

UNIVERSITÉ DU QUÉBEC

MÉMOIRE PRÉSENTÉ À  
L'UNIVERSITÉ DU QUÉBEC À TROIS-RIVIÈRES

COMME EXIGENCE PARTIELLE  
DE LA MAÎTRISE EN SCIENCES DE L'ENVIRONNEMENT

PAR  
BENJAMIN GOSSELIN

EFFET DE L'ENVIRONNEMENT SONORE ET DE LA LUMIÈRE SUR  
LE COMPORTEMENT ALIMENTAIRE DE LA PERCHAUDE  
(*PERCA FLAVESCENS*) SOUS UN COUVERT DE GLACE

OCTOBRE 2018

Université du Québec à Trois-Rivières

Service de la bibliothèque

Avertissement

L'auteur de ce mémoire ou de cette thèse a autorisé l'Université du Québec à Trois-Rivières à diffuser, à des fins non lucratives, une copie de son mémoire ou de sa thèse.

Cette diffusion n'entraîne pas une renonciation de la part de l'auteur à ses droits de propriété intellectuelle, incluant le droit d'auteur, sur ce mémoire ou cette thèse. Notamment, la reproduction ou la publication de la totalité ou d'une partie importante de ce mémoire ou de cette thèse requiert son autorisation.

*La musique d'ameublement crée de la vibration, elle n'a pas d'autre but ; elle remplit le même rôle que la lumière, la chaleur, le confort sous toutes ses formes.*  
-Érik Satie

## Remerciements

Je tiens d'abord à remercier mon superviseur de maîtrise, Pierre Magnan PhD ainsi que mon co-superviseur, Raphaël Proulx PhD pour avoir accepté de m'accompagner dans cette aventure risquée. Ils ont su m'offrir non seulement un support professionnel, mais aussi moral, distribuant judicieux conseils et mots de motivation. En second lieu, merci à Caroline Beaulieu, Sabrina Gignac Brassard, Olivier Chouinard, Lucas Deschamps, Louis Desrochers, Alexandre East, Antoine Filion, Isabelle Lussier, Annie Picard, Vincent Rainville, Guillaume Rheault, Irene T. Roca et Angela Paquet-Walsh pour l'énorme coup de main lors des travaux terrains. Merci à mes collègues de la Chaire de recherche du Canada en écologie des eaux douces, Alexandre East, Antoine Fillion, Matteo Giacomazzo, Marc Pépino et Vincent Rainville pour toutes nos conversations ainsi que vos commentaires plus que pertinents. Merci aussi à mes collègues de la Chaire de recherche du Canada en intégrité écologique.

J'aimerais apporter une attention particulière à trois personnes ; Annie Picard pour son support moral tout au long de ma maîtrise. Lucas Deschamps pour toutes nos conversations ainsi que son aide inestimable en statistiques informatiques. Irene T. Roca pour avoir conçu le projet duquel est issus mes travaux ainsi que son aide précieuse pour relever les défis techniques du domaine de l'acoustique. Finalement, merci à la fondation UQTR pour leur soutien financier. Merci au programme FONCER-CRSNG ÉcoLac pour leur soutien financier et ainsi que les multiples opportunités d'apprentissage qu'ils m'ont fourni.

## Avant-propos

Ce mémoire a été réalisé dans le cadre du programme de maîtrise en sciences de l'environnement de l'Université du Québec à Trois-Rivières (UQTR) sous la supervision du professeur Pierre Magnan (UQTR) et la co-supervision du professeur Raphael Proulx (UQTR). Il contient une synthèse des travaux menés dans le cadre de ma maîtrise débutée en septembre 2015. Le principal objectif de mon projet était d'étudier l'effet du bruit ambiant sur le comportement alimentaire des poissons en milieu naturel sans contrainte de déplacement. Pour ce faire nous avons utilisé une approche expérimentale où nous avons augmenté artificiellement le bruit ambiant à l'aide de haut-parleurs submersibles tout en évaluant le comportement alimentaire à l'aide d'indicateurs d'intensité et d'efficacité d'alimentation. Ce mémoire comporte trois chapitres. Le premier chapitre est un résumé de la revue de littérature effectuée dans le cadre de mon Séminaire I, le deuxième consiste en l'article découlant des travaux de recherches, rédigé en anglais, qui s'intitule : « Artificially increased underwater noise changes yellow perch feeding activity in winter conditions », dont je suis le principal auteur. Le troisième chapitre présente les principaux résultats du projet ainsi que des conclusions n'ayant pas été apportées dans le Chapitre II.

## Résumé

Les écosystèmes aquatiques sont exposés à des niveaux grandissants de bruits anthropiques pouvant affecter le comportement alimentaire des poissons i) par l'évitement du bruit provoquant un changement d'utilisation de l'habitat ou ii) en modifiant leur efficacité à capturer leurs proies. Néanmoins, la majorité des travaux publiés étudient l'influence du bruit subaquatique sur le comportement d'alimentation des poissons à l'aide d'expériences en laboratoire. L'interprétation des résultats obtenus en laboratoire est cependant limitée étant donné que les poissons sont confinés dans la zone expérimentale. L'objectif de ce projet était de tester si l'activité alimentaire de la perchaude sera modifiée par une augmentation du niveau de bruit ambiant en milieu naturel. Nous avons comparé les captures par unité d'effort (intensité d'alimentation) ainsi que la probabilité qu'une attaque se solde par une capture (efficacité d'alimentation) entre des sites sous des niveaux de bruit naturels et artificiellement augmentés. Pour ce faire, nous avons utilisé des brimbales appâtées avec des cyprins vivant pour estimer l'intensité et l'efficacité d'alimentation. Nos résultats suggèrent que l'augmentation du bruit ambiant ne cause pas de changement dans l'intensité d'alimentation et ne provoque pas de réaction d'évitement. Cependant, les perchaudes étaient plus efficaces dans les sites au niveau de bruit augmenté. L'augmentation du bruit ambiant pourrait donc augmenter la vigilance d'un prédateur par des processus cognitifs le rendant plus efficace.

Mots-clés : Bruits anthropiques, psychoacoustique, pollution sonore, comportement alimentaire, évitement sonore, perchaude, glace.

Table des matières	
Remerciements .....	i
Avant-propos .....	ii
Résumé .....	iii
Table des figures.....	v
Définitions .....	vi
Chapitre I.....	1
Introduction.....	1
1.1.1. Acoustique .....	2
1.1.2. Bruit ambiant .....	3
1.1.3. Détection du bruit chez les poissons.....	4
1.1.4. Capacité auditive .....	6
1.1.5. Masque acoustique.....	7
1.1.6. Effet du bruit sur le comportement des poissons.....	8
1.2. Problématique.....	12
1.3. Objectifs et prédictions.....	13
Chapitre II .....	15
Chapitre III.....	37
Conclusion générale .....	37
3.1. Contextualisation .....	37
3.2. Principaux résultats.....	37
3.3. Conclusion .....	38
Références bibliographiques.....	41

## Table des figures

Figure 1. Seuil d'audition de la perche européenne obtenu par potentiel auditif évoqué avec une correction de -10 dB prenant en compte la différence observée avec les audiogrammes comportementaux (Ladich and Fay, 2013).....	7
Figure 2. Schéma illustrant l'hypothèse du masque acoustique pour l'évitement de la prédation. Pour un même bruit d'alimentation, tout dépendamment du son ambiant (ou de la distance du prédateur), une perchaude évitera la prédation (masquée) et une autre y sera exposée (non masquée).....	8
Figure 3. Le modèle d'adaptabilité maximale du stress et de la performance (tiré de Szalma et Hancock, 2011).....	11

## Définitions

Décibel	Unité de mesure du niveau sonore (pression acoustique), indique implicitement le rapport des puissances entre l'intensité mesurée et la valeur de référence qui correspond à un son trop faible pour être entendue.
Fréquence	Nombre de fois qu'un phénomène périodique se reproduit par unité de mesure du temps.
Hertz	Un hertz est la mesure de la fréquence de répétition d'un événement qui se répète une fois par seconde. Utilisé comme unité de la fréquence d'un signal sonore.
Spectre de puissance	En acoustique, le spectre de puissance décrit un signal sonore sous forme de mesure d'intensité pour chaque fréquence (fréquences axe des X et intensité axe des Y).
Seuil d'audition	Le niveau minimal de pression acoustique qu'il faut imposer à un signal sinusoïdal pour qu'il soit perçu par un individu. Celui-ci diffère selon les fréquences.
Psychoacoustique	La psychoacoustique est la branche de la psychophysique qui étudie les rapports entre les perceptions auditives et les sons qui parviennent à ses oreilles.

# Chapitre I

## Introduction

Aujourd'hui, nous savons que sous l'eau résonne une multitude de bruits d'origine biotique et abiotique. L'assemblage de ces bruits produit ce qu'on appelle l'environnement sonore ou le bruit ambiant (Amoser et Ladich 2005). Étant donné que les poissons évoluent dans un environnement sonore, ceux-ci ont développé des adaptations comportementales en réponse à l'information sonore disponible dans le milieu aquatique (Slabbekoorn et al. 2010). Le bruit produit par les activités humaines sur et sous l'eau augmente l'intensité du bruit ambiant et pourrait influencer les comportements, la physiologie, le développement et la sélection d'habitats des poissons (Slabbekoorn et al. 2010; Kunc et al. 2016). Le bruit subaquatique peut influencer le comportement des poissons par la modulation de leur capacité de détection de signaux sonores (masque acoustique) ainsi que leur distribution spatiale ou encore par l'entremise de processus cognitifs impliquant de la distraction ou des interférences sensorielles (Rosa et Koper 2018). Plus spécifiquement, le bruit peut influencer le comportement alimentaire des poissons par évitement des sources sonores menant à un changement dans l'utilisation de l'habitat ou par la modification de la probabilité de capturer des proies (Chan et al. 2010 ; Simpson et al. 2016 ; Roca et al. 2018). Parce que le bruit anthropique devient rapidement omniprésent dans l'environnement aquatique, il existe un besoin pressant d'acquérir de plus amples connaissances sur ce sujet (Kunc et al. 2016).

À l'hiver 2014, Roca et al. (2018) ont évalué la variabilité spatio-temporelle du bruit ambiant en relation avec l'activité alimentaire des poissons (estimé par le taux de captures) au lac Saint-Pierre, un lac fluvial du Saint-Laurent (Québec, Canada), pendant

la saison hivernale. De tous les paramètres environnementaux mesurés, la variabilité du taux de capture des perchaudes semblait majoritairement reliée à l'intensité du bruit ambiant (Roca et al. 2018). Ces résultats représentent la première indication d'une relation reliant le bruit ambiant au comportement alimentaire de la perchaude dans un lac en l'hiver. L'hypothèse découlant de ces observations est que l'activité alimentaire d'un poisson dans une position trophique intermédiaire est conditionnelle à la probabilité d'être détecté acoustiquement par un prédateur (masque acoustique) ou de rencontrer une proie en détresse acoustique (distribution spatiale). Étant donné qu'il est impossible d'isoler l'effet du bruit ambiant de ses sources (e.i. activités de pêche blanche), il est nécessaire d'effectuer une expérience contrôlée dans le même système.

