007\)5\[315:EIOWED\]2.0.CO;2](https://doi.org/10.1890/1540-9295(2007)5[315:EIOWED]2.0.CO;2)

Land, M.F. and Nilsson, D.E., 2012. *Animal eyes*. OUP Oxford.

Land, M.F., 1999. Motion and vision: why animals move their eyes. *J. Comp. Physiol. A* 185, 341–352. <https://doi.org/10.1007/s003590050393>

Lee, J. and Zhao, F., 2022. *GWEC Global Wind Report 2022*. Global Wind Energy Council: Brussels, Belgium.

Lind, O., Sunesson, T., Mitkus, M. and Kelber, A., 2012. Luminance-dependence of spatial vision in budgerigars (*Melopsittacus undulatus*) and Bourke's parrots (*Neopsephotus bourkii*). *J. Comp. Physiol. A* 198, 69-77. <https://doi.org/10.1007/s00359-011-0689-7>

Lorne, J.K. and Salmon, M., 2007. Effects of exposure to artificial lighting on orientation of hatchling sea turtles on the beach and in the ocean. *Endanger. Species Res.*, 3(1), pp.23-30. <https://doi.org/10.3354/esr003023>

Marques, A.T., Batalha, H., Rodrigues, S., Costa, H., Pereira, M.J.R., Fonseca, C., Mascarenhas, M. and Bernardino, J., 2014. Understanding bird collisions at wind farms: An updated review on the causes and possible mitigation strategies. *Biol. Conserv.* 179, 40–52. <https://doi.org/10.1016/j.biocon.2014.08.017>

Martin, G.R., 2017. *The sensory ecology of birds*. Oxford University Press.

Martin, G.R., Portugal, S.J. and Murn, C.P., 2012. Visual fields, foraging and collision vulnerability in Gyps vultures: Vision and vulture collisions. *Ibis* 154, 626–631. <https://doi.org/10.1111/j.1474-919X.2012.01227.x>

Marx, G., 2017. Le parc éolien français et ses impacts sur l'avifaune : Etude des suivis de mortalité réalisés en France de 1997 à 2015. LPO France.

May, R.F., Hamre, Ø., Vang, R. and Nygård, T., 2012. Evaluation of the DTBird video-system at the Smøla wind-power plant. Detection capabilities for capturing near-turbine avian behaviour. NINA report.

May, R., Nygård, T., Falkdalen, U., Åström, J., Hamre, Ø. and Stokke, B.G., 2020. Paint it black: Efficacy of increased wind turbine rotor blade visibility to reduce avian fatalities. *Ecol. Evol.* 10, 8927–8935. <https://doi.org/10.1002/ece3.6592>

McClure, C.J., Rolek, B.W., Dunn, L., McCabe, J.D., Martinson, L. and Katzner, T., 2021. Eagle fatalities are reduced by automated curtailment of wind turbines. *J. of Appl. Ecol.* 58(3), 446-452. <https://doi.org/10.1111/1365-2664.13831>

McIsaac, H.P., 2001. Raptor acuity and wind turbine blade conspicuity. In *Proceedings of National Avian-Wind Power Planning Meeting IV (ed. PNAWPPM-IV)*, 59-87.

Olsson, P., Lind, O. and Kelber, A., 2015. Bird colour vision: behavioural thresholds reveal receptor noise. *J. Exp. Biol.* 218 (2), 184–193. <https://doi.org/10.1242/jeb.111187>

Pääkkönen, A.K. and Morgan, M.J., 1994. Effects of motion on blur discrimination. *J. Opt. Soc. Am. A* 11, 992. <https://doi.org/10.1364/JOSAA.11.000992>

Potier, S., Lieuvin, M., Pfaff, M. and Kelber, A., 2020b. How fast can raptors see? *J. Exp. Biol.* 223, jeb209031. <https://doi.org/10.1242/jeb.209031>

Potier, S., Mitkus, M. and Kelber, A., 2018. High resolution of colour vision, but low contrast sensitivity in a diurnal raptor. *Proc. R. Soc. B.* 285, 20181036. <https://doi.org/10.1098/rspb.2018.1036>

Potier, S., Mitkus, M. and Kelber, A., 2020a. Visual adaptations of diurnal and nocturnal raptors. *Semin. Cell Dev. Biol.* 106, 116–126. <https://doi.org/10.1016/j.semcdb.2020.05.004>

Robertson, B.A., Rehage, J.S. and Sih, A., 2013. Ecological novelty and the emergence of evolutionary traps. *TREE*, 28(9), pp.552-560. <https://doi.org/10.1016/j.tree.2013.04.004>

Streiner, D.L. and Norman, G.R., 2011. Correction for multiple testing: is there a resolution?. *Chest*, 140(1), pp.16-18. <https://doi.org/10.1378/chest.11-0523>

Thaxter, C. B., Buchanan, G.M., Carr, J., Butchart, S.H.M., Newbold, T., Green, R.E., Tobias, J.A., Foden, W.B., O'Brien, S. and Pearce-Higgins, J.W., 2017. Bird and bat species' global vulnerability to collision mortality at wind farms revealed through a trait-based assessment. *Proc. R. Soc. B.* 2842017082920170829. <http://doi.org/10.1098/rspb.2017.0829>

Vlaschenko, A., Kovalov, V., Hukov, V., Kravchenko, K. and Rodenko, O., 2019. An example of ecological traps for bats in the urban environment. *Eur. J. Wildl. Res.*, 65(2), p.20. <https://doi.org/10.1007/s10344-019-1252-z>

Vaziri-Pashkam, M. and Cavanagh, P., 2008. Apparent speed increases at low luminance. *J. Vis.* 8(16), 9-9. <https://doi.org/10.1167/8.16.9>

White, C.R., Day, N., Butler, P.J. and Martin, G.R., 2007. Vision and foraging in cormorants: more like herons than hawks? *PLoS One* 2(7), p.e639. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0000639>

Zimmerling, J.R., Pomeroy, A.C., d'Entremont, M.V. and Francis, C.M., 2013. Canadian Estimate of Bird Mortality Due to Collisions and Direct Habitat Loss Associated with Wind Turbine Developments. *ACE* 8, art10. <https://doi.org/10.5751/ACE-00609-080210>

**CHAPITRE III
DÉCISION DE TRAVERSER LA ZONE BALAYÉE PAR LES
PALES DES ÉOLIENNES**



Le chapitre précédent a permis de déterminer dans quelles situations (vitesse de rotation et contraste) les Tourterelles et les Buses de Harris sont capables de voir les éoliennes et de distinguer la rotation des pales. Ce dernier chapitre vise à comprendre si, dans des conditions optimums permettant à l'oiseau de détecter une éolienne en rotation, celui-ci décidera de traverser la zone balayée par les pales, malgré le danger. L'étude décrite dans ce chapitre a représenté un réel défi lors de la conception du protocole, l'enjeu étant de placer l'oiseau dans une situation de danger apparent face aux pales, sans pour autant risquer de le blesser.

Résumé en français de l'étude

Les systèmes de détection automatisés (ADS) installés au niveau des éoliennes dans l'optique de réduire les mortalités aviaires reposent sur l'hypothèse selon laquelle les faibles vitesses de rotations seraient peu accidentogènes. Cela sous-entend que les oiseaux sont capables de percevoir la rotation des pales, quel que soit la vitesse de rotation et les conditions environnementales, mais aussi qu'ils modifieraient leur trajectoire selon la vitesse des pales et/ou seraient capables d'éviter les collisions lorsque la vitesse de rotation est faible. Au vu des résultats de l'étude sur la détection de la rotation par les oiseaux présentée dans le **Chapitre II**, il semble important de dissocier la vitesse réelle des pales de celle perçue par l'oiseau. Or, la vitesse perçue pourrait dépendre de la vitesse linéaire des pales, mais aussi de la fréquence des pales (nombre de fois qu'une pale passe en un point donné par minute). J'ai donc mené une étude visant à déterminer si les Pigeons voyageurs (*Columba livia domestica*) (i) décident d'éviter la zone balayée par les pales lorsqu'elles sont en mouvement, (ii) rentrent en collision avec les pales à faible vitesse de rotation/fréquence des pales, (iii) évitent la zone du rotor selon la vitesse de rotation et/ou la fréquence des pales et (iv) décident de changer de direction pour éviter la zone balayée par les pales à une certaine distance.

L'étude a été menée au Grand Parc du Puy du Fou en mars-avril 2023 dans une volière de 6 × 6 m placée dans une grange ouverte aux extrémités. L'éolienne était simulée par une roue de 2 m de diamètre sur laquelle je pouvais fixer une ou deux bandes de papier, simulant deux ou quatre pales respectivement. En cas de collision, le papier se rompait immédiatement sans blesser l'oiseau. La roue pouvait être mise en rotation à 3, 5, 8, 16 et 21 rpm. Lors d'une première phase d'entraînement, les oiseaux ont appris à décoller d'une boîte placée en face de la roue, à 3 m de distance, pour aller se nourrir dans une mangeoire placée derrière la roue, en passant par une ouverture triangulaire centrée en bas de la roue (sans pales au moment de

l'entraînement). Une fois cette tâche apprise, les oiseaux étaient soumis à la phase de test (16 pigeons sur les 31 entraînés). Au cours de cette phase, chaque individu a dû traverser 11 fois la volière : une première fois sans pale fixée sur la roue (comme lors de l'entraînement), puis une fois pour chacune des 10 combinaisons entre vitesse de rotation \times nombre de pales possibles, dans un ordre de passage aléatoire. L'oiseau pouvait, selon son choix, (i) passer par l'ouverture centrale au sein de la roue, ou éviter cette zone (ii) en passant par l'une des deux ouvertures triangulaires similaires situées de part et d'autre de la roue ou (iii) en se posant au sol dans la partie avant de la volière (*i.e.* devant la roue, refus de traverser par une des ouvertures). Chaque essai a été filmé afin d'en extraire la position des oiseaux dans la volière à différentes distances de la roue. Plusieurs modèles linéaires mixtes généralisés ont ensuite été réalisés pour tester l'effet de la vitesse de rotation, du nombre de pales, de la fréquence des pales, ainsi que l'effet des précédentes collisions, sur le choix des oiseaux de passer par l'ouverture centrale ou non (refus ou ouvertures latérales). De la même manière, la distance à laquelle les oiseaux ont pris la décision d'éviter l'ouverture centrale a pu être estimée.

Parmi les 16 individus testés, 13 d'entre eux sont passés au moins une fois par l'ouverture centrale lorsqu'il y avait des pales (en papier) et sont entrés au moins une fois en collision avec celles-ci. Des collisions ont été observées pour chacune des combinaisons vitesse de rotation \times nombre de pales, sauf à 21 rpm avec quatre pales (où aucun individu n'est passé par l'ouverture centrale dans cette configuration). La probabilité que l'oiseau passe par l'ouverture centrale était négativement corrélée à la fréquence des pales, la vitesse de rotation et le nombre de pales. Les collisions survenues lors des essais précédents n'ont pas eu d'effets significatifs sur l'ouverture choisie par les oiseaux à l'essai suivant. Enfin, l'analyse de la position des oiseaux dans la volière à différentes distances de la roue a montré que lorsque la vitesse de rotation/fréquence des pales augmentait, les oiseaux commençaient à se diriger vers les ouvertures latérales quand ils étaient à une distance inférieure à 1,5 m des pales.

Tous les pigeons ont évité au moins une fois l'ouverture centrale lorsque les pales étaient fixées et en rotation. De même, à chaque combinaison vitesse \times fréquence des pales, au moins un pigeon a décidé d'éviter l'ouverture centrale. Nous pouvons donc supposer qu'ils étaient capables de percevoir la rotation des pales. Cependant, certains d'entre eux ont tout de même décidé de passer par l'ouverture centrale, et sont souvent entrés en collision avec les pales. La décision des pigeons de traverser l'ouverture centrale à 3 rpm, et les collisions qui en ont résulté, peuvent s'expliquer par une possible perception de stationnarité des pales (d'après le **Chapitre II**). Quand les pales tournaient à plus de 5 rpm, 69 % des pigeons ont traversé au moins une

fois l'ouverture centrale, malgré une détection probable de la rotation des pales. Il est possible que les pigeons aient mésestimé la vitesse de rotation des pales, décidant ainsi de traverser par l'ouverture centrale malgré les grandes vitesses/fréquences de rotation. Nous pouvons aussi émettre l'hypothèse que la décision des pigeons d'éviter l'ouverture centrale était liée à la probabilité qu'une pale passe devant eux lorsqu'ils étaient proches du rotor, plutôt qu'à une stratégie d'évitement délibérée basée sur la prédiction de la vitesse/fréquence ou de la trajectoire des pales. Dans ce cas, les collisions observées pourraient être dues à une incapacité des pigeons (i) à prédire la trajectoire des pales et/ou (ii) à considérer les pales comme un danger.

Des lacunes majeures persistent dans notre compréhension de la perception et de l'évitement des pales par les pigeons, et plus globalement par les oiseaux, rendant difficile la prévention des collisions avec les éoliennes. Cependant, notre étude montre que les basses vitesses de rotation déclenchées par les ADS demeurent potentiellement dangereuses pour les oiseaux. Par précaution, il serait préférable que les ADS déclenchent un arrêt complet des pales et non un ralentissement à 3-5 rpm.

Présentation de l'article

Titre : "Flight decisions of homing pigeons in front of wind turbines: the role of blade rotation frequency"

Auteurs : Constance Blary, Simon Potier, Olivier Duriez, Aurélien Besnard et Francesco Bonadonna

Journal visé : Journal of Experimental Biology

Date de soumission prévue : Octobre 2023

Contributions : C.B., F.B., S.P. et O.D. ont conçu l'étude. C.B. a réalisé l'expérience et analysé les données. C.B. a rédigé le manuscrit avec la contribution de tous les auteurs.

Les informations complémentaires (« *Supplementary material* ») sont disponibles en Annexe VII.

Flight decisions of homing pigeons in front of wind turbines: the role of blade rotation frequency.

Constance Blary^{1,2}, Simon Potier^{3,4}, Olivier Duriez¹, Aurélien Besnard⁵ and Francesco Bonadonna¹

¹ CEFE, Univ Montpellier, CNRS, EPHE, IRD, Montpellier, France

² Agence de l'environnement et de la Maîtrise de l'Energie 20, avenue du Grésillé- BP 90406 49004, Angers Cedex 01, France

³ Department of Biology, Lund University, Sölvegatan 35, Lund S-22362, Sweden

⁴ Les Ailes de l'Urga, 72 rue de la vieille route, 27320 Marcilly-la-campagne, France

⁵ CEFE, Univ Montpellier, CNRS, EPHE PSL University, IRD, Montpellier, France

Keywords: Wind energy, Collision, *Columba livia domestica*, Rotation speed, Bird decision, Speed detection

Abstract

In order to reduce birds' collisions with wind turbines, Automatic Detection Systems have been developed to slow-down blades' speed when a bird is approaching. However, it is not known whether the bird adapts its trajectory according to the speed of the wind turbine, and therefore whether a reduced speed is less accident-prone for the bird. Using a homemade miniature wind turbine with paper blades, we experimentally tested whether rotational speed and blades' frequency affects the trajectory and the decision to cross the rotor-swept area in homing pigeons (*Columba livia domestica*). We found that the probability of crossing the rotor-swept area was negatively correlated to rotation speed and blades' frequency. When crossing the rotor-swept area (43 trials out of 160), 63% of pigeons collided with blades, regardless of the speed or the blades' frequency. When exploring pigeon trajectory, we found that pigeons made their choice to avoid the rotor-swept area late in their trajectory, after they had already travelled half of the distance to the wind turbine. Our results suggest that pigeons do not seem to be able to avoid the blades depending on the blades' speed and frequency, and often collide, especially at low speeds. Consequently, a complete turbine shutdown would be advisable to effectively reduce collisions when a bird approaches the rotor.

1. Introduction

Over the last decades, wind energy has emerged as a key source of renewable energy, with worldwide production growing by 9% between 2021 and 2022, reaching a capacity of 906 Gigawatt (GWEC, Global wind report 2023). However, studies have raised concerns about the potential negative consequences of wind farms on bats and birds (Drewitt and Langston, 2006; Kunz et al., 2007). Estimates of the number of birds killed in collisions and potential factors influencing this mortality varied between studies. For example, Smallwood (2013) estimated 573,000 bird deaths with wind turbines annually in the United States. For raptors, these authors also found a negative correlation between fatalities and turbine size. Other factors than the size of the turbines seem to influence bird mortality, such as wind turbine siting, birds' type of flight or season (Drewitt and Langston, 2006; Marques et al., 2014; Thaxter et al., 2017; Balmori de la Puente and Balmori, 2023; Lloyd et al., 2023), but interestingly, to our knowledge there are no studies on the relationship between bird collisions and wind turbines blade's linear or rotational speed.

Automatic Detections systems (ADS) are one of the solutions regularly advocated to reduce bird mortality, by stopping blades when a bird is detected by cameras or radars as approaching the rotor-swept area. Yet, ADS do not actually stop blades but generally trigger a reduction of blades' rotation speed down to 2-5 rotations per minute (rpm) (Fluhr et al., in prep).

Thus, ADSs have been developed with the assumption that low rotation speeds would be less collision-prone for birds than high speeds, without study to support this assumption. In order to avoid collisions, birds might take decisions based on their perceptual range in three steps. Firstly (i) the bird must be able to see the wind turbine (see Martin and Banks (2023) for reviews on birds' capacity to detect wind turbines, according to visual field, visual acuity, spectral sensitivity and contrast sensitivities for instance). Secondly, (ii) if the bird detected the turbine, it must decide whether or not to fly through the (risky) rotor-swept area based on the blade's speed. Yet the speed perceived by the bird could differ from the actual blade's rotation speed. Blary et al. (2023) found that domestic doves (*Streptopelia roseogrisea*) may perceive miniatures wind turbines as stationary when blades were still rotating at 3 or 5 rpm depending on the contrasts with the surrounding. This suggest that domestic doves may misestimate the rotation speed and therefore fly through the rotor-swept area (at 3 rpm the blades of a 100 m diameter wind turbine reach a linear speed of 57 km.h^{-1} at blade tip). Finally (iii), even if a bird

can accurately see the blades and estimate their speed and frequency, it must also be able to predict the blades' trajectory to decide whether the followed path is risky. To our knowledge, there is no study about birds' capacity to predict the trajectory of an object in rotation, but as this movement is extremely uncommon in nature as an obstacle, we hypothesized that birds may find it challenging to foresee the course of rotating blades.

We conducted an experimental study based on food motivation to evaluate whether pigeon decisions to cross the rotor-swept area depends on blade speed and/or frequency. We recorded pigeon decisions (i) to fly through the rotor-swept area (the shortest path to access food), (ii) to bypass the turbine by the side (the longest path to access food), or (iii) to refuse to cross the rotor-swept area (no access to food). We aimed to identify (1) if these pigeons decided to avoid the rotor-swept area when blades were rotating; (2) if collisions occur at low rotation speeds and/or low frequencies; (3) if avoidance behaviours depend on blades' rotation speed and/or blades' frequency and (4) determine at which distance from the turbines the pigeons take the decision to change its path to avoid the rotor-swept area.

2. Material and methods

a. Experimental subjects

Experiments were carried out between 9th March and 20th April 2023, at the Grand Parc du Puy du Fou, France. The experimental subjects were 31 adult captive-born homing pigeons (hereafter "pigeon") (Table S1). This species has several advantages for our study: (i) collisions between Columbiformes and wind turbines have been reported (*e.g.* Agudelo et al., 2021), (ii) pigeons are readily available in large numbers in captivity, (iii) easy to handle, (iv) easily trainable for operant conditioning, (v) strong enough not to be injured by paper blades in case of a collision, but small enough to pass through the openings of the experimental set-up (see below) and (vi) compared to others avian species, a large amount of literature on pigeon vision is available. Pigeons were kept in an outdoor aviary, with natural lighting and photoperiod, with permanent access to water. Pigeons were fed only during the experiment, with a seed mixture specially designed for pigeons (Cereal mix for pigeons and poultry, Sélection France Aligrain, Les aliments de grand lieu, France). Food quantity was adjusted to 20 g per day, which corresponds to the quantity of food ingested per day ad libitum. Training and experimentation took place daily, with one training per day and individual, for 10 to 26 consecutive days per individual (see Table S1 for details).

b. Experimental set-up

The experiment took place in a tunnel aviary 6×6 m large, 2.62 m high in the central axis (Fig. 1), placed in a barn opened at each end. The aviary was separated into a front area (4 m length) and a back area (2 m length) by a wall made of plywood painted in black (Black, mat, Dulux valentine) (Fig. 1). To limit visual external stimuli, each side of the back area (except the plywood wall) was covered with black cloth (Tissu sergé de coton, Au fil de Léontine) from the ground to 170 cm high (Fig. 1).

To simulate a wind turbine, blades made of cash registers paper, 7.6 cm large (Ref 7670120V, Exacompta Paris, France), were stretched with transparent tape on both side of a 2 m diameter ring, 6 cm large, made of white expanded PVC 10 mm thick (expended PVC Celuka, Prolians) (Fig. 1). One or two strips of cash registers paper (hereafter “blade”) could be stretched across the ring, mimicking two or four blades respectively (Fig. 1. C, D). Such papers allowed the pigeon to collide with without being injured (the papers tear off at the slightest touch). The wall had three aligned triangle shape openings (hereafter “openings”), 134×67 cm (base \times high), spaced by 19 cm at the base (Fig. 1). This size of the opening was sufficient to allow a pigeon to pass through with its wings fully open (average wingspan of individuals of this study = 69 cm). The size of the openings corresponded to the dimensions of the triangle formed by the blades when four blades were attached to the ring (Fig. 1. C, D). Thus, whether there were two or four blades, the space available for crossing from the aviary's front to the back areas remained the same.

The ring was centred on the plywood wall, the central axis at 136 cm high, with the central opening of the wall entirely inside the ring and the other two openings on either side of the ring (Fig. 1). The ring was held vertically by five free-turning pulleys fixed on the plywood wall. A sixth pulley located under the ring, connected to an electric motor (SD1-4.2A-21, IMO Precision Controls) with a horizontal rod, was used to set the ring in motion (Fig. 1). The motor was centrally placed on the ground under a box covered with a black cloth (Tissu sergé de coton, Au fil de Léontine), hiding behind the plywood wall, on the back area of the aviary (Fig. 1). This setup allowed the ring to rotate clockwise or counterclockwise, from 3 to 21 rotations per minute (rpm), without rigid obstacles inside triangular openings (except paper blades when fixed on the ring). The rotation speed of the ring was measured using a 3-axial accelerometer (Axytrek, Technosmart) placed on the ring. The frequency of oscillations on the X-axis of the accelerometer was then used to obtain the precise number of rotations per minute (Fig. S1).

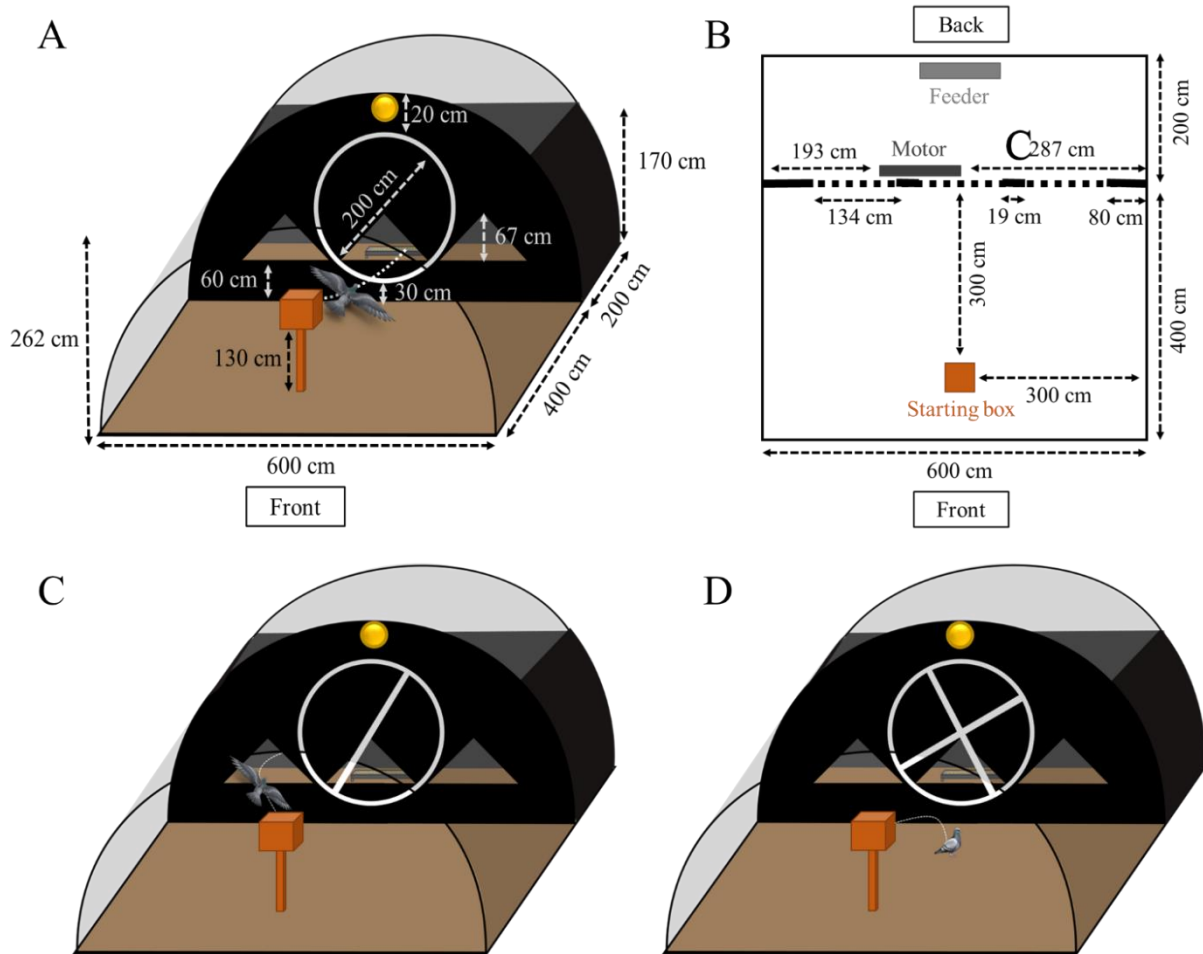


Fig. 1. Dimensions and configuration of the experimental set-up in 3D front view (A) or top view (B), without blades (A), with two (C) or four (D) blades, and with the box from which the pigeons took off (orange box), the feeder next to which they landed (light grey box), the lamps installed on either side of the plywood wall (yellow circle), the ring (white circle), the blades (white stripes) and the motor used to rotate the ring (dark grey box). Dotted white lines illustrate the possibilities of pigeons' trajectories: to cross the central opening (A), to by-pass the central opening (C) or to refuse to cross the central opening by standing in front of the rotor (D).

During experiments, each pigeon was released individually from a starting box, made of wood, dimensions $40 \times 40 \times 40$ cm, placed 130 cm high in front of the ring, at 3 m from the plywood wall (Fig. 1). When the door was closed, the pigeon inside the starting box could not see the aviary. A wooden perch, 40 cm length, 3 cm diameter, was attached to the starting box, 10 cm in front of the opening (Fig. 1). Once perched, the pigeon could see a metal feeder, $72 \times 13 \times 10$ cm, similar as those used daily by pigeons since their birth, placed on the ground on the back area (Fig. 1). An outdoor lamp (No Flicker, 3,000 K, Mini timy, Indigo lighting) was fixed in the centre of each side of the plywood wall, 240 cm high (Fig. 1). The illuminance at the starting box was 119 ± 6 lux (mean \pm s.e.) and the Michelson contrast between blades and the

black plywood wall was 0.93 (mean; s.e. < 0.001), both measured every experimental day with a luxmeter (Hagner ScreenMaster, B. Hagner, Sweden) because of outdoor conditions.

Given the width/length of the blades and the distance between the starting box and the ring, this experimental setup was equivalent to a bird looking at a 100 m diameter real wind turbine from a distance of 187.5 m. The corresponding spatial frequency of the blades was 1.32 cyc deg⁻¹, visible by pigeons since the maximum visual acuity of the Rock doves' (*Columba livia*), a closely related species, is 18 cyc deg⁻¹ (Hodos et al., 1976).

A camera (recording 25 frames per second; Sony FDR-AX43 4K) controlled at distance by a smartphone was fixed above the starting box, 190 cm high, to allow the experimenter to view the aviary. To assess the pigeon trajectory, another camera (recording 30 frames per second; Mobius 1080 Action Camera, Lens A2, Mobius) was placed vertically at 254 cm high, directed toward the ground, at the top of the front part of the aviary, centred between the starting box and the ring.

c. Behavioural experiment

Experiments were divided into two phases: training and testing phases.

(i) Training phase

Pigeons were first habituated to the experimental aviary. Different groups of three to ten individuals were placed in the aviary with food-free access, two hours per day, for 3 to 14 days (depending on time left per day, see Supplementary material S1 and Table S1).

Then, pigeons were trained 20 minutes per day individually to fly from the starting box to the feeder. Depending on pigeons, one to five trials per day were conducted, for 1 to 18 days (Table S1). As the session duration was fixed, the number of trials varied according to the time the pigeon took off from the starting box. A trial referred to a period during which an individual was released from the starting box and allowed to cross the aviary to reach the feeder. A trial was considered complete once the individual has crossed one of the openings, regardless of the opening (*i.e.* whether or not it passed through the central openings). During trials, the experimenter (CB) was hiding behind the starting box (observing remotely the pigeons' behaviour with the cameras). At the end of each trial, the experimenter allowed the individual to eat for 5 minutes before manually returning it to the starting box. At the end of each session, the individual was left in the experimental aviary for an additional 15 minutes for allowing food consumption.

During the training phase, the ring was rotating without blades at 8 rpm, a rotation speed commonly encountered in real wind turbines. A white noise (65 dB at the starting box), corresponding to engine noise, was broadcasted from a speaker placed next to the motor during each phase (training and testing). This prevents the pigeon from modifying its flight trajectory based on the sound produced by the motor and pulleys. When pigeons successfully flew directly from the starting box to the feeder through the central opening (*i.e.* through the ring) for at least three trials during two consecutive sessions, the testing phase began. Pigeons were removed from the experiment if at the 8th session they did not fly directly from the starting box to the feeder through the central opening for at least one trial during two consecutive sessions (except for six individuals removed from the experiment before the 8th session, see Table S1 for details).

(ii) Testing phase

The testing phase consisted in one session of 11 trials per pigeon (except for one individual, for which the 11 trials were spread over three sessions on three consecutive days due to material problems). For each session, a starting trial without blades (but with the ring rotating at 8 rpm) was performed to ensure that the pigeons were motivated to fly to the feeder (Fig. 1. A.). For the ten next trials, two or four blades were fixed on the ring, with the ring rotating at 3, 5, 8, 16, or 21 rpm (Fig. 1. C, D). These speeds reflected the range encountered in real wind turbines (from 8 to 30 rpm in production and 3-5 rpm after ADS trigger) (Khalfallah and Koliub, 2007). The experimental setup allowed to separate the effect of rotation speed and blades' frequency (Table 1). Blades' frequency (*i.e.* the number of times a blade passes in front of a given point in one minute) correspond to the product of rotation speed and the number of blades (Table 1). Each combination (rotation speed \times number of blades) was presented only one time to each individual, in a pseudo-random order within the testing session (*i.e.* the ring was not rotating in the same direction, the same speed or with the same number of blades for more than three consecutive trials). If the pigeon landed on the ground in the front area of the aviary, the experimenter (CB) let the ring rotate for 10 seconds to ensure that the individual did not decide to cross through one of the openings. After these 10 seconds, the ring was stopped to allow the pigeon to cross through one of the openings and eat. The 10 seconds delay was based on the observations made during the training phase: pigeons that landed in the front part of the aviary crossed through one of the openings within 10 seconds after the landing, or stayed at the same place for several minutes. At the end of each trial, the experimenter (CB) allowed

the pigeon to eat for 5 minutes before gently returning it to the starting box. Once in the box, the individual could not see the change in speed and number of blades for the next trial.

Each trial was recorded by the video camera fixed at the top of the aviary in order to extract the 3D flight trajectory of the pigeon, using the method developed by Srinivasan et al. (2022). This technique uses a single video camera and a simple calibration procedure to reconstruct trajectories using prior knowledge such as the distance between the camera and the floor, the image distortion depending on pixel position and the bird's wingspan (Srinivasan et al., 2022). For each trial, the experimenter (CB) noted the time elapsed between the opening of the starting box and the flight of the pigeon and the choice of trajectory made by the pigeon (*i.e.* lands on the ground in the front area of the aviary, or crosses the aviary through the left, right or central opening). If the pigeon flew through the central opening (*i.e.* through the rotor-swept area), the experimenter (CB) noted whether the pigeon collided with any of the blades. Whether or not the pigeon collided with one of the blades was then systematically checked by the experimenter (CB) by viewing the video recorded by the camera fixed at the top of the starting box.

d. Data analysis

We performed generalized linear mixed models (R package *glmmTMB*; Brooks et al., 2017) using R v 4.2.2. (R Core Team 2022) to test for potential differences in pigeon decision to cross the ring and flight paths depending on blades' frequency, rotation speeds and/or the number of blades.

We first fitted four binomial generalized linear mixed models to assess whether the pigeon's decision to cross or not the ring (*i.e.* the rotor-swept area) could be explained by the rotation speed (model "decision_1"), the number of blades (model "decision_2"), the interaction of these two variables (model "decision_3") or the blade frequency (model "decision_4"). Three behaviours were considered as avoidance of the central opening: (i) a landing of the pigeon in the front part of the aviary for more than 10 seconds and a crossing of the aviary through (ii) the left opening or (iii) the right opening. If the pigeon landed on the ground for less than 10 seconds before crossing through the central opening (*i.e.* before the ring was stopped), this behaviour was considered a choice to cross the central opening. According to the experimental design (*i.e.* each combination of rotation speed \times number of blades tested once per pigeon in random order), for each model we included a binary explanatory variable (hereafter "collision variable") indicating whether the pigeon had already collided with blades

during previous trials to account for a possible change in behaviour after a collision. Thus, for each pigeon and according to trial order, this variable was set to 0 and remained at this value until the pigeon collided. Once the pigeon collided, this variable was set to 1 at the next trial and remained at 1 until the last trial. We added the individual as a random effect to account for individual variations.

We also fitted four binomial generalized linear mixed models to assess whether the pigeon's decision time depends on the rotation speed (model "time_1"), the number of blades (model "time_2"), these two variables in interaction (model "time_3") or the blades' frequency (model "time_4"). As for previous models, we added the collision variable, and the individual was included as a random effect. We used a binomial negative distribution because of the overdispersion observed when using a Poisson distribution (*check_overdispersion* function from the *performance* R package; Lüdtke et al., 2021).

Pigeon lateral position was compared at three distances from the ring, -170, -135 and -100 cm (Fig. 2), to assess when pigeons take the decision to avoid the central opening during their flight, according to rotation speed, the number of blades and blades' frequency. To do so, the aviary was divided from the starting box into five equal areas of 36° each (180° width in total, Fig. 2). From left to right, the boundaries of the 2nd, 3rd and 4th areas respectively encompass the left, central and right openings (Fig. 2). We defined the 2nd and 4th areas as external sectors, representing the area where pigeons choosing to avoid the central opening would fly (Fig. 2). The 3rd area was defined as the central sector, covering the area within which pigeons would fly if choosing to pass through the central opening (Fig. 2). The 1st and 5th areas have not been considered, as no pigeons passed through them (Fig. 2; Fig. S2). We then extracted the coordinates of pigeons for each rotation speed × number of blades combination, at the three distances from the rotor (-170, -135 and -100 cm). This range (170-100cm) corresponds to 75% to 100% of the trajectories recorded (depending on the distance). At closer distances from the starting box, pigeons were out of camera coverage. At longer distances, some pigeons did not cross the central opening and stop their flight or were circling. We fitted four binomial generalized linear mixed models to assess whether the pigeon's position in the central or external area depends on the distance of the pigeon from the rotor in interaction with the rotation speed (model "position_1"), the number of blades (model "position_2"), these two variables in interaction (model "position_3") or the blades' frequency (model "position_4"). For each model, we added the collision variable as a fixed effect, and the individual was included as a random effect to account for individual variations.

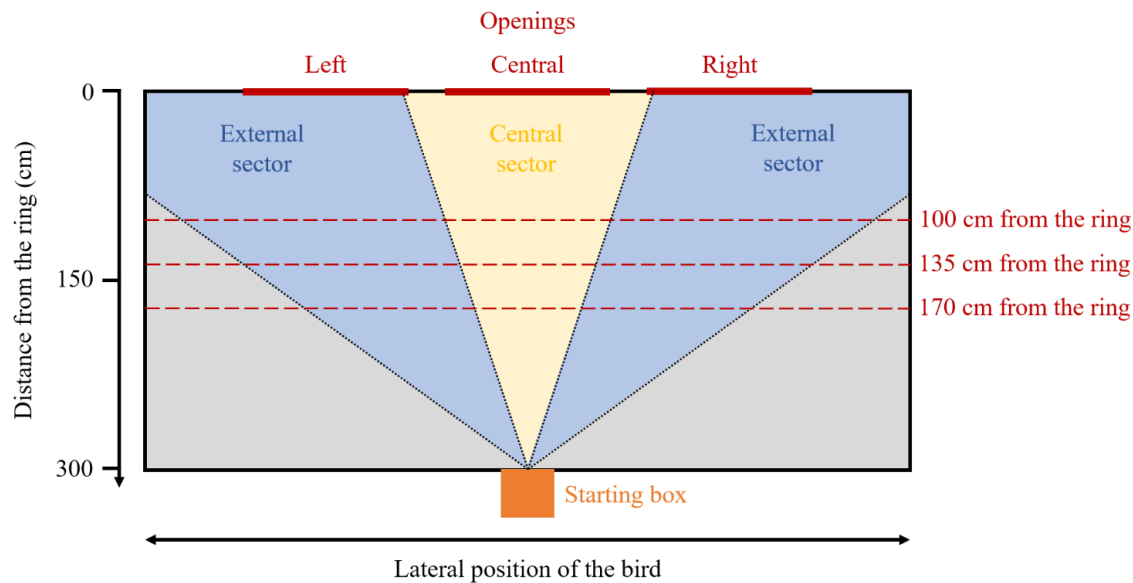


Fig. 2. Pre-defined sectors with 36 degrees angles (in grey, blue and yellow) and the three distances from the ring (-170, -135 and -100 cm; red dotted lines), with the box from which the pigeons start their flight (orange box) and the three openings of the plywood wall (red full lines).

We evaluated and ranked each model based on their Akaike's information criterion (AIC). The model with the lowest AIC, as well as models with a $\Delta AIC < 4$ (difference between the AIC of a model with the lowest AIC value), were considered to have some support (Burnham et al., 2011). For each model, we also calculated the proportion of variance explained by the model (conditional R^2) and by fixed effects (marginal R^2) with the delta method (*r.squaredGLMM* function from the MuMIn R package; Burnham and Anderson, 2002). Throughout the manuscript, the significance threshold was set at 0.05.

3. Results

Of the 31 pigeons used for this study, 16 of them learned to fly from the starting box to the feeder through the central opening (see Table S1 for details about individuals not successfully trained). The test sessions lasted 57 minutes to 170 minutes, depending on the pigeon. This variation was due to the decision time of each individual between the box opening and their take-off (from 5 to 957 seconds; mean \pm s.e. = 275 ± 16 seconds).

Although some pigeons collided with the blades during this study, none were injured as the paper blade broke or deformed at the slightest contact.

a. Pigeons' behaviour depending on rotation speed and number of blades

When there were no blades on the ring, all the pigeons chose to fly straight towards the central opening while passing through the central sector (Fig. S2). Pigeons started to fly through the external sectors and avoid the central opening only when blades were fixed on the ring (Fig. S2). This ensured that the pigeons took the shortest route between the starting box and the feeder when there are no obstacles in their path and confirmed that the sectors were correctly assigned. Pigeons were able to fly through the external sectors immediately after leaving the starting box, as shown when blades were fixed on the ring (Fig. S2).

Thirteen individuals (81%) crossed the aviary at least once through the central opening at 3 and/or 5 rpm, regardless of the number of blades (Table 1; Table S2). The number of pigeons crossing the aviary through the central opening decreased as the rotation speed, the number of blades and the blades' frequency increased (Table 1; Fig. 3.). Among the 43 trials in which individuals crossed the central opening, 27 (63%) resulted in a benign collision with blades (breaking the paper) (Table 1). These collisions occurred in flight or when the individual was perched on the edge of the central opening (*i.e.* in the middle of the rotor-swept area).

Table 1. Correspondence between rotation speeds, linear speed at blade tip and resulting blade frequency depending on the number of blades used in the experiment; and percentage of pigeons that flew through the central opening (central opening), with the percentage of pigeons that collided among them (collision).

Rotation speed (rpm)	Number of blades	Blade frequency (min ⁻¹)	Blade frequency (hertz)	Linear speed at blades tip (m.s ⁻¹)	Central opening	Collision
3	2	6	0.10	0.31	63 %	30 %
	4	12	0.20	0.31	31 %	60 %
5	2	10	0.17	0.52	44 %	60 %
	4	20	0.33	0.52	38 %	83 %
8	2	16	0.27	0.84	50 %	75 %
	4	32	0.53	0.84	13 %	100 %
16	2	32	0.53	1.68	13 %	100 %
	4	64	1.07	1.68	13 %	50 %
21	2	42	0.70	2.20	6 %	100 %
	4	84	1.40	2.20	0 %	0 %

b. Statistical effect of the blades' frequency, the rotation speed and/or the number of blades on the pigeons' path choice

Two models had similar support ($\Delta AIC < 4$) to predict the pigeon's decision to cross the central opening: both included pigeon's previous collision with blades and an additive effect of the rotation speed of the blades in interaction with the number of blades (model *decision_3*), or the blades' frequency (model *decision_4*) (Table 2). These models explained 63% of the

variance observed in pigeons' choice to fly through the central opening (Table 2). Individual variability played a major role in the pigeons' choice, explaining 31% of the variance observed (conditional R^2 - marginal R^2) (Table 2). In both best models, the probability to cross the central opening was negatively related to the number of blades, the rotation speed and the frequency of the blades, but not to previous collisions (Fig. 3. A, B.; Table S3).

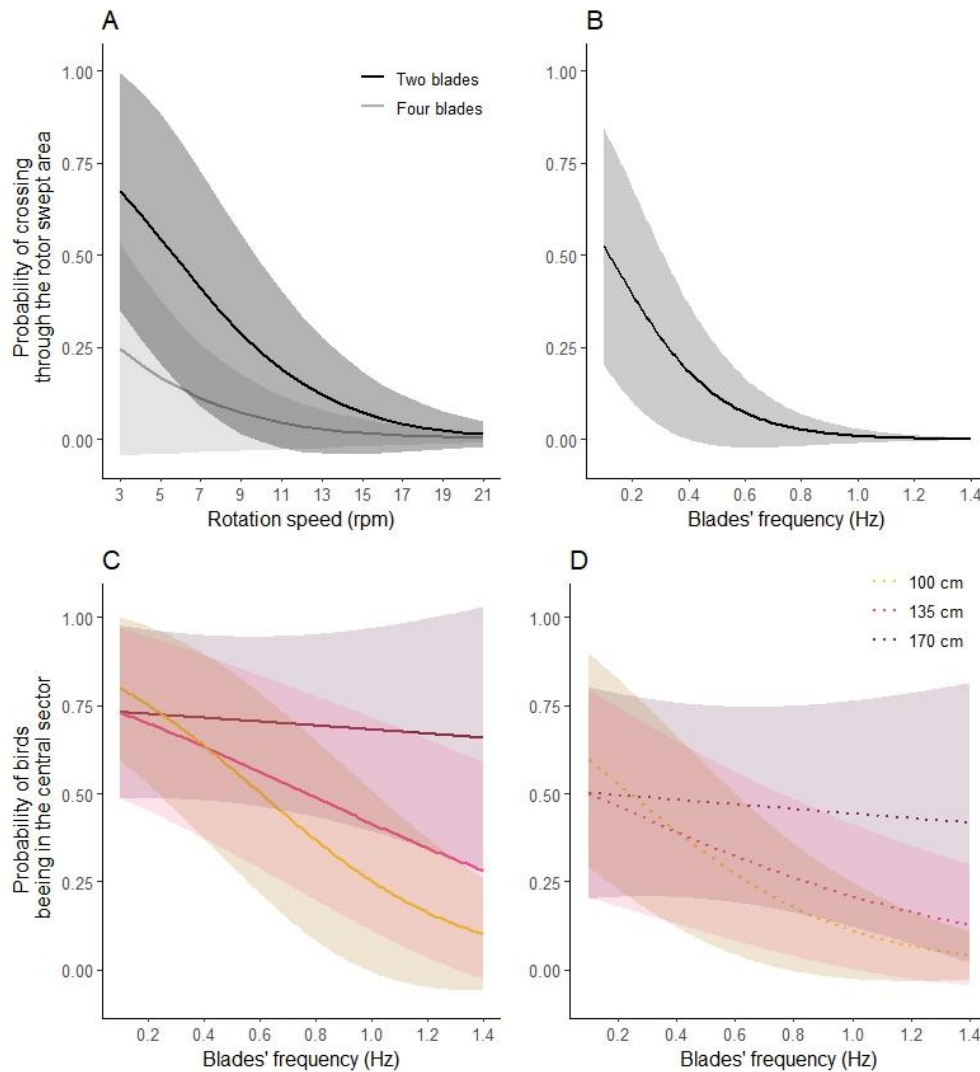


Fig. 3. Predicted relationships between the probability of crossing the aviary through the central opening (i.e. the rotor-swept area) depending on (A) the rotation speed and the number of blades (two blades in black, four blades in grey; from model decision_3) or (B) the blades' frequency (from model decision_4); and probability of pigeons' being in the central sector (from model position_4) depending on blades' frequency, the distance of the pigeon from the rotor (-170 cm in purple, -135 cm in pink and -100 cm in orange) and whether the pigeon has never collided with blades during previous trials (C) or if it has already collided (D). Response curves and 95% confidence intervals were extracted from models based on AIC criterion.

