



Université du Québec
à Rimouski

**IMPACT DU SON DE BATEAU SUR LES
COMPORTEMENTS D'ALIMENTATION ET DE
CROISSANCE D'ESPÈCES PLANCTONIQUES**

Mémoire présenté
dans le cadre du programme de maîtrise en océanographie
en vue de l'obtention du grade de maître ès sciences

PAR

© ARIANE ASPIRAULT

Août 2019

Composition du jury :

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

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

Céline Audet, codirectrice de recherche, Université du Québec à Rimouski

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

Francis Juanes, examinateur externe, University of Victoria

Dépôt initial le 26 avril 2019

Dépôt final le 26 août 2019

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.

RÉSUMÉ

Les sons anthropogéniques marins sont une caractéristique omniprésente du paysage sonore de l'océan côtier et ils s'intensifient de manière inconnue à mesure que l'activité du trafic maritime augmente. Par exemple, les bruits de basses fréquences générés par les navires ont été multiplié par 32 depuis 50 ans et peuvent représenter près de 90% des bruits anthropogéniques dans les zones côtières. Il est démontré que les sons de basses fréquences produits par l'action des vagues sur les récifs côtiers stimulent la fixation des larves d'invertébrés et accélèrent leur métamorphose vers les stades juvéniles. Ainsi, certaines espèces planctoniques peuvent percevoir ces bruits et être impactées par ceux-ci. Nous avons donc conçu des expérimentations en conditions contrôlées afin de documenter la réponse de différentes espèces planctoniques, comme les microalgues, les stades larvaires de bivalves ainsi que de zooplancton, au son de bateau préalablement enregistré en milieu naturel. Nous avons testé l'hypothèse que le son de bateau aurait un impact sur les comportements d'alimentation de différents stades de moules bleues (*Mytilus edulis*) soit végétale, pédivégétale et juvénile, et de copépodes *Eurytemora herdmani* ainsi que sur la croissance des rotifères *Brachionus plicatilis*. En parallèle à ces expérimentations, nous avons également testé l'impact du bruit sur des cultures de microalgues. Les résultats montrent que les comportements d'alimentation des trois différents stades de développement des moules ainsi que les copépodes ne sont pas influencés par la présence de bruit de bateau. Leur taux de filtration respectif n'est pas significativement différent de celui des organismes en absence de bruit de bateau. La croissance des rotifères est également similaire entre les deux traitements, mais la production d'œufs en absence de sons de bateau était significativement plus élevée et ceux-ci étaient également plus gros. Ultimement, la présente étude est une contribution aux connaissances sur les différents impacts des sons anthropiques sur le monde marin.

Mots clés : Bioacoustique, zooplancton, comportement d'alimentation, croissance, bruit de bateau

ABSTRACT

Anthropogenic noise is a pervasive feature of the coastal ocean soundscape and is intensifying in an unknown way as vessel traffic activity increases. For example, shipping has increased low-frequency noise by 32 fold and may account for 90% of the anthropogenic noise in coastal areas. The potential effects of vessel noise on marine mammals are widely known, but only recently such effects have been studied for marine invertebrates. Low-frequency sounds from wave action on coastal reefs or anthropogenic noise have been shown to initiate marine invertebrate larval settlements and accelerate metamorphosis to juvenile stages. These results suggest that some planktonic species can perceive and be impacted by anthropogenic sound. Hence, we designed laboratory experiments to document the response of planktonic species, such as larval stages of blue mussels (*Mytilus edulis*) and zooplankton, to selected vessel noise recorded from their natural habitats. We tested the hypothesis that vessel noise has an impact on the feeding behaviour of different ontogenetic stages of blue mussels (*Mytilus edulis*) and of the copepod *Eurytemora herdmani* as well as on the growth of the rotifer *Brachionus plicatilis*. The impact of vessel noise has also been measured on microalgae culture. The results show that feeding behaviour for the three life stages of mussels and for the copepods is not influenced by the presence of vessel noise. Their clearance rate was not different from the clearance rate of the organisms in absence of vessel noise. The growth of the rotifers was not different between the two treatments but the egg production in absence of vessel noise was higher and eggs were also larger. Ultimately, this study will allow enhancing our knowledge on the impact of anthropic noise on marine life.

Keywords: Bioacoustic, zooplankton, clearance rate, growth, vessel noise

TABLE DES MATIÈRES

RÉSUMÉ	vii
ABSTRACT	viii
TABLE DES MATIÈRES	ix
LISTE DES TABLEAUX.....	xi
LISTE DES FIGURES.....	xii
INTRODUCTION GÉNÉRALE	1
Article 1 Impact du son de bateau sur les comportements d'alimentation et de croissance d'espèces planctoniques	14
1.1 RESUME	14
1.2 IMPACT OF VESSEL NOISE ON FEEDING BEHAVIOUR AND GROWTH OF ZOOPLANKTONIC SPECIES	15
1.3 INTRODUCTION.....	15
1.4 MATERIALS AND METHODS	17
1.4.1 Underwater sound	17
1.4.2 Organism maintenance	18
1.4.3 Experimental design.....	19
1.4.4 Feeding experiments	21
1.4.5 Growth experiments	22
1.4.6 Lipid analysis	22
1.4.7 Data analysis	23
1.5 RESULTS	23
1.5.1 Sound recordings.....	23
1.5.2 Feeding behaviour	24

1.5.3	Rotifers	26
1.6	DISCUSSION.....	28
1.6.1	Feeding behaviour	28
1.6.2	Algae.....	30
1.6.3	Growth.....	30
1.7	CONCLUSION.....	31
	CONCLUSION GÉNÉRALE	33
	RÉFÉRENCES BIBLIOGRAPHIQUES	36

LISTE DES TABLEAUX

Table 1. Sound levels (dB re 1 µPa) measured <i>in situ</i> and in the experimental aquaria: two aquaria in presence of vessel sound and two aquaria in absence of sound.	24
Table 2. Mean clearance rate (ml day ⁻¹ organism ⁻¹) ± standard deviation in feeding behaviour experiments. Different letters indicate a significant difference.	26
Table 3. Fatty acid composition and total fatty acid concentration of rotifers fed SELCO formulation or REED microalgae concentrate	27

LISTE DES FIGURES

Figure 1. Schéma tiré de Chauvaud et al. (2018). Caractéristiques (fréquence, niveau dB re, 1µPa @ 1m) des sources sonores des projets de constructions sous-marines (A) comparées à celles d'autres émissions sonores humaines (B) et aux bruits ambients naturels (C, dB re. 1µPa). Le trafic maritime (D) est impliqué dans l'ensemble des activités anthropiques.....	2
Figure 2. Schéma tiré de Chauvaud et al. (2018), adapté de Slabbekoorn et al. (2010). Production sonore d'origine humaine et gamme de fréquences d'audition des animaux marins	4
Figure 3. Photographie au microscope de stade larvaire de moule bleue A . Véligère B . Pédivilégère.....	5
Figure 4. Anatomie d'un copépode ainsi que les appendices buccaux utilisés pour leur alimentation (adapté de Razouls et al. (2005-2019). A . Vue ventrale d'un <i>Calanus finmarchicus</i> femelle, B . Appendices buccaux chez <i>Eurytemora herdmani</i> (Razouls et al., 2005-2019). Tête (T), antennule (A1), antenne (A2), esthètes (æ), labium (Li), labrum (Ls), mandibule (Md), maxillule (Mx1), maxille (Mx2), maxillipède (Mxp), fils rostraux (fr), filaments rostraux (FR), palpe de la mandibule (P), rostre (R), soie (S), gnathostomes (Gn)	6
Figure 5. Schéma d'un rotifère tiré de Pourriot & Barnabé (1989b). <i>Brachionus calyciflorus</i> femelle, vue dorsale avec un œuf immédiat femelle. Cingulum (ci), pseudotrochus (pt) et soies sensorielles (ss)	7
Figure 6. Schéma tiré de Toupoint (2012). Cycle de développement de la moule bleue <i>Mytilus edulis</i> (L 1758). F : fécondation; M : métamorphose	9
Figure 7. Schéma tiré de Wallace (2002). Cycle de vie généralisé des rotifères. L'épaisseur des flèches indique la fréquence relative des composantes du cycle de vie (asexuel et sexuel) chez les rotifères monogonontes. Développement (dv), mitose (mt), éclosion (h), stimuli d'éclosion (hs), alternance entre phases diploïdes et haploïdes	

(**ms**), méiose (**mi**), reconnaissance du partenaire (**mr**), comportement d'accouplement (**mb**), fécondation (**f**), pas de fécondation (-**f**), diapause (**dp**) 11

Figure 8: Experimental design for one aquarium with sound exposition. 19

Figure 9. Mean sound spectra (dB re 1 μ Pa 2 Hz $^{-1}$) for the different experiments. Bold black line represents the vessel noise recorded *in situ* and the other lines the spectra of sounds recorded in the four aquaria used. Green and blue lines are from aquaria 1 and 2 for the sound treatment and red and light-blue lines are from aquaria 3 and 4 for the silent treatment. 25

INTRODUCTION GÉNÉRALE

0.1 BRUIT ANTHROPIQUE

Le monde sous-marin n'est pas et n'a jamais été complètement silencieux. De nombreux phénomènes naturels comme les vagues, les courants, le ressac, la pluie, la grêle et les marées sont des sources importantes de bruits sous-marins. Les organismes marins produisent également différents sons. Les plus importants producteurs de bruits sous-marins naturels, autres que la vie marine, sont le vent et les vagues et par le fait même, l'état de la mer (Wenz, 1962). Il existe également d'autres sources sonores naturelles moins importantes comme les sources thermiques, les séismes d'origine volcanique et tectonique, la glace et les bulles (Wenz, 1962). Outre les sources naturelles, il y a désormais les sources anthropiques qui sont responsables de beaucoup de bruits sous-marins (Wenz, 1962). Les bruits anthropiques (anthropophonie) proviennent à plus de 90% des navires (McDonald et al., 2008; McDonald et al., 2014; Chauvaud et al., 2018). De plus, les activités industrielles comme le battage de pieux utilisé lors des constructions sous-marines et les forages nécessaires à l'exploration pétrolière et gazière sont également des perturbateurs des bruits naturellement présents sous l'eau (Wenz, 1962). Il s'agit également de sons sous-marins qu'il est possible d'entendre à de grandes distances.

Une étude menée par McDonald et al. (2008) sur les bruits sous-marins au sud de la Californie près de l'île San-Clemente durant plus de 50 ans (1963 à 2006) a permis de quantifier l'augmentation des bruits liés aux bateaux de marchandises. Près de 31% des enregistrements de 1963 contenaient des bruits de bateau alors que ce chiffre a augmenté à 89% pour les enregistrements de 2005-2006. Il s'agit d'une hausse de près de 58% de bruits anthropiques liés aux bateaux. Une telle augmentation de bruits sous-marins associés au trafic maritime peut facilement être extrapolée aux autres zones côtières du monde. En plus de leur plus grande occurrence, les bruits sous-marins anthropiques ont également un niveau

sonore plus élevé de 10-12 dB (McDonald et al., 2006). Cette augmentation est entre autres due à des bateaux commerciaux plus puissants, allant plus vite et étant plus nombreux. Les sons anthropiques liés aux navires se retrouvent dans les basses fréquences sonores soit entre 10 et 150 Hz (Figure 1). Les vagues, quant à elles, constituent les bruits ambiants majoritaires avec des fréquences généralement au-delà de 150 Hz (McDonald et al., 2006; McDonald et al., 2008).

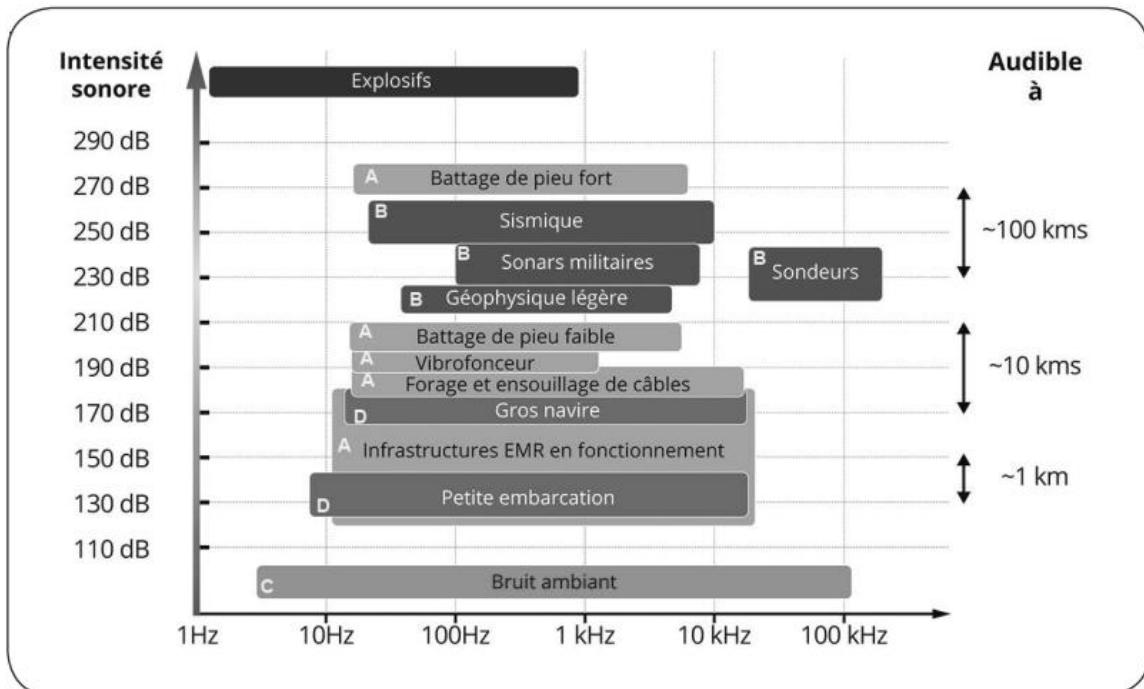


Figure 1. Schéma tiré de Chauvaud et al. (2018). Caractéristiques (fréquence, niveau dB re. 1 μ Pa @ 1m) des sources sonores des projets de constructions sous-marines (A) comparées à celles d'autres émissions sonores humaines (B) et aux bruits ambiants naturels (C, dB re. 1 μ Pa). Le trafic maritime (D) est impliqué dans l'ensemble des activités anthropiques.