### 1.1.1. Acoustique

Certaines caractéristiques sont uniques à l'acoustique subaquatique. L'eau est un médium qui par sa haute densité permet au son de se déplacer cinq fois plus rapidement que dans l'air. L'atténuation du son est aussi plus faible sous l'eau (Hawking and Myberg 1983). Étant donné la forte densité de l'eau, le mouvement des particules est aussi une composante importante du champ sonore (Amoser. et Ladich. 2005; Slabbekoorn et al. 2010). Le son sous l'eau est atténué par différents facteurs d'interférences, dont l'absorption par le substrat, la réfraction par le changement de densité de la matière où il se propage et les structures sous-marines. Les ondes sonores perdent aussi de la puissance (énergie) en s'éloignant de leur source (Ainslie et al. 2014). La composante du son qu'est le mouvement des particules s'atténue plus rapidement que la pression acoustique (Slabbekoorn et al. 2010). L'unité utilisée comme mesure de l'intensité sonore est le décibel (dB), qui est une mesure relative de la pression acoustique avec une limite inférieure correspondant à la limite d'audition humaine (0dB

dans l'air). La pression acoustique est la valeur efficace (moyenne quadratique) de la variation de pression atmosphérique pour un temps donné qui provoque une sensation auditive. Les valeurs de décibels sous l'eau diffèrent de celles hors de l'eau. La référence de pression atmosphérique est de  $20\mu\text{Pa}$  hors de l'eau comparativement à  $1\mu\text{Pa}$  sous l'eau. Conséquemment, les sons sont beaucoup plus puissants pour une même valeur de décibel sous l'eau (Slabbekoorn et al. 2010).

Mann et al. (2009) ont effectué une étude visant à évaluer l'impact sonore de l'exploration minière dans un lac subarctique. Ils ont enregistré un bruit ambiant sous la glace de 83 dB. Les bruits de pas ont augmenté celui-ci de 30dB, alors qu'une motoneige avançant à 20-40-60 km/h ou une tarière au gaz l'ont augmenté de 40dB sous la glace. Les bruits causés par des fissures à une distance inconnue ont été enregistrés à une amplitude de 135dB. La principale différence entre les bruits naturellement présents et ceux anthropiques consiste en leur durée. En effet, les bruits causés par les fissures dans la glace durent rarement plus d'une seconde.

### 1.1.2. Bruit ambiant

Le bruit ambiant est le fond sonore omnidirectionnel composé des sources abiotiques et biotiques. Les bruits abiotiques proviennent du vent, des vagues, des courants ainsi que des craquements de la glace, tandis que les bruits biotiques sont produits par les animaux ainsi que les activités humaines (Slabbekoorn et al. 2010 ; Hildebrand 2009). La somme de tous ses signaux acoustiques produit un environnement sonore caractéristique variant en intensité et composition (Amoser and Ladich 2005). L'environnement sonore varie non seulement spatialement, mais aussi temporellement (Lugli 2015 ; Roca et al. 2017). Les activités anthropiques sont aussi reconnues pour

augmenter l'intensité ainsi que la variabilité spatio-temporelle du bruit ambiant (Slabbekoorn et al. 2010). Le spectre de puissance du bruit ambiant est généralement qualifié de « bruit rose ». La majorité de l'énergie contenue dans le bruit est présente dans les basses fréquences (<1KHz) et diminue ensuite rapidement. Bien que peu d'information soient disponibles sur l'intensité du fond sonore en eau douce, les données disponibles suggèrent des valeurs entre 40-60dB pour des habitats stagnants, 70-100dB dans les lacs et de 70-130dB dans les rivières (Amoser et Ladich 2005 ; Mann et al. 2007). Dans une des seules descriptions du bruit ambiant sous la glace en eau douce, Mann et al. (2009) ont observé une forte variation temporelle de l'intensité sonore. Les valeurs observées dans une bande de 200-300Hz passent de très calmes 64.2dB à très fortes 125dB, principalement dû aux bruits de fissures.

### 1.1.3. Détection du bruit chez les poissons

De façon à bien comprendre l'effet potentiel du bruit sur l'ichtyofaune, il est important de bien comprendre leurs adaptations acoustiques. Tous les poissons partagent un mécanisme de détection sonore commun aux vertébrés, soit les cellules ciliées. Certaines espèces de poissons ont acquis des structures améliorant la détection du bruit, tandis que d'autres ont développé des mécanismes spécialisés dans sa production. Ces adaptations acoustiques semblent être apparues de façon indépendante à maintes reprises lors de l'histoire évolutive des poissons téléostéens (Ladich 2014). Tous les poissons démontrent une certaine capacité de détection des bruits (Slabbekoorn et al. 2010), mais il existe une extrême diversité dans les mécanismes de détection parmi les 30 000 espèces connus (Ladich et Fay 2014). L'organe de détection des bruits commun à tous les vertébrés est l'oreille interne. Celle-ci est constituée chez les poissons de trois canaux semi-circulaires et de trois otolithes (*sagittae*, *lapilli*, *asterici*) baignant dans de

l'endolymphe et enrobés d'un drap sensoriel de cellules ciliées (Popper et Fay 2011 ; Ladich 2014). Chez, les poissons, l'oreille interne fait partie du système octavolateral incluant la ligne latérale (Kasumyan 2005). Ayant la même densité que le milieu les environnant, en contraste aux animaux terrestres, les poissons sont déplacés par les ondes sonores. Les otolithes les plus lourds vont être déplacés dans ce mouvement et iront stimuler les cellules ciliées. Ce mécanisme peut être comparé à un accéléromètre. Ce procédé permet aux poissons de détecter les bruits sous leur forme de mouvement particulière à basse fréquence (Ladich 2014). La ligne latérale permet aussi la détection de mouvements particuliers à plus faible distance que l'oreille interne dans le champ proche (*near field*). Celle-ci offre par contre une plus grande résolution spatiale que l'oreille interne. Par exemple, la ligne latérale joue un rôle important dans la détection des proies dans les milieux à faible visibilité (Bergmen et Greenberg 1994). Certaines espèces spécialisées possèdent une connexion entre l'oreille interne et la vessie natatoire par des vessies gazeuses ou des elongations de la vessie natatoire. Les fluctuations des ondes de pression sonore peuvent aussi être transmises à l'oreille interne par un chapelet d'os, les ossicules de weber. La vessie natatoire, même sans liens à l'oreille interne, pourrait avoir une fonction importante dans la détection du bruit (Ladich 2014). Popper et Fay (2011) ont montré que certaines espèces qui ne possèdent pas de connexion entre l'oreille interne et la vessie natatoire, donc sans spécialisations, sont sensibles à la pression sonore et non seulement au mouvement des particules. C'est le cas de la morue de l'atlantique (*Gadus morhua*) qui détecte les bruits de plus de 50Hz malgré l'augmentation de la distance (pression sonore), mais qui est incapable de détecter les signaux de basse fréquence après quelques mètres (mouvement particulière) (Chapman et Hawkins 1973). Le système auditif des poissons est capable d'identifier la direction de la source émettrice et probablement la distance de celle-ci (Kasumyan 2008 ;

Radford et al. 2014). Coffin et al. (2013) ont aussi démontré que la vessie natatoire était nécessaire pour la localisation d'une source sonore chez *Porichthys notatus*. Il est probable que la totalité du système ocoavolatérale entre en jeux dans l'interprétation de l'environnement sonore entourant le poisson; la vessie natatoire transmettrait la pression sonore à grande distance, l'oreille interne permettrait la détection du mouvement particulière et la ligne latérale informerait sur la direction de ce mouvement (Braun 2015).

#### 1.1.4. Capacité auditive

Il existe deux aspects fondamentaux à la description des capacités auditives d'un organisme : la gamme des fréquences (bande) détectables et le plus bas niveau de stimuli détectables. Ces deux aspects sont les informations qui se retrouvent sur l'audiogramme d'un organisme. Il existe deux méthodes principales pour produire un audiogramme, soit celle dite comportementale et celle dite électrophysique. Le seuil d'audition est donc le plus bas niveau de stimuli détectable (dB) dans une bande de fréquences (Hz) donnée. L'action de percevoir un bruit est une fonction sensorielle qui implique le comportement de l'organisme entier. L'audiogramme comportemental est donc souvent considéré comme offrant une meilleure représentation de l'audition de l'organisme (Ladich et Fay 2013). Néanmoins, la méthode électrophysique est la plus commune. Le potentiel auditif évoqué (Auditory Evoqued Potential : AEP) montre des résultats très semblables aux méthodes comportementales, mais en général, les AEP semblent surestimer le seuil d'audition en bas de 1KHz d'environ 10dB (Mann et al. 2009 ; Ladich et Fay 2013). Il est donc probable que la perche européenne (*Perca fluviatilis*) détecte des bruits de plus de 80dB (probablement -10dB) dans une bande de fréquences entre 100 et 500 Hz (Ladich et Fay 2013 ; Figure 1)

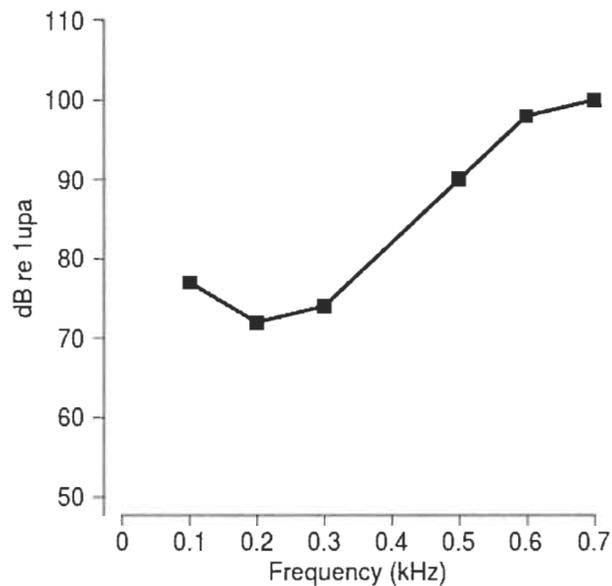


Figure 1. Seuil d'audition de la perche européenne obtenu par potentiel auditif évoqué avec une correction de -10 dB prenant en compte la différence observée avec les audiogrammes comportementaux (Ladich and Fay, 2013).

