



**HAL**  
open science

# Développement de méthodes de suivi des effets des champs magnétiques produits par les câbles d'alimentation sous-marins sur la faune marine

Luana Albert

► **To cite this version:**

Luana Albert. Développement de méthodes de suivi des effets des champs magnétiques produits par les câbles d'alimentation sous-marins sur la faune marine. Ecologie, Environnement. Université de Bretagne occidentale - Brest, 2022. Français. NNT : 2022BRES0033 . tel-03927351

**HAL Id: tel-03927351**

**<https://theses.hal.science/tel-03927351v1>**

Submitted on 6 Jan 2023

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

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

# THESE DE DOCTORAT DE

L'UNIVERSITE  
DE BRETAGNE OCCIDENTALE

ECOLE DOCTORALE N° 598  
*Sciences de la Mer et du littoral*  
Spécialité : *Ecologie marine*

Par

**Luana ALBERT**

**Développement de méthodes de suivi des effets des champs magnétiques produits par les câbles d'alimentation sous-marins sur la faune marine**

Thèse présentée et soutenue à Plouzané, le 31/05/2022

Unité de recherche : Laboratoire des Sciences de l'Environnement Marin (UMR 6539)

## Rapporteurs avant soutenance :

**Anne-Sophie DARMAILLACQ** Maître de conférences HDR, Université de Caen

**Xavier DE MONTAUDOIN** Professeur HDR, Université de Bordeaux

## Composition du Jury :

**Anne-Sophie DARMAILLACQ** Maître de conférences HDR, Université de Caen

**Xavier DE MONTAUDOIN** Professeur HDR, Université de Bordeaux

**Emmanuelle CAM** Professeure HDR, Université de Bretagne Occidentale, présidente du jury

**Sophie LASQUELLEC** Maître de conférences, Université de Bretagne Occidentale, examinatrice

**Tarik MEZIANE** Professeur HDR, Muséum National d'Histoire Naturelle, examinateur

**Laurent CHAUVAUD** Directeur de recherche au CNRS HDR, directeur de thèse

## Invités :

**Sylvain CHAUVAUD** Directeur de l'entreprise partenaire CIFRE TBM environnement, co-directeur de thèse,

**Frédéric OLIVIER** Professeur, co-directeur de thèse, MNHN

**Aurélien JOLIVET** Ingénieure de recherche, co-directrice de thèse, TBM environnement



Ce travail de thèse s'inscrivait dans un dispositif CIFRE (Convention Industrielle de Formation par la Recherche) encadrant la collaboration entre l'entreprise TBM environnement et l'Université de Bretagne Occidentale et a obtenu une subvention de l'Agence Nationale pour la Recherche et la Technologie.

# Remerciements

\*\*\*

Après des heures et des heures passées sur ma chaise, les lunettes vissées sur mon nez et les mains planant au-dessus de mon clavier, je finis sur une note bien douce en pensant à toutes les personnes rencontrées ces trois dernières années. Je souhaite tout d'abord adresser un grand merci à mes encadrants, Aurélie, Fred, Sylvain et Laurent, pour leur confiance, leur bienveillance et leurs conseils avisés. Quatre opinions ça peut faire beaucoup ! Mais toujours constructifs, nos échanges m'ont beaucoup aidée à forger mes propres avis sur mon sujet, mes lectures et surtout à prendre de l'assurance ! Je tiens ensuite à exprimer ma gratitude à Olivier, un encadrant officieux, qui m'a consacré beaucoup de temps aussi bien pour les manips, l'analyse des résultats, que pour relire mes articles et me prêter du matériel, même sur la route des vacances ! ... Une aide très précieuse et infaillible ! Merci.

J'adresse ensuite mes remerciements à mon entreprise et à tous mes collègues ! Mention spéciale pour Nathalie et Anne, dont la bonne humeur, la gentillesse, la patience et l'organisation m'ont permis de travailler dans le grand luxe, malgré ma tête de linotte ! Merci à ma deuxième équipe d'accueil, la team d'Océanopolis, Seb, Yann, Jean, Nicolas, toujours disponibles, toujours prêts à soulever et à trouver des solutions. Ce fut un grand plaisir de travailler dans ma salle noire, en sachant que vous n'étiez pas loin. Et bien sûr, merci à Céline et Dominique d'avoir soutenu ce projet !

Je remercie toutes les personnes avec qui j'ai pu échanger pendant ces trois années, Jean-François et Dorian de l'équipe Mappem, François Deschamps qui m'a permis d'y voir plus clair dans les champs magnétiques, Gaëtan pour son aide sur Matlab, Erwann pour ces superbes photos et Théo mon stagiaire ! Merci à Erwann et Thierry pour mes 250 étrilles, mes 250 parpaings et mes 250 kilos de bobines ! J'en profite pour remercier chaleureusement Thomas et Sarah que j'ai entraînés aux blancs sablons pour mes prélèvements de sable ! Merci à Arthur de m'avoir ensuite aidée à récupérer ce sable de mes carottes. Merci à mes collègues d'enfer de la team PNBI, feu Guigou, Jean-Alix, mon fournisseur officiel de gâteaux et de gaufres liégeoises et mon acolyte du bureau d'en face, Mathilde. Merci pour ces discussions si variées, sans tabou et ton écoute à toute épreuve (même quand je me répète et que tu étais très concentrée). Je revivrais avec grand plaisir (en enlevant le travail) ces heures passées dans notre bureau de 'mamies tisane' ! Sans oublier l'équipe située du côté de la force obscure, les doctorants du Lemar ! Mariana, Amandine, Fanny, Chirine, Mick, Jenn, Valentin, Margot, Wendy, Thomas, Antoine, Anthony, Nolwenn, Victor, Rémi, Mathilde, Manon ! Et puis merci à Eric Dabas de m'avoir fait découvrir la caverne du bricoleur et de m'avoir aidée à poncer et à allumer la scie sauteuse !

Une note plus sérieuse pour remercier les quatre membres de mon jury de thèse, Anne-Sophie Darmaillacq, Xavier de Montaudoin, Sophie Lasquelléc et Emmanuelle Cam qui acceptent de consacrer

---

leur temps à évaluer ces travaux. J'adresse également ma gratitude à Céline Audet qui a participé à mes comités de suivi.

Merci bien sûr à toute ma famille et ma belle-famille pour leur soutien. Enfin, tout comme Frodon ne serait pas allé bien loin sans Sam, Luana ne serait pas allée bien loin sans Pierre, elle n'aurait pas eu de moules, pas de couteau, pas d'étrilles, pas de sable (et oui lui aussi je l'ai amené aux blancs-sablons) et puis surtout elle aurait dû faire sa vaisselle et sa bibliographie toute seule la dernière semaine. Alors merci.

\*\*\*

# Publications et Communications Orales

\*\*\*

## Articles publiés

**Albert, L.,** Deschamps, F., Jolivet, A., Olivier, F., Chauvaud, L., Chauvaud, S., 2020. A current synthesis on the effects of electric and magnetic fields emitted by submarine power cables on invertebrates. *Marine Environmental Research*. 159, 104958. DOI : 10.1016/j.marenvres.2020.104958 (disponible en annexe 1)

**Albert, L.,** Olivier, F., Jolivet, A., Chauvaud, L., Chauvaud, S., 2022. Insights into the behavioural responses of juvenile thornback ray *Raja clavata* to alternating and direct current magnetic fields. *Journal of Fish Biology*, 1-15.  
DOI: 10.1111/jfb.14978

**Albert, L.,** Maire, O., Olivier, F., Lambert, C., Romero-Ramirez, A., Jolivet, A., Chauvaud, L., Chauvaud, S., 2022. Can artificial magnetic fields alter the functional role of the blue mussel *Mytilus edulis*. *Marine Biology*. 169, 5.

## Article en préparation

**Albert, L.,** Olivier, F., Jolivet, A., Chauvaud, L., Chauvaud, S., 202X. Effects of magnetic fields from AC and DC submarine power cables on the behavior of a major predator of the subtidal zone, the velvet crab *Necora puber*.

## Communications orales

**Comité de pilotage du projet OASICE** (février 2020) avec Réseau transport électricité de France (Rte) – Présentation de l’avancée des travaux de la thèse.

**Comité de pilotage du projet OASICE** (mars 2021) avec Réseau transport électricité de France (Rte) – Présentation de l’avancée des travaux de la thèse.

**Journée de l’EDSML** (novembre 2021) – format ‘Ma thèse en 180 secondes’.

## Formations en lien avec le sujet de thèse

Formation sur les champs électromagnétiques dispensée par Rte (février 2019 – 14 h), Paris.

Formation en Expérimentation animale – Fonction de conception ou de réalisation des procédures expérimentales – Modules poissons (Octobre 2020 – 60 h), Oniris, Nantes.

Cours en Biologie animale et comportementale (septembre 2021 – 30 h), dirigé par Klas Abelson et Steven Schapiro, Université de Copenhague, Danemark.

# Table des matières

<b>INTRODUCTION GÉNÉRALE</b> .....	<b>9</b>
<b>PARTIE 1   Vers un système énergétique durable : exploiter les énergies du large</b> .....	<b>10</b>
<b>1   La transition énergétique mondiale</b> .....	<b>10</b>
<b>2   L'essor des énergies marines renouvelables</b> .....	<b>11</b>
<b>3   Le challenge des technologies offshores</b> .....	<b>13</b>
3.1   <i>Un défi économique</i> .....	13
3.2   <i>Un défi sociétal</i> .....	13
3.3   <i>Un défi environnemental</i> .....	14
<b>4   Les câbles électriques sous-marins et leurs émissions</b> .....	<b>15</b>
4.1   <i>Les généralités techniques</i> .....	15
4.2   <i>L'exemple des parcs éoliens offshores</i> .....	17
4.3   <i>Les effets potentiels sur l'environnement marin</i> .....	18
4.4   <i>La notion physique des champs</i> .....	19
4.5   <i>Les émissions magnétiques et électriques des câbles</i> .....	21
<b>PARTIE 2   L'environnement magnétique et électrique de la faune marine</b> .....	<b>24</b>
<b>1   Les sources de champs magnétiques et électriques d'origine naturelle</b> .....	<b>24</b>
<b>2   Les capacités de détection des organismes marins et leurs rôles</b> .....	<b>25</b>
2.1   <i>Les composantes spatiales du champ géomagnétique</i> .....	25
2.2   <i>Les différentes stratégies d'exploitation du champ géomagnétique</i> .....	26
2.3   <i>Les mécanismes biologiques de la magnéto-réception</i> .....	27
2.4   <i>L'électro-réception</i> .....	29
<b>3   Le bilan des connaissances selon les groupes taxonomiques</b> .....	<b>29</b>
3.1   <i>Les tortues de mer et les cétacés</i> .....	30
3.2   <i>Les poissons téléostéens</i> .....	30
3.3   <i>Les élastrèmes</i> .....	31
3.4   <i>Les crustacés</i> .....	31
3.5   <i>Les mollusques</i> .....	31
<b>PARTIE 3   Les interactions des organismes avec les émissions magnétiques et électriques des câbles sous-marins</b> .....	<b>32</b>
<b>1   Un déficit de connaissances</b> .....	<b>32</b>
<b>2   Le compartiment benthique potentiellement menacé</b> .....	<b>33</b>
<b>3   Les enjeux du compartiment benthique</b> .....	<b>37</b>
<b>4   Les défis à relever</b> .....	<b>40</b>
<b>PARTIE 4   Les objectifs et structure de la thèse</b> .....	<b>42</b>
<b>1   Le développement de méthodes de suivi des effets standardisées</b> .....	<b>42</b>
1.1   <i>L'approche en milieu contrôlé</i> .....	42
1.2   <i>L'approche multi-taxonomique</i> .....	42
1.3   <i>L'étude de réponses de court-terme</i> .....	43
1.4   <i>L'étude des réponses comportementales</i> .....	43
<b>2   La structure du manuscrit</b> .....	<b>42</b>
<b>CHAPITRE 1   Insights into the behavioral responses of juvenile thornback ray <i>Raja clavata</i> to alternating and direct current magnetic fields</b> .....	<b>45</b>
Synthèse.....	46
<b>1   Introduction</b> .....	<b>48</b>
<b>2   Material &amp; Methods</b> .....	<b>52</b>
2.1   <i>Animal maintenance and experimental facilities</i> .....	52
2.2   <i>Magnetic field exposure system and experimental tank</i> .....	52
2.3   <i>Experimental procedure</i> .....	53
2.4   <i>Behavioral and statistical analysis</i> .....	56
<b>3   Results</b> .....	<b>58</b>
3.1   <i>Reduction and structure of the variables with PCA</i> .....	58
3.2   <i>Time budget comparison</i> .....	59
3.3   <i>Descriptive analysis of behavioral sequences</i> .....	60
<b>4   Discussion</b> .....	<b>63</b>
<b>CHAPITRE 2   Effects of magnetic fields from AC and DC submarine power cables on the behavior of a major predator of the subtidal zone, the velvet crab <i>Necora puber</i></b> .....	<b>69</b>
Synthèse.....	70
<b>1   Introduction</b> .....	<b>72</b>
<b>2   Material &amp; Methods</b> .....	<b>75</b>
2.1   <i>Crustaceans collection and maintenance</i> .....	75
2.2   <i>Experimental device</i> .....	75
2.3   <i>Behavioral trials</i> .....	76

2.4   Behavioral analyses.....	77
2.5   Statistical analyses.....	78
<b>3   Results.....</b>	<b>79</b>
3.1   Attraction or repulsion responses.....	79
3.2   Activity budgets.....	80
3.3   Moving through the MF gradient.....	81
<b>4   Discussion.....</b>	<b>83</b>
<b>CHAPITRE 3   Can artificial magnetic fields alter the functional role of the blue mussel <i>Mytilus edulis</i>.....</b>	<b>88</b>
<b>Synthèse.....</b>	<b>89</b>
<b>1   Introduction.....</b>	<b>91</b>
<b>2   Material &amp; Methods.....</b>	<b>94</b>
2.1   Magnetic field exposure device.....	94
2.2   Mussel sampling and maintenance.....	95
2.3   Experimental procedure.....	96
2.4   Statistical analyses.....	98
<b>3   Results.....</b>	<b>99</b>
3.1   P1 duration, P2 mean valve angle and filtration rates.....	99
3.2   Time spent in different valve angle categories.....	102
<b>4   Discussion.....</b>	<b>103</b>
<b>CHAPITRE 4   Pilot study of the effects of direct current magnetic fields on the bioturbation activity of the razor clam <i>Ensis magnus</i>.....</b>	<b>108</b>
<b>Synthèse.....</b>	<b>109</b>
<b>1   Introduction.....</b>	<b>111</b>
<b>2   Material &amp; Methods.....</b>	<b>114</b>
2.1   Animal sampling and maintenance.....	114
2.2   Experimental set-up.....	114
2.3   Experimental procedure.....	115
2.4   Quantification of sediment reworking and bioirrigation activities.....	116
2.5   Statistical analysis.....	117
<b>3   Results.....</b>	<b>118</b>
3.1   Description of bioirrigation behavior.....	118
3.2   Description of sediment reworking behavior.....	120
<b>4   Discussion.....</b>	<b>121</b>
<b>DISCUSSION GÉNÉRALE.....</b>	<b>126</b>
<b>PARTIE 1   L'évaluation des effets des champs magnétiques artificiels sur le comportement de la faune benthique en laboratoire est-elle possible ?.....</b>	<b>127</b>
1   L'émission de champs magnétiques en laboratoire : un réel défi.....	127
2   L'étude du comportement.....	129
3   L'effet vs l'impact.....	132
4   L'approche multi-taxonomique.....	132
<b>PARTIE 2   Les probabilités d'exposition aux champs magnétiques artificiels : une dynamique temporelle et spatiale selon les stades de développement.....</b>	<b>133</b>
1   Une sensibilité et une probabilité d'exposition variables selon le stade de développement.....	134
2   Une probabilité d'exposition variable selon l'écologie du mouvement des organismes.....	136
<b>PARTIE 3   Les enjeux dans le contexte de l'exploitation des énergies marines renouvelables et des interconnexions électriques.....</b>	<b>138</b>
1   La mesure et la sélection de valeurs d'intensité et de fréquence réalistes.....	138
2   L'étude et la prédiction des effets d'un réseau de câbles sous-marins complexe.....	141
3   la prédiction des émissions magnétiques dans le temps : comprendre le cycle temporel de fonctionnement des dispositifs offshore.....	142
<b>PARTIE 4   Les perspectives.....</b>	<b>145</b>
1   Les propositions d'approches complémentaires.....	145
2   Les mesures de mitigation à envisager.....	147
<b>Liste des figures.....</b>	<b>151</b>
<b>Liste des tableaux.....</b>	<b>157</b>
<b>Annexes.....</b>	<b>159</b>
<b>Bibliographie.....</b>	<b>166</b>