Based on the AIC criterion, all four models tested to explain the difference in pigeons' decision time were equivalent (Table 2), without significant effect of the rotation speed, the

number of blades, the blade frequency and previous collisions on the pigeon’s decision time (Table S4). For all four models, more than 96% of the variance in decision time observed is explained by the individual variability (conditional R^2 - marginal R^2) (Table 2).

Table 2. Response and explanatory variables of each model, marginal (R_m^2) and conditional (R_c^2) proportion of variance explained by the variables, AIC and Δ AIC with the best model. Only fixed variables are presented, but for each model the individual was included as a random effect. Five explanatory variables were used: pigeon’s previous collision with blades (“Collision”; binary variable), rotation speed of blades (“Speed”; quantitative variable), the number of blades (“Nb_blades”; qualitative variable), the blades’ frequency (“Frequency”; quantitative variable) and the distance of the pigeon from the rotor (“Distance”; qualitative variable). The interaction between two variables is represented by an asterisk.

Response variable	Explanatory variables	Model name	R_m^2	R_c^2	AIC	Δ AIC
<i>Pigeon’s decision to cross the central opening</i>	Collision + Speed * Nb_blades	<i>Decision_3</i>	0.27	0.63	137.0	0
	Collision + Frequency	<i>Decision_4</i>	0.33	0.64	137.9	0.9
	Collision + Speed	<i>Decision_1</i>	0.23	0.55	143.4	6.4
	Collision + Nb_blades	<i>Decision_2</i>	0.06	0.38	169.3	32.3
<i>Pigeon’s decision time</i>	Collision + Speed	<i>Time_1</i>	0.01	0.53	2032.8	0
	Collision + Nb_blades	<i>Time_2</i>	0.01	0.55	2033.8	1.0
	Collision + Speed * Nb_blades	<i>Time_3</i>	0.02	0.55	2033.9	1.1
	Collision + Frequency	<i>Time_4</i>	0.01	0.53	2035.1	2.3
<i>Pigeon’s position in the central sector</i>	Collision + Frequency* Distance	<i>Position_4</i>	0.10	0.51	366.8	0
	Collision + Speed * Distance	<i>Position_1</i>	0.08	0.49	372.2	5.4
	Collision + Speed * Nb_blades * Distance	<i>Position_3</i>	0.10	0.52	376.4	9.6
	Collision + Nb_blades * Distance	<i>Position_2</i>	0.06	0.45	382.0	15.2

The best model to predict the pigeon’s position in the central sector was model *position_4*, which included the blades’ frequency, previous collisions and the distance of pigeons from the rotor (Table 2). Especially, the pigeon’s position in the central sector was negatively related to the pigeon’s previous collision. The pigeon’s position in the central sector was related to blades’ frequency at -135 cm and -100 cm from the rotor, but not at -170 cm (Fig. 3. C, D.; Table S5). When pigeons were at -100 and -170 cm from the rotor, the slopes of the relationships between the position of the pigeon in the central sector and the frequency of

the blades were significantly different (Fig. 3. C, D; Table S5). Thus, the difference in probability of birds being in the central sector at -100cm and -170cm from the rotor was greater at high than at low blade frequencies.

4. Discussion

To our knowledge, our study is the first to experimentally investigate the effect of blade speed and blade frequency on a bird's decision to fly through the rotor-swept area of wind turbines. While collisions occurred at all rotation speeds, pigeons' choices to cross the central opening were dependent on blades' frequency, rotation speed and the number of blades, with an increased probability of central opening avoidance when the speed, frequency and number of blades increased. When pigeons avoided the central opening (*i.e.* at high speed/frequency), they took their decision at a late stage (~ -135 cm from the rotor). While previous collisions did not impact the pigeons' choice to cross the central opening, this affected the pigeon's position in the aviary during its flight.

a. Mismatch between blades' threat and pigeons' trajectories

We found that a majority of pigeons crossed the central opening at least once at low rotation speeds/blades' frequency (≤ 0.33 Hz), and ultimately collided with blades, indicating a wrong decision *a posteriori*. At high rotation speeds/blades' frequencies (> 0.33 Hz), a majority of pigeons avoided the central opening, suggesting that they could actually perceive the rotation, but some individuals still decided to cross the aviary through the central opening, and generally collided with blades. This risk-response mismatch at low and high speeds/frequencies could be due to different reasons.

While we ensured that the contrast between the blades and the plywood wall, as well as the size of the blades, were high enough according to pigeon visual abilities (Hodos et al., 1976; Hodos et al., 2002), pigeons may still have misperceived the movement of the blades at 3 rpm. Using a similar experimental setup, we previously found that the closely-related domestic doves (*Streptopelia roseogrisea*) could not distinguish stationary blades from blades rotating at 3 rpm when the contrast between the blades and their background was high (Blary et al. 2023). It might therefore be possible that the pigeons' decision to cross the central opening at 3 rpm, and the resulting collisions, can be explained by an apparent stationarity of blades, as found in doves (Blary et al. 2023).

At higher speeds/blades' frequencies, 69% of pigeons have crossed at least once the central opening, despite their potential ability to detect the rotating blades. We did not find any studies that might explain this behaviour, but we can put forward three hypotheses. First, pigeons may have misjudged the rotation speed and therefore would have thought to be able to cross the central opening by avoiding the blades. In this case, the pigeon's decision to cross the central opening would vary with the perceived speed of rotation. According to our results, both blade rotation speed and frequency impacted the pigeons' decision and lateral position in the aviary, with pigeons avoiding the central opening and sector at high rotation speeds/frequencies, but only at a close distance from the rotor. Therefore, pigeons may have difficulty adapting their behaviour to the actual speed of the threat, as found by Devault et al. (2016) who carried out an experiment in which pigeons did not take off early enough to avoid a vehicle travelling in their direction. Second, pigeons may decouple the cue in space (Smith et al., 2021), being unable to predict the trajectory of the blades, or, thirdly, not considering the blades as a danger. We can hypothesize that the pigeons' decision to avoid the central opening was linked to the probability of a blade passing in front of them when they were close to the rotor, rather than a deliberate avoidance strategy based on the prediction of the speed or trajectory of the blades. When pigeons avoided the central opening (*i.e.* at high speeds/frequencies), pigeons' position analyses showed that the decision to avoid the central opening was taken when pigeons were at mid-distance to the rotor. This short distance may be explained by an inability of pigeons to predict the trajectory of the blades, or consider the blades as a danger. Our study did not allow to confirm this assumption, but pigeons did not seem able to learn that the blades regularly pass through the same place, as at low rotation speeds/frequencies a majority of individuals that crossed at least once the central opening were still passing through the central opening during trials following a collision and even perched on the central opening (*i.e.* in the middle of the rotor-swept area). In addition, the probability of pigeons being in the central sector decreased after collisions but the pigeon's decision to cross the central opening was not related to previous collisions. Thus, after colliding with blades, pigeons may modify their position in the aviary but not their choice to cross the central opening, by making an arc of circle before passing in the central opening. This behaviour could be due to the pigeons' inability to foresee where the risk lies. The increased probability of pigeons being in the external sectors following collisions could also be adaptive. Indeed, by making an arc of a circle, they may use their lateral vision, which is three times better in motion detection than frontal vision (Martinoya and al., 1983), and therefore reduced their risk of collision.

b. Pigeons' collisions with real wind turbines

Our results revealed that pigeons take the risk of flying through the rotor-swept area of a miniature wind turbine, depending on the rotation speed and blade frequency. Since the rotation speeds used in our study were comparable to those of actual industrial wind turbines, we can assume that pigeons would behave similarly in nature, even if the perceived speed may vary depending on the size of the object (Blair et al., 2014). To our knowledge, there are no studies on birds that evaluated the difference between the perceived and the absolute speed of an object in rotation. In humans, a small object rotating at a given speed will be perceived as having a slower motion than a large object rotating at the same speed (Blair et al., 2014). If the same relationship between object size and perceived speed is true for pigeons, for each speed tested in our experiment, we may have misestimated the probability of a pigeon crossing the rotor-swept area of real wind turbines.

In addition, when pigeons avoided the central opening, they made their decision late, after having crossed half the path between the box and the rotor. Our study does not allow to know whether the distance of -135 cm from the rotor at which the pigeon decided to avoid the central opening was a relative or absolute distance (*i.e.* whether the pigeon makes its decision halfway or waits to be at -135 cm from the rotor). To make assumptions about the distance at which pigeons would decide to avoid the rotor of real-size wind turbines we need to replicate our experiment by varying the distance of the starting box from the rotor and evaluate whether the distance at which the pigeon makes its decision to avoid the central opening varies.

There are still major gaps in our understanding of pigeon rotor avoidance and due to the high visual, cognitive and behavioural variability among avian species, it is difficult to make recommendations to prevent birds' collisions with wind turbines. However, our results show that slow rotation speeds remain potentially lethal for birds, even when environmental conditions allow the detection of blade rotation by birds (*e.g.* high contrast or suitable rotation speeds). Therefore, according to the precautionary principle, we advise a full shutdown of the blades rather than a blade deceleration triggered by ADS.

Acknowledgements

We thank the animal keepers of the Grand Parc du Puy du Fou, particularly Thierry Bouchet, Fanny Blais and Renaud Sorin for allowing us to conduct experiments with their pigeons and for their help during experiments. We also thank David Degueldre for helping to design and build the equipment needed for these experiments.

Author contribution

C.B., F.B., S.P. and O.D. designed the study. C.B. performed the experiment and analysed the data. C.B. wrote the manuscript with contributions from all authors.

Funding

C.B. was supported by a PhD fellowship from various actors of the French MAPE program (Reduction of Bird Mortality at Operating Wind farms), including ADEME (French Environment and Energy Management Agency), OFB (French Office for Biodiversity), DREAL Occitanie (Regional Directorate for the Environment, Planning and Housing of Occitanie), LABEX CEMEB (UM, Mediterranean Centre for the Environment and Biodiversity), FEE (France Wind Energy Association) and the SER (Union of renewable energies), the Occitanie region, the Ministry of Ecological Transition and Solidarity (DGEC, Directorate-General for Energy and Climate) and 25 wind energy operators.

Competing interests

No competing interests declared.

Data availability

Data used for analyses are available at <https://data.indores.fr/>

References

Agudelo, M.S., Mabee, T.J., Palmer, R. and Anderson, R. (2021). Post-construction bird and bat fatality monitoring studies at wind energy projects in Latin America: A summary and review. *Heliyon*, 7(6), e07251. <https://doi.org/10.1016/j.heliyon.2021.e07251>

Balmori-de la Puente, A. et Balmori, A. (2023). Flight Type and Seasonal Movements Are Important Predictors for Avian Collisions in Wind Farms. *Birds*, 4(1), pp.85-100. <https://doi.org/10.3390/birds4010007>

Blair, C.D., Goold, J., Killebrew, K. and Caplovitz, G.P. (2014). Form features provide a cue to the angular velocity of rotating objects. *J. Exp. Psychol. Hum. Percept. Perform.*, 40(1), p.116. <https://doi.org/10.1037/a0033055>

Blakemore, M. R. and Snowden, R. J., 1999. The effect of contrast upon perceived speed: a general phenomenon? *Perception*, 28(1), 33-48. <https://doi.org/10.1068/p2722>

Brooks, M.E., Kristensen, K., van Benthem, K.J., Magnusson, A., Berg, C.W., Nielsen, A., Skaug, H.J., Maechler, M., Bolker, B.M. (2017). glmmTMB Balances Speed and Flexibility Among Packages for Zero-inflated Generalized Linear Mixed Modeling. *The R J.*, 9(2), 378–400. <https://doi.org/10.32614/RJ-2017-066>.

Burnham, K. P. and Anderson, D. R. (2002). Model selection and multimodel inference: a practical information-theoretic approach. Springer New York, New York, NY. <https://doi.org/10.1007/b97636>

Burnham, K. P., Anderson, D. R. and Huyvaert, K. P. (2011). AIC model selection and multimodel inference in behavioral ecology: Some background, observations and comparisons. *Behav. Ecol. Sociobiol.*, 65, 23 – 35. <https://doi.org/10.1007/s00265-010-1029-6>

Drewitt, A.L. et Langston, R.H. (2008). Collision effects of wind-power generators and other obstacles on birds. *Ann. N. Y. Acad. Sci.*, 1134(1), pp.233-266. <https://doi.org/10.1196/annals.1439.015>

Hodos, W., Ghim, M.M., Potocki, A., Fields, J.N. and Storm, T. (2002). Contrast sensitivity in pigeons: a comparison of behavioral and pattern ERG methods. *Doc. Ophthalmol.* 104(1), 107-118. <https://doi.org/10.1023/A:1014427615636>

Hodos, W., Leibowitz, R.W. and Bonbright Jr, J.C. (1976). Near-field visual acuity of pigeons: Effects of head location and stimulus luminance. *J. Exp. Anal. Behav.* 25(2), 129-141. <https://doi.org/10.1901/jeab.1976.25-129>

Hutchinson, M. and Zhao, F. (2023). *GWEC Global Wind Report 2023*. Global Wind Energy Council: Brussels, Belgium.

Khalfallah, M.G. and Koliub, A.M. (2007). Suggestions for improving wind turbines power curves. *Desalination* 209, 221–229. <https://doi.org/10.1016/j.desal.2007.04.031>

Koban, A. et Cook, R. (2009). Rotational object discrimination by pigeons. *J. Exp. Psychol. Anim. Behav. Process.*, 35(2), p.250. <https://doi.org/10.1037/a0013874>

Lloyd, J.D., Butryn, R., Pearman-Gillman, S. and Allison, T.D. (2023). Seasonal patterns of bird and bat collision fatalities at wind turbines. *PloS one*, 18(5), p.e0284778. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0284778>

Loss, S.R., Will, T. and Marra, P.P. (2013). Estimates of bird collision mortality at wind facilities in the contiguous United States. *Biol. Conserv.*, 168, pp.201-209. <https://doi.org/10.1016/j.biocon.2013.10.007>

Lüdecke, D., Ben-Shachar, M., Patil, I., Waggoner, P. and Makowski, D. (2021). *Performance: An R Package for Assessment, Comparison and Testing of Statistical Models*. *Open Source Softw.*, 6(60), 3139. <https://doi.org/10.21105/joss.03139>

Martinoya, C., Rivaud, S. and Bloch, S., 1983. Comparing frontal and lateral viewing in the pigeon. II. Velocity thresholds for movement discrimination. *Behav. Brain Res.*, 8(3), pp.375-385. [https://doi.org/10.1016/0166-4328\(83\)90182-1](https://doi.org/10.1016/0166-4328(83)90182-1)

Marques, A.T., Batalha, H., Rodrigues, S., Costa, H., Pereira, M.J.R., Fonseca, C., Mascarenhas, M. et Bernardino, J. (2014). Understanding bird collisions at wind farms: An updated review on the causes and possible mitigation strategies. *Biol. Conserv.*, 179, pp.40-52. <https://doi.org/10.1016/j.biocon.2014.08.017>

Martin, G.R. and Banks, A.N. (2023). Marine birds: vision-based wind turbine collision mitigation. *GECCO*, p.e02386. <https://doi.org/10.1016/j.gecco.2023.e02386>

May, R.F. (2015). A unifying framework for the underlying mechanisms of avian avoidance of wind turbines. *Biol. Conserv.*, 190, pp.179-187. <https://doi.org/10.1016/j.biocon.2015.06.004>

May, R., Nygård, T., Falkdalen, U., Åström, J., Hamre, Ø. and Stokke, B.G. (2020). Paint it black: Efficacy of increased wind turbine rotor blade visibility to reduce avian fatalities. *Ecol. Evol.*, 10(16), pp.8927-8935. <https://doi.org/10.1002/ece3.6592>

McClure, C.J., Rolek, B.W., Dunn, L., McCabe, J.D., Martinson, L. et Katzner, T.E. (2022). Confirmation that eagle fatalities can be reduced by automated curtailment of wind turbines. *Ecol. solut. evid.* 3(3), p.e12173. <https://doi.org/10.1002/2688-8319.12173>

Ros, I.G., Bhagavatula, P.S., Lin, H.T. and Biewener, A.A. (2017). Rules to fly by: pigeons navigating horizontal obstacles limit steering by selecting gaps most aligned to their flight direction. *Interface Focus*, 7(1), p.20160093. <https://doi.org/10.1098/rsfs.2016.0093>

Smallwood, K.S. (2013). Comparing bird and bat fatality-rate estimates among North American wind-energy projects. *Wildl. Soc. Bull.*, 37(1), pp.19-33. <https://doi.org/10.1002/wsb.260>

Smallwood, K.S. et Bell, D.A. (2020). Effects of wind turbine curtailment on bird and bat fatalities. *J. Wildl. Manage.* 84(4), pp.685-696. <https://doi.org/10.1002/jwmg.21844>

Smith, J.A., Gaynor, K.M. and Suraci, J.P. (2021). Mismatch between risk and response may amplify lethal and non-lethal effects of humans on wild animal populations. *Front. Ecol. Evol.*, 9, p.604973. <https://doi.org/10.3389/fevo.2021.604973>

Srinivasan, M.V., Vo, H.D. and Schiffner, I. (2022). 3D reconstruction of bird flight trajectories using a single video camera. *Plos one*, 17(8), p.e0271618. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0271618>

Thaxter, C.B., Buchanan, G.M., Carr, J., Butchart, S.H.M., Newbold, T., Green, R.E., Tobias, J.A., Foden, W.B., O'Brien, S. and Pearce-Higgins, J.W. (2017). Bird and bat species' global vulnerability to collision mortality at wind farms revealed through a trait-based assessment. *Proc. R. Soc. B.* 2842017082920170829. <http://doi.org/10.1098/rspb.2017.0829>

Zimmerling, J., Pomeroy, A., d'Entremont, M. and Francis, C. (2013). Canadian estimate of bird mortality due to collisions and direct habitat loss associated with wind turbine developments. *Avian Conserv. Ecol.*, 8(2). <http://dx.doi.org/10.5751/ACE-00609-080210>

DISCUSSION GÉNÉRALE ET PERSPECTIVES



L'objectif de cette thèse de doctorat était de comprendre comment les oiseaux perçoivent visuellement les éoliennes, afin de proposer des solutions susceptibles de réduire les collisions aviaires. L'approche adoptée a été structurée en trois étapes :

- 1) Déterminer si les oiseaux sont capables de discerner une éolienne dont les pales sont statiques, quelles que soient les conditions environnementales ;
- 2) Déterminer si les oiseaux sont capables de détecter que les pales sont en mouvement ;
- 3) Déterminer si les oiseaux perçoivent les pales en mouvement comme un danger et décident d'éviter la zone balayée par le rotor.

Dans cette discussion, les résultats des études présentées seront replacés dans un contexte général portant sur les potentiels paramètres visuels pouvant mener aux collisions aviaires avec les éoliennes. Des solutions susceptibles de réduire la mortalité aviaire au niveau des centrales éoliennes seront ensuite proposées, puis les obstacles qui risquent de ralentir cet objectif seront discutés, tout en questionnant la faisabilité d'une telle démarche.

I. La perception visuelle des éoliennes par les oiseaux peut-elle être à l'origine des collisions ?

L'objectif de réduction de la mortalité aviaire au niveau des centrales éoliennes déjà implantées passe nécessairement par une phase d'investigation afin de déterminer les facteurs responsables des collisions, pour ensuite mettre en place des solutions de réduction de mortalité. Il existe deux types d'approches permettant la détermination de ces facteurs : une approche observationnelle et une approche expérimentale (Currie, 2018). Dans le cas d'une approche observationnelle, l'objectif est d'étudier l'effet de différentes variables sur les mortalités et/ou comportements à risques au niveau des centrales éoliennes (*e.g.* vols dans la zone du rotor). Cette approche est celle qui est majoritairement utilisée dans le contexte éolien (Drewitt et Langston, 2006 ; Marques et al., 2014 ; Thaxter et al., 2017 ; Balmori de la Puente et Balmori, 2023 ; Lloyd et al., 2023). En particulier, Marques et al. (2014) ont recensé un large éventail de facteurs interconnectés ayant un lien avec les collisions entre les oiseaux et les éoliennes (Fig. 27).

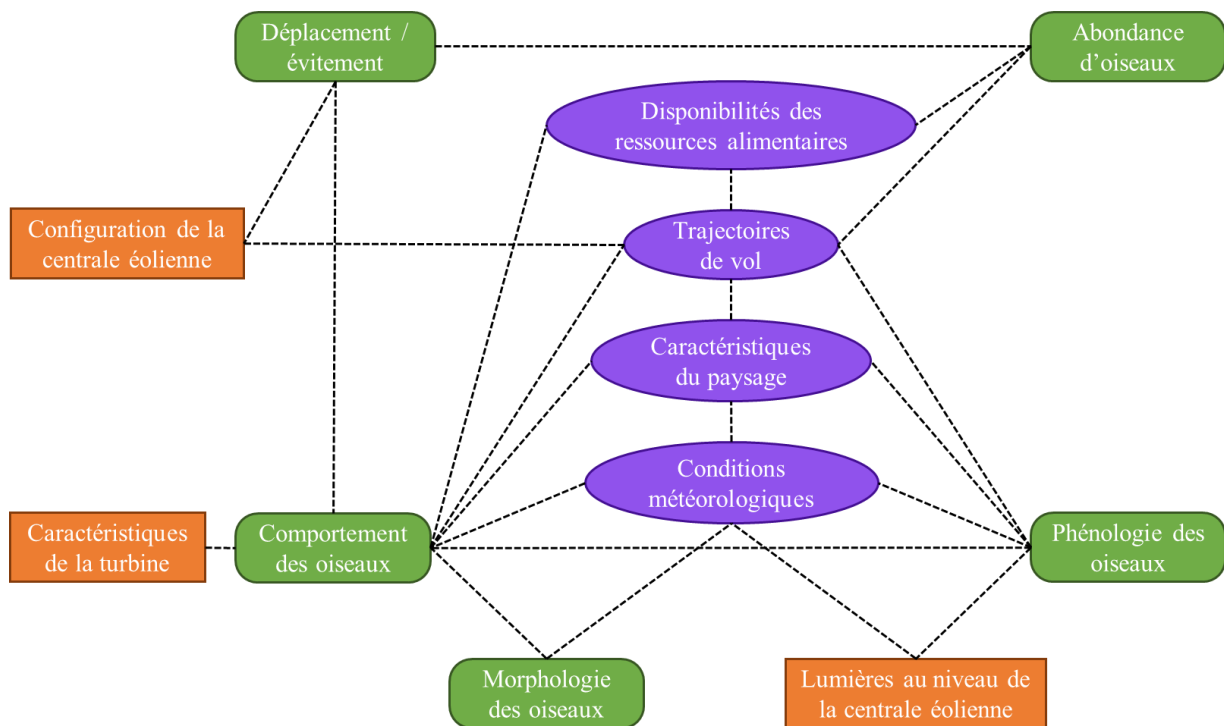


Figure 27. Relations entre les facteurs spécifiques à l'espèce (vert), au site (violet) et à la centrale éolienne (orange) influençant le risque de collision entre les oiseaux et les éoliennes. Figure adaptée depuis Marques et al., 2014.

Une approche expérimentale repose sur l'étude des capacités sensorielles et l'étude comportementale des oiseaux afin d'émettre des hypothèses sur les paramètres pouvant augmenter le risque de collision (*e.g.* Hodos, 2002). À l'inverse d'une approche observationnelle, l'objectif d'une approche expérimentale est d'isoler et d'étudier un processus donné pour ensuite émettre des hypothèses sur son effet sur les collisions. Les deux approches sont complémentaires puisqu'une approche observationnelle permet de faire des hypothèses pour ensuite adopter une approche expérimentale. Inversement, l'approche expérimentale permet de comprendre les résultats d'une approche observationnelle. Ainsi, le fait que les conditions météorologiques et les caractéristiques des turbines aient une influence sur la mortalité aviaire au niveau des centrales éoliennes appuie l'hypothèse d'un effet des paramètres sensoriels dans les collisions aviaires. Dans le cadre de cette thèse de doctorat, c'est une approche expérimentale qui a été adoptée afin de déterminer si la perception visuelle des éoliennes par les oiseaux pouvait être à l'origine des collisions. Les conclusions présentées dans ce manuscrit pourront par la suite être vérifiées par de l'observation au niveau des centrales éoliennes.

Dans l'introduction de ce manuscrit, au regard de la littérature disponible, j'ai émis l'hypothèse que le champ visuel, la résolution spatiale et la sensibilité spectrale des oiseaux pouvaient être à l'origine d'une partie des collisions. J'ai aussi expliqué pourquoi nous avons

choisi de ne pas étudier plus en amont ces paramètres dans l'objectif de proposer des solutions permettant de réduire les mortalités aviaires au niveau des éoliennes (voir partie **II. 2.** de la discussion pour un rappel). Les études présentées dans ce manuscrit ont donc été orientées vers trois axes de recherche : (1) la sensibilité aux contrastes achromatiques des oiseaux, (2) la capacité des oiseaux à détecter la rotation des pales et (3) la décision des oiseaux de traverser la zone balayée par les pales alors que celles-ci sont bien visibles pour ces derniers.

Ma première hypothèse selon laquelle la sensibilité aux contrastes achromatiques des oiseaux serait très variable entre les espèces a été vérifiée par l'étude présentée dans le **Chapitre I**. Avec un pic de sensibilité variant de 4,9 pour le Flamant du Chili (*Phoenicopterus chilensis*) à 29,8 pour le Grand corbeau (*Corvus corax*), la sensibilité aux contrastes achromatiques des oiseaux étudiés est 7 à 30 fois inférieure à celle des grands mammifères (Bisti et Maffei, 1974 ; De Valois et al., 1974 ; Merigan, 1976 ; Jacobs, 1977 ; Langston et al., 1986). L'étude actuellement menée en collaboration avec Pascal Barla et Christine Andraud (**Chapitre I**) permettra de comparer ces pics de sensibilités aux contrastes entre les éoliennes et leur arrière-plan dans différentes conditions environnementales. Bien que nous n'ayons pas encore les résultats complets de cette étude et que nous ne puissions pas savoir avec certitude dans quelles situations un oiseau ne serait pas capable de détecter une éolienne, nous pouvons néanmoins émettre des hypothèses à partir des connaissances sur leurs capacités visuelles issues des études comportementales, anatomiques ou physiologiques. Prenons par exemple la Fonction de Sensibilité aux Contrastes (CSF) des Mésanges bleues (*Cyanistes caeruleus*) et appliquons les valeurs mesurées à une situation hypothétique dans laquelle une mésange volerait en direction d'une éolienne, sans fixer son attention sur la turbine (l'éolienne fait partie du paysage)⁵. La sensibilité aux contrastes étant dépendante de la fréquence spatiale, nous devons connaître les dimensions des pales de l'éolienne pour calculer la distance maximum à l'éolienne nécessaire à la mésange pour détecter les pales, selon le contraste entre les pales et leur arrière-plan. Deux situations sont envisageables : (A) la mésange arrive face aux pales ou (B) la trajectoire de la mésange est parallèle au plan de rotation des pales (Fig. 28). Dans la situation (A), la distance maximale de détection des pales dans le paysage environnant par la mésange dépendra de la largeur des pales, tandis que dans la situation (B) cette distance dépendra de l'épaisseur des pales (Fig. 28). La largeur et l'épaisseur des pales varient selon la distance au moyeu, mais au

⁵ Les CSF issues du **Chapitre I** ont été obtenues via l'utilisation de l'OCR. Dans ces conditions d'expérimentation, le stimulus s'apparente à un paysage défilant, et non à un objet sur lequel l'oiseau concentrerait son attention.

niveau du point le plus large et le plus épais, des pales de 44 m de long devraient avoir une dimension de $8,8 \times 2,4$ m (Schubel et Crossley, 2012) (Fig. 28).

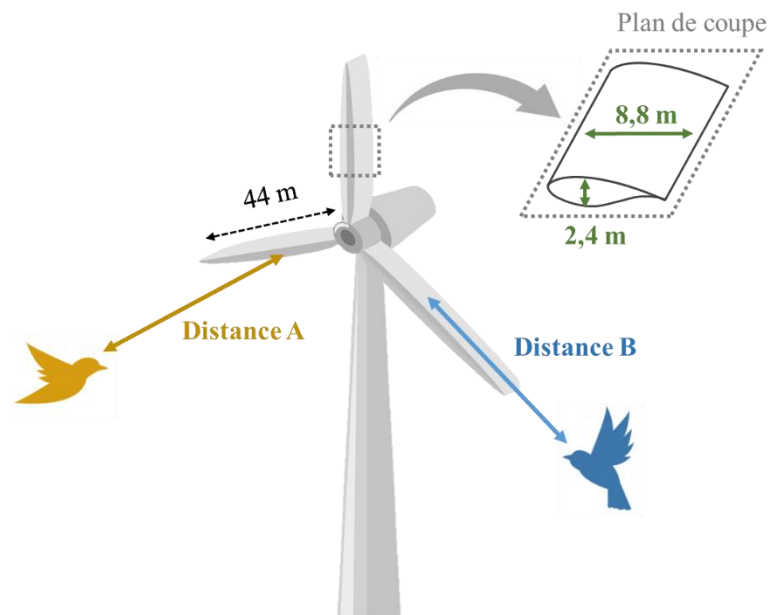


Figure 28. Dimensions des pales d'une éolienne de 2 MW (d'après Schubel et Crossley, 2012) avec un plan de coupe au niveau de la zone la plus large des pales. Les distances A (jaune) et B (bleu) symbolisent les distances maximums auxquels les oiseaux peuvent détecter la zone la plus large des pales de l'éolienne en arrivant face aux pales (distance A) ou parallèlement au plan de rotation des pales (distance B).

BOÎTE 6 : CALCUL DE LA DISTANCE MAXIMALE THÉORIQUE DE DÉTECTION D'UN OBJET, SELON LE CONTRASTE ENTRE L'OBJET ET SON ARRIÈRE-PLAN, À L'AIDE D'UNE CSF.

Les distances maximales de détection (D) se calculent à partir de la largeur de l'objet (L) et de la fréquence spatiale (SF, en cyc.deg⁻¹) issue des CSF, correspondant au contraste souhaité (e.g. plus grande SF perçue lorsque le contraste de Michelson⁻¹ < 10). En suivant les règles de trigonométrie, on obtient la formule suivante (voir l'Annexe VIII pour le détail du calcul) :

$$D = \frac{L}{\tan\left(\frac{1}{SF} \times \frac{\pi}{180}\right)}$$

L'unité de D correspond à celle de L.

Exemple : On souhaite déterminer la distance maximale théorique de détection d'une mangeoire de 10 × 10 cm par une espèce A, sachant que le contraste achromatique entre la mangeoire et son arrière-plan est égal à 10 (contraste de Michelson⁻¹). D'après la CSF de cette espèce (Fig. 29), la plus haute fréquence spatiale correspondant à un contraste de 10 est 2 cyc.deg⁻¹. D'après la formule ci-dessus, la distance maximale théorique de détection de la mangeoire par cette espèce est de 11 m.

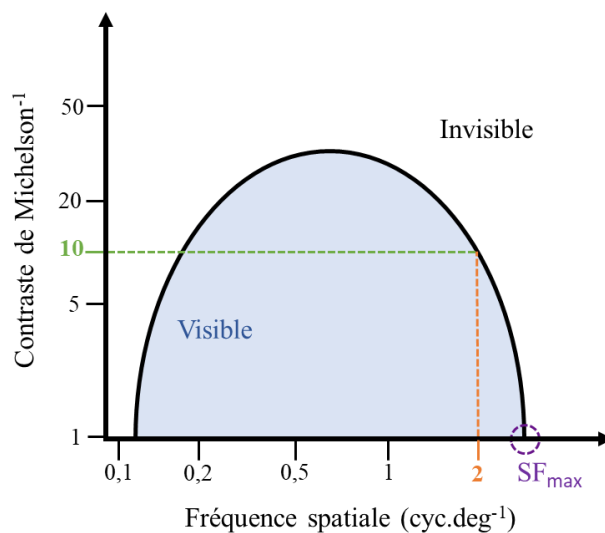


Figure 29. Exemple de fonction de sensibilité aux contrastes achromatiques d'une espèce A, avec la fréquence spatiale (SF) la plus élevée (orange) correspondant à un contraste de Michelson⁻¹ = 10 (vert), ainsi que la fréquence spatiale maximum perçue SF_{max}.

Dans une situation idéale, avec une forte luminosité et un contraste achromatique maximum entre les pales et leur arrière-plan, la CSF des Mésanges bleues nous permet de calculer une distance de détection théorique des pales, dans le paysage environnant, de 882 m si l’oiseau arrive face aux pales et de 241 m s’il arrive parallèlement au plan de rotation des pales ($SF = 1,75 \text{ cyc.deg}^{-1}$; Table 4). Si le contraste achromatique entre les pales et leur arrière-plan est divisé par dix (contraste de Michelson⁻¹ = 10), d’après la CSF des mésanges bleues ces distances sont réduites à 344 m et 94 m respectivement ($SF = 0,68 \text{ cyc.deg}^{-1}$; Table 4). De plus, la résolution spatiale et la sensibilité aux contrastes diminuant avec la luminosité (la résolution visuelle au crépuscule peut être réduite jusqu’à dix fois par rapport à la résolution maximale), il est recommandé d’appliquer une sécurité de facteur dix (facteur valable pour les Pigeons en considérant la variation lumineuse en journée uniquement ; Martin, 2022). En intégrant ce facteur, dans le cas d’un faible contraste, les distances théoriques de détection seraient réduites à 34 m si l’oiseau arrive face aux pales et 9 m s’il arrive parallèlement au plan de rotation (Table 4).

Table 4. Distances maximales théoriques (en m) de détection d’une éolienne (possédant des pales de 44 m de long) dans le paysage environnant par les oiseaux, selon (i) l’espèce, (ii) le contraste de Michelson⁻¹ entre les pales et leur arrière-plan et (iii) la trajectoire de l’oiseau : arrivée de l’oiseau vers l’éolienne en faisant face aux pales ou en étant parallèle au plan de rotation des pales. Les distances ont été calculées à partir des CSF obtenues via l’OCR dans le cadre de l’étude sur la sensibilité aux contrastes achromatiques des oiseaux présentée dans le **Chapitre I. Dans les conditions d’expérimentation utilisées dans le Chapitre I, le stimulus s’apparente à un paysage défilant, et non à un objet sur lequel l’oiseau concentrerait son attention.**

Ordre	Espèce	Face aux pales		Parallèle au plan de rotation des pales	
		Contraste = 1	Contraste = 10	Contraste = 1	Contraste = 10
Accipitriformes	Buse variable <i>Buteo buteo</i>	2123	842	579	230
Accipitriformes	Milan noir <i>Milvus migrans</i>	1916	984	523	268
Accipitriformes	Vautour fauve <i>Gyps fulvus</i>	8980	2691	2449	734
Ciconiiformes	Cigogne blanche <i>Ciconia ciconia</i>	2032	851	554	232
Falconiformes	Crécerelle d’Amérique <i>Falco tinnunculus</i>	2657	1519	725	414
Passeriformes	Mésange bleue <i>Cyanistes caeruleus</i>	882	344	241	94
Pelecaniformes	Ibis chauve <i>Geronticus eremita</i>	1104	450	301	123
Phoenicopteriformes	Flamant du Chili <i>Phoenicopus chilensis</i>	1175	-	320	-

Si nous remplaçons la Mésange bleue par un Flamant du Chili (*Phoenicopterus chilensis*), seule la sensibilité spectrale de l'individu lui permettrait éventuellement de distinguer les pales, sa sensibilité aux contrastes achromatiques étant trop faible pour distinguer un contraste de Michelson⁻¹ de 10 entre les pales et leur arrière-plan (**Chapitre I**, pic de sensibilité aux contrastes des Flamants du Chili = 4,9). De nuit, la situation pourrait être encore plus critique pour les oiseaux puisque la sensibilité aux contrastes achromatiques diminue conjointement avec la luminosité (Reymond and Wolfe, 1981). De plus, la résolution spatiale des oiseaux et leur sensibilité aux contrastes pourraient diminuer lorsqu'un objet est en rotation (Campbell et Maffei, 1981 ; McIsaac, 2001). Par conséquent, les distances hypothétiques calculées précédemment pour qu'une espèce donnée soit capable de détecter une éolienne statique dans son environnement seraient réduites quand les pales sont en mouvement.

Une étude menée sur des personnes âgées a montré que la fréquence des accidents de voiture était liée à une diminution du pic de sensibilité aux contrastes (Owsley et al., 2020). La sensibilité aux contrastes pourrait donc être un paramètre essentiel à l'évitement d'obstacles, chez les humains comme chez les oiseaux. Les résultats de l'étude présentée dans le premier chapitre de ce manuscrit permettent ainsi de suggérer que la sensibilité aux contrastes achromatiques des oiseaux serait parfois trop faible pour leur permettre de détecter des éoliennes stationnaires à temps pour éviter les collisions.

Un faible contraste entre l'éolienne et son arrière-plan pourrait aussi avoir un effet négatif sur la détection de la rotation des pales par les oiseaux. En effet, l'étude présentée dans le deuxième chapitre de ce manuscrit a révélé (i) qu'une éolienne ayant une faible vitesse de rotation était perçue par les Tourterelles comme étant non différente d'une éolienne statique et que (ii) la vitesse seuil de stationnarité apparente augmentait lorsque le contraste achromatique entre l'éolienne et son arrière-plan est faible, validant ainsi deux de mes hypothèses (*i.e.* (1) faibles vitesses de rotations assimilées à une éolienne statique et (2) effet du contraste entre l'éolienne et son arrière-plan sur la perception de la rotation). Certaines espèces seraient ainsi susceptibles de percevoir les pales comme statiques lorsqu'elles tournent à 3-5 rpm, alors que la vitesse linéaire en bout de pale est supérieure à 50 km.h⁻¹ (vitesse linéaire atteinte en bout de pale pour un rotor de 90 m de diamètre dont les pales ont été ralenties à 3 rpm par les ADS). Contrairement à ma troisième hypothèse énoncée pour cette étude, le flou de mouvement généré par des pales tournant à grande vitesse n'a pas induit une stationnarité apparente pour les Tourterelles et les Buses de Harris. Ces résultats ne permettent pas de faire d'hypothèse sur l'effet du flou du mouvement perçu par les oiseaux sur les collisions, mais ils permettent de

supposer que les collisions survenant lorsque les pales ont une faible vitesse de rotation sont possiblement dues à une mauvaise perception visuelle des éoliennes par les oiseaux.

Enfin, les études menées dans les **Chapitres II** et **III** se placent dans une situation où l'oiseau ferait face aux pales. Elles ne permettent pas d'émettre d'hypothèses sur la manière dont un oiseau arrivant parallèlement au plan des pales percevrait la rotation de celles-ci, situation dans laquelle les pales s'approchent puis s'éloignent de l'oiseau de manière périodique.

Les oiseaux comprennent-ils qu'une pale en rotation repasse régulièrement au même endroit et constitue un danger ? À l'issue des études que j'ai menées et de la littérature disponible sur les mortalités aviaires au niveau des éoliennes, ainsi que sur les capacités visuelles et cognitives des oiseaux, cette question semble essentielle. Les résultats du **Chapitre III** soulèvent spécifiquement cette interrogation. En effet, la probabilité que les pigeons traversent la zone du rotor a diminué lorsque la vitesse et à la fréquence des pales augmentait, mais les collisions sont survenues à toutes les vitesses et fréquences testées (excepté à 1,4 Hz). Ce résultat pourrait s'expliquer de deux manières. Premièrement, il est possible que les pigeons perçoivent un risque accru lorsque la vitesse ou la fréquence des pales augmentent, et dévient ainsi leurs trajectoires selon la vitesse/fréquence des pales. Deuxièmement, la probabilité qu'une pale passe devant l'oiseau augmentant avec la vitesse/fréquence des pales, les pigeons pourraient dévier leurs trajectoires uniquement lorsqu'une pale passe devant eux. Dans le premier cas, les pigeons seraient capables d'associer la vitesse/fréquence des pales à un risque. Les collisions observées seraient alors liées à une mésestimation de la vitesse/fréquence des pales, donc à une mauvaise perception visuelle de la rotation des pales. Dans le second cas, les pigeons ne seraient pas capables d'associer la vitesse/fréquence des pales à un danger et/ou seraient incapables de prédire la trajectoire des pales. Les collisions observées seraient alors liées à une incompréhension du mouvement périodique rotatoire et/ou à une non-association des pales à un danger. Dans ce cas, les collisions relèveraient de la cognition et non d'une potentielle mauvaise perception visuelle des éoliennes par les oiseaux (ces deux paramètres n'étant pas exclusifs). Prédire la trajectoire d'un objet n'est pas une tâche facile, même lorsque des indices visuels sont présents (Hood et al., 2000). La capacité à prédire la trajectoire d'un objet en rotation pourrait être le fruit d'un apprentissage, ce qui expliquerait une partie des collisions aviaires avec les éoliennes.

De récentes études explorent l'écologie sensorielle et cognitive de manière interconnectée plutôt que de considérer ces deux pans de l'écologie comme des entités indépendantes (Richman et al., 2021 ; Page et Hofstede, 2021). Les études menées dans le cadre de cette thèse de doctorat ont contribué à l'amélioration de nos connaissances sur la manière dont les oiseaux perçoivent visuellement les éoliennes, et permettent maintenant de poser de nouvelles questions et perspectives de recherche sur l'aspect cognitif : *les oiseaux sont-ils capables de prédire la trajectoire d'un objet en rotation, et de comprendre que ce mouvement est périodique ?*

II. Comment limiter la mortalité aviaire au niveau des éoliennes ?

Suivant la séquence ERC (Éviter, Réduire, Compenser), l'évitement est la première mesure à mettre en place avant l'installation d'une centrale éolienne pour limiter la mortalité aviaire (Gartman et al., 2016). Une fois les éoliennes installées, d'autres solutions peuvent être envisagées pour limiter les mortalités résiduelles.

Les études présentées dans ce manuscrit permettent de suggérer qu'une partie de la mortalité aviaire au niveau des centrales éoliennes serait liée à une mauvaise perception visuelle des éoliennes par les oiseaux. En particulier, les oiseaux pourraient avoir des difficultés à détecter les éoliennes lorsque les pales sont statiques, notamment à cause d'un contraste entre les éoliennes et leurs arrière-plans parfois trop faible pour être perçu. La détection de la rotation des pales, la potentielle mésestimation de leur vitesse et le risque que les oiseaux ne perçoivent pas ce mouvement comme un danger sont également des facteurs susceptibles d'entraîner des collisions.

1. Le paradoxe des systèmes de détection-réaction automatisés

La potentielle mésestimation de la vitesse de rotation par les oiseaux et la prise de risque qui en découlerait remettent en question l'intérêt du ralentissement des pales déclenché par les systèmes de détection-réaction automatisés (ADS) en cas d'approche d'un oiseau. L'étude présentée dans le **Chapitre III** a révélé une corrélation négative entre la vitesse/fréquence de rotation des pales et la probabilité que les pigeons passent à travers le rotor. Le ralentissement des pales à l'approche d'un oiseau pourrait donc accroître le risque de collision. Cependant, pour une espèce avec une grande manœuvrabilité en vol (comme le martinet noir), nous

pouvons supposer qu'une fois dans la zone du rotor, il est plus aisé pour un individu appartenant à cette espèce d'éviter des pales ayant une faible vitesse de rotation que des pales tournant à plus de 8 rpm, à condition que l'oiseau ne soit pas piégé/tué par les mouvements d'air créés par la rotation des pales (Porté-Agel et al., 2019). Il est envisageable de limiter ce paradoxe des faibles vitesses de rotation (augmentation des prises de risques *versus* vitesse potentiellement moins dangereuse) déclenchées par les ADS en maximisant la vitesse/fréquence de rotation des pales perçues par les oiseaux. Pour cela, il faudrait modifier l'apparence externe des éoliennes. Des motifs permettant potentiellement d'augmenter la vitesse perçue par les oiseaux sont proposés dans la section suivante du manuscrit.

Par précaution, il serait préférable que les ADS déclenchent un arrêt franc et rapide des pales. Suite aux échanges que j'ai pu avoir avec des ingénieurs spécialisés dans la conception des éoliennes, il apparaît que la vitesse actuelle programmée pour le pitch des pales (rotation des pales sur leurs axes, entraînant leur ralentissement) ne soit pas optimisée (pitch lent, entraînant un temps de ralentissement des pales > 20 secondes ; Tomé et al., 2017 ; Fluhr et al., Annexe I). Des recherches complémentaires seraient nécessaires pour déterminer la faisabilité d'un arrêt rapide et répété des pales, sans dommage pour la structure mécanique du rotor.

Parallèlement, il serait essentiel de mener une réflexion approfondie sur la distance optimale à laquelle les ADS doivent détecter les oiseaux. Une détection des oiseaux à grande distance permettrait d'augmenter le temps disponible pour arrêter les pales avant que ceux-ci n'atteignent le rotor, et diminuerait ainsi au maximum la vitesse de rotation des pales au moment où les oiseaux atteignent le rotor. C'est l'objectif du développement de l'application *Eoldist*, issue du programme MAPE, et à laquelle j'ai contribué (Fluhr et al., Annexe I). Dans cette application, nous proposons de déterminer cet équilibre en fixant un seuil de détection des vols, qui permet de déterminer une distance de précaution à laquelle les caméras/radars des ADS devraient détecter les oiseaux. Par exemple, si un seuil de 50% de détection des vols d'une espèce donnée est sélectionné, l'application *Eoldist* renvoi une distance de détection de précaution qui empêchera, en théorie, 50% des collisions de cette espèce (calculs basés sur la distribution de fréquence des vitesses de vol des espèces ; Fluhr et al., Annexe I). Cependant, compte tenu de l'incertitude des trajectoires des oiseaux à grande distance, cela augmenterait le nombre d'arrêts inutiles des machines (Fluhr et al., Annexe I). Un équilibre doit donc être trouvé entre la distance de détection des oiseaux et la production d'énergie.