#### 1.1.5. Masque acoustique

Le masque acoustique peut-être exprimé comme suit : le processus par lequel le seuil d'audition pour un bruit donné est élevé en présence d'un autre bruit (Tanner 1958 par Clark et al. 2009). Celui-ci peut être complet lorsqu'il rend le signal d'intérêt inaudible, ou partiel quand le signal est audible, mais non déchiffrable (Clark et al. 2009 ; Radford et al. 2014). Le masque acoustique chez les animaux est majoritairement causé par le bruit ambiant. Communiquer et discriminer les bruits avec succès dans un environnement bruyant peut influencer le succès de reproduction (Slabbekoorn et al. 2010), la défense d'un territoire (Radford et al. 2014) et la détection d'une proie (Slabbekoorn 2012) ou d'un prédateur (Simpson et al. 2015). Le phénomène du masque

acoustique a donc des implications importantes pour la valeur sélective (angl. : *fitness*) des animaux évoluant dans un monde bruyant. Roca et al. (2018) ont proposé une extension du phénomène de masque acoustique où une proie cherchant à se réfugier d'un prédateur capable de la détecter à l'aide d'indices sonores (les bruits d'alimentation de la proie) se réfugierait dans une zone bruyante, ici appelé phénomène de refuge acoustique (figure 2).

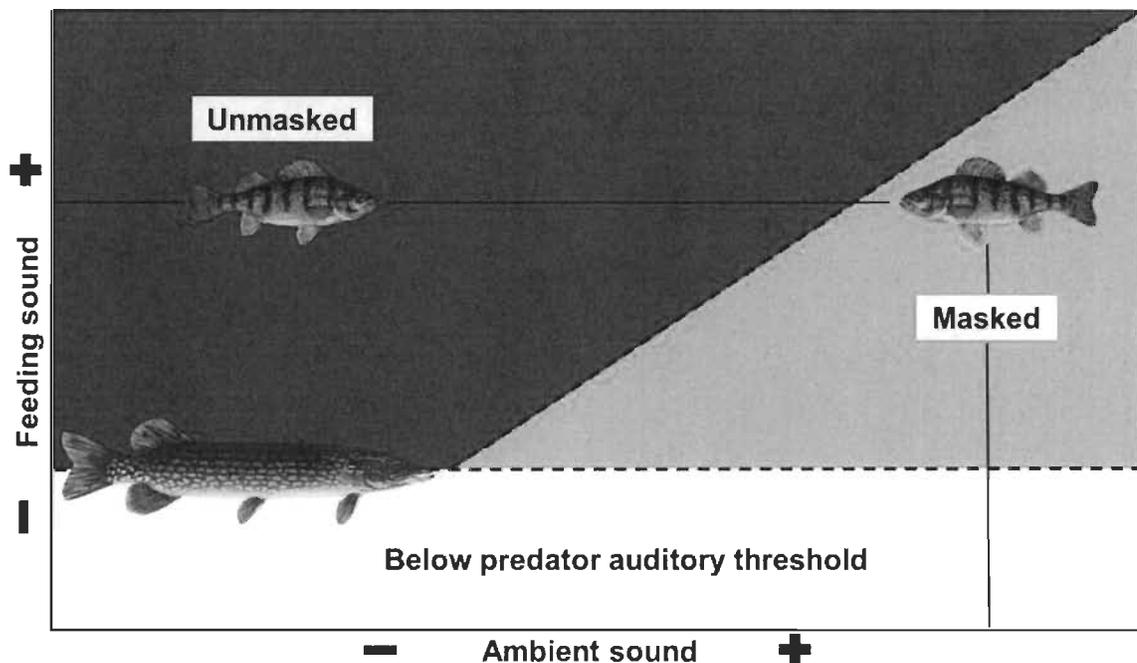


Figure 2. Schéma illustrant l'hypothèse du masque acoustique pour l'évitement de la prédation. Pour un même bruit d'alimentation, tout dépendamment du son ambiant (ou de la distance du prédateur), une perche évitera la prédation (masquée) et une autre y sera exposée (non masquée)

### 1.1.6. Effet du bruit sur le comportement des poissons

Le comportement le plus évident pouvant être exprimé par les poissons exposés au bruit est celui d'évitement. L'évitement sonore se produit lorsque les poissons changent leur distribution spatiale en réponse à un nouveau signal acoustique, par exemple ceux émis

par des sources anthropiques (Slabbekoorn et al. 2010; Kunc et al. 2016). On observe que les poissons exposés au bruit lors d'expériences contrôlées modifient leur comportement de nage, ce qui est normalement associé à une tentative d'évitement sonore (Neo et al. 2015a, b ; Sha et al. 2015 ; Sha et al. 2016 ; Jacobsen et al. 2014, Sarà et al. 2007). Magnhagen et al. (2017) ont observé que la perche européenne et le gardon (*Rutilus rutilus*) prenaient plus de temps pour entrer dans une zone découverte lorsqu'ils étaient exposés au bruit de moteurs hors-bords. Le comportement d'évitement engendre une modification de la distribution spatiale des animaux ainsi que leur densité. Les poissons fuyant une zone bruyante pourraient se rassembler en grand nombre dans les zones moins bruyantes. Cette augmentation des déplacements ainsi que cette densité accrue peut rendre les individus plus vulnérables à la prédation ainsi que les concentrer dans des environnements sous-optimaux.

Outre la modification des comportements de nage, l'exposition au son influence aussi les comportements alimentaires. Par exemple, l'habilité à manipuler leurs proies (Purser and Radford 2011 ; Sha et al. 2015), l'efficacité de leur exploration alimentaire (Purser and Radford 2011 ; Voellmy et al. 2014<sup>a</sup>) et l'augmentation de leur succès de prédation (Voellmy et al. 2014b ; Simpson et al. 2016). Dans un enclos extérieur, exposés à un moteur de bateau, les perches européennes s'alimentaient moins (Magnhagen et al. 2017). La perte de stimulation visuelle pourrait aussi influencer l'audition chez les poissons (Ladich et Fay 2013). Dans un milieu turbide où la visibilité est faible, les indices sonores peuvent remplacer les indices visuels (Slabbekoorn et al. 2010). L'émission et la réception de signaux acoustiques deviennent importantes pour les déplacements, l'alimentation et la reproduction des poissons (Cott et al. 2014). À courte distance, la ligne latérale serait importante pour la détection de proies ou des prédateurs lorsque la visibilité est faible. (Bergmen et Greenberg 1994). Il est possible

que l'exposition à des sources sonores puisse produire un flot oscillatoire dans le mouvement particulière, nuisant ainsi à la fonction de la ligne latérale.

L'exposition au bruit peut stresser les poissons et entraîner la production de cortisol, une hormone qui est connue pour réduire l'appétit (Bernier et al. 2004). Une réponse allostatique au stress peut aussi entraîner une réduction de l'activité locomotrice (Metcalfé et al. 1987) ou affecter la vigilance de l'individu (Chan et al. 2011). Il est aussi possible que plusieurs des réponses comportementales à l'exposition au bruit énumérées plus haut résultent directement d'une réponse au stress. L'exposition au son pourrait, dans des environnements à faibles stimuli sensoriels, engendrer une plus grande vigilance chez les poissons. Des modèles conceptuels provenant de la littérature des sciences psychoacoustiques indiquent que la performance dans une tâche augmente si la quantité de ressources cognitives dédiées à d'autres tâches ou systèmes sensoriels est faible, et inversement, dans un environnement à forts stimuli sensoriel la performance peut être réduite (e.g. Szalma et Hancock 2011 ; figure 3).

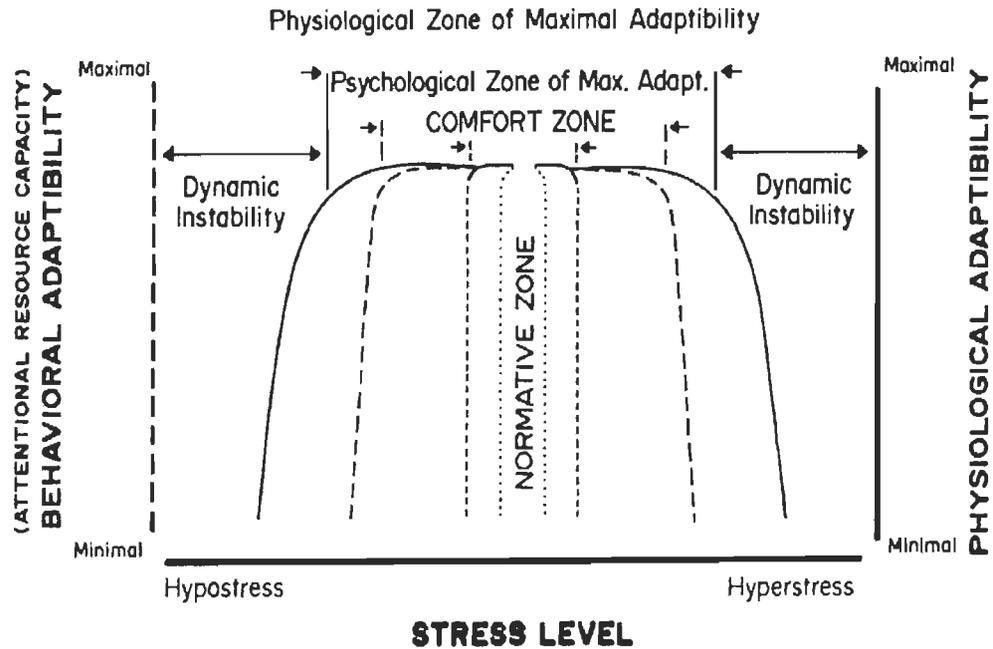


Figure 3. Le modèle d'adaptabilité maximale du stress et de la performance (tiré de Szalma et Hancock, 2011).

Il existe aussi un concept appelé «ensoleillement acoustique» (angl. acoustic daylight) qui définit le son entourant les organismes aquatiques dans l'environnement. La réflexion et la réfraction des ondes sonores contenues dans cet environnement contiennent de l'information importante pouvant être utilisée par les poissons. Il a été démontré que le poisson rouge (*Carassius auratus*) est capable de détecter un son se réfléchissant sur un objet à travers le champ sonore, en utilisant l'écho continu provenant de ce même objet (Fay 2009). Il est possible qu'un poisson puisse détecter un autre individu par la résonance de la vessie natatoire de cet individu renvoyant le son ambiant. Le délai de l'écho revenant au receveur (poisson à l'écoute) équivaut à la distance l'objet renvoyant le signal et l'intensité de l'écho à la taille de l'objet (Lewis et Rogers 1992). Bien que l'augmentation du son ambiant soit généralement considérée comme interférant avec l'acquisition d'information par les animaux (*e.i* masque

acoustique), celui-ci pourraient améliorer la distance de détection d'un poisson sur la base du concept de l'enseillement acoustique (Braun 2015).