# Liste des abréviations françaises et anglaises

\*\*\*

AC : courant alternatif traduit de l'anglais '*alternative current*'

CES/SPC : câbles électriques sous-marins/'*submarine power cables*'

CT : '*control treatment*'

DC : courant continu traduit de l'anglais '*direct current*'

EMR/MRED : énergies marines renouvelables/'*marine renewable energy device*'

HV : haute tension traduit de l'anglais '*high voltage*'

LV : basse tension traduit de l'anglais '*low voltage*'

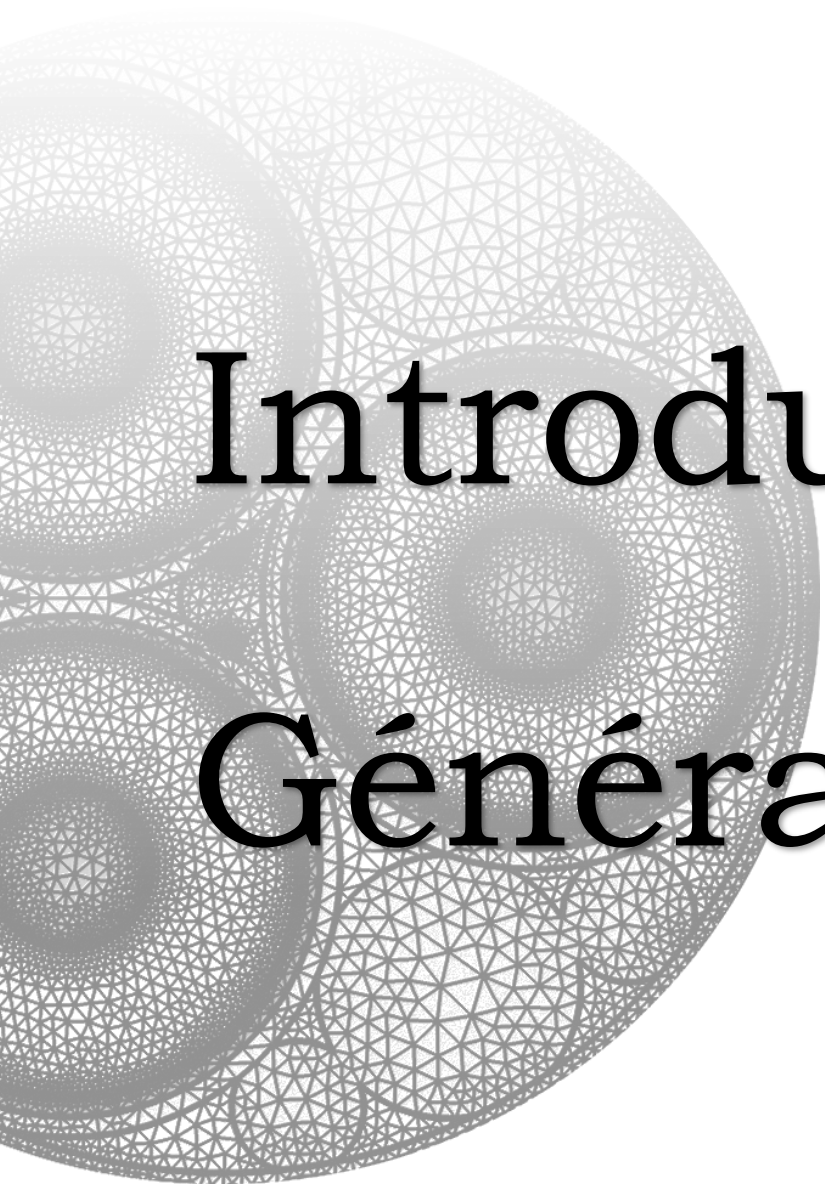
LMM : '*linear mixed model*'

MF : '*magnetic field*'

MV : moyenne tension traduit de l'anglais '*medium voltage*'

PCA : '*principal component analysis*'

Rte : Réseau de transport d'électricité de France



---

Introduction

Générale

---



## PARTIE 1 | Vers un système énergétique durable : exploiter les énergies du large

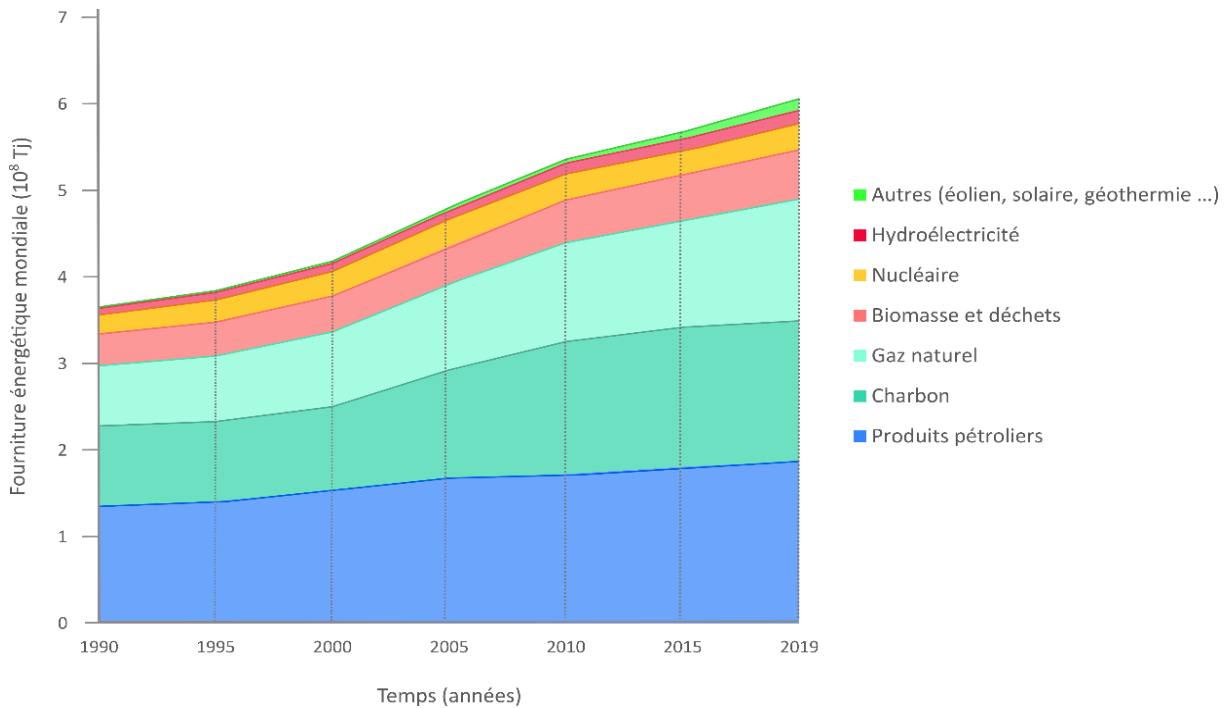
### 1 | La transition énergétique mondiale

« Quand j'étais gamin il y avait la rousserolle effarvate, le pinson des arbres, il y avait la mésange, aujourd'hui ... oiseaux, et encore. Quand j'étais gamin il y avait la grémille, le gardon, la tanche, aujourd'hui ... poissons, et encore ». Comme s'en désole l'océanographe François Sarano<sup>1</sup>, nous avons détruit la diversité du vivant dans nos arbres, nos rivières, nos océans ainsi que dans nos mémoires. Depuis plusieurs décennies maintenant, nos rapports aux écosystèmes sont destructeurs tant sur les plans économiques, sociaux, culturels que politiques. Les dérives des modes de production, de consommation, de déplacement et la multinationalisation des échanges sont en grande partie à l'origine du changement climatique, de la dégradation environnementale et de la perte de biodiversité. Le XXI<sup>ème</sup> siècle fait donc face à des défis majeurs dont le plus urgent est de limiter la rapidité d'évolution du climat.

Actuellement, le secteur de l'énergie est largement dominé par l'exploitation des combustibles fossiles (c.à.d. 63,1 % en 2019) dont la ressource est limitée (Beck et al., 2021; IEA, 2021) (**Figure 1**). Or, ces derniers représentent  $86 \pm 14$  % des émissions mondiales de gaz à effet de serre et contribuent massivement au changement climatique (IPCC, 2021). Indépendamment de ce constat, les besoins énergétiques sont de plus en plus forts, avec une croissance annuelle moyenne de 1,5 %, en écho à la croissance exponentielle de la population mondiale et au développement technologique (De Amorim et al., 2018). Face à cette situation, les états doivent impérativement assurer leur sécurité énergétique future tout en réduisant leur impact environnemental et ils reconnaissent aujourd'hui la nécessité d'adopter un système énergétique durable (Edenhofer et al. 2011).

---

<sup>1</sup> Phrase extraite de la conférence donnée par François Sarano « l'Homme et son rapport au vivant » lors de l'Université Populaire de la biodiversité tenue le 27 et 28 novembre 2021.



**Figure 1** | Évolution temporelle de l’approvisionnement énergétique mondial en fonction des différentes sources (fossiles et renouvelables) de 1990 à 2019. L’axe des ordonnées est exprimé en Téra joules (Tj) ce qui équivaut à 0, 2778 GWh (Gigawatt-heure) (données obtenues sur le site de l’International Energy Agency (IEA))

## 2 | L’essor des énergies marines renouvelables

Pour parvenir à la neutralité carbone, les politiques actuelles encouragent les projets d’exploitation des énergies renouvelables telles que les énergies solaires, géothermiques, océaniques, éoliennes, hydrauliques ou biologiques pour la production d’électricité (Edenhofer et al., 2011). Dominée par les énergies hydrauliques et éoliennes, la part des énergies renouvelables dans la production d’électricité est passée de 14,5 % à 23,2 % en 30 ans (IEA, 2021).

Récemment, la production d’électricité issue de l’énergie éolienne a fortement progressé, notamment en Chine et en Europe, du fait de sa maturité technologique et de la forte disponibilité de sa ressource (**Tableau 1**). Si les installations étaient jusqu’alors principalement terrestres, l’éolien offshore est actuellement en plein essor en raison d’une faible disponibilité spatiale à terre, de son efficacité de production et de ses impacts environnementaux et sociétaux réduits, qui le positionnent comme une des énergies clé de la transition énergétique (Esteban et al., 2011). En 2019, l’éolien offshore représentait 24 % des nouveaux champs éoliens européens, la moitié étant localisée au Royaume-Uni, avec un record de production électrique de 3,6 GW (**Figure 2**) (WindEurope, 2020). Dans certains pays, il contribue substantiellement

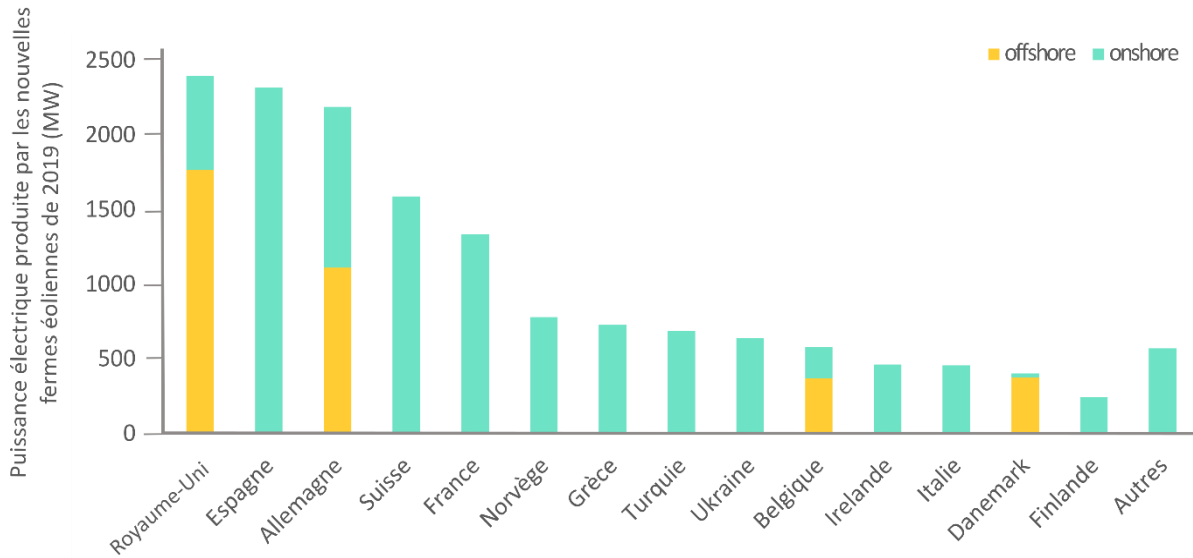


à la production électrique totale et fournit déjà 32 % de l'électricité consommée au Danemark et 12 % au Royaume-Uni (WindEurope, 2020). En France (7 % de l'éolien européen), le parc éolien terrestre a haussé sa production de 17,2 % et les installations offshore sont en cours (Beck et al., 2021).

En outre, l'énergie océanique issue des vagues, des courants de marées et océaniques, des gradients de salinité ou encore des variations thermiques, offre également un grand potentiel de production, dont les technologies d'exploitation sont encore à l'étude (Lewis et al., 2011). Désormais, le développement des énergies marines renouvelables offshore (abrév. EMR), tant océaniques qu'éoliennes, est un moteur substantiel de la transition écologique européenne et reçoit un soutien conséquent de la part des politiques gouvernementales (Gill et al., 2014).