2. Améliorer la détection des éoliennes par les oiseaux

Lorsque les pales des éoliennes sont statiques (éoliennes non mises en fonctionnement ou arrêt déclenché par les ADS), il est certainement possible d'améliorer la détection des pales par les oiseaux. Il est aussi important de prendre en compte la détection du mât puisque des collisions avec cette partie de l'éolienne ont été observées pour certaines espèces, comme les Lagopèdes des saules (*Lagopus lagopus* ; Stokke et al., 2020). Pour cela, il faut prendre en compte les différents paramètres visuels potentiellement responsables des collisions avec les éoliennes dont les pales sont statiques : le champ visuel, la résolution spatiale, la sensibilité spectrale et la sensibilité aux contrastes achromatiques. Ces paramètres sont également importants si on considère la détection des éoliennes dont les pales sont en rotation, mais à ceux-ci s'ajoutent le flou de mouvement et la mésestimation de la vitesse de rotation des pales (possiblement en lien avec la résolution temporelle).

Dans l'optique d'améliorer la détection des éoliennes par une majorité d'espèces d'oiseaux en modifiant l'aspect visuel des éoliennes, il semble plus pertinent de se baser sur la sensibilité aux contrastes achromatiques que sur les autres paramètres énoncés ci-dessus. En effet, pour augmenter la probabilité que les éoliennes soient dans le champ visuel des oiseaux, il faudrait encourager ces derniers à diriger leur regard vers l'éolienne, ce qui ne peut pas être fait en modifiant l'aspect visuel des éoliennes. De même, il n'est pas envisageable d'accroître la taille des éoliennes pour des raisons techniques, mais aussi parce qu'une hauteur de mât plus élevée entraîne une augmentation du nombre de collisions (Loss et al., 2013). Enfin, étant donné que chaque espèce a sa propre sensibilité spectrale (Hart, 2001), que la couleur est détectable uniquement à des niveaux de luminosité élevés (Lind et al., 2014), et que la résolution spatiale des motifs chromatiques est inférieure à celle des motifs achromatiques (revu par Martin, 2020), appliquer une teinte colorée sur les éoliennes ne serait pas judicieux a priori.

Ainsi, une solution théoriquement prometteuse pour améliorer la détection des pales et du mât des éoliennes par les oiseaux serait d'augmenter au maximum le contraste achromatique entre l'éolienne et son arrière-plan, mais également au sein de l'éolienne. Par analogie, Zheng et al. (2022) suggèrent que les oiseaux utilisent le contraste des plumes sous les ailes de leurs congénères pour ne pas rentrer en collisions lorsqu'ils volent en groupe. Un signal à fort contraste pourrait donc être un signal utile aux oiseaux pour détecter et éviter les éoliennes. En peignant les pales et le mât des éoliennes en alternant le noir et le blanc, la détection des éoliennes par les oiseaux serait optimisée quelle que soit l'espèce, la vitesse de rotation et les

conditions environnementales. D'ailleurs, augmenter le contraste pour en améliorer la détection est une solution qui a déjà été appliquée à plusieurs domaines d'activités anthropiques, comme par exemple les manches à aire qui sont peintes de rayures rouges et blanches afin de faciliter leur détection par l'Homme.

Un motif noir et blanc des pales pourrait également contribuer à maximiser la vitesse des pales perçue par les oiseaux (comme c'est le cas chez l'Homme ; Blakemore et Snowden, 1999), réduire le flou de mouvement (Hodos, 2002) et minimiser le seuil de stationnarité apparente, comme celui détecté chez les Tourterelles (**Chapitre II**). Pour cela, le motif peint sur les éoliennes devrait être assez large pour être perceptible de loin, et différent d'une pale à une autre pour limiter le flou de mouvement. Un motif respectant tous ces critères correspondrait aux exigences idéales d'une mesure d'atténuation des collisions basée sur la vision, comme définis par Martin et Banks (2023).

May et al. (2020) ont testé en situation réelle un motif respectant ces critères : une pale noire et deux blanches. Cette étude s'est appuyée sur celle réalisée par Hodos (2002) qui concluait à une réduction du flou de mouvement chez le Crécerelle d'Amérique lorsqu'une des pales était peinte en noire. Le test réalisé par May et al. (2020) a porté sur quatre éoliennes d'une centrale comportant 68 éoliennes implantée sur une île en Norvège. Les résultats de cette étude montrent une augmentation du taux de mortalité au niveau des éoliennes sans motifs (taux de mortalité avant vs après application du motif sur quatre éoliennes), tandis que ce taux est resté stable au niveau des éoliennes dont une pale a été peinte en noire (May et al., 2020). Ce motif s'est avéré efficace pour limiter la mortalité aviaire des Pygargues à queue blanche (*Haliaeetus albicilla*) au niveau des éoliennes peintes avec une pale noire par rapport aux éoliennes restées entièrement blanches. Cependant, le nombre total de collisions sur le site était déjà faible pour les autres espèces avant la réalisation de ce test (May et al., 2020). De plus, les Pygargues sont majoritairement diurnes, volant rarement lorsque les conditions de visibilité sont mauvaises (Krone et al., 200). Par conséquent, peindre une seule pale en noir n'est peut-être pas le meilleur motif pour toutes les espèces, et par tout temps. C'est pourquoi dans leur étude, Martin et Banks (2023) proposent un autre motif, plus adapté à une majorité d'espèces (Fig. 30).



Figure 30. Motif proposé par Martin et Banks (2023) pour réduire les collisions aviaires au niveau des éoliennes installées en mer. Chaque pale est divisée en trois, avec deux parties noires et une partie blanche pour deux des pales, et une partie noire et deux parties blanches pour la troisième, afin de maximiser le contraste sur toute la surface balayée par les pales. L'inversion des parties noires et blanches sur une des pales ainsi que les rayures sur le mât permettent de limiter le flou de mouvement lorsque les pales sont en rotations. Sur le mât, la longueur de chaque section est égale à la moitié des sections du motif des pales.

D'autres motifs respectant les critères énoncés ci-dessus peuvent être envisagés (Fig. 31). Notamment, le motif proposé par Martin et Banks (2023) n'est pas optimisé pour un oiseau arrivant parallèlement au plan de rotation des pales car il n'y a pas de variation de contraste sur le bord d'attaque (Fig. 31. A). Pour cela, il faudrait que le contraste varie aussi sur la largeur des pales (Fig. 31. A). Un motif constitué de bandes noires et blanches parallèles au mât et aux pales (Fig. 31. B) permettrait de jouer sur la perspective, donnant l'impression de pales plus longues et d'une tour plus grande, ce qui pourrait encourager les oiseaux à rester éloignés des éoliennes. Cependant, chez l'Homme (et potentiellement chez les oiseaux), la vitesse perçue d'un objet en mouvement varie selon le contraste des bords d'attaque et de fuite (Fig. 31, A ; Anstis, 2004). Or, si le bord d'attaque est entièrement noir ou blanc, le contraste serait optimisé uniquement dans certaines situations environnementales et météorologiques. Par conséquent, il semble important de garder une alternance de noir et de blanc sur les bords d'attaque et de fuite (Fig. 31. A, C).

Il est aussi important de considérer comment de tels motifs seraient acceptés par le voisinage humain. Un des arguments majeurs avancé par les collectifs luttant contre

l'installation de nouvelles éoliennes est la dégradation du paysage visuel. Certaines études visent même à proposer des solutions pour limiter la visibilité des éoliennes par la population humaine (Alphan, 2021). Peindre les éoliennes avec des motifs noirs et blancs améliorerait la détectabilité des éoliennes par les oiseaux, mais aussi par l'Homme. C'est pourquoi nous pouvons envisager un motif avec des détails plus fins (Fig. 31. C), réduisant la distance à laquelle ce motif serait visible par l'Homme par rapport à un motif plus large (Fig. 31. A), mais limitant par la même occasion la distance de détection des éoliennes par les oiseaux. Une étude sociale serait nécessaire pour évaluer si la population est prête à accepter la mise en place de motifs achromatiques sur les éoliennes dans l'optique de réduire les mortalités aviaires, et quels types de motifs seraient acceptables.

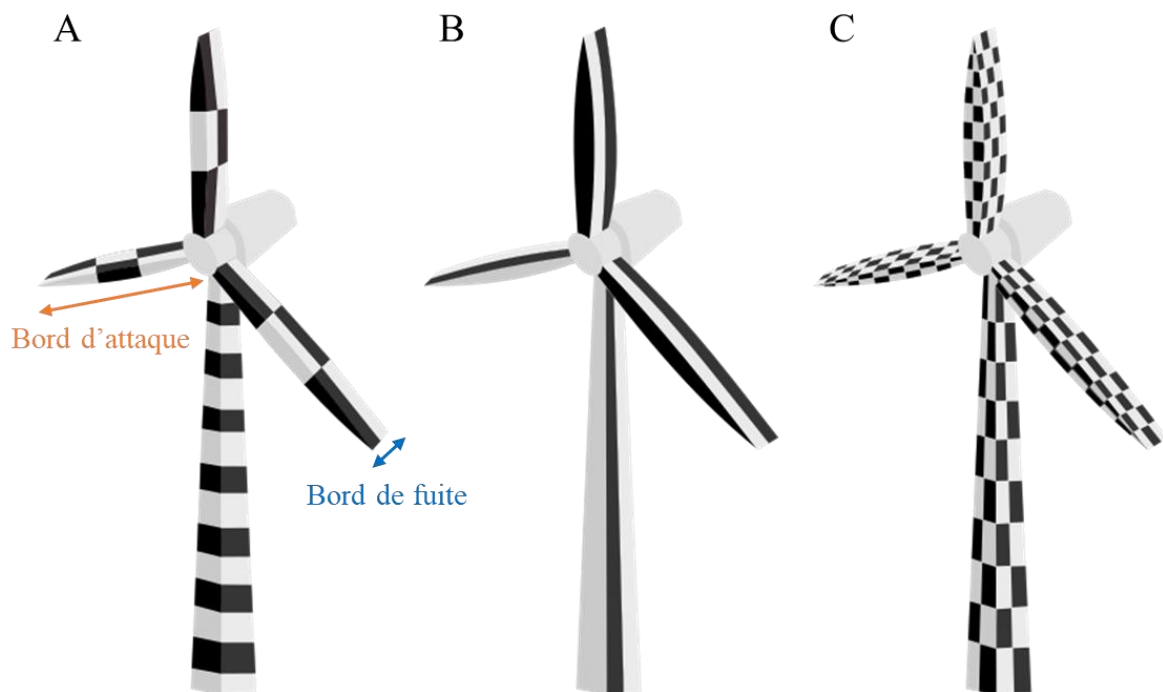


Figure 31. Motifs susceptibles d'améliorer la perception des éoliennes par les oiseaux à grande distance (A, B) et à plus faible distance (C). Les bords d'attaque (orange) et de fuite (bleu) des pales indiqués (A) sont valables lorsque l'éolienne est regardée de face. Lorsque l'observateur est positionné parallèlement au plan de rotation des pales, la situation s'inverse : le bord d'attaque est représenté par la flèche bleu et le bord de fuite par la flèche orange (A).

Quel que soit le motif choisi, pour obtenir un contraste maximal dans les motifs achromatiques, les sections noires devront être très absorbantes et les sections blanches très réfléchissantes, sur l'ensemble du spectre de la lumière incidente. Certaines espèces aviaires étant capables de détecter les UV (Martin, 2017), et les UV pouvant améliorer la perception des contrastes (Tedore et Nilsson, 2019), ainsi que la résolution temporelle (Rubene et al., 2010), il est essentiel de considérer l'ensemble du spectre lumineux. Cela permettra de garantir une

maximisation du contraste, peu importe la distribution spectrale de la lumière ambiante. La peinture utilisée et le motif devront aussi être choisis en concertation avec les ingénieurs éoliens afin de s'assurer que cela ne provoque pas un échauffement des pales et que la peinture résiste aux intempéries (Weis et Maissan, 2003).

Un autre aspect à considérer dans l'optique d'améliorer la détection des éoliennes par les oiseaux est la fine épaisseur des pales. Le problème se pose lorsque les oiseaux arrivent parallèlement au plan de rotation des pales (Fig. 32. A). Dans cette situation, il est probablement complexe pour les oiseaux de détecter les pales à distance et d'évaluer leur longueur, d'autant plus que dans cette configuration les pales s'approchent et s'éloignent périodiquement de l'oiseau. Pour essayer de remédier à ce problème, nous pouvons envisager d'ajouter des panneaux perpendiculaires aux pales, placées à l'extrémité de celles-ci (Fig. 32. B). Par souci de simplicité, ce sont des panneaux rectangulaires que je propose ici, mais d'autres formes plus aérodynamiques pourraient permettre d'obtenir le même effet (comme par exemple les triangles (« *winglets* ») placés à l'extrémité des ailes des avions modernes, qui ont pour but de minimiser les turbulences en bout d'aile). La faisabilité de cette approche doit être soigneusement évaluée, car des défis majeurs liées aux contraintes aérodynamiques et à la rentabilité de la production énergétique s'y opposeront sans doute. Cependant, les bénéfices en termes de réduction de mortalité aviaires pourraient être grands. Il faut pouvoir s'assurer que la fixation de ces panneaux soit sécurisée, qu'ils résistent à la vitesse et à la pression de l'air, et qu'ils n'interfèrent pas avec le mouvement des pales, ni ne ralentissent leur rotation. De plus, la mise en place de tels panneaux sur des éoliennes déjà installées peut s'avérer complexe. Ce système, si réalisable, requiert une conception anticipée lors de la fabrication des pales.

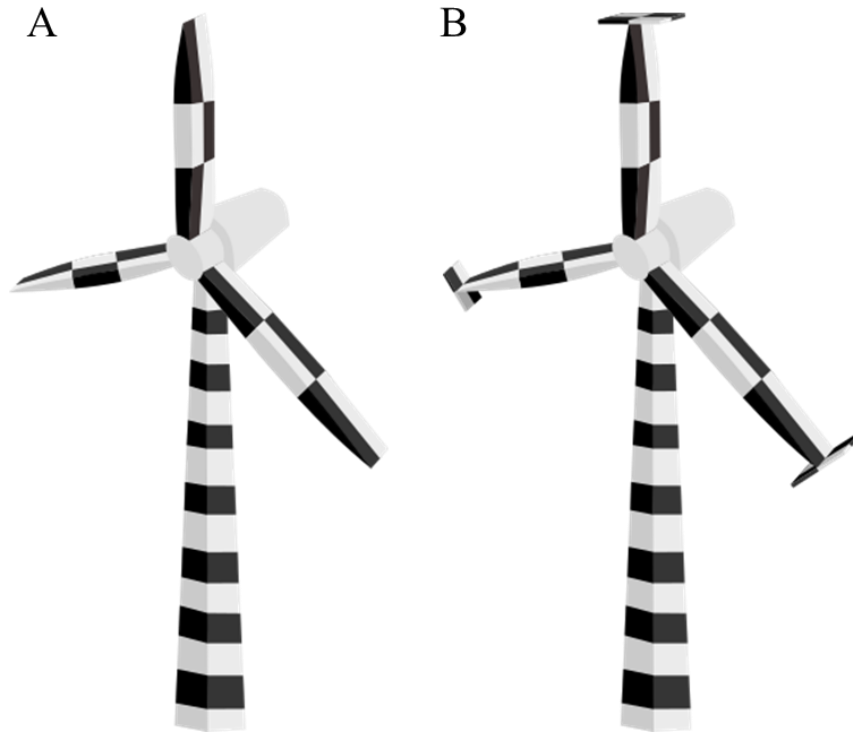


Figure 32. Éoliennes peintes avec des motifs, sans (A) et avec (B) ajout de panneaux aux extrémités des pales.

Une évaluation rigoureuse de l'efficacité des motifs achromatiques est essentielle avant leur mise en place. Il serait préférable de réaliser en premier lieu des tests expérimentaux pour déterminer quel motif serait le plus performant pour améliorer la détection des éoliennes et de la rotation des pales par les oiseaux. Cette évaluation pourrait être réalisée à l'aide d'un dispositif expérimental similaire à celui employé dans l'étude présentée dans le **Chapitre II**. Cela permettrait de déterminer quel est le motif le plus efficace avant d'envisager des tests *in situ* coûteux et nécessitant un suivi de mortalité sur plusieurs années en amont et en aval de la mise en place des motifs sur les éoliennes. Un suivi des comportements aviaires, avant et après mise en place de ces motifs, via des radars ou de la télémétrie, permettraient d'obtenir plus rapidement des informations quant aux potentiels bénéfiques de cette solution. Si les tests expérimentaux s'avèrent concluants, l'objectif à moyen terme sera de réaliser ces tests sur plusieurs centrales éoliennes en utilisant des protocoles identiques afin d'évaluer l'effet du motif dans plusieurs environnements et sur une large gamme d'espèces d'oiseaux.

Il serait également important d'évaluer l'influence de ce motif achromatique sur l'évitement des centrales éoliennes à plusieurs échelles de distance (Powlesland, 2009 ; Marques et al., 2021). En effet, en rendant les éoliennes plus visibles, ces motifs pourraient aussi avoir un effet négatif sur la faune en augmentant la surface d'habitat non utilisée par la faune et donc perdue (Powlesland, 2009 ; Marques et al., 2021). À long terme, si les tests

s'avèrent concluants, il serait envisageable d'étendre l'application de ces motifs achromatiques à de nouvelles centrales éoliennes. Pour cela, il faudra prendre en considération la réaction de la population humaine face à ces nouvelles générations d'éoliennes. Une sensibilisation du public sera essentielle pour expliquer l'intérêt et les bénéfices de ces motifs en termes de préservation de la faune aviaire. Si ces motifs sont bien accueillis par la population et se révèlent efficaces, les gouvernements pourraient envisager de les imposer à l'ensemble des centrales éoliennes.

3. Obstacles à la mise en place de solutions efficaces à la réduction de la mortalité aviaire

L'objectif de réduction de la mortalité aviaire au niveau des centrales éoliennes nécessite une approche intégrée pour développer des solutions efficaces. Or, il existe certains obstacles qui ralentissent cet objectif, qui ont aussi souvent entravé mes recherches.

Premièrement, l'obtention d'informations essentielles à mes recherches auprès des acteurs industriels de la filière éolienne via le programme MAPE s'est révélée longue et fastidieuse. Certaines données, comme les dimensions des éoliennes ou les temps de ralentissement des pales déclenchés par les ADS, ont été difficiles à obtenir. Les délais nécessaires à l'obtention de telles informations, et le peu de données reçues, ont nécessité un investissement supplémentaire de ma part pour mener des recherches indépendantes visant à combler ces manques. De plus, le manque de données sur les temps de ralentissement des pales et le faible nombre d'échantillons de pales (deux seulement), restreint *de facto* la robustesse des résultats de l'étude présentée dans la deuxième partie du **Chapitre I**, et réduit la précision de l'estimation des temps de ralentissement et de la vitesse résiduelle atteinte par les pales dans l'application *Eoldist* (Annexe I).

Deuxièmement, il est important d'identifier les espèces affectées par les collisions et quantifier l'impact de ces collisions. Les études de suivi de mortalité sont essentielles pour identifier les facteurs à l'origine des collisions, mais aussi pour évaluer l'efficacité des systèmes de réduction mis en place. Cependant le manque de standardisation dans les suivis des mortalités au niveau des centrales éoliennes représente un défi majeur. Ces suivis ne sont pas systématiques, et lorsqu'ils sont effectués, les protocoles mal standardisés ne permettent souvent pas d'estimer la mortalité réelle (Bernardino et al., 2012 ; Smallwood, 2007). De plus, la variabilité des protocoles de suivi utilisés rend difficile la comparaison des résultats entre les

sites et la mise en place de stratégies de gestion cohérentes. Ce manque de robustesse dans les données sur les mortalités réelles au niveau des centrales éoliennes m'a notamment empêché de confronter nos résultats à des données réelles, et d'évaluer la relation entre diverses capacités visuelles des oiseaux et leur sensibilité aux collisions. En évaluant de telles relations nous aurions pu étendre nos résultats à d'autres espèces victimes de collisions, non étudiées dans les chapitres de ce manuscrit. Des protocoles adéquats de suivi de mortalité permettant d'estimer la mortalité réelle ont pourtant été proposés (*e.g.* Smallwood, 2007), mais ils sont trop peu appliqués, et les informations récoltées sont rarement mises en commun. Par exemple, en France, la loi pour la reconquête de la biodiversité du 8 Août 2016 (en application depuis le 1^{er} Juin 2018) a rendu obligatoire le dépôt de données brutes de biodiversité pour les porteurs de projet (L.411-1A du Code de l'environnement ; <https://depot-legal-biodiversite.naturefrance.fr/>). Pourtant, les premiers dépôts sur les suivis des centrales éoliennes datent de 2022 et la plupart des données disponibles ont été enregistrées en 2023. Les chiffres de mortalités réelles accessibles sont par conséquent rares et avec de grandes marges d'erreurs. La centralisation et le partage de ces données sur les collisions aviaires favoriserait pourtant la collaboration entre les parties prenantes (gestionnaires des centrales éoliennes, États, biologistes, bureaux d'études, etc.). Ce genre de collaboration (telle que celle entreprise via le programme MAPE) est essentielle pour déterminer et appliquer des solutions de réduction de mortalité, mais aussi pour adopter une approche coordonnée dans la gestion des collisions aviaires (May et al., 2017 ; Akerboom et al., 2021).

Troisièmement, hormis ces obstacles, plusieurs questions non résolues ont limité la portée des études présentées dans ce manuscrit et ralentissent le développement de solutions efficaces à la réduction de la mortalité aviaire au niveau des centrales éoliennes. *Les ADS sont-ils efficaces pour réduire les mortalités aviaires ?* À ma connaissance, il existe une seule étude sur le sujet, avec un seul type d'ADS, sur un site aux États-Unis d'Amérique (McClure et al., 2022), dont les conclusions sont elles-mêmes contestées par des statisticiens (Huso et Dalthorp, 2023). Bien qu'essentielle, cette étude américaine n'est pas généralisable à l'ensemble des centrales éoliennes (diversité des espèces aviaires présentes sur les sites, de la composition paysagère, etc.). L'incertitude concernant l'efficacité des ADS a restreint la mise en perspective des résultats obtenus dans les **Chapitres II et III** avec les situations et comportements aviaires *in natura*. Si les ADS s'avèrent peu efficaces, *est-il envisageable, en matière d'ingénierie, d'obtenir un arrêt rapide, complet, et répété des turbines lorsqu'un oiseau est détecté comme approchant du rotor ?* Enfin, *les acteurs de la filière éolienne sont-ils prêts à consentir les*

ressources nécessaires à l'optimisation de l'efficacité des ADS pour réduire les mortalités aviaires, sachant que les ADS limitent de facto la production d'énergie ? Les riverains sont-ils prêts à avoir des éoliennes peintes en noir et blanc, visibles à grande distance, dans leur environnement ? Finalement, est-il envisageable de sacrifier une partie de la production d'énergie éolienne et augmenter la visibilité des mâts et des pales pour limiter les mortalités aviaires ? Ces interrogations soulèvent des enjeux importants, tant sur le plan environnemental et énergétique, que sociétal.

III. Réduire les mortalités aviaires au niveau des centrales éoliennes : un objectif utopique ?

Ma thèse de doctorat faisant partie du programme MAPE, j'ai pu avoir une expérience enrichissante en dehors du cadre strict de la recherche académique. J'ai ainsi pris conscience de l'importance de réunir chercheurs et acteurs impliqués sur le terrain, et dans les politiques publiques, pour ce type de problématique. Cela m'a amené à me questionner sur l'application concrète des études que j'ai menées, conférant une dimension sociétale à mon sujet de recherche. Bien que l'objectif soit de réduire la mortalité aviaire au niveau des centrales éoliennes, les intérêts de chaque acteur étant différents, les ajustements nécessaires à moyen et longs termes pour préserver au mieux la faune aviaire n'étaient pas toujours unanimement acceptés. Or, il est crucial de prendre en compte ces considérations pour aborder de manière réaliste le dilemme « énergie verte *versus* biodiversité » (revu par Voigt et al., 2019).

Les études menées jusqu'à présent sur l'effet des activités et structures anthropiques sur la biodiversité montrent qu'un évitement total des mortalités est utopique, d'où la mise en place de la séquence ERC dans de nombreux pays (politiques de « *no net loss* », revu par Bull et Strange, 2018). Pourtant, la plupart des lois exigent ce « *no net loss* » pour les espèces menacées (*e.g.* Endangered Species Act, Migratory Bird Treaty Act, Convention de Bonn, etc.). Il y a donc une inadéquation fondamentale entre la loi et la réalité.

Au niveau sociétal, la question de la mortalité aviaire au niveau des centrales éoliennes divise. La mort d'un seul individu d'une espèce menacée n'est souvent pas acceptable pour les associations de défense de la nature, et constitue un délit condamnable aux yeux de la loi sur la protection de la nature. Cependant, pour la plupart des acteurs de la filière industrielle éolienne, une mort est négligeable face à l'importance du développement de l'énergie éolienne pour pallier la crise climatique (Voigt et al., 2019). Pour les personnes devant partager leur territoire

et leur cadre de vie avec de futures centrales éoliennes, la menace des éoliennes sur la biodiversité constitue un argument supplémentaire pour lutter contre la construction des centrales, s'additionnant à la baisse de la valeur du foncier et à l'impact de ces structures sur le bien-être (*i.e.* bruit, vibration, pollution visuelle ; Devlin, 2005 ; Petrova, 2013 ; Peri et al., 2020). C'est pourquoi il est important d'engager des discussions ouvertes sur les priorités collectives avant d'envisager la mise en place de solutions de réduction de la mortalité aviaire au niveau des centrales éoliennes, risquant d'alimenter le conflit déjà existant.

Pour passer du stade de la volonté de réduction de la mortalité à celui de la mise en œuvre effective, il est essentiel de mettre en place des stratégies adaptées, basées sur des connaissances scientifiques solides et impliquant une collaboration étroite entre les acteurs de la filière éolienne. En franchissant ces étapes, il sera progressivement possible de traduire la volonté de réduction de la mortalité aviaire en actions concrètes, afin d'atteindre cet objectif de préservation de la faune aviaire au niveau des centrales éoliennes, tout en permettant le développement de l'éolien.

ABRÉVIATIONS

ADS : Système de Détection-réaction Automatisé

AL : Longueur Axiale de l'œil

CD : Diamètre de la Cornée

CEBC : Centre d'Études Biologiques de Chizé

CEFE : Centre d'Écologie Fonctionnelle et Évolutive

CFF : Fréquence Critique de Fusion

CNRTL : Centre National de Ressources Textuelles et Lexicales

CSF : Fonction de Sensibilité aux Contrastes

ERC : Éviter, Réduire, Compenser

GWEC : Global Wind Energy Council

ICPE : Installations Classées pour la Protection de l'Environnement

MAPE : Mortalité Aviaire dans les Parcs Éoliens

MSH SUD : Maison des Sciences de l'Homme SUD

OCR : Réflexe Optocolique

OKR : Réflexe Optocinétique

OMR : Réflexe Optomoteur

PERG : Pattern-électrorétinographie

SF : Fréquence spatiale

SME : Effet du Stimulus de Mouvement

UICN : Union Internationale pour la Conservation de la Nature

UV : Ultra-Violets

LISTE DES PUBLICATIONS

Publications sur la perception visuelle des éoliennes par les oiseaux

Blary, C.L.M., Duriez, O., Bonadonna, F., Mitkus, M., Caro, S.P., Besnard, A. et Potier, S. Weak contrast sensitivity in birds: a common attribute shared by many phylogenetic orders. Article soumis pour publication à la revue *Journal of Experimental Biology*.

Blary, C.L.M., Bonadonna, F., Dussauze, E., Potier, S., Besnard, A. et Duriez, O. (2023). Detection of wind turbines rotary motion by birds: a matter of speed and contrast. *Conserv. sci. pract.* e13022. <https://doi.org/10.1111/csp2.13022>

Blary, C., Potier, S., Duriez, O., Besnard, A. et Bonadonna, F. Flight decisions of homing pigeons in front of wind turbines: the role of blade rotation frequency. Article prêt à être soumis à *Journal of Experimental Biology*.

Fluhr, J., Blary, C.L.M., Chambert, T., Besnard, A. et Duriez, O. Eoldist, a web application for estimating minimal detection distances to prevent bird collisions on wind turbines. Article prêt à être soumis à la revue *Wind Energy*.

Autres publications

Blary, C., Kerbiriou, C., Le Viol, I. et Barré, K. (2021). Assessing the importance of field margins for bat species and communities in intensive agricultural landscapes. *Agric. Ecosyst. Environ.* 319, 107494. <https://doi.org/10.1016/j.agee.2021.107494>

Serres, J.R., Morice, A.H., Blary, C., Miot, R., Montagne, G. et Ruffier, F. (2022). Floor and ceiling mirror configurations to study altitude control in honeybees. *Biol. Lett.* 18(3), 20210534. <https://doi.org/10.1098/rsbl.2021.0534>

LISTE DES COMMUNICATIONS

Le projet de thèse et les résultats des études menées ont été présentés à plusieurs reprises entre Octobre 2020 et Septembre 2023 auprès des acteurs du programme MAPE à l'occasion de copils ou de comités techniques.

L'étude de la sensibilité aux contrastes des oiseaux a été présentée au cours du séminaire Éolien et Biodiversité 2021 à Paris en Novembre 2021, lors des journées des doctorants de l'ADEME en Mars 2022, à l'occasion des 6^{èmes} conférences sur l'énergie éolienne et les impacts sur la faune sauvage (Conference on Wind energy and Wildlife impacts, CWW) organisées aux Pays-Bas en Avril 2022, ainsi qu'au congrès ornithologique international (International Ornithological Congress, IOC) en Août 2022. L'étude sur la détection de la rotation des éoliennes par les oiseaux a été présentée via un poster à l'occasion du 14^{ème} congrès de l'Union Européenne des Ornithologues (European Ornithologists' Union Congress, EOU) en Suède en Août 2023.

L'importance de la collaboration des parcs zoologiques avec le programme MAPE pour les études menées dans le cadre de cette thèse et les résultats sur l'étude de la sensibilité aux contrastes des oiseaux a fait l'objet d'un court article rédigé par Simon Potier dans l'édition de Février 2022 du journal « La licorne » de l'Association Française des Parcs Zoologiques (AFDPZ). Les résultats des études menées dans le cadre de cette thèse de doctorat ont aussi été présentés par Simon Potier à l'occasion des réunions annuelles des voleries, en 2021 à la volerie Les géants du ciel – Vol en Scène (86 300, Chauvigny ; résultats du **Chapitre I**), en Septembre 2022 à la volerie Les aigles du Léman (74 140, Sciez ; **Chapitre II**), et en Septembre 2023 au Zoo de la Flèche (72 200, La flèche ; **Chapitre III**).

RÉFÉRENCES

Adelson, E. H. et Movshon, J. A. (1982). Phenomenal coherence of moving visual patterns. *Nature*, 300(5892), 523-525. <https://doi.org/10.1038/300523a0>

Agudelo, M.S., Mabee, T.J., Palmer, R. et Anderson, R. (2021). Post-construction bird and bat fatality monitoring studies at wind energy projects in Latin America: A summary and review. *Heliyon*, 7(6), e07251. <https://doi.org/10.1016/j.heliyon.2021.e07251>

Akerboom, S., Backes, C.W., Anker, H.T., McGillifray, D., Schoukens, H., Köck, W., Auer, J., Bovet, J., Cavallin, E. et Mathews, F. (2018). Renewable energy projects and species protection: A comparison into the application of the EU species protection regulation with respect to renewable energy projects in the Netherlands, United Kingdom, Belgium, Denmark and Germany. Utrecht University Repository.

Akerboom, S., Backes, C., Buij, R. et Lagerveld, S. (2021). Wind energy development and protection of vulnerable species: An interdisciplinary study of ecological effects and legal instruments in the Netherlands. SSRN. <https://doi.org/10.2139/ssrn.3839332>

Alphan, H. (2021). Modelling potential visibility of wind turbines: A geospatial approach for planning and impact mitigation. *Renew. Sust. Energ. Rev.*, 152, 111675. <https://doi.org/10.1016/j.rser.2021.111675>

Anker, H.T., Olsen, B.E. et Rønne, A. (2009). Wind energy and the law: A comparative analysis. *JERL*, 27(2), 145-178. <https://doi.org/10.1080/02646811.2009.11435211>

Arnett, E.B., Huso, M.M., Schirmacher, M.R. et Hayes, J.P. (2010). Altering turbine speed reduces bat mortality at wind-energy facilities. *Front. Ecol. Environ.*, 9(4), 209-214. <https://doi.org/10.1890/100103>

Balmori-de la Puente, A. et Balmori, A. (2023). Flight type and seasonal movements are important predictors for avian collisions in wind farms. *Birds*, 4(1), 85-100. <https://doi.org/10.3390/birds4010007>

Balotari-Chiebao, F., Santangeli, A., Piirainen, S. et Byholm, P. (2023). Wind energy expansion and birds: Identifying priority areas for impact avoidance at a national level. *Biol. Conserv.*, 277, 109851. <https://doi.org/10.1016/j.biocon.2022.109851>

Barclay, R.M., Baerwald, E.F. et Gruver, J.C. (2007). Variation in bat and bird fatalities at wind energy facilities: Assessing the effects of rotor size and tower height. *Can. J. Zool.*, 85(3), 381-387. <https://doi.org/10.1139/Z07-011>

Barclay, R.M., Harder, L.D., Kunz, T.H. et Fenton, M.B. (2003). Life histories of bats: life in the slow lane. *Bat ecology*. University of Chicago Press, Chicago, 209-253.

Barraza, J.F. et Grzywacz, N.M. (2002). Measurement of angular velocity in the perception of rotation. *Vis. Res.*, 42(21), 2457-2462. [https://doi.org/10.1016/S0042-6989\(02\)00259-6](https://doi.org/10.1016/S0042-6989(02)00259-6)

Bernardino, J., Bispo, R., Costa, H. et Mascarenhas, M. (2012). Estimating bird and bat fatality at wind farms: A practical overview of estimators, their assumptions and limitations. *N. Z. J. Zool.*, 40(1), 63-74. <https://doi.org/10.1080/03014223.2012.758155>

Bevanger, K., Berntsen, F., Clausen, S., Dahl, E.L., Flagstad, Ø., Follestad, A., Halley, D., Hanssen, F., Johnsen, L., Kvaløy, P. et Lund-Hoel, P. (2010). Pre- and post-construction studies of conflicts between birds and wind turbines in coastal Norway (BirdWind). NINA Report, 620.

Bilotta, J. et Powers, M.K. (1991). Spatial contrast sensitivity of goldfish: mean luminance, temporal frequency and a new psychophysical technique. *Vis. Res.*, 31, 577-585. [https://doi.org/10.1016/0042-6989\(91\)90108-H](https://doi.org/10.1016/0042-6989(91)90108-H)

Bischof, W.E., Reid, S.L., Wylie, D.R. et Spetch, M.L. (1999). Perception of coherent motion in random dot displays by pigeons and humans. *Percept. psychophys.*, 61(6), 1089-1101. <https://doi.org/10.3758/BF03207616>

Bisti, S. et Maffei, L. (1974). Behavioural contrast sensitivity of the cat in various visual meridians. *J. Physiol.*, 241, 201-210. <https://doi.org/10.1113/jphysiol.1974.sp010649>

Blair, C.D., Goold, J., Killebrew, K. et Caplovitz, G.P. (2014). Form features provide a cue to the angular velocity of rotating objects. *JEPHPP*, 40(1), 116. <https://doi.org/10.1037/a0033055>

Blakemore, M. R. et Snowden, R. J. (1999). The effect of contrast upon perceived speed: A general phenomenon? *Perception*, 28(1), 33-48. <https://doi.org/10.1068/p2722>

Boström, J.E., Dimitrova, M., Canton, C., Håstad, O., Qvarnström, A. et Ödeen, A. (2016). Ultra-rapid vision in birds. *PLoS One*, 11(3), 0151099. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0151099>

Bright, J., Langston, R., Bullman, R., Evans, R., Gardner, S. et Pearce-Higgins, J. (2008). Map of bird sensitivities to wind farms in Scotland: A tool to aid planning and conservation. *Biol. Conserv.*, 141(9), 2342-2356. <https://doi.org/10.1016/j.biocon.2008.06.029>

Bull, J.W. et Strange, N. (2018). The global extent of biodiversity offset implementation under no net loss policies. *Nat. Sustain.*, 1(12), 790-798. <https://doi.org/10.1038/s41893-018-0176-z>

Burr, D.C. et Ross, J. (1982). Contrast sensitivity at high velocities. *Vis. Res.*, 22(4), 479-484. [https://doi.org/10.1016/0042-6989\(82\)90196-1](https://doi.org/10.1016/0042-6989(82)90196-1)

California Energy Commission and California Department of Fish and Game (2007). California guidelines for reducing impacts to birds and bats from wind energy development. Committee final draft report. California Energy Commission and California Department of Fish and Game, CEC-700-2007-008-CTF.

Campbell, F.W. et Maffei, L. (1970). Electrophysiological evidence for the existence of orientation and size detectors in the human visual system. *J. Physiol.*, 207, 635-652. <https://doi.org/10.1113/jphysiol.1970.sp009085>

Campbell, F.W. et Maffei, L. (1979). Stopped visual motion. *Nature*, 278(5700), 192-192. <https://doi.org/10.1038/278192a0>

Campbell, F.W. et Maffei, L. (1981). The influence of spatial frequency and contrast on the perception of moving patterns. *Vis. Res.*, 21, 713-721. [https://doi.org/10.1016/0042-6989\(81\)90080-8](https://doi.org/10.1016/0042-6989(81)90080-8)

Caplovitz, G.P. et Tse, P.U. (2007). Rotating dotted ellipses: Motion perception driven by grouped figural rather than local dot motion signals. *Vis. Res.*, 47(15), 1979-1991. <https://doi.org/10.1016/j.visres.2006.12.022>

Caro, T., Rowe, Z., Berger, J., Wholey, P. et Dobson, A. (2022). An inconvenient misconception: Climate change is not the principal driver of biodiversity loss. *Conserv. Lett.*, 15, e12868. <https://doi.org/10.1111/conl.12868>

Carrete, M., Sánchez-Zapata, J.A., Benítez, J.R., Lobón, M. et Donázar, J.A. (2009). Large scale risk-assessment of wind-farms on population viability of a globally endangered long-lived raptor. *Biol. Conserv.*, 142(12), 2954-2961. <https://doi.org/10.1016/j.biocon.2009.07.027>

Cohen, R.L. (1965). Adaptation effects and after effects of moving patterns viewed in the periphery of the visual field. *Scand. J. Psychol.*, 6(2), 257-264. <https://doi.org/10.1111/j.1467-9450.1965.tb01043.x>

Coimbra, J.P., Collin, S.P. et Hart, N.S. (2015). Variations in retinal photoreceptor topography and the organization of the rod-free zone reflect behavioral diversity in Australian passerines. *J. Comp. Neurol.*, 523(7), 1073-1094. <https://doi.org/10.1002/cne.23718>

Cole, S. (2011). "How much is enough?" Determining adequate levels of environmental compensation for wind power impacts using equivalency analysis: An illustrative & hypothetical case study of sea eagle impacts at the Smøla wind farm, Norway. SSRN. <http://dx.doi.org/10.2139/ssrn.1775906>

Cook, R.G., Beale, K. et Koban, A. (2011). Velocity-based motion categorization by pigeons. *J. Exp. Psychol. Anim. Behav. Process.*, 37(2), 175. <https://doi.org/10.1037/a0022105>

Crawford, R.H. (2009). Life cycle energy and greenhouse emissions analysis of wind turbines and the effect of size on energy yield. *Renew. Sust. Energ. Rev.*, 13(9), 2653-2660. <https://doi.org/10.1016/j.rser.2009.07.008>

Crozier, W.J. et Wolf, E. (1940). The simplex flicker threshold contour for the zebra finch. *J. Gen. Physiol.*, 24(5), 625-633. <https://doi.org/10.1085/jgp.24.5.625>

Currie, D.J. (2018). Where Newton might have taken ecology. *Glob. Ecol. Biogeogr.*, 28(1), 18-27. <https://doi.org/10.1111/geb.12842>

Daniel, T.A. et Katz, J.S. (2016). A negative stimulus movement effect in pigeons. *Behav. Processes*, 130, 11-18. <https://doi.org/10.1016/j.beproc.2016.04.020>

De Valois, R.L., Morgan, H. et Snodderly, D.M. (1974). Psychophysical studies of monkey Vision-III. Spatial luminance contrast sensitivity tests of macaque and human observers. *Vis. Res.*, 14, 75-81. [https://doi.org/10.1016/0042-6989\(74\)90118-7](https://doi.org/10.1016/0042-6989(74)90118-7)

Devlin, E. (2005). Factors affecting public acceptance of wind turbines in Sweden. *Wind. Eng.*, 29(6), 503-511. <https://doi.org/10.1260/030952405776234580>

- Donner, K.O. (1951). The visual acuity of some passerine birds. *Acta Zool. Fenn.*, 66.
- Drewitt, A.L. et Langston, R.H. (2008). Collision effects of wind-power generators and other obstacles on birds. *Ann. N. Y. Acad. Sci.*, 1134(1), 233-266. <https://doi.org/10.1196/annals.1439.015>
- Drewitt, A.L. et Langston, R.H.W. (2006). Assessing the impacts of wind farms on birds. *Ibis*, 148, 29-42. <https://doi.org/10.1111/j.1474-919X.2006.00516.x>
- Duriez, O., Pilard, P., Saulnier, N., Boudarel, P. et Besnard, A. (2022). Windfarm collisions in medium-sized raptors: Even increasing populations can suffer strong demographic impacts. *Anim. Conserv.*, 26, 264-275. <https://doi.org/10.1111/acv.12818>
- Enevoldsen, P. et Xydis, G. (2019). Examining the trends of 35 years growth of key wind turbine components. *Energy Sustain. Dev.*, 50, 18-26. <https://doi.org/10.1016/j.esd.2019.02.003>
- Fan, Z. et Zhu, C. (2019). The optimization and the application for the wind turbine power-wind speed curve. *Renew. Energy*, 140, 52-61. <https://doi.org/10.1016/j.renene.2019.03.051>
- Farell, B. (1999). Color and luminance in the perception of 1- and 2-dimensional motion. *Vis. Res.*, 39(16), 2633-2647. [https://doi.org/10.1016/S0042-6989\(99\)00039-5](https://doi.org/10.1016/S0042-6989(99)00039-5)
- Ferrer, M., Alloing, A., Baumbush, R. et Morandini, V. (2022). Significant decline of Griffon Vulture collision mortality in wind farms during 13-year of a selective turbine stopping protocol. *GECCO*, 38, e02203. <https://doi.org/10.1016/j.gecco.2022.e02203>
- Frost, B.J. (2010). A taxonomy of different forms of visual motion detection and their underlying neural mechanisms. *Brain Behav. Evol.*, 75(3), 218-235. <https://doi.org/10.1159/000314284>
- Gaffney, M.F. et Hodos, W. (2003). The visual acuity and refractive state of the American kestrel (*Falco sparverius*). *Vis. Res.*, 43(19), 2053-2059. [https://doi.org/10.1016/S0042-6989\(03\)00304-3](https://doi.org/10.1016/S0042-6989(03)00304-3)
- Gartman, V., Bulling, L., Dahmen, M., Geißler, G. et Köppel, J. (2016). Mitigation measures for wildlife in wind energy development, consolidating the state of knowledge - Part 1: Planning and siting, construction. *J. Environ. Assess. Policy Manag.*, 18(03), 1650013. <https://doi.org/10.1142/S1464333216500137>

Ghim, M.M. et Hodos, W. (2006). Spatial contrast sensitivity of birds. *J. Comp. Physiol. A.*, 192, 523-534. <https://doi.org/10.1007/s00359-005-0090-5>

Gradolewski, D., Dziak, D., Martynow, M., Kaniecki, D., Szurlej-Kielanska, A., Jaworski, A. et Kulesza, W.J. (2021). Comprehensive bird preservation at wind farms. *Sensors*, 21(1), 267. <https://doi.org/10.3390/s21010267>

Haller, N.K., Lind, O., Steinlechner, S. et Kelber, A. (2014). Stimulus motion improves spatial contrast sensitivity in budgerigars (*Melopsittacus undulatus*). *Vis. Res.*, 102, 19-25. <https://doi.org/10.1016/j.visres.2014.07.007>

Harmening, W.M., Nikolay, P., Orłowski, J. et Wagner, H. (2009). Spatial contrast sensitivity and grating acuity of barn owls. *Vis. Res.*, 9, 13-13. <https://doi.org/10.1167/9.7.13>

Hart, N.S. (2001). The visual ecology of avian photoreceptors. *Prog. Retin. Eye Res.*, 20(5), 675-703. [https://doi.org/10.1016/S1350-9462\(01\)00009-X](https://doi.org/10.1016/S1350-9462(01)00009-X)

Hart, N.S. et Vorobyev, M. (2005). Modelling oil droplet absorption spectra and spectral sensitivities of bird cone photoreceptors. *J. Comp. Physiol. A*, 191(4), 381-392. <https://doi.org/10.1007/s00359-004-0595-3>

Hayes, M.A., Hooton, L.A., Gilland, K.L., Grandgent, C., Smith, R.L., Lindsay, S.R., Collins, J.D., Schumacher, S.M., Rabie, P.A., Gruver, J.C. et Goodrich-Mahoney, J. (2019). A smart curtailment approach for reducing bat fatalities and curtailment time at wind energy facilities. *Ecol. Appl.*, 29(4), e01881. <https://doi.org/10.1002/eap.1881>

Hirsch, J. (1982). Falcon visual sensitivity to grating contrast. *Nature*, 300(5887), 57-58. <https://doi.org/10.1038/300057a0>

Hodos, W. (2002). Minimization of motion smear: Reducing avian collision with wind turbines. NREL, SR-500-33249.