## 1.2. Problématique

L'impact du bruit sur le comportement des poissons a jusqu'à maintenant été principalement exploré à l'aide d'expériences de «Playback» en laboratoire. Toutefois, il existe beaucoup de critiques sur l'efficacité de ses expériences, souvent effectuées dans de petits bassins, et sur leur validité lorsque les résultats sont extrapolés aux poissons sauvages (Kunc et al. 2016). Dans ces conditions, les poissons ne peuvent quitter la zone sonorisée et il est donc difficile d'évaluer la présence d'un comportement d'évitement. Il devient donc impossible d'évaluer l'effet de mécanismes d'évitement sur le comportement alimentaire des poissons. Des expériences effectuées en nature représentent une étape nécessaire dans l'étude de l'impact du bruit sur le comportement des poissons. Néanmoins, les expériences de laboratoire permettent un haut niveau de contrôle des conditions expérimentales comme la lumière, la température, l'habitat et la disponibilité des proies. Dans ce contexte, les lacs possédant une couverture de glace en hiver offrent un environnement idéal pour l'étude de l'effet des bruits sur le comportement alimentaire des poissons d'eau douce. Sous le couvert de glace, l'environnement est uniformément obscur, à température constante et exempt de végétation submergée (Shuter et al. 2012). Dans des travaux récents, Roca et al. (2018) ont décrit l'effet des activités anthropiques sur l'environnement sonore subaquatique dans un tel écosystème. Les résultats préliminaires suggèrent que l'activité alimentaire d'un poisson dans une position intermédiaire dans la chaîne trophique est conditionnelle à la probabilité d'être détecté acoustiquement par son prédateur, ou de rencontrer une proie en détresse acoustique. Roca et al. (2018) ont observé que la consommation

d'appâts vivants (cyprins) par la perchaude a augmenté conjointement avec l'intensité du bruit. Néanmoins, les mécanismes sous-jacents à ce résultat n'ont pas été testés de façon empirique.

### 1.3. Objectifs et prédictions

L'objectif de ce projet a été d'évaluer l'effet du bruit subaquatique sur l'activité alimentaire de la perchaude dans un système permettant aux poissons de se déplacer librement. À cette fin, nous avons utilisé un haut-parleur submersible pour augmenter localement le niveau de bruit ambiant sous la glace d'un lac gelé. La perchaude étant un prédateur visuel, nous avons aussi évalué l'effet de la lumière pénétrant par les trous dans la glace sur l'activité alimentaire. Le bruit pourrait provoquer une réaction d'évitement qui se traduirait par une réduction de l'intensité d'alimentation dans les sites sous traitement sonore. En absence de réaction d'évitement, la stimulation acoustique supplémentaire pourrait augmenter ou diminuer l'activité alimentaire, dépendamment de la sensibilité acoustique et la réponse au stress du poisson. Sous de faibles niveaux de stress, le bruit pourrait contribuer à la stimulation du poisson, en augmentant l'activité alimentaire, tandis que la performance alimentaire d'un poisson sous fort niveau de stress pourrait être réduite. Nous avons évalué l'activité alimentaire de la perchaude selon deux indicateurs : i) captures par unité d'effort (intensité d'alimentation) et ii) la probabilité qu'une attaque résulte en une capture de proie (efficacité d'alimentation). L'intensité alimentaire nous informe sur la décision de s'alimenter dans un environnement bruyant ou à l'inverse de l'éviter. Dans le cas où les perchaudes augmenteraient le nombre de proies consommées (intensité d'alimentation) dans les sites sous traitement sonore, nous serions en mesure d'appuyer le mécanisme

de refuge acoustique proposé par Roca et al. (2018). L'efficacité d'alimentation permet d'autre part une interprétation plus fine de l'effet du bruit sur l'attaque de la proie, une fois la décision de la capturer est prise par le poisson. Selon les résultats d'expériences laboratoires antérieurs (Purser et Radford 2011 ; Voellmy et al. 2014a), nous pourrions prédire que les poissons s'alimenteront dans les sites plus bruyants, mais qu'en étant stressés ou distraits, ils seront moins efficaces à capturer leur proie.

## Chapitre II

Artificially increased underwater noise changes yellow perch feeding behavior in winter

Article en attente de soumission au journal scientifique *Freshwater Biology*

Benjamin Gosselin, Raphael Proulx, Pierre Magnan

<sup>1</sup>Research Centre for Watershed - Aquatic Ecosystem Interactions, Université du Québec à Trois-Rivières, C. P. 500, Trois-Rivières, Québec, G9A 5H7 Canada

## Summary

Freshwater ecosystems are exposed to increasing levels of anthropogenic noise, which could affect fish feeding behavior i) through noise avoidance effects leading to changes in habitat use or ii) by altering their efficiency at capturing prey. Most studies have investigated the influence of underwater noise on the feeding behavior of fish in captivity under laboratory conditions. In the present study, we aimed to test whether yellow perch (*Perca flavescens*) feeding activity was modified by an increase in ambient noise levels in a system that allowed fish to move freely. For this purpose, we performed a noise playback experiment under the ice sheet of a frozen freshwater lake. We compared perch caught per unit effort (feeding intensity) and the probability that an attack ended in a perch captured (feeding efficiency) at sites with natural ambient underwater sound and at sites subjected to + 26 dB of artificially increased noise. Our results show that the noise treatment did not cause noise avoidance or a reduction in the number of prey captured by yellow perch. However, the noise treatment increased yellow perch feeding efficiency by 15%. We propose that other mechanisms are probably involved in stimulating the alertness of yellow perch, thus increasing its efficiency at capturing prey. The conceptual framework developed in the psychoacoustic literature regarding the effect of sensory stimulation on task performance has the potential to reconcile the contrasting results reported so far on the impact of underwater noise on freshwater fish.

## **Introduction**

The diversity of hearing organs in fish has led them to be described as “insects among vertebrates” (Ladich 2012). Two-thirds of the rich biodiversity of freshwater fish species belong to the single lineage of Otophysi (Nakatani et al. 2011), which share a range of acoustic adaptations of the inner ear, gas bladder, and vertebrae. Even among freshwater species that did not evolve such specialized adaptations, many have a reported hearing sensitivity comparable to that of Otophysi (Ladich and Fay 2013). Fishes are therefore aware of the acoustic dimension of their habitat and are probably adapted to it (Amoser and Ladich 2005). It was suggested that fish are able to use noise re-radiating from object in the sound scene allowing them to obtain information on their environment,, a concept is known as “acoustic daylight” (Fay 2009).

Freshwater ecosystems are exposed to increasing levels of anthropogenic noise that affect fish behavior, physiology, development, and habitat selection (Slabbekoorn et al. 2010; Kunc et al. 2016). Underwater noise could influence fish by modulating their signal detection or spatial distribution, or through cognitive processes involving attention shift or sensorial interference (see Rosa and Koper 2018). More specifically, underwater noise could affect fish feeding behavior i) through noise avoidance effects leading to changes in habitat use or ii) by altering their efficiency at capturing prey (Chan et al. 2010; Simpson et al. 2016; Roca et al. 2018).

Noise avoidance occurs when fish change their spatial distribution and movement patterns in response to novel acoustic signals, such as those emitted from an anthropogenic source (Slabbekoorn et al. 2010; Kunc et al. 2016). For instance, fish exposed to underwater noise were reported to alter their swimming behavior in both field and laboratory based controlled experiments (Sarà et al. 2007, Neo et al. 2015a, b;

Shafiei Sabet et al. 2015; Shafiei Sabet et al. 2016; Jacobsen et al. 2014). Magnhagen et al. (2017) observed that both European perch (*Perca fluviatilis*) and roach (*Rutilus rutilus*) waited longer before entering an area exposed to motorboat noise. In an effort to control the spread of invasive species, researchers suggested the use of noise playbacks to deter fish from entering certain areas (Noatch and Suski 2012). Noise avoidance mechanisms like those reported in the above studies are so far largely associated with stress-mediated responses (e.g., Neo et al. 2014).

Previous studies have reported changes in the feeding behavior of fish exposed to underwater noise. From the predator's perspective, capture rates may increase if prey are either distracted by noise (Simpson et al. 2016) or display noise avoidance (Roca et al. 2018). Thus, fish involved in trophic interactions may alter their feeding behavior if they have different hearing sensitivities or behavioral adaptations to noise. Alternatively, fish may perceive the underwater noise as a stressor affecting the intensity, duration, and frequency of their feeding activities (Purser and Radford 2011; Voellmy et al. 2014a). Exposure to noise may also result in the opposite effect, such as the fish benefiting from greater vigilance or reduced prey selectivity (Purser and Radford 2011). Conceptual models from the psychoacoustic literature suggest that noise may increase task performance if the amount of cognitive resources devoted to other tasks, or sensorial systems, is low (e.g., Szalma and Hancock 2011).

A majority of the aforementioned studies investigated the influence of underwater noise on the feeding behavior of fish in captivity under laboratory conditions. Fish in such experiments cannot move freely, and thus changes in their feeding behavior cannot be related to noise avoidance. Furthermore, controlled experiments isolate the effect of noise from other confounding factors, such as temperature, light, habitat complexity,

and prey availability. In this context, frozen lakes provide an ideal environment for studying noise-induced avoidance and feeding behaviors in freshwater fish as they provide a uniformly dark environment, at a constant temperature, and free of submerged vegetation for long periods in winter (Shuter et al. 2012). In a recent study, Roca et al. (2018) described the effect of human activities on the underwater soundscape in such an ecosystem. Results suggested that the feeding activity of yellow perch (*Perca flavescens*) on baitfish increased with noise levels, but the underlying mechanisms have not been tested empirically.

The objective of the present study was to evaluate the effect of underwater noise on the feeding activity of yellow perch in a system allowing fish to move freely. For this purpose, we performed a noise playback experiment under the ice sheet of a frozen freshwater lake. Since yellow perch are also visual predators, we evaluated whether underwater light could affect their feeding activity irrespective of noise. In the presence of a noise avoidance effect, we hypothesized that yellow perch feeding activity will be lower in the noise treatments. In the absence of noise avoidance, the theory predicts that acoustic stimuli could either increase or decrease feeding activity depending on the hearing sensitivity and the stress-mediated response of the fish. Under low stress levels, noise may contribute to fish alertness and to stimulating feeding activity, whereas task performance may be negatively affected under high stress levels. We evaluated the feeding activity of yellow perch on baitfish using two metrics: i) perch caught per unit effort (feeding intensity) and ii) the probability that an attack ends in a perch captured (feeding efficiency).