**Tableau 1** | Répartition mondiale de la production d'électricité issue de l'éolien en 2015 et 2019 (Données obtenues sur le site de l'IEA)

Zone géographique	Production électrique (GWh)		Part de production totale (%)	
	2015	2019	2015	2019
Asie	224 946	553 123	26,97	36,94
Europe	319 006	462 933	38,35	30,92
Amérique du Nord	228 701	347 737	27,42	23,23
Amérique du Sud et Centrale	31 389	78 279	3,76	5,23
Océanie	20 760	34 732	2,49	2,32
Afrique	8555	17 461	1,03	1,17
Moyen-Orient	355	1472	0,04	0,09
Eurasie	288	1231	0,03	0,08



**Figure 2** | Nouvelles installations offshore et onshore mises en service durant l'année 2019 en Europe, définies par leur puissance électrique en mégawatt (MW). (Figure reproduite à partir des données de WindEurope, 2020)

### 3 | Le challenge des technologies offshores

#### 3.1 | Un défi économique

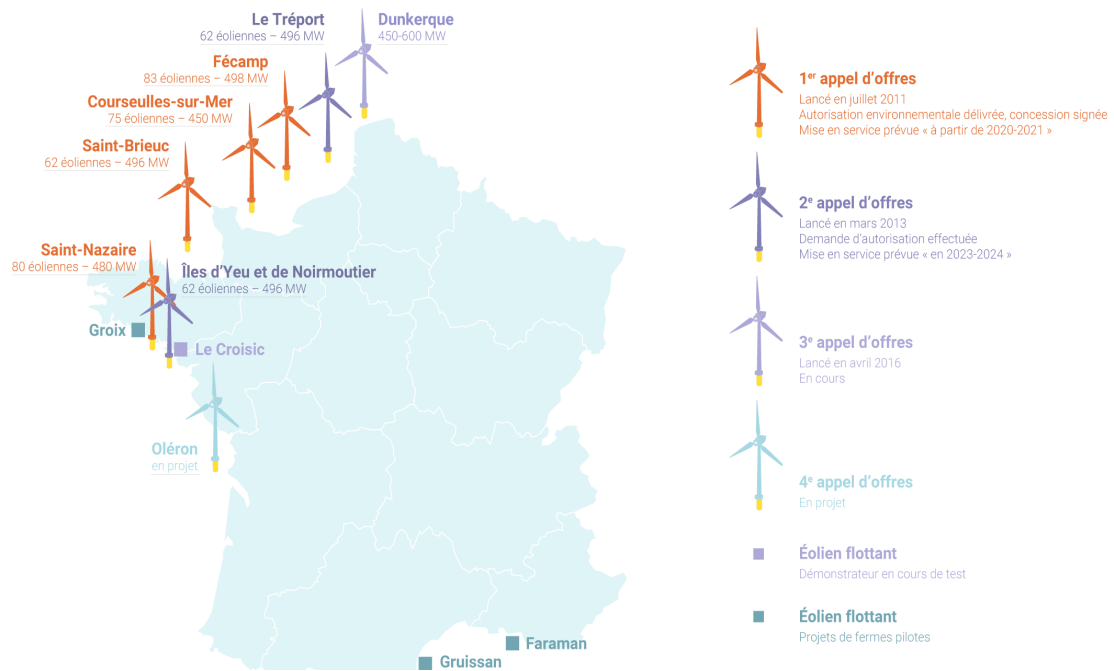
Afin d'atteindre les objectifs de durabilité, le futur système énergétique basé sur les EMR doit satisfaire aux contraintes économiques, sociétales et environnementales (Borthwick, 2016). Les EMR étant intermittentes, celles-ci nécessitent une alternative d'approvisionnement fiable, qui est généralement issue de ressources fossiles. Il existe donc des défis techniques inhérents au stockage de cette ressource imprévisible, pour atteindre un équilibre entre offre et demande. Afin d'être rentables, les EMR doivent donc fournir suffisamment d'électricité en tenant compte des économies réalisées par la réduction de la combustion des énergies fossiles (c.à.d. le charbon, le gaz ou le pétrole; Bryden, 2006) et de leur coût d'installation (Johnston et al., 2020). Néanmoins, encore coûteuses et peu compétitives, les technologies offshores nécessitent un soutien financier public dont l'optimisation dépend de l'estimation de leurs coûts actuels et futurs, lesquels sont encore sujets à controverse (Levitt et al., 2011).

#### 3.2 | Un défi sociétal

Comme mentionné par Borthwick (2016), il existe un « fossé social » entre les engagements politiques en faveur de l'expansion des EMR et l'opinion publique. Tandis que les gouvernements prônent la sécurité énergétique, la réduction des émissions de carbone ou la création d'emplois promises par les EMR, les citoyens dénoncent leur impact visuel,



touristique, environnemental et s'inquiètent des dommages causés au trafic maritime, à la pêche ou aux loisirs. En France, le développement des énergies marines renouvelables offshores est en pleine expansion et l'installation de onze parcs éoliens est d'ores et déjà planifiée (Rte, 2019) (**Figure 3**). Parmi ces derniers, le parc éolien de Saint Brieuc, fait l'objet de débats virulents et de nombreux recours juridiques initiés notamment par les pêcheurs et certaines administrations locales.

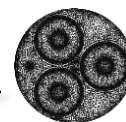


**Figure 3** | Projets éoliens offshores en France (source : France énergie éolienne).

### 3.3 | Un défi environnemental

À l'image de toute industrie, les dispositifs à EMR interagissent et modifient directement ou indirectement l'environnement dans lequel ils sont installés (Copping et al., 2016). La multiplication récente de ces dispositifs a augmenté la probabilité de cumul des effets environnementaux et stimulé la production de données nécessaires à leur compréhension et leur atténuation. Cependant, ce domaine d'étude est encore balbutiant et fortement hétérogène selon les technologies.

Par exemple, l'usage de turbines pour l'extraction de l'énergie marémotrice pourrait perturber les processus de maintien des côtes, du littoral et des estuaires, altérer la stratification des mers continentales et ultimement modifier les écosystèmes (Gill et al., 2014). Il existe également un risque de collision entre les organismes (mammifères marins, poissons, oiseaux



marins) et les composantes mobiles (p.ex. pales, rotors, cerfs-volants marémoteurs) des dispositifs (Copping et al., 2016). Plus largement, l'ensemble des installations pourrait générer une modification des compartiments benthiques et pélagiques par la création ou la destruction de nouveaux habitats. En effet, l'exclusion des pêcheries et l'ajout de substrats durs ou de dispositifs flottants pourraient respectivement s'apparenter à des aires marines protégées ou des récifs artificiels et ainsi accroître l'abondance des espèces (Wilhelmsson et Langhamer, 2014).

Il convient de noter que les potentiels impacts environnementaux varient au cours du cycle de vie du projet, lequel comprend les phases d'installation, d'exploitation et de démantèlement (Boehlert et Gill, 2010). Les préoccupations environnementales majeures relatives aux phases d'installation et de fonctionnement des EMR, découlent notamment de l'utilisation systématique de câbles électriques sous-marins pour le transfert de l'électricité (Taormina et al., 2018).

## 4 | Les câbles électriques sous-marins et leurs émissions

### 4.1 | Les généralités techniques

Jusqu'à présent, la présence de conducteurs électriques était rare en milieu marin et principalement liée au trafic maritime (p.ex. équipement électrique des navires) et à la télécommunication (Otremba et al., 2019). Toutefois, la progression récente des installations offshore entraîne une hausse du nombre de câbles électriques sous-marins (abrév. CES). En outre, la mise en place d'interconnexions électriques entre les pays s'intensifie afin de promouvoir la production et l'utilisation généralisée des énergies renouvelables et de permettre plus de « souplesse » au réseau électrique (Rte, 2019). Les fonctionnalités des CES sont variées et intègrent : l'alimentation en électricité d'îles, de plateformes pétrolières, d'observatoires sous-marins ainsi que le transport de l'électricité produite par les EMR et le support des connexions entre les états voisins, ces deux dernières étant associées aux courants électriques les plus forts (Worzyk, 2009 ; Taormina et al., 2018). Bien que les câbles de télécommunication soient dominants, leur tension électrique est jusqu'à 50 fois inférieure à celle CES<sup>2</sup> (Meißner et al., 2006 ; Ardelean et Minnebo, 2015; Kavet et al., 2016). Les CES peuvent transmettre du courant alternatif (abrév. AC) ou du courant continu (abrév. DC) selon la fonction, la puissance

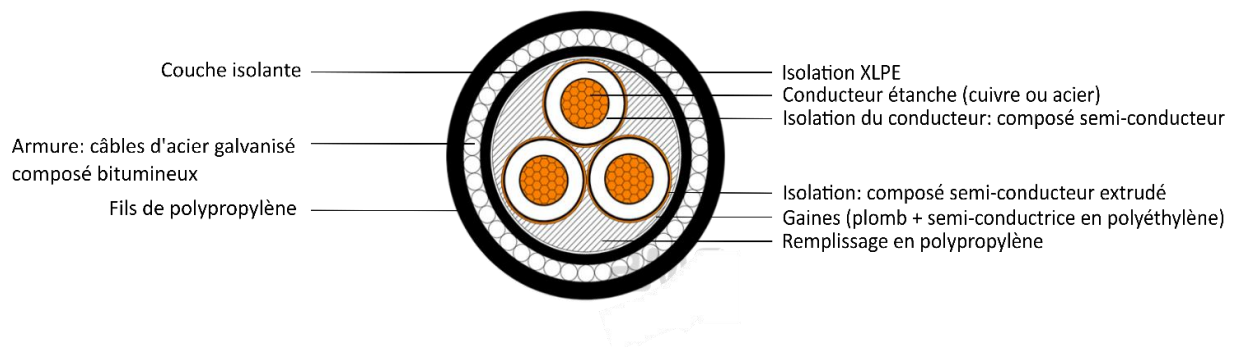
---

<sup>2</sup> La tension électrique totale associée à un câble de télécommunication transatlantique de 7500 km, équipé de 100 répéteurs pour le maintien du signal optique, est d'environ 10 kV contre plus de 500 kV pour les câbles électriques.





et la longueur de la ligne de transmission ainsi que les budgets à disposition. La plupart du temps, les câbles à courant AC constituent l'option la plus pratique et économique pour les distances inférieures à 50 km (Wei et al., 2017). Plus onéreuse, la transmission DC est donc privilégiée pour des distances et tensions électriques supérieures mais requiert l'installation de station de conversion DC vers AC pour la liaison au réseau électrique terrestre. Il existe trois types de câbles définis selon leur nombre de conducteurs, monophasés, biphasés et triphasés; et leur tension (HV pour « *high-voltage* » en anglais, MV pour « *medium voltage* » et LV pour « *low-voltage* »). En général, les câbles mesurent ~ 30 cm de diamètre, pèsent environ 120 kg par mètre et sont constitués d'une succession de couches isolantes et d'une armature métallique assurant une protection mécanique (**Figure 4**). À de rares exceptions près, les câbles ne dépassent pas 300 km de long et sont situés dans les zones côtières jusqu'à la limite de la zone bathyale (< 500 m de profondeur) (Ardelean et Minnebo, 2015). Ces derniers peuvent être suspendus dans la colonne d'eau (appelés câbles dynamiques), enfouis dans le sédiment entre 0,3 à 3 m de profondeur, ou disposés à sa surface. Au sein des parcs éoliens en mer, les câbles sont nombreux et forment un réseau relativement complexe (Sun et al., 2012).

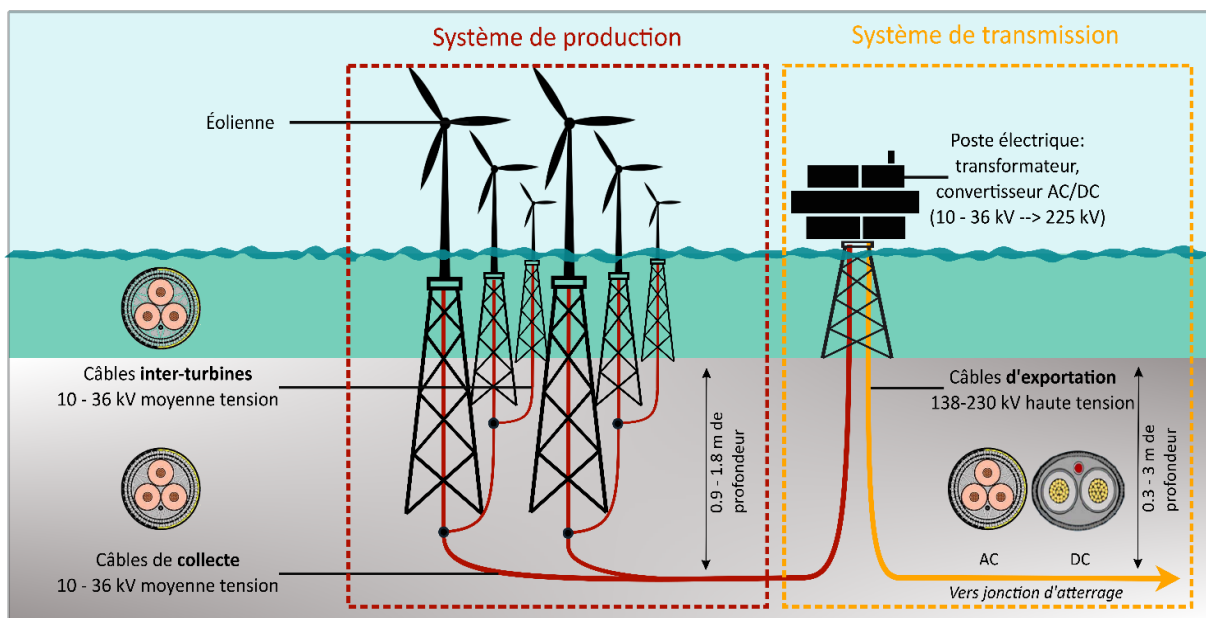


**Figure 4** | Schéma en vue de face d'une section d'un câble HVAC triphasé (Figure élaborée à partir des données du constructeur kvcable ; disponibles à <https://kvcable.com/products/submarine-cable/>)



## 4.2 | L'exemple des parcs éoliens offshore

En règle générale, un parc éolien offshore comprend un système de production et un système de transmission de l'électricité (Wei et al., 2017) (**Figure 5**). Le système de production d'énergie est constitué de câbles inter-turbines (15,5 - 16,5 cm de diamètre) qui recueillent l'énergie de toutes les éoliennes. En mer d'Irlande, le plus grand parc éolien opérationnel de *Walney extension*, compte 87 éoliennes d'une puissance inférieure à 1000 V (p.ex. 690 ou 900 V) et couvre une superficie de 145 km<sup>2</sup> (Natural power, 2015). Les câbles de collecte amènent l'électricité de toutes les éoliennes dans une chaîne ascendante de transformateurs, où l'électricité est portée à des niveaux de moyenne tension (10 - 36 kV), puis de haute tension avant d'atteindre le point de collecte en mer. Les câbles internes (câbles inter-turbines et câbles collecteurs) sont généralement des câbles triphasés à courant alternatif de moyenne tension (10 - 36 kV) (Ardelean et Minnebo, 2015; Worzyk, 2009). Dans la mesure du possible, ils sont enfouis dans le sédiment (0,9 à 1,8 m de profondeur) et protégés par des tubes en « J » au niveau des fondations des sous-stations et des éoliennes (CMACS, 2003; CSA Ocean Sciences Inc. et Exponent, 2019; Natural power, 2015). Enfin, le système de transport de l'électricité est composé de câbles d'exportation (20 - 30 cm de diamètre), généralement de 138 à 230 kV, qui relie le point de collecte en mer à la côte (CSA Ocean Sciences Inc. et Exponent, 2019).



**Figure 5** | Réseaux de câbles sous-marins d'un champ éolien offshore (inspiré par <https://www.rte-france.com/projets/raccorder-les-energies-marines-renouvelables>)



### 4.3 | Les effets potentiels sur l'environnement marin

Au cours des phases d'installation et de démantèlement des câbles, des effets à court-terme localisés dans le temps et l'espace, peuvent être engendrés : perturbation des fonds marins par destruction directe ou modification des habitats benthiques (Dunham et al., 2015), remise en suspension du sédiment et d'éventuels polluants avec la formation de panaches turbides (Worzyk, 2009), ainsi qu'une augmentation du bruit sous-marin ambiant lors des travaux (Nedwell et Howell, 2004). Néanmoins, selon les études menées, ces effets de court-terme seraient relativement mineurs sur la structure et le fonctionnement des écosystèmes (Love et al., 2015).

Durant la phase d'exploitation, les effets associés aux CES surviennent sur le long terme : hausse de la température en périphérie du câble (Emeana et al., 2016), émission de sons continus causés par les vibrations des câbles à haute tension (Meißner et al., 2006), introduction de substrat dur artificiel et risque d'effet récif (**Encart 1**) (Langhamer, 2012; Taormina et al.,



#### Encart 1 | Que sont l'effet récif et l'effet réserve ?

- **L'effet récif** survient lorsque des objets immergés sont colonisés par des espèces issues de la faune et de la flore, menant progressivement à la formation de réseaux trophiques. Les espèces colonisatrices appartiennent à l'épifaune fixée (p.ex. mollusques bivalves), la macrofaune et la méiofaune vagile (p.ex. vers polychètes, échinodermes, crustacés, nématodes) ainsi qu'à la microfaune (bactéries, diatomées). En cas de substrat dur, les câbles sous-marins ne peuvent être enfouis et sont recouverts de structures protectrices (p.ex. matelas de béton, gaine métallique, amas rocheux) constituant de véritables récifs artificiels pour les espèces à la recherche d'habitats à structure complexe.