Hodos, W., Ghim, M.M., Potocki, A., Fields, J.N. et Storm, T. (2002). Contrast sensitivity in pigeons: A comparison of behavioral and pattern ERG methods. *Doc. Ophthalmol.*, 104(1), 107-118. <https://doi.org/10.1023/A:1014427615636>

Hood, B.M., Santos, L. et Fieselmann, S. (2000). Two-year-olds' naïve predictions for horizontal trajectories. *Dev. Sci.*, 3(3), 328-332. <https://doi.org/10.1111/1467-7687.00127>

Hsieh, P.J. et Tse, P.U. (2007). Grouping inhibits motion fading by giving rise to virtual trackable features. *J. Exp. Psychol. Hum. Percept. Perform.*, 33(1), 57–63. <https://doi.org/10.1037/0096-1523.33.1.57>

Huso, M. et Dalthorp, D. (2023). Reanalysis indicates little evidence of reduction in eagle mortality rate by automated curtailment of wind turbines. *J. Appl. Ecol.*, 1365-2664.14196. <https://doi.org/10.1111/1365-2664.14196>

Jacobs, G.H., Blakeslee, B., McCourt, M.E. et Tootell, R.B.H. (1980). Visual sensitivity of ground squirrels to spatial and temporal luminance variations. *J. Comp. Physiol. A.*, 136, 291-299. <https://doi.org/10.1007/BF00657349>

Jacobs, G.H., Birch, D.G. et Blakeslee, B. (1982). Visual acuity and spatial contrast sensitivity in tree squirrels. *Behav. Processes*, 7, 367-375. [https://doi.org/10.1016/0376-6357\(82\)90008-0](https://doi.org/10.1016/0376-6357(82)90008-0)

Jacobs, G.H. (1977). Visual capacities of the owl monkey (*Aotus trivirgatus*) - II. Spatial contrast sensitivity. *Vis. Res.*, 17, 821-825. [https://doi.org/10.1016/0042-6989\(77\)90125-0](https://doi.org/10.1016/0042-6989(77)90125-0)

Jarvis, J.R., Abeyesinghe, S.M., McMahon, C.E. et Wathes, C.M. (2009). Measuring and modelling the spatial contrast sensitivity of the chicken (*Gallus g. domesticus*). *Vis. Res.*, 49, 1448-1454. <https://doi.org/10.1016/j.visres.2009.02.019>

Jetz, W., Thomas, G.H., Joy, J.B., Hartmann, K. et Mooers, A.O. (2012). The global diversity of birds in space and time. *Nature*, 491, 444-448. <https://doi.org/10.1038/nature11631>

Khalfallah, M.G. et Koliub, A.M. (2007). Suggestions for improving wind turbines power curves. *Desalination*, 209, 221-229. <https://doi.org/10.1016/j.desal.2007.04.031>

Krauskopf, J. et Mollon, J.D. (1971). The independence of the temporal integration properties of individual chromatic mechanisms in the human eye. *J. Physiol.*, 219(3), 611-623. <https://doi.org/10.1113/jphysiol.1971.sp009680>

Kretschmer, F., Tariq, M., Chatila, W., Wu, B. et Badea, T.C. (2017). Comparison of optomotor and optokinetic reflexes in mice. *J. Neurophysiol.*, 118, 300-316. <https://doi.org/10.1152/jn.00055.2017>

Kitano, M. et Shiraki, S. (2013). Estimation of bird fatalities at wind farms with complex topography and vegetation in Hokkaido, Japan. *Wildl. Soc. Bull.*, 37(1), 41-48. <https://doi.org/10.1002/wsb.255>

Knudsen, E.I. (2020). Evolution of neural processing for visual perception in vertebrates. *J. Comp. Neurol.*, 528(17), 2888-2901. <https://doi.org/10.1002/cne.24871>

Koban, A. et Cook, R. (2009). Rotational object discrimination by pigeons. *J. Exp. Psychol. Anim. Behav. Process.*, 35(2), 250. <https://doi.org/10.1037/a0013874>

Kohler, P.J., Caplovitz, G.P., Hsieh, P.J., Sun, J. et Tse, P.U. (2010). Motion fading is driven by perceived, not actual angular velocity. *Vis. Res.*, 50(11), 1086-1094. <https://doi.org/10.1016/j.visres.2010.03.023>

Krone, O., Berger, A. et Schulte, R. (2008). Recording movement and activity pattern of a White-tailed Sea Eagle (*Haliaeetus albicilla*) by a GPS datalogger. *J. Ornithol.*, 150, 273-280. <https://doi.org/10.1007/s10336-008-0347-1>

Lafitte, A., Sordello, R., Legrand, M., Nicolas, V., Obein, G. et Reyjol, Y. (2022). A flashing light may not be that flashy: A systematic review on critical fusion frequencies. *PLoS One*, 17(12), e0279718. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0279718>

Land, M.F. (1999). Motion and vision: Why animals move their eyes. *J. Comp. Physiol. A*, 185, 341-352. <https://doi.org/10.1007/s003590050393>

Land, M.F. et Nilsson, D.E. (2012). *Animal eyes*. OUP Oxford.

Langston, A., Casagrande, V.A. et Fox, R. (1986). Spatial resolution of the galago. *Vis. Res.*, 26, 791-796. [https://doi.org/10.1016/0042-6989\(86\)90094-5](https://doi.org/10.1016/0042-6989(86)90094-5)

Lazareva, O. F. et Share, R. (2017). Simultaneous discrimination of speed is more difficult than simultaneous discrimination of size for both pigeons and people. *Anim. Behav. Cognit.*, 4(3), 252-266. <https://doi.org/10.26451/abc.04.03.05.2017>

Lee, J.Y., Holden, L.A. et Djamgoz, M.B.A. (1997). Effects of ageing on spatial aspects of the pattern electroretinogram in male and female quail. *Vis. Res.*, 37, 505-514.

Lee, J. et Zhao, F. (2022). GWEC Global Wind Report 2022 Global Wind Energy Council: Brussels, Belgium.

Lichtenstein, M. (1963). Spatio-temporal factors in cessation of smooth apparent motion. *JOSA*, 53(2), 304-306.

Lind, O. et Kelber, A. (2011). The spatial tuning of achromatic and chromatic vision in budgerigars. *J. Vis.*, 11, 2-2. <https://doi.org/10.1167/11.7.2>

Lind, O., Chavez, J. et Kelber, A. (2014). The contribution of single and double cones to spectral sensitivity in budgerigars during changing light conditions. *J. Comp. Physiol. A*, 200, 197-207. <https://doi.org/10.1007/s00359-013-0878-7>

Lind, O., Sunesson, T., Mitkus, M. et Kelber, A. (2012). Luminance-dependence of spatial vision in budgerigars (*Melopsittacus undulatus*) and Bourke's parrots (*Neopsephotus bourkii*). *J. Comp. Physiol. A*, 198, 69-77. <https://doi.org/10.1007/s00359-011-0689-7>

Lisney, T.J., Ekesten, B., Tauson, R., Håstad, O. et Ödeen, A. (2012). Using electroretinograms to assess flicker fusion frequency in domestic hens *Gallus domesticus*. *Vis. Res.*, 62, 125-133. <https://doi.org/10.1016/j.visres.2012.04.002>

Lloyd, J.D., Butryn, R., Pearman-Gillman, S. et Allison, T.D. (2023). Seasonal patterns of bird and bat collision fatalities at wind turbines. *PLoS One*, 18(5), e0284778. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0284778>

Loss, S.R., Will, T. et Marra, P.P. (2013). Estimates of bird collision mortality at wind facilities in the contiguous United States. *Biol. Conserv.*, 168, 201-209. <https://doi.org/10.1016/j.biocon.2013.10.007>

Ludvigh, E.J. (1949). Visual acuity while one is viewing a moving object. *Arch. Ophthalmol.*, 42(1), 14-22. <https://doi.org/10.1001/archoph.1949.00900050017002>

Marques, A.T., Batalha, H. et Bernardino, J. (2021). Bird displacement by wind turbines: Assessing current knowledge and recommendations for future studies. *Birds*, 2(4), 460-475. <https://doi.org/10.3390/birds2040034>

Marques, A.T., Batalha, H., Rodrigues, S., Costa, H., Pereira, M.J.R., Fonseca, C., Mascarenhas, M. et Bernardino, J. (2014). Understanding bird collisions at wind farms: An updated review on the causes and possible mitigation strategies. *Biol. Conserv.*, 179, 40-52. <https://doi.org/10.1016/j.biocon.2014.08.017>

Martin, G.R. (2007). Visual fields and their functions in birds. *J. Ornithol.*, 148(2), 547-562. <https://doi.org/10.1007/s10336-007-0213-6>

Martin, G.R. (2017). *The sensory ecology of birds*. Oxford University Press.

Martin, G.R. (2020). *Bird senses: How and what birds see, hear, smell, taste and feel*. Pelagic Publishing Ltd.

Martin, G.R. (2022). Vision-based design and deployment criteria for power line bird diverters. *Birds*, 3(4), 410-422. <https://doi.org/10.3390/birds3040028>

Martin, G.R. et Banks, A.N. (2023). Marine birds: Vision-based wind turbine collision mitigation. *GECCO*, e02386. <https://doi.org/10.1016/j.gecco.2023.e02386>

Martin, G.R. et Shaw, J.M. (2010). Bird collisions with power lines: Failing to see the way ahead? *Biol. Conserv.*, 143(11), 2695-2702. <https://doi.org/10.1016/j.biocon.2010.07.014>

Martin, G.R., Portugal, S.J. et Murn, C.P. (2012). Visual fields, foraging and collision vulnerability in *Gyps* vultures. *Ibis*, 154(3), 626-631. <https://doi.org/10.1111/j.1474-919X.2012.01227.x>

Martinoya, C. et Delius, J.D. (1990). Perception of rotating spiral patterns by pigeons. *Biol. Cybern.*, 63(2), 127-134. <https://doi.org/10.1007/BF00203035>

May, R., Gill, A.B., Köppel, J., Langston, R.H., Reichenbach, M., Scheidat, M., Smallwood, S., Voigt, C.C., Hüppop, O. et Portman, M. (2017). Future research directions to reconcile wind turbine-wildlife interactions. In: Köppel, J. (eds) *Wind Energy and Wildlife Interactions*. Springer, Cham. https://doi.org/10.1007/978-3-319-51272-3_15

May, R., Nygård, T., Falkdalen, U., Åström, J., Hamre, Ø. et Stokke, B.G. (2020). Paint it black: Efficacy of increased wind turbine rotor blade visibility to reduce avian fatalities. *Ecol. Evol.*, 10(16), 8927-8935. <https://doi.org/10.1002/ece3.6592>

Merigan, W.H. (1976). The contrast sensitivity of the squirrel monkey (*Saimiri sciureus*). *Vis. Res.*, 16, 375-379. [https://doi.org/10.1016/0042-6989\(76\)90199-1](https://doi.org/10.1016/0042-6989(76)90199-1)

McClure, C.J., Rolek, B.W., Dunn, L., McCabe, J.D., Martinson, L. et Katzner, T.E. (2022). Confirmation that eagle fatalities can be reduced by automated curtailment of wind turbines. *Ecol. solut. evid.*, 3(3), e12173. <https://doi.org/10.1002/2688-8319.12173>

McIsaac, H.P. (2001). Raptor acuity and wind turbine blade conspicuity. *PNAWPPM*, IV, 59-87.

Moore, B.A., Baumhardt, P., Doppler, M., Randolet, J., Blackwell, B.F., DeVault, T.L., Loew, E.R. et Fernández-Juricic, E. (2012). Oblique color vision in an open-habitat bird: Spectral sensitivity, photoreceptor distribution and behavioral implications. *J. Exp. Biol.*, 215(19), 3442-3452. <https://doi.org/10.1242/jeb.073957>

Müller-Steinhagen, H. et Nitsch, J. (2005). The contribution of renewable energies to a sustainable energy economy. *Process Saf. Environ. Prot.*, 83(4), 285-297. <https://doi.org/10.1205/psep.05084>

Murgatroyd, M., Bouten, W. et Amar, A. (2021). A predictive model for improving placement of wind turbines to minimise collision risk potential for a large soaring raptor. *J. Appl. Ecol.*, 58(4), 857-868. <https://doi.org/10.1111/1365-2664.13799>

Nahmad-Rohen, L. et Vorobyev, M. (2020). Spatial contrast sensitivity to polarization and luminance in octopus. *Front. Physiol.*, 11, 379. <https://doi.org/10.3389/fphys.2020.00379>

Northmore, D.P.M., Oh, D.J. et Celenza, M.A. (2007). Acuity and contrast sensitivity of the bluegill sunfish and how they change during optic nerve regeneration. *Vis. Neurosci.*, 24, 319-331. <https://doi.org/10.1017/S0952523807070307>

Northmore, D.P.M. et Dvorak, C.A. (1979). Contrast sensitivity and acuity of the goldfish. *Vis. Res.*, 19, 255-261. [https://doi.org/10.1016/0042-6989\(79\)90171-8](https://doi.org/10.1016/0042-6989(79)90171-8)

Orlowski, J., Harmening, W. et Wagner, H. (2012). Night vision in barn owls: visual acuity and contrast sensitivity under dark adaptation. *J. Vis.*, 12(13), pp.4-4. <https://doi.org/10.1167/12.13.4>

O'Shea, R.P., Blackburn, S.G. et Ono, H. (1994). Contrast as a depth cue. *Vis. Res.*, 34, 1595-1604. [http://doi.org/10.1016/0042-6989\(94\)90116-3](http://doi.org/10.1016/0042-6989(94)90116-3)

Owens, D.A., Gu, J. et McNally, R.D. (2018). Perception of the speed of self-motion vs. object-motion: Another example of two modes of vision? *Conscious. Cogn.*, 64, 61-71. <https://doi.org/10.1016/j.concog.2018.07.006>

Owsley, C., Swain, T., Liu, R., McGwin, G., et Kwon, M.Y. (2020). Association of photopic and mesopic contrast sensitivity in older drivers with risk of motor vehicle collision using naturalistic driving data. *BMC Ophthal.*, 20(1), 1-8. <https://doi.org/10.1186/s12886-020-1331-7>

Päakkönen, A.K. et Morgan, M.J. (1994). Effects of motion on blur discrimination. *J. Opt. Soc. Am. A*, 11, 992. <https://doi.org/10.1364/JOSAA.11.000992>

Page, R.A. et ter Hofstede, H.M. (2021). Sensory and cognitive ecology of bats. *Annu. Rev. Ecol. Evol. Syst.*, 52, 541-562. <https://doi.org/10.1146/annurev-ecolsys-012921-052635>

Pedersen, E. et Larsman, P. (2008). The impact of visual factors on noise annoyance among people living in the vicinity of wind turbines. *J. Environ. Psychol.*, 28(4), 379-389. <https://doi.org/10.1016/j.jenvp.2008.02.009>

Peri, E., Becker, N. et Tal, A. (2020). What really undermines public acceptance of wind turbines? A choice experiment analysis in Israel. *Land Use Policy*, 99, 105113. <https://doi.org/10.1016/j.landusepol.2020.105113>

Petrova, M.A. (2013). NIMBYism revisited: Public acceptance of wind energy in the United States. *Wiley Interdiscip. Rev. Clim. Change*, 4(6), 575-601. <https://doi.org/10.1002/wcc.250>

Porté-Agel, F., Bastankhah, M. et Shamsoddin, S. (2019). Wind-turbine and wind-farm flows: A review. *Bound.-Layer Meteorol.*, 174(1), 1-59. <https://doi.org/10.1007/s10546-019-00473-0>

Potier, S., Bonadonna, F., Kelber, A., Martin, G.R., Isard, P.F., Dulaurent, T. et Duriez, O. (2016). Visual abilities in two raptors with different ecology. *J. Exp. Biol.*, 219, 2639-2649. <https://doi.org/10.1242/jeb.142083>

Potier, S., Duriez, O., Cunningham, G.B., Bonhomme, V., O'Rourke, C., Fernández-Juricic, E. et Bonadonna, F. (2018a). Visual field shape and foraging ecology in diurnal raptors. *J. Exp. Biol.*, 221, 177295. <https://doi.org/10.1242/jeb.177295>

Potier, S., Mitkus, M. et Kelber, A. (2018b). High resolution of colour vision, but low contrast sensitivity in a diurnal raptor. *Proc. Royal Soc. B*, 285, 20181036. <https://doi.org/10.1098/rspb.2018.1036>

Porciatti, V., Fontanesi, G. et Bagnoli, P. (1989). The electroretinogram of the little owl (*Athene noctula*). *Vis. Res.*, 23, 12, 1693-1698. [https://doi.org/10.1016/0042-6989\(89\)90151-X](https://doi.org/10.1016/0042-6989(89)90151-X)

Powlesland, R.G. (2009). Impacts of wind farms on birds: A review. *Sci. Conserv.*, 289.

Prinzinger, R. (1993). Life span in birds and the ageing theory of absolute metabolic scope. *Comp. Biochem. Physiol., Mol.*, 105(4), 609-615.

Reymond, L. (1987). Spatial visual acuity of the falcon, *Falco berigora*: A behavioural, optical and anatomical investigation. *Vis. Res.*, 27(10), 1859-1874. [https://doi.org/10.1016/0042-6989\(87\)90114-3](https://doi.org/10.1016/0042-6989(87)90114-3)

Reymond, L. et Wolfe, J. (1981). Behavioural determination of the contrast sensitivity function of the eagle *Aquila audax*. *Vis. Res.*, 21(2), 263-271. [https://doi.org/10.1016/0042-6989\(81\)90120-6](https://doi.org/10.1016/0042-6989(81)90120-6)

Richman, S.K., Barker, J.L., Baek, M., Papaj, D.R., Irwin, R.E. et Bronstein, J.L. (2021). The sensory and cognitive ecology of nectar robbing. *Front. Ecol. Evol.*, 9, 698137. <https://doi.org/10.3389/fevo.2021.698137>

Rubene, D., Håstad, O., Tauson, R., Wall, H. et Ödeen, A. (2010). The presence of UV wavelengths improves the temporal resolution of the avian visual system. *J. Exp. Biol.*, 213(19), 3357-3363. <https://doi.org/10.1242/jeb.042424>

Ryan, L.A., Hart, N.S., Collin, S.P. et Hemmi, J.M. (2016). Visual resolution and contrast sensitivity in two benthic sharks. *J. Exp. Biol.*, 219(24), 3971-3980. <https://doi.org/10.1242/jeb.132100>

Rydell, J., Bach, L., Dubourg-Savage, M.J., Green, M., Rodrigues, L. et Hedenström, A. (2010). Bat mortality at wind turbines in northwestern Europe *Acta. Chiropt.*, 12(2), 261-274. <https://doi.org/10.3161/150811010X537846>

Santon, M., Münch, T.A. et Michiels, N.K. (2019). The contrast sensitivity function of a small cryptobenthic marine fish. *J. Vis.*, 19, 1. <https://doi.org/10.1167/19.2.1>

Sarno, R.J. et Gubanich, A.A. (1995). Prey selection by wild American Kestrels: the influence of prey size and activity. *J. Raptor Res.*, 29(2), 123-126.

Schmid, K.L. et Wildsoet, C.F. (1998). Assessment of visual acuity and contrast sensitivity in the chick using an optokinetic nystagmus paradigm. *Vis. Res.*, 38, 2629-2634. [https://doi.org/10.1016/S0042-6989\(97\)00446-X](https://doi.org/10.1016/S0042-6989(97)00446-X)

Schubel, P.J. et Crossley, R.J. (2012). Wind turbine blade design review. *Wind. Eng.*, 36(4), 365-388. <https://doi.org/10.1260/0309-524X.36.4.365>

Shi, Q. et Stell, W.K. (2013). Die fledermaus: regarding optokinetic contrast sensitivity and light-adaptation, Chicks are Mice with wings. *PLoS one*, 8, e75375. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0075375>

Smallwood, K.S. (2007). Estimating wind turbine-caused bird mortality. *J. Wildl. Manage.*, 71(8), 2781-2791. <https://doi.org/10.2193/2007-006>

Smallwood, K.S. (2013). Comparing bird and bat fatality-rate estimates among North American wind-energy projects. *Wildl. Soc. Bull.*, 37(1), 19-33. <https://doi.org/10.1002/wsb.260>

Smallwood, K.S. et Bell, D.A. (2020). Effects of wind turbine curtailment on bird and bat fatalities. *J. Wildl. Manage.*, 84(4), 685-696. <https://doi.org/10.1002/jwmg.21844>

Smallwood, K.S. et Thelander, C. (2008). Bird mortality in the Altamont Pass wind resource area, California. *J. Wildl. Manage.*, 72(1), 215-223. <https://doi.org/10.2193/2007-032>

Smeraldo, S., Bosso, L., Fraissinet, M., Bordignon, L., Brunelli, M., Ancillotto, L. et Russo, D. (2020). Modelling risks posed by wind turbines and power lines to soaring birds: The black stork (*Ciconia nigra*) in Italy as a case study. *Biodivers. Conserv.*, 29(6), 1959-1976. <https://doi.org/10.1007/s10531-020-01961-3>

Stokke, B.G., Nygård, T., Falkdalen, U., Pedersen, H.C. et May, R. (2020). Effect of tower base painting on willow ptarmigan collision rates with wind turbines. *Ecol. Evol.*, 10(12), 5670-5679. <https://doi.org/10.1002/ece3.6307>

Tedore, C. et Nilsson, D.E. (2019). Avian UV vision enhances leaf surface contrasts in forest environments. *Nature*, 10(1), 238. <https://doi.org/10.1038/s41467-018-08142-5>

Thaxter, C.B., Buchanan, G.M., Carr, J., Butchart, S.H.M., Newbold, T., Green, R.E., Tobias, J.A., Foden, W.B., O'Brien, S. et Pearce-Higgins, J.W. (2017). Bird and bat species' global vulnerability to collision mortality at wind farms revealed through a trait-based assessment. *Proc. Royal Soc. B*, 284, 1862. <http://doi.org/10.1098/rspb.2017.0829>

Tomé, R., Canário, F., Leitão, A.H., Pires, N. et Repas, M. (2017). Radar assisted shutdown on demand ensures zero soaring bird mortality at a wind farm located in a migratory flyway. In: Köppel, J. (eds) *Wind Energy and Wildlife Interactions*. Springer, Cham. https://doi.org/10.1007/978-3-319-51272-3_7

Türke, W., Nalbach, H.O. et Kirschfeld, K. (1996). Visually elicited head rotation in Pigeons (*Columba livia*). *Vis. Res.*, 36, 3329-3337. [https://doi.org/10.1016/0042-6989\(96\)00042-9](https://doi.org/10.1016/0042-6989(96)00042-9)

Vaziri-Pashkam, M. et Cavanagh, P. (2008). Apparent speed increases at low luminance. *J. Vis.*, 8(16), 9-9. <https://doi.org/10.1167/8.16.9>

Verstraeten, W.W., Vermeulen, B., Stuckens, J., Lhermitte, S., Van der Zande, D., Van Ranst, M. et Coppin, P. (2010). Webcams for bird detection and monitoring: A demonstration study. *Sensors*, 10(4), 3480-3503. <https://doi.org/10.3390/s100403480>

Voigt, C.C., Kaiser, K., Look, S., Scharnweber, K. et Scholz, C. (2022). Wind turbines without curtailment produce large numbers of bat fatalities throughout their lifetime: A call against ignorance and neglect. *GECCO*, e02149. <https://doi.org/10.1016/j.gecco.2022.e02149>

Voigt, C.C. et Kingston, T. (2016). Bats in the Anthropocene: conservation of bats in a changing world. Springer Nature. <https://doi.org/10.1007/978-3-319-25220-9>

Voigt, C.C., Straka, T.M. et Fritze, M. (2019). Producing wind energy at the cost of biodiversity: A stakeholder view on a green-green dilemma. *J. Renew. Sustain. Energy*, 11(6). <https://doi.org/10.1063/1.5118784>

Von Uexküll, J. et Kriszat, G. (1934). Streifzüge durch die Umwelten von Tieren und Menschen. Ein Bilderbuch unsichtbarer Welten. Verständliche Wissenschaft, vol. 21. Berlin: Verlag von Julius Springer.

Wagner, H., Pappé, I. et Nalbach, H.O. (2021). Optocollic responses in adult barn owls (*Tyto furcata*). *J. Comp. Physiol. A*, 208, 239-25. <https://doi.org/10.1007/s00359-021-01524-z>

Wang, S. et Wang, S. (2015). Impacts of wind energy on environment: A review. *Renew. Sust. Energ. Rev.*, 49, 437-443. <https://doi.org/10.1016/j.rser.2015.04.137>

Washburn, D.A. (1993). The stimulus movement effect: Allocation of attention or artifact? *J. Exp. Psychol. Anim. Behav. Process.*, 19(4), 380. <https://doi.org/10.1037/0097-7403.19.4.380>

Washburn, D.A. et Putney, R.T. (1998). Stimulus movement and the intensity of attention. *Psychol. Rec.*, 48(4), 555-570. <https://doi.org/10.1007/BF03395289>

Weis, T. et Maissan, J. (2003). The effects of black blades on surface temperatures for wind turbines. Communication orale, Yukon International Wind Conference : cold climate opportunities. Canada.

Wiser, R., Bolinger, M., Hoen, B., Millstein, D., Rand, J., Barbose, G., Darghouth, N., Gorman, W., Jeong, S. et Paulos, B. (2022). Land-based wind market report: 2022 edition. LBNL, Berkeley, CA, USA.

Wróżyński, R., Sojka, M. et Pyszny, K. (2016). The application of GIS and 3D graphic software to visual impact assessment of wind turbines. *Renew. Energy*, 96, 625-635. <https://doi.org/10.1016/j.renene.2016.05.016>

Zimmerling, J.R. et Francis, C.M. (2016). Bat mortality due to wind turbines in Canada. *J. Wildl. Manag.*, 80(8), 1360-1369. <https://doi.org/10.1002/jwmg.21128>

Zimmerling, J., Pomeroy, A., d'Entremont, M. et Francis, C. (2013). Canadian estimate of bird mortality due to collisions and direct habitat loss associated with wind turbine developments. *Avian Conserv. Ecol.*, 8(2). <http://dx.doi.org/10.5751/ACE-00609-080210>

ANNEXES

Annexe I. Article prêt à la soumission sur l'application internet *Éoldist* (en anglais)

***Eoldist*, a web application for estimating cautionary detection distances by automatic detection systems to mitigate bird collisions on wind turbines**

Short running title: *Eoldist*, a web app to estimate bird cautionary detection distances

Julie Fluhr¹, Olivier Duriez¹, Constance Blary^{1,2}, Thierry Chambert¹ and Aurélien Besnard³

¹ CEFE, Univ Montpellier, CNRS, EPHE, IRD, Montpellier, France

² Agence de l'environnement et de la Maîtrise de l'Énergie, Angers, France

³ CEFE, Univ Montpellier, CNRS, EPHE PSL University, IRD, Montpellier, France

Abstract

The installation of automated detection systems (ADS) on operating wind farms is a mitigation measure that has been growing in popularity among wind farm operators to comply with regulatory requirements aiming at reducing bird collisions. The effectiveness of ADS depends on a combination of parameters including the detection distance of the bird, its flight speed and the delay of the chosen action (here rotor shutdown). We created a R-shiny web application, *Eoldist*, to report cautionary detection distances required by ADS to prevent bird collisions, using bird flight speed, and turbine shutdown delay as input parameters. We compiled a database of flight speed distribution of 161 Western Palearctic birds, obtained by a review of scientific literature and completed by analysis of unpublished GPS-tracking datasets. To estimate turbine shutdown delay, we performed 137 field trials of experimental shutdown at seven windfarms. Duration to reach shutdown threshold speeds of respectively 3 and 2 rotations per minute (rpm) lasted 32.2 and 38.8 s on average, and strongly depended on initial wind speed, blade length and type of machine. To obtain cautionary detection distance with *Eoldist*, the user selects a species from the database, features of the wind turbines and a threshold of shutdown rotation speed (3 or 2 rpm). *Eoldist* then calculates the duration to reach the shutdown threshold selected, and a distribution curve for the cautionary distance of detection needed for an efficient shutdown to prevent collision. We show examples of cautionary detection distances required for several species to demonstrate the sensitivity of key input parameters. *Eoldist* is freely available and will allow the wind energy industry, ADS suppliers and environmental authorities to define requirements for bird detection by ADS that are compatible with the biology of the species whose collisions are to be avoided.

Keywords: bird flight speed, automatic detection system, shutdown on demand, reduction of mortality

1. Introduction

The energetic transition requires the development of renewable energies such as solar and wind power (Teske, 2019) . However, the development of such infrastructures may have some negative impacts on biodiversity (Perrow, 2017). First, these infrastructures cause losses of natural habitats, due to the avoidance of these facilities by animals, frightened or disturbed (Marques et al., 2020, 2021). Second, flying animals such as birds and bats suffer collisions with wind turbine blades or towers (De Lucas et al., 2007; Köppel, 2017; Thaxter et al., 2017). These impacts may ultimately threaten the viability of affected populations (Duriez et al., 2023) and represent a growing concern with the sharp increase in the number of wind farms worldwide (Conkling et al., 2022; Katzner et al., 2019; Serrano et al., 2020). It is therefore crucial to find solutions to reduce these impacts to ensure a development of the wind industry, sustainable for biodiversity.

To reduce the risk of collision, wind farm operators can install automated detection systems (hereafter called ADS) deployed near or on the turbine masts. These ADS operate on the basis of remote detection and identification of 'bird-targets'. The detection of birds relies on several technologies including radars and optical (or sometimes thermal) cameras, possibly jointly used (McClure et al., 2018; Tomé et al., 2017). Once a target has been detected, identified and its trajectory been analysed by the ADS (Duerr et al., 2023; Niemi & Tantt, 2020), several types of actions can be triggered: scaring (usually using auditory stimuli) so that the individuals change their trajectories and move away from the turbines, slowing down/stopping the turbines to minimize the risk of collision, or doing nothing. Yet the efficiency of ADS to reduce collisions has rarely been scientifically investigated, a notable exception being an ADS in North America (McClure et al., 2021) whose conclusion remains debated (Huso & Dalthorp, 2023). At some wind farms, collisions still occur even after ADS had been installed on every turbine (e.g. Duriez et al., 2023; McClure et al., 2022). The reasons why ADS fail to prevent these collisions are not well known and probably multifactorial: technical failure of the ADS, problems of transmission of orders between ADS and the turbine, and problems of detection or classification by the ADS (itself related to bird species, the physical surrounding environment such as relief, vegetation, orientation of the sun, weather). However, in some situations occur where ADS simply cannot prevent collision because they do not trigger a reaction fast enough.

The effectiveness of the ADS is indeed inherently based on a combination of the bird's detection distance, its flight speed and trajectory, and the duration of the chosen action (scaring or turbine shutdown). Hereafter we will only focus on the action of turbine shutdown. Using a precautionary principle, we decided to work under the hypothesis of a bird flying in straight line towards the wind turbine (*i.e.* worst case scenario). Hence this cautionary detection distance D is provided by a simple equation (1)

$$\text{Equation 1 : } D = [T_{\text{shutdown}} * V_{\text{bird}}] + L_{\text{blade}}$$

Where D varies according to bird flight speed V_{bird} , blade length L_{blade} , (that defines radius of the sphere where collisions may occur, hence this radius must be added to the detection distance) and the total duration to shutdown T_{shutdown} (Raynal-Ehrke, 2019). The latter parameter is the sum of three components: time of ADS to detect and classify a bird target T_{decision} , the time to send the signal order of shutdown to the wind turbine automat (SCADA) T_{signal} , and the time to brake the turbines T_{brake} down to a speed that is no longer at risk for birds. For example, if a bird is detected at 200 m and is flying at $20 \text{ m}\cdot\text{s}^{-1}$, it will cover the distance to the turbine in 10 seconds if it follows a linear and direct trajectory to the turbine. If it is detected at 400 m, it will cover this distance in 20 seconds, thus doubling the reaction time available to slow down/stop the blades. On the other hand, if the blades deceleration time is 30 seconds, this bird would need to be detected at 600 m to act effectively. This means that there may be situations where the collision is unavoidable because (i) the bird species flies too fast and/or (ii) the turbine shutdown is too slow and/or (iii) the ADS is unable to detect birds at sufficient distance. It is thus of prime importance for stakeholders involved in the use of ADS to get accurate information about the distances at which birds have to be detected for triggering a reaction in time.

As evidenced by equation 1, the source of variability of D are related to T_{shutdown} and bird flight speed V_{bird} . Turbine T_{shutdown} has rarely been studied but we can hypothesize that it may depend on (i) the initial rotation speed (which depends on wind speed directly (in synchronous turbines) or indirectly (in asynchronous wind turbines), (ii) the blade length (with long blades having more inertia than short blades), and (iii) the pitch rate of the blade (that rotates the blades in opposite direction of wind, to provoke a braking effect).

On the contrary, bird flight speeds have been widely studied and are known to be affected by several sources of variations. They depend (1) on birds' morphology (including

wingspan, wing area, body mass, wing loading (i.e. the ratio between the latter two parameters), wing shape; (Alerstam et al., 2007; Norberg, 1995; C. J. Pennycuick, 2008), (2) on the type of flight (flapping, gliding, soaring, hovering, and their proportion which varies between species (Videler, 2005); (3) on environmental conditions, including wind speed and direction, altitude that affects air density (Liechti, 2006; Safi et al., 2013; Spear & Ainley, 1997); and (4) on the flight context, as the speed during local flights may be different from the speed in migratory flights since the bird's needs and motivation are different (Harel et al., 2016). We provide a short review of bird flight speeds in ESM01. Given the many factors influencing a bird's flight speed, there is great variability in flight speeds between species, between individuals within a species, and according to the seasonal context. Thus, it is very important to consider this range of possible flight speeds for a given species when studying the detection distance to reduce its risk of collision with turbines.

Here we developed a R-shiny web application *Eoldist* whose goal is to provide a reliable and objective assessment of the detection distances needed for ADS to react in time at a specific wind farm whose features of the turbines and the list of bird presents are already known. It aims a providing robust information for stakeholders to make relevant decisions. We focused the current work on onshore windfarms and thus on terrestrial bird species. We compiled a database of ranges of flight speed for 161 species (from all orders in the western Palearctic avifauna), starting from a literature search of published data, and complemented with new analyses from tracking data from partners, or computed theoretical flight speed derived from aerodynamical theory (C. J. Pennycuick, 2008). We also estimated duration of turbine shutdown T_{shutdown} by performing a series of field experiments at seven windfarms to identify the parameters driving shutdown duration, including blade length, type of machine (synchronous vs asynchronous) and wind speed. Finally, we used the application on virtual situations for a set of bird species to highlight the effect of several parameters on cautionary detection distance D .

2. Method

As explained in equation (1), to estimate the cautionary detection distance D , it is necessary to get an accurate distribution of bird flight speed V_{bird} , and an estimate of duration of turbine shutdown T_{shutdown} .

Bird flight speed (V_{bird})

Flight speed measurement methods

For our purpose of determining cautionary detection distances for birds approaching wind turbines, the reference point for estimating bird speed must be the turbine, i.e. its speed relative to a fixed point on the ground, hence « groundspeed ». However, many studies about bird flight (e.g. (Alerstam et al., 2007)) reported “airspeed” values, i.e. the relative airspeed is the speed at which the bird is moving through the air mass (also called "relative wind", with the bird in flight as the reference frame). Therefore, depending on the availability of bird speeds data for a given species, we used in priority groundspeeds values, and secondly airspeeds. Note that in the absence of wind, airspeed and groundspeeds are identical.

There are three main tools to estimate flight speed from tracked birds. Radar can be used to track bird movements day and night and it has mainly been used during migratory periods (Bruderer, 1999; Bruderer & Boldt, 2001; Nilsson et al., 2013). The ornithodolite combines binoculars with laser rangefinder, inclinometer and digital magnetic compass, and can record the positions of a bird in flight in a three-dimensional plane in real time (C. J. Pennycuick, 1982). This portable tool has been used to measure the flight speeds of birds in local and migratory flights (Hedenström & Åkesson, 2017; C. J. Pennycuick et al., 2013). Satellite telemetry consists in tagging birds with miniature GPS receivers, recording geographical position in three dimensions, as well as instantaneous flight speed relative to the ground (Bridge et al., 2011). Satellite telemetry allows recording bird flight behaviour independently of the observer's position, throughout the year, during local and migratory flights. Data collected by GPS telemetry, radar or ornithodolite were grouped under the category "Observed" speeds in the application.

Flight speeds can also be computed using aerodynamical theory using program Flight (C. J. Pennycuick, 2008), that can predict the different flight speeds of a species as a function of its mass, wingspan and wing area. For species that practice flapping flight, it is possible to predict the flight speed that allows the bird to expend the least energy per unit of time (V_{mp} or "minimal power speed") and the speed that allows it to obtain the best compromise between energy expenditure and distance travelled (V_{mr} or "maximum range speed"). For gliding species, it is also possible to predict the flight speed that minimizes the bird's loss of altitude per unit of distance travelled (V_{bg} or "best glide speed"). Gliding birds can also use an “optimal” speed

(V_{opt}) that maximizes cross-country speed by adjusting the gliding speed to the rate of ascent at the soaring phases (Horvitz et al., 2014; C. J. Pennycuick, 2008). During their local movements, birds generally fly at speeds close to or slightly above V_{mp} (V_{bg} for soaring-gliding species), while they generally choose V_{mr} (V_{opt} for soaring-gliding species) when they need to maximise their distance travelled during long migratory flights (C. Pennycuick, 2001; C. J. Pennycuick, 2008). Flight speed estimated using such aerodynamical program are hence referred as “theoretical” flight speeds in the *Eoldist* application.

Building flight speed database

We aimed at collecting flight speed values for at least one species for each of the 27 orders of birds present in Western Palearctic. As a first step, we used Web of Science and Google Scholar search engine with the following keywords: speed*, bird*, avian, flight. In a second step, we used Movebank database (<http://www.movebank.org>) to search for species missing after our literature review. We then asked data owners to share GPS tracking data for additional species or periods, whose flight speed had not been published. Regarding flight context, we defined “Migration” as medium to long distance movements including migratory flights and dispersal flights in juvenile individuals; and “Local” as short-distance movements such as foraging flights, transits between a feeding area and the colony, and courtship or hunting flights. We analysed tracking data by distinguishing contexts of migratory and local movement (see methods in ESM02). In a third step, for species where no data had been published or no GPS tracking data existed, we computed theoretical flight speed using program Flight (C. J. Pennycuick, 2008).

We aimed at recording instantaneous speed (i.e. measured directly by the GPS tag or radar at short time intervals of 1-3 seconds) and values of speed averaged between subsequent fixes (typically >1 min time-interval) were discarded because of possible bias (Safi et al., 2013). Average migration speeds, recorded at intervals generally of several minutes, hours or days, are unsuitable to describe the range of groundspeed required for this work (Tanferna et al., 2012).

Because flight speed can be highly variable (see ESM01), our goal was not to provide a single estimate of average flight speed, but rather provide a frequency distribution of flight speeds. For this purpose, we retrieved mean flight speed and their SD from the literature review or from our data analysis. Because theoretical calculations of flight speed are not associated

with a standard deviation, we simply applied a generic coefficient of variation (CV) that corresponded to the average CV estimated from species studied by GPS or radar.

Duration for turbine shutdown ($T_{shutdown}$)

To shut down a turbine, ADS triggers a spin of the blades to place them against the wind (pitch rate), inducing a smooth and slow brake. From equation 1, it was necessary to get estimates for duration of turbine shutdown $T_{shutdown}$, although such data were generally not available. Therefore, we performed specific experiments to measure those durations.

Field protocol

We designed a simple experimental protocol to be performed by wind farm operators in summer 2021. Experimenters recorded wind turbine intrinsic parameters and environmental parameters likely to affect $T_{shutdown}$.

Intrinsic parameters were blades length (L_{blade}), nacelle height and the type of turbine. Wind turbines are divided into two main types according to the architecture of their electrical generator: synchronous generator and asynchronous generator. The synchronous generator involves a direct mechanical drive between the hub of the turbine and the generator. The asynchronous generator requires operation at a rated speed of several hundred revolutions per minute, which implies the use of a gearbox between the rotor and the generator. Data about pitch rate were not known by operators, hence not recorded. The environmental parameters were the initial wind speed and direction.

Each volunteer operator had to record the initial wind speed and turbine rotation speed, then trigger a shutdown and record decelerating rotation speed, measured in rotation per minute (rpm) every second or every 5 seconds, during 90 seconds. We requested that each experiment should be performed 10 times for each possible turbine model and for three wind classes ($<10 \text{ m.s}^{-1}$, $[10; 20] \text{ m.s}^{-1}$ et $>20 \text{ m.s}^{-1}$).

Statistical analysis

We tested the hypothesis that the probability to shutdown (i.e. decelerate below a certain threshold) before 90s and $T_{shutdown}$ were likely to be influenced by the following variables: the type of turbine (synchronous or asynchronous), the height of the nacelle, the length of the blades, the initial wind speed (at the time of the shutdown) and the initial speed of rotation of

the rotor (measured in rpm: revolutions per minute). We performed analyses with uncorrelated variables only (ESM03).

In a first step, we modelled the probability that the residual rotor speed reached a given threshold between the initiation of the rotor stop command by the SCADA and the end of the test ($t = 90$ seconds) as a function of the explanatory variables selected from the correlation analysis. Two thresholds of residual rotor speed (3 and 2 rpm) were tested (arbitrarily but in coherence with discussions with wind farm operators and environmental authorities). The probability of the rotor speed reaching the set threshold was estimated from a generalized linear model (GLM) based on a binomial distribution of the data and a logit link. This probability was modelled as a function of different explanatory variables tested separately, but also in an additive manner. The objective was to identify which variable(s) influenced this probability of reaching a threshold rotation speed in less than 90 s, and, if applicable, what percentage of the variance of the data set they explained.

In a second step, we estimated the time needed for the rotor to reach the residual rotation threshold speed (conditional to the fact that this threshold had been reached during the 90s of the test) from a linear model (LM), based on a normal distribution of the data and an identity link. This duration was modelled as a function of different explanatory variables tested separately, but also additively and in interaction. The objective was to identify which variable(s) significantly influenced the rotor deceleration time $T_{shutdown}$ and if so, what percentage of the variance of the data set they explained.

A backward stepwise model selection, based on the Akaike criterion (AIC), allowed selecting the best model for each rotation speed threshold tested, in other words, to highlight the explanatory variable(s) that best described the variability of the data set. We used the best model to predict values and standard deviation of $T_{shutdown}$ according to the input explanatory variables.

Building of web application Eoldist

In order to get a cautionary distance, we assessed the detection distance for a bird that flies in straight line to the wind turbine to place ourselves in the worst-case scenario that requires the shortest reaction time to prevent any collision. The principle of the application is to estimate the cautionary distance of detection D using equation 1.

The application was organised in two sub-programs dedicated to the calculation of (1) the flight speed of the referenced bird species, and (2) the detection distances needed for that species according to different parameters related to the wind turbine. Graphically, the application was organized in two tabs, corresponding to each sub-program. Each tab was organised with a left panel where the user can choose the parameters from which will be calculated, and a right panel where results are represented graphically.

Integration of flight speed

The first left panel entitled "Enter Bird Data" allowed the user to select the bird species and flight context (migration or local flight) from the database of 161 species presented below, from which the mean (\pm SD) flight speed of the species will be displayed.

The top right panel displayed the probability distribution of flight speeds, i.e., the range of possible flight speeds of the species in the flight context chosen by the user. This distribution was built from the observed or theoretical average flight speed values (see above) of the species in the chosen flight context, and their standard deviation using a Normal distribution. When more than one type of data was available for a species, we used the "observed" speeds in priority, not the "theoretical" speeds. The type(s) of data used and the average speed (\pm standard deviation SD) of the species were displayed below the graph.

Integration of duration of turbine shutdown

Without any information about $T_{decision}$ and T_{signal} , and after discussions with ADS manufacturers and wind farm operators, we believe that the values for those parameters were generally extremely short. McClure et al. (2018) found a time of classification of 0.2 s for an ADS (identiflight©). Hence, we set $T_{decision}$ and T_{signal} at 1 second each, and thus $T_{shutdown} = T_{brake} + 2$.

Using the experimental data of duration for turbine shutdown $T_{shutdown}$, we built a second sub-program where the user can choose on the left panel the values of the parameters used to compute the average duration (\pm SD) of turbine shutdown $T_{shutdown}$ to reach a residual rotation threshold speed.

In the tab entitled "Enter wind turbine data", the user entered the values of the four parameters from which $T_{shutdown}$ was modelled (see results): (i) the type of machine (the user chose the type of turbine (synchronous or asynchronous)); (ii) Blade length (parameter used to

model both the turbine deceleration time, and also included in equation 1; based on the data collected in the field protocol for wind operators, the current range of possible values for blade lengths was between 35 m and 56 m for synchronous machines and between 40 m and 63 m for asynchronous machines); (iii) the mean initial wind speed (the user selected the average wind speed (5, 10 or 15 m.s⁻¹) from which the rotor deceleration time was modelled; see results); and (iv) the residual rotation speed threshold (rpm): the user chose the residual turbine speed threshold (1, 2 or 3 rpm) to calculate the time required to reach this threshold (i.e. rotor speed equal to or lower than this threshold speed), once the stop command was issued. Note that the formula for converting an angular velocity (N) expressed in revolutions per minute (rpm) into a linear velocity (V) at blades tip expressed in meters per second (m.s⁻¹) is the following: $V = \frac{2\pi * r}{60} * N$ with r, the blade length of the turbine.

The outputs of the second subprogram is the duration for turbine shutdown $T_{shutdown}$ (i.e. turbine deceleration time), in seconds.

Cautionary detection distance sub-program (D)

Using the parameters previously estimated (V_{bird} and $T_{shutdown}$), *Eoldist* then calculates on the right panel of the bottom tab, the cautionary detection distance D of the species. This distance is displayed graphically as the cumulative distance D of the species in the chosen flight context (local or migration) according to the percentage of detected flights of the species. This percentage of detected flights has to be defined by the user with the slider above the graph. The higher the percentage of detected flights, the better the range of possible flight speeds of the species will be considered (i.e. minimizing the right-tail of the frequency distribution of flight speed). The user could vary this percentage of detected flights in 5% step increments.

Examples of cautionary detection distances D

Effect of type of flight, turbine features, wind speed and stopping rotation speed

As a first example, we calculated D for a species highly impacted by collisions : the lesser kestrel (*Falco naumanni*) at a windfarm in southern France, where all turbines had been equipped with ADS, yet still regularly recording collisions (Duriez et al., 2023). The wind farm combined two brands of asynchronous machines: a first brand with a pole height of 56 m and blade length of 35 m and a second brand with a pole height of 78 m and blade length of 41 m.

