



Université du Québec
à Rimouski

**Impact des sons anthropiques (battage de pieu, forage et sons de
bateau) sur le développement d'espèces modèles composants le
biofilm marin**

Mémoire présenté

dans le cadre du programme de maîtrise en océanographie

en vue de l'obtention du grade de maître ès sciences (M.Sc.)

Par

© GAUTHIER CERVELLO

Décembre 2021

Composition du jury :

Fanny Noisette, présidente du jury, Université du Québec à Rimouski

Réjean Tremblay, directeur de recherche, Université du Québec à Rimouski

Gesche Winkler, codirectrice de recherche, Université du Québec à Rimouski

Francis Juanes, codirecteur de recherche, Université de Victoria

Rémi Sonier, examinateur externe, Ministère Pêches et Océans Canada, Moncton

UNIVERSITÉ DU QUÉBEC À RIMOUSKI
Service de la bibliothèque

Avertissement

La diffusion de ce mémoire ou de cette thèse se fait dans le respect des droits de son auteur, qui a signé le formulaire « *Autorisation de reproduire et de diffuser un rapport, un mémoire ou une thèse* ». En signant ce formulaire, l'auteur concède à l'Université du Québec à Rimouski une licence non exclusive d'utilisation et de publication de la totalité ou d'une partie importante de son travail de recherche pour des fins pédagogiques et non commerciales. Plus précisément, l'auteur autorise l'Université du Québec à Rimouski à reproduire, diffuser, prêter, distribuer ou vendre des copies de son travail de recherche à des fins non commerciales sur quelque support que ce soit, y compris l'Internet. Cette licence et cette autorisation n'entraînent pas une renonciation de la part de l'auteur à ses droits moraux ni à ses droits de propriété intellectuelle. Sauf entente contraire, l'auteur conserve la liberté de diffuser et de commercialiser ou non ce travail dont il possède un exemplaire.

À mon père Philippe Cervello, bien qu'absent physiquement, tu as toujours été là pour que mes projets aboutissent, ce projet de recherche, je te le dédie...

À l'estuaire du Saint-Laurent et au Fjord du Saguenay, leur géomorphologie unique, leurs communautés côtières, leur biodiversité et leur histoire, qui méritent d'être classés patrimoine mondial de l'UNESCO.

REMERCIEMENTS

Sans l'appui des infrastructures, du soutien financier, la collaboration ainsi que le soutien de nombreuses personnes, ce projet n'aurait pas pu se réaliser.

Tout d'abord, je voudrais remercier l'Université du Québec à Rimouski et l'Institut des sciences de la mer d'avoir assuré une formation de premier cycle d'excellente qualité, des ressources matérielles de laboratoire et des sorties terrain uniques qui forgent les biologistes de demain. Je retiens surtout l'expérience humaine vécue tout au long du parcours grâce aux auxiliaires de laboratoire Pierre Rioux, Alain Caron, Ludovic Jolicoeur, Yves Lemay ainsi que la passion de toute l'équipe professorale du baccalauréat en biologie de 2012 à 2016. Merci également à tout le personnel de l'administration qui assure un service de grande qualité et un accompagnement précieux pour les étudiants internationaux. Merci particulièrement à Étienne Michaud et à Martine Belzile pour leur accompagnement. Un merci rapide, mais essentiel à l'équipe « JAM en NORD » du Centre forestier des Laurentides, notamment Hugues, David et Stéphane ainsi que toute l'équipe d'Explo-Nature. Ces expériences professionnelles estivales ont confirmé ma passion et mon intérêt à poursuivre mes études en écologie.

Merci pour le support financier essentiel octroyé par le Fonds québécois pour la Recherche, Nature et Technologie (FQRNT), Ressources Aquatiques Québec (RAQ) et Canadian Healthy Ocean Network (CHONe) au cours des 3 années de mon parcours de second cycle.

Je voudrais profondément remercier mon directeur de recherche Réjean Tremblay. Merci pour sa patience, sa considération, sa confiance, sa vision positive des choses et son soutien continu durant l'entièreté de ce projet de recherche. Merci de m'avoir proposé les deux stages de recherche à Brest et à Victoria qui m'ont permis d'acquérir une expérience internationale unique en écologie larvaire et de collaborer avec des experts dans le domaine ainsi que des personnalités formidables. Merci d'avoir assuré une ambiance de laboratoire agréable et chaleureuse durant ces 3 années, malgré le contexte difficile de la pandémie. Les réunions de laboratoires régulières, bien organisées, et les soirées barbecue, sont la force du laboratoire de Réjean et permettent de conserver une chaleur humaine durant le long périple qu'est la maîtrise de recherche ou le doctorat.

Un grand merci à Gesche Winkler, qui m'a accompagnée durant tout mon parcours universitaire de second cycle. Gesche n'a pas hésité à me tendre la main dès ma première volonté

à réaliser un projet de maîtrise. Merci pour les opportunités de stage, notamment celle avec *Boreomysis*. Merci pour ton accompagnement, ton humour et la qualité de ton enseignement, autant sur terre que sur un bateau.

Je voudrais remercier Laurent Chauvaud de m'avoir accueilli dans son laboratoire du LEMAR à Brest. Un merci spécial pour l'accompagnement de Frédéric Olivier, sa bonne humeur et son expertise en écologie larvaire. Merci également à toute l'équipe du Tinduff, pour leur professionnalisme, mais aussi pour les parties de palais sur la pause du midi. Merci à Arthur Chauvaud pour son intégration à Brest, ma collègue Mathilde, Guillaume, Delphine et Pierre. Merci pour l'énergie et le soutien acoustique de Delphine Matthias.

Merci également à Francis Juanes de m'avoir accueilli au sein de son laboratoire à l'université de Victoria. Le séjour était court, mais très pertinent pour compléter mes travaux à Rimouski.

Merci à Karine Lemarchand, Jean-Claude Brêthes et Dominique Robert d'avoir mis sur pieds un DESS en océanographie en 2017. Cette formation a été très pertinente et nécessaire dans mon parcours et je suis fier d'avoir fait partie de la première cohorte. Merci pour la qualité de votre enseignement et votre accompagnement personnalisé. Merci à l'ensemble de l'équipe professorale de l'ISMER dont Céline Audet, Gwénaëlle Chaillou, Dany Dumont, Fanny Noisette, merci pour votre bonne humeur et votre passion.

Merci à l'équipe de la station aquicole de Pointe-aux-Pères dont Nathalie Gauthier et Nathalie Morin, pour leur soutien logistique et leur énergie. Merci à mes collègues et ami.es du laboratoire de ma cohorte Marie-Pierre, Alana, Jade, Christophe, Sarah, Efflam, Guillaume, Alexandre, Valérie, Thibault et Clémence. Merci à Jean Bruno Nadalini pour son humeur chaleureuse et son accompagnement en laboratoire.

Je voudrais remercier profondément l'ensemble de ma famille. Merci à ma mère Stella qui m'a toujours soutenu moralement et financièrement. Je te dédicace aussi l'entièreté de ce projet de recherche. Je voudrais souligner ton courage et ta grande résilience dans les épreuves de la vie, surtout celle où ton fils de 18 ans a décidé de partir à l'étranger pour qu'il puisse réaliser ses rêves. Merci pour ton soutien et ton amour infini qui contribuent à la réussite de mes projets. Tu es une femme exemplaire, une mère unique, une étoile, je suis fier et heureux d'être ton enfant. Merci

pour tous les sacrifices que toi et papa aviez réalisés pour contribuer au bonheur de vos enfants. Merci à mon frère jumeau Maxime pour son courage, sa grande force intérieure et sa grande patience avec moi, qu'il a dû endurer pendant 18 ans. J'ai hâte que tu viennes me rendre visite au Québec mon frère. Merci à ma grand-mère Pierrette, pour ton amour infini, ta force, ton soutien permanent ainsi que le support psychologique dans les moments difficile. Je suis chanceux d'être ton petit fils et tu as contribué toute ma vie à mon bonheur, je te suis éternellement reconnaissant. Merci à ma tante Joëlle pour son soutien continu et son amour, mon oncle Jean-François et ma cousine Faustine. Je voudrais souligner votre courage et votre résilience dans les dures épreuves de la vie, vous êtes des personnes formidables et je suis chanceux d'être membre de votre famille. Merci à mon oncle Dominique et ma tante Fabienne, le soutien et l'amour de mes cousines Hélène et Pauline. Merci à nos grands-parents communs Gérard et Cécile qui ont tout fait pour que leurs petits-enfants réalisent leurs rêves. Ils ont réussi ! Merci à Jean-Michel et mes cousines Lorianne et Malaury, pour vos sourires et rires communicatifs. Je vous remercie tous et toutes profondément. Malgré la distance avec la France et la Réunion, ce soutien a été essentiel dans la réussite de mes études qui est le fruit de tout un effort familial.

Je voudrais remercier Flavie Demers, mon amie et ancienne partenaire pour son soutien morale, psychologique, sa compréhension, sa patience et son amour durant mes études de second cycle.

Un autre merci tout spécial à mes ami.es proches Anthony, Batistin, Teva et Philippe pour leur support, leur amitié et leur énergie durant ces années universitaires. Merci pour votre courage, votre force et votre passion dans ce que vous faites. Merci pour tous ces beaux moments partagés ! Merci également à mes ami.es Rimouskois.es, Denys, Caroline, Emmanuel, Claudie, Marie, Hugo, Félix, Aurélie, Martin, Kévin, Mathilde, Axel, Raphaël, Chantale, qui ont permis à ce que ma vie à Rimouski et les environs soit enrichissante, belle et légère.

Finalement, merci aux membres de mon jury Fanny Noisette, Rémi Sonier, Frédéric Olivier et Francis Juanes d'avoir pris le temps de corriger mon manuscrit.

RÉSUMÉ

La colonisation effrénée d'organismes benthiques sur des surfaces submergées, aussi appelée biofouling, est une problématique largement répandue dans l'industrie maritime et en aquaculture. L'installation du biofouling débute par un biofilm benthique composé d'un assemblage complexe de communautés microbiennes, bactériennes et de diatomées benthiques, appelé microfouling, sur lequel les invertébrés (macrofouling) se fixent et se développent. Les larves d'invertébrés peuvent utiliser les paysages acoustiques naturels pour s'orienter vers la côte et s'établir dans un habitat optimal. Les sons anthropiques puissants issus de nos activités maritimes sont encore peu étudiés alors que ce sont des milieux où le biofouling cohabite avec des environnements très sonores. Ce projet vise à évaluer l'effet du son de battage de pieux, de forage et de bateau sur des espèces modèles associées au micro et au macrofouling. Dans un premier temps, le développement du biofilm de *Navicula pelliculosa* et *Amphora coffeaeformis* a été évalué, puis, le développement larvaire de la moule bleue (*Mytilus edulis*) a été suivi du stade véligère au stade post-larvaire. Les larves de moules et les diatomées ont été exposées 12 h par jour dans des bassins (LARVOSONIC) conçus pour atténuer la résonance sonore. Tous les sons anthropiques testés ont induit un amincissement du biofilm chez *N. pelliculosa* caractérisée par une concentration plus faible en microalgues. Le bruit de forage a eu un effet plus important sur l'épaisseur du biofilm, mais aussi sur les larves de moules, réduisant de manière significative le taux de fixation des pédivéligères ainsi que le taux de filtration des post-larves (de 70.4%). La taille des recrues était également réduite lorsque celles-ci sont exposées au son de forage par rapport au son contrôle. Contrairement à nos attentes, le son de battage de pieux a eu tendance à augmenter ($P=0.077$) le recrutement des larves de 22 % et le son de bateau n'a pas accéléré la fixation ni stimulé le recrutement des larves. Le bruit du forage a généré un environnement acoustique stressant et les post-larves de moules semblaient maintenir leurs valves fermées et conserver leur énergie. Tous les résultats sont discutés afin d'identifier les causes potentielles et les mécanismes impliqués dans ces impacts de l'anthropophonie sur l'écologie des larves et la dynamique du microfouling.

Mots clés : Bioacoustique, biofouling, sons anthropiques, diatomées benthiques, développement larvaire, fixation.

ABSTRACT

The uncontrolled colonization of benthic organisms on submerged surfaces, also called biofouling, causes severe damages in the shipping and the aquaculture industries. Biofouling starts with a benthic biofilm composed of a complex assemblage of microbes, bacteria and benthic diatoms, called microfouling, on which macrofouling invertebrate species settle and grow. Invertebrate larvae may use natural soundscapes to orientate inshore and choose their optimal habitat. Recent studies have demonstrated that boat and ship sounds enhanced the larval settlement and growth of several invertebrate species associated to biofouling such as mussels. Among invertebrates, effects of sound generated by offshore human activities are still poorly studied. This project aims to assess the effect of pile driving, drilling and boat sounds on model species associated to micro and macrofouling. First, the biofilm development of *Navicula pelliculosa* and *Amphora coffeaeformis* was assessed, then, the larval development of the blue mussel (*Mytilus edulis*) was evaluated from the D-veliger to the postlarval stage. Mussel larvae and microalgae were exposed 12 h each day in tanks (LARVOSONIC) adapted to sound experiments under controlled conditions. All anthropogenic sounds induced a thinner *N. pelliculosa* biofilm coupled with a lower microalgae concentration. The drilling sound had a stronger effect on the biofilm thickness. The drilling sound significantly reduced the pediveliger settlement and the postlarvae clearance rate by 70.4 % and tended to diminish the settler sizes compared to control sound. Contrary to our expectation, pile driving tended to enhance larval recruitment by 22 % ($P=0.077$) and the boat sound did not stimulate larval settlement nor recruitment. Drilling sound generated a stressful acoustic environment for pediveliger settlement and postlarvae seem to maintain their shell valves closed to preserve energy. All results are discussed to identify potential causes and mechanisms involved in these impacts of anthropophony on larval ecology and microfouling dynamics.

Keywords: bioacoustic, biofouling, anthropogenic sounds, benthic diatoms, larval development, settlement.

TABLE DES MATIÈRES

REMERCIEMENTS	ix
RÉSUMÉ	xiii
ABSTRACT.....	xiv
TABLE DES MATIÈRES	xv
LISTE DES TABLEAUX.....	xvi
LISTE DES FIGURES	xvii
INTRODUCTION GÉNÉRALE	1
1.1 Introduction	12
1.2 Materials and methods	14
1.2.1 Experimental emission system.....	14
1.2.2 Microfouling experiment	16
1.2.3 Macrofouling experiments	17
1.2.4 Data analysis	20
1.3 Results	20
1.3.1 Acoustic	20
1.3.2 Microfouling experiments.....	22
1.3.3 Macrofouling experiments	23
1.4 Discussion	26
1.4.1 Drilling Sound.....	27
1.4.2 Pile driving sound	30
1.4.3 Boat sound	32
1.5 Conclusion.....	34
DISCUSSION/CONCLUSION GÉNÉRALE	35
BIBLIOGRAPHIE	40

LISTE DES TABLEAUX

Table 1: Mean sound pressure level (dB re 1 μ Pa, pk to pk) of pile driving, drilling, boat and control sound emission recorded in LARVOSONIC jars (N = 6) during the sound emissions and before the experiments (room)..... 20

Table 2: Effect of different anthropogenic sound on the sizes (μ m) at metamorphosis PII (N = 6), total length TL (μ m) (N = 6) and postlarval growth index PL (N = 6) of *Mytilus edulis* larvae after 21 days of sound treatments. “Settled” = spats settled on collectors + jar walls 25

Table 3: Total fatty acid amount of *Mytilus edulis* spats recruited after 21 days of boat, drilling and pile driving sound treatments (N = 6) 26

LISTE DES FIGURES

- Figure 1 : Photographie tiré de Stanley et al. (2014). Comparaison visuelle du niveau de biofouling sur 2 types de surfaces exposées à du son de navires (B et D) versus un environnement silencieux (A et C) après 27 jours d’immersion..... 2
- Figure 2 : Schéma extrait de (Antunes et al. 2019). Étapes de la formation des biofilms marins et l’influence respective des paramètres environnementaux et des signaux chimiques 4
- Figure 3: Schéma extrait de (Toupoint 2012). Cycle de vie de la moule bleue *M. edulis*..... 6
- Figure 4: Photographie d’une post-larve de moule bleue (*M. edulis*) sous microscopie de haute précision (KEYENCE VHX-2000). La PII correspond à la taille métamorphose 7
- Figure 5 : Graphique extrait de Chauvaud et al. (2018). Intensités sonores (dB re 1 μ Pa) des différentes activités anthropiques couramment employés lors de chantiers maritimes ainsi que leurs bandes de fréquences respectives en hertz (Hz) 9
- Figure 6 : LARVOSONIC tank developed by Olivier et al. (in press) which include acoustic panels on the vertical walls, 6 semi-submerged jars (5L) and 3 multiwell plates (6x15mL) 15
- Figure 7: Sound power spectrum (dB re 1 μ Pa/Hz) of the control, boat, drilling and pile driving sound emitted (red) into each tank and recorded (green) into one of each tank’s central jar 22
- Figure 8: Effect of pile driving, drilling and boat sound treatment on the thickness (μ m), total microalgae and bacteria cell amount of *Navicula pelliculosa* (A-C) and *Amphora coffeaeformis* (D-F) biofilms 23
- Figure 9: Effect of boat, drilling and pile driving sound treatments on (A) larval survival (%) (N = 6) and (B) the larval daily growth (μ m), of *Mytilus edulis* after 12 days of sound treatments (N = 6) 24
- Figure 10: Effect of boat, drilling and pile driving sounds on : (A) pediveliger (17 to 21 dpf) settlement rate and (B) postlarvae (21 to 24 dpf) clearance rate ($\text{mL day}^{-1} \text{organism}^{-1}$) after 72 h of sound exposure in the multiwell plates (N = 3), (C) total mass of spats (g) recruited on collectors and jar walls after 21 days of sound treatment (N = 6). “*” means significant difference detected by the PERMANOVA post-hoc pairwise comparison ($\alpha < 0.05$) 25

Figure **11**: Differences (%) between control and anthropogenic sound treatments for all variables measured on the larval development of *Mytilus edulis*. “*” means significant difference detected by the PERMANOVA post-hoc pairwise comparison ($\alpha < 0.05$), “PL” = post larval growth, “PII” = prodissochonch II (pelagic larval shell)..... 27

INTRODUCTION GÉNÉRALE

L'agrandissement et l'aménagement des zones portuaires, l'établissement de fermes éoliennes extracôtières ou encore la recherche et l'exploitation des ressources pétrolifères se caractérisent par des impacts sonores sous-marins importants. Les chantiers maritimes incluent des phases de travaux qui peuvent émettre des sons très puissants. Ces phases de construction s'accompagnent de transport par bateau qui ajoute des émissions sonores à celles du trafic maritime routinier. Le bruit émis par les navires est la source principale de sons d'origine humaine dans le milieu marin (Duarte et al. 2021). Le développement incessant des chantiers en mer des dernières décennies a augmenté significativement l'introduction de ces sons anthropiques qui sont devenus des éléments majeurs des paysages acoustiques de nos écosystèmes côtiers (Duarte et al. 2021). Il est largement reconnu que l'émission de sons puissants peut affecter l'audition, la communication, le comportement d'alimentation et de reproduction des mammifères marins (Tyack 2008; Bailey et al. 2010) et de plus en plus d'espèces de poissons (Popper et Hastings 2009). Chez les invertébrés, les études sont récentes, peu nombreuses et les effets encore largement méconnus (Popper et Hawkins 2018). La plupart des invertébrés benthiques produisent des larves planctoniques qui réalisent leurs stades larvaires dans la colonne d'eau (cycle de vie benthopélagique). Lors du dernier stade planctonique, les larves deviennent compétentes à la fixation. C'est durant ce stade crucial que les larves utilisent les signaux de l'environnement (physiques, chimiques et biotiques) pour s'établir dans un habitat favorable. Les sons émis par les vagues, le vent, la glace (géophonie) ou par l'activité des espèces (crustacés, poissons, mollusques, etc.) vivants sur les récifs (biophonie) contribuent aux paysages acoustiques naturels (Montgomery et al. 2006; Radford et al. 2010; Stanley et al. 2012). Ces signaux sonores servent de signal favorable pour l'installation des larves dans un habitat (Montgomery et al. 2006). Une fois fixées dans un habitat adéquat, les larves peuvent entreprendre leur métamorphose en développant leurs structures adultes (branchies, coquilles, etc.). Au-delà d'un seuil dont il convient d'estimer la valeur, un son anthropique (plus ou moins constant) pourrait affecter directement la physiologie des larves ou masquer les sons émis par un habitat naturel favorable et altérer la capacité des larves à le détecter et à le sélectionner.