- **L'effet réserve** découle des interdictions et limitations des pratiques humaines (p.ex. pêche au chalut, dragage etc.) aux abords des câbles et entraîne indirectement la formation de zones protégées avec une hausse de l'abondance spécifique.

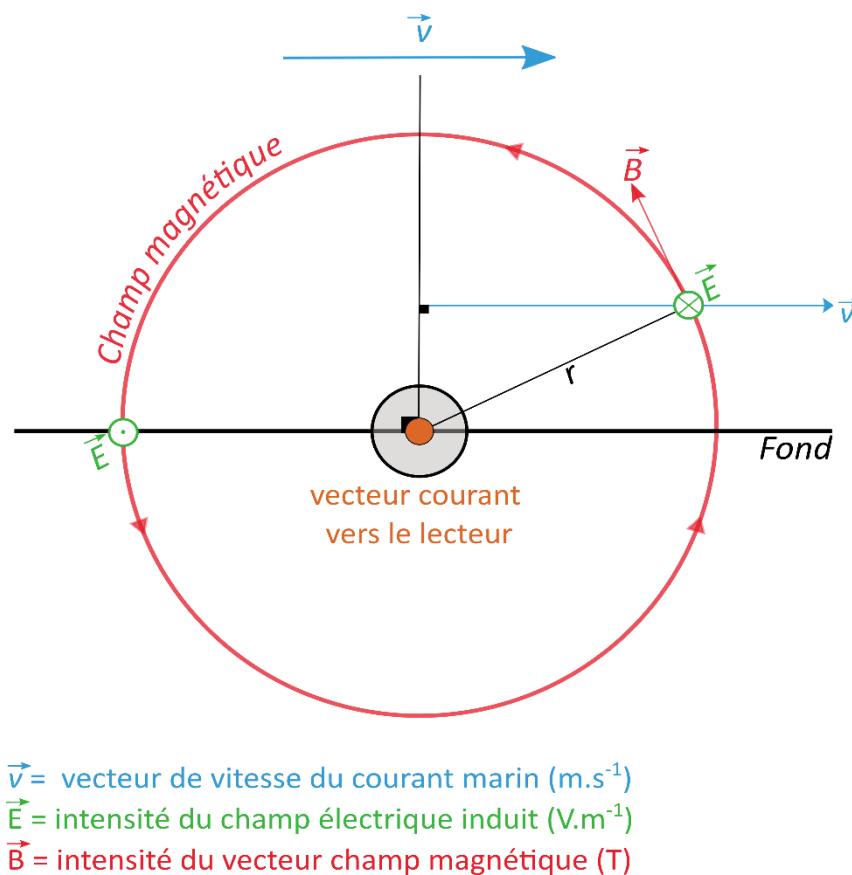


Photos issues de Taormina et al. (2020)



2020), restriction des activités de pêche le long du tracé du câble et potentiel effet réserve (**Encart 1**) (Lindeboom et al., 2011).

Pour finir, les câbles génèrent des champs magnétiques et électriques circulaires et perpendiculaires à la direction du courant électrique (Gill et al., 2012) (**Figure 6**). À l'heure actuelle, la nature et l'ampleur de ces effets sont très insuffisamment étudiées. Taormina et al. (2018) ont notamment souligné l'état critique des connaissances inhérentes à l'introduction de champs magnétiques et électriques artificiels dans l'environnement marin.



**Figure 6** | Représentation des vecteurs du champ magnétique et du champ électrique induit produits autour d'un câble en fonctionnement (adapté de Orr, 2016).

#### 4.4 | La notion physique des champs

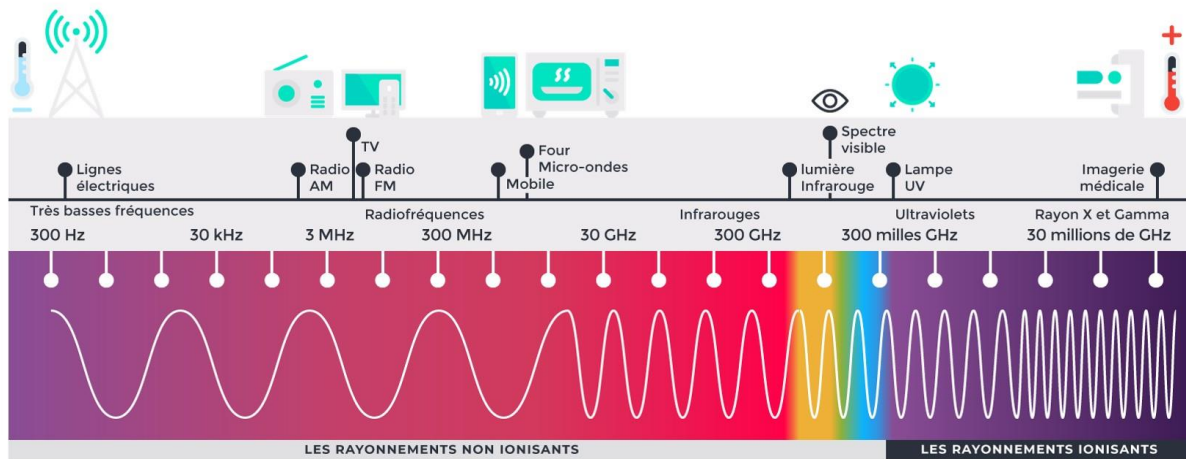
Les champs magnétiques et électriques sont des forces naturellement présentes en milieu marin. En physique, le champ décrit un espace dans lequel une force, générée par une source, interagit avec des objets aux propriétés définies. Dans le cas des champs électriques et magnétiques, les sources identifiées sont respectivement les charges électriques fixes et les charges électriques en mouvement, sur lesquelles les forces des champs vont s'exercer respectivement et réciproquement. En pratique, les champs électriques émanent de la tension électrique générée autour d'un corps conducteur et sont exprimés en volt par mètre ( $\text{V}\cdot\text{m}^{-1}$ ),



tandis que les champs magnétiques sont créés par un courant électrique et sont mesurés en micro-tesla (symbole  $\mu\text{T}$ ).

Chaque type de champ est caractérisé par un nombre d'oscillations par seconde que l'on appelle la fréquence, mesurée en hertz (symbole Hz). Son amplitude de variation est décrite par le spectre électromagnétique (**Figure 7**) et varie de zéro, dans le cas d'un champ statique (ou champ continu) qui est invariable dans le temps, jusqu'à des valeurs très élevées de l'ordre du Gigahertz dans le cas d'un champ alternatif. Les champs magnétiques et électriques naturels sont très peu énergétiques et appartiennent au domaine des très basses fréquences (0 - 300 Hz). Ils diminuent par ailleurs très fortement avec la distance à la source, selon des lois de décroissance variables. Pour des raisons physiques, inhérentes à leur longueur d'onde et leur fréquence, les champs électriques et magnétiques basse fréquence n'échangent pas d'énergie au cours du temps et ne forment donc pas de champs électromagnétiques (détails en **Encart 2**).

Enfin, ces champs ont des interactions différentes avec l'environnement. Si le champ électrique est facilement stoppé par des matériaux conducteurs d'électricité (p.ex. bois, béton, métal), la situation est inverse pour le champ magnétique qui traverse la majorité des milieux sans atténuation. Il peut néanmoins être contenu par des éléments hautement conducteurs (p.ex. cuivre, aluminium) ou à forte perméabilité magnétique tels que le fer ou le cobalt.

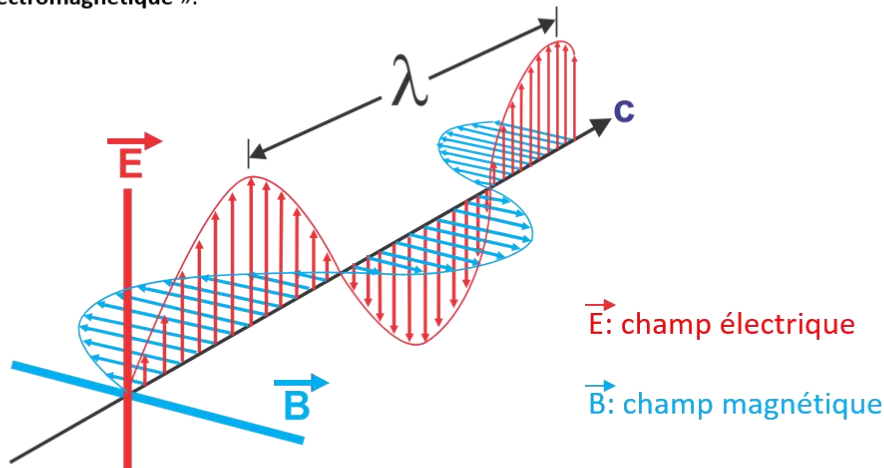


**Figure 7** | Spectre électromagnétique (Source: <https://life-maxx.fr/>)



## Encart 2 | Quand parle-t-on de champ électromagnétique ?

- À mesure qu'ils s'éloignent de leur source, les champs magnétiques et électriques échangent de l'énergie au cours du temps. À une distance donnée de l'ordre de la **longueur d'onde ( $\lambda$ )**, les deux composantes s'équilibrent progressivement (ondes perpendiculaires) et forment alors le « **champ électromagnétique** ».



- Dans le cas d'un **champ basse fréquence** de 50 Hz, la longueur d'onde est relativement élevée et égale à  $\sim 6000$  km. Dans ces conditions, et compte tenu de la relation inverse entre l'intensité du champ et la **distance** à la source, le champ électromagnétique n'a pas le temps de se former avant l'**atténuation** des composantes électriques et magnétiques. Malgré leur coexistence, celles-ci demeurent donc **indépendantes**.

Source: <https://www.becem.be/01emf.html>

### 4.5 | Les émissions magnétiques et électriques des câbles

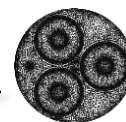
En général, les champs électriques sont confinés à la partie interne du câble grâce à l'utilisation de gaines et d'armures hautement conductrices, telles que des plaques d'acier. En revanche, les technologies d'isolation existantes ne sont que partiellement efficaces pour stopper les émissions magnétiques et ne sont actuellement pas prises en compte dans la conception des câbles. Pour les structures terrestres, les émissions magnétiques peuvent être tempérées par des outils d'absorption ou de déflexion, constitués de matériaux à haute conductivité ou perméabilité magnétique, qui sont inopérants en milieu marin en raison des phénomènes de corrosion (Silva et al., 2006 ; CSA Ocean sciences Inc. et Exponent, 2019). La nature des champs produits dépend du système d'alimentation électrique : les câbles DC émettent des champs DC et les câbles AC des champs AC accompagnés d'un champ électrique



AC induit (Ardelean et Minnebo, 2015) (**Fig. 6**). Leur intensité (ou induction magnétique, en  $\mu\text{T}$ ) varie selon de nombreux facteurs (**Tableau 2**).

Premièrement, elle est proportionnelle à l'intensité des courants électriques et peut varier selon la puissance et la tension de la ligne (Normandeau associates Inc. et al., 2011; Otremba et al., 2019). En conséquence, les systèmes à forte capacité de transmission génèrent des émissions magnétiques plus élevées (Meißner et al., 2006). Néanmoins, grâce à l'amélioration des techniques d'isolation, les câbles à haute-tension (*High Voltage AC* ou *High Voltage DC* en anglais) nécessitent moins de courant pour le transfert énergétique, ce qui réduit leurs émissions relativement à un câble de tension inférieure. Deuxièmement, l'induction magnétique diminue à mesure que la distance à la source augmente. Troisièmement, les émissions magnétiques dépendent du nombre de conducteurs (ou phases) à l'intérieur du câble. Dans les câbles multiconducteurs (c.à.d. triphasés ou biphasés), des champs magnétiques anti-directionnels sont produits et peuvent s'annuler. Par exemple, lorsque deux câbles *HVDC* (1000 A) sont espacés de 0,1 m le champ magnétique est largement inférieur à 1  $\mu\text{T}$  à 11 m, tandis qu'avec un espacement de 10 m il atteint 10  $\mu\text{T}$  au même point de mesure (Worzyk, 2009). Dans le cas des câbles monophasés, les espacements sont trop élevés et varient habituellement de 10 à 100 m (Johansson et al., 2005). Finalement, la torsion hélicoïdale des conducteurs permet de tempérer l'intensité des champs magnétiques globaux d'un facteur 10 (CSA Ocean Sciences Inc. et Exponent, 2019).

L'introduction de champs magnétiques et électriques artificiels dans le milieu marin suscite de vives inquiétudes parmi la communauté scientifique (Taormina et al., 2018). Les origines de ces préoccupations sont liées à la nature et l'intensité des émissions et à leurs interactions avec la faune marine. En effet, d'une part, les champs magnétiques DC peuvent altérer les signaux magnétiques naturellement présents dans l'environnement et exploités par certains organismes (Otremba et al., 2019). D'autre part, les champs magnétiques AC sont des éléments totalement inédits auxquels la faune est encore naïve. Quant aux intensités, celles-ci peuvent être jusqu'à 20 fois supérieures aux valeurs du milieu naturel (**Tableau 2**). Bien que les connaissances sur ces interactions s'étoffent progressivement, de fortes lacunes subsistent, notamment en raison d'un manque de données fondamentales sur la sensibilité de la faune marine aux champs électriques et magnétiques naturels.



**Tableau 2** | Induction magnétique générée par différents types de câbles sous-marins, obtenue par des calculs théoriques ou des mesures in situ (en gras). Les cases grisées correspondent aux données manquantes. Les symboles \* signifie qu'il n'y pas de donnée sur la profondeur d'enfouissement du câble renseignée; et \*\* que les données proviennent de Meißner et al., 2006

Système de transmission	Capacités (A, kV, MW, Hz)	Distance au câble (m)	Induction magnétique ( $\mu\text{T}$ )	Références	
Câble monophasé DC	500 A	0	2000	ACRES, 2006 **	
		5	20		
		20	5		
	1200 A ; 312 MW à 260 kV	0	5000		
		5	50		
	1500 A	Fond*	300		Koops, 2000 **
5		50			
200		13			
Câbles bipolaires (espacés de 10 m)	1330 A	0	>500	Otremba et al., 2019	
		0.4	<50		
Câble triphasé AC	350 A ; 132 kV ; 50 Hz	0	1.6	CMACS, 2003	
		<b>0</b>	<b>0.055</b>		
	<b>60 A ; 11 kV ; 50 Hz</b>	<b>5</b>	<b>0.046</b>		
	<b>50 A ; 33 kV ; 50 Hz</b>	<b>0</b>	<b>0.050</b>		
		<b>5</b>	<b>0.012</b>		
	641 A ; 33 kV	0	1.7		
		2.5	0.61		
	600 A ; 132 kV	2	5		HVIT, 2004**
		265 A ; 33 kV	1.5		
	132.5 A ; 33 kV	1.5	0.9		Gill et al., 2005; 2010
350 A ; 132 kV		0	1.6		
502 A	Fond*	<b>0.005-3.1</b> (gamme des valeurs moyennes)	Hutchison et al., 2018		
Modélisation basée sur les propriétés de 10 câbles AC		1	7.85	Normandeau et al., 2011	
Modélisation basée sur les propriétés de 8 câbles DC		1	78.27		
Câble HVDC	345 A ; 300 kV	2	<b>3.8 <math>\mu\text{T}</math> en moyenne ; max = 18.7 <math>\mu\text{T}</math></b>	Hutchison et al., 2018	
	1320 A ; 500 kV	1.2-1.8	<b>6.8 <math>\mu\text{T}</math> en moyenne ; max = 20.7 <math>\mu\text{T}</math></b>		



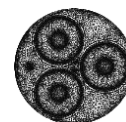


## PARTIE 2 | L'environnement magnétique et électrique de la faune marine

La vie d'un organisme est rythmée par l'expression de comportements assurant sa survie et plus largement la pérennité de son espèce (Danchin et al., 2005). Ainsi il se nourrit, se repose, se camoufle ou se reproduit selon une chronologie dictée par son environnement immédiat (p.ex. Thomas, 2011; Jurcak et Moore, 2014). Le système sensoriel constitue le lien élémentaire entre l'organisme et les caractéristiques biotiques et abiotiques de son environnement. En milieu marin, les signaux sont multiples, de nature acoustique, chimique, visuelle, tactile, électrique ou encore magnétique (Bullock et al., 2008). Face à cette diversité, les espèces marines ont développé une variété de sens leur conférant une perception unique de leur environnement (Dangles et al., 2009), définie comme leur paysage sensoriel (Wilson et Weissburg, 2013). De nombreux organismes marins sont notamment dotés d'une capacité à détecter les champs magnétiques et électriques présents naturellement dans leur environnement (Wiltschko et Wiltschko, 2005).