We ran calculations for local flights and migratory flights, and with two thresholds of stopping rotation speed (3 and 2 rpm). All calculations were performed with initial wind speed of 10 m.s^{-1} , and with a flight detection threshold of 95%.

In a second example, we studied the effect of initial wind speed, blade length and type of machine on D . We used lesser kestrel in local flight and run calculations for three initial wind speeds (5, 10 and 15 m.s^{-1}) for synchronous machines of blade length varying between 35 and 50 m; and for asynchronous machines of blade length varying between 45 and 60 m.

Effect of flight detection threshold

In a third example, we studied the effect of the choice of percent of flights detected on D . We used two species of similar body mass (c. 10 kg) and similar average flight speed, the Bewick's swan (*Cygnus columbianus bewickii*) and the Griffon vulture (*Gyps fulvus*). Bewick's swans only use flapping flight, resulting in flight speed with small variance ($15.2 \pm 0.7 \text{ m.s}^{-1}$) while griffon vultures are specialist of soaring-gliding flight, resulting in large variance in flight speed ($15.3 \pm 5.3 \text{ m.s}^{-1}$). All calculations were computed for birds in local flights, with initial wind speed of 10 m.s^{-1} and for asynchronous machine of blade length of 45 m with rotation speed threshold of 3 rpm. We varied the threshold for percent of flight detected between 25% and 95%.

Effect of blade length and shutdown duration for a set protected species.

Finally, we illustrated the effect of two parameters (threshold of shutdown speed and $T_{shutdown}$) on D for 10 bird species with high conservation stakes in France or Europe (Birdlife International, 2022): Red-backed shrike *Lanius collurio*, Montagu's harrier *Circus pygargus*, Red kite *Milvus milvus*, Common swift *Apus apus*, Black stork *Ciconia nigra*, Little bustard *Tetrax tetrax*, White-tailed eagle *Haliaeetus albicilla*, griffon vulture *Gyps fulvus*, Common snipe *Gallinago gallinago* and Common eider *Somateria mollissima*. These species represented a large gradient of sizes and masses (from the Red-backed shrike weighing 30 g to the griffon vulture *Gyps fulvus* exceeding 10 kg) as well as a large gradient of flight types (from ducks and waders practicing only flapping flight to raptors, specialists of gliding flight) and of flight speeds (from the Montagu's harrier flying at an average of 6.4 m.s^{-1} to the Common eider *Somateria mollissima* at 18.5 m.s^{-1}). We performed calculations for these species with two wind turbine models (both asynchronous, with blade length of 45 m (typical of current turbines) and 63 m (largest blade length available, forecasted to be commonly used in the coming years for

repowering wind farms). We used two thresholds of stopping rotation speed: 3 rpm for the 45 m blades (corresponding to a linear speed of 51 km.h⁻¹ at blade tip), and 2 rpm for the 63 m blades (corresponding to a similar linear speed of 50 km.h⁻¹ at blade tip). All calculations were computed for birds in local flights, with initial wind speed of 10 m.s⁻¹. and a 95% threshold for percent of flight detected.

3. Results

Bird flight speeds

The literature search allowed the compilation of flight speed values for 140 species, estimated with radar (135 species), ornithodolite (32 species), satellite and GPS telemetry (5 species). These data were mostly recorded during migration (88% of studies). Using Movebank database, we collected data from 24 additional species. For 17 species (belonging to 15 families and 5 orders) where no data had been published or no GPS tracking existed, we computed theoretical flight speed using program Flight.

In total we built a database for 161 species, including distinction between migratory and local flights for 142 and 63 species respectively (ESM04). The flight groundspeeds in local flights ranged from 6.3 m.s⁻¹ ± 0.2 SD for Montagu's harrier *Circus pygargus* in local (hunting) flight, to 21.4 ± 2.4 SD m.s⁻¹ for Mallard *Anas platyrhynchos*. The flight groundspeeds in migratory flights ranged from 6.7 m.s⁻¹ ± 1.0 SD for both Eurasian siskin *Carduelis spinus* and Eurasian Jay *Garrulus glandarius*, to 22.1 ± 4 SD m.s⁻¹ for Common scotter *Melanita nigra*.

Duration of shutdown $T_{shutdown}$

Overall, 137 experimental shutdowns had been performed at seven wind farms. The analysis of correlations between the five potential explanatory variables (ESM04) resulted in the selection of three variables for modelling rotor shutdown probabilities and $T_{shutdown}$: blade length, initial wind speed, and machine type (synchronous "1" vs. asynchronous "0"). The other variables (hub height and initial turbine rotation speed) were too correlated with these three variables to be tested simultaneously in the models.

Probability of reaching a threshold residual rotation speed

We first analysed the probability that the residual rotor speed was ≤ 3 rpm at 90s. We tested a GLM including the three variables (machine type, blade length and initial wind speed) but this model did not converge, because only 12 tests out of 137 did not reach the 3-rpm threshold. We repeated the analysis with a threshold of 2 rpm for residual rotor speed. The best model included all three variables tested, namely machine type, blade length and initial wind speed in addition. This model explained 76% of the variance in the data set. The longer the blade length (Fig. 1A) and the lower the initial wind speed (Fig. 1B), the higher the probability that the residual rotor speed was ≤ 2 rpm. Note that all tests performed with asynchronous machines had reached this 2-rpm threshold, so these relationships were only valid for synchronous machines.

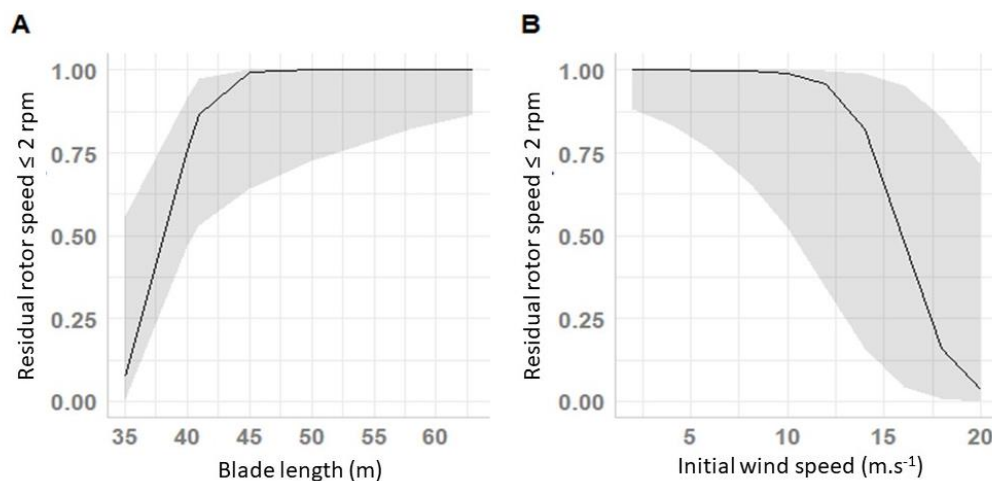


Figure 1. Probability to reach shutdown threshold speed. Probability that the residual rotor speed is ≤ 2 rpm during the 90-second test as a function of A) blade length, and B) initial wind speed for synchronous machines. The shaded area represents the 95% confidence intervals of the estimate.

Time required to reach the residual rotation speed threshold

For the turbines that reached the 3 or 2 rpm values before 90 s, once the shutdown command was initiated at the SCADA, it took an average of 32.2 ± 13.5 SD seconds [range 15-55 s] and 38.8 ± 14.5 SD seconds [range 15-65 s] for the residual rotor speed to reach 3 rpm and 2 rpm thresholds respectively. Modelling of the $T_{shutdown}$ for the 3 rpm and 2 rpm thresholds showed that machine type, blade length, initial wind speed, and the interaction of the latter two variables significantly affected the time required to reach these residual rotor speed thresholds. These variables explained 57% and 49% of the variance in the data set for the 3 rpm and 2 rpm thresholds, respectively.

The time for the rotor to decelerate and reach the 3 rpm and 2 rpm thresholds was longer when blade length was longer (Fig. 2A), and when wind speed was higher (Fig. 2B), and if the machine was an asynchronous type (Fig. 2C). The significant interaction between blade length and initial wind speed implied that for a given initial wind speed, the rotor decelerated differently depending on the turbine blade length. Indeed, in the presence of $2 \text{ m}\cdot\text{s}^{-1}$ wind, the longer the blade length, the shorter $T_{shutdown}$. In the presence of a $5 \text{ m}\cdot\text{s}^{-1}$ wind, $T_{shutdown}$ was identical whatever the blade length (and even increases slightly for the 2 rpm threshold). On the other hand, in the presence of wind between 10 and $20 \text{ m}\cdot\text{s}^{-1}$, the longer the blade length, the longer the time needed for the rotor to reach the residual rotation threshold speed.

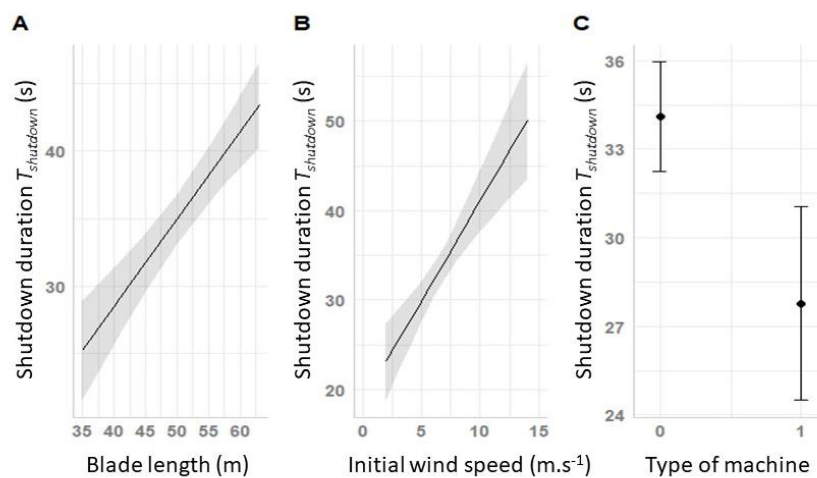


Figure 2. Shutdown duration $T_{shutdown}$ required for the residual rotor speed to be ≤ 3 rpm during the 90-second test as a function of A) blade length, B) initial wind speed, and C) turbine type (0 = asynchronous, 1 = synchronous). The shaded areas represent the 95% confidence intervals of the estimates. Because the model included an interaction, each variable that is not represented was set to its mean, and the machine type was asynchronous. The pattern was similar at rotation speed threshold of 2 rpm.

Examples of cautionary detection distances

Effect of type of flight, turbine features, wind speed and stopping rotation speed

For the first case study in lesser kestrel, $T_{shutdown}$ of asynchronous turbines of 35 m blade length varied between 18 and 23 s according to rotation speed threshold chosen (2 or 3 rpm) (table 1). Similarly, for asynchronous turbines of 41 m blade length, $T_{shutdown}$ was increased by 10 seconds. In a local flight context, D varied between 290-330 m for the 35 m blades and 435-485 m for the 41 m blades (table 1). In a migratory context, Lesser kestrels fly at speed 146% faster than in local flight, resulting in an increase in D of 135% for the 35 m blades and 137%

for the 41 m blades (table 1). A screen view of one calculation with *Eoldist* application is shown in figure 3.

Table 1. Effect of context of flight and blade length for detecting lesser kestrel. Estimates of cautionary detection distances for Lesser kestrels *Falco naumanni*, at a wind farm including two types of asynchronous turbines, in a context of local flight or migratory flight. Two thresholds of stopping rotation speed (3 and 2 rpm) were tested and result in different duration of shutdown and cautionary detection distances. All simulations were computed with initial wind speed of 10 m.s⁻¹, and with a flight detection threshold of 95%.

Flight context	Mean flight speed (m.s ⁻¹)	Blade length	Duration of shutdown (s) at 3 rpm	Duration of shutdown (s) at 2 rpm	Cautionary detection distance (m) at 3 rpm	Cautionary detection distance (m) at 2 rpm
Local	7.7 ± 1.8	35 m	18.9 ± 3.7	23.2 ± 4.4	290	330
		41 m	28.7 ± 2.7	33.2 ± 3.2	435	485
Migratory	11.3 ± 2.8	35 m	18.9 ± 3.7	23.2 ± 4.4	390	455
		41 m	28.7 ± 2.7	33.2 ± 3.2	595	670

Calculation of detection distances

Enter bird data

Select a species:

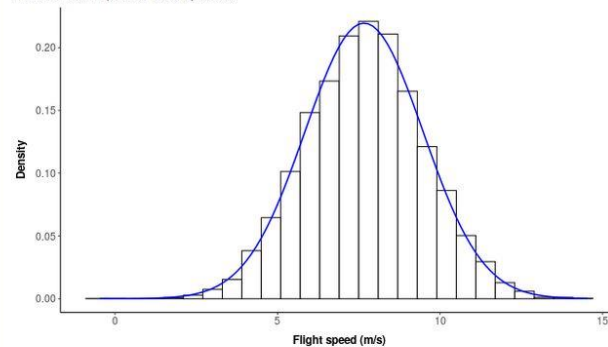
Falco naumanni (Lesser Kestrel)

Flight context ?

- Migration
- Local

Range of flight speeds of the species

Falco naumanni (Lesser Kestrel) , Local



Source of data:

GPS

Mean flight speed +/- Standard Deviation (m/s):

7.7 ± 1.8

Enter wind turbine data

Type of machine:

- Synchron
- Asynchrone

Blade length (m): ?

35

Mean wind speed (m/s) :

- 5
- 10
- 15

Rotation speed threshold chosen (rpm) :

3

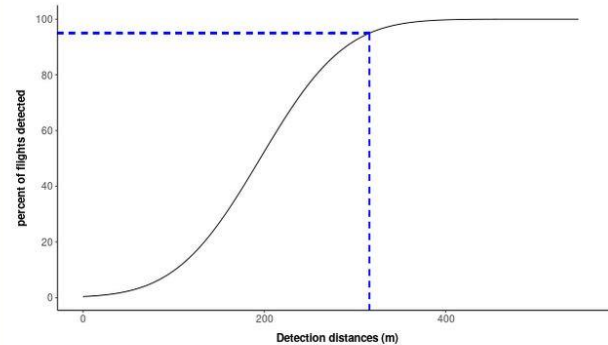
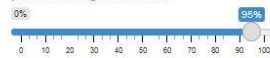
Duration for turbine shutdown (s) :

18.93 ± 3.73

Detection distance of the species

Falco naumanni (Lesser Kestrel) , Rotation speed threshold: 3 rpm

percent of flights detected



Minimum detection distance (m):

315

Figure 3. Screen shot of *Eoldist* application, parameterized for a Lesser kestrel *Falco naumanni*, in local flight, (first tab at the top) at a wind farm with asynchronous machines of 35 m blade length, with initial wind speed of 10 m.s⁻¹ and with rotation speed threshold of 3 rpm (second block at the bottom). The program first displays at the top-right panel a frequency distribution of flight (ground) speeds, calculated from GPS source data. Then at the bottom tab, the program shows the estimated duration for turbine shutdown and displays the cumulative cautionary detection distance curve. On the latter curve, a dotted line indicates the precise value of cautionary detection distance in relation to the percent of flights detected (here 95% of flights detected yield a cautionary distance of detection of 315 m).

We tested the effect of wind speed, type of machine, and blade length on D of lesser kestrels in local flight. At wind speed of 5 m.s^{-1} , $T_{shutdown}$ varied mostly according to the type of machine (longer with asynchronous machines than with synchronous ones) but not with blade length (slope close to zero). Therefore, D was not strongly affected by blade length but was c. 130% larger for asynchronous machines (fig 4). The effect of blade length was more pronounced at wind speeds of 10 m.s^{-1} (larger slope coefficients) (fig 4). The difference in machine type was minor ($<5\%$) at 10 m.s^{-1} , and was reversed at 15 m.s^{-1} (asynchronous machines became faster to shutdown at 15 m.s^{-1} , hence resulted in 10% decrease in D).

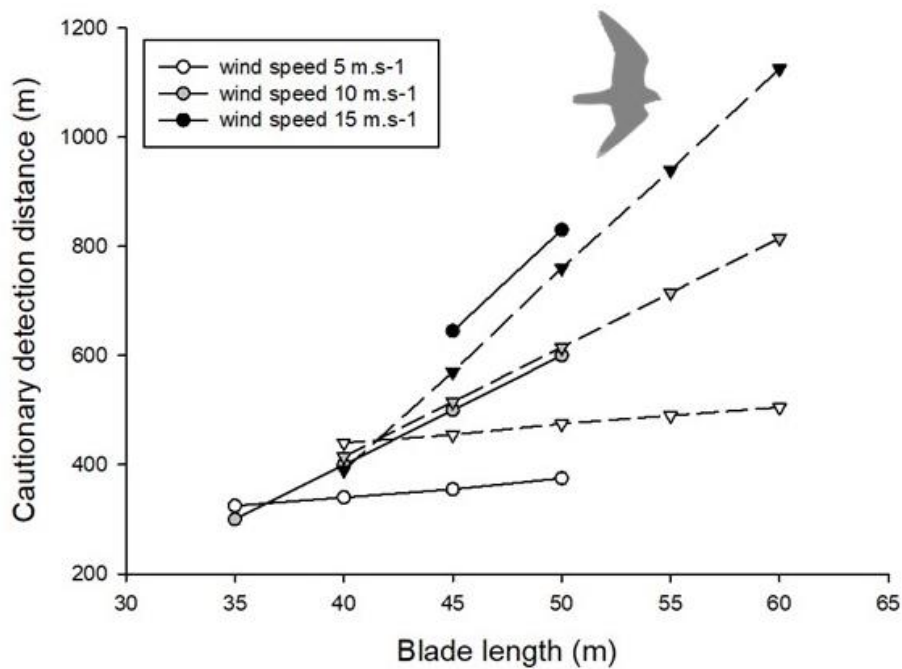


Figure 4. Effect of blade length, type of machine (synchronous in circles and asynchronous in triangles) and wind speed (5 m.s^{-1} ; 10 m.s^{-1} and 15 m.s^{-1}) on cautionary detection distance D of Lesser kestrel *Falco naumanni* in local flight. Simulations were performed with a threshold of 95% of flights detected and a rotation speed threshold of 3 rpm.

Effect of flight detection thresholds

When choosing a median threshold of flights detected (50%), estimates of D were similar at 610-615 m for both Bewick's swan and Griffon vulture (fig. 5). For the swan, where variance of flight speed was low, the range of D varied between 565 m and 725 m for respectively 25% and 95% of flights detected. For the vulture, where variance of flight speed was large, the range of D varied between 450 m and 1020 m for respectively 25% and 95% of flights detected.

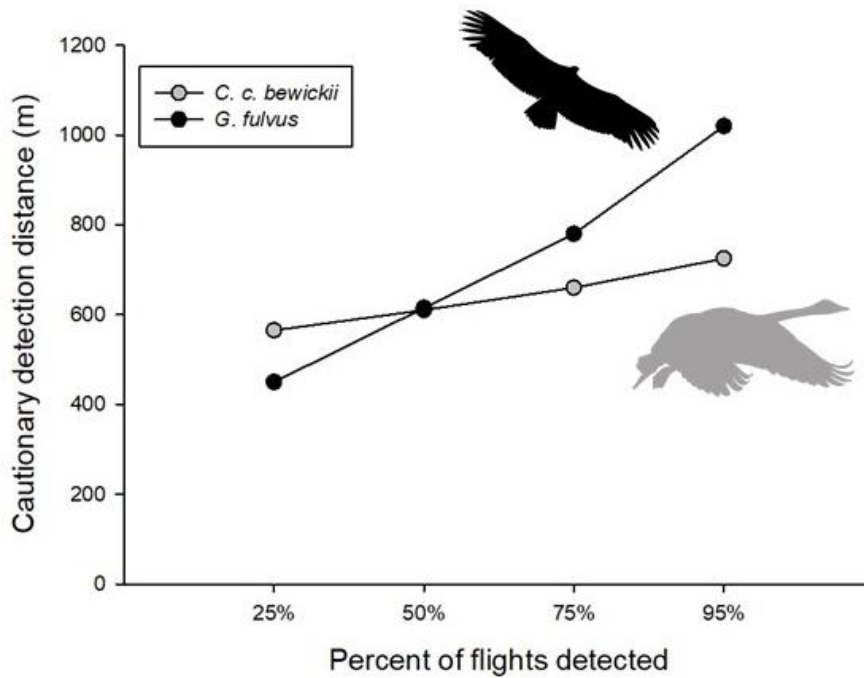


Figure 5. Effect of the percent of flights detected on cautionary detection distances for two species differing by the variance in flight speed: Bewick's Swan *Cygnus columbianus bewickii* (flight speed $15.2 \pm 0.7 \text{ m.s}^{-1}$) and griffon vulture *Gyps fulvus* (flight speed $15.3 \pm 5.3 \text{ m.s}^{-1}$). Simulations were performed with asynchronous turbines of 45 m blade length, with initial wind speed of 10 m.s^{-1} , and rotation speed threshold of 3 rpm, inducing a duration for turbine shutdown of $35.2 \pm 2.1 \text{ s}$.

Effect of duration of shutdown

The first set of calculations was for an asynchronous machine with a blade length of 45 m and an initial wind speed of 10 m.s^{-1} . With a rotation speed threshold of 3 rpm (corresponding to a linear speed at the blade tip of 51 km.h^{-1}), $T_{shutdown}$ would be $33.8 \pm 2.4 \text{ s}$. With a threshold of 95% of flights detected, D for these species would range from 370 m for Montagu's Harrier, to 1020 m for Griffon Vulture (Fig. 6).

Calculations for larger wind turbines (asynchronous machine, 63 m blade), applying a strong precautionary principle with a rotation speed threshold of 2 rpm (to stay within the limit of linear speed of blade tip corresponding to 50 km.h^{-1}), $T_{shutdown}$ would then approach $69.9 \pm 3.3 \text{ s}$. With a detection threshold of 95%, D were almost doubled for all species. Thus, to protect almost all flights of Montagu's Harrier and Griffon Vultures, they would have to be detected at 650 m and 1915 m respectively (Fig. 6).

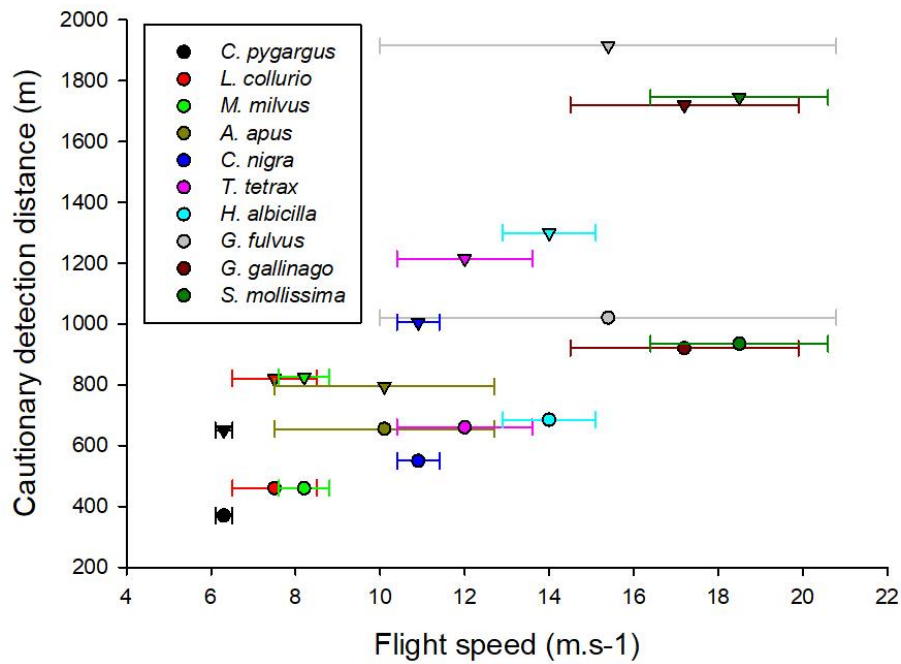


Figure 6. Effect of blade length on detection distances for 10 species. Cautionary detection distances D as a function of blade length for 10 species of conservation concern in Europe. Variations in mean flight speed affect the D with asynchronous turbines of 45 m blade length (circles) and 63 m blade length (triangles). All simulations were performed with initial wind speed of 10 m.s^{-1} , rotation speed threshold of 3 rpm and with flight detection threshold of 95%.

4. Discussion

Eoldist is a R-Shiny interactive dashboard that allows running calculations of cautionary detection distances D required to effectively shut down wind turbines to reduce collision risks. It is freely available online, both in English (https://shiny.cefe.cnrs.fr/en_Eoldist/) and in French (<https://shiny.cefe.cnrs.fr/Eoldist/>). It also includes a database of bird flight speed and a statistical model to predict turbine shutdown duration.

Bird flight speed

The user can choose among 161 bird species for which flight speeds had been recorded or estimated with aerodynamic and morphological models. The accompanying bird flight speed database is currently limited to Western Palearctic species, because the application was created as part of a large research program MAPE (<https://mape.cnrs.fr/>) funded by French administrations and wind farm companies operating in France. In the coming years, it is likely that more flight speed values will be published on European avifauna, thanks to the

miniaturization of GPS tags, allowing them to be deployed on smaller species. It would be possible to update this database by integrating flight speeds measured for birds from other continents.

Two important features of the database and the web application are the integration of frequency distribution of flight speeds and the flight context. As we reviewed the numerous intrinsic and external factors that can affect flight speed, we assumed that variation in flight speed for a given species is almost as important as its average speed. The aerodynamical theory demonstrated that birds can choose between a limited range of flight airspeeds to stay airborne (C. J. Pennycuick, 2008). In the context of collisions with anthropic static infrastructure, the important referential is not the air mass in which the bird moves, but the ground where the infrastructure is fixed, and the movements of air mass can contribute to increase or decrease flight speed relative to the ground and the infrastructure concerned (Safi et al., 2013). Thus, it is crucial that bird groundspeeds and their natural variations be published, and not only airspeed as was commonly done in large scale studies of bird flight aerodynamics (e.g. (Bruderer & Boldt, 2001; Nilsson et al., 2013).

The flight context can also induce differences in flight speed of birds. Previous studies already showed differences in flight speed between local flights and migratory flights (e.g. (Harel et al., 2016; Pinaud, 2008), and also between pre-nuptial and post-nuptial migrations (Alerstam, 1991; Nilsson et al., 2013). Whereas birds that use flapping flight have a limited range of flight speeds, species that use soaring-gliding flight can typically use slow speed when soaring and fast speeds when gliding (Horvitz et al., 2014; Williams et al., 2018). Consequently, the variance in flight speed is typically larger in soaring-gliding species than in flapping species. This in turn has consequences in the D when varying the percent of flights detected: for species with larger variance, the longer « upper-tail » of the distribution greatly increased D when applying precautionary principles by selecting 95% of flights detected (as in our example of Bewick's swan and griffon vulture reported in fig 5).

Shutdown duration experiments

To our knowledge wind turbine deceleration time triggered with an ADS had never been reported in the literature. We found only a few engineering papers describing emergency shutdown and their effects on blades and generator (Bachynski et al., 2013; Jiang et al., 2014).

Such emergency shutdown last between 5-15 seconds and can severally alter wind turbine structure. This explains why engineers are reluctant to apply regularly such strong and fast emergency shutdown to prevent bird collisions, but rather prefer smoother and slower shutdown by spinning the blades against the wind.

Therefore, we had to perform our own field experiments, with the help of volunteer wind farm operators. However, these experiments concerned mainly asynchronous machines. The asynchronous machines tested had longer blade lengths than the synchronous turbines tested, hence inducing a confounding factor in the analysis. It should also be noted that very few tests were performed in wind conditions $> 10 \text{ m.s}^{-1}$, and that these few tests were mostly performed on synchronous machines. The results of the following analyses should be interpreted with caution because of these imbalances in experimental results.

Turbine shutdown tests performed showed that overall synchronous wind turbines can be shut down 5 to 10 seconds faster than asynchronous wind turbines. The average $T_{shutdown}$ to reach the threshold values of 3 and 2 rpm were of 32 and 39 seconds respectively. However, these values depended on the length of the blades, the initial wind speed and especially on the interaction between these two variables. Our analyses showed, for example, that with winds of 10 m.s^{-1} and large blades, $T_{shutdown}$ could increase to values of 50 s, and even to almost 100 s for wind speeds of 15 m.s^{-1} . The pitch rate, i.e. the spinning speed that brings blades against the wind to decelerate the rotor, was certainly an important but missing factor to model $T_{shutdown}$, and its lack in the models could potentially explain the relatively large residual variance we get. Improving pitch rate to make blades spinning quicker could be a promising way to reduce $T_{shutdown}$ and improve the efficiency of bird collision mitigation.

In *Eoldist*, given the general lack of knowledge about $T_{shutdown}$, we decided to offer the user a solution for naively estimating turbine shutdown duration on the basis of wind and turbine characteristics. If a user has more precise knowledge of $T_{shutdown}$ at a particular wind farm, it is still possible to search for the combination of turbine and wind parameters that generates a time equivalent to that of the turbine of interest. In this way, *Eoldist* remains flexible and adaptable to a wide range of situations currently encountered in wind farms.

Concluding remarks

The user can modulate two important parameters in the *Eoldist* application. These two parameters can have a very significant effect on the results, and they depend more on societal and political decision than biological ones.

The first parameter is the wind turbine's residual speed, which is never equal to 0 rpm in case of bird mitigation shutdown, contrary to emergency shutdown. Wind turbine manufacturers generally consider a wind turbine to be at « shutdown » when it rotates at a residual speed < 2 or 3 rpm. However, the longer the blades, the greater the linear speed at the tip of the blade, and for a 60 m-long blade, the linear speed at the tip of the blade is still equal to 50 km.h^{-1} at a rotation speed of 2 rpm. The risk of collision therefore cannot be completely eliminated when wind turbines are considered as "stationary" according to the criteria currently in use. Our example with lesser kestrel (table 1) illustrated how applying a more restrictive threshold (2 rpm instead of 3 rpm) increases $T_{shutdown}$, and consequently increases D required.

The second parameter is a flight detection threshold, that the user can select between 5 and 95%. By choosing a threshold of 50%, *Eoldist* will estimate a D that should detect a bird and have enough time to shutdown the turbine in 50% of cases, based on the frequency distribution of bird flight speeds. But is such a threshold ethically tolerable for rare and protected species, since it implies that in 50% of cases, these birds will run a risk of collision? In environmental laws protecting species commonly in use in western countries, a single mortality is considered as illegal. Therefore, it would be logical to use a higher threshold (e.g. 95%), that will enable a more conservative D for a protected species to remain in accordance to the legislation of certain countries. Our example on swans and vultures illustrates how much D can increase when applying a precautionary principle using a threshold of 95% of flights detected. This effect was logically more pronounced for species with large variance in flight speed, that is typical of large soaring-gliding birds such as raptors and storks.

Finally, our field experiments revealed that $T_{shutdown}$ was highly correlated to blade length and initial wind speed. With the current trend of increase in blade length to achieve higher performance and energy output when repowering old wind farms or for future windfarms, we can hypothesize that $T_{shutdown}$ will also increase further, if future wind turbines are built under the same principles and materials. *Eoldist* allowed us to predict the effect of such an increase in blade length on D . In the example of Lesser kestrel (fig 4), we found that a

doubling of blade length induced an increase two- to three-fold in D , depending on initial wind speed. When comparing a set of 10 bird species of various sizes (fig 6), the same pattern hold true. By increasing blade length from 45 m to 63 m, $T_{shutdown}$ doubled, and consequently D increased by several hundred meters. For example, to protect almost all small-sized Montagu's harriers and large-sized griffon vultures, they would have to be detected at 650 m and 1915 m respectively with the 63 m blade turbines and at 370 m and 1020 m respectively for the 45 m blade turbines. This raises the question of the technical feasibility of detecting birds at such distances. Current technologies of ADS, mainly using optical cameras, can certainly detect these species at the distances D estimated for the 45m blades but probably not at D estimated for the 63m blades. In the only optic-based ADS scientifically assessed, the mean distance of detection of large eagles was 793 m ((2.5 and 97.5 percentiles = 269—1191 m) and other birds were detected at 383 m in average (McClure et al., 2018). For golden eagles *Aquila chrysaetos* in local flight for turbines corresponding to those described by McClure et al. (2018) ($L_{blade} = 50\text{m}$ and assuming asynchronous machines and wind speed of $10 \text{ m}\cdot\text{s}^{-1}$), *Eoldist* estimated D of 945 m at detection threshold of 95%, which is compatible with the values of detection reported above. Only ADS using radar may probably be able to detect smaller birds at distances $>1000\text{m}$ (Tomé et al., 2017).

Detecting birds at larger distances may certainly help reducing collision risk but at the expense of energy production. In *Eoldist*, we assumed precautionary principle where the focal bird followed a straight-line trajectory towards the wind turbine. We assumed no reaction from the bird during its trajectory to the turbine (e.g. no behavioural response from noise deterrent). However, increasing detection distance and triggering shutdown earlier may increase the likelihood that birds may change direction for any reason while the turbine is decelerating, hence making the shutdown useless, and therefore costly. Improving bird collision mitigation while maintaining high energy production without too frequent turbine shutdown will require to improve classification algorithms that would quickly and reliably identify trajectories at risk where shutdown is needed and those where no shutdown would be required.

Calculations performed with *Eoldist* show how much work remains to be done by the administrative authorities in charge of protecting biodiversity, and by the wind turbine industry as a whole, to define turbine shutdown speeds and detection thresholds that are compatible with the regulatory protection of birds, while remaining within limits that are technically achievable by ADS suppliers. The continuing increase in the size of wind turbines installed or planned

(both onshore and offshore) is likely to greatly increase the risk of collision if technical solutions are not found to (1) increase the detection distance of ADS or improve the algorithms to better predict trajectories at risk, and/or (2) improve braking to greatly reduce turbine shutdown duration. *Eoldist* can help stakeholders in deciding where local conditions of wind farms and/or focal species are met and thus where ADS would be recommended to efficiently reduce collisions and where local conditions would make the detection at reasonable distance problematic or unlikely to be achieved, hence resulting deploying ADS while being inherently inefficient to reduce collision risks.

Acknowledgement

We thank the MSH-SUD, as well as the funders and steering committee members of the MAPE project. A.B. and O.D. were funded by their salaries as French public servants. The post-doctoral contract of J. F. and T.C. and the doctoral internship of C. B. were funded through the MAPE project. The MAPE project was funded by the ADEME, OFB, DREAL Occitanie, LABEX CEMEB (University of Montpellier), FEE, SER, Region Occitanie, the French Ministry of Ecology (MTES/DGEC), as well as 25 wind power plant operators (the full list can be seen here: <https://mape.cnrs.fr/le-projet/financeurs/>). We are very grateful to the following people (ranked by alphabetic order) who kindly shared their unpublished GPS tracking data, in order to estimate the flight speed of birds in migratory or local flight contexts: Anny Anselin, Patrik Byholm , Nelleke Buitendijk, Jocelyn Champagnon, Mindaugas Dagys, Charlotte Francesiaz, Guilad Friedemann, Scott Jennings, Erick Kobierzycki, Petras Kurlavicius, Simon Lee, Santiago Mañosa Rifé, Alexandre Millon, Flavio Monti, Ran Nathan, Bart Nolet, Rascha Nuijten, Philippe Pilard, Cécile Ponchon, Alexandre Roulin, Carlos D. Santos, Kim Schalcher, Tonio Schaub, Almut Schlaich, Aurélie De Seynes, Geert Spanoghe, Orr Spiegel, Martin Wikelski, Ramunas Žydelis. We also thank Joaõ Guilherme-Lopes for sharing useful contacts.

References

- Alerstam, T. (1991). Bird flight and optimal migration. *Trends in Ecology and Evolution*, 6(7), 210–215.
- Alerstam, T., Rosén, M., Bäckman, J., Ericson, P. G. P., & Hellgren, O. (2007). Flight Speeds among Bird Species: Allometric and Phylogenetic Effects. *PLoS Biol*, 5(8), e197.
- Bachynski, E. E., Etemaddar, M., Kvittem, M. I., Luan, C., & Moan, T. (2013). Dynamic analysis of floating wind turbines during pitch actuator fault, grid loss, and shutdown. *Energy Procedia*, 35, 210–222.
- Barraquand, F., & Benhamou, S. (2008). Animal movements in heterogeneous landscapes: Identifying profitable places and homogeneous movement bouts. *Ecology*, 89, 3336–3348.
- Birdlife International. (2022). European Red List of Birds 2021. Publication Office of the European Union. doi:10.2779/959320
- Bowlin, M. S., & Wikelski, M. (2008). Pointed Wings, Low Wingloading and Calm Air Reduce Migratory Flight Costs in Songbirds. *PLOS One*, 3(5), e2154.
- Bridge, E. S., Thorup, K., Bowlin, M. S., Chilson, P. B., Diehl, R. H., Fléron, R. W., Hartl, P., Roland, K., Kelly, J. F., Robinson, W. D., & Wikelski, M. (2011). Technology on the Move: Recent and Forthcoming Innovations for Tracking Migratory Birds. *BioScience*, 61(9), 689–698. <https://doi.org/10.1525/bio.2011.61.9.7>
- Bruderer, B. (1999). Three decades of tracking radar studies on bird migration in Europe and the Middle East. 107–141.
- Bruderer, B., & Boldt, A. (2001). Flight characteristics of birds: I. radar measurements of speeds. *Ibis*, 143(2), 178–204. <https://doi.org/10.1111/j.1474-919X.2001.tb04475.x>
- Conkling, T. J., Vander Zanden, H. B., Allison, T. D., Diffendorfer, J. E., Dietsch, T. V., Duerr, A. E., Fesnock, A. L., Hernandez, R. R., Loss, S. R., Nelson, D. M., Sanzenbacher, P. M., Yee, J. L., & Katzner, T. E. (2022). Vulnerability of avian populations to renewable energy production. *Royal Society Open Science*, 9(3), 211558. <https://doi.org/10.1098/rsos.211558>

De Lucas, M., Janss, G. F. E., & Ferrer, M. (2007). Birds and wind farms; Risk assessment and mitigation. Quercus.

Dodge, S., Bohrer, G., Bildstein, K., Davidson, S. C., Weinzierl, R., Bechard, M. J., Barber, D., Kays, R., Brandes, D., Han, J., & Wikelski, M. (2014). Environmental drivers of variability in the movement ecology of turkey vultures (*Cathartes aura*) in North and South America. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London B: Biological Sciences*, 369(1643). <https://doi.org/10.1098/rstb.2013.0195>

Duerr, A. E., Miller, T. A., Lanzone, M., Brandes, D., Cooper, J., O'Malley, K., Maisonneuve, C., Tremblay, J. A., & Katzner, T. (2015). Flight response of slope-soaring birds to seasonal variation in thermal generation. *Functional Ecology*, 29, 779–790. <https://doi.org/10.1111/1365-2435.12381>

Duerr, A. E., Parsons, A. E., Nagy, L. R., Kuehn, M. J., & Bloom, P. H. (2023). Effectiveness of an artificial intelligence-based system to curtail wind turbines to reduce eagle collisions. *PLOS ONE*, 18(1), e0278754. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0278754>

Duriez, O., Pilard, P., Saulnier, N., Boudarel, P., & Besnard, A. (2023). Windfarm collisions in medium-sized raptors: Even increasing populations can suffer strong demographic impacts. *Animal Conservation*, 26(2), 264–275. <https://doi.org/10.1111/acv.12818>

Harel, R., Duriez, O., Spiegel, O., Fluhr, J., Horvitz, N., Getz, W. M., Bouten, W., Sarrazin, F., Hatzofe, O., & Nathan, R. (2016). Decision-making by a soaring bird: Time, energy and risk considerations at different spatio-temporal scales. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London B: Biological Sciences*, 371(1704), 20150397. <https://doi.org/10.1098/rstb.2015.0397>

Hawkes, L. A., Balachandran, S., Batbayar, N., Butler, P. J., Frappell, P. B., Milsom, W. K., Tseveenmyadag, N., Newman, S. H., Scott, G. R., Sathiyaselvam, P., Takekawa, J. Y., Wikelski, M., & Bishop, C. M. (2011). The trans-Himalayan flights of bar-headed geese (*Anser indicus*). *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 108(23), 9516–9519. <https://doi.org/10.1073/pnas.1017295108>

Hedenström, A. (2003). Twenty-three testable predictions about bird flight. In P. Berthold, E. Gwinner, & E. Sonnenschein (Eds.), *Avian Migration* (pp. 563–582). Springer.

Hedenström, A., & Åkesson, S. (2017). Adaptive airspeed adjustment and compensation for wind drift in the common swift: Differences between day and night. *Animal Behaviour*, 127, 117–123.

Hedenström, A., Alerstam, T., Green, M., & Gudmundsson, G. (2002). Adaptive variation of airspeed in relation to wind, altitude and climb rate by migrating birds in the Arctic. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 52(4), 308–317. <https://doi.org/10.1007/s00265-002-0504-0>

Horvitz, N., Sapir, N., Liechti, F., Avissar, R., Mahrer, I., & Nathan, R. (2014). The gliding speed of migrating birds: Slow and safe or fast and risky? *Ecology Letters*, 17(6), 670–679. <https://doi.org/10.1111/ele.12268>

Huso, M., & Dalthorp, D. (2023). Reanalysis indicates little evidence of reduction in eagle mortality rate by automated curtailment of wind turbines. *Journal of Applied Ecology*, 1365-2664.14196. <https://doi.org/10.1111/1365-2664.14196>

Jiang, Z., Karimirad, M., & Moan, T. (2014). Dynamic response analysis of wind turbines under blade pitch system fault, grid loss, and shutdown events. *Wind Energy*, 17(9), 1385–1409. <https://doi.org/10.1002/we.1639>

Katzner, T. E., Nelson, D. M., Diffendorfer, J. E., Duerr, A. E., Campbell, C. J., Leslie, D., Vander Zanden, H. B., Yee, J. L., Sur, M., & Huso, M. M. (2019). Wind energy: An ecological challenge. *Science (New York, NY)*, 366(6470), 1206–1207.

Klaassen, M., Kvist, A., & Lindstrom, A. (2000). Flight costs and fuel composition of a bird migrating in a wind tunnel. *Condor*, 102, 444–451.

Köppel, J. (2017). *Wind energy and wildlife interactions*. Springer Berlin Heidelberg.

Lentink, D., Muller, U. K., Stamhuis, E. J., de Kat, R., van Gestel, W., Veldhuis, L. L. M., Henningson, P., Hedenstrom, A., Videler, J. J., & van Leeuwen, J. L. (2007). How swifts control their glide performance with morphing wings. *Nature*, 446(7139), 1082–1085. <https://doi.org/10.1038/nature05733>

Liechti, F. (2006). Birds: Blowin' by the wind? *Journal of Ornithology*, 147(2), 202–211.

Marques, A. T., Batalha, H., & Bernardino, J. (2021). Bird Displacement by Wind Turbines: Assessing Current Knowledge and Recommendations for Future Studies. *Birds*, 2(4), 460–475. <https://doi.org/10.3390/birds2040034>

Marques, A. T., Santos, C. D., Hanssen, F., Muñoz, A., Onrubia, A., Wikelski, M., Moreira, F., Palmeirim, J. M., & Silva, J. P. (2020). Wind turbines cause functional habitat loss for migratory soaring birds. *Journal of Animal Ecology*, 89(1), 93–103. <https://doi.org/10.1111/1365-2656.12961>

McClure, C. J. W., Martinson, L., & Allison, T. D. (2018). Automated monitoring for birds in flight: Proof of concept with eagles at a wind power facility. *Biological Conservation*, 224, 26–33. <https://doi.org/10.1016/j.biocon.2018.04.041>

McClure, C. J. W., Rolek, B. W., Dunn, L., McCabe, J. D., Martinson, L., & Katzner, T. (2021). Eagle fatalities are reduced by automated curtailment of wind turbines. *Journal of Applied Ecology*, 58(3), 446–452. <https://doi.org/10.1111/1365-2664.13831>

McClure, C. J. W., Rolek, B. W., Dunn, L., McCabe, J. D., Martinson, L., & Katzner, T. E. (2022). Confirmation that eagle fatalities can be reduced by automated curtailment of wind turbines. *Ecological Solutions and Evidence*, 3(3). <https://doi.org/10.1002/2688-8319.12173>

Niemi, J., & Tantt, J. T. (2020). Deep learning–based automatic bird identification system for offshore wind farms. *Wind Energy*, 23(6), 1394–1407. <https://doi.org/10.1002/we.2492>

Nilsson, C., Klaassen, R. H. G., & Alerstam, T. (2013). Differences in Speed and Duration of Bird Migration between Spring and Autumn. *The American Naturalist*, 181(6), 837–845. <https://doi.org/10.1086/670335>

Norberg, U. M. (1995). How a long tail and changes in mass and wing shape affect the cost for flight in animals. *Functional Ecology*, 9, 48–54.

Pennycook, C. (2001). Speeds and wingbeat frequencies of migrating birds compared with calculated benchmarks. *Journal of Experimental Biology*, 204(19), 3283–3294.

Pennycuik, C. J. (1982). The ornithodolite: An instrument for collecting large samples of bird speed measurements. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London. B, Biological Sciences*, 300(1098), 61–73. <https://doi.org/10.1098/rstb.1982.0157>

Pennycuik, C. J. (2008). *Modelling the flying bird*. Academic Press.

Pennycuik, C. J., Akesson, S., & Hedenström, A. (2013). Air speeds of migrating birds observed by ornithodolite and compared with predictions from flight theory. *Journal of the Royal Society Interface*, 10, 20130419. <https://doi.org/10.1098/rsif.2013.0419>

Perrow, M. R. (2017). *Wildlife and Wind Farms, Conflicts and solutions: Vol. 1: Onshore: Potential Effects*. Pelagic Publishing.

Pinaud, D. (2008). Quantifying search effort of moving animals at several spatial scales using first-passage time analysis: Effect of the structure of environment and tracking systems. *Journal of Applied Ecology*, 45(1), 91–99. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2664.2007.01370.x>

Ponitz, B., Schmitz, A., Fischer, D., Bleckmann, H., & BrÄ¼cker, C. (2014). Diving-Flight Aerodynamics of a Peregrine Falcon (*Falco peregrinus*). *PLOS One*, 9(2), e86506.