Des recueils d'articles scientifiques et synthèses sur l'impact des bruits anthropiques sur la vie marine (Popper et Hawkins., 2016; Chauvaud et al., 2018) montrent que de plus en plus de scientifiques à travers le monde s'intéressent à leurs effets comme perturbateurs de la vie marine. Une grande majorité des articles publiés sur le sujet touche les mammifères marins. Ceux-ci sont les plus étudiés lorsque l'on s'intéresse à l'impact des bruits marins

causés par l'homme : navire, battage de pieux, prospection pétrolière et parcs éoliens. Viennent ensuite les études sur les poissons. On constate par exemple que les poissons de récifs (juvéniles et adultes) ayant des activités nocturnes sont plus attirés par les endroits soumis aux sons de basses-fréquences que par les endroits silencieux. Ces poissons de récif nocturnes utiliseraient donc les sons pour s'orienter et passer de récif en récif (Simpson et al., 2008a).

Finalement, les invertébrés sont les organismes marins les moins étudiés pour l'impact du son à part quelques articles rapportant les effets négatifs des bruits anthropiques sur certains invertébrés comme, par exemple, sur les lésions créées sur les statocystes des céphalopodes en présence de bruit anthropique (Sole et al., 2013), sur les malformations des véligères de pétoncle causées par des bruits anthropiques (De Soto et al., 2013) ou une augmentation de la consommation d'oxygène chez des crabes en présence de bruits de bateau (Wale et al., 2013). Les recherches sur le zooplancton sont encore plus rares et demandent qu'on s'y intéresse afin de mieux caractériser les impacts des sons anthropiques. Le zooplancton est utilisé comme nourriture par de nombreuses espèces de niveau tropique supérieur. Ainsi, étant positionné dans la base des réseaux trophiques, un impact sur le zooplancton pourrait se faire sentir dans les autres chaînons des réseaux trophiques. Une étude de Wilkens et al. (2012) sur les larves de moule, *Perna canaliculus* démontre que le son de bateau stimule les larves à se fixer plus rapidement. Cette étude suggère que les larves de moules peuvent détecter les sons et adapter leur comportement face à celui-ci. Des résultats semblables ont été obtenus par Jolivet et al. (2016), soit une augmentation de la fixation de larves de moule bleue *Mytilus edulis* exposées à des bruits de bateau. Ces comportements sont en accord avec l'écologie naturelle de la moule, car ces larves se fixent dans des milieux naturellement bruyants, c'est-à-dire, des récifs rocheux ou d'origine biologique soumis aux vagues (Bayne, 1976). Les bruits anthropiques n'augmentent pas seulement la fixation des moules indigènes. L'émission de bruits de bateau lorsqu'ils sont à quai pourrait également augmenter la survie d'espèces marines envahissantes comme les larves d'ascidie *Ciona intestinalis* en stimulant leur fixation (Stanley et al., 2014). La coque des bateaux représente une surface dure propice à la fixation de ces espèces et elles auraient

tendance à se fixer sur la coque des bateaux émettant du bruit. La propagation des larves est ainsi augmentée lorsque les bateaux se déplacent de port en port (McDonald et al., 2014) favorisant la menace de dispersion des espèces invasives (Stanley et al., 2014).

Des études sur la détection des sons par les invertébrés (Figure 2) révèlent que les huîtres, par exemple, sont sensibles aux fréquences de 10 à 1000 Hz (Charifi et al., 2017) et les moules bleues aux fréquences entre 5 et 400 Hz (Roberts et al., 2015). Il a également été démontré que des larves pélagiques de corail nagent, que ce soit horizontalement ou verticalement, en plus grande proportion vers des sources de bruits sous-marins de récif. En absence de bruit, elles nagent dans toutes les directions. Cette étude montre que ces larves d'invertébrés sont capables de changer leur comportement de nage en réagissant à ce signal sonore (Vermeij et al., 2010) et qu'elles peuvent également déterminer les fréquences sonores qu'elles préfèrent afin suivre ces dernières (Simpson et al., 2008b). Contrairement aux poissons qui entendent grâce à leurs oreilles internes, la façon pour ces larves de percevoir

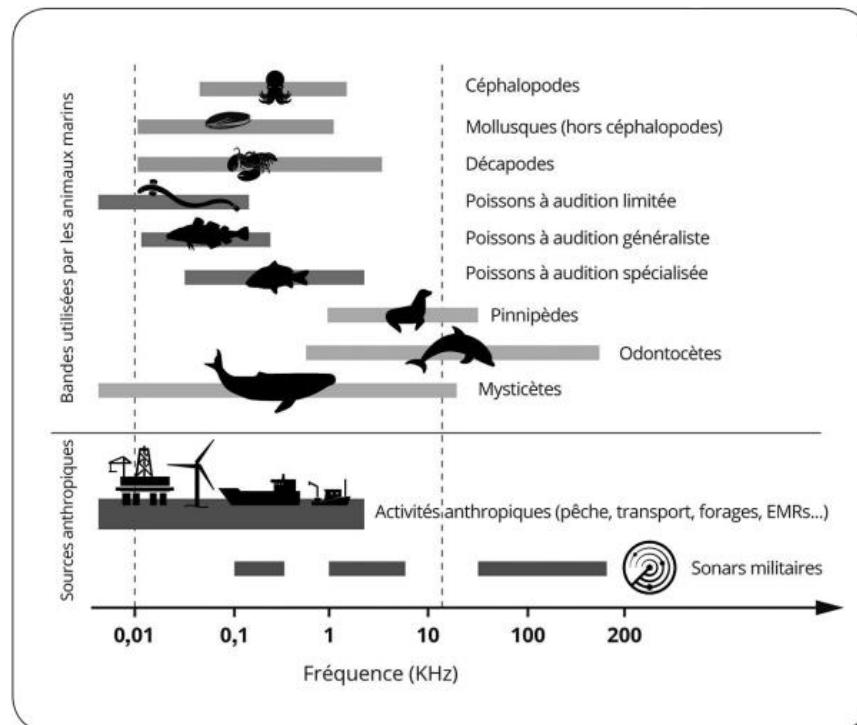


Figure 2. Schéma tiré de Chauvaud et al. (2018), adapté de Slabbekoorn et al. (2010). Production sonore d'origine humaine et gamme de fréquences d'audition des animaux marins

les sons est toujours inconnue. Ces connaissances permettraient de mieux comprendre l'influence des ondes sonores sur les processus de dispersion larvaire ainsi que le succès de recrutement d'espèces marines à développement indirect ayant une phase larvaire planctotrophique. Toutefois, il est connu que les moules, les copépodes et les rotifères possèdent des poils ou cils sensoriels (Figure 3, Figure 4, Figure 5) (Chauvaud et al., 2018). Chez la larve pédivéligère de moule (Figure 3. A), ces cils constituent le velum. Chez la larve pédivéligère et la poste-larve (Figure 3. B) il y a des cils recouvrant le pied, qui est le tissu servant à explorer le substrat afin d'identifier une surface adéquate à la fixation. Les copépodes, de leur côté, possèdent des appendices buccaux les aidant à s'alimenter. Ceux-ci sont recouverts de cils sensoriels (With, 1915). Les rotifères possèdent également des cils sensoriels près de leur appareil buccal (Pourriot et Barnabé, 1989b). Les poils sensoriels perçoivent les perturbations mécaniques présentes dans l'environnement qui les entoure. Ces perturbations peuvent être liées au déplacement de leurs proies ou à celui de prédateurs causant des écoulements hydrodynamiques ou des vibrations (Chauvaud et al., 2018). Les cils peuvent percevoir des fréquences jusqu'à 100 Hz (Chauvaud et al., 2018). De plus, les crustacés, comme les copépodes, auraient des cellules sensorielles, appelées organes

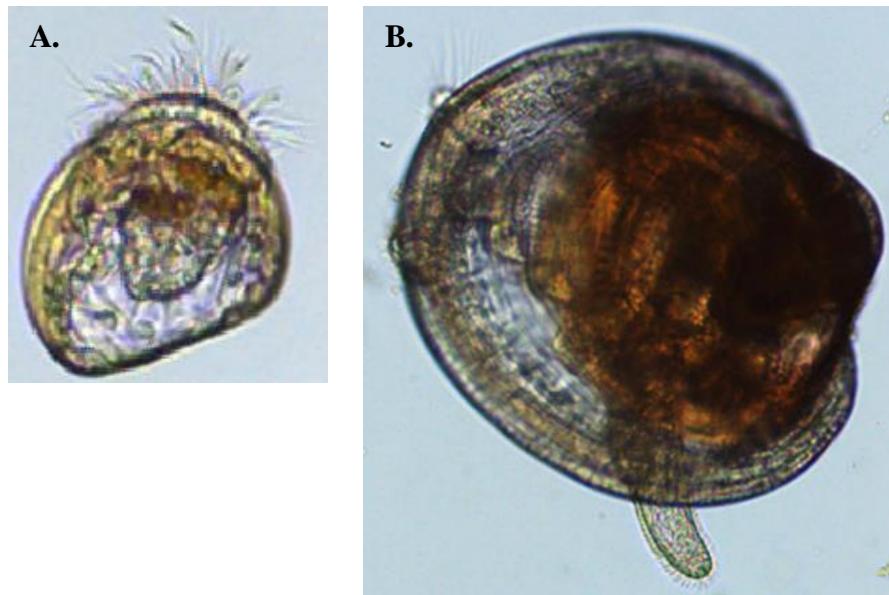


Figure 3. Photographie au microscope de stade larvaire de moule bleue **A.** Véligère **B.** Pédivéligère

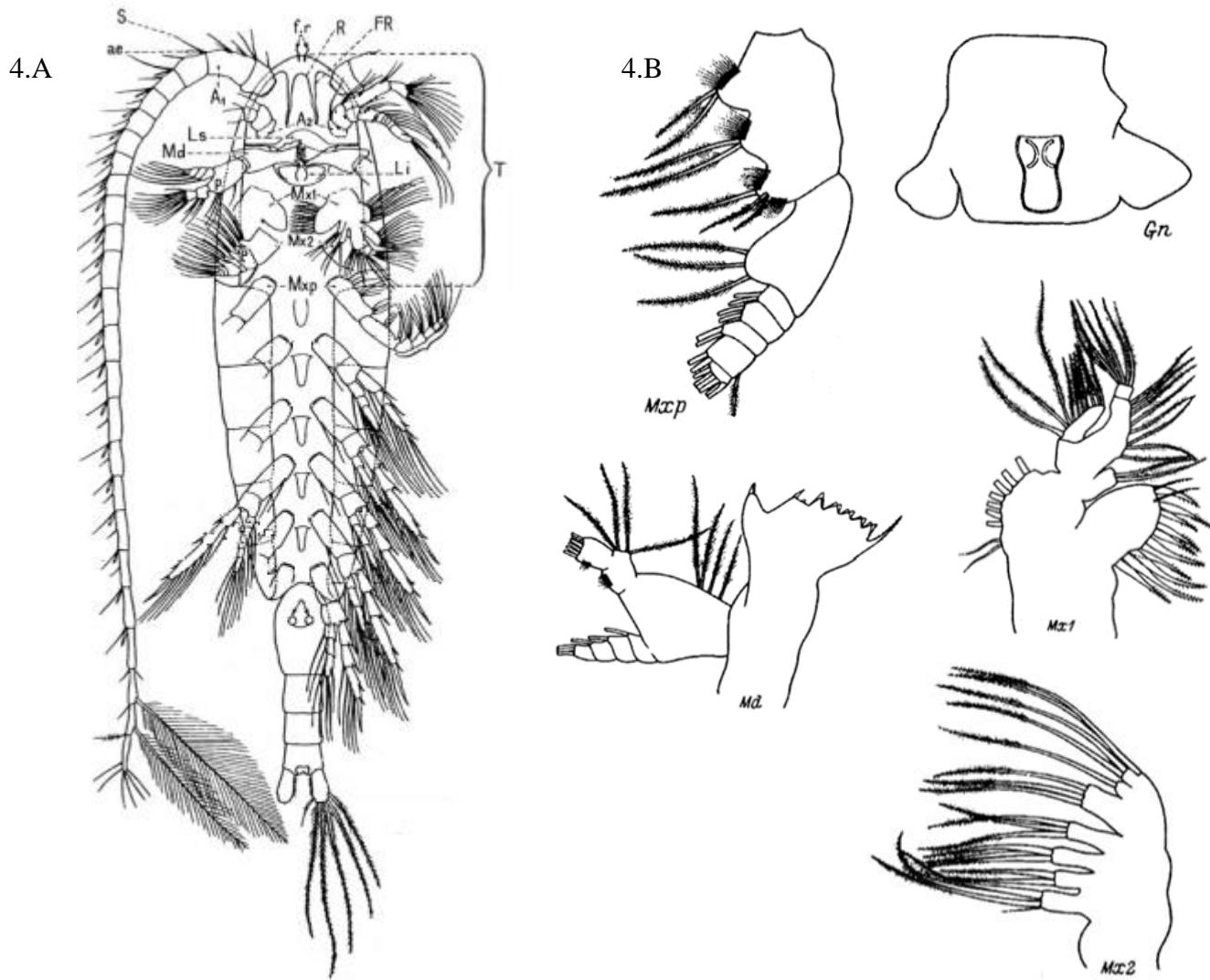


Figure 4. Anatomie d'un copéode ainsi que les appendices buccaux utilisés pour leur alimentation (adapté de Razouls et al. (2005-2019)). A. Vue ventrale d'un *Calanus finmarchicus* femelle, B. Appendices buccaux chez *Eurytemora herdmani* (Razouls et al., 2005-2019). Tête (T), antennule (A1), antenne (A2), esthète (ae), labium (Li), labrum (Ls), mandibule (Md), maxillule (Mx1), maxille (Mx2), maxillipède (Mxp), fils rostraux (fr), filaments rostraux (FR), palpe de la mandibule (P), rostre (R), soie (S), gnathostomes (Gn)