### 1 | Les sources de champs magnétiques et électriques d'origine naturelle

Sous les océans, comme à terre, 95 % des forces magnétiques du globe dérivent d'une source unique : le champ magnétique terrestre aussi appelé champ géomagnétique. Ce dernier, généré par le mouvement convectif du fer liquide au sein du noyau terrestre, est dipolaire, statique et présente des variations latitudinales fortes, comprises entre 20 - 30  $\mu\text{T}$  à l'équateur et 60 - 70  $\mu\text{T}$  aux pôles (Heilig et al., 2018). Le champ géomagnétique peut être altéré localement (ordre du nanotesla) par des roches magnétisées formant ainsi le champ crustal. Ces dernières sont issues de processus d'extrusion et sont composées de magnétite, un minéral à moment magnétique unipolaire qui enregistre la polarité de la croûte terrestre (Klimley, 2021; Kavet et al., 2016). Le champ géomagnétique se divise en un champ interne et un champ externe. Les champs du noyau et de la croûte forment ensemble le champ terrestre interne qui varie selon des échelles de temps allant de quelques années à quelques millénaires. Le champ externe rassemble plusieurs sources dont les interactions entre la Terre et le Soleil (p.ex. les courants électriques émis dans l'ionosphère et la magnétosphère) ainsi que les courants océaniques et leurs champs magnétiques associés (1 - 100 nT) (détails dans Tyler et al., 2003;



Gill et al., 2014). De fait, le champ externe varie sur des échelles de temps de quelques secondes à quelques jours, selon des amplitudes allant du pico au nanotesla.

La source majeure des champs électriques marins découle de la loi de l'induction électromagnétique de Faraday selon laquelle tout déplacement d'un corps conducteur, tel un organisme vivant ou un courant océanique, dans le champ géomagnétique induit un faible champ électrique (environ  $0,075 \text{ mV.m}^{-1}$  dans le cas d'un courant océanique) (CSA Ocean Sciences Inc. et Exponent, 2019). De plus, des champs électriques basses fréquence (10 Hz), dits bioélectriques, peuvent être directement émis par les organismes marins, et atteindre une valeur de  $500 \mu\text{V.m}^{-1}$  qui est fortement atténuée à 10 - 20 cm de la source (Bedore et Kajiura, 2013).

## 2 | Les capacités de détection des organismes marins et leurs rôles

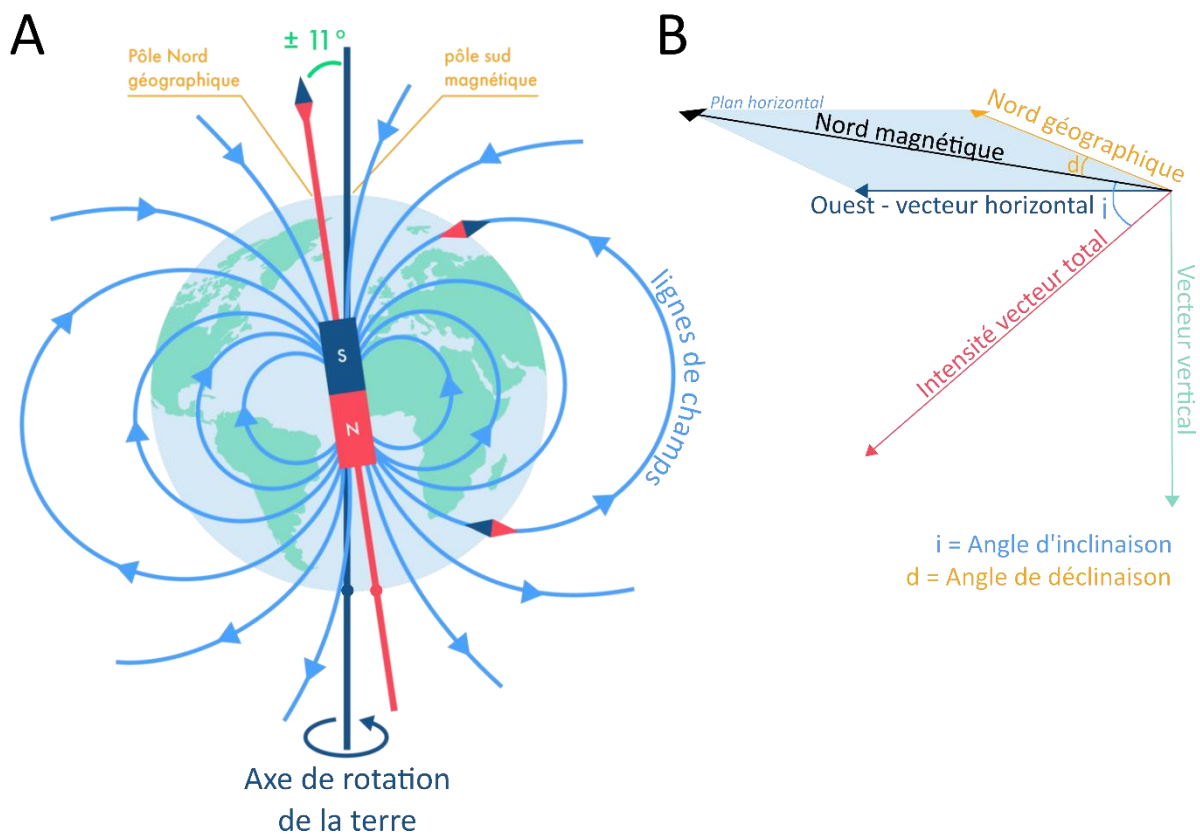
Le champ magnétique terrestre constitue un indice spatial fiable et permanent pour la faune marine, en particulier lorsque les autres repères font défaut, comme dans l'océan ouvert. De fait, à l'inverse des autres types de signaux, le champ géomagnétique demeure régulier au cours des temps écologiques et insensible aux phénomènes saisonniers, climatiques ou bathymétriques. De nos jours, des données empiriques révèlent que les organismes marins peuvent détecter le champ géomagnétique et utiliser ses caractéristiques pour orienter leurs mouvements à large et petite échelle. Ce sens, appelée magnéto-sensibilité ou magnéto-réception, est particulièrement répandue chez les espèces marines dont les cycles de vie nécessitent des déplacements à large-échelle, tels les migrations trophiques ou de frai. Les groupes concernés sont les cétacés (p.ex. Kremers et al., 2014), les élasmobranches (Kalmijn, 1978), les téléostéens (Quinn, 1980; Quin et Brannon, 1982; Walker, 1984), les chéloniens (Lohmann, 1991) ainsi que les crustacés décapodes, isopodes et amphipodes qui se déplacent à échelle plus locale (p.ex. Arendse et Kruyswijk, 1981; Lohmann et al., 1995; Ugiolini et Pezzani, 1995).

### 2.1 | Les composantes spatiales du champ géomagnétique

Le champ géomagnétique varie de manière prévisible à la surface du globe et est défini par des propriétés vectorielles. Ainsi, en un point donné de l'espace, il est caractérisé par (1) les intensités de ses composantes vectorielles horizontales et verticales, (2) l'intensité du vecteur total (somme des vecteurs précédents), (3) l'angle de déclinaison correspondant à l'angle formé entre la direction du Nord géographique et du Nord magnétique (4) l'angle



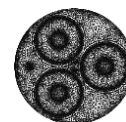
d'inclinaison entre le vecteur total et la surface terrestre (Lohmann et al., 2007) (**Figure 8**). L'angle d'inclinaison évolue avec la latitude; à l'équateur magnétique, celui-ci est nul mais augmente progressivement jusqu'à atteindre une valeur de  $90^\circ$  au niveau des pôles. Il existe, des variations locales et régionales de lithologie et de topographie (p.ex. trait de côte, île, mont sous-marin) à l'origine de signatures magnétiques qui peuvent potentiellement intervenir dans l'orientation des organismes (c.à.d. topotaxie) (Lohmann et Ernst, 2014; Klimley et al., 2021). Les espèces marines ont mis au point différentes stratégies leur permettant d'exploiter une ou plusieurs des composantes spatiales du champ géomagnétique.



**Figure 8** | **A**) Lignes du champ magnétique terrestre dipolaire, formant un angle d'inclinaison avec la surface de la terre variable selon la latitude. Au pôle nord magnétique, les lignes coupent la surface de la terre selon un angle de  $90^\circ$ . Le Nord magnétique est décalé du nord géographique selon un angle de  $11^\circ$ . **B**) Composantes vectorielles du champ magnétique terrestre en un point donné de l'espace (inspiré de Lohmann et al., 2007)

## 2.2 | Les différentes stratégies d'exploitation du champ géomagnétique

Les espèces à « boussole ou compas magnétique », réparties dans l'ensemble du règne animal, utilisent le champ géomagnétique afin de maintenir leur cap par rapport aux pôles magnétiques nord ou sud (Lohmann et al., 2007; Wiltschko et Wiltschko, 2005). Chez certaines tortues marines, ces signaux sont dérivés de l'angle d'inclinaison (p.ex. Light et al., 1993;



Lohmann et Lohmann, 1994), alors que poissons et crustacés peuvent exploiter les indices de polarité fournis par l'intensité du vecteur champ horizontal (Lohmann et al., 1995; Quinn et Brannon, 1982).

Les espèces « à carte magnétique » sont capables d'estimer leur position dans l'espace et d'ajuster leur direction de nage en conséquence (Avens et Lohmann, 2004; Lohmann et al., 2012; Putman et al., 2014a). Ce sens, connu chez les langoustes, les salmonidés, les tortues de mer, l'anguille européenne et possiblement les élasmobranches (p.ex. *Sphyrna tiburo*), requiert une sensibilité forte aux variations à petite-échelle de l'intensité et de l'inclinaison du champ géomagnétique (Putman et al., 2011; Putman, 2018).

Il est courant que les espèces soient dotées à la fois d'un « compas » et d'une « carte » magnétique. Leur utilisation est hiérarchique et dictée par l'échelle spatiale du déplacement ainsi que la disponibilité de signaux environnementaux connexes (Able, 1991).

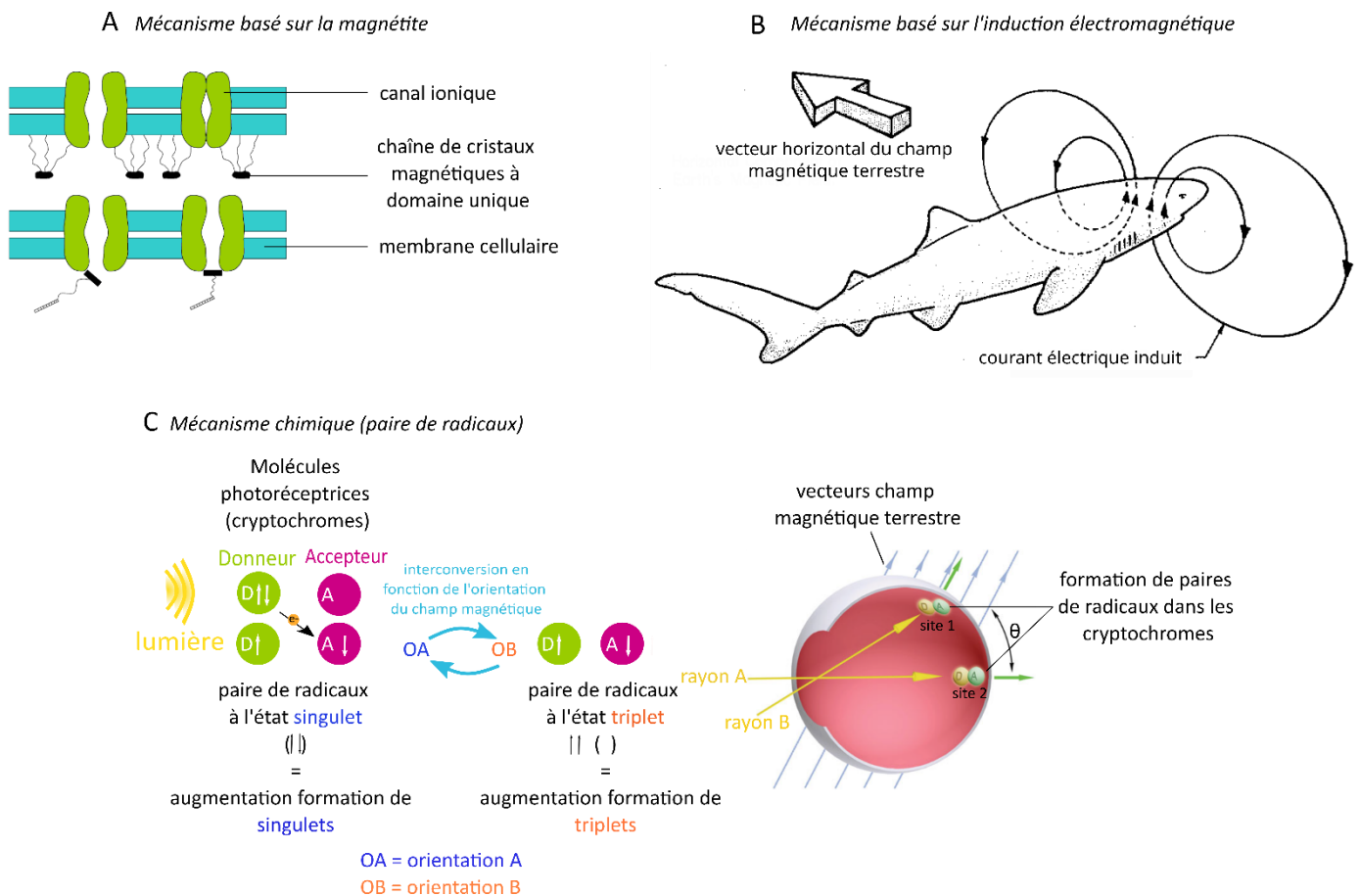
### 2.3 | Les mécanismes biologiques de la magnétoréception

Les mécanismes à l'origine de la magnétoréception des organismes marins et terrestres ne sont pas encore clairement établis. Depuis quelques années, trois hypothèses principales sont discutées : la réception basée sur la magnétite, la réception chimique et l'induction électromagnétique (Johnsen et Lohmann, 2008; Nordmann et al., 2017; Vacha, 2017) (**Figure 9**).