Étonnement, les sons produits par les navires favorisent la fixation larvaire de plusieurs organismes, tels que les balanes, moules (Wilkins et al. 2012; Jolivet et al. 2016), huîtres, bryozoaires et ascidies (McDonald et al. 2014; Stanley et al. 2014). Une expérience réalisée *in situ* démontre que des surfaces nues soumises pendant 4 semaines à du son de navires montrent un niveau de colonisation d'invertébrés (balanes, huîtres, vers tubicoles, bryozoaires) deux fois plus élevé (Fig. 1) que des surfaces non exposées. De plus, la croissance des juvéniles de plusieurs espèces était favorisée par le

son du navire (Stanley et al. 2014). À ce jour, trois autres études décrites plus bas ont démontré que le son de bateau stimule le recrutement larvaire chez plusieurs espèces d'invertébrés considérés comme indésirables.

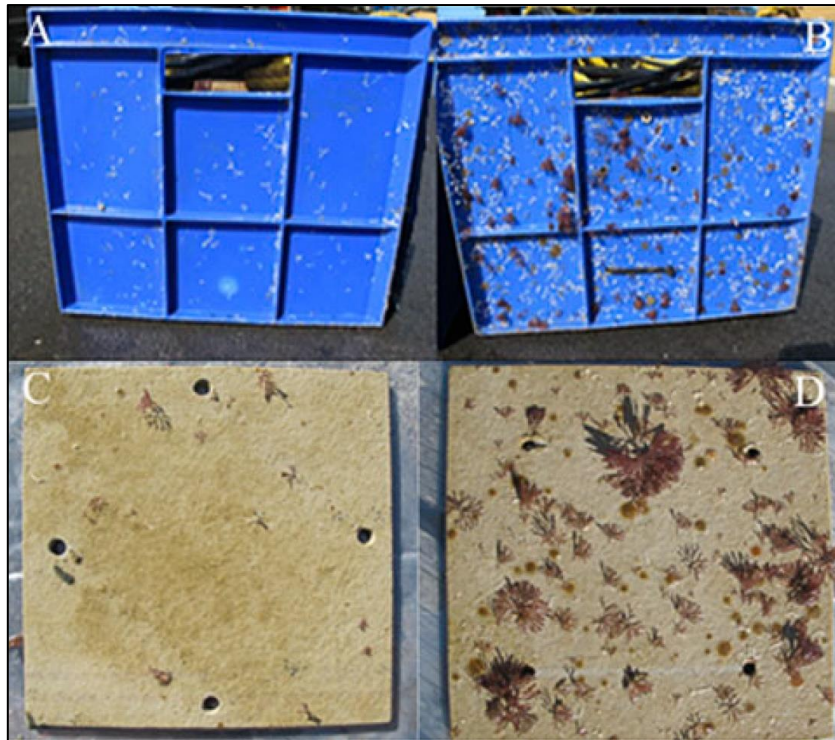


Figure 1 : Photographie tiré de Stanley et al. (2014). Comparaison visuelle du niveau de biofouling sur 2 types de surfaces exposées à du son de navires (B et D) versus un environnement silencieux (A et C) après 27 jours d'immersion

Wilkens et ses collègues (2012) ont montré que la fixation des larves de la moule verte (*Perna canaliculus*) est accélérée par le son d'un navire (125 m) amarré à quai. Le traitement de plus forte intensité (126 dB re 1 μ Pa RMS- *root mean square*) a montré un effet plus fort avec une réduction de 40 % du temps médian total de fixation de l'ensemble des larves (Wilkens et al. 2012). McDonald et ses collègues (2014) ont révélé que la colonisation de l'ascidie *Ciona intestinalis* sur une coque de bateau est corrélée spatialement avec les caractéristiques du son émis par l'embarcation. Des analyses complémentaires en laboratoire ont démontré que le son produit par le moteur augmente significativement la fixation, la survie et réduit le temps à la métamorphose de *C. intestinalis* (McDonald et al. 2014). Finalement, Jolivet et ses collègues (2016) ont démontré que la fixation des

larves pédivéligères (larves compétentes à la fixation) de la moule bleue (*Mytilus edulis*) est augmentée de façon significative lorsqu'exposées au son d'un bateau de pêche. De plus, cet effet positif était accentué lorsque du picophytoplancton (*Nannocloropsis occulata*) était combiné au traitement sonore (Jolivet et al. 2016). Les moules sont impliquées dans la colonisation rapide et incontrôlée de surfaces submergées, aussi appelée biofouling (Wilkins et al. 2012). La forte accumulation d'organismes entrave rapidement le bon fonctionnement des systèmes de pompage d'aquaculture, capteurs océanographiques et coques de bateaux. Le biofouling sur les coques de bateaux est particulièrement problématique puisque l'hydrodynamisme est réduit augmentant la consommation de carburant (Schultz 2007). Le coût de nettoyage et de maintenance peuvent vite atteindre des sommes colossales pour les flottes de plusieurs navires (Schultz et al. 2011). D'autre part, les bateaux sont également des vecteurs importants de transport d'espèces invasives (Occhipinti-Ambrogi 2007).

LA MISE EN PLACE DU « BIOFOULING »

Le biofouling se caractérise par la fixation d'une succession d'organismes (Fig. 2). Lorsqu'une surface nue est submergée dans l'eau, des macromolécules (protéines et glycoprotéines) se déposent et forment une première couche qui conditionne le substrat (Antunes et al. 2019). Des bactéries vont ensuite s'installer et se développer en micro-colonies. Ces colonisateurs primaires vont sécréter une substance exo-polymérique (EPS) qui stabilise le biofilm et sert de médium pour de la communication intercellulaire, aussi appelée « Quorum-sensing » (Beitelshees et al. 2018). Le biofilm va mûrir et se développer avec une structure tridimensionnelle, plus ou moins hétérogène, qui va modifier les propriétés physico-chimiques du substrat. Après quelques jours, des diatomées vont adhérer et former un biofilm plus mature, aussi appelé « microfouling » (Khandeparker et al. 2014). Après plusieurs semaines ou mois, des protozoaires, champignons, spores d'algues macrophytes ainsi que des larves d'invertébrés vont venir s'y fixer pour former le « macrofouling » (Fig. 2) (Hadfield 2011).

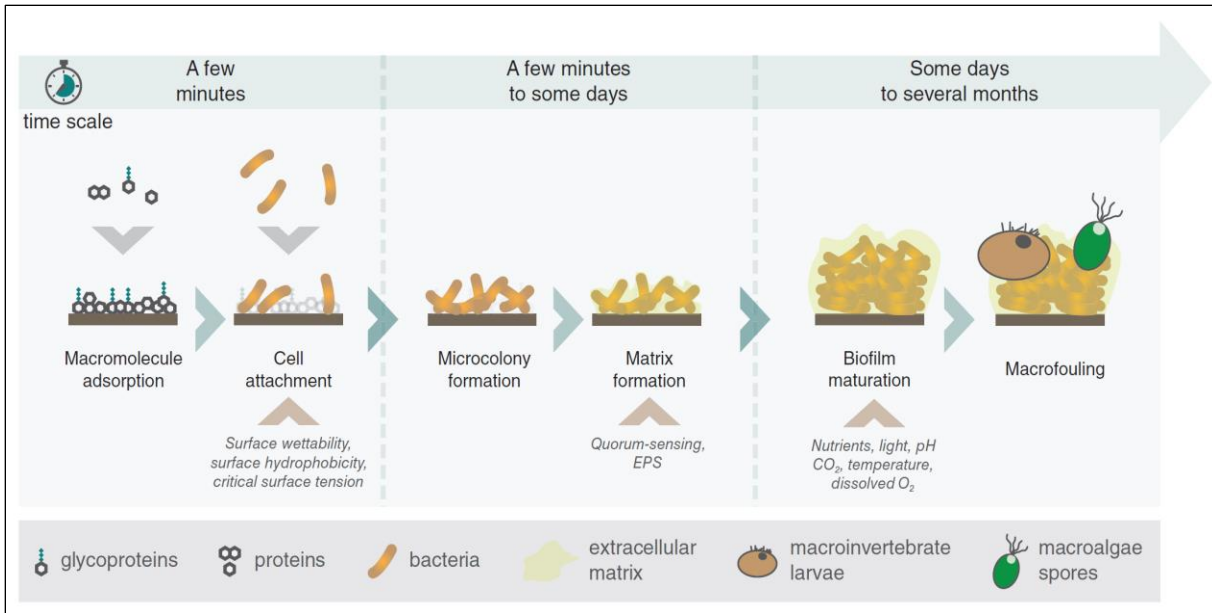


Figure 2 : Schéma extrait de (Antunes et al. 2019). Étapes de la formation des biofilms marins et l'influence respective des paramètres environnementaux et des signaux chimiques

Le microfouling composé de diatomées dominent les environnements benthiques (Doghri et al. 2017). La seule présence d'un biofilm de diatomées augmente significativement la force de friction sur les coques des navires (Schultz 2007). De nombreux facteurs environnementaux (revue par Antunes et al. 2019) interviennent dans la formation et la composition des biofilms tels que la turbulence, la température, la lumière, la concentration en oxygène dissout et la disponibilité des nutriments (Khandeparker et al. 2014). Les espèces présentes et la relation qu'entretiennent les micro-organismes vont influencer le dynamisme du biofilm qui peut être vu comme le résultat d'une coexistence sur le long terme (Beitelshees et al. 2018). L'influence des sons anthropiques, plus ou moins puissants, sur le développement de biofilms est à ce jour méconnu. Les sons anthropiques pourraient agir en synergie avec d'autres facteurs (Jolivet et al. 2016) qui stimulent ou inhibent la croissance des micro-organismes et affectent sur le long terme l'établissement des communautés d'invertébrés ou « macrofouling » (Antunes et al. 2019). La fixation des larves d'invertébrés est influencée par les caractéristiques et l'âge d'un biofilm (Toupoint et al. 2012). Un biofilm mature, de nature filamenteuse est reconnu pour augmenter le recrutement larvaire des moules (Eyster and Pechenik 1987). L'utilisation de substances chimiques (« anti-fouling ») pour lutter contre le biofouling est largement employée, mais demeure toxique pour l'environnement (Amara et al. 2018). Compte tenu de l'importance de la problématique

dans l'industrie maritime, des solutions moins dommageables pour l'environnement ou des contrôles naturels sont à étudier et à privilégier.

Une colonisation sévère et dense d'organismes calcaires (balanes, vers tubicoles, huîtres, moules, etc.) sur une coque peut diminuer la puissance d'un navire jusqu'à 86 % en vitesse de croisière (Schultz 2007). Bien que les moules soient impliquées dans la colonisation indésirable d'infrastructures, elles sont aussi produites en aquaculture. La consommation humaine de moules provient à plus de 94 % de l'aquaculture et leur production joue un rôle majeur dans l'aquaculture mondiale (Avdelas et al. 2021). La mytiliculture a augmenté de 500 000 tonnes en 1975 à 2 millions de tonnes en 2016 (Avdelas et al. 2021). La moule possède plusieurs avantages dont la qualité nutritionnelle de sa chair et son apport protéique. Le coût environnemental de la mytiliculture est faible comparativement aux autres méthodes de production de chair à haute valeur protéique (Suplicy 2020). D'autre part, les moules rendent un service écosystémique considérable d'une part en fixant le carbone nécessaire à la production de leur chair et leur coquille, mais aussi par la filtration des microalgues et des nutriments qui réduit la turbidité dans la colonne d'eau (Suplicy 2020). Les moules ont colonisé la plupart des écosystèmes côtiers, des basses latitudes jusqu'aux mers subpolaires. Grâce à leur cycle de développement et de reproduction rapides, les moules sont des modèles d'étude privilégiés et répandus en écologie benthique. *Mytilus edulis* est une espèce intensément étudiée et utilisée en écophysiologie et en écotoxicologie (Eggermont et al. 2020).

LE CYCLE LARVAIRE DE LA MOULE BLEUE (*MYTILUS EDULIS*)

Les larves de moule bleue sont planctotrophiques (Fig. 3) et se développent et s'alimentent dans la colonne d'eau (phase pélagique) pour une durée d'environ 2-4 semaines (Bayne 1965). Lors de la reproduction, les gamètes mâles et femelles sont relâchés en amas dans le milieu marin et leur rencontre produira en quelques heures un embryon qui possède un cil apical. En 24-48 heures, des lobes ciliés se développent et entourent le cil apical (« vélum ») et permettent aux larves de se déplacer, c'est le stade « trochophore » (Bayne 1965). Une première coquille (« prodissochonch I ») est synthétisée ainsi que le système digestif permettant aux larves de s'alimenter sur des particules en suspensions, telles que des microalgues. Les larves mesurent approximativement 100-120 µm et ont une forme en D d'où le premier nom des stades véligères : « véligère-D ». Rapidement, un nouveau type de coquille, « prodissochonch II », se développe, prend de l'expansion et se bombe vers l'extérieure de la charnière pour former l'umbo, c'est le stade « umbo-véligère ». La coquille va continuer à grandir

rapidement et un organe photosensible « eye-spot » va se développer sous le milieu de chaque valve. Parallèlement, le « pied » se met en place et permet aux larves de prospector le substrat, c'est le stade « pédivéligère » (Bayne 1965). Les larves mesurent alors aux alentours de 260 µm et deviennent physiologiquement compétentes à la fixation. Lorsque des conditions favorables sont rencontrées, le byssus est sécrété. Cette fibre composée de protéines permet aux jeunes moules de se fixer et de rester solidement attachée au substrat (phase benthique).

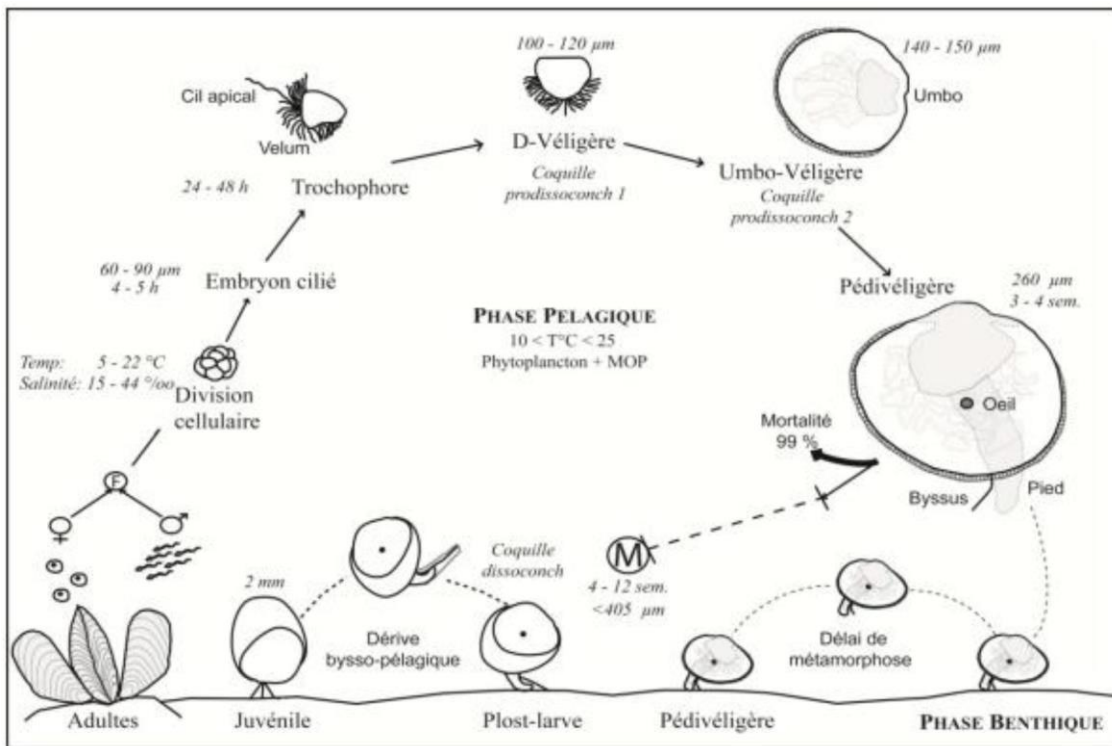


Figure 3: Schéma extrait de (Toupoint 2012). Cycle de vie de la moule bleue *M. edulis*

Durant les 48 heures suivantes, les larves vont entreprendre leur métamorphose pour devenir des post-larves. Cette étape est cruciale et très coûteuse énergétiquement puisque le vélum, principal organe de l'alimentation des larves, est désintégré par phagocytose (Bayne 1965). Les organes vont se repositionner dans la cavité du manteau. Les branchies permettant de s'alimenter et capter l'O₂ vont se développer et la coquille adulte (Cannuel et al. 2009), « dissochonch », va commencer à être sécrétée. La dissochonch diffère de la prodissochonch II par sa composition. Cette dernière est constituée d'aragonite tandis que la coquille adulte se compose d'un mélange de

calcite et d'aragonite. Une démarcation nette (PII) (Fig. 4) permet de différencier les larves pédivéligères des post-larves métamorphosées (Martel et al. 2014). Si les conditions environnementales sont défavorables, les larves peuvent retarder leur métamorphose et prolonger leur vie planctonique. La durée du développement larvaire a un effet direct sur la taille de la coquille larvaire (Pechenik 1990). Une larve qui retarde sa métamorphose et qui passe plus de temps au stade planctonique aura une taille PII plus grande qu'une larve fixée plus tôt. Cette variation de taille peut aller en moyenne jusqu'à 122 μm entre deux post-larves chez *M. edulis* (Martel et al. 2014), soit une différence de 47.8 %. Le succès de recrutement est néanmoins meilleur lorsque les larves se métamorphosent avec une taille moyenne inférieure ou égale à 320 μm (Martel et al. 2014). Chez l'huître, il a été démontré qu'une taille à la métamorphose plus petite favorise une meilleure survie des post-larves (Lagarde et al. 2018).