Rader, J. A., Hedrick, T. L., He, Y., & Waldrop, L. D. (2020). Functional Morphology of Gliding Flight II. Morphology Follows Predictions of Gliding Performance. *Integrative and Comparative Biology*, 60(5), 1297–1308. <https://doi.org/10.1093/icb/icaa126>

Raynal-Ehrke, T. (2019). Anforderungen an eine fachlich valide Erprobung von technischen Systemen zur bedarfsgerechten Betriebsregulierung von Windenergieanlagen. Kompetenzzentrum Naturschutz und Energiewende.

Safi, K., Kranstauber, B., Weinzierl, R., Griffin, L., Rees, E., Cabot, D., Cruz, S., Proano, C., Takekawa, J., Newman, S., Waldenstrom, J., Bengtsson, D., Kays, R., Wikelski, M., & Bohrer, G. (2013). Flying with the wind: Scale dependency of speed and direction measurements in modelling wind support in avian flight. *Movement Ecology*, 1(1), 4.

Schmaljohann, H., & Liechti, F. (2009). Adjustments of wingbeat frequency and air speed to air density in free-flying migratory birds. *Journal of Experimental Biology*, 212(22), 3633–3642. <https://doi.org/10.1242/jeb.031435>

Serrano, D., Margalida, A., Pérez-García, J. M., Juste, J., Traba, J., Valera, F., Carrete, M., Aihartza, J., Real, J., Mañosa, S., Flaquer, C., Garin, I., Morales, M. B., Alcalde, J. T.,

Arroyo, B., Sánchez-Zapata, J. A., Blanco, G., Negro, J. J., Tella, J. L., ... Donázar, J. A. (2020). Renewables in Spain threaten biodiversity. *Science*, 370(6522), 1282. <https://doi.org/10.1126/science.abf6509>

Sherub, S., Bohrer, G., Wikelski, M., & Weinzierl, R. (2016). Behavioural adaptations to flight into thin air. *Biology Letters*, 12(10). <https://doi.org/10.1098/rsbl.2016.0432>

Spear, L. B., & Ainley, D. G. (1997). Flight behaviour of seabirds in relation to wind direction and wing morphology. *Ibis*, 139(2), 221–233.

Tanferna, A., Lopez-Jimenez, L., Blas, J., Hiraldo, F., & Sergio, F. (2012). Different Location Sampling Frequencies by Satellite Tags Yield Different Estimates of Migration Performance: Pooling Data Requires a Common Protocol. *PLOS One*, 7(11), e49659.

Teske, S. (2019). Achieving the Paris climate agreement goals: Global and regional 100% renewable energy scenarios with non-energy GHG pathways for+ 1.5 C and+ 2 C. Springer Nature.

Thaxter, C. B., Buchanan, G. M., Carr, J., Butchart, S. H. M., Newbold, T., Green, R. E., Tobias, J. A., Foden, W. B., O'Brien, S., & Pearce-Higgins, J. W. (2017). Bird and bat species' global vulnerability to collision mortality at wind farms revealed through a trait-based assessment. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, 284(1862). <https://doi.org/10.1098/rspb.2017.0829>

Tobalske, B. W. (2010). Hovering and intermittent flight in birds. *Bioinspiration & Biomimetics*, 5(4), 045004. <https://doi.org/10.1088/1748-3182/5/4/045004>

Tomé, R., Canario, F., Leitão, A. H., & Pires, N. (2017). Radar Assisted Shutdown on Demand Ensures Zero Soaring Bird Mortality at a Wind Farm Located in a Migratory Flyway. In J. Köppel (Ed.), *Wind energy and wildlife interactions* (pp. 119–134). Springer Berlin Heidelberg.

Videler, J. J. (2005). *Avian Flight*. Oxford University Press.

Williams, H. J., King, A. J., Duriez, O., Börger, L., & Shepard, E. L. C. (2018). Social eavesdropping allows for a more risky gliding strategy by thermal-soaring birds. *Journal of the Royal Society Interface*, 15(148). <https://doi.org/10.1098/rsif.2018.0578>

Electronic Supplementary Material

ESM01: Review of factors affecting bird flight speed

The flight speed of a bird depends on many parameters including the morphology of the species. Studies have shown that flight speed is positively correlated with bird mass (Alerstam et al., 2007; Norberg, 1995). Aerodynamic laws help explain this relationship, as a bird can only stay aloft if its lift is greater than its weight (C. J. Pennycuick, 2008). The heavier a bird, the higher the speed at which it must fly in order for the airflow over and under its wings to generate sufficient lift to compensate for its weight. Thus, the heaviest species, such as ducks and storks, have relatively high average flight speeds, on the order of 15 to 25 m.s⁻¹, as opposed to the lightest species such as passerines which fly at lower average speeds, on the order of 6 to 12 m.s⁻¹ (Alerstam et al., 2007). Flight speed depends on the morphology of the species but can also vary between individuals of the same species and also temporally within an individual (e.g. a bird weighed down by a meal, fat reserves or a developing egg will necessarily fly at a higher speed than a fasting or emaciated individual (Klaassen et al., 2000)). Wing loading (the ratio of the mass of the individual to the surface area of its wings) and aspect ratio (wing shape) also affect the speed of flight of birds (Bowlin & Wikelski, 2008; Rader et al., 2020). Some species, such as ducks, swifts and falcons, have 'triangular' wing shapes, allowing them to reach high speeds, whereas other species, such as passerines, have 'elliptical' wing shapes, allowing better manoeuvrability at the expense of speed.

The speed of a bird's movement also depends on its type of flight, the frequency of which varies between species (C. J. Pennycuick, 2008). Two main types of flight can be observed: flapping flight and gliding flight. With regard to flapping flight with horizontal displacement, we can distinguish continuous flapping flight characteristic of ducks, geese and shorebirds, and intermittent flight typical of passerines and swifts (Videler, 2005). The intermittent flight corresponds to the alternation of bouts of flapping flight and bouts of gliding flight (open wings) or ballistic flight (closed wings and flattened to the body) (Tobalske, 2010). Other species, such as the majority of large raptors, storks and cranes, practice soaring-gliding (wings spread), alternating soaring phases, when birds gain altitude by flying in circles in air ascending current, and gliding phases with effective horizontal displacement (Videler, 2005). There are also species that practice stationary flight, i.e. without horizontal or vertical

movement (e.g. kestrels (*Falco tinnunculus*) or hummingbirds (family Trochilidae) foraging, (Tobalske, 2010)).

A bird's flight speed also varies with environmental conditions, including wind speed and direction (Liechti, 2006; Safi et al., 2013; Spear & Ainley, 1997). As an example, if a bird flies at 8 m.s^{-1} in the absence of wind, then in the presence of a tailwind of 6 m.s^{-1} its speed relative to the ground (hereafter called “groundspeed”) will increase to about 14 m.s^{-1} , whereas it would be reduced at 2 m.s^{-1} in a headwind of 6 m.s^{-1} . Thermal conditions also influence bird flight speed and the availability of thermal lift by large gliders like vultures increase their flight speed and reduce their migration time (Dodge et al., 2014; Duerr et al., 2015). A bird's flight speed is also influenced by flight altitude, because the decrease in air density with altitude forces the bird to increase its speed to remain aloft (C. J. Pennycuick, 2008). This altitudinal effect corresponds to an increase in flight speed of about 5% per 1000-meter increment of altitude increase (Hedenström, 2003; Hedenström et al., 2002; C. J. Pennycuick, 2008). Indeed, several works show that birds adjust their flight behaviour to changes in air density with altitude, including an increase in flight speed during high-altitude migration (Hawkes et al., 2011; Schmaljohann & Liechti, 2009; Sherub et al., 2016).

Despite morphological and environmental constraints, a bird has some leeway to adjust its flight speed. Depending on the context, it can thus decide to fly faster or slower than the optimal speed (which minimizes its energy expenditure) by changing its wing shape or body tilt (Horvitz et al., 2014; Lentink et al., 2007). Thus, the speed chosen during local flights may be different from the speed in migratory flights since the bird's needs and motivation are different (Harel et al., 2016). During migration, the bird's motivation is to fly fast and far, minimizing migration time or energy consumption (Alerstam, 1991; Nilsson et al., 2013). In a foraging context, the individual may choose to fly slower and/or more sinuously so as to better detect its prey (Pinaud, 2008), or on the contrary fly at high speed to catch prey (Ponitz et al., 2014). During the breeding season, some species also adopt specific behaviours and flight speeds during their courtship displays (e.g., roding woodcocks, scalloping eagles, hovering singing larks).

ESM02 : methods for calculations of flight speed with GPS data

For species or flight contexts where no data had been published but data existed in Movebank database, we contacted data owners to perform a simple analysis on their dataset. The procedure is illustrated below with the example of Eurasian spoonbill *Platalea leucorodia* (data belonging to Jocelyn Champagnon).

The data were first extracted via the Movebank online platform, then formatted and cleaned (e.g. removal of outliers), before applying the following procedure in three steps:

1. We carried out residence time analyses (Barraquand & Benhamou, 2008) to distinguish local movements from migratory movements (Fig. ESM01-A). A series of residence times was obtained by summing the durations associated with portions of trips made within a virtual circle of fixed radius (5 km for spoonbills) centred on the individual's successive locations along its journey. The different travel portions were sorted into two groups (local phase vs. migration phase) according to whether their respective residence times were above or below a given threshold (30 minutes for spoonbills).
2. After an exploratory analysis of speed distributions, relative instantaneous ground speed was used to categorize behaviours as "on the ground" or "in flight" (we used a threshold of 2.5 m.s^{-1} in the spoonbill example) (Fig. ESM01-B).
3. The flight speed of the species ($N = 6$ individuals) was calculated separately for local vs. migratory flights, as the mean (\pm SD) of relative instantaneous ground speeds (following the recommendations of Safi et al. (2013)) considering only flight phases ($> 2.5 \text{ m.s}^{-1}$). For Spoonbills, the mean ground speeds in local flights and migratory flights were respectively $9.7 \pm 1.0 \text{ m.s}^{-1}$ and $15.4 \pm 1.3 \text{ m.s}^{-1}$.



Figure ESM01-A. Local and migratory phases of a Eurasian Spoonbill tracked by GPS between July 29 and November 15, 2020. The results of the residence time analysis show migration phases in blue versus local flight phases in red (resting, foraging and commuting flights on breeding sites (Camargue, South of France), but also resting phases and short flights on migratory stopovers (Tunisia) and wintering sites (Libya)).

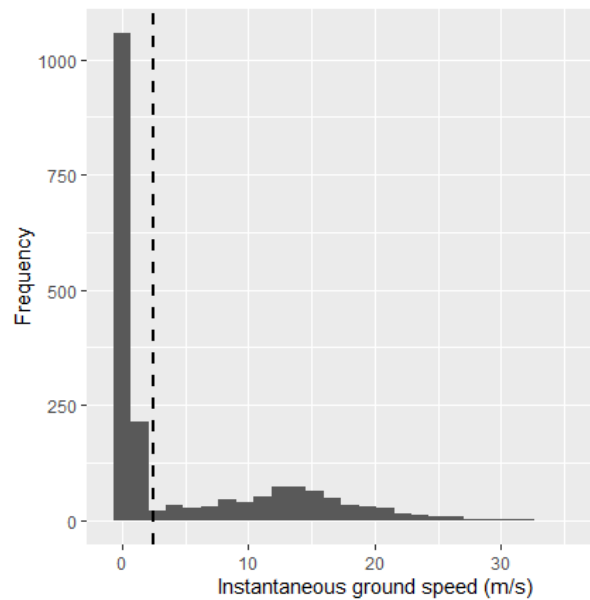


Figure ESM01-B. Example of an instantaneous ground speed distribution for spoonbills. The dotted line indicates the speed threshold ($2.5 \text{ m}\cdot\text{s}^{-1}$) that distinguishes between "ground" (left) and "flight" (right) behaviour.

ESM03 : Detailed results for the analysis of duration of shutdown

Table. Correlation matrix of potential explanatory variables for rotor deceleration speed (correlation coefficients r , varying between 1 and -1, these two extreme values indicating a perfect correlation and 0 indicating no correlation). The correlation matrix shows a strong correlation between blade length (m) and hub height (m), as well as between initial wind speed (m.s^{-1}) and initial turbine speed (m.s^{-1}) (correlation coefficients between 0.75 and 1).

	Hub height (m)	Blade length (m)	Initial wind speed (m.s^{-1})	Initial turbine rotation speed (m.s^{-1})
Hub height (m)	1.00	0.79	-0.23	-0.25
Blade length (m)	0.79	1.00	-0.30	-0.11
Initial wind speed (m.s^{-1})	-0.23	-0.30	1.00	0.76
Initial turbine rotation speed (m.s^{-1})	-0.25	-0.11	0.76	1.00

ESM04 : Summary of bird flight speed recorded in the database

Table. Ground speed (mean \pm SD) in local flight or in migration for 161 species from Western Palearctic included in *Eoldist* web application, with information about the method of recording (G for GPS tracking, R for Radar, O for Ormithodolite, T For theoretical computation), and the source of data.

Family	Species	Recording method	Local flight		Migration flight		Source
			Mean	SD	Mean	SD	
Accipitridae	<i>Accipiter brevipes</i>	R	NA		11.7	2.5	Bruderer & Boldt 2001
	<i>Accipiter gentilis</i>	G, O	8.9	0.4	16.1	1.6	Pennycuick et al. 2013, Movebank data from Santiago Mañosa Rifé (University of Barcelona)
	<i>Accipiter nisus</i>	R	NA		10.5	1.7	Alerstam et al. 2007, Bruderer & Boldt 2001
	<i>Aegypius monachus</i>	G	11.6	0.6	13.6	0.7	Movebank data from Olivier Duriez (University of Montpellier)
	<i>Aquila chrysaetos</i>	R	15.1	1.7	NA		Bruderer & Boldt 2001
	<i>Aquila fasciata</i>	G, R	11.7	1.9	12.8	0.6	Bruderer & Boldt 2001, Movebank data from Cécile Ponchon (CEN PACA)
	<i>Aquila heliaca</i>	R	9.5	0.9	NA		Bruderer & Boldt 2001
	<i>Aquila nipalensis</i>	R	NA		14.3	2.5	Bruderer & Boldt 2001
	<i>Aquila pomarina</i>	R	NA		13.1	3.2	Bruderer & Boldt 2001
	<i>Buteo buteo buteo</i>	R	10.5	1.8	10.9	2.2	Alerstam et al. 2007, Bruderer & Boldt 2001
	<i>Buteo buteo vulpinus</i>	R	NA		13.8	2	Bruderer & Boldt 2001
	<i>Buteo rufinus</i>	G, R	12.1	3.2	14.6	2.8	Bruderer & Boldt 2001, Friedemann et al. 2016, Movebank data from Guilad Friedemann (University of Tel Aviv)
	<i>Circaetus gallicus</i>	G, R	12.7	2.9	13.3	1.7	Bruderer & Boldt 2001, Friedemann et al. 2016, Spaar 1997, Movebank data from Guilad Friedemann (University of Tel Aviv)
	<i>Circus aeruginosus</i>	G, R	7.1	0.5	10.9	2.1	Alerstam et al. 2007, Bruderer & Boldt 2001, Movebank data from Almut Schlaich, Tonio Schaub, Anny Anselin, Geert Spanoghe
	<i>Circus cyaneus</i>	G, R	6.5	0.2	10	1.3	Alerstam et al. 2007, Bruderer & Boldt 2001, Movebank data from Alexandre Millon, Simon Lee, Tonio Schaub
	<i>Circus macrourus</i>	R	NA		11.4	3.4	Bruderer & Boldt 2001
	<i>Circus pygargus</i>	G, R	6.4	0.2	10.6	1.7	Bruderer & Boldt 2001, Movebank data from Alexandre Millon, Simon Lee, Tonio Schaub
<i>Elanus caeruleus</i>	R	8.6	1.1	15.1	2	Bruderer & Boldt 2001	
<i>Gypaetus barbatus</i>	G	11.1	0.4	13.2	0.6	Movebank data from Olivier Duriez (University of Montpellier)	

	<i>Gyps fulvus</i>	G, R	15.4	5.3	15.4	1	Bruderer & Boldt 2001, Spaar 1997, Movebank data from Olivier Duriez (University of Montpellier), Orr Spiegel and Ran Nathan (University of Jerusalem)
	<i>Haliaeetus albicilla</i>	O, R	NA		14	1	Alerstam et al. 2007, Pennycuick et al. 2013
	<i>Hieraaetus pennatus</i>	R	NA		12.6	2.6	Bruderer & Boldt 2001
	<i>Milvus migrans</i>	G, R	7.6	0.5	12.2	1.9	Bruderer & Boldt 2001, Movebank data from Carlos D. Santos (Max Planck Institute)
	<i>Milvus milvus</i>	G, R	8.2	0.5	13.4	1.5	Alerstam et al. 2007, Bruderer & Boldt 2001, Movebank data from Aurélie de Seynes (LPO)
	<i>Neophron percnopterus</i>	G, R	13.2	2.9	13.1	0.8	Bruderer & Boldt 2001, Spaar 1997, Movebank data from Erick Kobierzycki (LPO)
	<i>Pernis apivorus</i>	G, R	7.8	0.6	12.2	2.3	Alerstam et al. 2007, Bruderer & Boldt 2001, Movebank Data from Patrik Byholm (University of Helsinki)
Alaudidae	<i>Alauda arvensis</i>	R	NA		13.9	2.6	Alerstam et al. 2007, Bruderer & Boldt 2001
	<i>Lullula arborea</i>	T	7.4	1	13.9	1.8	Pennycuick 2008
Anatidae	<i>Anas acuta</i>	R	13.3	0.9	20.6	2.6	Alerstam et al. 2007, Bruderer & Boldt 2001
	<i>Anas crecca</i>	O, R	NA		18.6	3.3	Alerstam et al. 2007, Pennycuick et al. 2013
	<i>Anas platyrhynchos</i>	O, R	21.4	2.4	19.1	2.1	Alerstam et al. 2007, Bruderer & Boldt 2001, Pennycuick et al. 2013
	<i>Anser albifrons</i>	O, R	NA		17	2.3	Alerstam et al. 2007, Pennycuick et al. 2013
	<i>Anser anser</i>	O, R	NA		18	2.5	Alerstam et al. 2007, Pennycuick et al. 2013
	<i>Anser fabalis</i>	R	NA		17.3	2.7	Alerstam et al. 2007
	<i>Aythya fuligula</i>	R	NA		21.1	1.1	Alerstam et al. 2007
	<i>Branta bernicla</i>	O, R	NA		17	2.4	Alerstam et al. 2007, Pennycuick et al. 2013
	<i>Branta leucopsis</i>	G, O, R	12.3	0.4	17.2	2	Alerstam et al. 2007, Pennycuick et al. 2013, Movebank data from Bart Nolet and Nelleke Buitendijk (Netherlands Institute of Ecology)
	<i>Bucephala clangula</i>	R	NA		20.3	3.8	Alerstam et al. 2007
	<i>Clangula hyemalis</i>	O, R	NA		20.3	1.9	Alerstam et al. 2007, Pennycuick et al. 2013
	<i>Cygnus columbianus bewickii</i>	G	15.2	0.7	20.3	1.4	Nuijten et al. 2020, Movebank data from Bart Nolet, Rascha Nuijten (Netherlands Institute of Ecology)
	<i>Cygnus cygnus</i>	R	NA		17.3	2	Alerstam et al. 2007
	<i>Cygnus olor</i>	O, R	NA		16.8	1.6	Alerstam et al. 2007, Pennycuick et al. 2013
	<i>Mareca penelope</i>	O, R	NA		19.2	2.4	Alerstam et al. 2007
	<i>Melanitta fusca</i>	R	NA		20.1	4.7	Alerstam et al. 2007

	<i>Melanitta nigra</i>	R	NA		22.1	4	Alerstam et al. 2007
	<i>Mergus merganser</i>	R	NA		19.7	1.1	Alerstam et al. 2007
	<i>Mergus serrator</i>	O, R	NA		20	2.4	Alerstam et al. 2007, Pennycuick et al. 2013
	<i>Somateria mollissima</i>	O, R	NA		18.5	2.1	Alerstam et al. 2007, Pennycuick et al. 2013
	<i>Somateria spectabilis</i>	R	NA		16	0.3	Alerstam et al. 2007
Apodidae	<i>Apus apus</i>	R	NA		10.2	2.6	Alerstam et al. 2007, Bruderer & Boldt 2001
	<i>Apus melba</i>	R	NA		12.6	2.9	Bruderer & Boldt 2001
	<i>Apus pallidus</i>	R	NA		10.5	1.9	Bruderer & Boldt 2001
Ardeidae	<i>Ardea alba</i>	G, R	7.2	0.2	11.3	1.5	Bruderer & Boldt 2001, Movebank data from Scott Jennings (Audubon Canyon Ranch)
	<i>Ardea cinerea</i>	O, R	NA		12.1	2	Alerstam et al. 2007, Bruderer & Boldt 2001, Pennycuick et al. 2013
	<i>Ardea purpurea</i>	R	NA		10.8	2	Bruderer & Boldt 2001
	<i>Nycticorax nycticorax</i>	R	NA		11.2	0.5	Bruderer & Boldt 2001
Charadriidae	<i>Charadrius hiaticula</i>	O	NA		16	1.1	Pennycuick et al. 2013
	<i>Pluvialis apricaria</i>	T	10.6	1.4	18.3	2.4	Pennycuick 2008
	<i>Pluvialis squatarola</i>	R, O	NA		17.2	3.1	Alerstam et al. 2007
	<i>Vanellus vanellus</i>	R	NA		12.4	1.7	Alerstam et al. 2007, Bruderer & Boldt 2001
Ciconiidae	<i>Ciconia ciconia</i>	G, R	10.5	0.7	12.2	2.4	Bruderer & Boldt 2001, Movebank data from Martin Wikelski (Max Planck Institute)
	<i>Ciconia nigra</i>	G, R	10.8	0.5	14.3	1.7	Bruderer & Boldt 2001, Movebank data from Martin Wikelski (Max Planck Institute)
Columbidae	<i>Columba livia</i>	R	17.5	2	NA		Bruderer & Boldt 2001
	<i>Columba oenas</i>	R	NA		15.8	2	Alerstam et al. 2007
	<i>Columba palumbus</i>	R	NA		16.9	2.9	Alerstam et al. 2007, Bruderer & Boldt 2001
Corvidae	<i>Corvus corax</i>	R	14.1	3.2	14.3	0.9	Alerstam et al. 2007, Bruderer & Boldt 2001
	<i>Corvus corone</i>	R	9.9	2	13.5	2.6	Alerstam et al. 2007, Bruderer & Boldt 2001
	<i>Corvus frugilegus</i>	R	NA		12.3	1.5	Alerstam et al. 2007, Bruderer & Boldt 2001
	<i>Corvus monedula</i>	R	NA		13.6	2.4	Alerstam et al. 2007, Bruderer & Boldt 2001
	<i>Corvus ruficollis</i>	R	14.3	2.2	NA		Bruderer & Boldt 2001
	<i>Garrulus glandarius</i>	R	NA		9.8	4.2	Alerstam et al. 2007, Bruderer & Boldt 2001
	<i>Nucifraga caryocatactes</i>	R	NA		13.4	2.8	Alerstam et al. 2007

Emberizidae	<i>Emberiza citrinella</i>	T	7.9	1	15.4	2	Pennycuick 2008
Falconidae	<i>Falco biarmicus</i>	R	11.1	2.7	NA		Bruderer & Boldt 2001
	<i>Falco concolor</i>	R	15.2	1.9	15.2	1.9	Bruderer & Boldt 2001
	<i>Falco eleonora</i>	R	NA		12.8	2.3	Bruderer & Boldt 2001
	<i>Falco naumanni</i>	G, R	7.7	1.8	11.3	2.8	Bruderer & Boldt 2001, Gustin et al. 2014, Hernandez-Pliego et al. 2015, Movebank data from Philippe Pilard (LPO)
	<i>Falco pelegrinoides</i>	R	14.4	0.1	NA		Bruderer & Boldt 2001
	<i>Falco peregrinus</i>	G, R	23.9	8.1	12.1	3.5	Bruderer & Boldt 2001, Hart et al. 2018
	<i>Falco subbuteo</i>	R	NA		11.3	2.2	Bruderer & Boldt 2001
	<i>Falco tinnunculus</i>	O, R	12.2	2.5	12.4	2.4	Bruderer & Boldt 2001, Pennycuick et al. 2013
	<i>Falco vespertinus</i>	R			12.8	1	Bruderer & Boldt 2001
Fringillidae	<i>Carduelis cannabina</i>	R	NA		14.8	4.5	Alerstam et al. 2007
	<i>Carduelis carduelis</i>	R	NA		12.8	3	Bruderer & Boldt 2001
	<i>Carduelis chloris</i>	T	7.5	1	14.8	1.9	Pennycuick 2008
	<i>Carduelis spinus</i>	R	NA		11.2	3.5	Alerstam et al. 2007, Bruderer & Boldt 2001
	<i>Fringilla coelebs</i>	R	NA		12.8	2.2	Alerstam et al. 2007, Bruderer & Boldt 2001
	<i>Fringilla montifringilla</i>	R	NA		13.3	2.7	Alerstam et al. 2007, Bruderer & Boldt 2001
	<i>Pyrrhula pyrrhula</i>	R	NA		13.4	0.9	Alerstam et al. 2007
Gaviidae	<i>Gavia adamsii</i>	R	NA		18.7	0.5	Alerstam et al. 2007
	<i>Gavia arctica</i>	R	NA		19.3	2.1	Alerstam et al. 2007
	<i>Gavia stellata</i>	O, R	NA		19.6	3.1	Alerstam et al. 2007, Pennycuick et al. 2013
Glareolidae	<i>Glareola nordmanni</i>	R	11.3	1.9	11.3	1.9	Bruderer & Boldt 2001
	<i>Glareola pratincola</i>	R	12.1	1.6	12.1	1.6	Bruderer & Boldt 2001
Gruidae	<i>Grus grus</i>	G, R	11.3	0.2	15.5	1.7	Alerstam et al. 2007; Movebank data from Petras Kurlavicius (Vytautas Magnus university), Mindaugas Dagys & Ramunas Zydelis (Nature Research Centre)
Haematopodidae	<i>Haematopus ostralegus</i>	O, R	NA		14.5	2.3	Alerstam et al. 2007, Pennycuick et al. 2013
Hirundinidae	<i>Delichon urbica</i>	R	NA		10.4	2.3	Alerstam et al. 2007, Bruderer & Boldt 2001
	<i>Hirundo daurica</i>	R	11.6	2	11.6	2	Bruderer & Boldt 2001
	<i>Hirundo rustica</i>	R	NA		10.6	2.6	Alerstam et al. 2007, Bruderer & Boldt 2001

	<i>Riparia riparia</i>	R	NA		12.8	1.9	Alerstam et al. 2007, Bruderer & Boldt 2001
Laniidae	<i>Lanius collurio</i>	T	7.5	1	14.5	1.9	Pennycuick 2008
Laridae	<i>Chroicocephalus ridibundus</i>	O, R	11.2	3	11.7	1.5	Alerstam et al. 2007, Bruderer & Boldt 2001, Pennycuick et al. 2013
	<i>Hydrocoleus minutus</i>	R	NA		11.5	0.1	Alerstam et al. 2007
	<i>Larus argentatus</i>	O, R	NA		13.1	1.6	Alerstam et al. 2007, Pennycuick 1987, 1990, 1997, Pennycuick et al. 2013
	<i>Larus cachinnans</i>	R	14	2.8	NA		Bruderer & Boldt 2001
	<i>Larus canus</i>	O, R	NA		13.1	2.3	Alerstam et al. 2007, Pennycuick et al. 2013
	<i>Larus fuscus</i>	O, R, G	14.6	4.4	13.1	2.1	Alerstam et al. 2007, Bruderer & Boldt 2001, Pennycuick et al. 2013, Shamoun-Baranes & Loon, 2006
	<i>Larus hyperboreus</i>	R	NA		13.4	0.8	Alerstam et al. 2007
	<i>Larus marinus</i>	R	NA		13.7	1.2	Alerstam et al. 2007
	<i>Rissa tridactyla</i>	R	NA		13.1	0.4	Alerstam et al. 2007
Meropidae	<i>Merops apiaster</i>	R	NA		12.2	2.6	Bruderer & Boldt 2001
Motacillidae	<i>Anthus pratensis</i>	R	NA		10.5	2.7	Bruderer & Boldt 2001
	<i>Anthus trivialis</i>	R	NA		12.5	3.8	Alerstam et al. 2007, Bruderer & Boldt 2001
	<i>Motacilla alba</i>	O, R	NA		13.5	1.6	Alerstam et al. 2007, Bruderer & Boldt 2001, Pennycuick et al. 2013
	<i>Motacilla flava</i>	R	NA		12.7	1.8	Bruderer & Boldt 2001
Muscicapidae	<i>Erithacus rubecula</i>	T	7.1	0.9	14.3	1.9	Pennycuick 2008
	<i>Ficedula hypoleuca</i>	T	6.4	0.8	13	1.7	Pennycuick 2008
Otididae	<i>Tetrax tetrax</i>	T	12	1.6	20.7	2.7	Pennycuick 2008
Pandionidae	<i>Pandion haliaetus</i>	R, O, G	9.7	1.4	12.1	1.8	Alerstam et al. 2007, Bruderer & Boldt 2001, Pennycuick 1990, 1997, Schnell & Hellack 1978, Movebank data from Flavio Monti and Olivier Duriez (University of Montpellier)
Paridae	<i>Parus ater</i>	R	NA		10.6	2.3	Alerstam et al. 2007
Passeridae	<i>Passer domesticus</i>	T	8.4	1.1	16.1	2.1	Pennycuick 2008
Phalacrocoracidae	<i>Phalacrocorax carbo</i>	O, R	16.7	3.3	16.3	2.6	Alerstam et al. 2007, Bruderer & Boldt 2001, Pennycuick et al. 2013
Phasianidae	<i>Alectoris rufa</i>	T	15.4	2	NA		Pennycuick 2008
	<i>Coturnix coturnix</i>	T	10	1.3	17.1	2.2	Pennycuick 2008
	<i>Perdix perdix</i>	T	13.2	1.7	NA		Pennycuick 2008
Phoenicopteridae	<i>Phoenicopus roseus</i>	R	NA		15.2	2.7	Bruderer & Boldt 2001

Phylloscopidae	<i>Phylloscopus collybita</i>	T	6.2	0.8	13.1	1.7	Pennycuick 2008
Pteroclididae	<i>Pterocles orientalis</i>	R	18.3	0.5	NA		Bruderer & Boldt 2001
Regulidae	<i>Regulus regulus</i>	T	5.9	0.8	12.8	1.7	Pennycuick 2008
Scolopacidae	<i>Actitis hypoleucos</i>	R	9.1	3.6	NA		Bruderer & Boldt 2001
	<i>Arenaria interpres</i>	R	NA		14.9	0.7	Alerstam et al. 2007
	<i>Calidris alpina</i>	O, R	NA		15.7	1.6	Alerstam et al. 2007, Pennycuick et al. 2013
	<i>Calidris canutus</i>	O, R	NA		18.1	3.5	Alerstam et al. 2007, Pennycuick et al. 2013
	<i>Gallinago gallinago</i>	R	NA		17.1	2.7	Alerstam et al. 2007
	<i>Limosa lapponica</i>	O, R	NA		16.3	2.8	Alerstam et al. 2007, Pennycuick et al. 2013
	<i>Numenius arquata</i>	R	13.2	1.2	14.7	2.4	Alerstam et al. 2007, Bruderer & Boldt 2001
	<i>Numenius phaeopus</i>	G, R	13.4	0.8	17.7	1.6	Alerstam et al. 2007; Data from Charlotte Francesiaz (OFB)
	<i>Phalaropus fulicarius</i>	R	NA		12.4	2.3	Alerstam et al. 2007
	<i>Philomachus pugnax</i>	O, R	NA		16	2.2	Alerstam et al. 2007, Bruderer & Boldt 2001, Pennycuick et al. 2013
	<i>Tringa glareola</i>	R	NA		9.6	1.7	Alerstam et al. 2007
	<i>Tringa nebularia</i>	R	NA		12.3	3.3	Alerstam et al. 2007
Stercorariidae	<i>Stercorarius longicaudus</i>	R	NA		13.6	1.9	Alerstam et al. 2007
	<i>Stercorarius parasiticus</i>	R	NA		13.8	2.2	Alerstam et al. 2007
	<i>Stercorarius pomarinus</i>	R	NA		15.2	2.3	Alerstam et al. 2007
Sternidae	<i>Sterna hirundo</i>	O	NA		11	1.8	Pennycuick et al. 2013
	<i>Sterna paradisaea</i>	R	NA		10.9	0.9	Alerstam et al. 2007
Strigidae	<i>Asio flammeus</i>	R	8.4	1.4	8.4	1.4	Bruderer & Boldt 2001
	<i>Bubo bubo</i>	G	10.2	0.5	NA		Movebank data from Martin Wikelski (Max Planck Institute)
	<i>Strix aluco</i>	T	10.6	1.4	19.5	2.5	Pennycuick 2008
	<i>Strix uralensis</i>	G	7.6	3.3	NA		Movebank data from Martin Wikelski (Max Planck Institute)
	<i>Tyto alba</i>	G	19.5	1	NA		Movebank data from Alexandre Roulin and Kim Schalcher (University of Lausanne)
Sturnidae	<i>Sturnus vulgaris</i>	O, R	NA		14.7	3.5	Alerstam et al. 2007, Bruderer & Boldt 2001, Pennycuick et al. 2013
Sylviidae	<i>Sylvia borin</i>	T	7.6	1	14.4	1.9	Pennycuick 2008
Threskiornithidae	<i>Platalea leucorodia</i>	G, R	9.7	1	14.8	1.3	Bruderer & Boldt 2001, Movebank data from Jocelyn Champagnon (Tour du Valat, France)

	<i>Plegadis falcinellus</i>	R	NA		12.6	1.7	Bruderer & Boldt 2001
Turdidae	<i>Turdus iliacus</i>	R	NA		13.8	1.8	Alerstam et al. 2007
	<i>Turdus merula</i>	R	9.3	2.5	NA		Bruderer & Boldt 2001
	<i>Turdus philomelos</i>	R	NA		11.3	2	Alerstam et al. 2007, Bruderer & Boldt 2001
	<i>Turdus pilaris</i>	R	NA		12.7	2.2	Alerstam et al. 2007, Bruderer & Boldt 2001
	<i>Turdus viscivorus</i>	R	NA		12.2	2.3	Alerstam et al. 2007, Bruderer & Boldt 2001
Upupidae	<i>Upupa epops</i>	R	10.8	0.4	10.8	0.4	Bruderer & Boldt 2001
Accipitridae	<i>Accipiter brevipes</i>	R	NA		11.7	2.5	Bruderer & Boldt 2001
	<i>Accipiter gentilis</i>	G, O	8.9	0.4	16.1	1.6	Pennycuick et al. 2013, Movebank data from Santiago Mañosa Rifé (University of Barcelona)
	<i>Accipiter nisus</i>	R	NA		10.5	1.7	Alerstam et al. 2007, Bruderer & Boldt 2001

Annexe II. Article non publié présentant la démarche collaborative du programme MAPE (en anglais)

MAPE – a collaborative research program to help reduce collisions of birds at windfarms

Aurélien Besnard¹, Cyrielle Ballester¹, Yvain Benzenet², Constance Blary^{1,3}, Thierry Chambert¹, Alexandre Corbeau¹, Sophie Marie Dupont¹, Julie Fluhr¹, Paul Franc³, Charlène Gémard¹, Arzhela Hemery¹, Hette-Tronquart Nicolas⁴, Véronique De Billy⁵, Région Occitanie⁶, Fabienne Rousset⁷, Nicolas Saulnier⁸, Ana-Maria Tobon-Monroy⁹, Adrien Vassilevsky³, Manuela Vieira-Pak⁹ and Olivier Duriez¹.

¹. CEFE, Univ Montpellier, CNRS, EPHE-PSL University, IRD, Montpellier, France

². Office Français de la Biodiversité, Délégation régionale Occitanie, Toulouse, France

³. Agence de l'environnement et de la Maîtrise de l'Énergie, Angers, France

⁴. Office Français de la Biodiversité, Direction Recherche et Appui Scientifique, Vincennes, France

⁵. Office Français de la Biodiversité, Direction de l'Appui aux Stratégies pour la Biodiversité, Toulouse, France

⁶. Région Occitanie, Toulouse, France

⁷. Direction Régionale de l'Environnement, de l'Aménagement et du Logement Occitanie, Montpellier

⁸. Ligue pour la Protection des Oiseaux Occitanie, Délégation territoriale Hérault, Villeveyrac, France

⁹. MSH SUD – Université Paul-Valéry Montpellier 3 – CNRS, Montpellier, France

Abstract

To limit climate changes, most countries have committed to massively develop renewable energies. However, this transition towards green energy, when poorly planned, can have negative consequences on biodiversity, notably on birds through habitat loss and collisions. MAPE is a research program that aims at producing knowledge to help stakeholders to efficiently mitigate bird fatalities at onshore wind farms. The research is organized around four questions targeting different steps of a wind farm development: identifying the factors that enhance bird collision risks; developing tools to quantify demographic impacts of collision fatalities on bird populations; improving our understanding of bird vision and flight speed; building a protocol to evaluate the performances of automatic detection devices used to reduce bird collisions. Because it deals with an issue at the interface of two highly complex problems (energy transition and biodiversity recovery), it was necessary to use a transdisciplinary approach and build a multi-stakeholder arena blending a diversity of scientific, technical and socio-political knowledge. MAPE relies on a collaborative process involving academic researchers, wind farm operators and their professional unions, national and regional state authorities, and biodiversity stakeholders. A total of 173 people from 97 organizations participate in the co-construction (defining research questions, participation to steering and technical committees, funding) and the implementation (technical support, access to confidential data and/or sites) of the research questions. By involving stakeholders at all steps of the program, MAPE was able to provide new insights and to develop tools that were collectively identified as highly needed to bridge the wind energy industry and biodiversity conservation. These knowledge and tools will also effectively inform management decisions. The example of MAPE provides a successful example of building collaborative research programs that involve dozens of stakeholders from various backgrounds and with different perspectives. However, such a process requires time and must rely on a strong neutral facilitation structure to maintain a permanent dialogue among stakeholders regarding their needs, their understanding of the process and to protect the research from instrumentalization.

Keywords: renewable energy, bird fatalities, mitigation, population dynamics, bird perception, flight speed, automatic detection devices, collaborative process.

1. Introduction

To limit climate change, most countries have committed to massively develop renewable energies (UNFCCC 2015). Wind power plants as well as solar power plants are blooming all around the world and their development is going to continue for several decades. The world production from wind energy has increased by 12.4% between 2020 and 2021 only, reaching 837 000 MW and is predicted to increase by 6.6% each year in the near future (Lee and Zhao 2022). Despite its importance to fight climate change, this transition towards renewable energy, when poorly planned, can have negative consequences on biodiversity (Katzner et al. 2019).

Windfarms have indirect impacts on wildlife, particularly birds and bats, through the loss of natural habitat and infrastructure avoidance (Perrow 2017). They also have direct impacts during the construction phase and in operation through collision (Drewitt & Langston 2006). In the USA, bird fatality was estimated at an average rate of 5.25 ± 2.10 collisions per year and per turbine (Loss et al. 2013) but very few studies actually provide a robust estimate of collisions with wind turbines. Such fatalities can have significant negative consequences on the dynamics of the affected populations but this impact remains largely understudied (see however Duriez et al. 2022, Schaub 2012).

In several countries around the world, notably in Europe, avoiding, reducing, and/or offsetting impacts on the environment is mandatory. Usually, the implementation of mitigation measures in operating windfarms is required as soon as the Environmental Impact Assessment (EIA) identifies a risk of mortality on a protected species or if fatalities are observed during the operational phase. The two main reduction solutions to bird collisions currently used are (i) generic curtailment during sensitive periods of the year (i.e., breeding or migration periods, bad weather conditions; Smallwood and Bell 2020) and (ii) use of Automatic Detection Systems (ADSs) on or near operating turbines. When a bird is detected, ADSs either emit acoustic deterrent signals or slow down the turbine. Yet, mortalities are still observed on windfarms equipped with ADSs (McClure et al. 2021).

The development of windpower plants is regularly the source of conflicts between windfarm developers, State authorities, and NGOs involved in the protection of biodiversity. These conflicts have led in some cases to stop windfarm's activity and even to requests for their decommissioning by court order. New knowledge is needed to reduce this conflict between public policies dedicated to fighting climate change and those aiming at preserving biodiversity.

Yet, issues related to biodiversity recovery, and to global change in general, are characterized by the combination of high levels of uncertainty, contested values and political and administrative uncertainty (Game et al. 2014). These problems are very challenging for decision-makers (Parrott and Meyer 2012) but also for researchers who aim at producing actionable knowledge.

The MAPE (French acronym for “Reduction of Avian Mortality in Operating Windfarms”) research program aims at producing knowledge needed by stakeholders to efficiently reduce bird fatalities at onshore windfarms. It started in June 2018 when a regional state authority (DREAL Occitanie) and a local NGO (Ligue pour la Protection des Oiseaux) expressed their joint concerns regarding ADS efficiency. In 2018, when the program emerged, no standardized study had been carried out to assess the performance and efficiency of these ADSs. Furthermore, the biological reason why birds collide on wind turbines was still misunderstood.

The coordination of the research project was entrusted to the “Maison des Sciences de l’Homme Sud” (MSH thereafter), a research institute that focuses on building research programs that involve civil society. Because MAPE deals with an issue at the interface of two highly complex problems (energy transition and biodiversity recovery), it was necessary to use a transdisciplinary approach and build a multi-stakeholder arena blending a diversity of scientific, technical and socio-political knowledge (Turnhout et al. 2020). Such participatory approaches are becoming increasingly popular in environmental governance and knowledge production (Polk 2015). Indeed, collaborative processes involving governments, industries, civil society, and science are needed as they integrate different ways of knowing and allow the development of knowledge that is actionable, effective and legitimate (Cvitanovic 2016, Cook et al 2013, Fabian et al. 2019). Yet, such processes are also complex to deal with (Turnhout et al. 2020). The objective of the MSH from the outset was thus to follow the roadmaps that have been advocated for to deal with such complex socio-ecological problems (Djenontin and Meadow 2018) notably by (i) ensuring that all relevant stakeholders would be involved in the project and (ii) organizing its governance in a way that would facilitate transparent collaborative decisions, productions, and transfers of knowledge.

2. Method - Project management

The governance of the research program was organized around three councils:

- (i) A large multi-actor group, whose role was consultative. Through participation at regular seminars, this group was involved in the identification of knowledge gaps that needed to be investigated in priority. Its creation was very flexible as all volunteer stakeholders could join the group at any moment. At the beginning of the program, the MSH made a large list of people or organizations that may be interested in the subject by interviewing state authorities, NGO, windfarm operators, etc. These people were then invited to the first seminar and could forward the invitation to their own contacts.
- (ii) A steering committee which had an executive role. Research steering committees are well known to be useful forums for stakeholders and researchers to jointly determine priority research topics that address the needs of both groups (Djenontin and Meadow 2018). To include all the diversity of stakeholders involved in bird collision issues, the steering committee was composed of scientific coordinators, funders, as well as windfarm operators' unions, national and regional state authorities, NGOs.
- (iii) Technical committees, one for each research axis, made of a limited group (about 15 persons) representative of all stakeholders. Stakeholders suggested people, mainly with technical expertise. Their role was to regularly discuss with the researchers to provide concrete advice to help achieve the objectives.

The creation of these committees aimed at reinforcing the involvement of stakeholders in research progress as it has been demonstrated that professionals used scientific results most efficiently if they were part of a participatory process (Djenontin and Meadow 2018). The different committees are not totally balanced in numbers. Yet, the representativeness and the balance of the points of view were ensured as much as possible by the full-time team leader recruited at the MSH, acting as a neutral institution. Several authors pointed to the importance of relying on neutral boundary organizations that operate in both scientific and practical spheres but retain distinct lines of accountability to both groups (Cook et al 2013). By making these committees fully inclusive and transparent, we were able to (i) ensure that the research aligns with the decision of the group and (ii) reinforce trust among stakeholders and in the research results.

3. Results

Below we provide a summary of the main achievements reached with the MAPE program, with a focus on results that were specifically empowered by the participatory process.

Research question co-construction: During the incubation phase of the project (Fig 1), the multi-actor group participated to a first seminar (November 2018) whose goal was to collectively identify research priorities and to define the governance of the project. The morning was dedicated to technical presentations regarding bird collisions and ADS functioning. The afternoon was dedicated to brainstorming in small groups, mixing all types of stakeholders, with the discussion led by neutral professional mediators. The groups were invited to discuss about:

- What factors should be considered when analyzing (i) the occurrence of avian mortality on existing windfarms and (ii) the effectiveness of mortality risk reduction measures?
- With respect to these factors, what data already existed? Who owned it? What data was missing?
- What would be the success determinants when pursuing this approach?

The animation of the discussion was as light as possible to avoid steering the discussion towards one potential research topic or another. It only took care of balanced involvement of all present stakeholders.

Despite the fact that the initial question of MAPE revolved around ADS systems, the groups proposed research themes that went largely beyond ADS performances, demonstrating that the involvement of several stakeholders provided a highly valuable approach to identify new questions and prioritize research agenda.