chordotonaux, situés sur les pattes et les antennes (Chauvaud et al., 2018). Ces cellules perçoivent des positions, des mouvements ainsi que des vibrations de basse fréquence. Il est donc possible que l'audition, si audition il y a, provienne de ces cellules ou cils et poils

sensoriels. Les moules bleues adultes auraient un organe sensoriel abdominal permettant de percevoir les vibrations dans l'eau. Toutefois, malgré la présence des différents organes, cils et poils sensoriels chez les moules, copépodes ou rotifères, leur perception sonore est très mal connue (Chauvaud et al., 2018). D'un autre côté, la littérature indique que les récifs peuvent être entendus à des distances de plusieurs kilomètres par les organismes marins. L'augmentation du trafic maritime vient polluer les niveaux sonores sous-marins et peut ainsi diminuer le succès de recrutement de ces espèces (Vermeij et al., 2010). Les bruits de récifs attireraient et augmenteraient également la fixation et la métamorphose de larves de crabes.

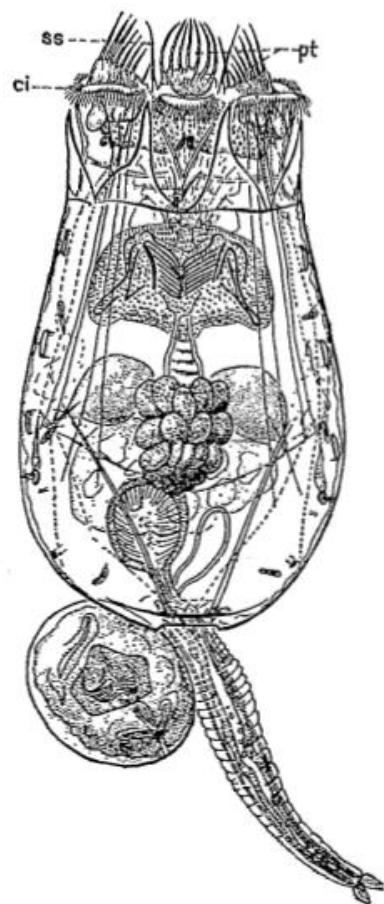


Figure 5. Schéma d'un rotifère tiré de Pourriot & Barnabé (1989b). *Brachionus calyciflorus* femelle, vue dorsale avec un œuf immédiat femelle. Cingulum (ci), pseudotrochus (pt) et soies sensorielles (ss)

Dans les environnements caractérisés par des bruits non optimaux, la fixation et la métamorphose de ces crabes seraient retardées (Stanley et al., 2012). Les études menées sur l'impact du son de bateau sur les espèces marines suggèrent que les sons naturels sous-marins auraient une influence importante sur l'écologie de ces espèces. Toutefois, ce n'est pas toutes les espèces marines qui sont attirées par les bruits de récifs. Les copépodes auraient plutôt tendance à éviter activement les zones soumises à des bruits de récifs (Simpson et al., 2011). Les copépodes préféreraient la proximité des récifs, mais à une distance leur permettant une meilleure protection contre les nombreux prédateurs présents dans les récifs (Simpson et al., 2011). La présence de sons anthropiques pourrait venir modifier les caractéristiques sonores naturelles et empêcher les organismes de répondre correctement aux stimuli de leur environnement (Simpson et al., 2008b; Simpson et al., 2011). La fréquence des sons et leur composition participeraient à l'identification des zones favorables à la distribution de plusieurs espèces marines (Stanley et al., 2011, 2012). Pour bien comprendre l'impact des sons anthropiques, il nous apparaît donc essentiel de comparer différentes espèces possédant des cils ou des poils sensoriels pour mieux définir les mécanismes derrière les comportements observés.

0.2 MOULES

La moule bleue fait partie des espèces marines ayant une grande importance écologique et économique pour le Canada. Sa présence est essentielle au maintien de la qualité de l'eau des milieux côtiers, la moule bleue filtrant de larges quantités de biomasse planctonique (Smaal et al., 2018). De plus, de nombreuses régions dépendent de la culture de cette espèce. La majorité des fermes mytilicoles sont situées près des côtes (Mallet et Myrand, 1995), là où le nombre de bateaux présents est le plus élevé.

Le cycle de vie des moules (Figure 6) comprend une partie pélagique. Une fois fécondés, les œufs se développent en larves qui grandissent en nageant jusqu'à ce qu'elles se fixent au substrat et qu'elles se métamorphosent en leur forme adulte. Elles deviennent ainsi fixes et benthiques. Les larves de moules s'alimentent à l'aide des cils sur leur velum

(Strathmann et al., 1972) alors que les moules métamorphosées vont s'alimenter à l'aide de leurs branchies.

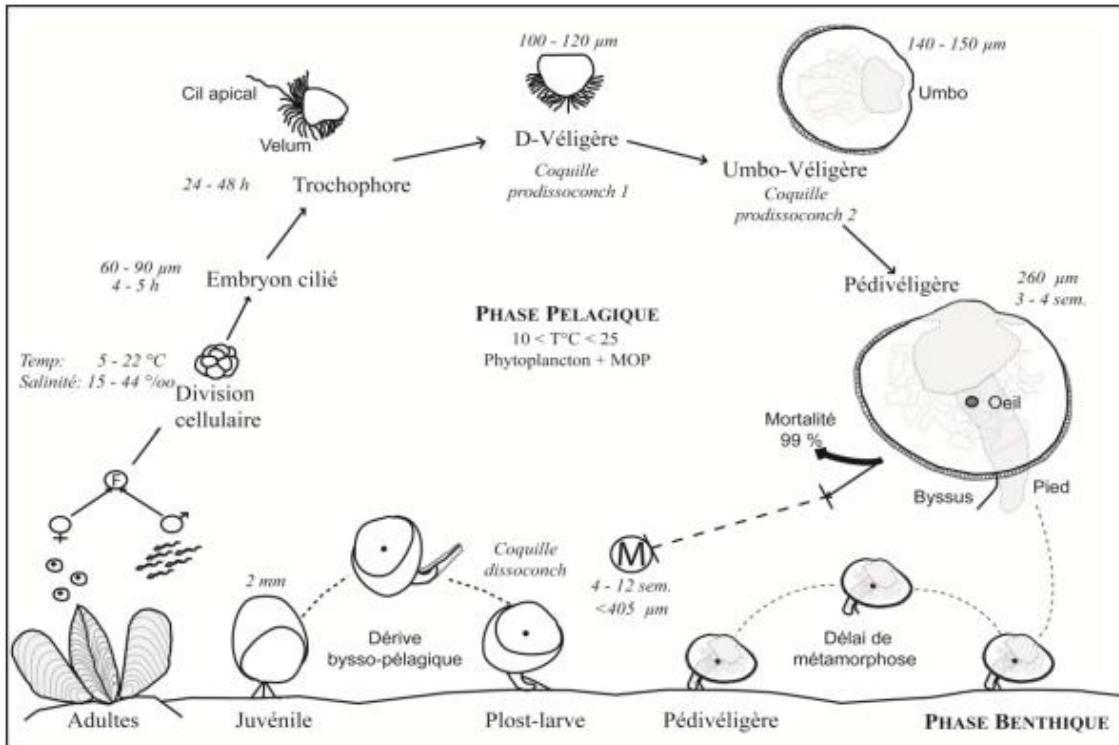


Figure 6. Schéma tiré de Toupoint (2012). Cycle de développement de la moule bleue *Mytilus edulis* (L 1758). F : fécondation; M : métamorphose

0.3 COPEPODES

Les copepodes sont des organismes holoplanctoniques. Ils passent ainsi tout leur cycle de vie dans la colonne d'eau. Ils sont présents dans les eaux douces et salées. Se nourrissant de microalgues, ils se retrouvent dans les premiers chaînons des réseaux trophiques (Runge, 1988). La présence des copepodes est essentielle pour les jeunes larves de nombreuses espèces de poissons. Il s'agit de la première nourriture vivante accessible pour ces larves en milieu naturel (Runge, 1988). Celles-ci se nourrissent des œufs de copepodes et des copepodes eux-mêmes. Une diminution de production de copepodes, face à l'augmentation de bruits anthropiques, aurait ainsi de graves conséquences sur les nouvelles générations de plusieurs espèces de poissons, dont certaines ont une importance commerciale

(Runge, 1988). *Eurytemora herdmani* est une espèce de copépodes de l'ordre des calanoïdes présente dans les régions côtières et estuariennes, là où les sons anthropiques sont très présents. Elle se retrouve majoritairement dans les eaux saumâtres (Brunel et al., 1998). Dans l'estuaire du Saint-Laurent, *E. herdmani* se retrouvent dans l'estuaire moyen, principalement entre l'Île-aux-Coudres et Rivière-du-Loup (Runge et Simard., 1990; Martinez-Silva et al., 2018). Une étude de Finlay et Roff (2006) démontre que le taux de croissance d'*E. herdmani* ne varie pas selon la quantité de microalgues présentes, mais selon d'autres facteurs environnementaux comme la lumière. Ces résultats et ceux préliminaires d'Escribano et McLaren. (1992) suggèrent que les comportements d'alimentation des copépodes sont surtout influencés par des facteurs abiotiques autres que l'abondance de nourriture. C'est donc dans cet optique que la présente étude observera si le facteur abiotique du son de bateau influence leur comportement d'alimentation. Aucune étude ne porte, à ce jour, sur l'impact des bruits de bateau sur les copépodes.

0.4 ROTIFERES

Les rotifères (Figure 5) sont de petits organismes vivants en milieu naturel dans des eaux saumâtres. Ils font ainsi partie du zooplancton. Les rotifères sont également utilisés depuis longtemps comme première nourriture vivante pour les larves de poissons dans les élevages. Ils sont faciles à élever en culture intensive et ils ont la bonne taille pour que les premiers stades larvaires de poissons puissent les manger. Comme il s'agit d'un petit invertébré très utilisé, les rotifères sont également relativement bien étudiés. L'espèce la mieux connue est le rotifère monogononte *Brachionus plicatilis*. Il s'agit de l'espèce utilisée pour la présente étude. Il est connu que les cultures de ce rotifère sont presque entièrement composées de femelles. Celles-ci se reproduisent en pondant des œufs par parthénogenèse (Figure 7). Il s'agit donc d'œufs non fécondés, produits uniquement par une femelle amictique et donnant naissance à une autre femelle génétiquement identique à la mère (Birky Jr et Gilbert., 1971; Pourriot et Barnabé., 1989a). Les rotifères ont un cycle de vie très court, ce qui permet une culture intensive très rapide. En 1 à 3 jours, une nouvelle génération de

rotifères est déjà prête à se reproduire à son tour (King, 1969; Pourriot et Deluzarches., 1971). Cette caractéristique de croissance des rotifères permet de les utiliser facilement comme modèle biologique de croissance. Il peut ainsi être possible d'observer l'influence de certains facteurs biotiques ou abiotiques sur leur croissance. Certains facteurs comme la température, la salinité, la nourriture et l'âge des femelles font varier la durée du cycle de production