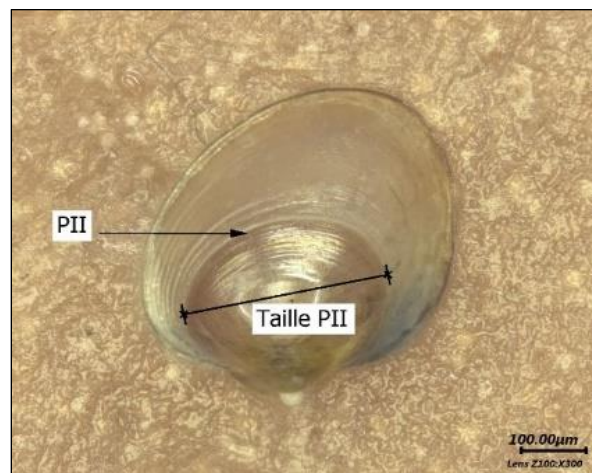


Figure 4: Photographie d'une post-larve de moule bleue (*M. edulis*) sous microscopie de haute précision (KEYENCE VHX-2000). La PII correspond à la taille métamorphose

LES « DÉCLENCHEURS » DE LA FIXATION

Chez les bivalves, la fixation des larves pédivéligères est influencée par de nombreux facteurs et l'implication de ces éléments « déclencheurs » est complexe et demeurent largement méconnue. La lumière, les conditions hydrodynamiques (Crimaldi et al. 2002; Koehl 2007) telle que la turbulence (Pernet et al. 2003), les propriétés de la surface du substrat, la présence de

conspécifiques, des signaux chimiques ainsi que les caractéristiques du biofilm (Eyster and Pechenik 1987; Toupoint et al. 2012) interviennent dans le processus de fixation. La qualité des ressources trophiques du milieu pélagique a aussi un rôle important sur l'accumulation des réserves lipidiques et le succès de fixation. Des pics de phytoplancton riche en acide gras polyinsaturés (PUFA) augmentent le recrutement de *M. edulis* (Toupoint et al. 2012). Les différents facteurs peuvent interagir ensemble et leur effet peut être synergétiques ou antagonistes. Comme vu précédemment, le son de bateau favorise le recrutement larvaire des moules dont *M. edulis*. Lorsque le son est couplé à l'ajout de picophytoplancton (*N. occulata*), la fixation des larves est augmentée de 51 % (Jolivet et al. 2016). Les spectres sonores des sons de bateaux et de navires se composent de fréquences principalement comprises entre 100-1000 Hz. Les récifs ainsi que les organismes qui y prolifèrent produisent aussi des sons d'un large spectre mais les fréquences dominantes se situent également entre 100-1000 Hz. Les larves compétentes de plusieurs espèces récifales dont les coraux (Vermeij et al. 2010), crabes (Radford et al. 2007) et poissons (Simpson et al. 2016) sont capables de détecter et nager vers les sons émis par ces habitats naturels (Montgomery et al. 2006). Les sons naturels produits par les milieux marins côtiers rocheux sont associés à l'action des vagues sur les berges. Ces habitats naturellement plus bruyants sont favorables au développement de plusieurs espèces d'invertébrés à substrat dur telles que les moules (Wilkens et al. 2012). Les sons sous-marins ont donc une implication écologique dans le recrutement des larves d'invertébrés et les sons issus des bateaux sembleraient plutôt profiter aux espèces à prolifération rapide (Stanley et al. 2014). Cependant, l'interaction des sons anthropiques, plus ou moins puissants, avec les nombreux facteurs qui influencent le processus de recrutement larvaire est encore à découvrir.

LES SONS ANTHROPIQUES

Les sons anthropiques ont leur propre signature acoustique qui dépend du type d'activité (Fig. 5), des engins utilisés ainsi que la nature et la résistance des roches du fond marin (Carroll et al. 2017; Chauvaud et al. 2018). Lors des phases de construction de chantiers maritimes, du forage et du battage de pieux sont couramment réalisés. Le battage de pieux est utilisé pour poser des ancrages afin d'ériger des éoliennes, mais aussi pour maintenir des palplanches et agrandir des quais. L'activité consiste en l'utilisation d'un marteau hydraulique pour enfoncer des pieux de gros

diamètre dans le socle rocheux. Le contact entre le marteau et le pieu génère des impulsions sonores qui se caractérisent par des signaux courts ($\sim 0,1$ s) et forts et font partie des plus puissants sons anthropiques sous-marins variant de 192 à 270 dB re 1 μPa (Tougaard et al. 2008; Bailey et al. 2010; Chauvaud et al. 2018). Le forage fonctionne en broyant les roches par rotation à grande vitesse de la tête de la foreuse générant un son continu ayant une intensité relativement forte de 145 à 190 dB re 1 μPa (Chauvaud et al. 2018). Le forage est couramment employé lors des phases d'exploration et d'exploitation des ressources pétrolifères. Les hélices, moteurs, génératrices au diesel et autres équipements impliqués dans la machinerie des bateaux sont bruyants (Wilkins et al. 2012; Chauvaud et al. 2018). Le trafic maritime représente la principale source anthropique de sons sous-marins (Duarte et al. 2021). Les sons émis varient de 140 à 190 dB re 1 μPa et dépendent de la taille du bateau, sa vitesse, la puissance et le type des moteurs (Fig. 5) (Mitson 1995; Gervaise et al. 2012; Chauvaud et al. 2018). L'augmentation du trafic de navires dans les 50 dernières années aurait augmenté par 32 fois les sons de basses fréquences (McDonald et al. 2008).

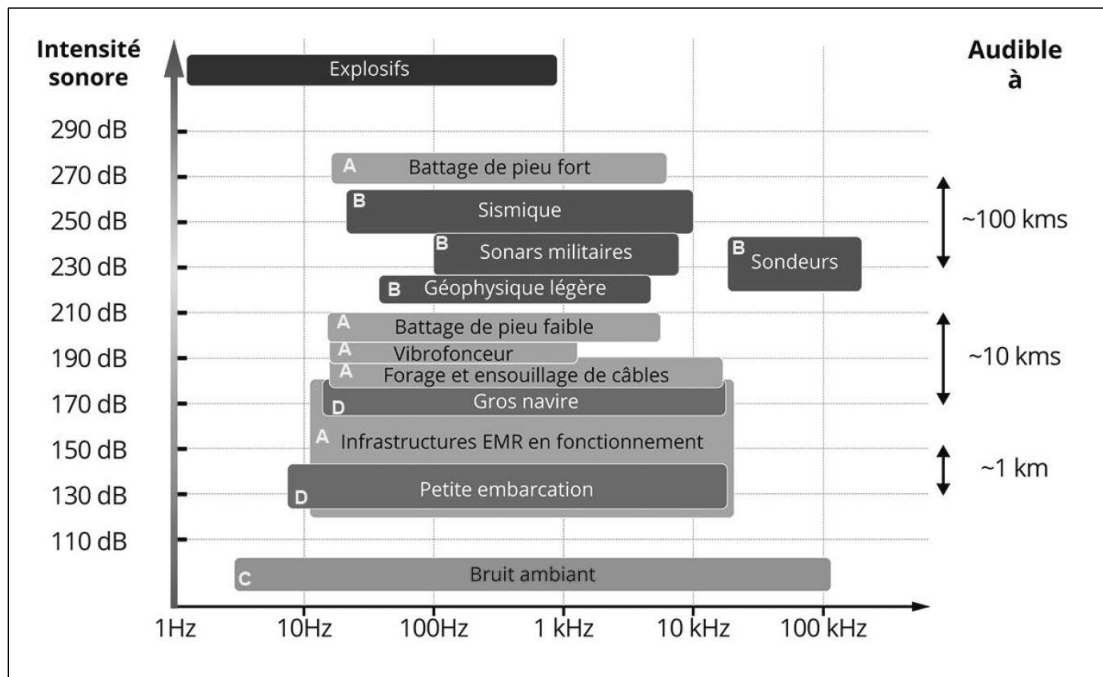


Figure 5 : Graphique extrait de Chauvaud et al. (2018). Intensités sonores (dB re 1 μPa) des différentes activités anthropiques couramment employés lors de chantiers maritimes ainsi que leurs bandes de fréquences respectives en hertz (Hz)

À ce jour, les effets de sons anthropiques puissants sur le développement de biofilm de microalgues ainsi que le recrutement de bivalves demeurent méconnus. Seule l'étude de Aguilar de Soto et collaborateurs (2013) a pu démontrer l'effet d'impulsions sismiques (164 dB re 1 μ Pa RMS) sur le développement larvaire du pétoncle de Nouvelle-Zélande. Plus de 46% des larves véligères-D exposées au traitement sonore ont subi des malformations ainsi que des retards de développement significatifs. Bien que le stress acoustique imposé fût important, cette première étude met en évidence que des sons puissants peuvent induire des effets physiologiques sur le développement larvaire. Compte tenu de la diversité et de la puissance sonore dégagée de nos activités en mer, il devient essentiel de comprendre les mécanismes et les effets potentiels des sons anthropiques sur les espèces indésirables impliquées dans la problématique biofouling, mais également dont la fonction écologique est importante tels que les bivalves filtreurs.

OBJECTIFS ET HYPOTHÈSES

L'objectif de cette étude est de mesurer les effets du son de battage de pieux, de forage et de bateau en conditions contrôlées sur des espèces modèles associés au microfouling et au macrofouling. En premier temps, le développement de biofilms de diatomées benthiques *Navicula pelliculosa* et *Amphora coffeaformis* a été suivi. Plus spécifiquement, l'épaisseur des biofilms, leur concentration en microalgues et en bactéries étaient mesurées. Lors d'une seconde expérience, c'est le développement larvaire de la moule bleue *Mytilus edulis* qui a été caractérisé. La croissance, la survie, l'alimentation, la dynamique de fixation et du recrutement des larves ainsi que leur investissement énergétique ont été analysés. Compte tenu des premiers résultats recensés dans la littérature, il est attendu que le son de bateau stimule l'établissement du microfouling et le recrutement des larves de moule bleue. Pour le son de battage et de forage, des réductions de l'installation des biofilms ainsi que du développement des larves de la moule bleue sont plutôt anticipées.

Les expériences ont été réalisées à la station aquicole de Pointe-au-Père et les analyses en laboratoire ont été effectuées dans les locaux de l'Institut des sciences de la mer à Rimouski (ISMER). Ce projet a été rendu possible grâce au soutien financier de *Canadian Healthy Ocean Network* (CHONe) et de ses partenaires : Département de Pêches et Océans Canada et l'INREST (représentant le Port de Sept-Îles et la ville de Sept-Îles), le Fonds Québécois pour la Recherche, Nature et Technologies (FQRNT) ainsi que par Ressources Aquatiques Québec (RAQ).

ARTICLE 1: IMPACT OF ANTHROPOGENIC SOUNDS (PILE DRIVING, DRILLING AND VESSEL SOUND) ON THE DEVELOPMENT OF MODEL SPECIES INVOLVED IN MARINE BIOFOULING

Gauthier Cervello¹, Frédéric Olivier², Laurent Chauvaud³, Gesche Winkler¹, Delphine Mathias⁴, Francis Juanes⁵, Réjean Tremblay^{1*}

¹ Institut des Sciences de la Mer, Université du Québec à Rimouski, Rimouski, Qc, Canada

² BOREA, UMR-MNHN, CNRS, UPMC, IRD, UCN, UA, Muséum National d'Histoire Naturelle, Paris, France

³ LEMAR, UMR 6539, Institut Universitaire Européen de la Mer, Plouzané, France

⁴ TBM environnement et SOMME, 115 rue Claude-Chappe, 29280 Plouzané, France

⁵ Department of Biology, University of Victoria, Victoria, BC, Canada

1.1 INTRODUCTION

Consideration of ambient underwater sound in the processes of recruitment is growing in marine benthic ecology. Natural ambient underwater sounds act as pelagic cues to orientate fish (Montgomery et al. 2006; Simpson et al. 2016), crustacean (Radford et al. 2007) and coral (Vermeij et al. 2010) larvae towards the coast. Sounds emitted by reefs and other natural soundscapes, like waves on rocks seem to indicate beneficial conditions for larval settlement (Montgomery et al. 2006) increasing recruitment success and thus affecting local benthic population dynamics. However, the rapid colonization of macro invertebrates on oceanographic equipment, aquaculture systems, water pumps and particularly on vessel hulls is a big concern for the industry as it generates substantial costs for the cleaning of impacted infrastructures (Schultz et al. 2011). For example, mussel, *Mytilus galloprovincialis* biofouling in New Zealand creates around \$16 million yr⁻¹ economic loss in *Perna canaliculus* aquaculture production (Forrest et al. 2017).

Biofouling starts with a benthic biofilm composed of a complex assemblage of microbes, bacteria and benthic diatoms, called microfouling, on which macrofouling invertebrate species settle and grow. Briefly, organic compounds and microbes are deposited on a clean surface to form an organic “conditioning layer”. This layer acts as stimulus to bacterial settlement (Dobretsov et al. 2009) and the micro communities develop a quorum sensing communication mechanism (Beitelshees et al. 2018). Bacteria exude a matrix of extracellular polymeric substances (EPS) (Flemming and Wingender 2010) which facilitate microalgae colonization, usually dominated by diatoms (Bao et al. 2007), followed by fungal and protozoan spores (Callow and Callow 2011). Mature, thicker and heterogenous biofilm will signal and increase the adhesion abilities of invertebrate larvae or their attachment strength to the substrate (Hadfield 2011) as shown for the mussel *Mytilus edulis* (Toupoint et al. 2012). As other marine benthic bivalves, mussels produce pelagic planktotrophic larvae that develop through several veliger stages until the pediveliger, the competent stage to settlement (Bayne 1965). Pediveliger larvae use environmental stimuli to settle in an optimal habitat and undertake their metamorphosis (Hadfield and Paul 2001). If settlement conditions are unsuitable, pediveliger larvae can prolong their pelagic dispersal life and delay their metamorphosis for several weeks (Pechenik 1990; Martel et al. 2014). These larvae can also settle,

metamorphosize and carry out a secondary migration process to find more suitable environment (Günther 1992; Forêt et al. 2018).

Some anthropogenic noise can mimic natural sounds, like waves on rocks and thereby stimulate the settlement of benthic invertebrates (McDonald et al. 2014). For example, vessel sounds emitted in the laboratory increased by an order of 4 the larval settlement of mussels, *M. edulis*, when combined with a trophic cue (Jolivet et al. 2016). Under field conditions, Wilkens et al. (2012) found that loud sounds emitted by a freight ferry reduced the median time to attachment by 40% for the mussel, *Perna canaliculus*. However, the impact seems related to the nature of the anthropogenic sound where louder sounds, like turbine or seismic pulses could interfere with the capacity of larvae to detect trigger settlement cues delaying the metamorphosis of crab megalopae (Pine et al. 2012) or cause direct detrimental effects to the development of scallop veligers (de Soto et al. 2013). Each human marine activity produces its own acoustic signature depending on the gear used and the nature of the bedrock (Hawkins and Pembroke 2015; Carroll et al. 2017; Chauvaud et al. 2018). Marine shipping constitutes > 90 % of the acoustic energy emitted into the sea (Green et al. 1994; McDonald et al. 2014). Vessel and ferry sound are produced by propellers, motor engines, diesel generators and other equipment involved in the boat machinery producing sound intensities between 140 and 190 dB re 1 $\mu\text{Pa m}^{-1}$ depending on vessel size, speed and power engines (Mitson 1995; Gervaise et al. 2012; Chauvaud et al. 2018). Oil and gas exploration and exploitation, port area maintenance and expansion, or the development of offshore wind farms require construction phases that produce high levels of sound emission (Chauvaud et al. 2018). Pile driving and drilling are commonly used in marine shipyards and belong to the most powerful activities, after seismic surveys (Chauvaud et al. 2018). Modern pile driving consists of striking large diameter piles with a hydraulic hammer into the seabed. The contact between the hammer and piles produce short ($\sim 0.1\text{s}$) and loud pulses (Tougaard et al. 2008) ranging from 192 to 270 dB re 1 $\mu\text{Pa m}^{-1}$ (Bailey et al. 2010). Drilling sound is generated by the drill bit high-speed rotation crushing the seabed sediment/rocks. It generates a continuous sound with a relatively loud intensity varying from 145 to 190 dB re 1 $\mu\text{Pa m}^{-1}$ (Chauvaud et al. 2018).

Documentation of the effects of pile driving and drilling sounds effect on micro and macrofouling development are lacking in the literature. It is important to understand anthropogenic sound effects on the microorganisms that shape and modulate biofilm dynamics and which have a

critical role in the recruitment of species from higher benthic trophic levels (Antunes et al. 2019). The main goal of this study is to understand micro- and macrofouling development exposed to different anthropogenic sound sources. Biofilm development is assessed, including benthic bacterial and algae densities during the establishment of two benthic diatoms under pile driving, drilling and boat sound emission. *M. edulis* was used as macrofouling model species to measure the impact of the same anthropogenic sound emissions on mussel planktonic development and recruitment success on artificial collectors without biofilm. We expect that boat sound will stimulate the development of the diatom biofilm and the recruitment success of the mussel. However, we suggest that louder sound, particularly pile driving, could have a detrimental effect on micro and macrofouling development.

1.2 MATERIALS AND METHODS

1.2.1 Experimental emission system

Experiments were carried out at the ISMER-UQAR wet laboratory facilities (Rimouski, Qc, Canada). To limit sound reverberation generated in a small tank (Jézequel et al., 2018) and to obtain sound treatments as similar as possible to the original sound recorded *in situ*, we used *LARVOSONIC* mesocosms (Fig. 6), which included acoustic panels on the internal tank' wall, developed and described by Olivier et al. (in press). *Multifuser DC2* panels were set at the center of each tank' wall provided multi-reflection on both vertical and horizontal planes with maximum efficiency in mid and high frequencies (maximum absorption in air between 0.8-2.5 kHz). *Trap Fuser* set at each corner allowed the sound energy to be trapped in the cavities and/or scattered by the plain surface. The main tank was fully filled with freshwater until the level reached the lid that supported 6 semi-submerged experimental jars (5 L) and 3 multiwell plates (6 x 15 mL) (Fig. 6). The main structure was made of plywood coated with epoxy and rested on 4 steel adjustable feet, compared to the *LARVOSONIC* described by Olivier et al. (in press) which was made of plexiglass set on an aluminum frame. Our tank had the same dimensions as the *LARVOSONIC* detailed in Olivier et al. (in press). Three *LARVOSONIC* tanks were used for the three sound treatments and another without sound (room ambient sound only) considered to the control

treatment. Clark synthesis AQ339 Diluvio™ underwater loudspeakers (8Ohms/20-17 000Hz, Littleton, CO, USA) set on the bottom center played the sound treatments (Fig. 6).