## Methods

### Experimental site

The study was conducted during winter 2017 in an area of approximately 1 km<sup>2</sup> on the south shore of Lake St. Pierre, Québec, Canada (46°08'21" N 72°51'37" W). Lake St. Pierre is the largest fluvial lake of the St. Lawrence River; it is approximately 35 km long and 15 km wide with an average depth of 3.1 m. During winter, the lake is completely covered with ice except for the navigation channel, which is cleared by ice breakers for commercial shipping. Underwater light intensity is close to zero and water temperature is slightly below the freezing point (~0 lux and -0.23°C, respectively; Roca et al. 2018). Ice fishing is a popular recreational activity on Lake St. Pierre, where fish are captured using tip-up fishing rods with lines hanging through holes drilled in the ice. A tip-up rod is a passive ice fishing device used to suspend bait at a set depth through a hole drilled in the ice. They allow the angler to detect when a fish strikes, without having to be in contact with the device. The type of tip-up used in this study consists of two main parts, the support and the rod. The rod is made of rigid wood the back being thicker than the front to serve as a counterbalance for the weight and bait. When set the engine looks like a capital "T", the base being the support and the top the rod. When a fish does take the bait, the rod will pivot "tip" to signal the angler. In addition to yellow perch, northern pike (*Esox Lucius*), sauger (*Sander canadensis*), walleye (*Sander vitreus*), and burbot (*Lota lota*) are frequently fished during winter.

The perch is considered a hearing generalist since it does not possess known auditory specialization (Ladich 2014). Published auditory evoked potential (AEP) audiograms indicate that the hearing threshold of the European perch (*Perca fluviatilis*) is 82 dB ( $\pm$  0.56) at 200 Hz (Ladich and Fay 2013). Other studies have suggested that thresholds obtained with behavioral audiograms are approximately 10 dB lower than those

obtained with AEP audiograms on the same species (Ladich and Fay 2013). On this basis, one could set the hearing threshold of yellow perch at around 72 dB at 200 Hz since it is a phylogenetically close relative of the European perch.

### Experimental design

The study was done in February 2017 during week days (Monday to Friday) to ensure a similar natural ambient noise baseline (the level of underwater ambient noise is higher on the weekend due to increased recreational activities; Roca et al. 2018). Two experimental sites were set 100 m apart, and site positions were randomized within the fishing area so that completely new sites were fished each day. We distributed 20 tip-up rods within a radius of 12 m in each site excluding the first 3 m around the focal point. This radius was chosen on the basis of the sound attenuation curve of the white noise playback to ensure that noise levels were raised above the yellow perch hearing threshold in the entire area of the experimental site during the playback treatment. The positions of 20 tip-up rods within a site were picked at random from two uniform distributions of azimuth between 20° and 360°, by steps of 20°, and radial distances between 3 and 12 m, by steps of 1 m.

Holes were drilled using a gas-powered ice drill (8" diameter). Black rubber covers (2 mm thick) were randomly placed on half of the holes to test the effect of light penetration through the holes on fish capture. The experiment consisted of nine fishing days separated into two periods: the first period started no later than 8:00 AM and ended at 10:00 AM, while the second lasted from 10:00 AM to 12:00 noon. On each day, one site had natural underwater ambient sound (NAS), no playback, while the other was subjected to increased white noise playback (WNP; see below) for the first period and *vice versa* for the second period, giving a total of 32 fishing sessions (i.e., nine fishing

day × two sites × two periods). We used tip-up rods with size 4 Mustad hooks, baited with live cyprinids (*Notemigonus crysoleucas*, average length 7.25 cm, and *Notropis atherinoides*, average length 6.69 cm, available commercially). We visually recorded captures and bites, that is a clear pull on the tip-up units but no fish captured. Perch caught were released rapidly. When live release was impossible, the dead individuals were kept out of the water for the duration of the study to avoid dead animals in the experimental site. This protocol was approved by the Animal Care Committee at the Université du Québec à Trois-Rivières (certificate #2017-01-02-002-04-S-P).

To increase the underwater ambient noise, we used an underwater speaker (Oceanears Drs-8 connected to a JVC KS-AX202 amplifier) to play white noise (130 dB at the centre of the experimental site). We chose white noise over other types of noise playback to ensure coverage of all frequencies and avoid broadcasting specific environmental cues to which fish could respond (Shafiei Sabet et al. 2016). We used two digital recorders (H2n Handy Recorder, Zoom, Tokyo, Japan) connected to an H1 hydrophone powered by a PA4 amplifier (Aquarian Scientific, Anacortes, WA, USA); these were placed at 1 m and 13 m from the source to measure sound (16-bit WAV format at a sampling rate of 44.1 kHz) over the whole site. We applied a band filter to each audio clip to extract the acoustic information in the frequency range of 100–500 Hz, for which the perch is more sensitive (Amoser and Ladich 2005). We applied a correction factor based on the recording system specifications to obtain rescaled dB re 1  $\mu$ Pa values (Merchant et al. 2015). The system has a maximum input of 10 V (rms) and a rated sensitivity of 190 dB re 1 V/1Pa over the flat frequency response range of 10–3,000 Hz.

## Statistical analyses

We used the number of captures per tip-up unit per 2 h fishing session (hereafter referred to as capture rate) as a proxy of feeding intensity under NAS and WNP treatments. We compared the capture rates between the two treatments to evaluate whether the WNP induced noise deterrence on feeding intensity. A linear mixed-effects model with a negative binomial distribution was fitted on tip-up unit's capture rate to test for the effects of noise treatment and light penetration (i.e., hole covered or not). The experimental site nested within fishing day was included as random effects. We also estimated the feeding efficiency, defined as the probability that an attack would end in a bite (0) or a capture (1). We fitted a linear mixed-effects model using a binomial distribution on the feeding efficiency to test for effects of the WNP treatment and light penetration, with experimental site nested within fishing day as random effects. Linear mixed models were fitted using the *glmer* function from the R package *lme4* (Bates et al. 2015), and confidence intervals (CI) were obtained using the *effects* package (Fox et al. 2017). All statistical analyses were performed within the R platform (R Core Team, 2017, version 3.3.3).

## Results

Energy output from the white noise playback (WNP) treatment was concentrated in the 100 to 500 Hz frequency band, establishing that the playback signal covered the frequency range for which yellow perch is the most sensitive (Figure 1A, B). Intensity levels for the natural ambient sound (NAS) treatment within the 100–500 Hz band averaged  $65.60 \pm 2.41$  dB re  $1\mu\text{Pa}$ , compared to  $110.67 \pm 1.98$  dB re  $1\mu\text{Pa}$  (100–500 Hz) for the WNP treatment at one metre from the source and  $83.28 \pm 3.34$  re  $\mu\text{Pa}$  (100–500 Hz) at 13 m from the source. Therefore, the mean noise intensity level of the WNP

treatment was  $90.99 \pm 6.10$  re  $1\mu\text{Pa}$ , confirming that ambient noise levels in the experimental fishing area were always above the hearing threshold of yellow perch (Figure 1A).

Yellow perch captures ( $\pm 1$  SE) averaged  $3.09 \pm 0.40$  catches per experimental site, for a total of 119 fish caught over the study period. Captures averaged  $2.94 \pm 0.51$  catches during WNP fishing sessions and 3.24 catches ( $\pm 0.62$ ) during NAS sessions. We tried to select yellow perch by choosing smaller hook and bait used by local fisherman aiming to catch this species. Because we captured only one burbot, three walleye and 119 yellow perch, we can confirm that our fishing technique efficiently selected for perch and that the bite recorded are in a large majority if not all from yellow perch.

We found no significant effect of sound treatment (NAS vs. WNP) and light penetration on the feeding intensity of yellow perch expressed as capture rates. The capture rate under NAS was 0.134 fish per tip-up unit and 2 h fishing session (95% CI = 0.089, 0.202) in comparison to 0.127 perch (95% CI = 0.084, 0.192) under WNP (Figure 2A). The capture rates of tip-up units with and without hole covers were 0.138 fish (95% CI = 0.092, 0.206) and 0.124 fish (95% CI = 0.082, 0.188), respectively. In contrast, we found a significant effect of the WNP treatment on perch feeding efficiency (Figure 2B). The percent probability of an attack being successful (ending in a capture rather than a bite) under the NAS treatment was 45.0% (95% CI = 36.5%, 53.9%), whereas it was 60.3% (95% CI = 49.8%, 70.0%) under the WNP treatment. Light penetration (i.e., holes covered or not) had no effect on perch feeding intensity: the percent probability of capturing an attacking perch was 50.2% (95% CI = 40.6%, 59.8%) for open holes and 52.8% (95% CI = 43.1%, 62.2%) for covered holes.

## Discussion

We evaluated the effect of underwater noise on the feeding activity of yellow perch in a system allowing fish to move freely. Noise playback and light penetration did not affect the feeding intensity of yellow perch, indicating that fish did not systematically avoid noisy areas. However, feeding efficiency increased in noise treatment sites, suggesting that cognitive processes such as increased alertness or other feeding cues came into play.

Our results show that an increase in ambient noise levels did not cause noise avoidance behavior or changes in the number of captured prey. This result is unexpected because we created small artificial patches of underwater noise that were novel unexpected habitats in a background of natural ambient sounds. Even if the intensity level of noise was not high enough to initiate a stress-mediated response, the expectation was that fish would avoid the novel habitat compared to a similar habitat without added noise. In another noise avoidance experiment, harbor porpoises (*Phocoena phocoena*) spend significantly more time in quiet pool versus noisy pool, however their feeding behavior was unaffected by continuous sounds up to 20 dB over the control treatment (Kok et al. 2018). Our results are in line with those of recent studies of noise avoidance by aquatic organisms. For example, zebrafish (*Danio reio*) in a double-tank system did not prefer the quieter tank even though the noise intensity levels between control and noisy tanks differed by 40 dB (Neo et al. 2015a). Our playback treatment increased the noise level by an average 26 dB above natural ambient sounds, which is comparable with the studies cited above. A broader examination of the scientific literature reveals that noise avoidance effects are, in fact, seldom assessed. The impact of underwater noise on fish behavior is most typically studied in small tank experiments or on organisms with little mobility, thus restricting our ability to generalize.

In a previous study in the same area, Roca et al. (2018) found that underwater noise was approximately 19 dB higher on weekend days (Saturday and Sunday) compared to week days (Monday through Friday) due to higher human activity. In contrast to our findings, these authors showed that perch feeding intensity increased during weekend days. They proposed two non-exclusive mechanisms to explain their observations: i) perch use acoustic refuges to feed without being acoustically detected by predators, or ii) perch use noise as a foraging cue to feed on acoustically distressed prey. The present study does not support the first mechanism but cannot rule out the second. Our experimental setup could not recreate the full acoustic mosaic recorded by Roca et al. (2018) during periods of intense human activity. The acoustic refuges generated by the speaker resulted in local patches of noise in an otherwise quiet soundscape. It is possible that such levels of noise were insufficient to trigger feeding cues and yield the catch rates previously observed in the same system at a larger spatial scale. Alternatively, the feeding behavior of the yellow perch could be affected by other mechanisms involving cognitive processes.