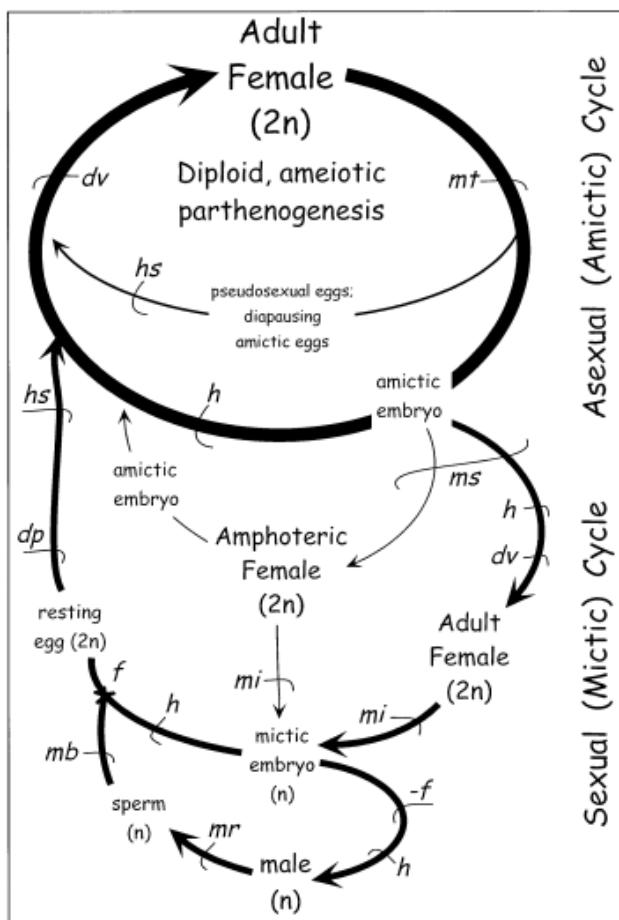


Figure 7. Schéma tiré de Wallace (2002). Cycle de vie généralisé des rotifères. L'épaisseur des flèches indique la fréquence relative des composantes du cycle de vie (asexuel et sexuel) chez les rotifères monogonontes. Développement (**dv**), mitose (**mt**), éclosion (**h**), stimuli d'éclosion (**hs**), alternance entre phases diploïdes et haploïdes (**ms**), méiose (**mi**), reconnaissance du partenaire (**mr**), comportement d'accouplement (**mb**), fécondation (**f**), pas de fécondation (**-f**), diapause (**dp**)

(Edmondson, 1965; King, 1967, 1969; Lubzens et al., 1980; Lubzens et al., 1985b). L'impact des bruits anthropiques sur les rotifères n'a pas encore été démontré.

Sous certaines conditions, sans nécessairement être des conditions défavorables (Gilbert et Schroder., 2004), des femelles mictiques vont pondre de plus petits œufs contenant un mâle (Figure 7). Ceux-ci pourront fertiliser des femelles afin de produire des œufs plus résistants et dormants assurant un mélange génétique pour que la population puisse survivre ou renaître plus tard (Pourriot et Barnabé., 1989a). Les deux types de reproduction ont donc des mécanismes de production d'œufs complètement différents produisant ainsi des œufs diploïdes ou haploïdes (Gilbert, 1977). Les femelles des deux types peuvent être présentes en même temps et ce sont les conditions environnementales comme les températures extrêmes, la salinité et de faibles niveaux de nourriture disponibles qui vont faire varier les proportions de chaque type de femelles étant donné qu'elles réagissent différemment (Snell, 1986).

0.5 OBJECTIFS ET HYPOTHESES

Cette étude a pour objectif spécifique de déterminer l'impact du bruit de bateau sur différents organismes planctoniques ayant des cycles de vie différents. Spécifiquement, i) les comportements d'alimentation de différents stades de la moule bleue (végétale, pédovégétale et juvénile) et d'une espèce de copépode (*E. herdmani*) et ii) la croissance et la production d'œufs de populations de rotifères (*B. plicatilis*) en conditions optimales et en conditions sous-optimales seront estimés en présence ou absence de bruits de bateau. Les hypothèses initiales sont que les bruits de bateau auraient un impact négatif sur les comportements d'alimentation des larves de moules et des copépodes (taux de filtration plus faibles) et sur la croissance et la production d'œufs des rotifères (rotifères plus petits et moins d'œufs produits). Les vibrations sonores pourraient générer un stress chez les organismes amenant par exemple, les moules à refermer leur valve et ne plus s'alimenter. Les copépodes pourraient également avoir des comportements d'alimentation (chasse) modifiés par ses ondes sonores. De leur côté, les rotifères exposés au son de bateau pourraient avoir un métabolisme général diminuer ce qui entraînerait une diminution de leur croissance et de leur

capacité reproductive. Les taux de déplétion des microalgues dans de l'eau de mer filtrée par les organismes ont été utilisés pour déterminer les comportements d'alimentation et un dénombrement et des mesures de tailles ont été utilisés pour la croissance et la production d'œufs des rotifères.

Ce travail a été financé par le réseau CRSNG Canadian Healthy Oceans Network (CHONE) et 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, projet équipe 2016-PR-190063) ainsi que par Ressources Aquatiques Québec (RAQ).

ARTICLE 1

IMPACT DU SON DE BATEAU SUR LES COMPORTEMENTS D'ALIMENTATION ET DE CROISSANCE D'ESPECES PLANCTONIQUES

1.1 RESUME

Les sons anthropogéniques marins sont en continuelle augmentation et bien que l'impact de ceux-ci est largement étudié chez les mammifères et les poissons, peu d'études sont réalisées sur les invertébrés marins et à notre connaissance aucune information n'est disponible sur les espèces planctoniques. Cette étude en conditions contrôlées a pour objectif de documenter pour la première fois la réponse de différentes espèces planctoniques, comme les microalgues, les stades larvaires de bivalves ainsi que de zooplancton, au son de bateau préalablement enregistré en milieu naturel. Nous avons testé l'hypothèse que le son de bateau aurait un impact sur les comportements d'alimentation de différents stades de moules bleues (*Mytilus edulis*) soit végétaires, pédivégétale et juvéniles, et de copépodes *Eurytemora herdmani* ainsi que sur la croissance des rotifères *Brachionus plicatilis*. En parallèle, nous avons également testé l'impact du bruit sur des cultures de microalgues. Les résultats montrent que les comportements d'alimentation des trois différents stades de développement des moules ainsi que les copépodes ne sont pas influencés par la présence de bruit de bateau. Ainsi, leur taux de filtration respectif n'est pas significativement différent de celui des organismes testés en absence de bruit de bateau. La croissance des rotifères est également similaire entre les deux traitements, mais la production d'œufs en absence de sons de bateau était significativement plus élevée et ceux-ci étaient également plus gros.

1.2 IMPACT OF VESSEL NOISE ON FEEDING BEHAVIOUR AND GROWTH OF ZOOPLANKTONIC SPECIES

Ariane Aspirault¹, Gesche Winkler¹, Aurélie Jolivet⁴, Céline Audet¹, Laurent Chauvaud², Frédéric Olivier³, Réjean Tremblay¹

¹Institut des Sciences de la Mer, 310 allée des Ursulines, C.P. 3300, Rimouski (Québec), Canada

²LEMAR, UMR 6539, Institut Universitaire Européen de la Mer, Plouzané, France

³ BOREA, UMR-MNHN, CNRS, UPMC, IRD, UCN, UA, Muséum National d'Histoire Naturelle, Paris, France

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

1.3 INTRODUCTION

Acoustics is an emerging field of research in coastal ecology with significant applications for the biodiversity and management of fisheries and aquaculture. Scientists use underwater acoustic technologies not only to determine the sound composition of the aquatic environment (the “soundscape”), but also to study wildlife responses to natural and anthropogenic sounds (Rountree et al., 2006; Gannon, 2008; Jolivet et al., 2016). There has been an expansion in ocean environments used by humans over the last 50 years (Simard et al., 2016), and low-frequency noise has increased by 32 fold and is now dominated by anthropogenic noise, particularly in coastal environments (McDonald et al., 2008). Studies on the impact of anthropogenic noise on marine life has mostly focussed on marine mammals and fishes (Popper, 2003; Barlow et Gisiner, 2006; Popper et Hawkins, 2016). Some acoustic studies are available on benthic invertebrates (Morley et al., 2014), but at our knowledge no information exist on pelagic zooplankton. The importance of zooplankton for the marine food web is well known (Sameoto et al., 1994). They sustain major fisheries and aquaculture industries and any factor modifying their diversity or productivity can lead to important environmental impacts. Noisy environments may also affect the behaviour of invertebrates,

for example mussel larvae settle more rapidly and at a higher rate when they are exposed to vessel noise leading to smaller settlers (Wilkens et al., 2012; Jolivet et al., 2016). Other species might also change their behaviour when exposed to vessel noise such as the ascidian *Ciona intestinalis*, which shows more intensive settling in presence of vessel noise (McDonald et al., 2014). However, little information is available on the effect of vessel noise on feeding, growth and survival of planktonic larvae in the presence of noise.

Thus, in this study, we tested the hypothesis that the level of vessel noise measured in coastal environments by Jolivet et al. (2016) negatively impacts feeding behaviour, growth and egg production of different zooplankton species. We used different biological models, such as larvae and juveniles of the blue mussel (*Mytilus edulis*), rotifers and copepods to have a better understanding of the impact of vessel noise on organisms with different life cycle and feeding appendages. The blue mussel, a major aquaculture species around the world, has been mainly grown in protected near-shore areas, like bays and estuaries (Camacho et al., 1991; Drapeau et al., 2006) corresponding to environments that are exposed to important levels of vessel noise. The earliest planktonic life stages are the most sensitive to stressful conditions (Rayssac et al., 2010) and generally the spat production, particularly in Canada, comes from artificial collectors in the natural environment (Tremblay et al., 2011). Pelagic stages of the blue mussel include the D-stage veliger up to the pediveliger stage. At the pediveliger stage, mussels are competent to explore the substrate, settle and metamorphose into juveniles, the beginning of benthic life. Settlement and metamorphosis are important transitions in the life of the blue mussel and represent the beginning of byssus secretion and dissoconch shell production (Bayne, 1965). Those events require a lot of energy gained through previous feeding. Therefore, if vessel noise disturbs their feeding, it is possible that their energy requirements may not be fulfilled, and then, important processes as settlement would be prevented.

Copepods are present in all oceans, and in the St. Lawrence Estuary, *Eurytemora herdmani* is an important component of the coastal zooplanktonic community (Cabrol et al. 2015). This calanoid represents the natural food source of various other planktonic species,

such as mysids and fish larvae. As their feeding behaviour is mainly influenced by abiotic factors (Escribano et al., 1992), it could be affected by vessel noise. Modification of feeding behaviour could negatively impact growth and reproduction of copepods as well as the other species that are dependent of them. The rotifer, *Brachionus plicatilis*, which is easy to rear in large quantities and to harvest, is the most used species as live feed in aquaculture hatcheries all over the world. *B. plicatilis* can reproduce by parthenogenesis (Gilbert, 1977), so the number of rotifers in a population can double in 24 h (Hirayama et Kusano, 1972). When the conditions are suboptimal, rotifers may use sexual reproduction (Gilbert, 1977) and the population density may decrease. Its small size (less than 400 µm) and its cruising swimming behaviour in the water column makes it a suitable first live prey for first feeding stages of fish larvae (Pourriot et Barnabé, 1989a).

In this study, our specific objectives were to determine the impact of vessel noise on: i) the feeding behaviour of blue mussels (D-larvae, veligers and juveniles) and copepods (*E. herdmani*) and ii) the growth and egg production of rotifers (*B. plicatilis*) under optimal and suboptimal physiological conditions. Clearance rates were used to measure feeding behaviour while counts and size measurements were used to quantify rotifer growth and egg production.

1.4 MATERIALS AND METHODS

1.4.1 Underwater sound

As described in Jolivet et al. (2016), the vessel noise emitted in the experimental aquaria was originally recorded at a mussel aquaculture site at St. Peter's Bay on Prince Edward Island (Canada, 46° 25.963 N; 62° 39.914 W). A 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) connected to an underwater acoustic recorder (RTSYS-Marine Technologies, France, EA-SDA14, 156 kHz, 24-bit resolution) was placed 25 cm from the bottom, near the anchor of the mussel line. The boat (11 meters long, D & H Boatbuilding hull with diesel motors, Cummins 300 hp C series) passed three times above the recording

hydrophone during calm natural conditions characterized by a wave height of 0.2 m and wind speed of 3.8 m s⁻¹ (<http://climat.meteo.gc.ca/>). Source sound levels were determined with MATLAB (The MathWorks, Inc.) to obtain a 30 s sequence corresponding to vessel noise at maximum sound intensity. In experiments, this sequence was repeated continuously.

1.4.2 Organism maintenance

All experiments were carried out at the UQAR wet lab facilities in Pointe-au-Père (ISMER, UQAR, Rimouski). Mussels, *Mytilus edulis*, from St. Peters Bays, Prince-Edward-Island (Canada) were spawned and reared according to Rayssac et al. (2010). Briefly, spawning was induced by thermal shock and the larvae were reared in three 60 L conical tanks. Water was changed every 2-3 days before the addition of a food mixture of *Pavlova lutheri*, *Tetraselmis suecica* and *Chaetoceros gracilis* at 30 000 cells ml⁻¹. When larvae were competent to settle (development of eyespot and foot), they were transferred to three downweller systems to facilitate metamorphosis. For experiments, we used D-larvae (7-day post-fertilization, 120.5 ± 0.2 µm), veligers (16-day post-fertilization, 150.5 ± 0.38µm), and juveniles (210 days post-fertilization, 3.3 ± 0.03 mm).