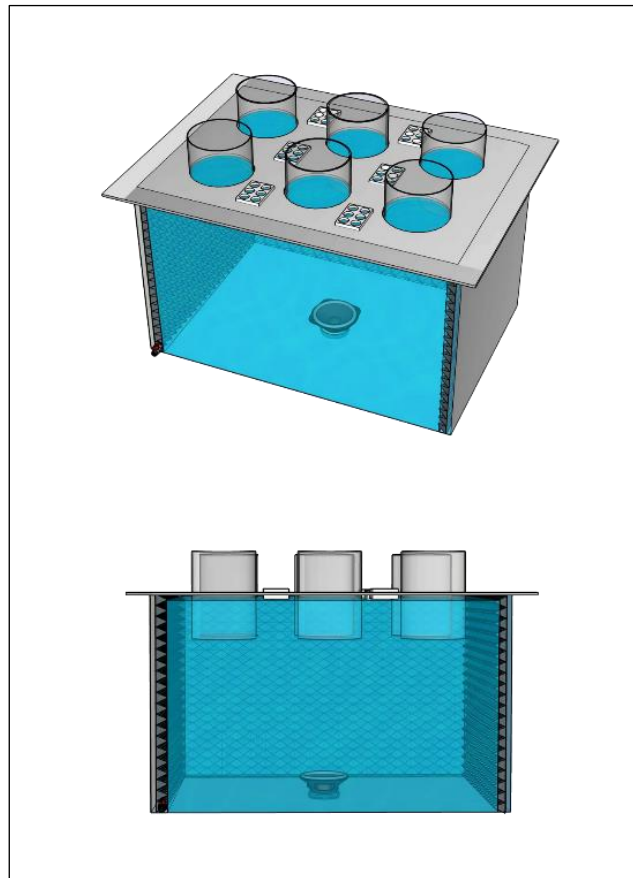


Figure 6 : LARVOSONIC tank developed by Olivier et al. (in press) which include acoustic panels on the vertical walls, 6 semi-submerged jars (5L) and 3 multiwell plates (6x15mL)

Speakers were connected to an amplifier (DENON/DN-300Z/16-bit/20-20 000Hz/44.1KHz, Cumberland, RI, USA), then to a matrix mixer with a signal processor (Yamaha 26x8 MTX3, Buena Park, CA, USA). Pile driving sound was played via an SD card, directly inserted into the amplifier set in repeat mode. Drilling and boat sound were played independently with 2 computers connected to the amplifier using VLC media player software set in repeat mode, with both volumes adjusted to 100%. Sound treatments were recorded for 30s in each 5L experimental jar (10 cm above the bottom) with an underwater acoustic recorder

(LOGGERHEAD LS1, HTI 96-MIN/3V/LED/-170 dB/44.1 KHz, Sarasota, FL, USA) and calibrated to obtain a similar level than measured in the field. Sound pressure level (dB re 1 μ Pa) - *peak to peak* - was calculated using the following equation:

$$SPL_{pp} = 20\log [\max(p(t) - \min(p(t)))]$$

where t is the length of the sound and p the pressure units after correcting from volts to μ Pa. Fourier transformation was applied to each recording to analyze the power spectral density (PSD) using a custom Matlab script (The MathWorks Inc.). Sound treatments were emitted 12 h each day with an alternating sound exposition period of 6 hours followed by 6 hours of silence. The boat sound used was from a 11 m long D & H Boatbuilding hull equipped with a diesel motor (Cummins 300 hp C series) and was the same originally recorded and used by Jolivet et al. (2016). Drilling and pile driving sounds were recorded during an installation offshore wind farm installation in the Bay of Saint-Brieuc (France) with a calibrated hydrophone (High Tech, Inc., Mississippi, USA, HTI-99-HF: sensitivity -169.7 dB re 1 V/ μ Pa; frequency range 2 Hz to 125 kHz flat response) and the output captured with a calibrated underwater acoustic recorder (RTSYS-Marine Technologies, France, EA-SDA14, 156 kHz, 24-bit resolution).

1.2.2 Microfouling experiment

Benthic pennate diatoms strains (*Amphora coffeaeformis* CCMP 127 and *Navicula pelliculosa* CCMP 543) were obtained from the Center for Culture of Marine Phytoplankton (CCMP), Bigelow Laboratory for Ocean Sciences (West Boothbay Harbor, ME, USA) and cultivated with autoclaved medium F/2 with silica (Guillard 1975). Microalgae were cultured under LED system (72 mixed blue (24) and white (48) LEDs, 14 W, 6500 Ka) at an intensity corresponding to a photon flux of 200 μ mol photons $m^{-2} s^{-1}$ and ultrafiltered (0.02 μ m) and UVs treated seawater with a salinity of 27.1, at 20°C. For each diatom species, 20L of culture was prepared until concentrations over 300 000 cell mL^{-1} were obtained. For the sound emission experiments, 2 jars $tank^{-1}$ by species illuminated by one LED system (intensity 200 μ mol photons $m^{-2} s^{-1}$; day:night cycle:14:8h) were inoculated with 5 million cells of *A. coffeaeformis* or *N. pelliculosa*. The volume of the jar was completed with ultrafiltered-UVs treated seawater added with F/2 silicate autoclave medium culture added. Into each jar, 2 x 3.5 cm-diameter discs roughened by carborundum paper were inserted. Before immersion into the jars, discs were washed

in a neutral detergent, submerged in 70% aqueous ethanol for 5 min, and then irradiated under UV for 2-h to eliminate any microbial contamination (Leyton et Riquelme 2008). The use of roughened plexiglass discs promoted benthic biofilm development and facilitated harvesting during sampling. Sounds were emitted for 8 days for *N. pelliculosa* and 9 days for *A. coffeaeformis*, and each of the biofilms on the discs was developed enough to be examined without loss. The first disc in each experimental jar was used to measure biofilm thickness by confocal microscopy (Zeiss inverted microscope Axio observer Z1, Oberkochen, Germany). Discs were stored in individual Petri dishes with the upper face upwards and 5 mL ultrafiltered-UVs seawater was added to keep biofilms moist until confocal analysis. The biofilm thickness was measured at 5 random spots on the upper face at a magnification of 10x. On each spot, 3-D images of the biofilm were obtained by mosaic of stitching images at each 10µm using a laser scanning microscope LSM 700 and analyzed by ZEN 2009 software. The second disc in each experimental jar was used to estimate the microalgae and bacteria cell concentration with the use of CytoFLEX flow cytometry (Beckman Coulter, IN, USA). Briefly, the biofilms were collected by scraping all the upper face with a razor blade. The samples were placed in a 4.5 mL of 25 % glutaraldehyde solution and deionised water for 15 min before storing at -80°C. After thawing, samples were ultrasonicated for 10 min to break down cell agglomerations. For each sample, 500 µl was sieved over a 35 µm filter and heterotrophic bacteria were quantified following staining with SYBR Green I nucleic acid boulder (Molecular Probes Inc., OR, USA). Pigmented microalgae cells were quantified by their natural fluorescence (Belzile et al. 2008; Tremblay et al. 2009).

1.2.3 Macrofouling experiments

Mussels, *M. edulis*, from St. Peters Bay, Prince Edward Island (Canada) were transferred to ISMER-UQAR wet laboratory facilities for larval rearing as described in Rayssac et al. (2010). Spawning was induced on 30 individuals by thermal shock and gametes from different parents were used in a pool-cross design to produce one random larval family. Post-fertilized eggs ($66.4 \pm 5.3\mu\text{m}$) were transferred in a 100 L bottom flat tank filled with filtered (1µm) and ultraviolet (UVs) treated seawater at 18-20°C. After 72 h, 25000 D-larvae ($113.1 \pm 6.5\mu\text{m}$) were transferred into each 5 L experimental jar (5 larvae mL⁻¹). During all sound emission experiments, larvae were fed with a mixture of *Pavlova lutheri*, *Tisochrysis lutea*, *Chaetoceros muelleri*, *Tetraselmis suecica* and *Nannochloropsis oculata* (1:1:1:1:1, 60000 cell mL⁻¹). Low intensity cool white lights ($2.5 \pm$

0.4 $\mu\text{mol photon m}^{-2} \text{ s}^{-1}$) were aligned and adjusted above each tank with a natural light period of 14h:8h. Temperature during all larvae and postlarvae rearing was maintained between 20 and 22°C.

At 48 h intervals, larvae from each jar were collected on a 35 μm nylon mesh screens and resuspended with 300 mL of 1 μm ultrafiltered and UVs treated seawater to sample 1 mL of larvae for survival and growth estimation. For the growth rates, 30 larvae were measured with the image analysis software Image-Pro Plus coupled to the Evolution VF camera (Media Cybernetics, Silver Spring, MD, USA) and an Olympus BX41 microscope. Survival rates were expressed as the total number of individuals minus the cumulative number of empty shells and based on the first sampling time point. After cleaning the jars with Virkon VKS10 disinfectant (LANXESS Deutschland GmbH, Cologne, Germany), the larvae were put back into the growing jars with 5 L of 1 μm filtered-UVs treated seawater, with the addition of the microalgae mixture (1:1:1:1:1, 60 000 cell mL^{-1}). When more than 50% of larvae were pediveligers at 14 days post-fertilization (dpf), two collectors consisting of 30 cm polypropylene rope were added in each jar. For each following 48 h cleaning session (until the end of the experiment at 24 dpf), the collectors were carefully removed and hung up in the air to avoid juvenile detachment. In parallel, the pelagic larvae were collected on 53 μm nylon mesh screens to estimate survival and growth as already described. At 17 dpf, pelagic larvae were subsampled from each jar of the control tank and redistributed randomly into 3 (6 x 20 mL) multiwell plates of all the tanks. In each plate, 3 wells were filled with 10 larvae and 15 mL ultra-filtered-UVs treated seawater with the addition of 60 000 cell mL^{-1} of microalgae mixture as already described. After 72 hours of sound treatments (until 20 dpf), 1 mL of 4 % formaldehyde solution was added to each well and the proportion of settled pediveliger larvae (larvae attached to the well surface) and unattached larvae were counted under a binocular microscope. The ratio between settled and the sum of all larvae was considered as the settlement rate (%).

At 24 dpf, the collectors were carefully removed and gently rinsed with a sprayer over a 100 μm nylon mesh screens to collect the settled postlarvae. The jars were sieved on 100 μm nylon mesh screens to collect all the pelagic larvae. 10 mL of the water sieved was sampled to estimate the clearance rate (21 to 24 dpf) with a M4e multisizer coulter counter fitted with a 50 μm aperture

tube (Beckman, Mississauga, ON, Canada) using a modified formula described in Comeau et al. (2008):

$$CR = (Ln(Ci) - Ln(Cf)) \cdot V \cdot T^{-1} \cdot N^{-1}$$

where Ci is the initial microalgal concentration at T0 (cell.mL⁻¹), Cf is the final concentration, V is the volume of seawater (mL), T is the duration (days) of the experiment and N is the number of postlarvae in each well.

Settled postlarvae on the growing jar walls were carefully brushed and pooled with the postlarvae settled on the collectors to estimate total wet biomass of recruits. Around 50 pelagic larvae and 50 settled postlarvae were collected and kept at -80°C for measurements of the prodissocochoch (PII) and larval total length (TL) (Martel et al. 2014) with the use of a Keyence VHX-2000 Series digital microscope with VH-Z100UR objectives (Osaka, Japan, 1µm and HDR resolution). A postlarval growth index (PL) was calculated using the following formula:

$$PL = \frac{TL - PII}{PII}$$

The remaining postlarvae were weighed and stored in 2 mL of dichloromethane (CH₂CL₂) in amber glass vials with Teflon-lined caps at -80 °C. Lipid extraction was carried out with dichloromethane and methanol following the method described by Parrish (1999), adapted from Folch et al. (1957). Lipid extracts were separated into neutral and polar fractions using a 6% hydrated silica gel column (Marty et al. 1992). The neutral fraction of each sample was eluted with 10 mL of dichloromethane:methanol (98:2) and the polar fraction with 20 mL of methanol, then the neutral fraction was purified on an activated silica gel with 1 mL of hexane:ethyl acetate (v/v) to eliminate free sterols. Fatty acid methyl esters (FAME) were prepared according to the method described in Lepage and Roy (1984) and analyzed using a multichannel Trace GC ultra (Thermo Scientific) gas chromatograph equipped with a Triplus autosampler, a PTV injector, and a ITQ900 (Thermo Scientific) mass detector, and analyzed with Xcalibur v.2.1 software (ThermoScientific, Mississauga, ON, CA). Methyl nonadecanoate (19:0) was used as an internal standard and FAME were identified and quantified using known standards (Supelco 37 Component FAME Mix and menhaden oil; Supelco) and were further confirmed by mass spectrometry.

1.2.4 Data analysis

For micro and macrofouling experiments, all the variables described were averaged (\pm se) for each sound treatment (tank) defined as the fixed factor to be tested (4 levels corresponding to control, pile driving, drilling and boat noises). PRIMER (version 7.0.13) was used to perform univariate PERMANOVA (based on Euclidean dissimilarities) analyses to compare differences among sound treatments. Homoscedasticity was previously evaluated with PERMDISP tests. When significant differences were obtained ($\alpha \leq 0.05$), pairwise multiple comparison tests were used to identify differences among sound treatments. For the mussel experiment, neutral and polar fatty acid composition was tested with a multivariate PERMANOVA with the use of sound treatments as fixed factors.

1.3 RESULTS

1.3.1 Acoustic

The sound pressure level recorded in all jars of each tank is summarized in Table 1. We observed similar measures among jars in the same tank with less than 1% variability. The control sound treatment was subjected to 8% contamination from emission from other tanks with a mean control sound pressure enhanced by 9 dB re 1 μ Pa compared to the room ambient sound.

Table 1: Mean sound pressure level (dB re 1 μ Pa, pk to pk) of pile driving, drilling, boat and control sound emission recorded in LARVOSONIC jars (N = 6) during the sound emissions and before the experiments (room)

Sound treatment	Sound pressure level (dB re 1 μ Pa)
control	123.8 \pm 0.8
boat	139.6 \pm 0.4
drilling	128.3 \pm 0.4
pile driving	164.2 \pm 1.0
room (silent)	114.5 \pm 0.1

Pile driving sound recorded in the jars reached its maximum power in the 100-500 Hz bandwidth with a maximum peak (200 Hz) around 125 dB re $1\mu\text{Pa}^2/\text{Hz}$. The 150-800Hz frequencies were amplified by 20-30 dB re $1\mu\text{Pa}^2/\text{Hz}$ versus their open water values. In the highest frequencies [1000-2000 Hz], the spectrum recorded corroborated with the *in situ* spectrum varying from 60 to 80 dB re $1\mu\text{Pa}^2/\text{Hz}$, characterized by a series of alternating minima and maxima peaks. Sound power at > 5000 Hz decreased smoothly to 50-60 dB re $1\mu\text{Pa}^2/\text{Hz}$ and was slightly amplified by 10 dB compared to *in situ* spectrum. The powerful pile driving sound contaminated the other tank spectra recorded amplifying slightly the 200-800 Hz bandwidth. The nearest tank (drilling) from the pile driving source was the most impacted and exposed from +20 dB to +30 dB re $1\mu\text{Pa}^2/\text{Hz}$ in the 250-800 Hz bandwidth versus its *in situ* intensity. Sound distortion also occurred in the 1000-2000 Hz bandwidth inducing a reduction about -30 dB (except a peak around 1700 Hz) of the drilling jar spectrum. In the 3000-8000 Hz bandwidth, jar spectrum power was higher (+5 to + 20dB re $1\mu\text{Pa}^2/\text{Hz}$) than the *in situ* spectrum. Less distortion occurred due to boat sound power which maintained its open water soundscape (Fig. 7). Frequencies in the 100-1000 Hz were slightly amplified by 5-10 dB re $1\mu\text{Pa}^2/\text{Hz}$. For frequencies > 1000 Hz, jar sound power was reduced from -5 dB to -20 dB re $1\mu\text{Pa}^2/\text{Hz}$ depending on frequency. Maximum mean boat sound power reached 80 dB re $1\mu\text{Pa}^2/\text{Hz} < 20\text{Hz}$. The control sound power was maximum under 50 Hz reaching 60-65 dB re $1\mu\text{Pa}^2/\text{Hz}$. Increase of power occurred in the 200-850Hz bandwidth with maximum values around 200 and 800 Hz, and smoothly decreasing in higher frequencies around 32 dB re $1\mu\text{Pa}^2/\text{Hz}$.