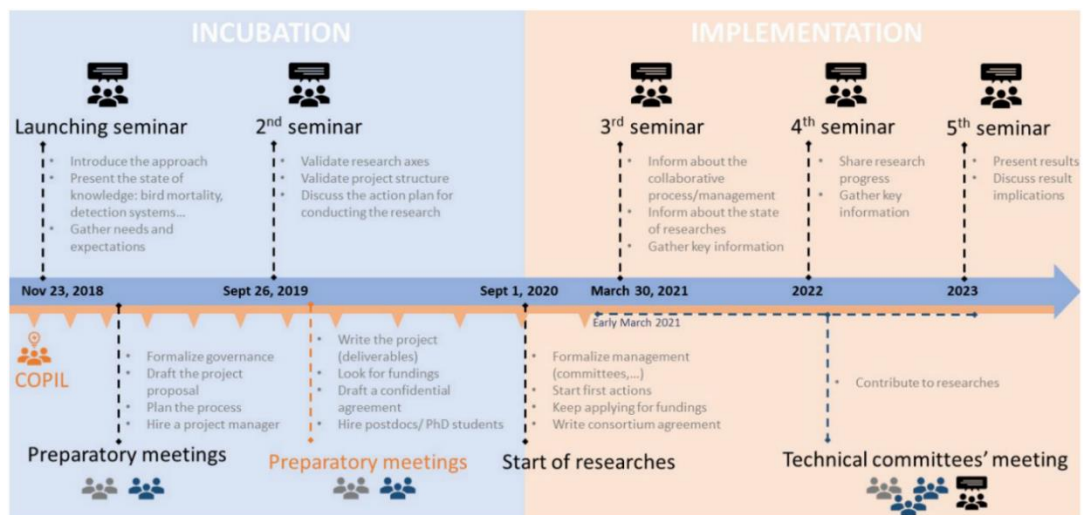


Fig. 1. Chronological events of the MAPE program, explaining the incubation and implementation phases with key dates from the 23th November, 2018 with in blue the incubation period and orange the research period.

Research development

The research axes were organized in four work packages (WP). These researches were conducted by two senior researchers, five postdoctoral fellows, one PhD student, and two engineers.

The WP1 aimed at (i) understanding what factors (*e.g.* weather, bird behavior, windfarm characteristics) increased the risk of bird collisions with wind turbines; and (ii) describing the flight behavior of birds approaching wind turbines. For this purpose, the WP1 relied on videos recorded by ADS each time a bird was detected at a windfarm. Because this data was strictly confidential, the WP1 could not have been carried forward without the active involvement of windfarm operators who voluntarily provided data access and the technical support of ADS developers who extracted this data. Moreover, their experience with this data helped in the choice of factors and technological limits to consider. So far, 12 operators provided data from 13 windfarms equipped with four different ADS over a five year-period.

The WP2 focused on the quantification of demographic impacts of collisions on bird populations. The lack of evaluation of population-scale impact has indeed been identified as a major deficiency in EIAs (May et al. 2019). This is due to the fact that (i) no standardized methodology existed to scale individual mortalities up to the population level and (ii) implementing demographic analyses requires quantitative skills that are usually not available to institutions in charge of EIAs. To bridge this gap, the WP2 thus aimed at building methodologies and tools that could easily be used by various stakeholders to perform population impact assessments. The involvement of the diversity of stakeholders through repeated

technical committees was critical to ensure that the tool was designed accordingly to the operational needs of these future users. In addition, these regular exchanges provided a unique opportunity for researchers to highlight the importance of quantifying population-level impacts in EIAs and to encourage stakeholders to upgrade their current practices.

The WP3 aimed at providing new information to improve the reduction of bird mortality at windfarms. It was divided into two sub-axes. The first sub-axis (R3) aimed at creating a free web application designed to estimate the minimum distance at which an ADS should detect a bird in order to slow down the wind turbine before the bird reaches the rotor swept area. This distance depends on the bird's flight speed and the time needed to shutdown the turbine. This shutdown time was overall unknown by windfarm manufacturers and operators and was evaluated with a standard protocol for the first time through the MAPE program. The tests, performed at seven windfarms, allowed the calculation of the deceleration times according to different parameters inherent to wind turbines. These parameters could be determined only with the help of windfarm operators. The second sub-axis (R4) aimed at better understanding how birds visually perceive wind turbines, as some collisions may be due to the low visibility of turbines for birds. Three focal topics were chosen to address this question: (i) contrast sensitivity of birds, (ii) perception of rotary motion by birds, and finally (iii) decision making behavior of birds whether to cross the risky rotor swept area. To evaluate if the contrast sensitivity of birds allows them to detect wind turbines, it was necessary to obtain blade samples, which would have been difficult without the linkage of the wind turbine manufacturers with the researchers via MAPE.

The WP4 aimed at creating an evaluation protocol for ADS performances. Currently, the effectiveness of these devices was hardly documented because most of them had not been evaluated using standardized methodologies. This protocol allows a fair and homogeneous evaluation between the different ADSs. The choices concerning the protocol were largely refined during several technical committees but also with ADS developers, professional drone pilots or falconers. The trust built during the process with windfarm operators helped to find sites to test the feasibility of the protocol in the field despite confidential concerns. This field stage was crucial to improve the protocol and to obtain data for developing analytical tools. This step also involved ADS providers as the ADS data were generally retrieved directly from them. The operators also dedicated time to extract data from the wind turbines. The involvement of two environmental consulting companies provided key information on the applicability of the protocol and of the analytical tool produced.

Funding

The entire budget needed for conducting all research axes was estimated at about one million euros. Because the program aimed at producing knowledge that should ultimately facilitate the development of windfarms, these researches should be, at least in part, funded by the wind energy industry. Yet to avoid potential conflicts of interest in the research, attempts of instrumentalization and defiance from some stakeholders, it seemed also important that it relied on a large share of public funding. The funding for most of the research axes was obtained progressively during the first three years of the program. The current public/private funding ratio was 60/40. Several state authorities as well as public research institutes funded the program. 26 windfarm operators also funded the project. This balance and the amount collected is a good indicator of the interest for the process and of the involvement of all stakeholders.

Stakeholders' involvement

Another success indicator of the process we used is the active involvement of stakeholders in the councils and in the research. We organized three seminars with the multi-actor groups. For each, the group constitution covered all the entities involved in windfarm/biodiversity issue. The multi-actor group was very large and increased over years. It was made of 71 people from 51 organizations for the first seminar and increased to 173 people from 97 different organizations in 2023. The steering committees met 15 times over the 2019-2022 years. At least three technical committees (half-day duration) were organized for each research axis. Some specific workshops/meetings were organized, for instance with state authorities regarding ADS evaluation protocols, with different stakeholders to get their feeling about the design of the tools, etc. The participation at these meetings was always significant. This regular involvement of all stakeholders in the different steps of the project and all along the years demonstrate the success of its governance/management.

4. Conclusion

Producing knowledge that effectively informs management decisions on such a conflicting topic requires performing research that is relevant, timely, authoritative, trustworthy, as well as legitimate both for researchers and the diversity of stakeholders (Cook et al. 2013). If this is largely favored by the participatory research approach (Turnhout et al. 2020), previous studies showed that such processes are complex and can sometimes reinforce the problems that they intended to solve (Dunn et al. 2017). In this paper, we showed that

despite working on highly complex and conflictual topics, the participatory process we used allowed MAPE to reach its goal. We were able to mobilize all stakeholders involved in windfarms to discuss biodiversity issues and to identify specific questions. Through this program, we were able to get funds from several organizations of both public and private sectors and we had access to material (confidential reports and data on windfarms) that would have been very difficult to obtain without the trust built over the years. Finally, we were able to develop knowledge and tools that are mobilized by stakeholders as they are aligned with their needs.

However, this approach had several drawbacks. Despite the mediation by a neutral institute, several conflicts emerged all along the program, generating delays in funding, data collection and in fine in knowledge production. To solve these conflicts, all actors had to invest a lot of time in meetings to understand the sources of the issues, to identify solutions and to explain both how academic research and renewable energy projects work. Academics, engineers in windfarm industry, conservationists and state authorities did not share the same cultural background, and time was needed to fill up that gap. This commitment and the time for acculturation is well known to be needed for successful co-production of knowledge (Djenontin and Meadow 2018). The success of the approach had also generated some ambiguity regarding its action perimeter. Even though MAPE was clearly defined as a research program, some actors expected an involvement of MAPE in topics that go beyond the scientific realm. For instance, researchers had been asked to define thresholds of “acceptable” collision risk (which are political decisions, even if these decisions need to be informed by relevant science), or to take positions between the pros and cons of wind energy development. Some actors also thought that MAPE should be more involved in socio-political conciliation.

The example of MAPE showed that building collaborative research programs involving dozens of stakeholders from different perspectives is possible. They however require time and have to rely on a strong neutral facilitation structure - here a person was dedicated full-time to this task - to maintain a permanent dialogue among stakeholders regarding their needs, their understanding of the process and to protect the research from instrumentalization (Cook et al. 2013). This program confirms what is known in the literature regarding the roadmap needed to provide research intended for decision-making (Cook et al. 2013, Fabian et al. 2019, Djenontin and Meadow 2018). It suggests that strong animation can avoid the pitfall of participation tyranny (Turnhout et al. 2020).

Acknowledgement

This work was funded by ADEME, Office Français de la Biodiversité, DREAL Occitanie, LABEX CEMEB, FEE/SER, Région Occitanie, MTES (DGEC) and 26 windfarm operators.

Author contributions

AB and OD lead the team of researchers, participate in the MAPE steering committee, in funding applications and draft the manuscript. CyB, CoB, TC, AC, SMD, JF, CG and AH conducted the researches and drafted the manuscript. YB, PF, NHT, CP, RO, FR, NS and AV are members of the steering committee of MAPE and contributed to the manuscript. MVP and ANT worked at MSH to manage the entire project.

Conflict of interest

MAPE is a research program that enrolls all stakeholders involved in windfarm development and biodiversity recovery issues. By such, several authors of the manuscript, members of the steering committee, have conflict of interest. The senior researchers that lead the research are however civil servants entirely funded by public research institutions (Montpellier university and EPHE) and all post-doctoral fellows and PhD students were employed by public research institutions (CNRS and ADEME).

References

Cook, C.N., Mascia, M.B., Schwartz, M.W., Possingham, H.P. and Fuller, R.A. (2013). Achieving Conservation Science that Bridges the Knowledge–Action Boundary. *Conservation Biology*, 27(4), 669–678. <https://doi.org/10.1111/cobi.12050>

Cvitanovic, C., McDonald, J. and Hobday, A.J. (2016). From science to action: Principles for undertaking environmental research that enables knowledge exchange and evidence-based decision-making. *Journal of Environmental Management*, 183, 864-874. <https://doi.org/10.1016/j.jenvman.2016.09.038>

Djenontin, I.N.S. and Meadow, A.M. (2018). The art of co-production of knowledge in environmental sciences and management: lessons from international practice. *Environmental Management*, 61, 885–903. <https://doi.org/10.1007/s00267-018-1028-3>

Drewitt, A.L. and Langston, R.H. (2006). Assessing the impacts of wind farms on birds. *Ibis*, 148, 29-42. <https://doi.org/10.1111/j.1474-919X.2006.00516.x>

Dunn, G., Brown, R.R., Bos, J.J. and Bakker, K. (2017). The role of science-policy interface in sustainable urban water transitions: Lessons from Rotterdam. *Environmental Science & Policy*, 73, 71-79. <https://doi.org/10.1016/j.envsci.2017.04.013>

Duriez, O., Pilard, P., Saulnier, N., Boudarel, P. and Besnard, A. (2022). Windfarm collisions in medium-sized raptors: even increasing populations can suffer strong demographic impacts. *Animal Conservation*, 26, 264-275. <https://doi.org/10.1111/acv.12818>

Fabian, Y., Bollmann, K., Brang, P., Heiri, C., Olschewski, R., Rigling, A., Stofer, S. and Holderegger, R. (2019). How to close the science-practice gap in nature conservation? Information sources used by practitioners. *Biological Conservation*, 235, 93–101. <https://doi.org/10.1016/j.biocon.2019.04.011>

Game, E. T., Meijaard, E., Sheil, D. and McDonald-Madden, E. (2014). Conservation in a wicked complex world; challenges and solutions. *Conservation Letters*, 7(3), 271-277. <https://doi.org/10.1111/conl.12050>

Katzner, T.E., Nelson, D.M., Diffendorfer, J.E., Duerr, A.E., Campbell, C.J., Leslie, D., Vander Zanden, H.B., Yee, J.L., Sur, M., Huso, M.M. and Braham, M.A. (2019). Wind energy: An ecological challenge. *Science*, 366(6470), 1206-1207. <https://doi.org/10.1126/science.aaz9989>

Lee, J. and Zhao, F. (2022). GWEC Global Wind Report 2022. Global Wind Energy Council: Brussels, Belgium.

Loss, S.R., Will, T. and Marra, P.P. (2013). Estimates of bird collision mortality at wind facilities in the contiguous United States. *Biological Conservation*, 168, 201-209. <https://doi.org/10.1016/j.biocon.2013.10.007>

May, R., Masden, E.A., Bennet, F. and Perron, M. (2019). Considerations for upscaling individual effects of wind energy development towards population-level impacts on wildlife. *Journal of Environmental Management*, 230, 84–93. <https://doi.org/10.1016/j.jenvman.2018.09.062>

McClure, C. J., Rolek, B. W., Dunn, L., McCabe, J. D., Martinson, L. and Katzner, T. (2021). Eagle fatalities are reduced by automated curtailment of wind turbines. *Journal of Applied Ecology*, 58(3), 446-452. <https://doi.org/10.1111/1365-2664.13831>

Parrott, L. and Meyer, W. S. (2012). Future landscapes: managing within complexity. *Frontiers in Ecology and the Environment*, 10(7), 382-389. <https://doi.org/10.1890/110082>

Perrow, M. (2017). Wildlife and Wind Farms-Conflicts and Solutions: Onshore: Potential Effects. *Pelagic Publishing Ltd.*

Polk, M. (2015). Transdisciplinary co-production: Designing and testing a transdisciplinary research framework for societal problem solving. *Futures*, 65, 110-122. <https://doi.org/10.1016/j.futures.2014.11.001>

Smallwood, K.S. and Bell, D.A. (2020), Effects of Wind Turbine Curtailment on Bird and Bat Fatalities. *Journal of Wildlife management*, 84: 685-696. <https://doi.org/10.1002/jwmg.21844>

Schaub, M. (2012). Spatial distribution of wind turbines is crucial for the survival of red kite populations. *Biological Conservation*, 155, 111-118. <https://doi.org/10.1016/j.biocon.2012.06.021>

Turnhout, E., Metze, T., Wyborn, C., Klenk, Nicole L. and Louder, E. (2020). The politics of co-production: participation, power, and transformation. *Current Opinion in Environmental Sustainability*, 42, 15-21. <https://doi.org/10.1016/j.cosust.2019.11.009>

United Nations Framework Convention on Climate Change (UNFCCC) (2015). The Paris Agreement. Technical Report United Nations Framework Convention on Climate Change.

Annexe III. Espèces d'étude proposées par les acteurs du programme MAPE

Table 1. Liste des espèces d'étude proposée par les acteurs du programme MAPE et statut de ces espèces (i) en termes d'occurrence des mortalités au niveau des centrales éoliennes (espèces le plus couramment retrouvées aux pieds des éoliennes en France, d'après le rapport de G. Marx, 2017) et (ii) en termes de conservation (espèces vulnérables, en danger ou en danger critique d'extinction, selon la liste rouge de l'UICN). Les espèces en gras, ainsi qu'au moins une espèce des ordres en gras, ont été étudiées dans le cadre des études présentées dans ce manuscrit.

Ordre	Espèces	Espèces soumises aux mortalités	Liste rouge de l'IUCN
Accipitriformes	Aigle botté (<i>Hieraetus pennatus</i>)		
	Aigle de Bonelli (<i>Aquila fasciata</i>)		X
	Aigle royal (<i>Aquila chrysaetos</i>)		X
	Autour des palombes (<i>Accipiter gentilis</i>)		X
	Balbusard pêcheur (<i>Pandion haliaetus</i>)		X
	Bondrée apivore (<i>Pernis apivorus</i>)		
	Busard cendré (<i>Circus pygargus</i>)	X	
	Busard des roseaux (<i>Circus aeruginosus</i>)		
	Busard Saint-Martin (<i>Circus cyaneus</i>)		
	Buse variable (<i>Buteo buteo</i>)	X	
	Circaète Jean le Blanc (<i>Circaetus gallicus</i>)		
	Elanion blanc (<i>Elanus caeruleus</i>)		X
	Epervier d'Europe (<i>Accipiter nisus</i>)	X	
	Gypaète barbu (<i>Gypaetus barbatus</i>)		X
	Milan noir (<i>Milvus migrans</i>)	X	
	Milan royal (<i>Milvus milvus</i>)	X	X
	Pygargue à queue blanche (<i>Haliaeetus albicilla</i>)	X	X

	Vautour fauve (<i>Gyps fulvus</i>)	X	
	Vautour moine (<i>Aegypius monachus</i>)		X
	Vautour percnoptère (<i>Neophron percnopterus</i>)		X
Falconiformes	Faucon crécerelle (<i>Falco tinnunculus</i>)	X	
	Faucon crécerellette (<i>Falco naumanni</i>)	X	X
	Faucon hobereau (<i>Falco subbuteo</i>)		
	Faucon pèlerin (<i>Falco peregrinus</i>)		
Apodiformes	Martinet noir (<i>Apus apus</i>)	X	
Charadriiformes	Œdicnème criard (<i>Burhinus oediconemus</i>)		
	Pluvier doré (<i>Pluvialis apricaria</i>)		
	Sterne pierregarin (<i>Sterna hirundo</i>)		
	Vanneau huppé (<i>Vanellus vanellus</i>)		
Galliformes	Caille des blés (<i>Coturnix coturnix</i>)		
	Perdrix grise (<i>Perdix perdix</i>)	X	
	Perdrix rouge (<i>Alectoris rufa</i>)	X	
Gruiformes	Grue cendrée (<i>Grus grus</i>)		X
Laridés	Goéland argenté (<i>Larus argentatus</i>)	X	
	Goéland brun (<i>Larus fuscus</i>)	X	
	Mouette rieuse (<i>Chroicocephalus ridibundus</i>)	X	
Otidiformes	Outarde canepetière (<i>Tetrax tetrax</i>)		X
Passeriformes	Alouette des champs (<i>Alauda arvensis</i>)	X	
	Alouette lulu (<i>Lullula arborea</i>)	X	
	Bruant jaune (<i>Emberiza citrinella</i>)	X	X
	Bruant proyer (<i>Emberiza calandra</i>)	X	

	Chardonneret élégant (<i>Carduelis carduelis</i>)		X
	Etourneau sansonnet (<i>Sturnus vulgaris</i>)	X	
	Fauvette à tête noire (<i>Sylvia atricapilla</i>)	X	
	Gobemouche noir (<i>Ficedula hypoleuca</i>)	X	X
	Grive musicienne (<i>Turdus philomelos</i>)	X	
	Hirondelle de fenêtre (<i>Delichon urbicum</i>)	X	
	Linotte mélodieuse (<i>Carduelis cannabina</i>)		X
	Merle noir (<i>Turdus merula</i>)	X	
	Moineau domestique (<i>Passer domesticus</i>)	X	
	Moineau friquet (<i>Passer montanus</i>)		X
	Pies-grièches (<i>Lanius sp.</i>)		
	Pouillot véloce (<i>Phylloscopus collybita</i>)	X	
	Roitelet huppé (<i>Regulus regulus</i>)	X	
	Roitelet à triple-bandeau (<i>Regulus ignicapilla</i>)	X	
	Rougegorge familier (<i>Erithacus rubecula</i>)	X	
	Verdier d'Europe (<i>Carduelis chloris</i>)		
Ciconiiformes	Cigogne blanche (<i>Ciconia ciconia</i>)	X	
	Cigogne noire (<i>Ciconia nigra</i>)		X
Strigiformes	Chouette hulotte (<i>Strix aluco</i>)		
	Effraie des clochers (<i>Tyto alba</i>)		
	Grand-duc d'Europe (<i>Bubo bubo</i>)		
	Hibou des marais (<i>Asio flammeus</i>)		X

Annexe IV. Problèmes rencontrés pour l'évaluation de la sensibilité aux contrastes achromatiques des oiseaux

L'utilisation de l'OCR pour évaluer les capacités visuelles des oiseaux est peu référencée et rarement pratiquée sur des espèces sauvages. Par conséquent, pour 90 % des espèces que j'ai étudiées, je ne disposais pas d'informations sur (i) la vitesse de défilement du signal et les fréquences spatiales appropriées, (ii) la configuration des écrans nécessaires pour obtenir un OCR visible par l'expérimentateur, (iii) ni sur le comportement des oiseaux une fois placés dans le dispositif expérimental. De nombreux essais ont donc été nécessaires pour adapter ces différents paramètres.

Pour chaque espèce, j'ai fixé la vitesse de défilement du signal selon la visibilité de l'OCR. J'ai donc réalisé des tests de 5-10 minutes en début d'expérimentation du premier individu de chaque espèce. Je choisissais la vitesse à laquelle l'OCR était le plus visible sur une large gamme de fréquences spatiales avec un contraste maximum. Cette phase de test me donnait aussi l'occasion d'évaluer la gamme de fréquences spatiales perçues avec un contraste maximum, me permettant ainsi de déterminer les fréquences spatiales à utiliser pour obtenir une fonction de sensibilité aux contrastes (CSF).

Afin d'assurer la mise en place d'un OCR, j'ai opté pour une configuration permettant de recouvrir une plus grande partie du champ visuel des oiseaux que la surface recommandée dans la littérature, en plaçant les écrans verticalement et en réduisant au maximum l'arc de cercle formé par les écrans autour de l'oiseau. Malheureusement, malgré cette précaution, je n'ai pas pu observer d'OCR pour certaines espèces, comme pour l'Urubu à tête rouge (*Cathartes aura*), le Vanneau du Sénégal (*Vanellus senegallus*) et le Vanneau éperonné (*Vanellus spinosus*). Pour l'Urubu, la difficulté à distinguer un OCR est sûrement liée à la grande mobilité des yeux de cette espèce. Dans le cas des Vanneaux, c'est le stress de l'oiseau dans le dispositif expérimental qui était en cause. J'ai aussi dû m'entraîner à détecter l'OCR en amont des expérimentations, notamment pour les petits oiseaux (*e.g.* Moineau domestique (*Passer domesticus*), Mésange bleue (*Cyanistes caeruleus*)) qui expriment un OCR très rapide, non référencé dans la littérature. L'utilisation du mode « ralenti » sur les vidéos a parfois été nécessaire pour détecter l'OCR chez ces petites espèces.

J'ai aussi constaté que certaines espèces exprimaient un OCR plus prononcé lorsqu'elles étaient perchées, tandis que l'OCR était plus visible pour d'autres espèces lorsqu'elles étaient

placées sur un sol plat. J'ai donc dû adapter la boîte dans laquelle les oiseaux étaient placés en fonction de leur comportement. De même, il n'existe pas de littérature sur les dimensions des oiseaux quand ils sont posés au sol en termes de hauteur, largeur et longueur (Fig. 1). Il existe uniquement des données sur l'envergure et la longueur du bec à la queue, en suivant le cou (Fig. 1. A).

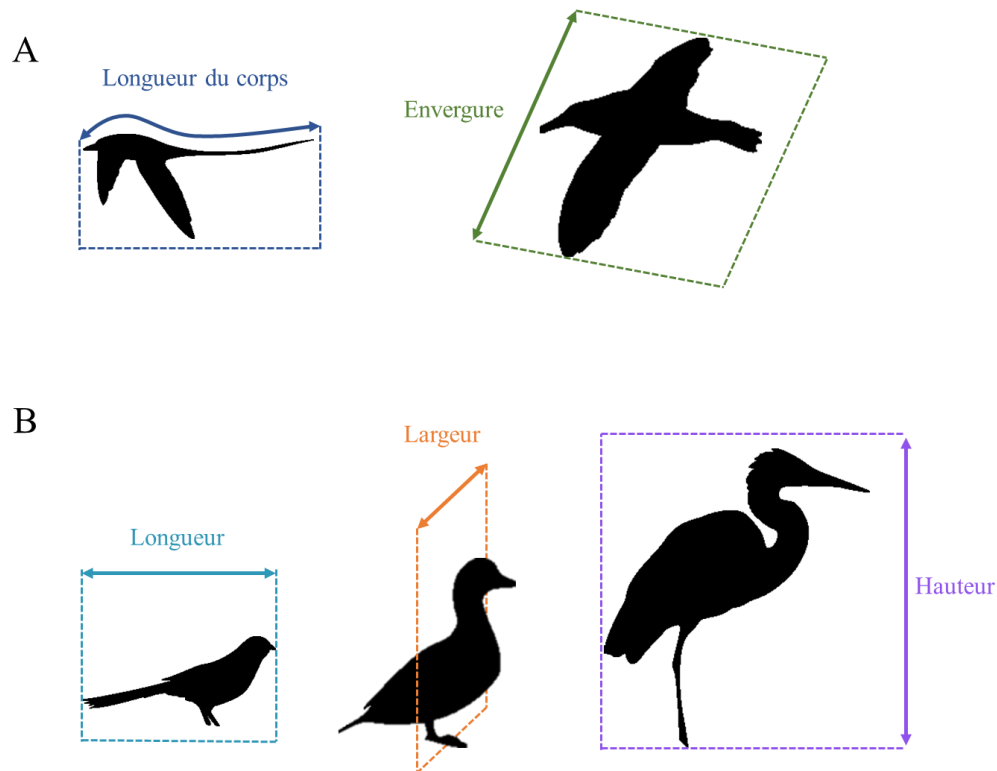


Figure 1. Schéma représentant (A) les dimensions disponibles pour les oiseaux dans la littérature et (B) les dimensions manquantes qui auraient été utiles dans le cadre de l'étude sur la sensibilité aux contrastes des oiseaux présentée dans le **Chapitre I**.

Par conséquent, j'ai dû adapter les dimensions de la boîte au moment où je testais le premier individu de chaque espèce (Table 1). Cette étape a demandé de nombreuses heures supplémentaires et était source de stress pour les oiseaux puisqu'ils devaient être manipulés à plusieurs reprises sur un court laps de temps. Une meilleure documentation sur les dimensions des oiseaux permettrait d'éviter cette étape pour de futures expériences. Enfin, j'ai aussi dû adapter les matériaux utilisés pour les boîtes aux espèces, et plus particulièrement aux vautours qui ont détruit une partie des boîtes. Après de nombreux essais, j'ai finalement trouvé un matériau qu'ils avaient du mal à détruire : les pneus en caoutchouc.

Table 1. Dimensions des boîtes utilisées pour contenir les oiseaux pendant les mesures de sensibilité aux contrastes. Les perchoirs en bois avaient une forme cylindrique classique. Les perchoirs en mousse étaient formés d'un rectangle de mousse mis en travers de la boîte, permettant aux oiseaux de se poser à plat dessus, mais laissant un espace vide devant et derrière l'oiseau. Les dimensions des boîtes ne correspondaient pas aux dimensions exactes des oiseaux, elles permettaient de limiter leur déplacement tout en les laissant libres de leurs mouvements. Les oiseaux avaient souvent un large espace libre au-dessus de leur tête, sauf pour les outardes qui ont tendance à sauter lorsqu'il y a trop d'espace. Les espèces contenues dans un tube en verre lors des expérimentations ne sont pas présentes dans ce tableau (tubes de dimensions fixes décrit dans la section matériel et méthode de l'article, Chapitre I).

Ordre	Espèce	Dimensions de la boîte (cm)			Perchoir
		Profondeur	Largeur	Hauteur	
Accipitriformes	Aigle botté (<i>Hieraaetus pennatus</i>)	50	25	40	oui (mousse)
	Aigle imperial (<i>Aquila heliaca</i>)	90	50	80	oui (mousse)
	Aigle royal (<i>Aquila chrysaetos</i>)	90	50	80	oui (mousse)
	Milan noir (<i>Milvus migrans</i>)	55	25	40	oui (mousse)
	Buse variable (<i>Buteo buteo</i>)	55	25	40	oui (mousse)
	Pygargue à queue blanche (<i>Haliaeetus albicilla</i>)	90	50	80	oui (mousse)
	Pygargue à tête blanche (<i>Haliaeetus leucocephalus</i>)	90	50	80	oui (mousse)
	Vautour fauve (<i>Gyps fulvus</i>)	90	50	95	non
	Vautour moine (<i>Aegypius monachus</i>)	90	50	95	non
	Vautour percnoptère (<i>Neophron percnopterus</i>)	50	25	40	oui (bois)
Anseriformes	Oie cendrée (<i>Anser anser</i>)	60	50	70	non
	Bernache néné (<i>Branta sandvicensis</i>)	50	25	50	non
	Canard pilet (<i>Anas acuta</i>)	50	25	50	non
	Canard souchet (<i>Spatula clypeata</i>)	50	25	50	non
Apodiformes	Martinet noir (<i>Apus apus</i>)	20	25	40	non
Charadriiformes	Vanneau du Sénégal (<i>Vanellus senegallus</i>)	50	25	40	non
	Vanneau éperonné (<i>Vanellus spinosus</i>)	50	25	40	non
	Edicnème criard (<i>Burhinus oedicnemus</i>)	50	25	40	non
Ciconiiformes	Cigogne blanche (<i>Ciconia ciconia</i>)	80	50	115	non

Falconiformes	Crécerelle d'Amérique (<i>Falco sparverius</i>)	50	25	40	oui (mousse)
	Faucon crécerelle (<i>Falco tinnunculus</i>)	50	25	40	oui (mousse)
	Faucon hobereau (<i>Falco subbuteo</i>)	50	25	40	oui (mousse)
	Faucon pèlerin (<i>Falco peregrinus</i>)	50	25	40	oui (mousse)
Galliformes	Francolin à cou jaune (<i>Pternistis leucoscepus</i>)	50	25	40	non
Gruiformes	Grue demoiselle (<i>Grus virgo</i>)	100	50	100	non
Otidiformes	Outarde canepetière (<i>Tetrax tetrax</i>)	50	25	35	non
Passeriformes	Hirondelle de fenêtre (<i>Delichon urbicum</i>)	20	25	40	non
	Grand corbeau (<i>Corvus corax</i>)	55	25	50	non
Pelecaniformes	Spatule d'Afrique (<i>Platalea alba</i>)	60	25	70	non
	Ibis chauve (<i>Geronticus eremita</i>)	50	25	60	non
	Héron garde-bœufs (<i>Bubulcus ibis</i>)	30	25	60	non
Phoenicopteriformes	Flamant du Chili (<i>Phoenicopterus chilensis</i>)	100	50	110	non

Annexe V. Informations complémentaires (en anglais) pour l'article « Weak contrast sensitivity of birds: a common attribute shared by many phylogenetic orders » (Chapitre I)

Supplementary Materials

Supplementary Materials and Methods S1. Details about indoor aviaries for Blue tits (*Cyanistes caeruleus*) and Zebra finches (*Taeniopygia guttata*).

During the year, Blue tits were kept in captivity in outdoor aviaries. For the experiment, they were placed in indoor aviaries with natural lighting and photoperiod. Although the facilities were lit by natural lighting, neon lights (Phillips TL5 HO 90 De Luxe 49 W 965, Phillips, Eindhoven, The Netherlands) were added to increase illumination. The neon lights were turned on 15 min after sunrise and turned off 15 min before sunset (at the time of the experiment, the duration of the day changed from 09h11min to 09h05min). Zebra finches were kept in captivity in indoor aviaries with natural lighting and white LEDs that were turned on 12 hours per day. Blue tits were in a room kept at the same temperature as outside, while the room of Zebra finches was kept at 22°C.

Supplementary material S2: Information on the data used to calculate the corneal diameter (CD) to axial length (AL) ratio for species for which CD and AL data were not directly available.

CD and AL presented in this section are extracted from Ritland (1982).

A mean of the CD:AL ratio of the Eurasian spoonbill (*Platalea leucorodia*) (CD:AL = 0.64), the Royal spoonbill (*Platalea regia*) (CD:AL = 0.61) and the Roseate spoonbill (*Platalea ajaja*) (CD:AL = 0.65) was used for the African spoonbill (*Platalea alba*) ratio.

The CD:AL ratio of the Griffon vulture (*Gyps fulvus*) corresponds to the mean of the White-rumped vulture (*Gyps bengalensis*) (CD:AL = 0.53) and the White-backed vulture (*Gyps africanus*) (CD:AL = 0.55) ratios.

A mean of the CD:AL ratio of the Golden eagle (*Aquila chrysaetos*) (CD:AL = 0.52), the Tawny eagle (*Aquila rapax*) (CD:AL = 0.50) and the Wedge-tailed eagle (*Aquila audax*) (CD:AL = 0.55) was used for the Eastern imperial eagle (*Aquila heliaca*) ratio.

The CD:AL ratio of the Greylag goose corresponds to the ratio of the Greater white-fronted goose (*Anser albifrons*) (CD:AL = 0.58).

A mean of the CD:AL ratio of the Blue-winged teal (*Spatula discors*) (CD:AL = 0.66), the Mallard (*Anas platyrhynchos*) (CD:AL = 0.63), the African black duck (*Anas sparsa*) (CD:AL = 0.68) and the Gadwall (*Mareca strepera*) (CD:AL = 0.73) was used for the Northern pintail (*Anas acuta*) ratio.

Supplementary material S3: Details about individuals for which it was impossible to assess at least one contrast threshold at any SF.

We obtained the contrast threshold for at least one SF of 103 individuals representing 32 species. It was impossible to obtain results for 34 individuals due to various factors, such as stress, lack of attention by the bird or lack of visual information during the experimentation.

Lack of results due to the experimental set-up:

In the case of 3 Nene (*Branta sandvicensis*) and 1 Black kite (*Milvus migrans*) individuals, the contrast threshold determined for some SF during the experiment could not be blindly checked on the videos afterwards.

The bird's head movement was recorded by two cameras, positioned on either side of the bird. Only one of the two cameras was connected to a screen, outside the experimental tent. At the time of the experiment, the observer could attest the presence or absence of optocollic reflex (OCR) thanks to this screen connected to only one of the two cameras, and could thus adapt the grating on the screens in order to determine the threshold contrast. However, sometimes an OCR was not visible on this camera, while it was clearly visible on the second one. It depended on the positioning of the bird's head. In this case, the contrast threshold estimated during the experiment could not be blindly checked because at the lowest contrast levels tested an OCR was visible on the second camera, not seen during the experiment.

We were able to obtain and blindly check the contrast limits for 4 SF for Nene, which was insufficient to have a contrast sensitivity function for this species. However, for those 4 SF the results are consistent with those observed in Greylag geese (*Anser anser*).

Lack of results due to difficulty to assess the OCR:

The OCR was inconspicuous for 1 Western cattle egret (*Bubulcus ibis*), 1 Booted eagle (*Hieraaetus pennatus*), 1 Imperial eagle (*Aquila heliaca*), 1 Northern shoveler (*Spatula*

clypeata) and 1 African spoonbill (*Platalea alba*) making the determination of the contrast threshold difficult to distinguish.

Lack of results due to lack of interest of birds to the stimulus:

In the case of 1 Imperial eagle, 1 Golden eagle (*Aquila chrysaetos*), 2 Chilean flamingos (*Phoenicopterus chilensis*), 2 Demoiselle cranes (*Grus virgo*), 1 Common house martin (*Delichon urbicum*), 1 Common swift (*Apus apus*), 3 Black kites, 1 Eurasian stone curlew (*Burhinus oedicanus*), 1 African spoonbill, 5 Griffon vultures (*Gyps fulvus*) and 1 Cinereous vulture (*Aegypius monachus*), birds continuously kept their heads turned away from the monitors, looked up or down or put their heads in resting position under the wing, making the experiment impossible.

Lack of results due to bird stress:

The first signs of stress in birds in general are: closing of the eyes, decreased muscle tone or hyperventilation. In the case of some species, such as bustards or lapwings, stress may manifest itself in the form of jumping to take off.

Five birds had to be quickly removed from the experimental set-up because of stress: 1 Little bustard (*Tetrax tetrax*), 2 Spur-winged lapwings (*Vanellus spinosus*), 1 African wattled lapwing (*Vanellus senegallus*) and 1 Peregrine falcon (*Falco peregrinus*).

Lack of results due to bird disease:

Finally, we were able to assess the contrast sensitivity of another Peregrine falcon, but we removed this individual from the study because of health problems.

Table S1. Species and experimental setup for contrast sensitivity experiment.

Species	<i>n</i>	Type of box	Stimulus duration (sec)	Angular velocity (deg sec ⁻¹)	Month of experiment	Housing site		
Accipitriformes								
Bald eagle (<i>Haliaeetus leucocephalus</i>)	3	Large U-shaped box	30	10	May	Grand Parc du Puy du Fou		
Black kite (<i>Milvus migrans</i>)	8	Medium size U-shaped box	30	10	May	Grand Parc du Puy du Fou		
Booted eagle (<i>Hieraaetus pennatus</i>)	2	Medium size U-shaped box	30	10	June	Espace Rambouillet		
Cinereous vulture (<i>Aegyptius monachus</i>)	2	Large U-shaped box	30	5	May	Grand Parc du Puy du Fou		
Common buzzard (<i>Buteo buteo</i>)	4	Medium size U-shaped box	30	20	May	Grand Parc du Puy du Fou		
Eastern imperial eagle (<i>Aquila heliaca</i>)	2	Large U-shaped box	30	10	June	Espace Rambouillet		
	2	Large U-shaped box	30	10	May	Grand Parc du Puy du Fou		
Egyptian vulture (<i>Neophron percnopterus</i>)	3	Medium size U-shaped box	30	5	May	Grand Parc du Puy du Fou		
Golden eagle (<i>Aquila chrysaetos</i>)	4	Large U-shaped box	30	10	June	Espace Rambouillet		
Griffon vulture (<i>Gyps fulvus</i>)	8	Large U-shaped box	30	20	May	Grand Parc du Puy du Fou		
	2	Large U-shaped box	30	20	June	Espace Rambouillet		
White-tailed eagle (<i>Haliaeetus albicilla</i>)	3	Large U-shaped box	30	10	May	Grand Parc du Puy du Fou		
Anseriformes								
Greylag goose (<i>Anser anser</i>)	2	Large U-shaped box	20	20	October	Réserve de Sigean	Africaine	de
Nene (<i>Branta sandvicensis</i>)	3	Medium size U-shaped box	20	20	May	Grand Parc du Puy du Fou		
Northern pintail (<i>Anas acuta</i>)	3	Medium size U-shaped box	20	20	October	Réserve de Sigean	Africaine	de
Northern shoveler (<i>Spatula clypeata</i>)	5	Medium size U-shaped box	20	20	October	Réserve de Sigean	Africaine	de
Apodiformes								
Common swift (<i>Apus apus</i>)	6	Medium size U-shaped box	20	20	July	Goupil connexion		
Charadriiformes								
African wattled lapwing (<i>Vanellus senegallus</i>)	1	Medium size U-shaped box	NA	NA	October	Réserve de Sigean	Africaine	de
Eurasian stone curlew (<i>Burhinus oedicnemus</i>)								
Individual A	1	Medium size U-shaped box	20	10	June	Zodyssée		
Individual B	1	Medium size U-shaped box	30	5	June	Zodyssée		
Individual C	1	Medium size U-shaped box	NA	NA	June	Zodyssée		

Spur-winged lapwing (<i>Vanellus spinosus</i>)	2	Medium size U-shaped box	NA	NA	October	Réserve Sigean	Africaine	de
Ciconiiformes								
White stork (<i>Ciconia ciconia</i>)	3	Large U-shaped box	30	5	May	Grand Parc du Puy du Fou		
Falconiformes								
American kestrel (<i>Falco sparverius</i>)	2	Medium size U-shaped box	30	5	June	Les Ailes de l'Urga		
Common kestrel (<i>Falco tinnunculus</i>)	1	Medium size U-shaped box	30	5	May	Grand Parc du Puy du Fou		
Eurasian hobby (<i>Falco subbuteo</i>)	1	Medium size U-shaped box	20	10	May	Grand Parc du Puy du Fou		
Peregrine falcon (<i>Falco peregrinus</i>)	2	Medium size U-shaped box	20	10	June	Espace Rambouillet		
	2	Medium size U-shaped box	20	10	May	Grand Parc du Puy du Fou		
Galliformes								
Yellow-necked spurfowl (<i>Pternistis leucoscepus</i>)	1	Medium size U-shaped box	20	20	October	Réserve Sigean	Africaine	de
Gruiformes								
Demoiselle crane (<i>Grus virgo</i>)	3	Large U-shaped box	30	10	May	Grand Parc du Puy du Fou		
Otidiformes								
Little bustard (<i>Tetrax tetrax</i>)	3	Medium size U-shaped box	20	10	June	Zoodyssée		
Passeriformes								
Common house martin (<i>Delichon urbicum</i>)	4	Medium size U-shaped box	20	30	July	Goupil connexion		
Eurasian blue tit (<i>Cyanistes caeruleus</i>)	10	Glass cylinder	20	30	December	CEFE		
House sparrow (<i>Passer domesticus</i>)	10	Glass cylinder	20	30	February	CEBC		
Northern raven (<i>Corvus corax</i>)	3	Medium size U-shaped box	20	5	June	Les Ailes de l'Urga		
Zebra finch (<i>Taeniopygia guttata</i>)	10	Glass cylinder	20	30	February	CEBC		
Pelecaniformes								
African spoonbill (<i>Platalea alba</i>)	4	Large U-shaped box	30	20	October	Réserve Sigean	Africaine	de
Northern bald ibis (<i>Geronticus eremita</i>)	3	Medium size U-shaped box	20	25	October	Réserve Sigean	Africaine	de
Western cattle egret (<i>Bubulcus ibis</i>)	4	Medium size U-shaped box	20	30	May	Grand Parc du Puy du Fou		
Phoenicopteriformes								
Chilean flamingo (<i>Phoenicopterus chilensis</i>)	4	Large U-shaped box	20	15	October	Réserve Sigean	Africaine	de

Table S2. The range of contrast tested.

Michelson contrast	1/Michelson contrast	Michelson contrast	1/Michelson contrast	Michelson contrast	1/Michelson contrast
0.991	1.009	0.731	1.369	0.374	2.671
0.976	1.025	0.723	1.383	0.359	2.788
0.967	1.034	0.715	1.400	0.345	2.897
0.959	1.043	0.706	1.417	0.331	3.023
0.948	1.055	0.698	1.433	0.318	3.148
0.940	1.064	0.689	1.452	0.304	3.286
0.933	1.071	0.679	1.472	0.291	3.441
0.923	1.083	0.670	1.492	0.276	3.619
0.921	1.085	0.661	1.513	0.263	3.798
0.908	1.102	0.653	1.532	0.249	4.010
0.899	1.113	0.642	1.558	0.234	4.266
0.894	1.119	0.633	1.580	0.221	4.533
0.883	1.132	0.623	1.605	0.207	4.826
0.878	1.139	0.613	1.631	0.193	5.192
0.873	1.145	0.602	1.661	0.177	5.637
0.863	1.159	0.591	1.692	0.163	6.146
0.852	1.174	0.580	1.723	0.150	6.689
0.847	1.181	0.570	1.755	0.136	7.375
0.841	1.188	0.559	1.789	0.119	8.389
0.834	1.198	0.548	1.825	0.104	9.588
0.829	1.207	0.537	1.862	0.091	10.977
0.817	1.224	0.526	1.903	0.076	13.089
0.810	1.235	0.513	1.948	0.061	16.420
0.803	1.245	0.501	1.996	0.045	22.472
0.798	1.253	0.489	2.043	0.030	33.223
0.791	1.264	0.478	2.092	0.025	40.650
0.784	1.276	0.465	2.151	0.018	56.497
0.776	1.288	0.453	2.208		
0.770	1.299	0.440	2.272		
0.762	1.312	0.427	2.341		
0.754	1.326	0.413	2.419		
0.746	1.341	0.401	2.496		
0.738	1.355	0.388	2.579		

Figure S1. Contrast sensitivity function (A) and the peak contrast sensitivity with standard error (B) for the American kestrel (*Falco sparverius*), tested inside the box with polycarbonate wall or outside the box, *i.e.* without polycarbonate wall between the birds and the monitors. N = 2 individuals.

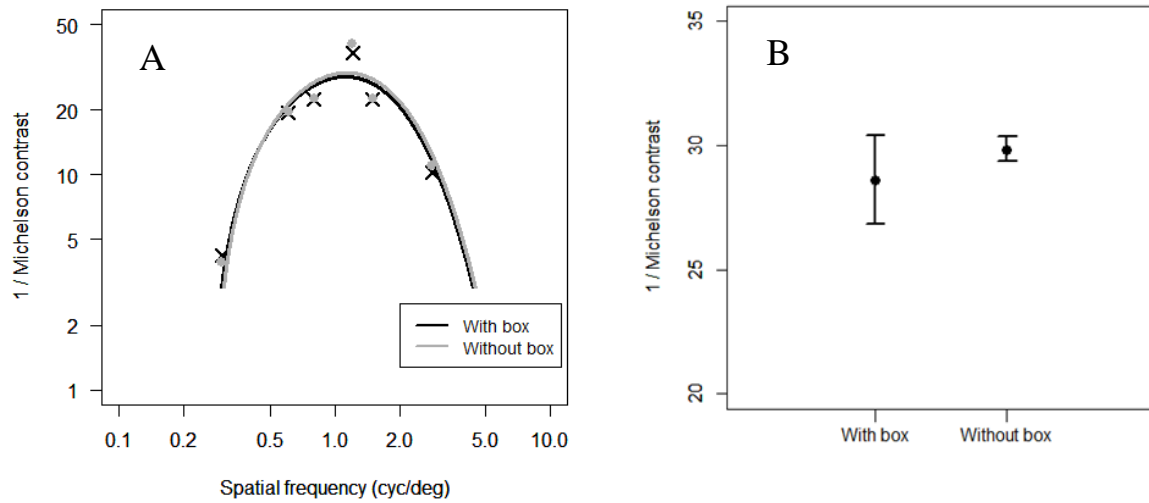
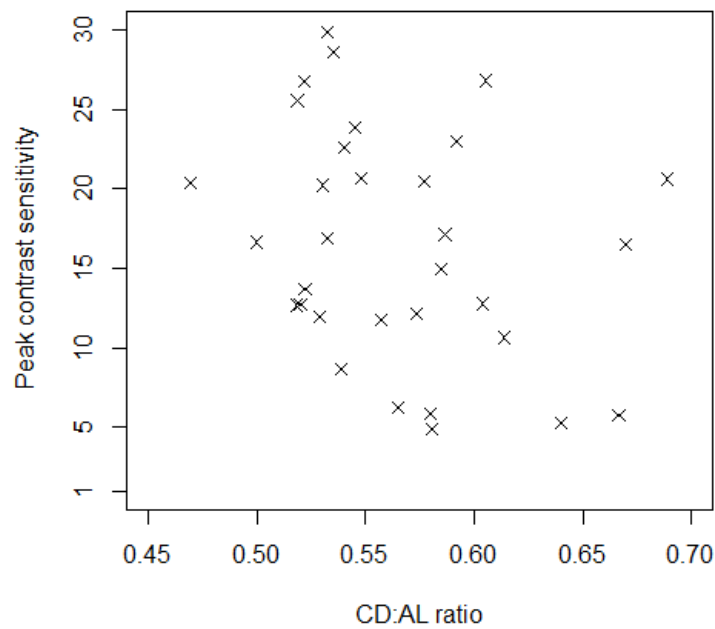


Figure S2. Peak contrast sensitivity (expressed as 1/Michelson contrast threshold) depending on the corneal diameter (CD) to the axial length (AL) ratio.