Copepods (*E. herdmani*) were sampled in the St. Lawrence Estuary (Rimouski: 48° 28' 51.0"N 68° 31' 03.4"W) on October 24 and November 8, 2017. Zooplankton was obtained by 100 m horizontal tows from the pier repeated 6 times using a ring plankton net of 0.5 diameter and 250 µm mesh size. Samples were preserved in a cooler with air bubbling for transport to the wet laboratory within one hour. Zooplankton was maintained in 40 L tanks at 15 °C with air bubbling and fed *Tetraselmis suecica* (a green alga) at a concentration of 30 000 cells ml⁻¹ until the start of the experiments. The mean prosomen length of the copepods in the experiments was 689 ± 5.19 µm.

Rotifers (*B. plicatilis*) were reared in an 18 L tank using filtered (0.2 µm) seawater in a greenhouse under natural photoperiod conditions and at temperatures >20°C following methodology described in Martinez-Silva et al. (2018). Each morning, the number of individuals in rearing tanks was estimated to adjust food concentration according to culture

density. Rotifers were fed three times a day. Two batches of rotifers were reared to obtain rotifers with two physiological conditions. One was fed with the commercial formulation Selco® (S.parkle, INVE Aquaculture Ltd., Thailand), corresponding to the optimal conditions, and the second with the microalgae concentrate REED (1:1:1 *Nannochloropsis oculata* : *Isochrysis galbana* : *Pavlova lutherii*, Instant algae, REED Mariculture, CA, USA), corresponding to the suboptimal conditions. Rotifers of $159 \pm 2.3 \mu\text{m}$ were used for experiments. Lipid analysis was used to obtain the physiological conditions of those rotifers fed with different foods.

1.4.3 Experimental design

All experiments were conducted in an isolated quiet room with four 40 L tanks placed individually on 13 cm of isolating foam (Foamular C-300, Owens Corning, Toledo, OH, USA). A platform 18.5 cm from the tank bottom was used to support the chambers with the organisms (Figure 8). Each tank was filled with fresh water until the platform was 12 mm below the surface to immerse 80% of the experimental chambers containing the test organisms. Tanks were used to emit underwater sound and to maintain constant temperature ($19 \pm 2^\circ\text{C}$) monitored with HOBOware (Hobo Pendant Temperature/Light 64K Data logger UA-002-64, Onset, Bourne, MA, USA). Low intensity lights ($133.18 \pm 24.02 \text{ lux}$) were

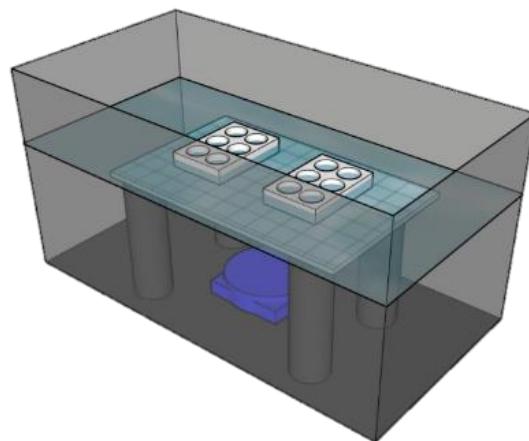


Figure 8: Experimental design for one aquarium with sound exposition.

aligned and adjusted above each tank with a photometer (Q201 Quantum PAR Radiometer, Irradian Limited, East Lothian, Scotland) with a natural light period (12:12 h). Each tank corresponded to an acoustic treatment (two sound treatments tanks and two control tanks). Each experiment was replicated twice for each species on different rearing batches. Filtered (until 0.2 µm mesh) and UV treated sea water (23.7 PSU to 27.6 PSU between experiments) were used in the experimental chambers and organisms were fed with microalgae culture at a final concentration of 30 000 cell ml⁻¹ per chamber. *Pavlova lutheri* was used in the experiments with the mussels (D-larvae, veligers and juveniles) and the rotifers and *Tetraselmis suecica* in the experiments with the copepods. Microalgae species were selected for their optimal retention efficiency. Initial and final microalgae concentrations were measured using a coulter particle analyzer (Multisizer 4e, Beckman Coulter, Indianapolis, IN, USA).

For each vessel noise tank, one underwater loud speaker (AQUA 30, 8 Ohms, 80–20,000 Hz, DNH, Sharon Hill, PA, USA) was placed in the middle of two sound treatment tanks and was connected to an amplifier (Brio-R, Rega, UK) and a computer that continuously replayed vessel noise using VLC software. The sound under experimental conditions was calibrated to replicate as best as possible the shape of the *in situ* spectrum of vessel noise with a digital recorder (Song Meter SM4 Acoustic Recorder, Wildlife acoustics, Maynard, MA, USA) connected to a hydrophone (SM3/SM4, Wildlife acoustics) recording frequencies from 2 Hz to 48 kHz with a sensitivity of -165 dB re 1 V/uPa. The hydrophone was placed in the middle of the tank just over the speaker and sound level analyzed using MATLAB (The MathWorks, Inc.). The results allowed us to adjust the sound level in the tank by changing the gain from the amplifier and the sound level in the VLC software to match the sound conditions measured in the field. Recordings in the control tanks were also used to validate the presence of “silent” conditions.

1.4.4 Feeding experiments

For the experiments with the juvenile mussels and the copepods, the organisms were individually selected and three of them were placed per chamber, each one containing 5 ml of filtered sea water. For the experiments with the mussel D-larvae or veligers, a prior count of larval concentration in the tank was obtained to use around 7.5 mussels ml^{-1} per chamber. When all the chambers were filled with organisms, food (30 000 cell ml^{-1} of microalgae), and the last 5 ml of filtered sea water were added and animals were exposed to sound treatments. In each aquarium, one plate of 6 X 10 ml chambers with the organisms and one control plate (6 chambers) with only the algae were used (Figure 8). Control plates with only microalgae were used to estimate if vessel noise impacted survival of microalgae. After 24 hours, 50 μl of Lugol fixative was added in each chamber to fix the microalgae and the organisms. The remaining liquid was then passed through a 20 μm filter to remove experimental organisms (mussels, copepods, and rotifers) and then microalgae concentration was measured using a coulter counter. Organisms were counted and identification of sex, stage, species, and length of the copepods as well as length of the mussel juveniles was done using an Olympus SZ61 (4.5-20X; model SZ2-ST; Olympus Corporation, Tokyo, Japan) binocular. Mussel larvae were measured with a microscope Olympus BX41 (100X). Pictures were taken using an Evolution VF colour camera and the software Image-Pro Express 5.1.0.12 (Media Cybernetics, Inc., USA).

The clearance rate was calculated using a modified formula described in Comeau et al. (2008):

$$CR = [(lnC_1 - lnC_2) - (lnC_3 - lnC_2)] \cdot V \cdot T^{-1} \cdot N^{-1}$$

where C_1 is the algae concentration (cells ml^{-1}) in the control chamber after 24h; C_2 is the algae concentration in each chamber at T0; C_3 is the algae concentration in the experimental chamber after 24h; V is the volume (ml) of filtered sea water in chambers; T is the duration (days) of the experiment; and N the number of organisms per chamber.

1.4.5 Growth experiments

To estimate growth, twenty small rotifers were selected and placed in a cell with 5 ml of filtered sea water, and as already described, microalgae and the last 5 ml of filtered sea water were added when all chambers had been filled with rotifers. In each aquarium, two plates of 6 X 10 ml chambers were used (one with microalgae and organisms, and one control with only microalgae). After 24 hours, each cell received 50 µl of lugol and the number of rotifers was counted. Total numbers in each cell and plate were pooled together to obtain the total per aquarium (two aquaria replicates per sound treatment). Body length of each individual was measured with a microscope (Olympus BX41) as described above.

1.4.6 Lipid analysis

Two samples of 20 000 rotifers were collected from each replicate rearing tank and rinsed with filtered sea water (0.2 µm) with a 50 µm net. The samples were filtered onto precombusted (450°C) 25 mm GF/C filters. One filter was stored in 1 ml chloroform in amber glass vials with Teflon-lined caps at -80 °C until lipid analyses, and the other was rinsed with ammonium formate (3%) and used for dry weight determination (70°C for 24 h). Lipids were extracted in dichloromethane–methanol using the modified Folch procedure (Folch et al., 1957) described in Parrish (1987). Fatty acid methyl esters (FAME) were prepared by transesterification as described in Lepage et Roy (1984) and eluted on an activated silica gel with hexane and diethyl ether to eliminate the free sterols. Fatty acids were 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). FAMEs were identified with known standards (Supelco 37 Component FAME Mix and menhaden oil; Supleco Inc., Belfonte, PA, USA) after manual verification of the fatty acids integration.

1.4.7 Data analysis

Data analysis was made using Rstudio v.1.1.368. The levels of sound emitted in aquaria in the presence or absence of vessel noise were compared using t-tests for each of the three frequency groups (100-10 000, 100-1 000 and 1 000-10 000 Hz). All analyses on feeding and growth experiments were done using linear mixed-effect models (lmer in R). For feeding, clearance rate in each species was compared with sound (presence or absence of vessel noise) as a fixed factor, and batch (two batches for each experiment) and aquarium (two aquaria per sound treatment) as random factors. Effects of sound exposure on algae used as food were tested on all experiments combined together. We used a linear mixed-effect model (lmer in R) with sound effect (presence or absence of vessel noise) as a fixed factor, and experiments (8 experiments represented by two batches of copepods, D-larvae, larvae and juveniles) and aquarium (two aquaria by sound treatment) as random factors. For growth experiments on rotifers, t-tests were used for each rotifer experiment (fed with SELCO or REED) to compare sizes of rotifers exposed or not to vessel noise. Similar analyses were used for egg production by rotifers. Total fatty acid content in rotifers fed with SELCO and REED were compared with Student t-tests. Homoscedasticity and normality were tested using Levene and Kolmogorov-Smirnov tests respectively. When necessary, data were transformed using logarithm functions. PRIMER software (version 7.0.13) was used to perform PERMANOVA analyses to compare fatty acid composition of each rotifer feeding treatment (REED and SELCO) based on Euclidean dissimilarities following validation of the assumptions of homoscedasticity using PERMDISP tests. The SIMPER procedure was performed to identify FA explaining the most important dissimilarity between treatments.

1.5 RESULTS

1.5.1 Sound recordings

The results observed for each frequency group indicates that the sound level was homogeneous through all the experiments for each sound treatment (Table 1). Means of the sound spectra are presented in Figure 9. Sound levels in the aquaria in the presence of vessel

noise corresponded to the *in situ* source signal for the three different frequency groups. For the two other aquaria – treatments without sound emission – sound levels differed sharply from the two aquaria exposed to vessel noise. The differences were significant for the three frequency groups: 100-10 000 Hz ($t = 0$, $p < 0.001$), 100-1 000 Hz ($t = 0$, $p < 0.001$) and 1 000-10 000 Hz ($t = 0$, $p < 0.001$).

Table 1. Sound levels (dB re 1 μ Pa) measured *in situ* and in the experimental aquaria: two aquaria in presence of vessel sound and two aquaria in absence of sound.

	100-10 000 Hz	100 - 1 000 Hz	1 000 - 10 000 Hz
<i>In situ</i> vessel noise	130.7	129.9	122.7
Aquaria in presence of sound	129.2 ± 2.6	127.1 ± 3.1	124.9 ± 1.7
Aquaria in absence of sound	91.0 ± 2.2	90.2 ± 2.3	83.4 ± 1.4

1.5.2 Feeding behaviour

1.5.2.1 Mussels larvae

As for other ontogenetic stages, the clearance rates of the one-week-old D-larvae were similar for individuals exposed or not to vessel noise ($F_{1,2} = 0.02$, $p = 0.90$). As for the other experiment, there was no aquarium effect ($df = 1$, $X^2 = 3.34$, $p = 0.07$) and no replicate effects ($df = 1$, $X^2 = 0.0$, $p = 1.0$).

The two-week-old veliger mussels showed clearance rates independent of the presence or absence of the vessel noise ($F_{1,46} = 2.08$, $p = 0.16$). No aquarium effect was noted ($df = 1$, $X^2 = 0.0$, $p = 1.0$). The two replicates of veligers showed no difference in their clearance rate as the experiments on these two replicates were performed at the same time with mussels from the same batch ($df = 1$, $X^2 = 0.0$, $p = 1.0$).