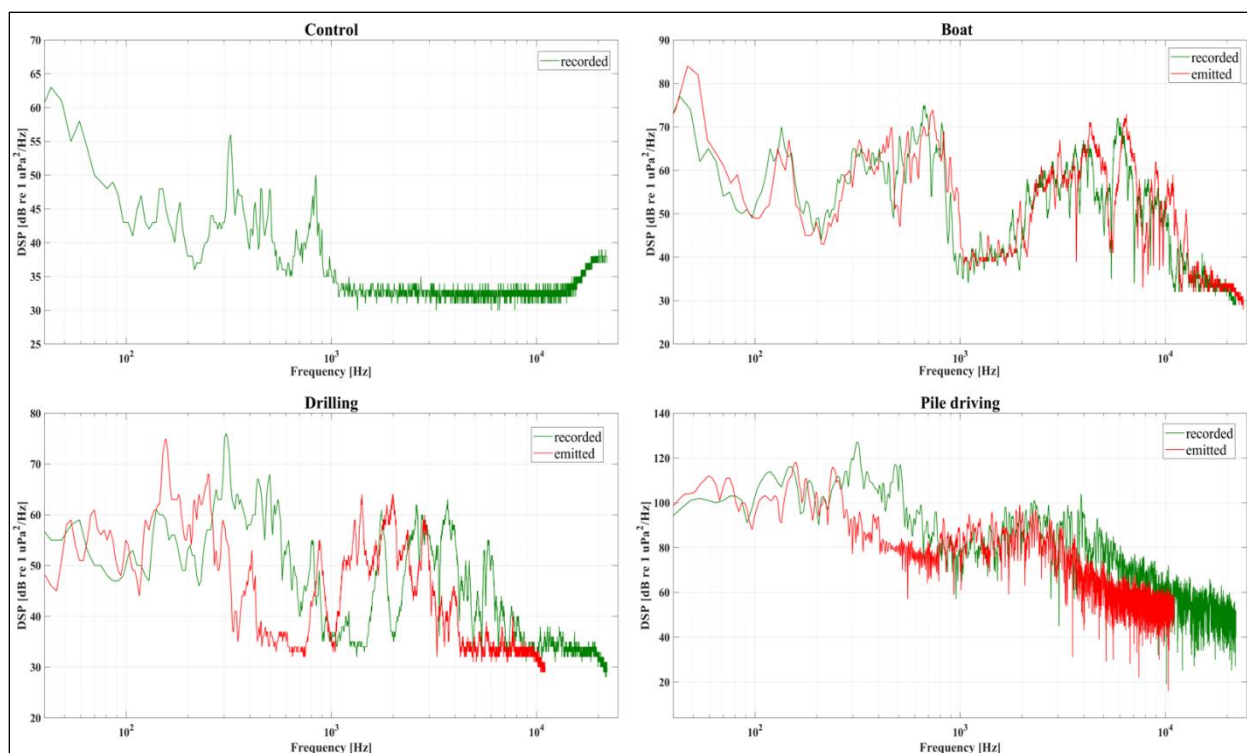


Figure 7: Sound power spectrum (dB re 1 μ Pa/Hz) of the control, boat, drilling and pile driving sound emitted (red) into each tank and recorded (green) into one of each tank's central jar

1.3.2 Microfouling experiments

After 8 days of sound treatment, the *N. pelliculosa* biofilm (Fig. 8A-C) was thinner when exposed to anthropogenic sounds. Drilling and pile driving had a stronger effect and reduced by 47% and 32% respectively the biofilm thickness (Fig. 8A). These reductions could be explained by a lower mean concentration of *N. pelliculosa* cells structuring the biofouling in all anthropogenic sound treatments with a stronger effect when pile driving (-73%) and drilling (-45%) sounds were emitted (Fig. 8B). Mean bacteria cell concentration did not differ significantly showing large variations, particularly when boat sound was emitted, as 123% higher bacteria concentrations were measured in the biofilm compared to the control (Fig. 8C). The *A. coffeaeformis* biofilm showed strong variations so that no differences among treatments (sound emissions and control) for each variable measured (thickness, microalgae and bacteria cells concentration) in relation to emission of the different anthropogenic sound (Fig. 8D-F) were found.

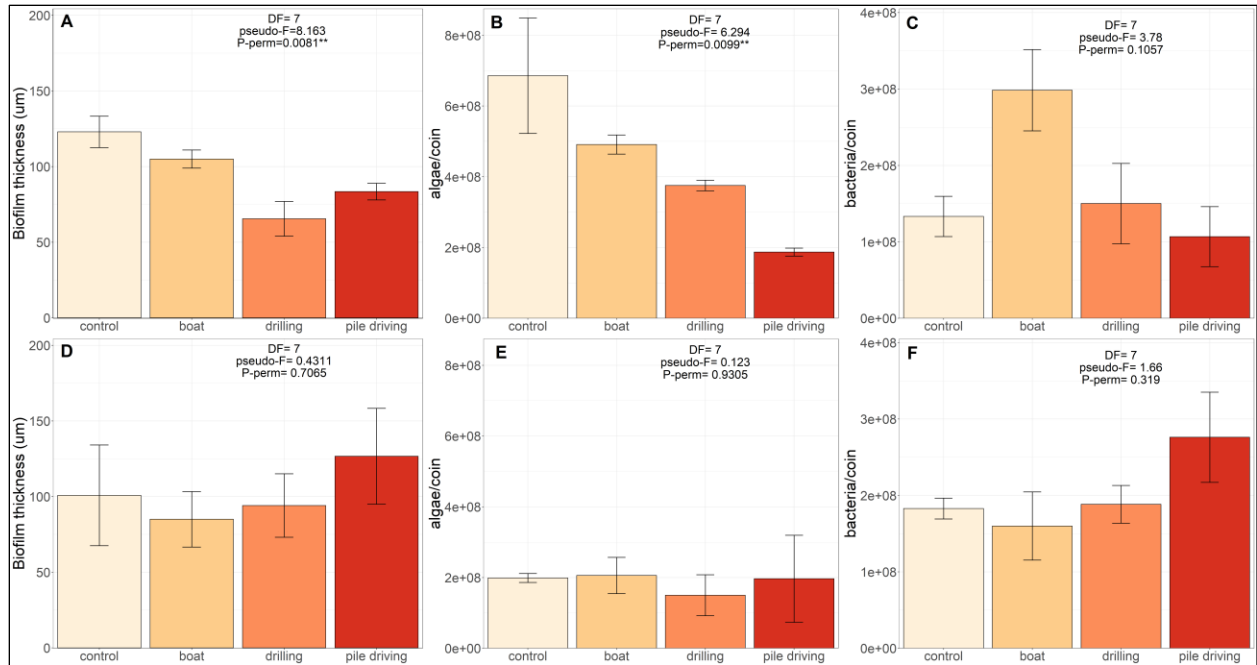


Figure 8: Effect of pile driving, drilling and boat sound treatment on the thickness (μm), total microalgae and bacteria cell amount of *Navicula pelliculosa* (A-C) and *Amphora coffeaeformis* (D-F) biofilms

1.3.3 Macrofouling experiments

1.3.3.1 Larval development

Pile driving and drilling sounds tended to reduce by 10% and 11%, respectively, the mean larval survival compared to the control tank, but without a significant effect (Fig. 9A). No effect of sound on the larval daily growth was observed (Fig. 9B) with mean values $> 15 \mu\text{m day}^{-1}$ until the appearance of the pediveliger stage (14 dpf).

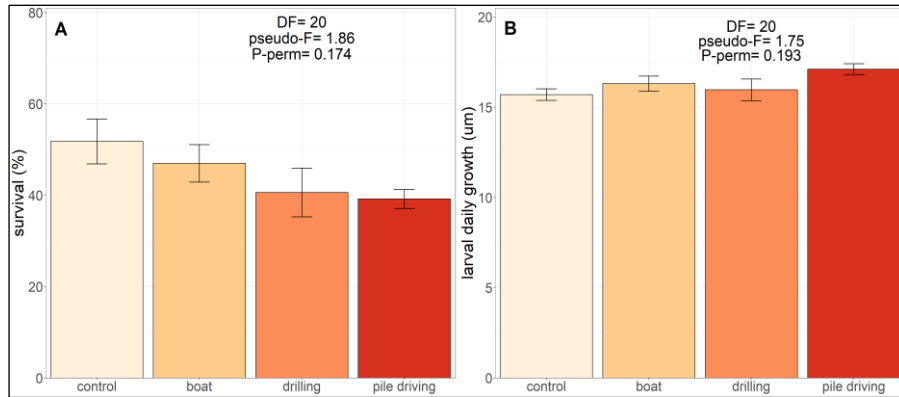


Figure 9: Effect of boat, drilling and pile driving sound treatments on (A) larval survival (%) (N = 6) and (B) the larval daily growth (μm), of *Mytilus edulis* after 12 days of sound treatments (N = 6)

1.3.3.2 Settlement, recruitment and postlarval growth

The settlement rate was significantly different among sound treatments (Fig. 10A) and was 36.7 % lower ($P_{\text{MC}} = 0.044$) than the control treatment for the pediveliger larvae exposed to drilling sound. Pile driving sound also reduced the settlement rate by 20 % but the difference with control treatment was not significant as shown by the pairwise test ($P_{\text{MC}} = 0.123$). Boat and drilling sounds also reduced drastically the clearance rate in postlarvae (Fig. 10B) with values 70 % lower in the drilling sound treatment ($P_{\text{perm}} = 0.037$). However, the 57 % reduction observed in the boat sound treatment was not significant ($P_{\text{perm}} = 0.074$). After 21 days of sound treatments, pile driving sound tended to increase by 21.9% the total wet mass of spats recruited, a result close to the significant threshold with a p-value of 0.077 (Fig. 10C).

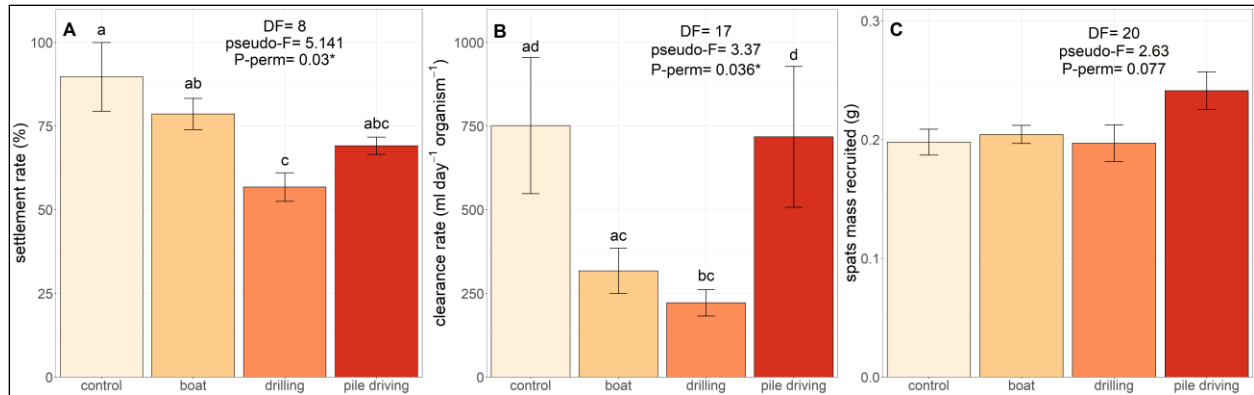


Figure 10: Effect of boat, drilling and pile driving sounds on : (A) pediveliger (17 to 21 dpf) settlement rate and (B) postlarvae (21 to 24 dpf) clearance rate ($\text{mL day}^{-1} \text{organism}^{-1}$) after 72 h of sound exposure in the multiwell plates ($N = 3$), (C) total mass of spats (g) recruited on collectors and jar walls after 21 days of sound treatment ($N = 6$). “*” means significant difference detected by the PERMANOVA post-hoc pairwise comparison ($\alpha < 0.05$)

Sizes at metamorphosis (PII) for settled and swimming postlarvae were similar for all sound treatments (Table 2) with no differences in total length (TL) detected for settled and swimming postlarvae. However, drilling sound tended to reduce the TL of both settled (-7.8 %) and swimming (-5.9%) postlarvae. These decreases triggered a lower postlarval growth index ($PL < 0.4$) but was not significant (Table 2).

Table 2: Effect of different anthropogenic sound on the sizes (μm) at metamorphosis PII ($N = 6$), total length TL (μm) ($N = 6$) and postlarval growth index PL ($N = 6$) of *Mytilus edulis* larvae after 21 days of sound treatments. “Settled” = spats settled on collectors + jar walls

	Settled postlarvae			Swimming postlarvae		
	PII	TL	PL	PII	TL	PL
P_{perm}	0.784	0.1438	0.139	0.771	0.315	0.304
control	326 ± 1	566 ± 16	0.42 ± 0.02	325 ± 4	560 ± 8	0.42 ± 0.01
boat	326 ± 4	564 ± 16	0.42 ± 0.02	329 ± 3	574 ± 15	0.43 ± 0.02
drilling	324 ± 4	521 ± 12	0.38 ± 0.01	327 ± 3	532 ± 17	0.38 ± 0.02
pile driving	322 ± 4	552 ± 13	0.42 ± 0.01	329 ± 3	560 ± 19	0.41 ± 0.02

Drilling sound tended to enhance the total neutral (+59.2%) and polar (+63.8%) fatty acid concentrations in settled recruits, but due to large variability among the 6 replicates, differences were not significant. The fatty acid composition (Annex 1) of recruits exposed to different sound

treatment was similar for each lipid fraction (neutral: pseudo-F = 1.07, Pperm = 0.38 and polar: pseudo-F = 0.54, P-perm = 0.72).

Table 3: Total fatty acid amount of *Mytilus edulis* spats recruited after 21 days of boat, drilling and pile driving sound treatments (N = 6)

	Total fatty acid ($\mu\text{g g}^{-1}$)	
	Neutral	Polar
Pperm	0.104	0.395
control	511 \pm 123	167 \pm 48
boat	523 \pm 89	168 \pm 30
drilling	814 \pm 1110	271 \pm 65
pile driving	432 \pm 105	159 \pm 42

1.4 DISCUSSION

The experimental platform developed to study the impact of anthropogenic sound on model species structuring biofouling showed high acoustic quality with minimal variability among the sound intensity of the 6 jar units in each tank. With the use of trap diffusers on the wall of the tanks, reverberation phenomena still occurred in the pile driving tank amplifying the 200-800 Hz bandwidth frequency and were slightly different than sounds measured in the field. The drilling sound power spectrum was also weakly affected by the powerful sound of pile driving in the same frequencies maybe due to its low intensity. All sound treatments induced a thinner *N. pelliculosa* biofilm related to a lower development of these microalgae on the discs, particularly when drilling and pile driving sounds were emitted. In these treatments, biofilm less than 50% were developed compared to the control. However, this impact of anthropogenic sounds on microfouling development seems species-specific, as no impact was measured on the development of *A. coffeaeformis*. Furthermore, we observed that some anthropogenic sounds could also influence the development of the macrofouling. Our study showed for the first time that drilling sounds affect (128 dB_{pk to pk} re 1 μ Pa) the ontogeny of *M. edulis* and confirmed our hypothesis of a reduction of the settlement rate of the pediveliger larvae (-36.7%) and the clearance rate of post larvae (-70.4%). After 21 days of sound treatments, pile driving sound (164 dB_{pk to pk} re 1 μ Pa) showed an intriguing 21.9 % increase in the mass of recruited spats, a tendency nearly to be significant (p-value = 0.077).

However, this increasing trend in recruitment was not observed for the boat sound treatment, in contrast to our expectations (Fig. 11).

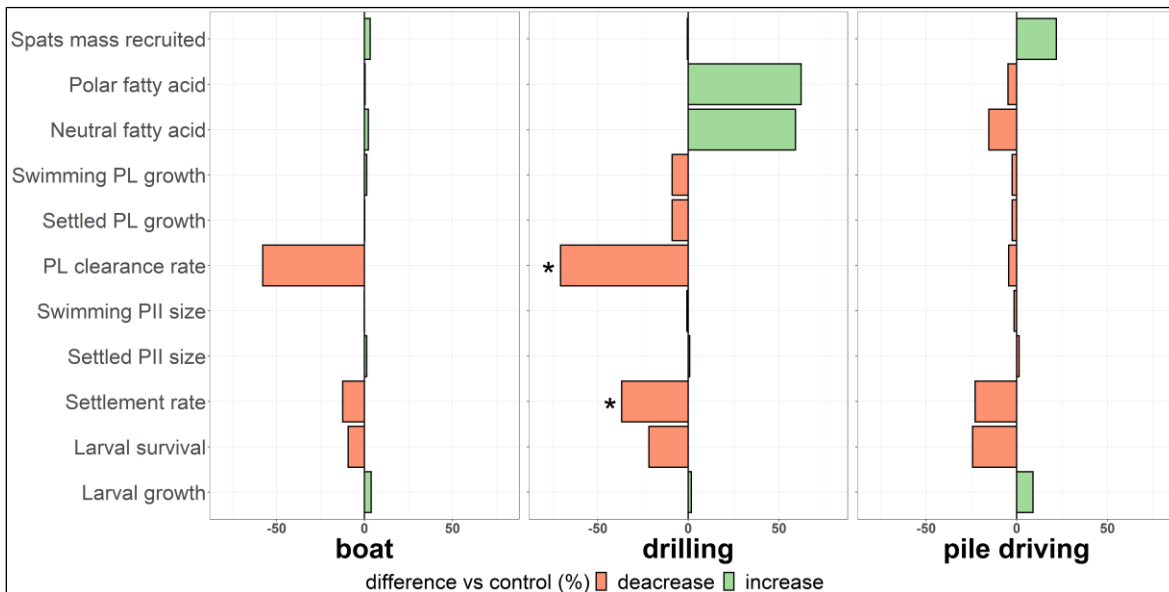


Figure 11: Differences (%) between control and anthropogenic sound treatments for all variables measured on the larval development of *Mytilus edulis*. “*” means significant difference detected by the PERMANOVA post-hoc pairwise comparison ($\alpha < 0.05$), “PL” = post larval growth, “PII” = prodissochonch II (pelagic larval shell)

1.4.1 Drilling Sound

All sound treatments tended to induce a thinner *N. pelliculosa* biofilm, but the drilling treatment had the strongest effect inducing a 47 % reduction associated with 45 % less cell concentration. Diatoms are a major component of microbial slime and of the global primary production of coastal systems (Smetacek 1999), and dominate the microphytobenthic community in intertidal mudflats (Doghri et al. 2017). They are the prime colonizer with bacterial communities and largely involved in ship hull fouling (Schultz 2004, 2007; Hakim et al. 2019). The presence of a 1 mm thick slime layer increases significantly the hull drag, reducing ship speed by 15 % (Lewthwaite et al. 1985). Diatoms are characterized by a unique silicified cell called a frustule, which is a kind of box composed of 2 halves (Wang et al. 2013; Chen et al. 2019). The epitheca (the lid) closes the hypotheca (the box) connected by one or more girdles that facilitate cell

expansion and growth (Molino and Wetherbee 2008; De Stefano et al 2009). *A. coffeaeformis* and *N. pelliculosa* dominate microfouling communities and are pennate diatoms (Mitbavkar and Anil 2006, 2007; Khandeparker et al. 2014). This group is characterized by the presence of a raphe on both cell valves which is an elongated slit system found on the frustule (Molino and Wetherbee 2008). This structure allows diatom cells to move or "glide" over a surface so as not be buried under soft sediments but also to migrate to sufficient light reception and higher nutrient concentrations (Molino and Wetherbee 2008; Wang et al. 2013; Lachnit et al. 2019). While gliding, diatoms secrete an exopolysaccharide (EPS) mucilage, composed of proteins and carbohydrates with bio-adhesive properties that allows cells to slide but also increase the adhesion of other cells (Higgins et al. 2002; Molino and Wetherbee 2008; Chen et al. 2019). Diatom adhesion is intimately related to the physico-chemical properties of the submerged surface. It is known that surface roughness, temperature, pH, ionic strength, surface charge, chemical compounds, cell exopolymer, contact time and the nature of the cell are factors involved in the adhesion strength of diatom cells (Klein et al. 2014). The concentration and nature of the bacterial communities are also related to the diatoms and plays a major role in the complex communication developed by all these microorganisms through EPS, also called "Quorum sensing" (Beitelshees et al. 2018). The diatom-bacteria interactions are species-specific, depend on biofilm maturity, diatom community composition and structure, and environmental conditions (Doghri et al. 2017; Koedooder et al. 2019). Bacterial communities can inhibit or accelerate diatom growth. Moreover, bacterial influence differs whether the biofilm is composed of one strain or several diatoms species and can induce a change in the community and diatom-diatom relationships (Koedooder et al. 2019). Drilling sound strongly inhibited the development of *N. pelliculosa* biofilm but did not affect *A. coffeaeformis*. The pressure variation, vibration or particle motion (Popper and Hawkins 2018) through the viscous-sublayer could generate physical, hydrodynamic conditions that may disturb the ability of *N. pelliculosa* to adhere onto the discs. The pressure variation, or vibration of the jars and discs could have induced unfavorable surface physico-chemical properties for *N. pelliculosa* development (Ozkan and Berberoglu 2013). Moreover, the sound wave disturbances could induce negative bacterial-diatom interactions resulting in a negative dynamic for *N. pelliculosa* growth (Koedooder et al. 2019). However, we observed no interaction of drilling sound on bacterial concentration in the biofilm collected. The medium for biofilm growth was Plexiglas discs and only two discs per basin were used for each variable. Therefore, post-hoc tests could not

be performed. This lack of statistical power makes it impossible to discriminate whether a single or multiple treatments induced a significant reduction effect on microalgal thickness and concentration in *N. pelliculosa*. The slowing effect induced by drilling should therefore be interpreted with caution. The biofilm structure and adhesion strength vary according to hydrodynamic conditions (Zargiel and Swain 2014) and the nature of the submerged surface. A biofilm developing on a ship's hull will not have the same characteristics as a biofilm developing on a rocky or soft substrate (Klein et al. 2014). In our study, we did not quantify the EPS production accumulated on each disc, nor determine the more precise assembly of the bacterial communities. Furthermore, the biofilms were developed in a static environment without turbulence. Further investigations using different natural surfaces, diatom species, as well as a larger number of replicates are needed to understand if the drilling sound affects the adhesion process of pennate diatoms, their cell physiology or the relationship with bacteria.