We found that yellow perch feeding efficiency increased under the noise treatment, suggesting that feeding individuals were more likely to capture baitfish when striking. Psychoacoustic mechanisms are believed to influence task performance, positively or negatively, depending on the baseline stimulation of sensory channels (Szalma and Hancock 2011; Halfwerk and Slabbekoorn 2015). In environments with low stimulus levels (hypo-stress environment), moderate noise exposure could lead to increased alertness and therefore to increased task performance. Fish under the ice of frozen lakes live in a hypo-stress environment that is uniformly dark, cold, and naturally quiet. Indeed, natural ambient sounds in our experimental area averaged 65 dB (100–500 Hz),

showed little variation over time and space (SD of  $\pm 2$  dB), and fell below the hearing threshold of yellow perch in this frequency range (Ladich and Fay 2013). As predicted from psychoacoustic models, the moderate increase in noise level that we applied might have increased yellow perch alertness and, in turn, increased its feeding efficiency.

Alternatively, the raise in ambient noise level could have increased the ability of perch to detect prey through the concept of acoustic daylight. Lewis and Rogers (1992) showed that fish can detect sound reflected from other fish's gas bladder when ambient noise is high. The use of acoustic daylight has only been shown in goldfish (*Carassius auratus*). It is unknown if yellow perch can use the acoustic daylight to detect its prey but this could be another plausible explanation for the greater feeding efficiency observed under noise treatment.

Contrary to our findings, previous noise playback studies reported a reduction in the feeding efficiency of fish exposed to underwater noise. This was observed when experiments were performed in either tanks (Purser and Radford 2011; Voellmy et al. 2014a; Shafiei Sabet et al. 2015) or field enclosures (Magnhagen et al. 2017). Psychoacoustic models predict a reduction of task performance in environments where stimulus levels are above the comfort zone of organisms (a hyper-stress environment). Fish in experimental tanks are not only exposed to noise, but also to a range of visual, thermal, and chemical stimuli. Thus, the feeding efficiency of organisms in hyper-stress environments may decrease due to attention shifts and sensorial interferences (e.g., Rosa and Koper 2018). However, disentangling the positive effects of alertness from the negative effects of attention shift on task performance is a difficult task due to differential responses of the prey and the predator to the same range of stimuli. In the

present study, the predator seems to be the one to react to the change in ambient noise level because the prey is on a hook and can show only limited reaction. As direct observation of the bait was impossible, an effect of treatment on the baitfish facilitating its capture similarly to what was observed by (Simpson et al. 2016) is possible. An increase in alertness in a less noise sensitive predator (Yellow perch) and an attention shift in a hearing specialist prey (cyprinids) happening simultaneously is also plausible. Therefore, the conceptual framework of psychoacoustic models could potentially reconcile the contrasting results reported in the literature on the impact of underwater noise on fish feeding behavior.

We applied an experimental approach to explore changes in the feeding behavior of fish exposed to ambient noise variations. Fish in the wild can move freely and are not forced to endure levels of noise typically produced in artificial holding conditions. Performing a playback experiment under the ice cover of frozen lakes has the advantage of separating the effect of sounds from other stimuli such as light and heat. We showed that yellow perch in such a system did not avoid sites exposed to increased noise. However, yellow perch responded to noise by increasing their feeding efficiency. Our findings did not support the mechanisms of noise avoidance or acoustic masking from predators. We suggest that psychoacoustic processes are probably involved in stimulating the alertness of yellow perch, thus increasing their efficiency at capturing prey. The general conceptual framework of psychoacoustic models emphasizes the role of baseline stimulus levels on task performance. Measuring the range of sensorial stimuli and stress factors could potentially resolve the contrasting results found between sound exposure experiments. Our results are important in the prediction of the effect of noise on fish feeding behavior in the wild. Noise can affect perch by increasing their

feeding efficiency, which can have important implications for fitness and conservation. Our work highlights the need for anthropogenic noise to be considered in the management of fish communities in freshwater lakes.

## References

- Amoser, S., Ladich, F. (2005). Are hearing sensitivities of freshwater fish adapted to the ambient noise in their habitats? *J. Exp. Biol.* 208: 3533–3542.
- Bates, D., Maechler, M., Bolker, B., Walker, S. (2015). Fitting linear mixed-effects models using lme4. *J. Stat. Softw.* 67:1–48.
- Chan, A. A. Y., Giraldo-Perez, P., Smith, S., Blumstein, D. T. (2010). Anthropogenic noise affects risk assessment and attention: the distracted prey hypothesis. *Biol. Lett.* 6:458–461.
- Diehl, S. (1992). Fish predation and benthic community structure: the role of omnivory and habitat complexity. *Ecology* 73:1646–1661.
- Fay, R. (2009). Soundscapes and the sense of hearing of fishes. *Integr. Zool.* 4:26–32.
- Fox, J. (2003). Effect Displays in R for Generalised Linear Models. *J Stat Softw.* 8(15): 1–27
- Halfwerk, W., Slabbekoorn, H. (2015). Pollution going multimodal: the complex impact of the human-altered sensory environment on animal perception and performance. *Biol. Lett.* 11:20141051.
- Jacobsen, L., Berg, S., Broberg, M., Jepsen, N., Skov, C. (2002). Activity and food choice of piscivorous perch (*Perca fluviatilis*) in a eutrophic shallow lake: a radio-telemetry study. *Freshwater Biol.* 47: 2370–2379.
- Jacobsen, L., Baktoft, H., Jepsen, N., Aarestrup, K., Berg, S., Skov, C. (2014). Effect of boat noise and angling on lake fish behaviour. *J Fish Biol*, 84:1768–1780.
- Kok, A. C. M., Engelberts, J. P., Kastelein, R. A., Helder-Hoek, L., Van de Voorde, S., Visser, F., Slabbekoorn, H. (2018). Spatial avoidance to experimental increase of intermittent and continuous sound in two captive harbour porpoises. *Environ. Pollut.* 233:1024–1036.

- Kunc, H. P., McLaughlin, K. E., Schmidt, R. (2016). Aquatic noise pollution: implications for individuals, populations, and ecosystems. *Proc. R. Soc. B.* 283:20160839.
- Ladich, F. (2014). Fish bioacoustics. *Curr Opin Neurobiol.* 28:121-127.
- Ladich, F., Fay, R. R. (2013). Auditory evoked potential audiometry in fish. *Rev. Fish. Biol. Fisheries* 23:317–364.
- Lewis, T. N., Rogers, P. H (1992). Detection of scattered ambient noise by fish. *J. Acoust. Soc. Am.* 91, 2435.
- Magnhagen, C., Johansson, K., Sigray, P. (2017). Effects of motorboat noise on foraging behaviour in Eurasian perch and roach: A field experiment. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 564:115–125.
- Merchant, N. D., Fristrup, K. M., Johnson, M. P., Tyack, P. L., Witt, M. J., Blondel, P., Parks, S. E. (2015). Measuring acoustic habitats. *Methods Ecol. Evol.* 6:257–265.
- Moffett, J. W., Hunt, B. P. (1945). Winter feeding habits of Bluegills, *Lepomis macrochirus* Rafinesque, and Yellow Perch, *Perca flavescens* (Mitchill), in Cedar Lake, Washtenaw County, Michigan. *Trans. Am. Fish. Soc.* 73:231–242.
- Nakatani, M., Miya, M., Mabuchi, K., Saitoh, K., Nishida, M. (2011). Evolutionary history of Otophysi (Teleostei), a major clade of the modern freshwater fishes: Pangaean origin and Mesozoic radiation. *BMC Evol Biol.* 11:117.
- Neo, Y. Y., Parie, L., Bakker, F., Snelderwaard, P., Tudorache, C., Schaaf, M., Slabbekoorn, H. (2015)a. Behavioral changes in response to sound exposure and no spatial avoidance of noisy conditions in captive zebrafish. *Front. Behav. Neurosci.* 9:1–11.

- Neo, Y. Y., Seitz, J., Kastelein, R. A., Winter, H. V., Ten Cate, C., Slabbekoorn, H. (2014). Temporal structure of sound affects behavioural recovery from noise impact in European seabass. *Biol. Conserv.* 178:65–73.
- Neo, Y. Y., Ufkes, E., Kastelein, R. A., Winter, H. V., Ten Cate, C., Slabbekoorn, H. (2015)b. Impulsive sounds change European seabass swimming patterns: Influence of pulse repetition interval. *Marine Poll. Bull.* 97:111–117.
- Noatch, M.R., Suski, C. D. (2012). Non-physical barriers to deter fish movements. *Environ. Rev.* 20:71–82.
- Purser, J., Radford, A. N. (2011). Acoustic noise induces attention shifts and reduces foraging performance in three-spined sticklebacks (*Gasterosteus aculeatus*). *Plos One* 6(2):174778.
- R Core Team. (2017). R: A language and environment for statistical computing. Version 3.3.3. Vienna, Austria: R Foundation for Statistical Computing. Retrieved from <http://www.R-project.org/>
- Roca, T. I., Magnan, P., Proulx, R. (2018). Use of acoustic refuges by freshwater fish: theoretical framework and empirical support data in a three-species trophic system. *Freshwater Biol.* (in press).
- Rosa, P., Koper, N. (2018). Integrating multiple disciplines to understand effects of anthropogenic noise on animal communication. *Ecosphere* 9(2):02127.
- Sarà, G., Dean, J. M., Amato, D.D., Buscaino, G., Oliveri, A., Genovese, S., Mazzola, S. (2007). Effect of boat noise on the behaviour of bluefin tuna *Thunnus thynnus* in the Mediterranean Sea. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 331:243–253.
- Seaburg, K. G., Moyle, J. B. (1964). Feeding habits, digestive rates, and growth of some Minnesota warmwater fishes. *Trans. Am. Fish. Soc.* 93:269–285.