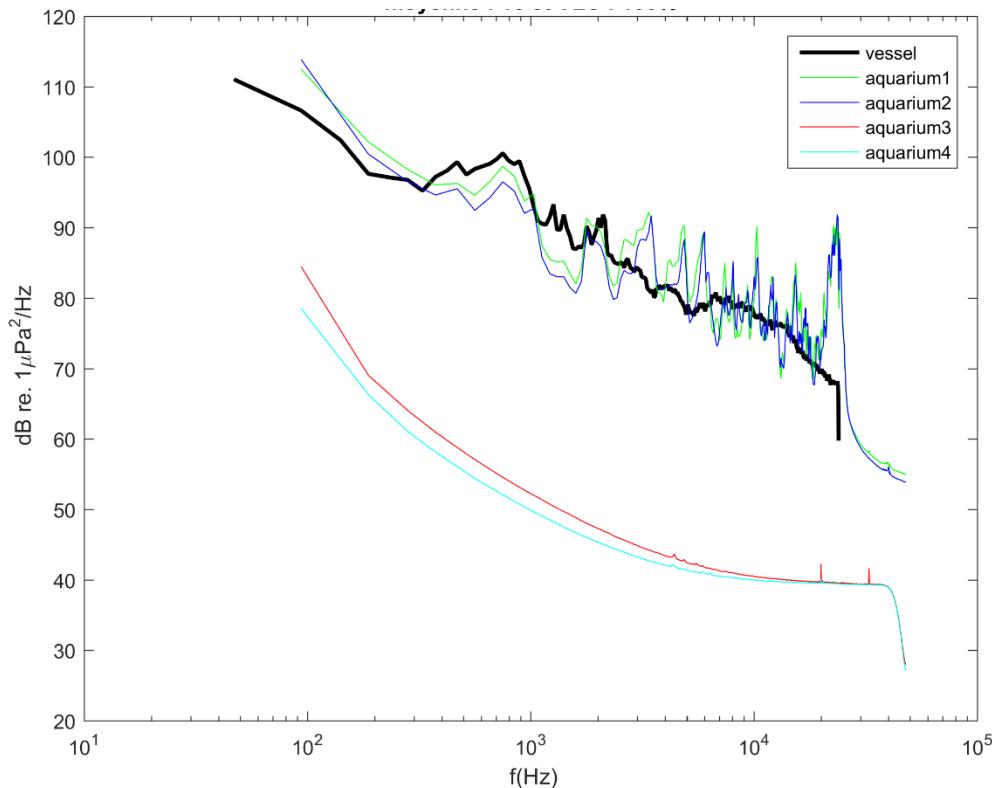


Figure 9. Mean sound spectra ($\text{dB re } 1 \mu\text{Pa } 2 \text{ Hz}^{-1}$) for the different experiments. Bold black line represents the vessel noise recorded *in situ* and the other lines the spectra of sounds recorded in the four aquaria used. Green and blue lines are from aquaria 1 and 2 for the sound treatment and red and light-blue lines are from aquaria 3 and 4 for the silent treatment.

Clearance rate (Table 2) of the mussel juveniles *M. edulis* showed no difference in presence or absence of vessel noise ($F_{1,6} = 0.0006$, $p = 0.98$) and no aquarium effect was detected ($df = 1$, $X^2 = 0.00$, $p = 1$). The two rearing batches of mussel juveniles showed similar clearance rates ($df = 1$, $X^2 = 1.86$, $p = 0.2$) and there was no impact of vessel noise in their respective feeding behaviour ($F_{1,22} = 3.80$, $p = 0.06$ and $F_{1,22} = 2.07$, $p = 0.16$).

1.5.2.2 Copepods

Vessel noise showed no impact on feeding behaviour of the copepod *E. herdmani* ($F_{2,6} = 0.119$, $p = 0.74$) and no aquarium effect was noted ($df = 1$, $X^2 = 2.84^{-14}$, $p = 1$). Each batch

of copepods (two replicates) showed different clearance rates ($df = 1$, $X^2 = 0.33$, $p < 0.001$), but each batch showed no impact of vessel noise on their respective feeding behaviour ($F_{1,22} = 1.15$, $p = 0.29$ and $F_{1,2} = 0.28$, $p = 0.65$).

Table 2. Mean clearance rate ($\text{ml day}^{-1} \text{ organism}^{-1}$) \pm standard deviation in feeding behaviour experiments. Different letters indicate a significant difference.

	Presence of sound		Absence of sound	
	Batch 1	Batch 2	Batch 1	Batch 2
Copepods	$1.53 \pm 0.46^{\text{a}}$	$0.58 \pm 0.28^{\text{b}}$	$1.67 \pm 0.32^{\text{a}}$	$0.73 \pm 0.37^{\text{b}}$
D-Larvae	$0.035 \pm 0.012^{\text{c}}$	$0.030 \pm 0.008^{\text{c}}$	$0.037 \pm 0.013^{\text{c}}$	$0.032 \pm 0.013^{\text{c}}$
Veligers	$0.038 \pm 0.013^{\text{d}}$	$0.044 \pm 0.015^{\text{d}}$	$0.031 \pm 0.009^{\text{d}}$	$0.042 \pm 0.016^{\text{d}}$
Juveniles	$2.87 \pm 1.23^{\text{e}}$	$4.32 \pm 0.83^{\text{e}}$	$3.62 \pm 1.00^{\text{e}}$	$3.42 \pm 0.73^{\text{e}}$

1.5.2.3 Algae

Algae concentration at the end of the control experiments (without organisms) was not modified by vessel noise ($F_{1,2} = 0.15$, $p = 0.74$) and there was no aquarium effect ($df = 1$, $X^2 = 2.67$, $p = 0.1$). However, we observed a difference in the initial concentration between experiments ($df = 1$, $X^2 = 80.64$, $p < 0.001$) related to the estimation of microalgae concentration at the beginning of each experiment. Copepods were fed initially with an average of $23\ 338 \pm 76 \text{ cell ml}^{-1}$, mussel D-larvae with $24\ 156 \pm 127 \text{ cell ml}^{-1}$, mussel veligers with $21\ 830 \pm 115 \text{ cell ml}^{-1}$ and mussel juveniles with $23\ 693 \pm 126 \text{ cell ml}^{-1}$.

1.5.3 Rotifers

1.5.3.1 Lipids analysis

Sum of total fatty acid concentrations (Table 3) of rotifers fed the SELCO formulation ($347 \pm 41 \mu\text{g} \cdot \text{mg}^{-1}$) was higher ($t = 10.883$, $p < 0.0001$) than those of rotifers fed the REED

microalgae concentrate ($76 \pm 6 \text{ } \mu\text{g} \cdot \text{mg}^{-1}$). Their fatty acids composition was also significantly different (pseudo- $F_{1,9} = 15.48$, $p = 0.007$). The SIMPER analysis showed that 16:0 and 18:0 saturated fatty explained over 43.8% of the differences in fatty acids composition of rotifers fed with REED and SELCO. Rotifers fed the REED microalgae concentrate showed higher levels of saturated fatty acids. Rotifers fed SELCO formulation accumulated 2 to 3 times more essential polyunsaturated fatty acids (20:5n3, 22:6n3 and 20:4n6) than those fed microalgae.

Table 3. Fatty acid composition and total fatty acid concentration of rotifers fed SELCO formulation or REED microalgae concentrate

	Rotifers Selco	Rotifers Reed
<i>Fatty acid</i>		
14:0	3.0 \pm 0.1	2.6 \pm 0.1
15:0	0.7 \pm 0.0	0.7 \pm 0.0
16:0	33.4 \pm 0.3	40.7 \pm 0.6
17:0	0.6 \pm 0.0	0.9 \pm 0.0
18:0	29.2 \pm 0.7	41.2 \pm 1.0
20:0	1.0 \pm 0.0	0.7 \pm 0.0
21:0	0.3 \pm 0.0	0.1 \pm 0.0
22:0	0.6 \pm 0.0	0.3 \pm 0.0
24:0	0.8 \pm 0.0	0.3 \pm 0.0
17:1w	0.8 \pm 0.1	0.6 \pm 0.1
18:1w9	5.4 \pm 0.1	4.3 \pm 1.0
20:1w9	2.3 \pm 0.4	0.5 \pm 0.0
22:1w9	1.6 \pm 0.1	0.6 \pm 0.1
24:1w9	0.7 \pm 0.0	0.2 \pm 0.0
18:2w6	1.5 \pm 0.1	0.7 \pm 0.1
18:3w6	0.4 \pm 0.0	0.1 \pm 0.0
18:3w3	0.7 \pm 0.0	0.3 \pm 0.0
18:4w3	0.8 \pm 0.0	0.3 \pm 0.0
20:3w6	0.5 \pm 0.0	0.2 \pm 0.0
20:4w6 (AA)	0.6 \pm 0.0	0.2 \pm 0.0
20:3w3	0.7 \pm 0.0	0.2 \pm 0.0
20:5w3 (EPA)	3.7 \pm 0.2	1.1 \pm 0.1
22:6w3 (DHA)	2.0 \pm 0.1	0.7 \pm 0.0
TFA $\mu\text{g mg}^{-1}$ dry mass	346.7 \pm 18.4	76.4 \pm 2.6

1.5.3.2 Growth

For experiments using rotifers fed with REED, no impact of vessel noise was observed on total length ($n = 718$, $t = 1.72$, $p = 0.09$) with a mean of $164.6 \pm 18.5 \mu\text{m}$ (presence and absence of vessel noise treatments together). Similarly, for rotifers fed SELCO, there was no effect of vessel sound ($n = 793$, $t = 1.654$, $p = 0.10$), however those fed SELCO were slightly longer (9%, but not significantly) than the REED fed rotifers ($n = 718$, $t = 0.27$, $p = 0.63$), resulting in a mean rotifer length of $179.2 \pm 15.5 \mu\text{m}$. Females with one egg occurred in experiments with the SELCO feeding regime but, females with 2 eggs were not observed in any of the experiments. Vessel noise had a significant effect on the egg production and the egg size of SELCO fed rotifers. In the control treatment (absence of vessel noise), 24% more eggs were produced ($U = 0.011$, $p = 0.029$) and eggs were larger ($t = 2.154$, $p = 0.034$) compared to the sound treatment, with a length of $104.2 \pm 10.7 \mu\text{m}$ and $98.8 \pm 11.2 \mu\text{m}$ respectively.

1.6 DISCUSSION

Our results do not support the hypothesis that vessel noise negatively impacts feeding behaviour and growth of different zooplankton invertebrates. However, vessel noise negatively impacted rotifers egg production in those fed with higher fatty acids content. Our study represents a rare example of a studies on the impact of anthropogenic noise on planktonic marine life (Chauvaud et al., 2018).

1.6.1 Feeding behaviour

Until now, it is not known how small invertebrates like mussel larvae and copepods detect marine sounds. Jolivet et al. (2016), showed a positive impact of vessel noise on the settlement of mussel larvae. Thus, *Mytilus edulis* larvae might be able to sense the water vibration generated by the vessel noise, similar to adults sensing substrate-borne vibration in the range of 5 Hz to 400 Hz (Roberts et al., 2015). As suggested by Jolivet et al. (2016), the natural habitat of the blue mussel is situated near shore and characterized by wave crashes

on rocks producing a large range of underwater sound, including the range of strength and frequency produced by the vessel noise used in our study. Thus, if we consider that vessel noise mimics natural noise present in the near shore, it was not surprising that mussels feeding behaviour was not affected by it. Thus, our results suggest that mussels exposed to vessel noise maintain their ability to gain the energy needed for their future settlement and metamorphosis. The absence of an impact of vessels noise on the clearance rates of mussels was observed on different ontogenetic stages from larvae to juveniles.

When we compare the veliger clearance rate with literature values for larvae of similar size (156 µm mussel larvae (Sprung, 1984)), our results show lower values despite similar food concentration and temperature conditions. Sprung (1984) used a food concentration of *Isochrysis galbana* of 20,000 cells/ml and obtained a clearance rate of 0.1056 ml day⁻¹ larva⁻¹ with a decrease to 0.0504 ml day⁻¹ larva⁻¹ when algal concentration was 40,000 cells/ml. The algae size of *Pavlova lutheri* (4–6µm), used here, was slightly larger than the size of *I. galbana* (4.5 µm) used in Sprung's (1984) experiment. Since retention efficiency of mussel larvae is maximal for phytoplankton of 3.5 µm in diameter, the size of *P. lutheri* could explain the lower clearance rate observed. Food availability can also affect the filtration rate of bivalves (Hawkins et al., 1998), but in our experimental conditions, food was not limiting at the level of 30,000 cells ml⁻¹.

A similar pattern was observed for *Eurytemora herdmani* with no impact of vessel noise on the clearance rate of the copepods. Other studies found that clearance rate of different species of copepods are dependant and can be adjust from algal concentration until the maximum is reached (Conover, 1956; Mullin, 1963; Frost, 1972). Tackx et al. (2003) obtained clearance rates of *E. affinis* ranging from 0.24 ml to 0.36 ml day⁻¹ copepod⁻¹, similar to clearance rates in our experiment. The review studies of Popper et Hawkins (2016) and Chauvaud et al. (2018) contain no information about vessel noise on copepods. Studies on noise impacts on copepods are so rare that we cannot know if they can actually perceive underwater sound. Absence of perception could explain the similar results obtained on the

feeding rate of copepods that were or not exposed to vessel noise. However, more experiments are needed to validate this hypothesis.

Our study used different invertebrate organisms that each feed with morphologically different apparatus. Mussel larvae feed with a velum, juveniles with gills and copepods with feeding appendages (Koehl et Strickier, 1981). In spite of those differences in the feeding appendages, we did not find an impact of vessels noise on any of these organisms.

1.6.2 Algae

Algae concentrations from the control cells (no organism) at the beginning and at the end of each experiment showed no differences in presence or absence of vessel noise. Thus, vessels noise did not stimulate microalgae culture growth nor cell death. In our experiments, the light level was too limiting to stimulate important culture growth. Thus, the concentrations were stable during the 24h experiment and the algae were still in suspension and available for zooplankton feeding.