According to Rittschof et al. (1998), environmental cues determine the larval settlement process of macrofouling species such as ascidians, barnacles, bryozoans and oysters rather than larval choice (Rittschof and Costlow 1989; Rittschof et al. 1998). Larval settlement responses differ among species according to surface energy (polar dispersive forces as measured by wettability), light and vibration (Rittschof et al. 1998). Pine et al. (2012) found that sound from both wind and tidal turbine (145 dB re 1 μ Pa) delay the median time (about 18 hours vs silent treatment) to metamorphosis of crab megalopae. The authors argued that this delay is generated by unfavorable conditions generated by anthropogenic sounds or by the “absence of habitat-specific acoustic settlement cues” (Pine et al. 2012; Stanley et al 2012). Here, we highlight for the first time that drilling sound affects larvae of aquatic invertebrates. In our experiment, the pediveliger settlement rate was reduced but no effect was detected for the size at metamorphosis compared to control treatment (Table 2). This reduced settlement rate might be related to shell valve closure, which is usually a response of bivalve species under suboptimal or stressful conditions (Riisgard 1991; Roberts et al. 2015; Durier et al. 2021). The drilling sound could generate stressful “suboptimal acoustic conditions”, potential vibration or particle motion (Popper and Hawkins 2018) that increase the closure periods of the larval shell valve, decreasing foot activity (Bayne 1965, 1971) and the capacity of competent larvae to explore the substrate and to settle. The decreasing clearance rates observed in postlarvae exposed to drilling sound seem to be

in accordance with this hypothesis, as does the 8 % decreasing tendency of the postlarval growth (Table 2). Direct physical effects on the mussel epidermal sensory cells or the adductor muscle might also occur and shell valve closure could be a response to stressful neurophysiological stimulation generated by the drilling sound (Lacourse and Northrop 1978; Roberts et al. 2015). Negative sound effects could also occur in the larval attachment process. Several exogenous factors can affect the byssal attachment of mussel juveniles such as temperature (Lachance et al. 2008), air bubbles or water motion (Alfaro 2006). Moreover, to reach the substratum, larvae need to cross a potential thin viscous boundary layer present on the substratum surface (Crimaldi et al. 2002; Hendriks et al. 2006; Koehl 2007). A dysfunction in the byssal thread secretion or complex interactions between the sound wave propagation and vibration with the substratum boundary layer (McDonald et al. 2014) could affect the capacity of mussel larvae to attach. The settlement reduction observed in the 15 mL multiwell plates was not detected in the long-term recruitment process, as the total mass of spat recruited onto the 5 L jar collectors and walls was similar to the control. Drilling sound tended to enhance by 60 % the total fatty acid amount (neutral and polar) in the juvenile tissue, but these differences were not significant. Fatty acid reflects the physiological condition of an organism (Toupoint 2012) and corresponds to a major source of metabolic energy used for growth, energy storage and other essential physiological maintenance functions (Tremblay et al. 2007; Parrish 2009; Lee et al. 2018). It remains difficult to understand why these different effects were not detected with the other anthropogenic sounds. Drilling sound was the weakest sound treatment ($128 \text{ dB}_{\text{pk to pk}} \text{ re } 1\mu\text{Pa}$) and no such effect was recorded in the loud pile driving tank ($164 \text{ dB}_{\text{pk to pk}} \text{ re } 1\mu\text{Pa}$). Pile driving sound is associated to powerful but short (0.1s) pulses (Chauvaud, et al. 2018) compared to drilling sound which is characterized by continuous sound wave emission. A continuous and constant sound emission, with a lower sound pressure level such as our drilling sound treatment, versus powerful pile driving pulses, can still have detrimental effects on benthic bivalves.

1.4.2 Pile driving sound

In contrast to the drilling treatment, pile driving had less effect on the *N. pelliculosa* biofilm thickness (-32%) but reduced drastically (-73%) the *N. pelliculosa* concentration. Similar to the other anthropogenic sound treatments, bacteria concentration in the *N. pelliculosa* biofilm was not been impacted, along with all the indicators of biofilm development of *A. coffeaeformis*. It is

therefore difficult to stipulate that pile driving sound impact the overall dynamics of the biofilm. Clearly, *N. pelliculosa* biofilm development was largely sensitive to high energy, particle motion, pressure variation and/or vibration generated by pile driving sound emitted in our experimental conditions.

The non-significant increase of 21.9 % mass of mussel recruits in the pile driving sound treatment is still intriguing. In particular, some jars in the pile driving sound exhibited an increase higher than 40% of mass recruited compared to the control. The pile driving treatment is characterized by a higher power emission in the 100-1000 Hz frequency range compared to the other treatments (Fig. 7). Animal activities in coastal habitats produce a wide spectrum of sounds but mostly concentrated in the 100-1000 Hz frequency range. These frequencies are known to attract and indicate favorable conditions (Montgomery et al. 2006) for the settlement of coral (Vermeij et al. 2010), fish (Simpson et al. 2016) and crab (Radford et al. 2007) larvae. The pile driving sound could stimulate in a certain way (physical component) or indicate appropriate acoustic conditions for the settlement of mussels which prefer to settle into noisy habitats such as rocky shores (Wilkens et al. 2012). However, this tendency to stimulate mussel recruitment was not found in the multiwell plates. The variation in settlement response observed between the sound treatment and within the tank could also be explained due to resonance phenomena under specific frequencies (Jézéquel et al. 2018). Further experiments testing the effect of different frequencies from powerful sound could potentially demonstrate the implications of certain frequency ranges on the settlement process of invertebrates.

In our experiments, particle motion and vibration were not measured. Sound waves can be transmitted across the substrate and can also generate waves at the interface of the water and the substrate. Interface waves are characterized by low frequencies (> 30 Hz) associated with large particle motion amplitude (Popper and Hawkins, 2018). Energy from these waves are maximum close to the substrate, which could be of major significance and provide “key information” about the environment of the organisms living close or into the substrate (Popper and Hawkins 2018). Potential vibration of the adhesion surfaces (jars and collectors) could promote mussel larval recruitment. This hypothesis was also mentioned by McDonald et al. (2014) who suggested that boat hull vibration could influence the settlement behavior or stimulate the adhesive release of

fouling species such as the ascidian *C. intestinalis*. These explanations remain hypothetical and raise the complex nature of sound waves propagating into the substrate but also at the interface between the substrate and the water, across the bottom sublayer (Koehl 2007). Further investigations into the potential effect of particle motion and vibration are required to better understand their implication in the larval settlement process of benthic invertebrates.

De Soto et al. (2013) studied the effect of playback seismic pulses (131_{rms} dB ref 1 μ Pa) on the New Zealand scallop (*Pecten novaezelandiae*) larvae for 90 hours, immediately after fertilization. D-veliger showed significant developmental delays and 46% of larvae exposed showed body malformations suggesting the physiological stress was induced by this cumulative sound exposure (De Soto et al. 2013). No such effect was observed on *M. edulis* larval development with the pile driving sound emitted, as no differences with the control treatment were observed in larval survival, larval growth (Fig. 9) or mean size at metamorphosis (Table 2). Similar results were obtained with flatfish *Solea solea* larvae after 7 days of pile driving (210 dB re 1 μ Pa², peak pressure level, 50-1000Hz) (Bolle et al. 2012). Roberts et al. (2015) observed an increase in shell valve closure in *M. edulis* adults, as a response to sinusoidal vibratory signals in the frequency range of 5 to 410 Hz. This sensitivity increased with lower frequencies (except a response at 410 Hz) leading to potential negative effects on mussel fitness (Roberts et al. 2015). Higher sound wave transmission could be more important in adults due to their bigger size, through external (shell) or internal structures (mantle, foot, statocyst, etc.). Conversely, unsettled larvae devoid of a solid shell (dissochonch) potentially do not interact with these different waveforms. The absence of short-term effect does not mean that any chronic or sub-lethal effects would not occur on a longer time period. Loud anthropogenic sound exposure during a complete life cycle could potentially highlight chronic or physiological effects on *M. edulis* fitness (Roberts et al. 2015).

1.4.3 Boat sound

Boat sound showed the least acoustic distortion and was well preserved the *in situ* acoustic signature (Fig. 2). Boat sound pressure levels emitted in our experimental system were higher (139 dB re 1 μ Pa) than that of the drilling treatment (128 dB re 1 μ Pa). This greater intensity could

facilitate a better preservation of the acoustic signature. Wilkens et al. (2012) studied the effect of two sound intensities (high and low) of a ferry sound, on the “time to attachment” of *Perna canaliculus* over 8 hours in 50 mL plastic vials (placed in water baths). Overall, high intensity vessel noise (126 dB_{RMS} re 1 μ Pa) induced a 40% shorter time for larvae to settle compared to the silent treatment. Larvae exposed to the high intensity noise were attached during the first 72h (Wilkens et al. 2012). Similar results have been observed by Jolivet and colleagues (2016) with the presence of *Nannocloropsis oculata*, a species with a high level of polyunsaturated fatty acids acting as a settlement cues in mussels (Toupoint et al. 2012). Other biological and chemical cues have been also determined for the settlement of pediveliger mussel larvae, like mature biofilms (Bao et al. 2007; Toupoint et al. 2012) and neuroactive compounds (Satuito et al. 1999). However, in our study no enhancement of the settlement was observed as reflected by the absence of increased biomass of recruits at 24 dpf. Without biofilms, trophic triggers and water motion, the sterile substrate of the 15 mL wells was probably not a suitable habitat to stimulate pediveliger settlement. Jolivet et al. (2016) performed settlement experiments in 240 mL jars whereas Wilkens et al. (2012) used 50 mL vials. Furthermore, food condition of mussels was not modified during settlement experiments strengthening the results of Jolivet et al. (2016) demonstrating that the boat sound increase settlement of pediveliger mussel larvae when combined to trophic settlement triggers. Each well unit was previously sanded to enhance substrate roughness and facilitate larval adhesion abilities (Abelson and Denny 1997). Nevertheless, the bottom microstructures apparently did not promote larval attachment in addition to the expected positive boat sound effect. The substratum surface microstructures were smaller than larvae and possibly did not disrupt the potential thin viscous boundary layer (Koehl 2007). On the other hand, anthropogenic sound waves might also maintain certain hydrodynamic forces in the low water volume that prevent larvae from attaching. Additional water flow analyses at a finer scale in experimental units could provide information on the hydrodynamic properties (Koehl 2007) and eventual disruption generated by soundwave propagation in the substrate/sublayer interface.

Hydrodynamic forces influence fluid motion and are an essential physical component that determines the larval recruitment success of biofoulers larvae (Crimaldi et al. 2002; Koehl 2007). The larval development of mussels occurs naturally in turbulent shallow waters and pediveliger larvae have strong adhesive abilities (byssus threads) that allow larval settlement under high velocities on hard substrata (Koehl 2007). Eyster and Pechenik (1987) recorded that water

agitation enhanced *M. edulis* larval attachment onto filaments two to eight folds in 2 L beakers. Carrying out settlement assays in relatively small water volume probably underestimated the number of settled larvae (Pechenik 1990). The lack of water motion has possibly generated a mismatch to the larval response under natural physical processes that naturally drive mussel settlement. The use of flowing water and experimental units with bigger volume could be a better choice with which to perform larval settlement experiments. Such an experimental setup would offer potentially more favorable physical conditions for mussel settlement and the implementation of essential small-scale hydrodynamic analyses (Koehl 2007). Studying the development of micro and macrofouling during the same experiment under different anthropogenic sounds is necessary to assess the effect of anthropophony on the complete establishment of biofouling.

1.5 CONCLUSION

We observed that anthropogenic sound induced different effects on the biofilm development dependent on species involved and specific sounds. With respect to microfouling, all types of sounds tested showed no impact on bacteria concentration constituting the biofilm and on the development of *A. coffeaeformis*, but drilling and pile driving sounds impacted negatively the development of *N. pelliculosa* biofilm. These results suggest that these sound emissions were characterized by intensity and/or power spectrum generating substrate interferences and unfavorable conditions for the establishment of *N. pelliculosa* diatom slime layer. More research is needed to understand the sensitivity mechanisms of diatoms species in relation to substrate interference related to sound emission. Evaluating the sound effect on macrofouling development, we selected the blue mussel as a model species for this study. It was negatively impacted by the drilling sound characterized by emission of 128 dB re 1 μ Pa, particularly at the competent stage to settle and after metamorphosis and settlement on the substrate. Thus, negative impacts have been measured only when mussels were in contact with the substrate. We suggest that the sound treatment could induce a stressful acoustic environment for the development of postlarvae which prefer to reduce their metabolism and conserve their energy. The variation in settlement response between the experimental units raises some questions about resonance and distortion of sound spectra in the tanks and might explain why a 21.9% increase in recruitment success in the pile driving treatment was non-significant. Bivalves start their life in the water column, then swim and

crawl at the interface of the substrate and the bottom layer to finally attach and connect to the seabed. This transition from pelagic life to a benthic environment should be considered a sensitive stage for anthropogenic activities interacting with the seabed. Further studies on the potential effect of noise on the complex interactions between substrate sound propagation/vibration and particle motion with the viscous sublayer and particularly the larval perception of sound propagation or substrate borne vibration are required to better understand the larval settlement process on a finer scale.

DISCUSSION/CONCLUSION GÉNÉRALE

Cette étude a permis de mettre en évidence que les sons anthropiques, particulièrement le son de forage et de battage, ont réduit le développement du biofilm d'une des deux espèces modèles associées au microfouling : *Navicula pelliculosa*. Cet effet a été observable sur l'épaisseur et la concentration en cellules de diatomées, mais aucun effet n'a été enregistré sur la concentration des communautés bactériennes. La mesure de l'épaisseur était basée selon la quantité de cellules de microalgues dans le biofilm et la contribution de la matrice exo-polymérique (EPS) n'a pas été considérée. La substance mucilagineuse sécrétée par les communautés bactériennes stabilise le biofilm, assure une protection contre des stress environnementaux et permet d'augmenter les échanges intercellulaires (« Quorum sensing ») (Beitelshees et al. 2018). Cette matrice joue un rôle primordial dans la dynamique des micro-organismes. L'établissement des diatomées dans un biofilm est dépendant de l'activité des premiers colonisateurs et des relations entretenues entre les bactéries et les diatomées. Selon les conditions environnementales présentes, les communautés bactériennes peuvent favoriser ou inhiber l'installation des diatomées (Koedooder et al. 2019). Il se pourrait que les sons anthropiques n'agissent pas directement sur les cellules des microalgues. En outre, le son de forage pourrait engendrer un environnement acoustique défavorable qui affecte négativement la relation bactéries-diatomées ralentissant globalement le développement de *N. pelliculosa*. D'autre part, la forme, la composition et l'épaisseur d'un biofilm sont aussi modulées par les conditions hydrodynamiques du milieu et des propriétés physico-chimiques du substrat (Antunes et al. 2019). La croissance des biofilms étudiés s'est réalisée dans un environnement statique et sans turbulence. L'absence de stress de cisaillement a pu maintenir des conditions

hydrodynamiques au niveau de la couche limite proche du substrat qui ralentissent l'installation de *N. pelliculosa*. Le support de croissance des biofilms était des jetons de plexiglas et seulement deux jetons par bassin ont été utilisés pour chaque variable mesurée des biofilms. Les tests post-hocs n'ont donc pas pu être réalisés. Ce manque de puissance statistique empêche de discriminer si un seul ou plusieurs traitements ont eu un effet significatif de réduction sur l'épaisseur et la concentration en microalgues chez *N. pelliculosa*. L'effet de ralentissement induit par le son de forage et de battage doit donc être interprété avec précaution. Des études supplémentaires considérant la production d'EPS, ainsi qu'un plus grand nombre de répliques sous différents traitements sonores pourraient mettre en évidence des effets physiologiques sur le microfouling. L'ajout également de différents régimes hydrodynamiques pourrait fournir une contrainte de cisaillement qui influence de façon importante le développement des biofilms et ce facteur pourrait potentiellement interagir avec les sons anthropiques.

La deuxième expérience réalisée sur le développement larvaire de *M. edulis* a permis de démontrer que le son de forage a réduit significativement le taux de fixation des larves pédivéligères et le taux de filtration des post-larves. Il demeure difficile d'expliquer les mécanismes potentiels du traitement sonore sur les jeunes bivalves et ces explications demeurent à titre d'hypothèse. Le son de forage pourrait avoir des effets directs en générant des stimulations neurophysiologiques négatives sur le muscle abducteur, obligeant les jeunes bivalves à maintenir leurs valves fermées (Lacourse and Northshop 1978; Roberts et al. 2015). Les larves pédivéligères pourraient avoir moins de capacité à utiliser leur pied pour prospecter le substrat (Bayne, 1965) réduisant ainsi leur capacité à se fixer. Également, le taux de filtration des microalgues serait aussi affecté expliquant les plus faibles valeurs enregistrées dans le bassin « forage ». Ceci pourrait également expliquer la réduction de la taille moyenne des recrues (- 44 μm) et des larves encore nageantes (- 27 μm) comparativement à celles du traitement contrôle (Tableau 2). D'autre part, les ondes sonores du son continu pourraient affecter le processus d'attachement des larves au substrat. En effet, pour accéder au substrat, les larves doivent traverser une couche limite visqueuse (Crimaldi et al. 2002; Koehl 2007). Les ondes sonores, qui voyagent aussi dans le substrat et dans la couche limite, pourraient interagir avec cette couche limite ou maintenir des conditions hydrodynamiques qui empêchent les larves de se fixer correctement sur le fond. Des interférences possibles ont pu affecter la sécrétion ou l'attachement du byssus sur le substrat. Ces conditions

acoustiques plutôt défavorables pour les pédivéligères et les post-larves sont intrigantes puisque ces effets n'ont pas été enregistrés avec le son de bateau ni le son de battage.