- Shafiei Sabet, S., Neo, Y. Y., Slabbekoorn, H. (2015). The effect of temporal variation in sound exposure on swimming and foraging behaviour of captive zebra fish. *Animal Behav.* 107:49–60.
- Shafiei Sabet, S., Wesdorp, K., Campbell, J., Snelderwaard, P., Slabbekoorn, H. (2016). Behavioural responses to sound exposure in captivity by two fish species with different hearing ability. *Animal Behav.* 116:1–11.
- Shuter, B. J., Finstad, A. G., Helland, I. P., Zweimüller, I., Hölker, F. (2012). The role of winter phenology in shaping the ecology of freshwater fish and their sensitivities to climate change. *Aquat. Sci.* 74:637–657.
- Simpson, S. D., Radford, A.N., Nedelec, S. L., Ferrari, M. C. O., Chivers, D. P., McCormick, M.I., Meekan, M. G. (2016). Anthropogenic noise increases fish mortality by predation. *Nat Commun.* 7:1–7.
- Slabbekoorn, H., Bouton, N., Van Opzeeland, I., Coers, A., Cate, C., Popper, A. N. (2010). A noisy spring: the impact of globally rising underwater sound levels on fish. *Trends. Ecol. Evol.* 25:419–427.
- Szalma, J. L., Hancock, P. A. (2011). Noise effects on human performance: A meta-analytic synthesis. *Psychol Bull* 137:682–707.
- Voellmy, I. K., Purser, J., Flynn, D., Kennedy, P., Simpson, S.D., Radford, A. N. (2014). Acoustic noise reduces foraging success in two sympatric fish species via different mechanisms. *Animal Behav* 89:191–198.
- Wolfert, D. R., Miller, T. J. (1978). Age, growth, and food of northern pike in eastern Lake Ontario. *Trans. Am. Fish. Soc.* 107:696–702.

## Figure legends

Figure 1. (A) Difference in sound intensity (dB over the 100–500 Hz frequency band) between sites exposed to natural ambient sounds (NAS) and white noise playbacks (WNP) at one metre from the source under the ice sheet of Lake St. Pierre (Quebec, Canada) on 6 February 2017. (B) Spectral density, dB/Hz re 1  $\mu$ Pa, from average power spectra (FTT analysis) recorded from WNP (black) and from NAS (grey) experimental sites. The red line in panels A and B represents the hearing threshold of European perch (*Perca fluviatilis*) obtained from auditory evoked potential audiometry with a -10 dB correction accounting for differences observed with behavioural audiograms (Ladich and Fay 2013). The European perch is a phylogenetically close relative of yellow perch.

Figure 2. (A) Mean yellow perch captures per tip-up unit and 2 h fishing session (with 95% CI) for natural ambient sound (NAS: grey circle) and white noise playback (WNP: black circle). (B) The percent probability of a successful attack (with 95% CI) under NAS (grey circle) and WNP (black circle) treatments.

Figures

Figure 1

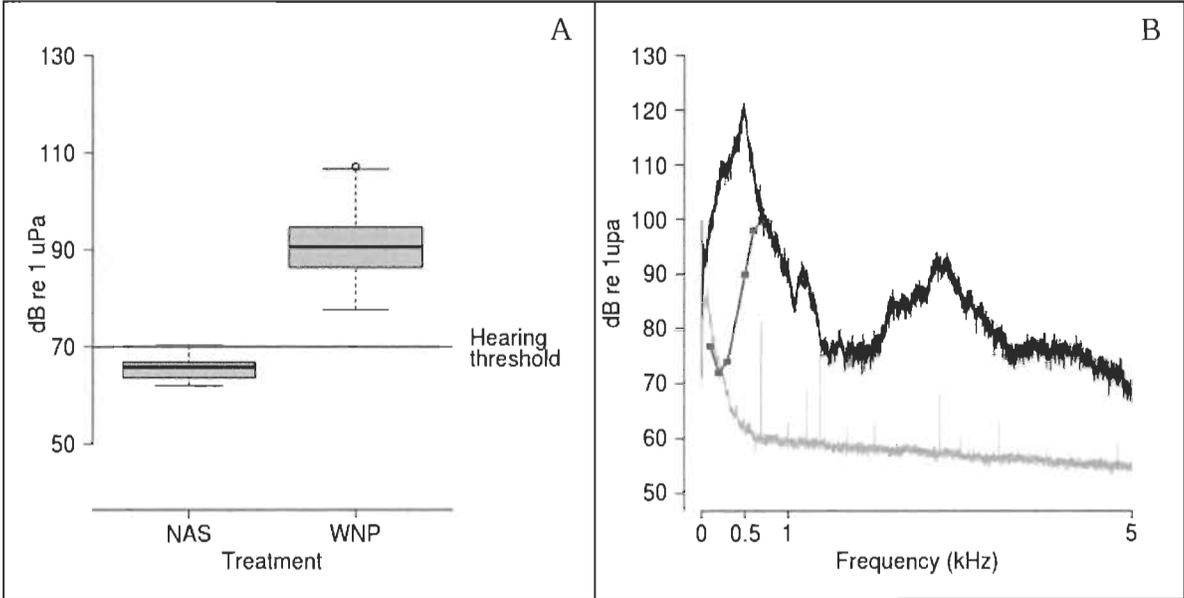
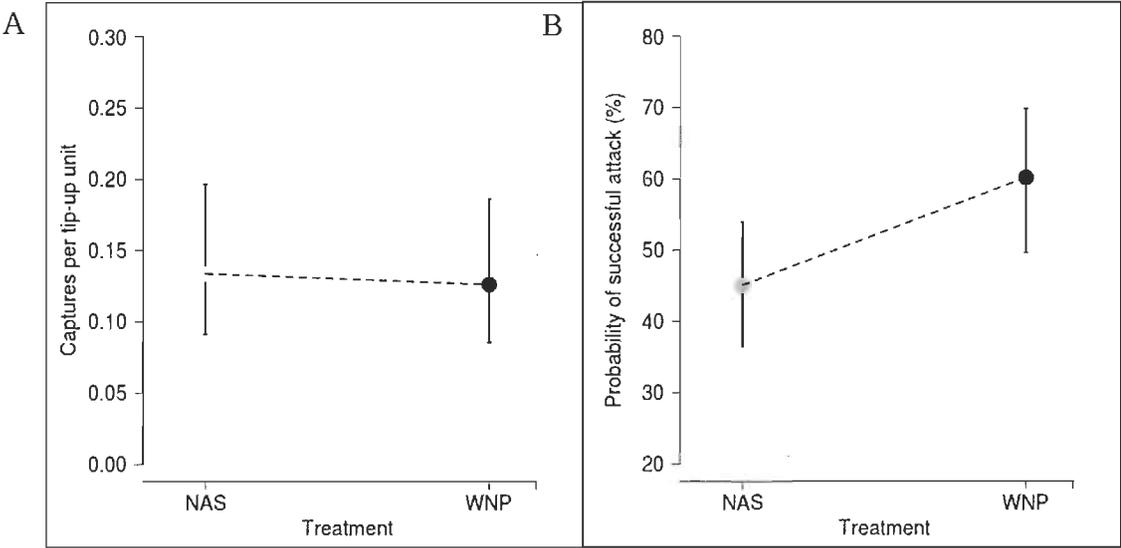


Figure 2



B

## Chapitre III

### Conclusion générale

#### 3.1. Contextualisation

L'augmentation de la pollution sonore dans les milieux aquatiques est un phénomène causant de plus en plus de préoccupations pour les animaux qui y vivent. Plusieurs études en laboratoire suggèrent que le bruit peu affecter les poissons, notamment lors de leurs activités alimentaires. Des expériences en nature représentent une étape nécessaire à la bonne compréhension des effets du bruit anthropique sur le comportement alimentaire des poissons. Une étude antérieure suggère que la perchaude au lac Saint-Pierre, pendant l'hiver, augmente son activité alimentaire conjointement avec l'augmentation du son subaquatique. L'objectif de mon projet de recherche était donc d'évaluer l'effet du bruit subaquatique sur l'activité alimentaire de la perchaude à l'aide d'une expérience contrôlée en milieu naturel permettant un ajustement du niveau de bruit ainsi que le déplacement libre des poissons. Compte tenu du rôle de la vision lors de l'alimentation de la perchaude, l'effet de la lumière pénétrant sous l'eau était aussi évalué.

#### 3.2. Principaux résultats

Nos résultats montrent que l'étude de l'impact du bruit sur les poissons peut grandement bénéficier d'expériences en conditions naturelles telle celle que nous avons menée. Bien que les expériences laboratoire représentent bien l'effet du bruit lorsque les animaux ne peuvent y échapper, effectuer des expériences en nature permet de déterminer directement si les poissons vont afficher un comportement d'évitement. Le traitement sonore et la pénétration de la lumière n'ont pas affecté l'intensité d'alimentation. Par

contre, une fois la décision prise de s'alimenter, l'efficacité d'alimentation de la perchaude est plus grande dans les zones bruyantes, la probabilité qu'une attaque sur une proie soit un succès est donc plus élevée en présence de bruit ajouté.

### 3.3. Conclusion

Les bruits anthropiques induisent une variation spatiale et temporelle de l'environnement sonore naturel aquatique. Ces bruits maintenant considérés comme de la pollution sonore sont réputés pour affecter les poissons et mener à une réduction des capacités alimentaire. Par une approche expérimentale en milieu naturel, nous avons montré que non seulement les perchaudes s'alimentent dans les zones bruyantes, mais qu'elles y sont aussi plus efficaces. L'extrapolation et la généralisation des résultats d'expériences laboratoire doivent donc être faites avec prudence.

Notre étude permet d'éliminer au moins un mécanisme proposé à la suite du projet de Roca et al. (2018). L'intensité d'alimentation observée était similaire sous les conditions sonores naturelles et contrôlées, ce qui suggère que les perchaudes n'évitent pas systématiquement les zones bruyantes. Le fait que les perchaudes ne sélectionnent pas non plus ces zones pour s'alimenter ne supporte pas le mécanisme du refuge acoustique précédemment suggéré. Du moins, pas dans le cas d'une zone sonore de petite taille (~20m rayon) et de courte durée (2h) comme nous avons produit. Un autre mécanisme proposé par Roca et al. (2018) pour expliquer l'augmentation de l'intensité d'alimentation de la perchaude lors des jours de forte activité anthropique est liée à la réaction au bruit des proies. Le bruit pourrait causer une détresse chez les proies de la perchaude, principalement des cyprins. En réponse aux proies en détresse, la perchaude augmenterait l'intensité de son activité alimentaire lors de journée bruyante. Notre

expérience permettait de tester ce mécanisme qu'à une échelle restreinte, le bruit ambiant n'était augmenté que localement et un nombre fixe d'appâts stationnaire étaient présent dans les sites expérimentaux. Néanmoins, nous pouvons affirmer qu'une augmentation locale du bruit ambiant ne provoque pas l'augmentation d'activité alimentaire précédemment observée dans ce système. Il est donc probable que le changement de comportement alimentaire observé soit dû à des processus cognitifs psychoacoustiques pouvant, par exemple, augmenter la vigilance de l'individu.