1.6.3 Growth

The higher total fatty acid concentration and higher content in essential polyunsaturated fatty acids in the rotifers fed the SELCO formulation explains at least partially their better growth and egg production compared to those fed REED (Srivastava et al., 2006). The REED fed rotifers accumulated high levels of saturated fatty acids (Lubzens et al., 1985a). SELCO is a commercial formulation specifically designed for the production and rearing of rotifers. Rotifers fed with SELCO contained sufficient essential fatty acids (EPA: 20:5n-3, DHA: 22:6n-3 and AA: 20:4n6) to stimulate high levels of growth and reproduction (Fernandez-Reiriz et al., 1993; Dhert et al., 2001). For example, EPA is known to be a fatty acid that is essentially required to sustain growth and reproduction of different invertebrates (Ravet et al., 2003; Guo et al., 2016) such as *Daphnia* (Müller-Navarra et al., 2000; Gladyshev et al., 2008), or purple sea urchin (Sanna et al., 2017), insects (Stanley-Samuelson, 1994a), and other invertebrates (Stanley-Samuelson, 1994b). The rotifer *B. plicatilis* is one of the very

few organisms able to biosynthesis PUFA in conditions of food deficiency (Lubzens et al., 1985a; Bell et Tocher., 2009). However, the rate of this biosynthesis is low and food deficiency in essential fatty acids do not support high levels of growth and reproduction (Lubzens et al., 1985a). Thus, due to the use of REED and SELCO in different rotifer batches, it was possible to obtain rotifers with different physiological conditions. The poor condition of rotifers fed REED did not allow us to detect an impact of vessel noise. In absence of vessel noise, rotifers fed REED did not produced egg suggesting that their condition was not good enough to invest energy in their reproduction. An impact of vessel noise was nevertheless observed in rotifers fed SELCO. Since the rotifers in absence of sound and fed with SELCO produced eggs, their physiological condition was able to sustain energy investment in reproduction. When exposed to sound, rotifers were probably more stressed leading to a decreased in their energy investment in egg production which resulted in low numbers of smaller eggs.

1.7 CONCLUSION

No impact of vessels noise was observed on the feeding behaviour of the mussel (from larvae to juveniles) and the copepods. Our study only found an impact of vessel noise on the egg production of rotifers. This information is important for the understanding of the effect of anthropogenic noise on the marine life, as zooplanktonic species are at the basis of the marine food web. Thus, this study contributes to filling the gaps in knowledge on the impacts of anthropogenic noise on zooplankton species (Popper et Hawkins, 2016; Chauvaud et al., 2018). As discussed in Chauvaud (2018), different underwater anthropogenic noises are present. Vessel noise is one of them and due to different vessel types, different sounds at different intensities are produced and are present in the natural environment. Therefore, using different sound with different exposure time and method like continuous or sporadic sounds can lead to different results. Other anthropogenic noises such as pile driving might be more damaging to marine organisms. Pile driving has very high sound intensity, is sudden and unexpected for marine life (Chauvaud et al., 2018). Thus, studies on the impact of

anthropogenic noise on the invertebrates need to be continued to develop a better understanding of the perturbation on the marine life.

CONCLUSION GÉNÉRALE

L'objectif de la présente étude était de déterminer si les bruits de bateau ont un impact sur les comportements d'alimentation et la croissance d'espèces planctoniques. Une étude de Jolivet et al. (2016) a montré que les larves de moules ont répondu à la présence de sons de bateau en augmentant leur taux de fixation. Cette étude suggère donc que les larves de moules pourraient percevoir les sons de bateau. Les environnements naturels où sont retrouvés les moules, c'est-à-dire des zones côtières rocheuses où les vagues vont se briser, produisent des fréquences sonores similaires au bruit de bateau utilisé. Les larves de moules pourraient ainsi confondre les deux sources sonores. Notre étude a démontré que lorsqu'exposés durant 24h à un bruit de bateau, les comportements d'alimentation des véligères, pédivéligères et juvéniles de moules bleues *M. edulis* ainsi que des copépodes adultes *E. herdmani* ne sont pas impactés. Leurs taux de filtration sont les mêmes que lorsqu'ils ne sont pas exposés aux bruits de bateau. Notre étude et celle de Jolivet et al. (2016) montrent ainsi que les larves de moule bleue ont une réponse différente selon l'aspect étudié. La perception du son de bateau par les cils et appendices buccaux pour les différentes espèces étudiées ne semble pas être significative ou du moins pas suffisamment perceptible pour modifier le comportement alimentaire des larves de bivalves et des copépodes.

La croissance des rotifères *B. plicatilis* et de différentes cultures de microalgues (*Pavlova lutheri*, *Tetraselmis suecica*) n'est également pas influencée par la présence ou l'absence de son de bateau. Les concentrations de microalgues après 24h sont donc restées les mêmes entre les aquariums avec présence de son de bateau et les aquariums sans son de bateau. La faible luminosité n'a pas favorisé la croissance des cultures de microalgues dans les deux traitements, mais le bruit de bateau n'a pas induit de mortalités. La production d'œufs chez les rotifères a toutefois été influencée négativement par la présence de son de bateau. Ceux exposés durant 24h aux sons de bateau ont produit moins d'œufs et ceux-ci étaient de taille plus petite. Les rotifères ont donc également la capacité de percevoir les sons de bateau. Ces sons influençant négativement leur production d'œufs, il pourrait être

intéressant de s'intéresser aux niveaux sonores présents dans leur bassin d'élevage afin de voir s'il est possible d'optimiser leur production.

Les expériences menées lors de la présente étude étaient de courte durée (24h). Une exposition plus longue, sur quelques jours par exemple, permettrait peut-être une meilleure observation d'un impact des sons de bateau sur la croissance des rotifères. Il est possible qu'en 24h, les populations de rotifères n'aient pas le temps de croître suffisamment pour qu'une différence entre les expériences soit notable. Il pourrait également être intéressant d'observer la croissance larvaire complète des moules bleues en présence ou absence de son de bateau. Il est possible que les sons viennent les perturber et modifier leur croissance larvaire. Ceci aurait un fort impact sur leur vie adulte jusqu'à leur taille commerciale. À l'inverse, il est possible que les larves, pédivéligères et juvéniles de moules bleues ainsi que les copépodes se soient acclimatés au bruit de bateau présent dans l'aquarium. De plus courtes expériences pourraient permettre de voir s'ils sont impactés dans les premières minutes ou par des sons intermittents, simulant un nouveau passage de bateau. Pour observer l'impact sur de plus courtes périodes, il faudrait toutefois changer la méthode d'expérimentation en utilisant, par exemple, la valvométrie - méthode utilisant des senseurs posés sur les valves des moules afin de détecter les mouvements d'ouverture et de fermeture de leur coquille - pour les moules bleues de plus grande taille.

D'autres sons pourraient également produire différents impacts chez les bivalves. Un passage unique et des sons sporadiques pourrait affecter différemment les invertébrés. De plus, le battage de pieux qui consiste à enfoncez un pieu dans le sol à l'aide d'une masse très lourde venant heurter rapidement le pieu – à la manière d'un marteau et d'un clou - est un exemple de bruit sous-marin anthropique ayant possiblement des impacts beaucoup plus importants pour la faune marine. Les impacts arrivent subitement et produisent des sons de très forte intensité. Ces bruits peuvent atteindre l'ordre des 270 dB et peuvent être entendus à plus de 100 km alors que le bruit de bateau utilisé dans cette étude était dans l'ordre des 130 dB et pouvait être entendu à environ 1 km (Chauvaud et al., 2018). Des rideaux de bulles peuvent être utilisés pour tenter d'atténuer la propagation des bruits de battage de pieux, mais

il n'en reste pas moins qu'il s'agit de bruits forts et surprenants pour les organismes qui se trouvent dans les environs. Certaines études récentes se penchent sur la question de l'impact de ces bruits pour la faune marine comme, par exemple, une étude de Bolle et al. (2016) qui porte sur l'effet des sons du battage de pieux sur la survie de larves de poissons. Le livre *The Effects of Noise on Aquatic Life II* de Popper et Hawkins (2016) regroupe 162 articles scientifiques sur le sujet, dont 11 sur le battage de pieux. Il pourrait ainsi être intéressant de voir si les comportements d'alimentation des larves, pédivéligères et juvéniles de moules bleues ainsi que des copépodes sont impactés par ces bruits de battage de pieux beaucoup plus puissants que celui testé dans cette étude. Un impact sur ceux-ci pourrait avoir de grandes répercussions sur le reste des réseaux trophiques.

RÉFÉRENCES BIBLIOGRAPHIQUES

- Barlow, J., & Gisiner, R. (2006). Mitigating, monitoring and assessing the effects of anthropogenic sound on beaked whales. *Journal of Cetacean Research and Management*, 7(3), 239-249.
- Bayne, B. (1965). Growth and the delay of metamorphosis of the larvae of *Mytilus edulis* (L.). *Ophelia*, 2(1), 1-47.
- Bayne, B. (1976). The biology of mussel larvae. *Marine mussels: their ecology and physiology*, in: Bayne, B.L. (Ed.), *Marine mussels: their ecology and physiology*. Cambridge University press, Cambridge, pp. 81-120.
- Bell, M. V., & Tocher, D. R. (2009). Biosynthesis of polyunsaturated fatty acids in aquatic ecosystems: general pathways and new directions. *Lipids in aquatic ecosystems* in : Arts et al. (eds), Springer, pp. 211-236.
- Birky Jr, C. W., & Gilbert, J. J. (1971). Parthenogenesis in rotifers: the control of sexual and asexual reproduction. *American Zoologist*, 11(2), 245-266.
- Bolle, L. J., de Jong, C. A., Bierman, S. M., van Beek, P. J., Wessels, P. W., Blom, E., van Damme, C.J., Winter, H.V., Dekeling, R. P. (2016). Effect of pile-driving sounds on the survival of larval fish. *The Effects of Noise on Aquatic Life II* (pp. 91-100): Springer.
- Brunel, P., Bossé, L., & Lamarche, G. (1998). Catalogue of the marine invertebrates of the estuary and Gulf of Saint Lawrence: NRC Research Press. Publication spéciale canadienne des sciences halieutiques et aquatiques 126. 417p
- Cabrol, J., G. Winkler, and R. Tremblay. (2015). Physiological condition and differential feeding behaviour in the cryptic species complex *Eurytemora affinis* in the St Lawrence estuary. *Journal of Plankton Research* 37:372–387.
- Camacho, A. P., Gonzalez, R., & Fuentes, J. (1991). Mussel culture in Galicia (NW Spain). *Aquaculture*, 94(2-3), 263-278.
- Charifi, M., Sow, M., Ciret, P., Benomar, S., & Massabuau, J.-C. (2017). The sense of hearing in the Pacific oyster, *Magallana gigas*. *Plos One*, 12(10), e0185353.

- Chauvaud, S., Chauvaud, L., & Jolivet, A. (2018). Impacts des sons anthropiques sur la faune marine: Quae. Paris. 113p.
- Comeau, L. A., Pernet, F., Tremblay, R., Bates, S. S., & LeBlanc, A. (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, 1-17.
- Conover, R. J. (1956). Biology of *Acartia clausi* and *A. tonsa*. Bull. Bingham oceanogr. Coll., 15 (Oceanography of Long Island, 1952-1954. VI.), 156-233.
- De Soto, N. A., Delorme, N., Atkins, J., Howard, S., Williams, J., & Johnson, M. (2013). Anthropogenic noise causes body malformations and delays development in marine larvae. Scientific Reports, 3, 2831.
- Dhert, P., Rombaut, G., Suantika, G., & Sorgeloos, P. (2001). Advancement of rotifer culture and manipulation techniques in Europe. Aquaculture, 200(1-2), 129-146.
- Drapeau, A., Comeau, L., Landry, T., Stryhn, H., & Davidson, J. (2006). Association between longline design and mussel productivity in Prince Edward Island, Canada. Aquaculture, 261(3), 879-889.
- Edmondson, W. (1965). Reproductive rate of planktonic rotifers as related to food and temperature in nature. Ecological Monographs, 35(1), 61-111.
- Escribano, R., & McLaren, I. A. (1992). Influence of food and temperature on lengths and weights of 2 marine copepods. Journal of Experimental Marine Biology and Ecology, 159(1), 77-88.
- Fernandez-Reiriz, M. J., Labarta, U., & Ferreiro, M. J. (1993). Effects of commercial enrichment diets on the nutritional-value of the rotifer (*Brachionus plicatilis*). Aquaculture, 112(2-3), 195-206.
- Finlay, K., & Roff, J. C. (2006). Ontogenetic growth rate responses of temperate marine copepods to chlorophyll concentration and light. Marine Ecology Progress Series, 313(1), 145-156.
- Folch, J., Lees, M., & Sloane Stanley, G. (1957). A simple method for the isolation and purification of total lipids from animal tissues. Journal Biological Chemistry, 226(1), 497-509.
- Frost, B. (1972). Effects of size and concentration of food particles on the feeding behaviour of the marine planktonic copepod *Calanus pacificus*. Limnology and Oceanography, 17(6), 805-815.