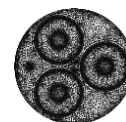
La première hypothèse découle de la détection de particules de magnétite qui s'orientent sous l'effet du champ magnétique (c'est-à-dire cristaux de  $Fe_3O_4$ , qui sont ferromagnétiques et conducteurs d'électricité) dans les tissus animaux (Lowenstam, 1962). Selon cette théorie, lors de leur alignement avec le champ géomagnétique, les cristaux de magnétite pousseraient sur des récepteurs secondaires mécaniques ou ciliés, ou bien ouvriraient des canaux ioniques (p.ex. Cadiou et McNaughton, 2010; résumé dans Shaw et al., 2015; Winklhofer et Kirschvink, 2010). En faveur de ce mécanisme, Ernst et Lohmann (2016) ont observé des changements d'orientation chez la langouste des Caraïbes (*Panulirus argus*) en réponse à des impulsions magnétiques provoquant une rotation de la magnétite. En parallèle, Natan et Vortman (2017) ont proposé que des bactéries magnétotactiques symbiotiques (contenant des particules de magnétite) détecteraient l'angle d'inclinaison du champ géomagnétique constituant ainsi la source de la magnétoréception des animaux.



Le second mécanisme, la réception chimique, implique l'existence d'un photorécepteur associé à des réactions chimiques au sein du système visuel (Ritz et al., 2000), dont les détails figurent dans divers travaux (dans Hore et Mouritsen, 2016). En simplifiant, la réception d'un stimulus lumineux par un cryptochrome, une molécule photoréceptrice, induirait la formation d'une paire de radicaux transitoire (c.à.d. une paire de molécules avec des électrons non appariés) sensible au champ magnétique externe. Cette hypothèse, bien étudiée chez les oiseaux (résumé dans Wiltschko et Wiltschko, 2019) a été récemment corroborée par des faits chimiques, physiques et biologiques (voir les détails dans Worster et al., 2017).



**Figure 9** | Mécanismes théoriques impliqués dans la magnétoréception. **A)** Les chaînes de cristaux de magnétite sont connectées soit à la membrane cellulaire et à ses canaux ioniques soit à l'entrée des canaux ioniques par des filaments de microtubules. L'orientation du champ magnétique externe modifie la position de ces chaînes (ou magnétosomes) ce qui va exercer une traction sur les filaments, fermer ou ouvrir les canaux et ainsi modifier le potentiel de la membrane cellulaire. Adapté à partir de Formicki et al., 2019 **B)** Le déplacement du requin dans le champ magnétique terrestre engendre la formation d'un champ électrique induit qui est perçu par l'animal et lui fournit des informations positionnelles ou directionnelles. Issu de Kalmijn, 1981. **C)** Dans l'œil, les rayons de lumière (A et B) induisent un transfert d'électron entre deux molécules photoréceptrices (D et A) ce qui va entraîner la formation d'une paire de radicaux soit à l'état singulet soit à l'état triplet. Leur ratio est fonction des conditions de champ magnétique (orientation A/B en fonction de l'angle  $\Theta$  formé avec le champ externe ; c.à.d. flèches vertes et grises). Adapté à partir de Shaw et al., 2015



Enfin, le dernier mécanisme s'appuie sur la loi d'induction électromagnétique de Faraday (1832) et propose que tout mouvement d'un animal dans un champ magnétique constant génère une tension dans les parties conductrices de son corps (Paulin, 1995; Kalmijn, 1982). Par conséquent, un signal magnétique pourrait être converti en un stimulus électrique détectable par des cellules sensibles aux champs électriques, telles que les organes électro-récepteurs des éla-smobran-ches, appelés ampoules de Lorenzini (Meyer et al., 2005). Selon des études récentes, ce mécanisme pourrait également intervenir dans la navigation des pigeons (Malkemper et al., 2019; Nimpf et al., 2019).

## 2.4 | L'électroréception

L'environnement marin est l'un des rares habitats permettant la propagation des champs électriques. Ces derniers sont principalement détectés par électro-réception passive chez des vertébrés tels que les éla-smobran-ches, les chondrostéens, les agnathes, certains poissons téléostéens et un cétacé. En règle générale, l'électroréception est un sens de courte portée (de quelques centimètres à quelques dizaines de centimètres) faisant intervenir des organes électro-récepteurs, appelés ampoules de Lorenzini (Collin, 2019; Czech-Damal et Dehnhardt, 2013). Ils permettent la détection des champs bioélectriques associés aux prédateurs, proies ou congénères et sont donc impliqués dans la reproduction, la recherche de nourriture ou la défense (Bullock et al., 2005; Ball et al., 2016). De surcroît, ce sens jouerait un rôle dans les comportements de navigation et d'orientation grâce au mécanisme d'induction électromagnétique (détaillé dans la section 2.3) (Kalmijn, 1982).

## 3 | Le bilan des connaissances selon les groupes taxonomiques

Les connaissances fondamentales sur la magnéto-sensibilité des organismes sont très épar-sées et semblent se limiter à certains groupes taxonomiques (Normandeau associates Inc., 2011; Emma, 2016 ; Albert et al., 2020). La magnéto-réception n'étant pas associée à un organe spécifique, sa mise en évidence est parfois complexe et nécessite souvent un recours à des méthodes expérimentales. Pour des raisons évidentes, liées à la fonction connue de la magnéto-réception, les espèces migratrices ont fait l'objet d'un intérêt plus prononcé que les espèces sédentaires, à faible mobilité ou vivant fixées (Öhman et al., 2007). En conséquence, les données sur la sensibilité des invertébrés marins sont maigres voire inexistantes pour certains groupes.



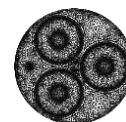
### 3.1 | Les tortues de mer et les cétacés

La plupart des espèces de tortue de mer sont philopatrides et capables de retourner dans leur région natale après plusieurs années passées en mer. Dès l'éclosion, les jeunes tortues (p.ex. *Caretta caretta* ; *Chelonia mydas*) s'engagent dans des patterns migratoires complexes au sein des bassins océaniques et s'orientent grâce aux signatures magnétiques propres aux différentes zones géographiques (Lohmann, 1991; Boles et Lohmann, 2003; Lohmann et al., 2004). Plus tard, les adultes établissent une « carte » de la topographie magnétique des aires traversées pour guider leurs déplacements (Lohmann et al., 2001; Lohmann et Lohmann, 2019).

Chez les cétacés, l'hypothèse d'une capacité à détecter les signaux magnétiques repose essentiellement sur des données corrélatives entre leurs sites d'échouages collectifs, leurs trajets migratoires et la présence d'anomalies magnétiques (Walker et al., 1992). Des données expérimentales obtenues il y a quelques années, tendent à prouver l'existence de la magnéto-sensibilité du grand dauphin (*Tursiops truncatus*) (Kremers et al., 2014).

### 3.2 | Les poissons téléostéens

Les travaux sur la magnétoréception des poissons se sont principalement concentrés sur deux familles d'espèces migratrices : les salmonidés et les anguillidés (Formicki et al., 2019). Des preuves empiriques d'une orientation directionnelle ou d'une réponse comportementale au champ magnétique ont notamment été apportées chez les anguilles européenne (*Anguilla anguilla*), américaine (*Anguilla rostrata*) et japonaise (*Anguilla japonica*) (stade civelle et adultes) (p.ex. Tesch et al., 1992; Van Ginneken et Maes, 2005). Plus récemment une étude a révélé l'existence d'une « carte magnétique » chez *A. anguilla*, qu'elle utilise lors de ses migrations vers les sites de ponte (Baltazar-soares et Eizaguirre, 2017; Naisbett-Jones et al., 2017). Chez les salmonidés, les alevins et saumoneaux du saumon rouge du pacifique (*Oncorhynchus nerka*) semblent posséder une boussole magnétique tout comme la truite arc-en-ciel (*Oncorhynchus mykiss*) et la truite commune (*Salmo trutta*) (Quinn, 1980; Quinn et Brannon, 1982; Walker et al., 1997; Putman et al., 2014ab). De surcroît, des réactions comportementales au champ magnétique surviennent également chez le thon Albacore (*Thunnus albacares*) (Walker, 1984).



### 3.3 | Les éla-smobran-ches

Les éla-smobran-ches (requins et raies) sont des migrateurs réguliers (p.ex. philopatrie, migrations saisonnières), qui maintiennent et évoluent dans un domaine vital (p.ex. Hueter et al., 2005; Chapman et al., 2015). Une sensibilité au champ magnétique (par conditionnement comportemental ou données *in situ*) a été démontrée chez le requin gris (*Carcharhinus plumbeus*) (Meyer et al., 2005; Anderson et al., 2017), le requin-marteau halicorne (*Sphyrna lewini*) (Meyer et al., 2005), le requin à queue courte (*Dasyatis brevicaudata*) (Kirschvink et al., 2001), l'émissole douce (*Mustelus canis*), le requin bleu (*Prionace glauca*) et la pastenague jamaïcaine (*Urobatis jamaicensis*) (Newton et Kajiura, 2017). Cette dernière espèce serait dotée à la fois d'un « compas » magnétique, détectant des indices de polarité (Newton et Kajiura, 2020a) et d'une « carte magnétique » (Newton et Kajiura, 2020b), également présente chez le requin marteau tiburo *Sphyrna tiburo* (Keller et al., 2021).

### 3.4 | Les crustacés

La majorité des travaux a été menée sur la langouste migratrice des Caraïbes (*Panulirus argus*), et a montré que l'espèce peut recourir à la fois à un sens de « compas magnétique » (Lohmann et al., 1995) et de « carte magnétique » (Boles et Lohmann, 2003). Le sens de polarité est également présent chez les isopodes (*Idotea baltica basteri*) et les amphipodes (*Talitrus spp*, *Orchestia cavimana* et *Talorchestia martensii*), qu'il assiste lors de leur migration sur le rivage (synthèse dans Arendse et Kruyswijk, 1981; Ugolini et Pardi, 1992; Ugolini et Pezzani, 1995; Ugolini, 2006; Lohmann et Ernst, 2014).

### 3.5 | Les mollusques

Jusqu'à présent, la magnétosensibilité des mollusques n'a été prospectée que chez une seule espèce, le nudibranche *Tritonia tetraquetra* (anciennement *Tritonia diomedea*). En laboratoire, Lohmann et Willows (1987) ont observé que ce nudibranche aligne son corps dans le sens du champ magnétique ambiant, une faculté que Popescu et Willows (1999) relie aux besoins des individus de retourner vers le rivage, après d'éventuels décrochages causés par les tempêtes. En outre, des enregistrements électrophysiologiques intracellulaires ont indiqué que certaines de ses paires de neurones modifient leur activité électrique après des rotations géomagnétiques (Lohmann et Willows, 1991; Popescu et Willows, 1999; Wang et al., 2003, 2004).



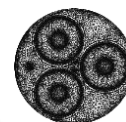


## PARTIE 3 | Les interactions des organismes avec les émissions magnétiques et électriques des câbles sous-marins

### 1 | Un déficit de connaissances

Malgré une forte hausse du nombre de CES, les effets de leurs émissions magnétiques et électriques sur la faune marine sont encore peu documentés (Albert et al., 2020). Ce constat découle partiellement d'un savoir lacunaire et hétérogène sur les capacités de magnéto- et électro-sensibilité des organismes marins (Emma, 2016; Isaacman et Lee, 2009). En théorie, les champs magnétiques et électriques artificiels sont soupçonnés de masquer et ou d'altérer les signaux naturels et d'impacter des processus écologiques essentiels tels que : l'orientation et la navigation lors des migrations à petite ou grande échelle (p.ex. alimentation, frai ou reproduction), les interactions proies/prédateurs et la détection des partenaires sexuels (Ohman et al., 2007; Normandeau associates Inc., 2011; Klimley et al., 2016). En l'état actuel des connaissances, la survie des organismes ne semble pas être directement modifiée par les émissions des câbles (Bochert et Zettler, 2004). En conséquence, les études cherchent à évaluer le potentiel des champs artificiels à provoquer chez les espèces magnétosensibles des réponses comportementales d'attraction ou de répulsion, des entraves aux mouvements locaux ou aux migrations, une désorientation ainsi que des changements comportementaux et physiologiques (résumés dans Fischer et Slater, 2010; Copping et al., 2016). Pour le moment, les travaux expérimentaux ont abordé ces questions à des échelles comportementales, physiologiques de court-terme ainsi que développementales.

Premièrement, les émissions des CES ne semblent pas altérer le succès migratoire des poissons à forte valeur commerciale tels que le saumon Chinook (*Oncorhynchus tshawytscha*), l'esturgeon vert (*Acipenser medirostris*) ou l'anguille européenne (*A. anguilla*), ni celui de cétacé comme le marsouin commun (*Phocoena phocoena*) (Walker, 2001; Ohman et al, 2007; Westerberg et Lagenfelt, 2008; Klimley et al., 2016; Wyman et al., 2018). Néanmoins, certains individus ont dévié de leur trajet usuel aux abords des câbles, en plus de réduire leur vitesse de nage (uniquement chez *A. anguilla*), sans altération significative de la durée migratoire. Deuxièmement, les effets des champs magnétiques et électriques sur la distribution spatiale des organismes (attraction/répulsion) sont contrastés entre et au sein des groupes taxonomiques (c.à.d. poissons, élastomobranches, crustacés décapodes, mollusques, polychètes) (p.ex. Cada et



al., 2011; Bevelhimer et al., 2015; Hutchison et al., 2018; Scott et al., 2018; Jakubowska et al., 2019). Ensuite, lorsqu'ils sont appliqués aux stades embryonnaires, larvaires et juvéniles de poissons téléostéens, les champs semblent induire certaines anomalies de développement ou des altérations comportementales à l'état adulte (Fey et al., 2019a, b; Woodruff et al., 2012; Putman et al., 2014a). Pour finir, des effets à l'échelle physiologique ont été détectés et sont détaillés dans le Erreur ! Source du renvoi introuvable..

L'effort de recherche mené jusqu'à présent est très inégal selon les groupes taxonomiques, la priorité ayant été donnée aux espèces migratrices à fort intérêt commercial. Bien qu'en progrès, l'état des connaissances sur la faune benthique est préoccupant car certains groupes sont totalement négligés (p.ex. mollusques bivalves, céphalopodes) (Albert et al., 2020) (**Tableau 3**). Or, les données déjà recueillies mettent en évidence des réponses propres à chaque espèce, rendant risquée l'extrapolation des résultats au sein d'un groupe. Dans ce contexte, le rôle de la communauté scientifique est de fournir des résultats pertinents et concrets aux acteurs de la transition énergétique. Pour cela, il est nécessaire de classer au préalable les espèces/taxons en fonction de leur risque d'exposition, à la fois en termes de durée et d'induction magnétique, de leur éventuelle magnéto- ou électro-sensibilité et de leur rôle écologique.

## 2 | Le compartiment benthique potentiellement menacé

Les risques d'exposition aux champs magnétiques et électriques des CES sont soumis à une forte contrainte spatiale, directement liée à leurs propriétés physiques. En effet, l'intensité des champs est inversement proportionnelle à la distance au câble. Pour leur sécurité, les équipements sont généralement enfouis dans les sédiments meubles, ou protégés sous des structures lourdes en présence de substrat dur (c.à.d. matelas de béton, amas rocheux). Actuellement, les câbles dynamiques sont encore trop vulnérables à l'usure des courants et leur utilisation demeure encore minoritaire (Weerheim, 2018). Les émissions magnétiques et électriques sont donc principalement attendues à l'interface eau-sédiment, dans un rayon de 10 m autour du câble (Normandeau associates Inc. et al., 2011). Cela étant, les probabilités d'exposition (c.à.d. durée et intensité) des espèces aux champs artificiels sont fortement dépendantes de leur mode de vie, tant en termes de distribution verticale que de mobilité. Au niveau spatial, la communauté benthique (endofaune, benthos, hyperbenthos), vivant en association étroite avec le fond (Sigman et Hain, 2012), subirait donc les inductions

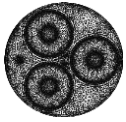


magnétiques les plus fortes, à l'inverse de la faune pélagique (Michel et al., 2007; Albert et al., 2020). À l'échelle temporelle, le risque d'exposition chronique serait plus prononcé pour les espèces sessiles ou à faible mobilité (**Figure 10**).