Annexe VI. Informations complémentaires (en anglais) pour l'article « Detection of wind turbines rotary motion by birds » (Chapitre II)

Supplementary Materials

Supplementary material S1. Degree of visual angle calculation.

Degree of visual angle (α) correspond to the size of an object on the retina, independently of the distance between this object and the eye.

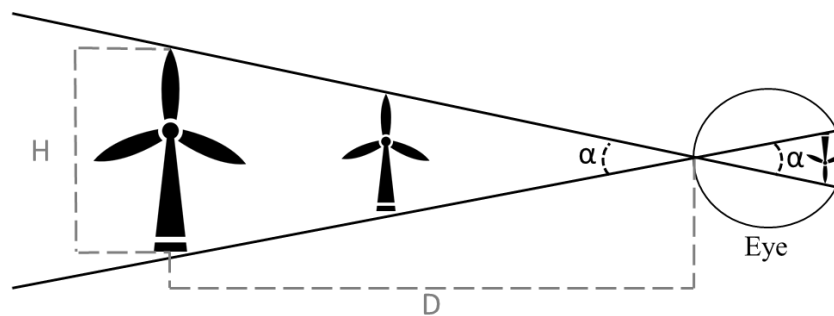


Figure. Degree of visual angle of an image on the retina. Modified from Hodos (2002).

$$\alpha = 57.3 \times \frac{H}{D}$$

α in degree (radians are converted to degrees thanks to the 57.3 factor, *i.e.* 180° divided by π), H and D have the same unity, *e.g.* meters.

To obtain degrees of visual angle per seconds, H is then replaced by the linear speed at the blade's tip. For example, in our experiment the blade-tip speed of a turbine rotating at 125 rpm would be 10.5 m sec^{-1} , with a speed of 200 dva sec^{-1} for the birds.

Table S1. Information on birds used in the experiment.

Common name	Species name	Individual	Sex	Age (years)	Body mass (g)	Conditioned
Domestic doves	<i>Streptopelia roseogrisea risoria</i>	Blue	Male	NA	143	Yes
		White	NA	NA	141	Yes
		Red	NA	NA	113	Yes
		Green	NA	NA	111	Yes
		Yellow	NA	NA	128	Yes
Harris's hawk	<i>Parabuteo unicinctus</i>	Gypsie	Female	11	975	Yes
		Lancelot	Male	12	690	Yes
		Xeres	Female	5	985	No
		Dali	Male	1	670	Yes
		Allende	Male	4	510	No

Table S2. Information about conditioning and testing phases. Number and month of testing sessions with the black background in black bold, dark grey background in dark grey bold and light grey background in light grey.

Individual	Number of trials per session	Number of conditioning sessions*	Month(s) of the conditioning phase*	Number of testing sessions	Month(s) of the testing phase
Harris's hawks					
Lancelot	32	18	June 2022	5	July 2022
Gypsie	32	18	June 2022	5	July 2022
Dali	32	9	June 2022	5	July 2022
Domestic doves					
White	16	11	March/April 2022	14	April/May 2022
				10	May 2022
				10	June 2022
Blue	16	10	March/April 2022	14	April/May 2022
				10	May 2022
				10	June 2022
Red	16	27	March/April/ May 2022	14	May 2022
				10	June 2022
				10	June 2022
Yellow	16	10	March/April 2022	14	April/May 2022
				10	May 2022
				10	June 2022
Green	16	32	March/April/May 2022	14	May 2022
				10	June 2022
				10	June 2022

* The initial speeds used for conditioning domestic doves were 3 and 21 rpm. After one month, *i.e.* more than 20 sessions, as the birds could not perform the task, the 3 rpm speed was replaced by 8 rpm. Data presented in this table take as the first conditioning session the first day of the conditioning phase using the 8 and 21 rpm training speeds.

Figure S1. Pictures of (A) miniature wind turbines, (B) the outdoor aviary of domestic doves with the dark grey background and (C) the room of Harris’s hawks used for the experiment with the black background.

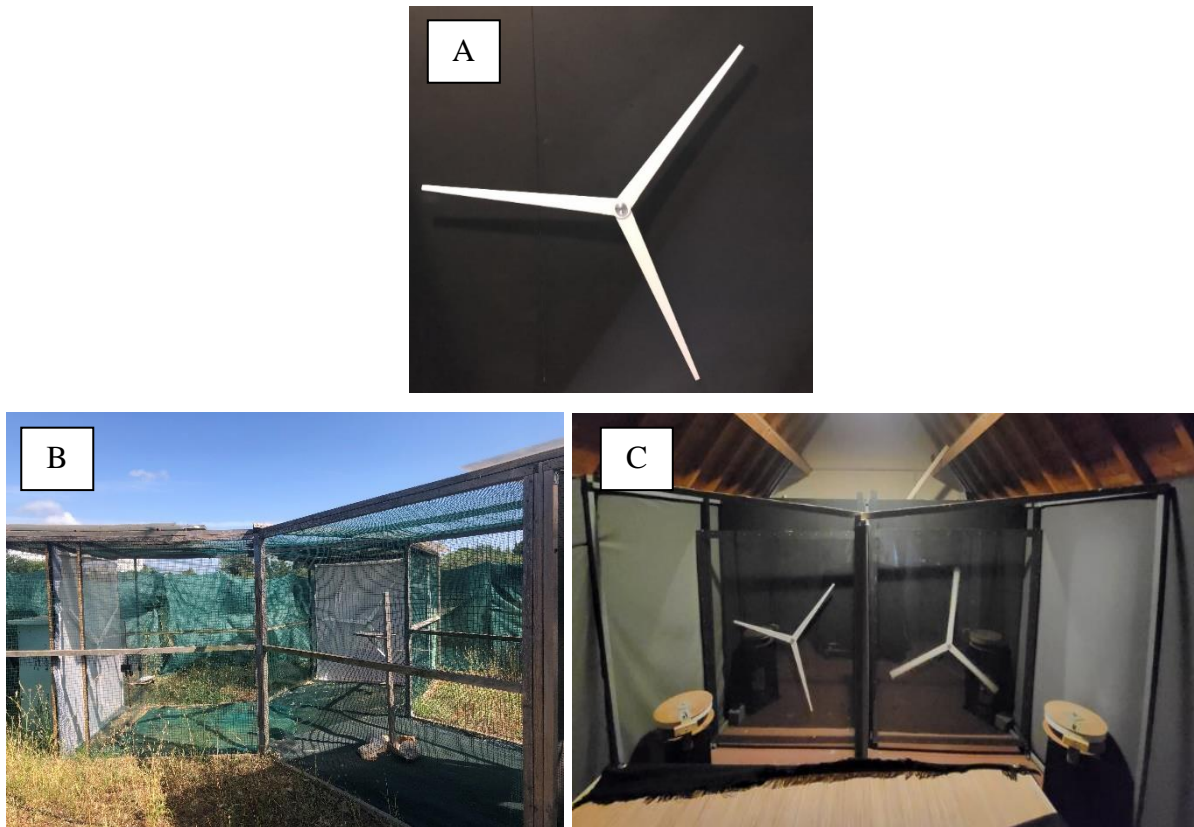
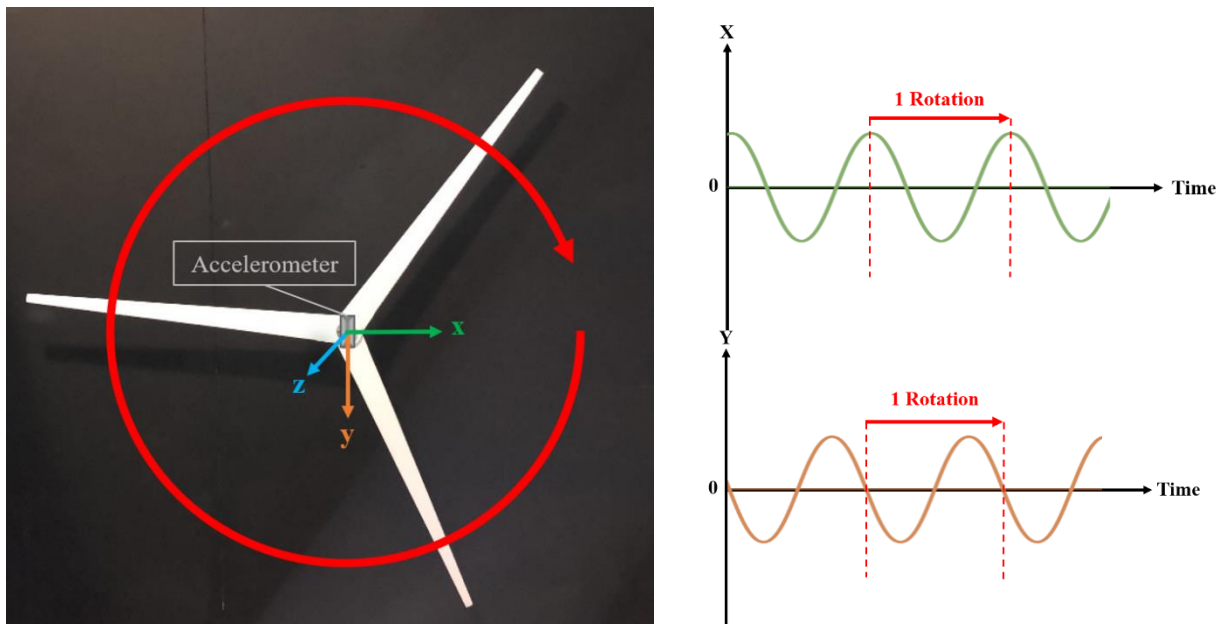


Figure S2. Using of accelerometer to measure wind turbine’s speeds.



$$RPM = \frac{1}{\text{Duration of one rotation (in minutes)}}$$

Annexe VII. Informations complémentaires (en anglais) pour l'article « Flight decisions of homing pigeons in front of wind turbines: the role of blade rotation frequency » (Chapitre III)

Supplementary Materials

Supplementary material S1. Variation between birds in the number of days for aviary habituation.

The experimenter (CB) had to limit 10 the number of individuals in the training phase per day due to the limited time available for experiments each day. Thus, when a training place became available (when one of the 10 individuals in training moved to the test phase or was excluded from the experiment, see Table S1), the individual who spent the most days in the aviary habituation group moved to the training phase, and a new individual was included in the aviary habituation group.

Table S1. Information on birds used in the experiment.

Individual identification	Sex	Age (years)	Habituation phase (number of days)	Training phase (number of days)	Day of the testing phase (reason if not tested)
119523	Male	6	3	7	Not tested (a,b)
258984	Female	2	9	9	19 April 2023
258986	Male	2	7	18	15 April 2023
NA (lost ring)	Female	NA	11	9	12 April 2023
297654	Female	3	6	11	5 April 2023
297651	Female	3	3	9	21 March 2023
297662	Female	3	6	9	1 April 2023
091299	Male	7	3	7	Not tested (a,b,c)
047818	Male	1	3	11	Not tested (a)
196664	Female	9	12	13	Not tested (d)
047813	Male	1	3	7	Not tested (a,b)
081570	Male	5	3	15	Not tested (b,c)
396190	NA	12	10	5	13 April 2023
168158	Male	13	14	1	Not tested (e)
081550	Male	5	6	10	4 April 2023
047501	Male	8	7	13	Not tested (a,b)
258989	Female	2	14	5	9 April 2023
168160	Female	13	3	6	18 March 2023
297660	Female	3	14	5	9 April 2023
168193	Male	13	11	2	Not tested (e)
396198	Female	12	9	4	8 April 2023
297659	Female	3	3	7	Not tested (b,f)

447154	Male	11	8	9	Not tested (d)
047499	Female	8	11	10	18 April 2023
196696	Female	9	12	2	11 April 2023
119541	Female	6	8	8	20 April 2023
196646	Female	9	7	8	Not tested (b,f)
119548	Male	6	3	11	Not tested (a,b)
471430	Female	10	8	3	Not tested (b)
047484	Female	8	6	10	Not tested (a,b,c)
168154	Male	13	3	9	21 March 2023

- a. The bird crosses the experimental aviary by randomly passing through each of the three openings during the training phase.
- b. The bird did not systematically leave the starting box during trials of the training phase.
- c. The bird landed on the ground in the first part of the aviary, not systematically crossing the aviary through one of the openings during the training phase.
- d. The training phase of the bird could not be validated before the end of the experiment (ends on 22 April 2023).
- e. Poor physical condition of the bird (difficulty in flying for short periods repeatedly).
- f. The bird was stressed during the training phase (decreased food intake, panting and/or prostration in the starting box).

Birds not tested for reasons d, e and f were removed from the experiment before the 8th training session.

Table S2. Birds' decision to cross the rotor-swept area through the central opening (green) or to avoid it (orange), depending on the rotation speed and the number of blades (two or four). When a bird avoided the rotor-swept area, it could land on the ground in the front part of the aviary (G) or bypass the rotor by flying through the left (L) or right (R) opening. The (benign) collisions with the blades when a bird crossed through the central opening are marked by a star.

Individual	3 rpm		5 rpm		8 rpm		16 rpm		21 rpm	
168160		*	*	*	*	*	G	L	R	R
396190	*	*		*	*	*	*	G	R	R
168154		L	*	L		L	L	G	*	L
297651		R		*	R	R	R		G	G
297654			R	*	*	R	R	G	R	R
297660	*					G	*	*	R	R
NA (lost ring)		*	*	R	*	R	G	R	R	R
119541	G	R	*	G	G	L	G	G	R	L
258986		R	R	R	R	R	R	R	R	R
297662	*	R	R	G	R	R	G	R	G	R
396198	G	G	G	*	G	G	G	G	G	G
047499	G	R	R	R	*	R	R	G	R	R
258984		L	L	L	*	G	L	G	G	G
081550	G	G	G	G	G	G	G	G	G	G
258989	R	R	G	R	R	R	R	R	G	G
196696	R	R	G	R	R	R	R	R	R	R

Table S3. Results of the effect of the bird’s previous collision with blades (“Collision”), rotation speed (“Speed”), number of blades (“Nb_blades”; two blades was used as reference) and blades’ frequency (“Frequency”) on the bird’s decision to cross the central opening, with confidence interval (CI) at 95%. The interaction between two variables is represented by a colon. The best models on the AIC criterion ($\Delta AIC < 4$) are in bold.

Model name	Explanatory variables	Estimates \pm SE	Lower CI	Upper CI	z	p
<i>Decision_1</i>	Intercept	0.831 \pm 0.723	-0.585	2.248	1.150	0.250
	Collision	-0.610 \pm 0.616	-1.818	0.598	-0.990	0.322
	Speed	-0.230 \pm 0.052	-0.331	-0.129	-4.473	<0.001
<i>Decision_2</i>	Intercept	-0.504 \pm 0.557	-1.595	0.587	-0.905	0.365
	Collision	-0.803 \pm 0.557	-1.894	0.288	-1.443	0.149
	Nb_blades	-1.191 \pm 0.449	-2.071	-0.310	-2.650	0.008
<i>Decision_3</i>	Intercept	1.878 \pm 0.914	0.085	3.670	2.053	0.040
	Collision	-0.732 \pm 0.675	-2.056	0.592	-1.084	0.278
	Speed	-0.271 \pm 0.069	-0.407	-0.135	-3.899	<0.001
	Nb_blades	-1.947 \pm 0.962	-3.833	-0.061	-2.023	0.043
	Speed: Nb_blades	0.035 \pm 0.098	-0.157	0.227	0.355	0.723
<i>Decision_4</i>	Intercept	1.054 \pm 0.786	-0.487	2.595	1.341	0.180
	Collision	-0.908 \pm 0.665	-2.211	0.395	-1.366	0.172
	Frequency	-5.270 \pm 1.240	-7.699	-2.841	-4.252	<0.001

Table S4. Results of the effect of the bird’s previous collision with blades (“Collision”), rotation speed (“Speed”), number of blades (“Nb_blades”; “two blades” was used as reference) and blades’ frequency (“Frequency”) on the bird’s decision time, with confidence interval (CI) at 95%. The interaction between two variables is represented by a colon. Based on AIC criterion ($\Delta AIC < 4$), the four models are equivalent.

Model name	Explanatory variables	Estimates \pm SE	Lower CI	Upper CI	z	p
<i>Time_1</i>	Intercept	5.553 \pm 0.180	5.200	5.905	30.856	<0.001
	Collision	0.099 \pm 0.116	-0.129	0.327	0.849	0.396
	Speed	-0.013 \pm 0.007	-0.026	0.000	-1.905	0.058
<i>Time_2</i>	Intercept	5.341 \pm 0.175	4.997	5.685	30.441	<0.001
	Collision	0.102 \pm 0.116	-0.125	0.329	0.883	0.377
	Nb_blades	0.145 \pm 0.090	-0.032	0.322	1.605	0.109
<i>Time_3</i>	Intercept	5.424 \pm 0.197	5.038	5.811	27.508	<0.001
	Collision	0.097 \pm 0.116	-0.130	0.324	0.837	0.403
	Speed	-0.008 \pm 0.010	-0.026	0.011	-0.810	0.418
	Nb_blades	0.244 \pm 0.168	-0.086	0.575	1.451	0.147
	Speed: Nb_blades	-0.010 \pm 0.014	-0.036	0.017	-0.736	0.462
<i>Time_4</i>	Intercept	5.491 \pm 0.178	5.141	5.840	30.807	<0.001
	Collision	0.089 \pm 0.117	-0.140	0.319	0.763	0.445
	Frequency	-0.131 \pm 0.117	-0.360	0.099	-1.116	0.264

Table S5. Results of the effect of the bird’s previous collision with blades (“Collision”), rotation speed (“Speed”), number of blades (“Nb_blades”; two blades was used as reference), blades’ frequency (“Frequency”) and distance of the birds from the rotor on the bird’s lateral position in the aviary, with confidence interval (CI) at 95%. The interaction between two variables is represented by a colon. The best model based on AIC criterion is in bold.

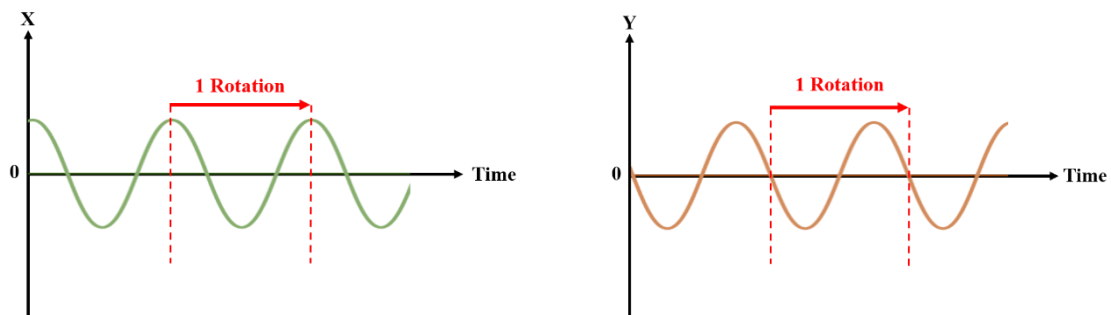
Model name	Explanatory variables	Estimates ± SE	Lower CI	Upper CI	z	p	
<i>Position_1</i>	<i>Distance used as reference: 100 cm</i>						
	Intercept	1.715 ± 0.699	0.345	3.086	2.454	0.014	
	Collision	-0.942 ± 0.421	-1.767	-0.118	-2.241	0.025	
	Speed	-0.141 ± 0.041	-0.221	-0.061	-3.448	<0.001	
	Distance 135 cm	-0.743 ± 0.617	-1.952	0.466	-1.204	0.229	
	Distance 170 cm	-0.635 ± 0.644	-1.898	0.628	-0.986	0.324	
	Speed:Distance 135 cm	0.082 ± 0.051	-0.018	0.182	1.612	0.107	
	Speed:Distance 170 cm	0.119 ± 0.054	0.014	0.225	2.215	0.027	
	<i>Distance used as reference: 135 cm</i>						
	Intercept	0.973 ± 0.660	-0.320	2.265	1.475	0.140	
	Collision	-0.942 ± 0.421	-1.767	-0.118	-2.241	0.025	
	Speed	-0.059 ± 0.034	-0.124	0.007	-1.750	0.080	
	Distance 100 cm	0.743 ± 0.617	-0.466	1.952	1.204	0.229	
	Distance 170 cm	0.107 ± 0.596	-1.060	1.275	0.180	0.857	
	Speed:Distance 100 cm	-0.082 ± 0.051	-0.182	0.018	-1.612	0.107	
	Speed:Distance 170 cm	0.037 ± 0.049	-0.059	0.133	0.758	0.448	
	<i>Distance used as reference: 170 cm</i>						
	Intercept	1.080 ± 0.683	-0.258	2.418	1.582	0.114	
	Collision	-0.942 ± 0.421	-1.767	-0.118	-2.241	0.025	
	Speed	-0.022 ± 0.037	-0.095	0.051	-0.582	0.560	
	Distance 100 cm	0.635 ± 0.644	-0.628	1.898	0.986	0.324	
	Distance 135 cm	-0.107 ± 0.596	-1.275	1.060	-0.180	0.857	
	Speed:Distance 100 cm	-0.119 ± 0.054	-0.225	-0.014	-2.215	0.027	
	Speed:Distance 135 cm	-0.037 ± 0.049	-0.133	0.059	-0.758	0.448	
	<i>Position_2</i>	<i>Distance used as reference: 100 cm</i>					
		Intercept	0.669 ± 0.578	-0.464	1.803	1.158	0.247
		Collision	-0.964 ± 0.405	-1.758	-0.170	-2.378	0.017
		Nb_blades	-0.859 ± 0.502	-1.843	0.125	-1.711	0.087
Distance 135 cm		0.061 ± 0.448	-0.816	0.939	0.137	0.891	
Distance 170 cm		0.215 ± 0.475	-0.717	1.146	0.451	0.652	
Nb_blades:Distance 135 cm		0.056 ± 0.666	-1.249	1.360	0.084	0.933	
Nb_blades:Distance 170 cm		0.773 ± 0.705	-0.609	2.155	1.096	0.273	
<i>Distance used as reference: 135 cm</i>							
Intercept		0.731 ± 0.565	-0.377	1.839	1.292	0.196	
Collision		-0.964 ± 0.405	-1.758	-0.170	-2.378	0.017	
Nb_blades		-0.803 ± 0.447	-1.679	0.072	-1.798	0.072	
Distance 100 cm		-0.061 ± 0.448	-0.939	0.816	-0.137	0.891	
Distance 170 cm		0.153 ± 0.448	-0.724	1.031	0.343	0.732	

Nb_blades:Distance 100 cm	-0.056 ± 0.666	-1.360	1.249	-0.084	0.933
Nb_blades:Distance 170 cm	0.717 ± 0.665	-0.587	2.021	1.077	0.281
<i>Distance used as reference: 170 cm</i>					
Intercept	0.884 ± 0.589	-0.270	2.038	1.501	0.133
Collision	-0.964 ± 0.405	-1.758	-0.170	-2.378	0.017
Nb_blades	-0.086 ± 0.493	-1.053	0.881	-0.175	0.861
Distance 100 cm	-0.215 ± 0.475	-1.146	0.717	-0.451	0.652
Distance 135 cm	-0.153 ± 0.448	-1.031	0.724	-0.343	0.732
Nb_blades:Distance 100 cm	-0.773 ± 0.705	-2.155	0.609	-1.096	0.273
Nb_blades:Distance 135 cm	-0.717 ± 0.665	-2.021	0.587	-1.077	0.281

<i>Position _3</i>	<i>Distance used as reference: 100 cm</i>				
Intercept	2.088 ± 0.834	0.452	3.723	2.502	0.012
Collision	-0.939 ± 0.423	-1.768	-0.110	-2.220	0.026
Speed	-0.135 ± 0.055	-0.242	-0.028	-2.470	0.014
Nb_blades	-0.739 ± 0.950	-2.600	1.123	-0.778	0.437
Distance 135 cm	-0.907 ± 0.860	-2.591	0.778	-1.055	0.292
Distance 170 cm	-0.694 ± 0.898	-2.453	1.066	-0.773	0.440
Speed:Nb_blades	-0.020 ± 0.080	-0.176	0.134	-0.254	0.800
Speed:Distance 135 cm	0.094 ± 0.070	-0.043	0.232	1.344	0.179
Speed:Distance 170 cm	0.087 ± 0.074	-0.057	0.231	1.187	0.235
Nb_blades:Distance 135 cm	0.339 ± 1.249	-2.109	2.787	0.271	0.786
Nb_blades:Distance 170 cm	0.129 ± 1.292	-2.403	2.661	0.100	0.921
Speed:Nb_blades:Distance 135 cm	-0.024 ± 0.103	-0.227	0.178	-0.234	0.814
Speed:Nb_blades:Distance 170 cm	0.073 ± 0.108	-0.140	0.285	0.670	0.503
<i>Distance used as reference: 135 cm</i>					
Intercept	1.181 ± 0.770	-0.329	2.691	1.533	0.125
Collision	-0.939 ± 0.423	-1.768	-0.110	-2.220	0.026
Speed	-0.041 ± 0.046	-0.131	0.049	-0.887	0.375
Nb_blades	-0.400 ± 0.821	-2.009	1.210	-0.487	0.627
Distance 100 cm	0.907 ± 0.860	-0.778	2.591	1.055	0.292
Distance 170 cm	0.213 ± 0.833	-1.420	1.844	0.256	0.798
Speed:Nb_blades	-0.044 ± 0.067	-0.176	0.087	-0.662	0.508
Speed:Distance 100 cm	-0.094 ± 0.070	-0.176	0.087	-1.344	0.179
Speed:Distance 170 cm	-0.007 ± 0.068	-0.140	0.126	-0.104	0.917
Nb_blades:Distance 100 cm	-0.339 ± 1.249	-2.787	2.109	-0.271	0.786
Nb_blades:Distance 170 cm	-0.210 ± 1.204	-2.570	2.150	-0.175	0.861
Speed:Nb_blades:Distance 100 cm	0.024 ± 0.103	-0.178	0.227	0.234	0.815
Speed:Nb_blades:Distance 170 cm	0.097 ± 0.100	-0.099	0.292	0.970	0.332
<i>Distance used as reference: 170 cm</i>					
Intercept	1.394 ± 0.811	-0.195	2.983	1.720	0.085
Collision	-0.939 ± 0.423	-1.768	-0.110	-2.220	0.026
Speed	-0.048 ± 0.051	-0.148	0.053	-0.933	0.351
Nb_blades	-0.610 ± 0.883	-2.341	1.122	-0.690	0.490
Distance 100 cm	0.694 ± 0.898	-1.066	2.453	0.773	0.440
Distance 135 cm	-0.213 ± 0.833	-1.846	1.420	-0.256	0.798

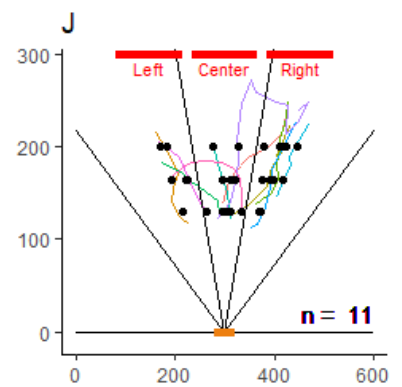
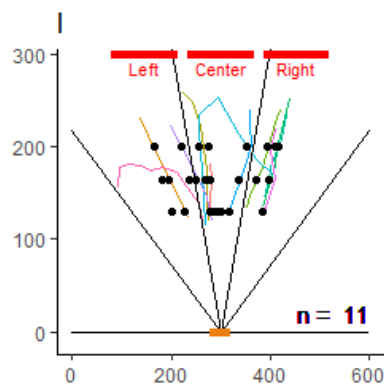
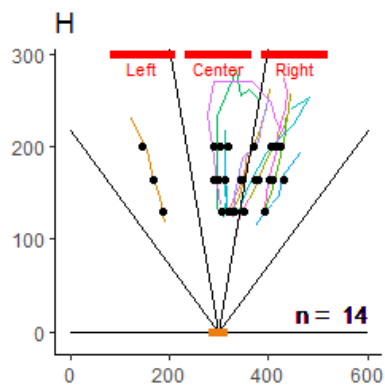
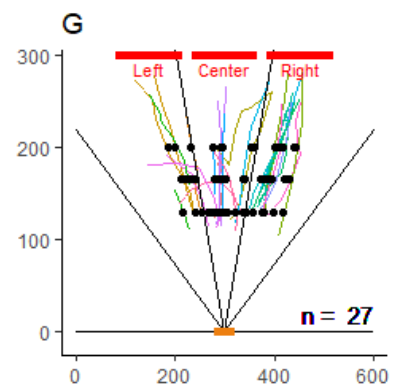
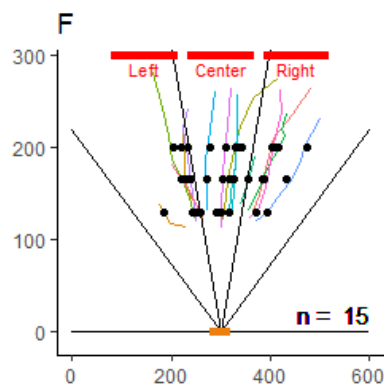
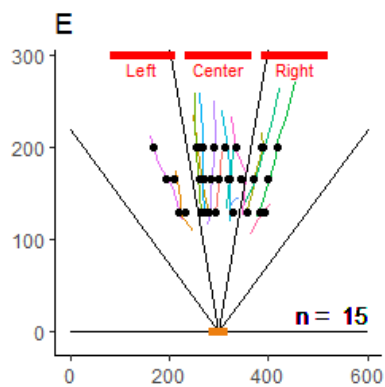
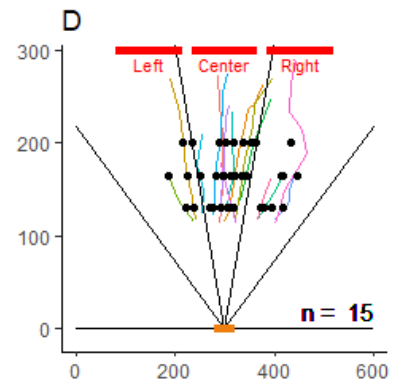
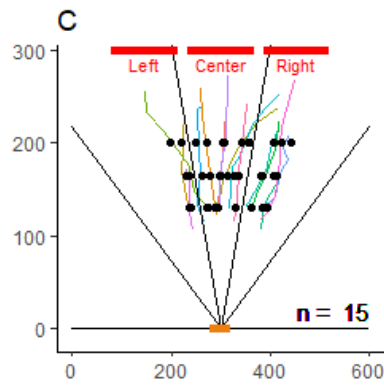
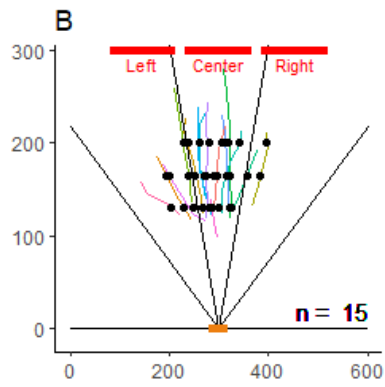
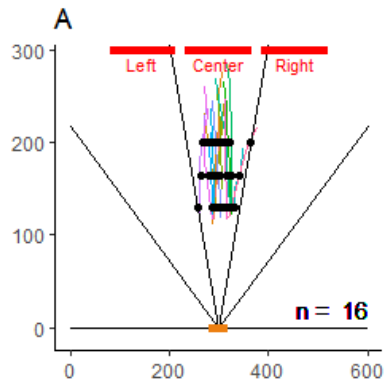
	Speed:Nb_blades	0.052 ± 0.074	-0.093	0.197	0.707	0.480
	Speed:Distance 100 cm	-0.087 ± 0.074	-0.231	0.057	-1.187	0.235
	Speed:Distance 135 cm	0.007 ± 0.068	-0.126	0.140	0.104	0.917
	Nb_blades:Distance 100 cm	-0.129 ± 1.292	-2.661	2.403	-0.100	0.921
	Nb_blades:Distance 135 cm	0.210 ± 1.204	-2.150	2.570	0.175	0.861
	Speed:Nb_blades:Distance 100 cm	-0.073 ± 0.108	-0.285	0.140	-0.670	0.503
	Speed:Nb_blades:Distance 135 cm	-0.097 ± 0.100	-0.292	0.099	-0.970	0.332
<hr/>						
Position _4	<i>Distance used as reference: 100 cm</i>					
	Intercept	1.659 ± 0.682	0.323	2.995	2.434	0.015
	Collision	-0.992 ± 0.421	-1.818	-0.166	-2.354	0.019
	Frequency	-2.745 ± 0.763	-4.240	-1.250	-3.599	<0.001
	Distance 135 cm	-0.517 ± 0.564	-1.621	0.588	-0.917	0.359
	Distance 170 cm	-0.633 ± 0.589	-1.787	0.521	-1.075	0.282
	Frequency:Distance 135 cm	1.261 ± 0.936	-0.573	3.096	1.347	0.179
	Frequency:Distance 170 cm	2.481 ± 0.991	0.538	4.423	2.503	0.012
	<i>Distance used as reference: 135 cm</i>					
	Intercept	1.143 ± 0.648	-0.128	2.413	1.762	0.078
	Collision	-0.992 ± 0.421	-1.818	-0.166	-2.354	0.019
	Frequency	-1.484 ± 0.607	-2.673	-0.294	-2.445	0.015
	Distance 100 cm	0.517 ± 0.564	-0.588	1.621	0.917	0.359
	Distance 170 cm	-0.117 ± 0.541	-1.177	0.944	-0.215	0.830
	Frequency:Distance 100 cm	-1.261 ± 0.936	-3.096	0.573	-1.347	0.179
	Frequency:Distance 170 cm	1.219 ± 0.879	-0.504	2.942	1.387	0.166
	<i>Distance used as reference: 170 cm</i>					
	Intercept	1.026 ± 0.667	-0.280	2.332	1.540	0.124
	Collision	-0.992 ± 0.421	-1.818	-0.166	-2.354	0.019
	Frequency	-0.264 ± 0.661	-1.560	1.031	-0.400	0.689
	Distance 100 cm	0.633 ± 0.589	-0.521	1.787	1.075	0.282
	Distance 135 cm	0.117 ± 0.541	-0.944	1.177	0.215	0.830
	Frequency:Distance 100 cm	-2.481 ± 0.991	-4.423	-0.538	-2.503	0.012
	Frequency:Distance 135 cm	-1.219 ± 0.879	-2.942	0.504	-1.387	0.166

Figure S1. Using of accelerometer to measure wind turbine's speeds.



$$RPM = \frac{1}{\text{Duration of one rotation (in minutes)}}$$

Figure S2. Bird trajectories according to blade frequency f : (A) $f = 0$ Hz, (B) $f = 0.10$ Hz, (C) $f = 0.17$ Hz, (D) $f = 0.20$ Hz, (E) $f = 0.27$ Hz, (F) $f = 0.33$ Hz, (G) $f = 0.53$ Hz, (H) $f = 0.70$ Hz, (I) $f = 1.07$ Hz and (J) $f = 1.40$ Hz. The orange rectangle represents the box from which the birds start its flight. The three openings of the plywood wall are indicated by the red rectangles. The black lines indicate the pre-defined sectors with 36 degrees angles. The position of the birds at the three distances from the ring (170, 135 and 100 cm) are indicated by the black dots. As each individual performed a single trial per combination of rotation speed \times number of blades, in each graph, the n trajectories correspond to different individuals, except for (G) as this blade frequency corresponds to two combinations: 8 rpm with 4 blades and 16 rpm with two blades. Axes are expressed in centimetres.



Annexe VIII. Calculs pour convertir des cycles par degré en distance par rapport à un objet

Les cycles par degré (cyc. deg^{-1}) sont une métrique régulièrement utilisée en optique, car cette métrique permet de comparer des mesures en s'affranchissant des distances et des dimensions (Fig. 1).

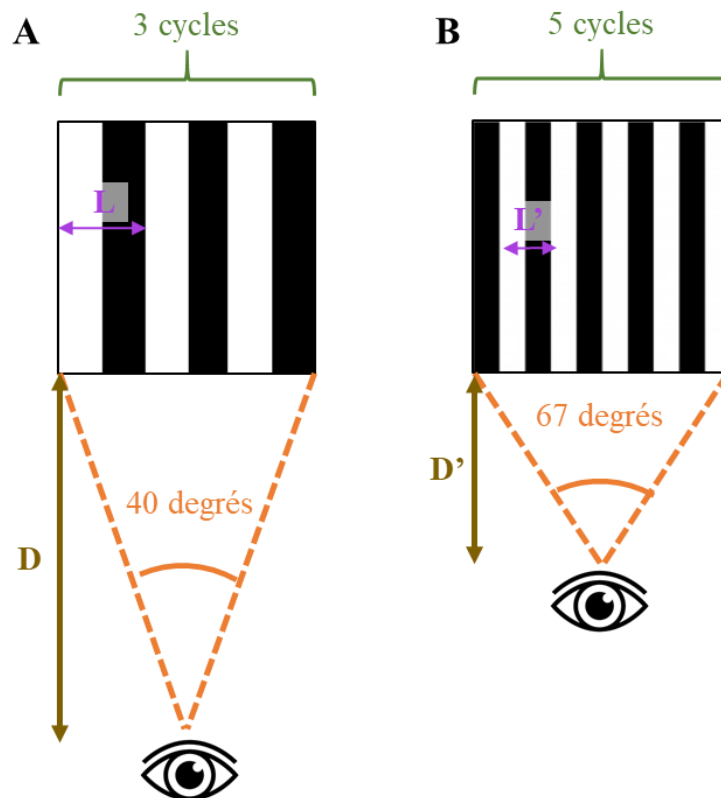


Figure 1. Représentations graphiques d'une mesure de $0,075 \text{ cyc. deg}^{-1}$, avec un individu regardant un signal composé de (A) trois bandes blanches et trois bandes noires (3 cycles de largeur L) à une distance D , remplissant 40 degrés d'angle visuel, ou (B) cinq bandes blanches et cinq bandes noires (5 cycles de largeur L') à une distance D' , remplissant 67 degrés d'angle visuel.

Pour passer d'une fréquence spatiale SF en cycles par degré, à une distance D par rapport à un objet de largeur L , il faut connaître SF et D ou L , et utiliser les lois de la trigonométrie (Fig. 2) :

- Détecter un objet de largeur L revient à détecter un cycle de même largeur ;
- SF correspond à X cycles remplissant 1 degré d'angle visuel, donc 1 cycle remplit un angle visuel α (en degré) selon la formule $\alpha = \frac{1}{SF}$;
- Pour réaliser des calculs trigonométriques, les degrés doivent être convertis en radians, donc $\alpha = \frac{1}{SF} \times \frac{\pi}{180}$ radian.

- La distance D correspond à la hauteur du triangle isocèle formé par l'individu et les deux bords de l'objet (distants d'une largeur L) (Fig. 2. A) ;
- Lorsque la distance entre l'objet et l'individu est grande, nous pouvons faire l'approximation que le triangle isocèle s'apparente à un triangle rectangle, donc $D \approx D'$ (Fig. 2. B) ;
- La tangente d'un angle dans un triangle rectangle est égale au rapport de la longueur du côté opposé à cet angle sur la longueur du côté adjacent à ce même angle.

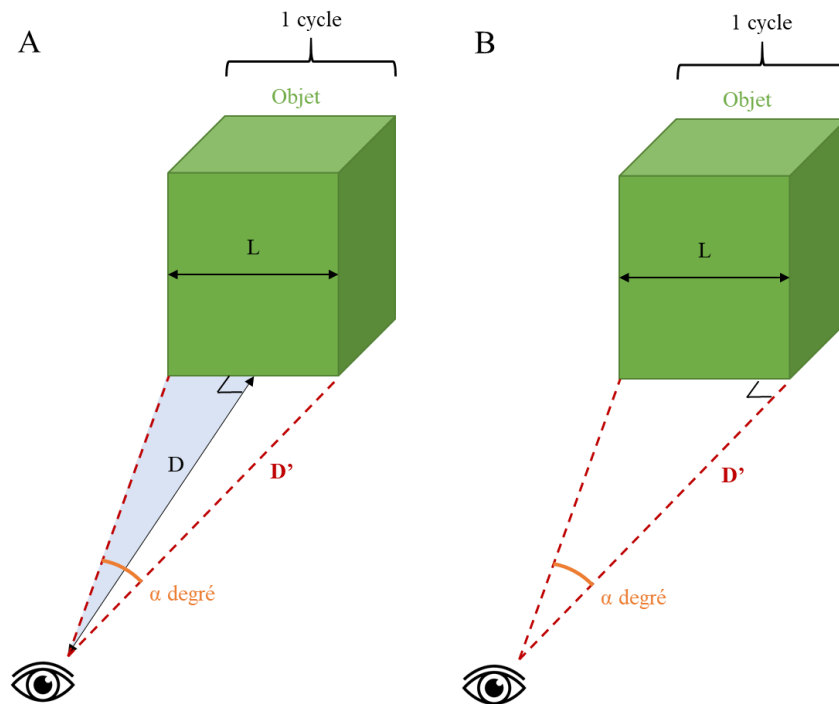


Figure 2. Représentation (A) d'un objet de largeur L remplissant α degré d'angle visuel d'un observateur placé à une distance D , et (B) approximation du triangle isocèle formé par l'observateur et l'objet à un triangle rectangle.

Ainsi :

$$\tan(\alpha) = \frac{L}{D}$$

$$D = \frac{L}{\tan(\alpha)} = \frac{L}{\tan\left(\frac{1}{SF} \times \frac{\pi}{180}\right)}$$

— RÉSUMÉ —

Dans un contexte de réchauffement climatique et d'une consommation énergétique mondiale croissante, l'énergie éolienne constitue une ressource intéressante, car durable et à empreinte carbone faible. Cependant, les centrales éoliennes peuvent provoquer des mortalités par collisions avec les pales et les mâts. Afin de limiter ces mortalités, certaines centrales utilisent des systèmes de détection-réaction automatisés capables de détecter les oiseaux à distance et de déclencher un ralentissement des pales ($\leq 5 \text{ m.s}^{-1}$) si le(s) oiseau(x) se dirige(nt) vers les éoliennes. Malgré la mise en place de ces systèmes, des mortalités aviaires persistent, révélant un possible problème de perception visuelle des éoliennes par les oiseaux. Ainsi, l'objectif de cette thèse est d'étudier comment les oiseaux perçoivent visuellement les éoliennes, afin de proposer des solutions de réduction de mortalité. A travers plusieurs études expérimentales basées sur le comportement, ce travail explore dans un premier temps la sensibilité aux contrastes achromatiques de 32 espèces d'oiseaux, parmi 12 ordres phylogénétiques, et met en évidence une sensibilité possiblement insuffisante pour détecter les éoliennes dans certaines conditions environnementales. Dans un second temps, une étude réalisée avec des éoliennes miniaturisées et des oiseaux issus de deux espèces, des Tourterelles domestiques (*Streptopelia roseogrisea*) et des Buses de Harris (*Parabuteo unicinctus*), a révélé une incapacité des Tourterelles à dissocier des pales en rotations de pales statiques lorsque la vitesse de rotation était $< 5 \text{ m.s}^{-1}$; ce seuil de vitesse augmentant lorsque le contraste entre l'éolienne et son arrière-plan était faible. Dans un troisième temps, une étude sur la décision des Pigeons (*Columbia Livia*) de traverser un rotor miniaturisé a dévoilé une prise de risque accrue de traverser la zone balayée par les pales inversement proportionnelle à la vitesse de rotation et à la fréquence des pales. Ce travail a permis de réfléchir à des solutions pour optimiser la détection des éoliennes, ainsi que la rotation des pales, par les oiseaux. Enfin, les résultats soulignent l'importance d'approfondir la compréhension de la perception des mouvements, de la vitesse et du danger par les oiseaux, afin de concilier les activités et structures anthropiques avec la biodiversité aviaire.

— ABSTRACT —

Given the current climate of global warming and increasing energy consumption worldwide, wind power is an attractive resource as it is sustainable, with a low carbon footprint. However, wind farms can generate deaths caused by collisions with blades and towers. In order to limit this mortality, some wind farms use automated detection-reaction systems, that can detect birds at a distance and trigger a slowing down of the blades ($\leq 5 \text{ m.s}^{-1}$) if the bird(s) move(s) towards the wind turbines. Despite the installation of these systems, bird mortality persists, revealing a possible problem of visual perception of wind turbines by birds. Hence, the main objective of this thesis is to study how birds visually perceive wind turbines, in order to propose solutions for reducing the avian mortality. Through a number of experimental studies based on behaviour, this work first explores the sensitivity to achromatic contrasts of 32 bird species, from 12 phylogenetic orders, and highlights a sensitivity that may be insufficient to detect wind turbines under certain environmental conditions. Secondly, a study carried out with miniaturised wind turbines and birds from two species, Domestic Doves (*Streptopelia roseogrisea*) and Harris's Hawks (*Parabuteo unicinctus*), revealed an inability of Doves to discriminate rotating from static blades when the speed of rotation was $< 5 \text{ m.s}^{-1}$, with this speed threshold increasing when the contrast between the wind turbine and its background was low. Thirdly, a study on Pigeons (*Columbia Livia*) decision to cross a miniaturised rotor revealed an increased risk of crossing the area swept by the blades inversely proportional to the speed of rotation and frequency of the blades. This work led to the proposal of different patterns to be painted on wind turbines in order to optimise the detection of wind turbines, as well as the rotation of the blades, by birds. Finally, these results underline the importance of gaining a better understanding of how birds perceive movement, speed and danger, in order to reconcile human activities and structures with avian biodiversity.