Bien que faible en intensité, le son de forage avait la caractéristique d'être continu comparativement aux deux autres traitements (pulses du battage ou passage du bateau). Les effets induits par les sons anthropiques ne dépendent pas forcément de leur intensité, mais aussi de la caractéristique du son émis et sa composition en fréquence. D'autre part, les ondes sonores voyagent dans la colonne d'eau, à l'interface du substrat et de la couche limite ainsi que dans le substrat. Les ondes sonores peuvent donc générer de la vibration, du mouvement de particules (« particle motion ») et une variation de pression (Popper and Hawkins 2018). Il demeure difficile de comprendre la cause des effets mesurés sur les jeunes moules. Il est toutefois intéressant de souligner que les effets du traitement sonore n'ont été enregistrés que lorsque les larves commençaient à interagir avec le substrat. Roberts et al. (2015) ont enregistré que les adultes de *M. edulis* augmentent la fermeture de leurs valves lorsqu'exposés à de la vibration dont les fréquences sont comprises entre 5 et 410 Hz. Ces sons pourraient avoir des effets néfastes sur le long terme sur la performance des moules (Roberts et al. 2015). Dans notre étude, la vibration potentielle générée par le son de forage a pu avoir un effet négatif sur la fixation des larves pédivéligères ou engendrer des conditions défavorables pour l'alimentation des post-larves par filtration. Au cours de leur vie, les moules développent une coquille plus grande et des structures internes plus complexes. Les ondes sonores qui voyagent dans le substrat (vibration) interagissent potentiellement de façon plus importante avec ces structures plus volumineuses. En parallèle, les ondes qui voyagent dans l'eau pourraient avoir plus d'effet sur les coquilles plus larges associées à une surface plus grande. Les stades planctoniques n'interagissent peut-être donc pas avec les ondes qui voyagent dans l'eau ou n'ont pas de structures suffisamment développées pour subir des effets directs des ondes sonores. Cette dernière hypothèse est appuyée par l'absence d'effet enregistrée par le son battage de pieu (164 dB re 1 uPa) et de bateau plus élevé (139 dB re 1 uPa) sur la survie et la croissance des larves véligères.

Étonnamment, le son de battage a même eu tendance à augmenter par 21.8 % la masse de juvéniles recrutée. La vibration potentielle générée par le son de battage aurait pu créer des conditions hydrodynamiques avec la couche limite qui favorise le recrutement des larves

(McDonald et al. 2014). Cependant, le son n'a pas augmenté le taux de fixation sur les plaques multi-puits de 15 mL. Le son de bateau n'a pas généré l'effet de stimulation attendu sur la fixation ni augmenté le recrutement total de *M. edulis* contrairement à ce qui était attendu (Wilkins et al. 2012; Jolivet et al. 2016). L'utilisation d'unités à faible volume d'eau ne correspond probablement pas à un habitat adéquat pour les larves pédivéligères. Le manque de turbulence (Eyster et Pechenik 1987) ou de biofilm préalablement établi (Bao et al. 2007; Toupoin et al. 2012) pourrait venir altérer l'effet de stimulation du son de bateau sur la fixation larvaire des moules comme observée dans la littérature. Les sons anthropiques peuvent interagir avec d'autres facteurs, et cet effet combiné est encore largement méconnu. Une étude récente a pu démontrer que le bénitier géant (*Tridacna maxima*) augmente ses comportements anti-prédation lorsque le son de bateau et la présence de courant sont combinés (Doyle et al. 2020). Bien que le son de battage n'ait pas eu d'effets majeurs sur le développement larvaire, ceci n'écarte pas des possibles effets sublétaux ou physiologiques sur l'ensemble du cycle de vie des moules (Roberts et al. 2015), notamment lors de la reproduction. Rappelons que les bivalves filtreurs ont un cycle de vie benthopélagique. L'interaction entre les organismes et les ondes sonores peut donc varier selon la période de leur vie, soit la colonne d'eau et le substrat. Une meilleure compréhension de la perception des ondes sonores par les larves nageant dans la colonne d'eau et les post-larves fixées sur le substrat est nécessaire afin de comprendre les effets des sons anthropiques puissants sur l'ontogénie des invertébrés benthiques.

Le voyage de ces ondes sonores dans les différents médiums est très complexe et peut dépendre des caractéristiques du substrat. Les bassins LARVOSONIC utilisés dans cette étude ont montré peu de variation de l'intensité sonore enregistrée entre les cylindres de culture d'un même bassin. Cependant, l'analyse des spectres sonore a démontré que le son puissant du battage de pieu a subi une amplification dans la bande de fréquence [200-800 Hz]. La résonance est connue dans les espaces clos et demeure complexe, car elle peut varier selon la puissance et la fréquence émise du son émis dans le bassin (Jézéquel et al. 2018). Les fréquences [200-800Hz] du son battage sont également allées contaminer le spectre du son de forage qui a subi une amplification dans la même bande de fréquence. Toutefois ces variations étaient inférieures à 10 %. Le manque de puissance du traitement forage pourrait venir expliquer cette contamination des pulses du battage. En effet, le spectre de bateau plus fort en intensité n'a pas été contaminé par le son de battage et a plutôt bien conservé son spectre par rapport à celui mesuré sur le terrain. Par ailleurs, les traitements

sonores ont été testés dans la même salle expérimentale. La différence des sons joués dans leur composition et leur intensité peut donc être problématique si tous les bassins se trouvent à faible distance dans une même pièce. Étudier le développement du micro- et macrofouling directement dans le milieu naturel sous différents sons puissants (Stanley, et al. 2014) permettraient d'avancer nos connaissances sur l'impact de nos activités bruyantes sur le développement du biofouling.

BIBLIOGRAPHIE

- Abelson, A, and M Denny. 1997. "Settlement of Marine Organisms in Flow." *Annual Review of Ecology and Systematics* 28 (1): 317–39. <https://doi.org/10.1146/annurev.ecolsys.28.1.317>.
- Alfaro, A C. 2006. "Byssal Attachment of Juvenile Mussels, *Perna Canaliculus*, Affected by Water Motion and Air Bubbles." *Aquaculture* 255 (1): 357–61. <https://doi.org/https://doi.org/10.1016/j.aquaculture.2005.11.059>.
- Amara, I, W Miled, R B Slama, and N Ladhari. 2018. "Antifouling Processes and Toxicity Effects of Antifouling Paints on Marine Environment. A Review." *Environmental Toxicology and Pharmacology* 57: 115–30. <https://doi.org/https://doi.org/10.1016/j.etap.2017.12.001>.
- Antunes, J, P Leão, and V Vasconcelos. 2019. "Marine Biofilms: Diversity of Communities and of Chemical Cues." *Environmental Microbiology Reports* 11 (3): 287–305. <https://doi.org/https://doi.org/10.1111/1758-2229.12694>.
- Avdelas, L, E Avdic-Mravljje, A C Borges Marques, S Cano, J J Capelle, N Carvalho, M Cozzolino, J Dennis, T Ellis, J M Fernandez Polanco, J Guillen, T Lasner, V Le Bihan, I Llorente, A Mol, S Nicheva, R Nielsen, H van Oosetenbrugge, S Villasante, S Visnic, K Zhelev, and F Asche. "The Decline of Mussel Aquaculture in the European Union: Causes, Economic Impacts and Opportunities." *Reviews in Aquaculture* 13 (1): 91–118. <https://doi.org/https://doi.org/10.1111/raq.12465>.
- Bailey, H, B Senior, D Simmons, J Rusin, G Picken, and P M Thompson. 2010. "Assessing Underwater Noise Levels during Pile-Driving at an Offshore Windfarm and Its Potential Effects on Marine Mammals." *Marine Pollution Bulletin* 60: 888–97. <https://doi.org/10.1016/j.marpolbul.2010.01.003>.
- Bao, WY, C G Satuito, JL Yang, and H Kitamura. 2007. "Larval Settlement and Metamorphosis of the Mussel *Mytilus galloprovincialis* in Response to Biofilms." *Marine Biology* 150: 565–74. <https://doi.org/10.1007/s00227-006-0383-4>.
- Bayne, B L. 1965. "Growth and the Delay of Metamorphosis of the Larvae of *Mytilus edulis* (L.)." *Ophelia* 2 (1): 1–47. <https://doi.org/10.1080/00785326.1965.10409596>.
- Bayne, B L. 1971. "Some Morphological Changes That Occur at the Metamorphosis of the Larvae of *Mytilus edulis*." In : *Fourth European Marine Biology Symposium. Crisp DJ, Cambridge University Press*, 259–80.
- Beitelshees, M, A Hill, C H Jones, and B A Pfeifer. 2018. "Phenotypic Variation during Biofilm Formation: Implications for Anti-Biofilm Therapeutic Design." *Materials* 11: 1086. <https://doi.org/10.3390/ma11071086>.
- Belzile, C, S Brugel, C Nozais, Y Gratton, and S Demers. 2008. "Variations of the Abundance and Nucleic Acid Content of Heterotrophic Bacteria in Beaufort Shelf Waters during Winter and Spring." *Journal of Marine Systems* 74 (3): 946–56. <https://doi.org/https://doi.org/10.1016/j.jmarsys.2007.12.010>.
- Bolle, L J, C A F de Jong, S M Bierman, P J G van Beek, O A van Keeken, P W Wessels, C J G

- van Damme, H V Winter, D de Haan, and R P A Dekeling. 2012. “Common Sole Larvae Survive High Levels of Pile-Driving Sound in Controlled Exposure Experiments.” *PLOS ONE* 7 (3): e33052. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0033052>.
- Callow, J A, and M E Callow. 2011. “Friendly Fouling-Resistant Marine Coatings.” *Nature Communications* 2: 210–44. <https://doi.org/10.1038/ncomms1251>.
- Cannuel, R, P G Beninger, H McCombie, and P Boudry. 2009. “Gill Development and Its Functional and Evolutionary Implications in the Blue Mussel *Mytilus edulis* (Bivalvia: Mytilidae).” *Biological Bulletin* 217 (2): 173.
- Carroll, A G, R Przeslawski, A Duncan, M Gunning, and B Bruce. 2017. “A Critical Review of the Potential Impacts of Marine Seismic Surveys on Fish & Invertebrates.” *Marine Pollution Bulletin* 114: 9–24. <https://doi.org/10.1016/j.marpolbul.2016.11.038>.
- Chauvaud, S, L Chauvaud, and A Jolivet. 2018. *Impacts Des Sons Anthropiques Sur La Faune Marine*. Quae.
- Chen, L, D Weng, C Du, J Wang, and S Cao. 2019. “Contribution of Frustules and Mucilage Trails to the Mobility of Diatom *Navicula sp.*” *Scientific Reports* 9 (1): 7342. <https://doi.org/10.1038/s41598-019-43663-z>.
- Comeau, L A, F Pernet, R Tremblay, S S Bates, and A Leblanc. 2008. “Comparison of Eastern Oyster (*Crassostrea virginica*) and Blue Mussel (*Mytilus edulis*) Filtration Rates at Low Temperatures.” *Canadian Technical Report of Fisheries and Aquatic Sciences* 2810.
- Crimaldi, J P, J K Thompson, J H Rosman, R J Lowe, and J R Koseff. 2002. “Hydrodynamics of Larval Settlement: The Influence of Turbulent Stress Events at Potential Recruitment Sites.” *Limnology and Oceanography* 47 (4): 1137–51. <https://doi.org/https://doi.org/10.4319/lo.2002.47.4.1137>.
- Dobretsov, S, M Teplitski, and V Paul. 2009. “Mini-Review: Quorum Sensing in the Marine Environment and Its Relationship to Biofouling.” *Biofouling* 25 (5): 413–27. <https://doi.org/10.1080/08927010902853516>.
- Doghri, I, J Lavaud, A Dufour, A Bazire, I Lanneluc, and S Sablé. 2017. “Cell-Bound Exopolysaccharides from an Axenic Culture of the Intertidal Mudflat *Navicula phyllepta* Diatom Affect Biofilm Formation by Benthic Bacteria.” *Journal of Applied Phycology* 29 (1): 165–77.
- Doyle, R, J Kim, A Pe, and D T Blumstein. 2020. “Are Giant Clams (*Tridacna maxima*) Distractible ? A Multi-Modal Study.” *Peer J* 8: e10050. <https://doi.org/10.7717/peerj.10050>.
- Duarte, C M, L Chapuis, S P Collin, D P Costa, R P Devassy, V M Eguiluz, C Erbe, et al. 2021. “The Soundscape of the Anthropocene Ocean.” *Science* 371 (6529): eaba4658. <https://doi.org/10.1126/science.aba4658>.
- Durier, G., JB Nadalini, R. Saint-Louis, B. Genard, L. Comeau, and R. Tremblay. 2021. “Sensitivity to Oil Dispersants: Effects on the Valve Movements of the Blue Mussel *Mytilus edulis* and the Giant Scallop *Placopecten magellanicus*, in Sub-Arctic Conditions.” *Aquatic Toxicology* 234: 105797. <https://doi.org/https://doi.org/10.1016/j.aquatox.2021.105797>.

- Eggermont, M, P Cornillie, M Dierick, D Adriaens, N Nevejan, P Bossier, W Van den Broeck, P Sorgeloos, T Defoirdt, and A M Declercq. 2020. “The Blue Mussel inside: 3D Visualization and Description of the Vascular-Related Anatomy of *Mytilus edulis* to Unravel Hemolymph Extraction.” *Scientific Reports* 10 (1): 6773. <https://doi.org/10.1038/s41598-020-62933-9>.
- Eyster, L S, and J A Pechenik. 1987. “Attachment of *Mytilus edulis* L. Larvae on Algal and Byssal Filaments Is Enhanced by Water Agitation.” *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* 114 (2): 99–110. [https://doi.org/10.1016/0022-0981\(88\)90131-1](https://doi.org/10.1016/0022-0981(88)90131-1).
- Flemming, HC, and J Wingender. 2010. “The Biofilm Matrix.” *Nature Reviews Microbiology* 8 (9): 623–33. <https://doi.org/10.1038/nrmicro2415>.
- Folch, J, M Lees, and G H Sloane Stanley. 1957. “A Simple Method for the Isolation and Purification of Total Lipides from Animal Tissues.” *Journal of Biological Chemistry* 226 (1): 497–509.
- Forêt, M, P Barbier, R Tremblay, T Meziane, U Neumeier, E Duvieilbourg, and F Olivier. 2018. “Trophic Cues Promote Secondary Migrations of Bivalve Recruits in a Highly Dynamic Temperate Intertidal System.” *Ecosphere* 9 (12): e02510. <https://doi.org/10.1002/ecs2.2510>.
- Forrest, BM, and J Atalah. 2017. “Significant Impact from Blue Mussel *Mytilus galloprovincialis* Biofouling on Aquaculture Production of Green-Lipped Mussels in New Zealand.” *Aquaculture Environment Interactions* 9: 115–26. <https://www.int-res.com/abstracts/aei/v9/p115-126/>.
- Gervaise, C, Y Simard, N Roy, B Kinda, and N Me. 2012. “Shipping Noise in Whale Habitat : Characteristics , Sources , Budget , and Impact on Belugas in Saguenay – St . Lawrence Marine Park Hub.” *Journal of the Acoustical Society of America* 132 (1): 76–89.
- Green, DM, HA DeFerrari, D McFadden, JS Pearse, AN Popper, WJ Richardson, SH Ridgway, and PL Tyack. 1994. “Low-Frequency Sound and Marine Mammals: Current Knowledge and Research Needs.” Washington (DC).
- Guillard, Robert R. L. 1975. “Culture of Phytoplankton for Feeding Marine Invertebrates BT - Culture of Marine Invertebrate Animals: Proceedings — 1st Conference on Culture of Marine Invertebrate Animals Greenport.” In , edited by Walter L Smith and Matoira H Chanley, 29–60. Boston, MA: Springer US. https://doi.org/10.1007/978-1-4615-8714-9_3.
- Günther, CP. 1992. “Dispersal of Intertidal Invertebrates: A Strategy to React to Disturbance of Different Scales?” *Netherlands Journal of Sea Research* 30: 45–56. [https://doi.org/10.1016/0077-7579\(92\)90044-F](https://doi.org/10.1016/0077-7579(92)90044-F).
- Hadfield, M G. 2011. “Biofilms and Marine Invertebrate Larvae: What Bacteria Produce That Larvae Use to Choose Settlement Sites.” *Annual Review of Marine Science* 3 (1): 453–70. <https://doi.org/10.1146/annurev-marine-120709-142753>.
- Hadfield, M G, and V J Paul. 2001. “Natural Chemical Cues for Settlement and Metamorphosis of Marine- Invertebrate Larvae.” In *Marine Chemical Ecology*, edited by J B McClintock and B J Baker, 431–61. CRC. Press. <https://doi.org/10.1201/9781420036602.ch13>.
- Hakim, M L, B Nugroho, M N Nurrohman, I K Suastika, and I K A P Utama. 2019. “Investigation