Le cadre conceptuel des modèles psychoacoustiques met l'emphase sur le rôle du niveau de stimuli de référence lors de l'évaluation de l'effet du bruit sur le comportement. Il est également possible que nous ayons observé pour la première fois le concept de d'enseillement acoustique en milieu naturel. Nos résultats suggèrent que dans certaines situations, l'ajout de bruit dans l'environnement peut stimuler les individus et non les stresser ou distraire. L'environnement sous la couche de glace d'un lac hivernal est naturellement très peu stimulant au niveau sensoriel. La perchaude possède aussi un seuil d'audition au niveau du bruit ambiant naturel que l'on retrouve dans notre système d'étude, c'est-à-dire que la perchaude n'entend pas le bruit ambiant dans nos sites témoins et que la voie sensorielle de l'audition n'y est pas stimulée. Nous avons tenté de contrôler le niveau de stimulation de la voie sensorielle visuelle par l'utilisation de couvercles pour éliminer la lumière passant par les trous de pêche dans la glace. Nous ne dénotons pas d'effet de la lumière sur l'alimentation des perchaudes. Il est possible que la méthode utilisée n'opposait pas réellement un traitement lumière à un sans lumière, mais réduisait plutôt l'intensité lumineuse moyenne des sites, ce qui expliquerait l'absence d'effet de la lumière. Il sera donc important d'évaluer la stimulation multisensorielle de références dans l'environnement utilisé lors de futures expériences. Cela pourrait prévenir l'obtention de résultats contradictoires, étant donné

que le niveau de référence de stimulation sensorielle dépend de l'environnement et de la sensibilité acoustique de l'espèce étudiée.

Du point de vue appliqué, nous avons montré que le bruit anthropique modifie le comportement alimentaire de la perchaude pendant l'hiver. Cette étude est une étape importante dans la compréhension de l'effet de la pollution sonore sur les poissons. Une meilleure compréhension du changement comportemental ainsi que des mécanismes qui en sont responsables permettra le développement de législations plus informées.

## Références bibliographiques

- Ainslie, A. M., Dahl, H. P., De Jong, A. F. C., Laws, R. M. (2014). Practical spreading laws : The snakes and ladders of shallow water acoustics. 2<sup>nd</sup> International Conference and Exhibition on Underwater Acoustics: 879-886.
- Amoser, S., Ladich, F. (2005). Are hearing sensitivities of freshwater fish adapted to the ambient noise in their habitats? *J. Exp. Biol.* 208: 3533–3542.
- Bergman, E., Greenberg, L. A. (1994). Competition between a planktivore, a benthivore, and a species with ontogenetic diet shifts. *Ecology* 75: 1233–1245.
- Bernier, N.J. (2006). The corticotropin-releasing factor system as a mediator of the appetite-suppressing effects of stress in fish. *Gen. Comp. Endocrinol.* 146:45–55.
- Braun C, B. (2015). Signals and noise in the octavolateralis systems : What is the impact of human activities on fish sensory function ? *Integr. Zool.* 10: 4–14.
- Chan, A. A. Y., Giraldo-perez, P., Smith, S., Blumstein, D. T. (2010). Anthropogenic noise affects risk assessment and attention: the distracted prey hypothesis. *Biol. Lett.* 6:458:458c
- Chapman, J. C., Hawkins, A. D. (1973). A field study of hearing in the cod, *Gadus morhua* L. *J. Comp. Physiol.* 85:147-167.
- Clark, W. C., Ellison, W. T., Southall, B. L., Hatch, L., Van Parijs, S. M., Frankelet, A., Ponirakis, D. (2009). Acoustic masking in marine ecosystems: intuitions, analysis, and implication. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 395:201-222.
- Coffin, A, B., Zeddies, D, G., Fay, R, R., Brown, A, D., Alderks, P, W., Bhandiwad, A, A., Morh, A, R., Gray D, M., Rogers, H, P., Sisneros, A, J. (2013). Use of the swim bladder and lateral line in near-field sound source localization by fish. *J. Exp. Biol.* 217(12): 2078–88

- Cott, A. P., Hawkins, A. D., Zeddies, D., Martin, B., Johnston, T. A., Reist, J. D., Gunn, J. M., Higgs, D. M. (2014). Song of the burbot: Under-ice acoustic signaling by a freshwater gadoid fish. *Journal of Great Lakes Research*.40:435-440.
- Fay, R. (2009). Soundscapes and the sense of hearing of fishes. *Integr. Zool.* 4:26-32
- Hawkins, A. D. (1986). Underwater Sound and Fish Behaviour. In: Pitcher T.J. (eds) *The Behaviour of Teleost Fishes*. Springer, Boston, MA.
- Hildebrand, J. A. (2009). Anthropogenic and natural sources of ambient noise in the ocean. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 395:5-20.
- Jacobsen, L., Baktoft, H., Jepsen, N., Aarestrup, K., Berg, S., Skov, C. (2014). Effect of boat noise and angling on lake fish behaviour. *J. Fish Biol.*84:1768-1780.
- Kasumyan, A. O. (2005). Structure and Function of the Auditory System in Fishes. *J. Ichthyol.* 45: 223–270.
- Kasumyan, O. A. (2008). Sounds and sound production in fishes. *J. Ichthyol.* 48(11):981-1030.
- Kunc, H. P., McLaughlin, K. E., Schmidt, R. (2016). Aquatic noise pollution: implications for individuals, populations, and ecosystems. *Proc. R. Soc. B.* 283:20160839.
- Ladich, F., Fay, R. R. (2013). Auditory evoked potential audiometry in fish. *Rev. Fish Biol. Fisheries*.23:317-364.
- Ladich, F. (2014). Fish bioacoustics. *Curr. Opin. Neurobiol.*28:121-127.
- Lewis, T. N., Rogers, P. H (1992). Detection of scattered ambient noise by fish. *J. Acoust. Soc. Am.* 91, 2435.
- Lugli, M. (2015). The tradeoff between signal detection and recognition rules auditory sensitivity under variable background noise conditions. *J. Theor. Biol.* 386:1-6.

- Mann, A. D., Cott, P., Home, B. (2009). Under-ice noise generated from diamond exploration in a Canadian sub-arctic lake and potential impacts on fishes. *J. Acoust. Soc. Am.* 125 (5):2215-2222.
- Mann, A. D., Cott, P., Hanna, B. W., Popper, A. N. (2007). Hearing in eight species of northern Canadian freshwater fishes. *J. Fish Biol.* 70:109-120.
- Magnhagen, C., Johansson, K., Sigray, P. (2017). Effects of motorboat noise on foraging behaviour in Eurasian perch and roach: A field experiment. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 564:115-125.
- Metcalfe, N. B., Huntingford, F. A., Thorpe, J. E. (1987). The influence of predation risk on the feeding motivation and foraging strategy of juvenile Atlantic salmon. *Anim. Behav.* 35:901-911.
- Neo, Y.Y., Parie, L., Bakker, F., Snelderwaard, P., Tudorache, C., Schaaf, M., Slabbekoom, H. (2015)a. Behavioral changes in response to sound exposure and no spatial avoidance of noisy conditions in captive zebrafish. *Front. Behav. Neurosci.* 9(28):1-11
- Neo, Y.Y., Ufkes, E., Kastelein, R. A., Winter, H. V., Ten Cate, C., Slabbekoom, H. (2015)b. Impulsive sounds change European seabass swimming patterns: Influence of pulse repetition interval. *Marine Poll. Bull.* 97:111-117
- Popper, N. A., Fay, R. R. (2011). Rethinking sound detection by fish. *Hearing Research.* 273:25-36.
- Purser, J., Radford, A. N. (2011). Acoustic Noise Induces Attention Shifts and Reduces Foraging Performance in Three-Spined Sticklebacks (*Gasterosteus aculeatus*). *Plos One.* 6(2):e17478
- Radford, N. A., Kerridge, E., Simpson, S. D. (2014). Acoustic communication in a noisy world: can fish compete with anthropogenic noise? *Behav. Ecol.* 25 (5):1022-1030.

- Roca, T. I., Magnan, P., Proulx, R. (2018). Use of acoustic refuges by freshwater fish: theoretical framework and empirical support data in a three-species trophic system. *Freshwater Biol.* (accepted for publication; 17-01-2018).
- Rosa, P., Koper, N. (2018). Intergrating multiple disciplines to understand effects of anthropogenic noise on animal communication. *Ecosphere* 9(2):02127
- Sarà, G., Dean, J. M., Amato, D. D., Buscaino, G., Oliveri, A., Genovese, S., Mazzola, S. (2007). Effect of boat noise on the behaviour of bluefin tuna *Thunnus thynnus* in the Mediterranean Sea. *Mar. Ecol.*
- Shafiei Sabet, S., Neo, Y. Y., Slabbekoorn, H. (2015). The effect of temporal variation in sound exposure on swimming and foraging behaviour of captive zebra fish. *Animal Behav.* 107:49–60.
- Shafiei Sabet, S., Wesdorp, K., Campbell, J., Snelderwaard, P., Slabbekoorn, H. (2016). Behavioural responses to sound exposure in captivity by two fish species with different hearing ability. *Animal Behav.* 116:1–11.
- Shuter, J. B., Finstad, A. G., Zweimülleret, I., Hölker, F. (2012). The role of winter phenology in shaping the ecology of freshwater fish and their sensitivities to climate change. *Aquat Sci.* 74:637-657.
- Slabbekoorn, H. (2012). Measuring Behavioural Changes to Assess Anthropogenic Noise Impact in Adult Zebrafish (*Danio rerio*). *Proceedings of Measuring Behaviour.* 244-248.
- Slabbekoorn, H., Bouton, N., Van Opzeeland, I., Coers, A., Cate, C., Popper, A. N. (2010). A noisy spring: the impact of globally rising underwater sound levels on fish. *Trends in Ecol.* 25(7):419-127.

- Simpson, D. S., Radford, A. N., Nedelec, S. L., Ferrari, M. O. C., Chivers, D. P., McCormick, M. I., Meekan, M. G. (2016). Anthropogenic noise increase fish mortality by predation. *Nat. commun.* 7 :10544.
- Szalma, J. L., Hancock, P. A. (2011). Noise effects on human performance: A meta-analytic synthesis. *Psychol. Bull.* 137:682–707.
- Voellmy, I. K., Purser, J., Flynn, D., Kennedy, P., Simpson, S. D., Radford, A. N. (2014)a. Acoustic noise reduces foraging success in two sympatric fish species via different mechanisms. *Animal Behav.* 89:191-198
- Voellmy, I. K., Purser, J., Simpson, S. D., Radford, A. N. (2014)b. Increased Noise Levels Have Different Impacts on the Anti-Predator Behaviour of Two Sympatric Fish Species. *Plos One.* 9(7):1(7)