- Gannon, D. P. (2008). Passive acoustic techniques in fisheries science: a review and prospectus. *Transactions of the American Fisheries Society*, 137(2), 638-656.
- Gilbert, J. (1977). Mictic-female production in monogonont rotifers. *Archiv für Hydrobiologie–Beiheft Ergebnisse der Limnologie*, 8, 142-155.
- Gilbert, J. J., & Schroder, T. (2004). Rotifers from diapausing, fertilized eggs: Unique features and emergence. *Limnology and Oceanography*, 49(4), 1341-1354.
- Gladyshev, M. I., Sushchik, N. N., Dubovskaya, O. P., Makhutova, O. N., & Kalachova, G. S. (2008). Growth rate of Daphnia feeding on seston in a Siberian reservoir: the role of essential fatty acid. *Aquatic Ecology*, 42(4), 617-627.
- Guo, F., Kainz, M. J., Sheldon, F., & Bunn, S. E. (2016). The importance of high-quality algal food sources in stream food webs - current status and future perspectives. *Freshwater Biology*, 61(6), 815-831.
- Hawkins, A., Bayne, B., Bougrier, S., Héral, M., Iglesias, J., Navarro, E., . . . Urrutia, M. (1998). Some general relationships in comparing the feeding physiology of suspension-feeding bivalve molluscs. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, 219(1-2), 87-103.
- Hirayama, K., & Kusano, T. (1972). Fundamental studies on physiology of the rotifer for its mass culture. II. Influence of water temperature on population growth of rotifer. *Bulletin of the Japanese Society of Scientific Fisheries*, 38, 1357-1363.
- Jolivet, A., Tremblay, R., Olivier, F., Gervaise, C., Sonier, R., Genard, B., & Chauvaud, L. (2016). Validation of trophic and anthropic underwater noise as settlement trigger in blue mussels. *Scientific Reports*, 6, 33829, 8p.
- King, C. E. (1967). Food, age, and the dynamics of a laboratory population of rotifers. *Ecology*, 48(1), 111-128.
- King, C. E. (1969). Experimental studies on ageing in rotifers. *Experimental Gerontology*, 4(2), 63-79.
- Koehl, M., & Strickler, J. R. (1981). Copepod feeding currents: Food capture at low Reynolds number 1. *Limnology and Oceanography*, 26(6), 1062-1073.
- Lepage, G., & Roy, C. C. (1984). Improved recovery of fatty acid through direct transesterification without prior extraction or purification. *Journal of Lipid Research*, 25(12), 1391-1396.

- Lubzens, E., Fishler, R., & Berdugo-White, V. (1980). Induction of sexual reproduction and resting egg production in *Brachionus plicatilis* reared in sea water. *Hydrobiologia*, 73(1), 55-58.
- Lubzens, E., Marko, A., & Tietz, A. (1985a). De novo synthesis of fatty acids in the rotifer, *Brachionus plicatilis*. *Aquaculture*, 47(1), 27-37.
- Lubzens, E., Minkoff, G., & Marom, S. (1985b). Salinity dependence of sexual and asexual reproduction in the rotifer *Brachionus plicatilis*. *Marine Biology*, 85(2), 123-126.
- Mallet, A., & Myrand, B. (1995). The culture of the blue mussel in Atlantic Canada. *Cold-Water Aquaculture in Atlantic Canada*, 2nd edn. Moncton, Canada, Canadian Institute for Research on Regional Development, 255-296.
- Martinez-Silva, M. A., Audet, C., Winkler, G., & Tremblay, R. (2018). Prey quality impact on the feeding behaviour and lipid composition of winter flounder (*Pseudopleuronectes americanus*) larvae. *Aquaculture and Fisheries*, 3(4), 145-155.
- McDonald, J. I., Wilkens, S. L., Stanley, J. A., & Jeffs, A. G. (2014). Vessel generator noise as a settlement cue for marine biofouling species. *Biofouling*, 30(6), 741-749.
- McDonald, M. A., Hildebrand, J. A., & Wiggins, S. M. (2006). Increases in deep ocean ambient noise in the Northeast Pacific west of San Nicolas Island, California. *The Journal of the Acoustical Society of America*, 120(2), 711-718.
- McDonald, M. A., Hildebrand, J. A., Wiggins, S. M., & Ross, D. (2008). A 50 year 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), 1985-1992.
- Morley, E. L., Jones, G., & Radford, A. N. (2014). The importance of invertebrates when considering the impacts of anthropogenic noise. *Proceedings of the Royal Society. B: Biological Sciences*, 281(1776), 20132683.
- Müller-Navarra, D. C., Brett, M. T., Liston, A. M., & Goldman, C. R. (2000). A highly unsaturated fatty acid predicts carbon transfer between primary producers and consumers. *Nature*, 403(6765), 74.
- Mullin, M. M. (1963). Some factors affecting the feeding of marine copepods of the genus *Calanus*. *Limnology and Oceanography*, 8(2), 239-250.
- Parrish, C. C. (1987). Separation of aquatic lipid classes by chromatrod thin-layer chromatography with measurement by latroscan flame ionization detection. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*, 44(4), 722-731.

- Popper, A. N. (2003). Effects of anthropogenic sounds on fishes. *Fisheries*, 28(10), 24-31.
- Popper, A. N., & Hawkins, A. (2016). The effects of noise on aquatic life II (Vol. 875): Springer.
- Pourriot, R., & Barnabé, G. (1989a). Chapitre 5 - Les rotifères, biologie. *Aquaculture*, 1, 204-223.
- Pourriot, R., & Barnabé, G. (1989b). Chapitre 6 - Les rotifères, morphologie et anatomie. *Aquaculture*, 1, 219-244.
- Pourriot, R., & Deluzarches, M. (1971). Recherches sur la biologie des rotifères. II-Influence de la température sur la durée du développement embryonnaire et post-embryonnaire. *Annales de Limnologie-International Journal of Limnology*, 7(1), 25-52.
- Ravet, J. L., Brett, M. T., & Müller-Navarra, D. C. (2003). A test of the role of polyunsaturated fatty acids in phytoplankton food quality for *Daphnia* using liposome supplementation. *Limnology and Oceanography*, 48(5), 1938-1947.
- Rayssac, N., Pernet, F., Lacasse, O., & Tremblay, R. (2010). Temperature effect on survival, growth, and triacylglycerol content during the early ontogeny of *Mytilus edulis* and *M. trossulus*. *Marine Ecology Progress Series*, 417, 183-191.
- Razouls, C., de Bovée, F., Kouwenberg, J., & Desreumaux, N. (2005-2019). Diversité et répartition géographique chez les copépodes planctoniques marins. Sorbonne University, CNRS. Available at <http://copepodes.obs-banyuls.fr/en>. Retrieved 03-04-2019
- Roberts, L., Cheesman, S., Breithaupt, T., & Elliott, M. (2015). Sensitivity of the mussel *Mytilus edulis* to substrate-borne vibration in relation to anthropogenically generated noise. *Marine Ecology Progress Series*, 538, 185-195.
- Rountree, R. A., Gilmore, R. G., Goudey, C. A., Hawkins, A. D., Luczkovich, J. J., & Mann, D. A. (2006). Listening to fish: applications of passive acoustics to fisheries science. *Fisheries*, 31(9), 433-446.
- Runge, J. (1988). Should we expect a relationship between primary production and fisheries? The role of copepod dynamics as a filter of trophic variability. *Hydrobiologia* 167, 61-71.
- Runge, J., & Simard, Y. (1990). Zooplankton of the St. Lawrence Estuary: the imprint of physical processes on its composition and distribution. In M. I. El-Sabh, N. Silverberg, *Oceanography of a Large-Scale Estuarine System* (pp. 296-320): Springer.

- Sameoto D.D., J. Neilson, and D. Waldron. (1994). Zooplankton prey selection by juvenile fish in Nova Scotian shelf basins. *Journal of Plankton Research*, 16:1003-1019.
- Sanna, R., Siliani, S., Melis, R., Loi, B., Baroli, M., Roggio, T., Uzzau, S., Anedda, R. (2017). The role of fatty acids and triglycerides in the gonads of *Paracentrotus lividus* from Sardinia: Growth, reproduction and cold acclimatization. *Marine Environmental Research*, 130, 113-121.
- Simard, Y., Roy, N., Gervaise, C., & Giard, S. (2016). A seaway acoustic observatory in action: The St. Lawrence Seaway. The effects of noise on aquatic life II, Springer, 1031-1040.
- Simpson, S., Jeffs, A., Montgomery, J., McCauley, R., & Meekan, M. (2008a). Nocturnal relocation of adult and juvenile coral reef fishes in response to reef noise. *Coral Reefs*, 27(1), 97-104.
- Simpson, S. D., Meekan, M., Jeffs, A., Montgomery, J., & McCauley, R. (2008b). Settlement-stage coral reef fish prefer the higher-frequency invertebrate-generated audible component of reef noise. *Animal Behaviour*, 75(6), 1861-1868.
- Simpson, S. D., Radford, A. N., Tickle, E. J., Meekan, M. G., & Jeffs, A. G. (2011). Adaptive avoidance of reef noise. *Plos One*, 6(2), e16625.
- Slabbekoorn, H., Bouton, N., van Opzeeland, I., Coers, A., ten Cate, C., & Popper, A. N. (2010). A noisy spring: the impact of globally rising underwater sound levels on fish. *Trends in Ecology & Evolution*, 25(7), 419-427.
- Smaal, A. C., Ferreira, J. G., Grant, J., Petersen, J. K., & Strand, Ø. (2018). Goods and services of marine bivalves: Springer.
- Snell, T. (1986). Effect of temperature, salinity and food level on sexual and asexual reproduction in *Brachionus plicatilis* (Rotifera). *Marine Biology*, 92(2), 157-162.
- Sole, M., Lenoir, M., Durfort, M., López-Bejar, M., Lombarte, A., Van der Schaar, M., & Andre, M. (2013). Does exposure to noise from human activities compromise sensory information from cephalopod statocysts? Deep Sea Research Part II: Topical Studies in Oceanography, 95, 160-181.
- Sprung, M. (1984). Physiological energetics of mussel larvae (*Mytilus edulis*). II. Food uptake. *Marine Ecology Progress Series*, Vol(No.17), 295-305.
- Srivastava, A., Hamre, K., Stoss, J., Chakrabarti, R., & Tonheim, S. K. (2006). Protein content and amino acid composition of the live feed rotifer (*Brachionus plicatilis*): With emphasis on the water soluble fraction. *Aquaculture*, 254(1-4), 534-543.

- Stanley-Samuelson, D. W. (1994a). Assessing the significance of prostaglandins and other eicosanoids in insect physiology. *Journal of Insect Physiology*, 40(1), 3-11.
- Stanley-Samuelson, D. W. (1994b). The biological significance of prostaglandins and related eicosanoids in invertebrates. *American Zoologist*, 34(6), 589-598.
- Stanley, J. A., Radford, C. A., & Jeffs, A. G. (2011). Behavioural response thresholds in New Zealand crab megalopae to ambient underwater sound. *Plos One*, 6(12), e28572.
- Stanley, J. A., Radford, C. A., & Jeffs, A. G. (2012). Location, location, location: finding a suitable home among the noise. *Proceedings of the Royal Society of London B: Biological Sciences*, 279(1742), 3622-3631.
- Stanley, J. A., Wilkens, S. L., & Jeffs, A. G. (2014). Fouling in your own nest: vessel noise increases biofouling. *Biofouling*, 30(7), 837-844.
- Strathmann, R. R., Jahn, T. L., & Fonseca, J. R. (1972). Suspension feeding by marine invertebrate larvae: clearance of particles by ciliated bands of a rotifer, pluteus, and trochophore. *The Biological Bulletin*, 142(3), 505-519.
- Tackx, M., Herman, P., Gasparini, S., Irigoien, X., Billiones, R., & Daro, M. (2003). Selective feeding of *Eurytemora affinis* (Copepoda, Calanoida) in temperate estuaries: model and field observations. *Estuarine, Coastal and Shelf Science*, 56(2), 305-311.
- Toupoint, N. (2012). *Le succès de recrutement de la moule bleue: influence de la qualité de la ressource trophique*. Université du Québec à Rimouski. Thèse. Rimouski, Québec, Université du Québec à Rimouski, Institut des sciences de la mer de Rimouski, 245 p
- Tremblay, R., Landry, T., Leblanc, N., Pernet, F., Barkhouse, C., & Sévigny, J.-M. (2011). Physiological and biochemical indicators of mussel seed quality in relation to temperatures. *Aquatic Living Resources*, 24(3), 273-282.
- Vermeij, M. J., Marhaver, K. L., Huijbers, C. M., Nagelkerken, I., & Simpson, S. D. (2010). Coral larvae move toward reef sounds. *Plos One*, 5(5), e10660.
- Wale, M. A., Simpson, S. D., & Radford, A. N. (2013). Size-dependent physiological responses of shore crabs to single and repeated playback of ship noise. *Biology Letters*, 9(2), 20121194.
- Wallace, R. L. (2002). Rotifers: exquisite metazoans. *Integrative and Comparative Biology*, 42(3), 660-667.

- Wenz, G. M. (1962). Acoustic ambient noise in the ocean: Spectra and sources. *The Journal of the Acoustical Society of America*, 34(12), 1936-1956.
- Wilkens, S., Stanley, J., & Jeffs, A. (2012). Induction of settlement in mussel (*Perna canaliculus*) larvae by vessel noise. *Biofouling*, 28(1), 65-72.
- With, C. (1915). Copepoda. 1. Calanoida Amphascandria. *The Danish Ingolf-Expedition*, 3(4), 1-260.