- of Fuel Consumption on an Operating Ship Due to Biofouling Growth and Quality of Anti-Fouling Coating.” *IOP Conference Series: Earth and Environmental Science* 339: 12037. <https://doi.org/10.1088/1755-1315/339/1/012037>.
- Hawkins, A D, A E Pembroke, and A N Popper. 2015. “Information Gaps in Understanding the Effects of Noise on Fishes and Invertebrates.” *Reviews in Fish Biology and Fisheries* 25 (1): 39–64. <https://doi.org/10.1007/s11160-014-9369-3>.
- Hendriks, I E, L A van Duren, and P M J Herman. 2006. “Turbulence Levels in a Flume Compared to the Field: Implications for Larval Settlement Studies.” *Journal of Sea Research* 55: 15–29. <https://doi.org/https://doi.org/10.1016/j.seares.2005.09.005>.
- Higgins, M J, S A Crawford, P Mulvaney, and R Wetherbee. 2002. “Characterization of the Adhesive Mucilages Secreted by Live Diatom Cells Using Atomic Force Microscopy.” *Protist* 153 (1): 25–38. <https://doi.org/https://doi.org/10.1078/1434-4610-00080>.
- Jézéquel, Y, J Bonnel, J Coston-Guarini, JM Guarini, and L Chauvaud. 2018. “Sound Characterization of the European Lobster *Homarus gammarus* in Tanks.” *Aquatic Biology* 27: 13–23. <https://www.int-res.com/abstracts/ab/v27/p13-23/>.
- Jolivet, A, R Tremblay, F Olivier, C Gervaise, R Sonier, B Genard, and L Chauvaud. 2016. “Validation of Trophic and Anthropogenic Underwater Noise as Settlement Trigger in Blue Mussels.” *Scientific Reports* 6 (September): 33829. <https://doi.org/10.1038/srep33829>.
- Khandeparker, L, P M D’Costa, A C Anil, and S S Sawant. 2014. “Interactions of Bacteria with Diatoms: Influence on Natural Marine Biofilms.” *Marine Ecology* 35 (2): 233–48. <https://doi.org/https://doi.org/10.1111/maec.12077>.
- Klein, G L, G Pierre, MN Bellon-Fontaine, JM Zhao, M Breret, T Maugard, and M Graber. 2014. “Marine Diatom *Navicula jeffreyi* from Biochemical Composition and Physico-Chemical Surface Properties to Understanding the First Step of Benthic Biofilm Formation.” *Journal of Adhesion Science and Technology* 28 (17): 1739–53. <https://doi.org/10.1080/01694243.2014.920461>.
- Koedooder, C, W Stock, A Willems, S Mangelinckx, M De Troch, W Vyverman, and K Sabbe. 2019. “Diatom-Bacteria Interactions Modulate the Composition and Productivity of Benthic Diatom Biofilms.” *Frontiers in Microbiology* 10: 1255. <https://www.frontiersin.org/article/10.3389/fmicb.2019.01255>.
- Koehl, M R A. 2007. “Mini Review: Hydrodynamics of Larval Settlement into Fouling Communities.” *Biofouling* 23 (5): 357–68. <https://doi.org/10.1080/08927010701492250>.
- Lachance, A A, B Myrand, R Tremblay, V Koutitonsky, and E Carrington. 2008. “Biotic and Abiotic Factors Influencing Attachment Strength of Blue Mussels *Mytilus edulis* in Suspended Culture.” *Aquatic Biology* 2: 119–29. <https://www.int-res.com/abstracts/ab/v2/n2/p119-129>.
- Lachnit, M, T Buhmann, J Klemm, N Kröger, and N Poulsen. 2019. “Identification of Proteins in the Adhesive Trails of the Diatom *Amphora coffeaeformis*.” *Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences* 374: 20190196.
- Lacourse, J R, and R B Northshop. 1978. “A Preliminary Study of Mechanoreceptors Within The

- Anterior Byssus Retractor Muscle of *Mytilus edulis* L.” *The Biological Bulletin* 155 (1): 161–68. <https://doi.org/10.2307/1540873>.
- Lagarde, F, M Richard, B Bec, C Roques, S Mortreux, I Bernard, C Chiantella, et al. 2018. “Trophic Environments Influence Size at Metamorphosis and Recruitment Performance of Pacific Oysters.” *Marine Ecology Progress Series* 602: 135–53. <https://www.int-res.com/abstracts/meps/v602/p135-153/>.
- Lee, MC, J C Park, and JS Lee. 2018. “Effects of Environmental Stressors on Lipid Metabolism in Aquatic Invertebrates.” *Aquatic Toxicology* 200: 83–92. <https://doi.org/https://doi.org/10.1016/j.aquatox.2018.04.016>.
- Lepage, G, and C C Roy. 1984. “Improved Recovery of Fatty Acid through Direct Transesterification without Prior Extraction or Purification.” *Journal of Lipid Research* 25 (12): 1391–96. [https://doi.org/https://doi.org/10.1016/S0022-2275\(20\)34457-6](https://doi.org/https://doi.org/10.1016/S0022-2275(20)34457-6).
- Lewthwaite, J C, A F Molland, and K W Thomas. 1985. “An Investigation into the Variation of Ship Skin Frictional Resistance with Fouling.” *Royal Institution of Naval Architects Transactions* 127: 16.
- Leyton, Y E, and C E Riquelme. 2008. “Use of Specific Bacterial-Microalgal Biofilms for Improving the Larval Settlement of *Argopecten purpuratus* (Lamarck, 1819) on Three Types of Artificial Spat-Collecting Materials.” *Aquaculture* 276 (1): 78–82. <https://doi.org/https://doi.org/10.1016/j.aquaculture.2008.01.037>.
- Martel, A L, R Tremblay, N Toupoint, F Olivier, and B Myrand. 2014. “Veliger Size at Metamorphosis and Temporal Variability in Prodissoconch II Morphometry in the Blue Mussel (*Mytilus edulis*): Potential Impact on Recruitment.” *Journal of Shellfish Research* 33 (2): 443–56. <https://doi.org/10.2983/035.033.0213>.
- Marty, Y, F Delaunay, J Moal, and J.-F Samain. 1992. “Changes in the Fatty Acid Composition of *Pecten maximus* (L.) during Larval Development.” *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* 163 (2): 221–34. [https://doi.org/https://doi.org/10.1016/0022-0981\(92\)90051-B](https://doi.org/https://doi.org/10.1016/0022-0981(92)90051-B).
- McDonald, J I, S L Wilkens, J A Stanley, and A G Jeffs. 2014. “Vessel Generator Noise as a Settlement Cue for Marine Biofouling Species.” *Biofouling* 30 (6): 741–49. <https://doi.org/10.1080/08927014.2014.919630>.
- McDonald, M A, J A Hildebrand, S M Wiggins, and D Ross. 2008. “A 50Year Comparison of Ambient Ocean Noise near San Clemente Island: A Bathymetrically Complex Coastal Region off Southern California.” *The Journal of the Acoustical Society of America* 124 (4): 1985–92. <https://doi.org/10.1121/1.2967889>.
- Mitbavkar, S, and A C Anil. 2006. “Diatoms of the Microphytobenthic Community in a Tropical Intertidal Sand Flat Influenced by Monsoons: Spatial and Temporal Variations.” *Marine Biology* 148 (4): 693–709. <https://doi.org/10.1007/s00227-005-0112-4>.
- Mitbavkar, S, and A C Anil. 2007. “Species Interactions within a Fouling Diatom Community: Roles of Nutrients, Initial Inoculum and Competitive Strategies.” *Biofouling* 23 (2): 99–112. <https://doi.org/10.1080/08927010701191753>.

- Mitson, R B. 1995. "Underwater Noise of Research Vessels: Review and Recommendations: ICES Cooperative Research Report." *Copen-Hagen: ICES*.
- Molino, P J, and R Wetherbee. 2008. "The Biology of Biofouling Diatoms and Their Role in the Development of Microbial Slimes." *Biofouling* 24 (5): 365–79. <https://doi.org/10.1080/08927010802254583>.
- Montgomery, J C, A Jeffs, S D Simpson, M Meekan, and C B T Tindle. 2006. "Sound as an Orientation Cue for the Pelagic Larvae of Reef Fishes and Decapod Crustaceans." In *Advances in Marine Biology*, 51:143–96. Academic Press. [https://doi.org/https://doi.org/10.1016/S0065-2881\(06\)51003-X](https://doi.org/https://doi.org/10.1016/S0065-2881(06)51003-X).
- Occhipinti-Ambrogi, A. 2007. "Global Change and Marine Communities: Alien Species and Climate Change." *Marine Pollution Bulletin* 55 (7): 342–52. <https://doi.org/https://doi.org/10.1016/j.marpolbul.2006.11.014>.
- Olivier, F, M Gigot, D Mathias, J Bonnel, Y Jezequel, Ta Meziane, and L Chauvaud. In press. "Impacts of Anthropogenic Sounds on Early Stages of Benthic Invertebrates: The 'Larvosonic System.'" *Limnology and Oceanography Methods*.
- Ozkan, A, and H Berberoglu. 2013. "Physico-Chemical Surface Properties of Microalgae." *Colloids and Surfaces B: Biointerfaces* 112: 287–93. <https://doi.org/https://doi.org/10.1016/j.colsurfb.2013.08.001>.
- Parrish, C C. 1999. "Determination of Total Lipid, Lipid Classes, and Fatty Acids in Aquatic Samples." In *Lipids in Freshwater Ecosystems*, edited by Michael T Arts and Bruce C Wainman, 4–20. New York, NY: Springer New York. https://doi.org/10.1007/978-1-4612-0547-0_2.
- Parrish, C C. 2009. "Essential Fatty Acids in Aquatic Food Webs." In *Lipids in Aquatic Ecosystems*, edited by Martin Kainz, Michael T Brett, and Michael T Arts, 309–26. New York, NY: Springer New York. https://doi.org/10.1007/978-0-387-89366-2_13.
- Pechenik, J A. 1990. "Delayed Metamorphosis by Larvae of Benthic Marine Invertebrates: Does It Occur? Is There a Price to Pay?" *Ophelia* 32 (1–2): 63–94. <https://doi.org/10.1080/00785236.1990.10422025>.
- Pernet, F, Tremblay R, and E Bourget. 2003. "Settlement Success, Spatial Pattern and Behavior of Mussel Larvae *Mytilus spp.* in Experimental 'downwelling' Systems of Varying Velocity and Turbulence." *Marine Ecology Progress Series* 260: 125–40. <https://www.int-res.com/abstracts/meps/v260/p125-140/>.
- Pine, M K, A G Jeffs, and C A Radford. 2012. "Turbine Sound May Influence the Metamorphosis Behaviour of Estuarine Crab Megalopae." *PLOS ONE* 7 (12): e51790. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0051790>.
- Popper, A N, and M C Hastings. 2009. "The Effects of Anthropogenic Sources of Sound on Fishes." *Journal of Fish Biology* 75 (3): 455–89. <https://doi.org/https://doi.org/10.1111/j.1095-8649.2009.02319.x>.
- Popper, A N, and A D Hawkins. 2018. "The Importance of Particle Motion to Fishes and Invertebrates." *The Journal of the Acoustical Society of America* 143 (1): 470–88.

<https://doi.org/10.1121/1.5021594>.

- Radford, C. A., J. A. Stanley, C. T. Tindle, J. C. Montgomery, and A. G. Jeffs. 2010. "Localised Coastal Habitats Have Distinct Underwater Sound Signatures." *Marine Ecology Progress Series* 401: 21–29. <https://doi.org/10.3354/meps08451>.
- Radford, C A, A G Jeffs, and J C Montgomery. 2007. "Directional Swimming Behavior by Five Species of Crab Postlarvae in Response to Reef Sound." *Bulletin of Marine Science* 80 (2): 369–78. <https://doi.org/10.1080/09524622.2008.9753776>.
- Rayssac, N, F Pernet, O Lacasse, and R Tremblay. 2010. "Temperature Effect on Survival, Growth, and Triacylglycerol Content during the Early Ontogeny of *Mytilus edulis* and *M. Trossulus*." *Marine Ecology Progress Series* 417: 183–91. <https://www.int-res.com/abstracts/meps/v417/p183-191/>.
- Riisgard, H U. 1991. "Filtration Rate and Growth in the Blue Mussel, *Mytilus edulis* Linnaeus. 1758: Dependence on Algal Concentration." *Journal of Shellfish Research* 10 (1): 29–35.
- Rittschof, D., and J D Costlow. 1989. "Bryozoan and Barnacle Settlement in Relation to Initial Surface Wettability: A Comparison of Laboratory and Field Studies." *Scientia Marina (Barcelona)* 53 (2–3): 145–754.
- Rittschof, D, R B Forward, G Cannon, J M Welch, M McClary, E R Holm, A S Clare, et al. 1998. "Cues and Context: Larval Responses to Physical and Chemical Cues." *Biofouling* 12 (1–3): 31–44. <https://doi.org/10.1080/08927019809378344>.
- Roberts, L, S Cheesman, T Breithaupt, and M Elliott. 2015. "Sensitivity of the Mussel *Mytilus edulis* to Substrate-borne Vibration in Relation to Anthropogenically Generated Noise ." *Marine Ecology Progress Series* 538: 185–95. <https://www.int-res.com/abstracts/meps/v538/p185-195>.
- Satuito, C G, K Natoyama, M Yamazaki, K Shimizu, and N Fusetani. 1999. "Induction of Metamorphosis in the Pediveliger Larvae of the Mussel *Mytilus galloprovincialis* by Neuroactive Compounds." *Fisheries Science* 65 (3): 384–89. <https://doi.org/10.2331/fishsci.65.384>.
- Schultz, M P. 2004. "Frictional Resistance of Antifouling Coating Systems." *Journal of Fluids Engineering* 126 (6): 1039–47. <https://doi.org/10.1115/1.1845552>.
- Schultz, M P. 2007. "Effects of Coating Roughness and Biofouling on Ship Resistance and Powering." *Biofouling* 23 (5): 331–41. <https://doi.org/10.1080/08927010701461974>.
- Schultz, M P, J A Bendick, E R Holm, and W M Hertel. 2011. "Economic Impact of Biofouling on a Naval Surface Ship." *Biofouling* 27 (1): 87–98. <https://doi.org/10.1080/08927014.2010.542809>.
- Simpson, S D, A N Radford, S Holles, M C O Ferarri, D P Chivers, M I McCormick, and M G Meekan. 2016. "Small-Boat Noise Impacts Natural Settlement Behavior of Coral Reef Fish Larvae." In *The Effects of Noise on Aquatic Life II*, edited by Arthur N Popper and Anthony Hawkins, 1041–48. New York, NY: Springer New York.
- Smetacek, V. 1999. "Diatoms and the Ocean Carbon Cycle." *Protist* 150 (1): 25–32.

[https://doi.org/https://doi.org/10.1016/S1434-4610\(99\)70006-4](https://doi.org/https://doi.org/10.1016/S1434-4610(99)70006-4).

- Soto, N A de, N Delorme, J Atkins, S Howard, J Williams, and M Johnson. 2013. “Anthropogenic Noise Causes Body Malformations and Delays Development in Marine Larvae.” *Scientific Reports* 3: 2831. <https://doi.org/10.1038/srep02831>.
- Stanley, J A, C A Radford, and A G Jeffs. 2012. “Location, Location, Location: Finding a Suitable Home among the Noise.” *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences* 279 (1742): 3622–31. <https://doi.org/10.1098/rspb.2012.0697>.
- Stanley, J A, S L Wilkens, and A G Jeffs. 2014. “Fouling in Your Own Nest: Vessel Noise Increases Biofouling.” *Biofouling* 30 (7): 837–44. <https://doi.org/10.1080/08927014.2014.938062>.
- Stefano, M De, L De Stefano, and R Congestri. 2009. “Functional Morphology of Micro- and Nanostructures in Two Distinct Diatom Frustules.” *Superlattices and Microstructures* 46 (1): 64–68. <https://doi.org/https://doi.org/10.1016/j.spmi.2008.12.007>.
- Suplicy, F M. 2020. “A Review of the Multiple Benefits of Mussel Farming.” *Reviews in Aquaculture* 12 (1): 204–23. <https://doi.org/https://doi.org/10.1111/raq.12313>.
- Tougaard, J, P T Madsen, and M Wahlberg. 2008. “Underwater Noise from Construction and Operation of Offshore Wind Farms.” *Bioacoustics* 17 (1–3): 143–46. <https://doi.org/10.1080/09524622.2008.9753795>.
- Toupoint, N. 2012. “Le Succès de Recrutement de La Moule Bleue: Influence de La Qualité de La Ressource Trophique. [Thèse de Doctorat].” Université du Québec à Rimouski.
- Toupoint, N, L Gilmore-Solomon, F Bourque, B Myrand, F Pernet, F Olivier, and R Tremblay. 2012. “Match/Mismatch between the *Mytilus edulis* Larval Supply and Seston Quality: Effect on Recruitment.” *Ecology* 93 (8): 1922–34.
- Toupoint, N, V Mohit, I Linossier, N Bourgoignon, B Myrand, F Olivier, C Lovejoy, and R Tremblay. 2012. “Effect of Biofilm Age on Settlement of *Mytilus edulis*.” *Biofouling* 28 (9): 985–1001. <https://doi.org/10.1080/08927014.2012.725202>.
- Tremblay, G, C Belzile, M Gosselin, M Poulin, and S Roy. 2009. “Late Summer Phytoplankton Distribution along a 3500 Km Transect in Canadian Arctic Waters: Strong Numerical Dominance by Picoeukaryotes .” *Aquatic Microbial Ecology* 54 (1): 55–70. <https://www.int-res.com/abstracts/ame/v54/n1/p55-70/>.
- Tremblay, R., S. Cartier, P. Miner, F. Pernet, C. Quéré, J Moal, M Muzellec, M Mazuret, and J-F Samain. 2007. “Effect of *Rhodomonas salina* Addition to a Standard Hatchery Diet during the Early Ontogeny of the Scallop *Pecten maximus*.” *Aquaculture* 262 (2): 410–18. <https://doi.org/https://doi.org/10.1016/j.aquaculture.2006.10.009>.
- Tyack, P L. 2008. “Implications for Marine Mammals of Large-Scale Changes in the Marine Acoustic Environment.” *Journal of Mammalogy* 89 (3): 549–58.
- Vermeij, M J A, K L Marhaver, C M Huijbers, I Nagelkerken, and S D Simpson. 2010. “Coral Larvae Move toward Reef Sounds.” *PLOS ONE* 5 (5): e10660. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0010660>.

- Wang, J, C Shan, D Chuan, and D Chen. 2013. “Underwater Locomotion Strategy by a Benthic Pennate Diatom *Navicula sp.*” *Protoplasma* 250: 1203–12.
- Wilkins, S L, J A Stanley, and A G Jeffs. 2012. “Induction of Settlement in Mussel (*Perna canaliculus*) Larvae by Vessel Noise.” *Biofouling* 28 (1): 65–72.
- Zargiel, K A, and G W Swain. 2014. “Static vs Dynamic Settlement and Adhesion of Diatoms to Ship Hull Coatings.” *Biofouling* 30 (1): 115–29.
<https://doi.org/10.1080/08927014.2013.847927>.

Annexe 1

Total relative fatty acid composition (%) of *Mytilus edulis* postlarvae combined for all sound treatments.

	Neutral	Polar
C12:0	0,40 ± 0,1	0,2 ± 0,2
C14:0	5,4 ± 0,9	3,1 ± 0,6
C15:0	0,74 ± 0,1	1,3 ± 0,3
C16:0	31,9 ± 4,9	50,9 ± 7,5
C16:1	14,9 ± 1,5	2,2 ± 0,6
C17:0	0,4 ± 0,1	1,1 ± 0,22
C17:1	0,5 ± 0,0	2,0 ± 1,6
C18:0	4,6 ± 1,1	13,9 ± 2,1
C18.1n9	15,9 ± 1,6	5,0 ± 1,6
C18.2n6	3,0 ± 0,7	0,8 ± 0,7
C18.3n6	0,4 ± 0,1	0,0 ± 0,0
C18.3n3	4,5 ± 1,1	0,8 ± 0,7
C20:0	0,3 ± 0,1	0,5 ± 0,3
C20.1n9	8,3 ± 0,7	12,1 ± 2,6
C20:2	0,7 ± 0,1	0,3 ± 0,2
C20:3n6	0,4 ± 0,1	0,1 ± 0,1
C20:4n6	2,6 ± 0,7	2,3 ± 1,8
C20:3n3	0,1 ± 0,0	0 ± 0
C20:5n3	3,5 ± 0,9	1,7 ± 1,3
C22:6n	1,5 ± 0,4	1,6 ± 1,2