En parallèle, un autre facteur peut également intervenir et potentiellement aggraver l'exposition des espèces : l'effet récif (**Encart 1** p.12). Ce dernier décrit le phénomène d'attraction des espèces pour les structures de protection des câbles. Les amas rocheux ou les blocs de béton agiraient comme des récifs artificiels complexifiant la structure des habitats et seraient ainsi colonisés par un large panel d'espèces. On s'attend notamment à ce que les crustacés décapodes (tourteau, homard, étrille) s'établissent dans ces zones d'abri, afin de réduire la pression de prédation (Langhamer, 2009; Krone et al., 2013). De même, ces habitats offrent de nouvelles surfaces de fixation pour les espèces sessiles telles que les mollusques bivalves (p.ex. moule bleue, huîtres), dont la présence a déjà été reportée sur les bouées houlomotrices et les fondations des infrastructures offshore (Joschko et al., 2008).

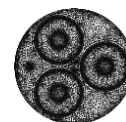
**Tableau 3** | Synthèse des études portant sur les interactions entre les invertébrés marins et les champs magnétiques artificiels

Réponse	Groupe	Espèce	Stade de vie	Mode de vie	Caractéristiques de l'exposition		Effets	Référence		
					Durée	Induction magnétique (mT)				
Survie	Crustacés	Crevette grise européenne ( <i>Crangon crangon</i> )	Adulte	Epifaune vagile	49 j	3.7 mT DC	Aucun	Bochert et Zettler (2006)		
		Isopode ( <i>Saduria entomon</i> )			93 j					
		Isopode ( <i>Sphaeroma hookeri</i> )			34 j					
		Crabe de boue ( <i>Rhithropanopeus harrisi</i> )			57 j					
	Mollusques	Moule bleue ( <i>Mytilus edulis</i> )		Epifaune sessile	52 j					
		Telline ( <i>Limecola balthica</i> )			Endofaune sédentaire	12 days			0.85 - 1.05 mT 50 Hz AC	Jakubowska et al. (2019)
		Gravette ( <i>Hediste diversicolor</i> )								
Physiologique	Crustacés	Crevette grise européenne ( <i>Crangon crangon</i> )	Epifaune vagile	3 h			3.2 mT DC + 50 Hz AC	Pas d'effet sur le taux de consommation d'O <sub>2</sub>		
		Crevette rose ( <i>Palaemon squilla</i> )		Juvénile	6 h	2.8 mT DC	Pas d'effet sur le taux de consommation d'O <sub>2</sub> ; la concentration en haemocyanine et suppression des hausses nocturnes en D-lactate et les concentrations en D-glucose	Scott et al. (2018)		
		Tourteau ( <i>Cancer pagurus</i> )	Adulte						24 h	250; 500 et 1000 µT
	Mollusques	Moule méditerranéenne ( <i>Mytilus galloprovincialis</i> )	Adulte	Epifaune sessile	15–30 min	0.3–1 mT 50 Hz AC	Perturbation des processus cellulaires	Ottaviani et al. (2002), Malagoli et al., (2003;2004)		
		Moule bleue ( <i>Mytilus edulis</i> )			93 j	3.7 mT DC	Pas d'effet sur l'indice de condition ni l'indice de développement gonadique	Bochert et Zettler (2006)		
		Telline ( <i>Limecola balthica</i> )		Endofaune sédentaire	12 j	1 mT 50 Hz AC	Hausse des effets génotoxiques et cytotoxiques	Stankevičiūtė et al. (2019)		
	Echinodermes	Oursin pourpre ( <i>Strongylocentrotus purpuratus</i> )	Embryon	Faune pélagique	23 h	0.1 mT 60 Hz AC (aimant)	Retard de la division cellulaire	Zimmerman (1990)		
		Oursin tropical ( <i>Lytechinus pictus</i> )			26 h	30 mT DC (aimant)	Retard de la division cellulaire et hausse des anomalies de développement	Levin and Ernst (1997)		
					48-94 h	0.39 mT AC 60 Hz (aimant)	Hausse des anomalies de développement			
	Polychètes	Gravette ( <i>Hediste diversicolor</i> )	Adulte	Endofaune sédentaire	8 j	1 mT 50 Hz AC	Pas d'effet sur la consommation de nourriture ni les taux de respiration mais hausse de l'excrétion d'ammonium	Jakubowska et al. (2019)		
12 j					Hausse des effets génotoxiques et cytotoxiques		Stankevičiūtė et al. (2019)			



**Table 3 | Suite**

Comportementale	Crustacés	Homard européen ( <i>Homarus gammarus</i> )	Juvenile	Epifaune vagile	1 semaine/45 min	220 µT 50 Hz AC et DC	Pas d'effet sur les comportements exploratoires et d'abritement	Taormina et al. (2020)	
					Tourteau ( <i>Cancer pagurus</i> )	Juvenile	7 h	2.8 mT DC	Attraction
			Adulte	24 hours	Suppression des préférences de sélection latérale				
		Ecrevisse américaine ( <i>Oronectes limosus</i> )	Adulte	Epifaune vagile	24 h	250; 500; 1000 µT	Attraction, moins de temps en déplacement à 500 et 1000 µT	Scott et al. (2021)	
		Langouste blanche ( <i>Panulirus argus</i> )			24 hours	0.8 mT	Attraction	Tanski et al. (2005)	
		Crabe d'eau douce ( <i>Barythelphusa canicularis</i> )			15 min	703.1 mT	Répulsion	Ernst and Lohmann (2018)	
		Crevette grise européenne ( <i>Crangon crangon</i> )			2h 30 min	50 Hz AC	Attraction et aggrégation	Rosaria and Martin (2010)	
		Isopode ( <i>Saduria entomon</i> )			1.5 hours	2.7 mT DC	Pas d'effet sur la distribution spatiale	Bochert and Zettler (2006)	
		Crabe de boue ( <i>Rhithropanopeus harrisi</i> )			12-24 h	câble <i>in situ</i> 0.01-0.1 mT	Changements comportementaux	Hutchinson et al, 2018	
		Homard américain ( <i>Homarus americanus</i> )			24 h	1.01 mT DC	Pas d'effet sur la distribution spatiale	Woodruff et al. (2012,2013)	
		Crabe de Dungeness ( <i>Metacarcinus magister</i> )			3-4 j		Pas d'effet sur la distribution spatiale ni sur l'activité		
		Crabe rouge ( <i>Cancer productus</i> )					câble 1 <i>in situ</i> 0.014-0.12 mT 60 Hz AC; câble 2 0.025-0.043 kV 60 Hz AC + 0.042-0.08 mT 60 Hz AC	Pas d'effet sur la capturabilité	Love et al. (2017)
		Crabe jaune ( <i>Metacarcinus anthonyi</i> )			1 h	0.042 - 0.08 mT 60 Hz AC	Pas d'effet sur la distribution spatiale	Love et al. (2015)	
		Amphipode ( <i>Gondogenia antarctica</i> )			1 min		Altération des capacités d'orientation	Tomanova et Vacha (2017)	
	Echinodermes	Etoile de mer ( <i>Asturia rubens</i> )			1.5 h	2.8 mT DC	Pas d'effet sur la distribution spatiale	Bochert and Zettler (2006)	
	Mollusques	Gastéropode dulcicole ( <i>Elimia clavaeformis</i> )			48 h	36 mT DC			Cada et al. (2011)
		Corbicule asiatique ( <i>Corbicula fluminea</i> )			1.5 h	2.8 mT			
	Polychètes	Gravette ( <i>Hediste diversicolor</i> )	8 j	1 mT 50 Hz AC	Pas d'effet sur la distribution spatiale mais changements comportementaux	Jakubowska et al. (2019)			

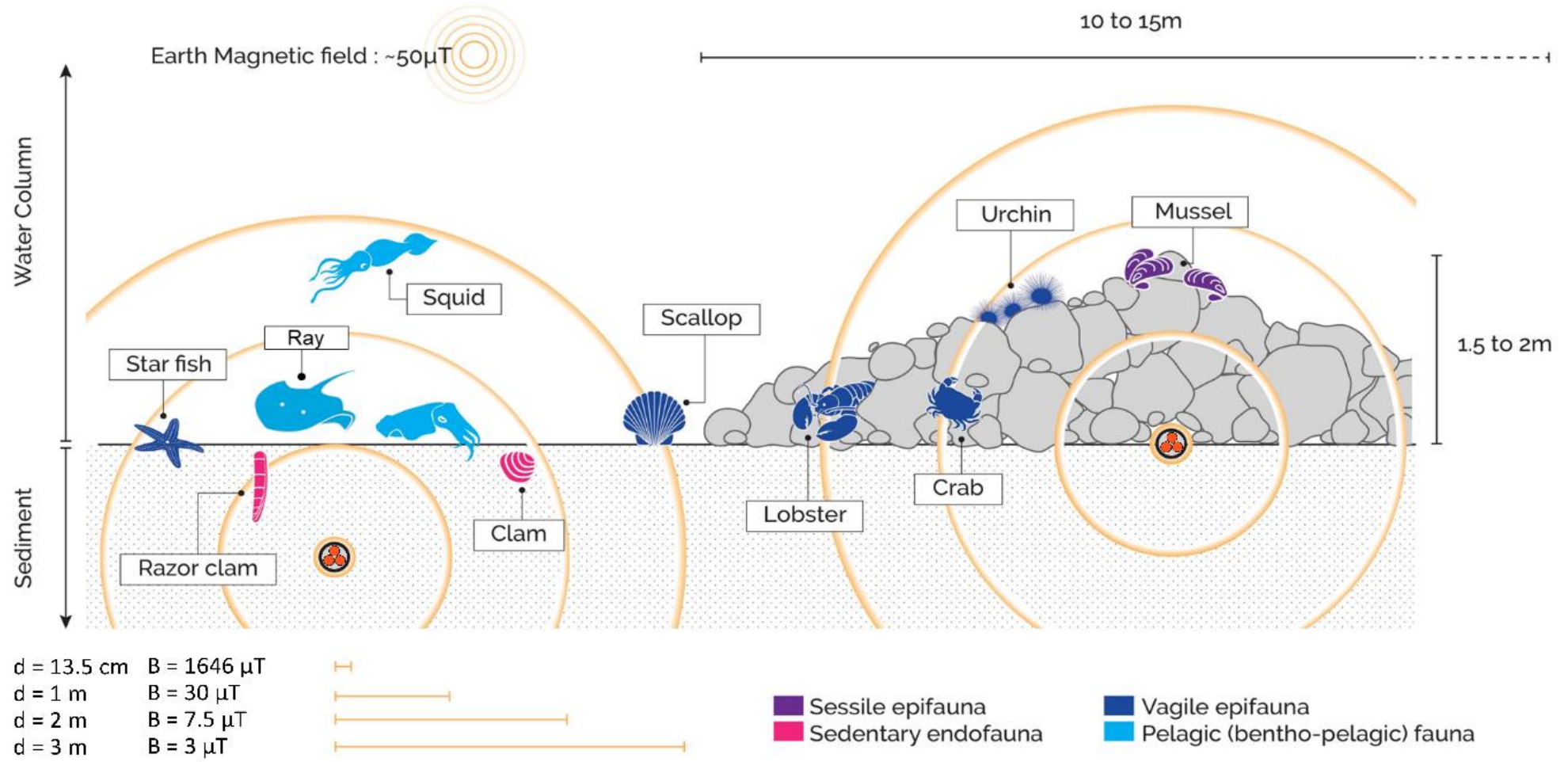
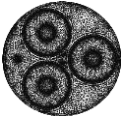


### 3 | Les enjeux du compartiment benthique

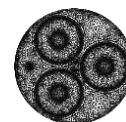
Les communautés benthiques sont fondamentales à l'équilibre général des systèmes marins (Crespo et Pardal, 2020). Elles assurent de façon exclusive des fonctions écologiques essentielles au réseau trophique global. Il existe en effet une interconnectivité entre les compartiments benthiques et pélagiques, appelée le couplage pélogo-benthique, reposant sur des échanges d'énergie, de nutriments et d'organismes.

L'un des rôles écologiques principaux du benthos, est de contribuer aux cycles biogéochimiques par la régénération des nutriments (p.ex. dioxyde de carbone, nitrates, ammonium, azote, phosphate, silicate) nécessaires à la production primaire des couches superficielles (Nixon, 1982). Ce processus de reminéralisation résulte de la dégradation bactérienne de la matière organique présente dans le sédiment. Ensuite, la méio- et la macrofaune participent activement à l'oxygénation des sédiments et au transfert de ces nutriments vers les eaux sus-jacentes, via leurs activités de bioturbation (**Encart 3**) (Michaud, 2009; Hunter et al., 2012; Stief, 2013).

À l'inverse, le comportement alimentaire (par suspension ou filtration) et la biodéposition (fèces et pseudofèces) de la macrofaune benthique, permettent le transport des matières organiques du pelagos vers le benthos ainsi que le maintien de la qualité de l'eau et le contrôle de la biomasse phytoplanctonique (Graf et Rosenberg, 1997; Jansen et al., 2019).



**Figure 10** | Répartition spatiale des principaux groupes d'invertébrés benthiques relativement aux valeurs théoriques attendues à proximité d'un câble triphasé AC de 225 kV et 1000 A (diamètre 27 cm), soit enfoui à 1 m de profondeur soit recouvert d'un matelas rocheux. B définit l'induction magnétique exprimée ( $\mu\text{T}$ ), calculée selon la formule approchée suivante :  $0.25 \times a \times I / d^2$  ; avec a l'écartement entre les conducteurs (12 cm) ; I l'intensité du courant (A) et d la distance au centre du câble (m) (CIGRE, 2009)



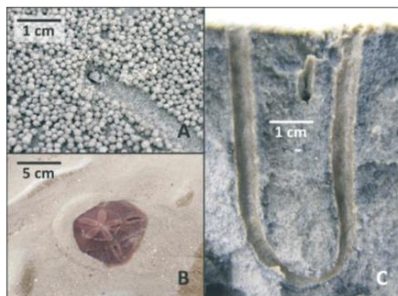
Par ailleurs, certaines espèces benthiques assurent un rôle d'ingénieur de l'écosystème en modifiant leur habitat selon différents processus : stabilisation/déstabilisation des sédiments, bioturbation, formation de substrat biogénique (Widdows et Brinsley, 2002). Ainsi, leurs actions contribuent à lutter contre l'érosion, et favorisent la richesse spécifique et l'abondance des habitats benthiques (Lemieux et Cusson, 2014). Les interfaces eau-sédiment sont donc le lieu de nombreux processus, à la fois biologiques et physiques, qui sont critiques au fonctionnement des écosystèmes. En milieu côtier, ces zones sont déjà soumises à une forte pression anthropique, à laquelle viennent s'ajouter le développement des activités offshore et leurs réseaux de câbles d'alimentation (Griffiths et al., 2017). Il est donc nécessaire d'évaluer rapidement le potentiel des champs magnétiques et électriques à modifier les fonctions écologiques de la faune benthique afin d'anticiper les répercussions sur le fonctionnement global des écosystèmes.



### Encart 3 | Qu'est-ce que la bioturbation?

- La **bioturbation** désigne « tous les processus de transport effectués par les animaux qui affectent directement ou indirectement les matrices sédimentaires » (Kristensen et al., 2012). Elle englobe à la fois le remaniement des particules ainsi que les processus de ventilation (mouvement de l'eau).
- Le **remaniement particulaire** (c.à.d. biomélange) intervient lors du déplacement des organismes, de la construction et l'entretien de leur terrier, de leurs activités d'ingestion et d'excrétion ainsi que durant l'effondrement passif des substrats organiques (p.ex. Middelburg, 2018 ; Aller, 1988 ; Pascal et al., 2019).
- La **ventilation** définit le renouvellement de l'eau des terriers par les organismes pour un apport en oxygène et nutriments neufs et s'accompagne de la bio-irrigation des eaux adjacentes.

Source: Kristensen et al., 2012, A) crabe « bulleur de sable » *Scopimera sp.*, B) oursin plat *Echinodiscus truncatus* C) *Nereis diversicolor*



→ Ces comportements influencent la colonisation bactérienne, les flux de nutriments au sein des compartiments biologiques, et les flux d'oxygène (Welsh, 2003 ; Volkenborn et al, 2016 ; Aller et al, 2019).



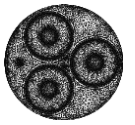


## 4 | Les défis à relever

Bien que l'installation et la mise en service des CES s'accélèrent, l'effort de recherche mené sur les effets de leurs champs magnétiques et électriques sur la faune marine n'est pas proportionnel et peu spécifique selon les lieux de pose. Dans ce contexte, il est indispensable de concevoir une méthodologie expérimentale standardisée permettant une caractérisation ciblée de ces effets sur la faune marine (Albert et al., 2020).

D'une part, les futures études devront être concrètes et intégrer des données réalistes en lien avec les caractéristiques des câbles, telles que le type de transmission, la fréquence, l'induction magnétique, la tension, la longueur de la ligne, la localisation du câble, son type de protection etc. Actuellement, l'accès aux mesures *in situ* de l'induction magnétique des CES est très complexe. Comme le montre le **Tableau 3**, la plupart des données provient de calculs théoriques basés sur les valeurs associées aux performances de pointe des câbles (c.à.d. intensité, puissance et tension maximales). Aussi, la grande majorité des études de laboratoire a été réalisée avec des valeurs de champ magnétique très élevées (de l'ordre du millitesla) mesurables uniquement lors de pics de production occasionnels et à proximité immédiate de la surface du câble. Or, de tels plans expérimentaux ne reflètent pas les conditions dominantes rencontrées par les invertébrés benthiques à l'interface eau-sédiment. L'absence de consensus sur les valeurs d'induction magnétiques entraîne de grands écarts dans les valeurs testées et les réponses biologiques obtenues.

D'autre part, il est nécessaire que les travaux à venir se construisent sur la base de scénarios *in situ* réalistes en conjuguant les données écologiques et les données techniques mentionnées plus haut. Pour cela, des critères de sélection des espèces sont à définir pour l'obtention de résultats pertinents vis-à-vis des schémas spatiaux des émissions magnétiques et électriques. Dans cette optique, le choix des espèces doit découler en premier lieu de leur probabilité d'exposition. Comme mentionné plus haut, une attention particulière est à accorder aux espèces endogées et sessiles (par ex., les vers, les bivalves), et aux espèces en recherche d'un abri (homards, crabes). Jusqu'à présent, la plupart des travaux a été menée sur la base de critères comme la valeur commerciale de l'espèce (par ex, *Cancer pagurus*, *Homarus americanus*, *Panulirus argus*) ou sa classification en tant que bioindicateur de la pollution du milieu (par exemple, *Crangon crangon*, *Hediste diversicolor*, *Mytilus edulis*) (Bat et al., 2013; Quintaneiro et al., 2006). De tels choix ont parfois manqué de pragmatisme,



comme dans le cas des espèces saumâtres *C. crangon* et *H. diversicolor*, dont l'habitat principal (c'est-à-dire estuaire ou vasière) exclut la pose de câbles en raison d'un trafic maritime important ou de raisons écologiques (nursérie). Enfin, il convient de privilégier les espèces aux rôles écologiques majeurs et exclusifs dans le but d'une meilleure extrapolation des résultats à l'échelle des populations et *in fine* de l'écosystème.



## PARTIE 4 | Les objectifs et structure de la thèse

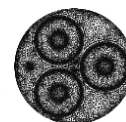
### 1 | Le développement de méthodes de suivi des effets standardisées

#### 1.1 | L'approche en milieu contrôlé

Ce travail de thèse s'inscrit dans un contexte de recherche appliquée et a pour objectif la mise au point de méthodes d'évaluation des effets des champs magnétiques et électriques produits par les CES sur la faune marine. La finalité de ces travaux est de combler la pauvreté de la littérature vis-à-vis de la communauté benthique et de servir de base pour une orientation pertinente des futurs projets de recherche. Dans ce contexte, il convient de préciser que cette thèse vise à mettre en évidence les effets des champs magnétiques à l'échelle individuelle et non leurs impacts, définis comme des changements à l'échelle des populations, des communautés ou des processus écologiques (Boehlert et Gill, 2010). Afin de mettre en évidence des relations causales fiables entre le champ magnétique et les réponses des organismes, l'ensemble des travaux a été mené en laboratoire. L'approche en milieu contrôlé a permis une standardisation des conditions expérimentales par le monitoring spatio-temporel du champ magnétique et son isolement vis-à-vis de facteurs confondants. La première étape de la thèse a donc consisté à mettre au point un dispositif expérimental sécurisé et paramétrable via une interface numérique qui reproduise des champs magnétiques de nature et d'intensité comparables à ceux des CES.

#### 1.2 | L'approche multi-taxonomiques

Compte tenu des lacunes de la littérature et des besoins de l'industrie, l'approche choisie fait intervenir de nombreux modèles d'étude. Le choix des espèces testées repose alors sur les critères hiérarchiques suivants : (1) proximité au câble, (2) durée d'exposition, (3) rôle écologique au sein du compartiment benthique, (4) magnéto et/ou électro-sensibilité avérée(s), (5) sensibilité à l'effet récif, (5) valeur commerciale, (6) taille des individus et (7) maîtrise zootechnique. Sur cette base, les espèces suivantes ont été ciblées : la raie bouclée (*Raja clavata*), l'étrille (*Necora puber*), la moule bleue (*Mytilus edulis*) et le couteau (*Ensis magnus* ou *arcuatus*), qui appartiennent respectivement au groupe des éla-smobran-ches, des crustacés et des mollusques.

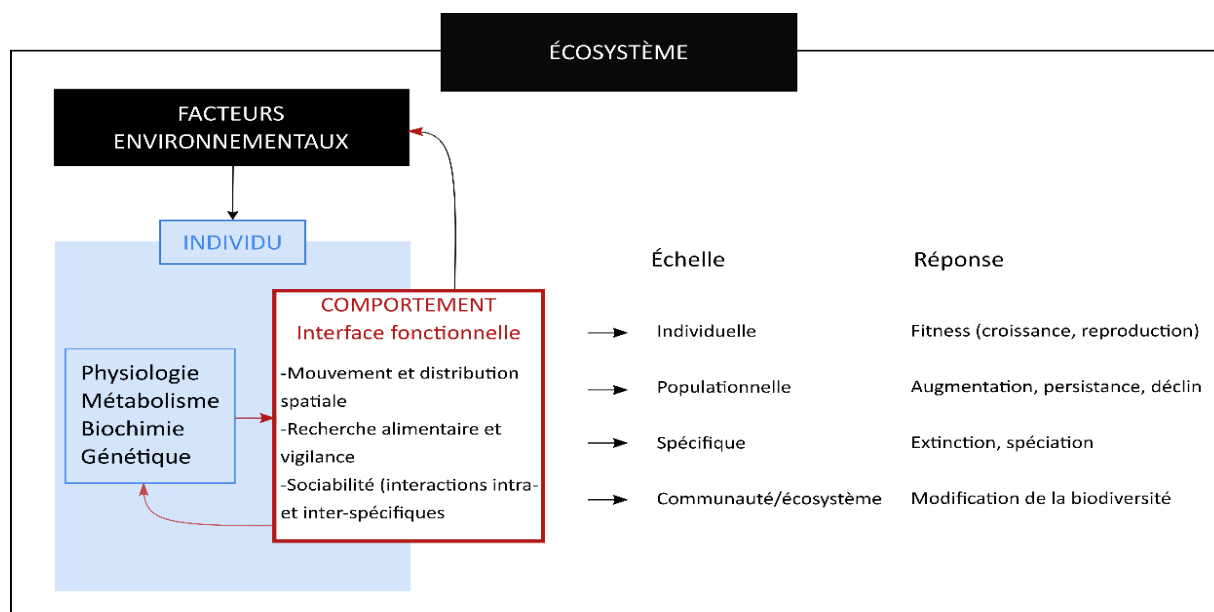


### 1.3 | L'étude de réponses de court-terme

Compte-tenu du caractère pionnier de cette thèse et de l'absence de données de magnéto-sensibilité pour la plupart des invertébrés ciblés, l'étude des réponses comportementales de court-terme (de 20 minutes à 5 jours) a été favorisée. Par ailleurs, des contraintes d'ordre technique et sécuritaire, ont limité la durée d'émission des champs magnétiques.

### 1.4 | L'étude des réponses comportementales

Les études ont été menées à l'échelle du comportement individuel. L'analyse comportementale est actuellement une des techniques les plus intégrative et sensible pour évaluer les effets sublétaux des stressseurs environnementaux sur les organismes (Weis, 2014; Hasenbein et al. 2015). En effet, résultant de la combinaison entre les facteurs endogènes de l'organisme (c.à.d. génétiques, biochimiques, physiologiques, morphologiques) et environnementaux, le comportement constitue une interface fonctionnelle entre l'individu et son écosystème (Sih et al., 2010) (**Figure 11**). Il assure ainsi la place de l'individu au sein des dynamiques écologiques, au travers de ses interactions intra- et inter-spécifiques (Saaristo Minna et al., 2018). L'effet potentiel des champs magnétiques et électriques a été prospecté sur des réponses comportementales à forte valeur écologique (p.ex. comportements d'alimentation



**Figure 11** | Schéma conceptuel de la dimension intégrative du comportement vis-à-vis des autres systèmes biologiques. À l'échelle de l'individu, les réponses comportementales peuvent agir sur les traits essentiels à sa valeur sélective avec de potentielles répercussions en chaîne sur les niveaux organisationnels supérieurs, jusqu'à l'écosystème. Le comportement est impliqué dans des boucles de rétroaction : il agit directement sur les facteurs environnementaux qui vont à leur tour façonner l'expression et le développement des phénotypes individuels (adapté de Aimon, 2019 ; Sih et al., 2010)



et bioturbateur), participant directement à l'équilibre des niveaux organisationnels supérieurs (c.à.d. population, communauté, écosystème) (Amiard-Triquet 2009; Hartmann et al., 2016).

## 2 | La structure du manuscrit

Le manuscrit est organisé en quatre chapitres, rédigés sous forme d'articles scientifiques et dédiés chacun à un modèle biologique. L'ordre des chapitres est fonction de la proximité des espèces avec le câble, qui est le reflet direct de leur exposition à des intensités croissantes de champs magnétiques (et électriques). Chaque chapitre comprend une synthèse en français. Enfin, le manuscrit est clos par une discussion générale identifiant les résultats principaux et leurs implications pour les futures recherches. Le dispositif expérimental (c.à.d le générateur de champs magnétiques) est commun à l'ensemble des études/chapitres. Une description détaillée est présentée en préambule du chapitre 1.

Le **Chapitre 1** présente l'évaluation de réponses comportementales de court-terme (1h) de la raie bouclée *Raja clavata* face à des champs magnétiques AC (50 Hz) et DC uniformes de 450  $\mu$ T, selon un plan d'échantillonnage focal basé sur un éthogramme détaillé. Le chapitre 1 a fait l'objet d'une publication dans *Journal of Fish Biology*. Le **Chapitre 2** porte sur l'étrille *Necora puber* et évalue les interactions d'un gradient d'intensités des champs magnétiques (AC et DC de 70 à 300  $\mu$ T) avec sa distribution spatiale, son comportement d'abritement et sa prise alimentaire, lors de tests courts (20 minutes). Le chapitre 2 est bientôt prêt pour une soumission dans les journaux *Journal of Marine Science* ou *Journal of Marine Biology and Ecology*. Le **Chapitre 3** présente une étude sur la moule bleue *Mytilus edulis*, évaluant les effets de champs magnétiques DC de 300  $\mu$ T sur son activité de filtration. Le chapitre 3 est en cours de révision dans le journal *Marine biology*. Le **Chapitre 4** expose les résultats des travaux exploratoires menés sur le comportement de bioturbation du couteau *Ensis magnus*, lors d'exposition à un champ uniforme DC de 300  $\mu$ T. L'introduction est inspirée d'un travail de synthèse bibliographique effectué la première année de thèse et publié dans *Marine Environmental Research*.



# CHAPITRE 1

# Synthèse du chapitre 1

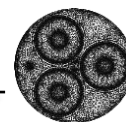
\*\*\*

Ce premier chapitre est consacré à l'étude des réponses comportementales des juvéniles de raie bouclée *Raja clavata* lors d'expositions à des champs magnétiques uniformes de 450  $\mu\text{T}$ , à la fois statiques (DC) et alternatifs (AC, 50 Hz). Cette espèce, appartenant au groupe des élaémobranches, est choisie en raison de son mode de vie benthique et de ses capacités de détection des champs électriques et magnétiques naturels. Ces deux caractéristiques en font une espèce modèle pertinente pour évaluer les effets des émissions de câbles d'alimentation électriques enfouis dans le sédiment. L'intensité du champ magnétique appliquée a été calculée à partir de formules théoriques. Celle-ci correspond à l'émission magnétique d'un câble monophasé enterré à 0,4 mètres de profondeur au niveau de l'interface eau-sédiment (15 cm de diamètre, 1000 A). Comme approche initiale, nous avons volontairement étudié les intensités magnétiques les plus élevées produites par ce type de câble et appliqué des conditions identiques entre les champs AC et DC, à des fins de comparaison.

Les juvéniles de raie ( $n = 15$ ) ont été exposés pendant une heure, à un champ AC, DC ou au champ magnétique ambiant (47  $\mu\text{T}$ ), le matin ou le midi afin de tenir compte de leur rythme circadien, caractérisé lors d'une expérience pilote. Les données comportementales ont été acquises selon un plan d'échantillonnage focal à partir d'un éthogramme détaillé et établi au préalable. Selon une approche qualitative, les séquences comportementales ont été comparées entre les différents traitements expérimentaux. Afin d'être comparées d'un point de vue quantitatif, ces séquences ont été regroupées selon trois catégories : '*immobilité*', '*activité horizontale*' (sur le sable) et '*activité verticale*' (dans la colonne d'eau).

Dans l'ensemble, les réponses comportementales qualitatives ou quantitatives des raies juvéniles n'ont pas varié de manière significative entre les individus témoins (champ ambiant) et les individus exposés au cours de la période matinale. Néanmoins, les raies soumises à un champ magnétique à courant continu (DC) ont significativement augmenté leur activité au cours de la période de midi. Des schémas de synchronisation comportementale ont également été relevés chez les individus exposés au courant AC l'après-midi (similitudes chronologiques, temporelles et qualitatives).

\*\*\*



# Insights into the behavioral responses of juvenile thornback ray *Raja clavata* to alternating and direct current magnetic fields



Luana Albert<sup>a,c</sup> | Frédéric Olivier<sup>b</sup> | Aurélie Jolivet<sup>a</sup> | Laurent Chauvaud<sup>c</sup> | Sylvain Chauvaud<sup>a</sup>

<sup>a</sup> TBM environnement, Auray, France.

<sup>b</sup> Muséum National d'Histoire Naturelle, Biologie des Organismes et Écosystèmes Aquatiques (BOREA), UMR 7208 MNHN/SU/UNICAEN/UA/CNRS/IRD, Concarneau Cedex, France.

<sup>c</sup> Université de Brest, Laboratoire des Sciences de l'Environnement Marin (LEMAR - UMR 6539 CNRS, UBO, IRD, IFREMER), LIA BeBEST, Institut Universitaire Européen de la Mer, Plouzané, France.

Article published in *Journal of Fish Biology* in 2022.  
DOI: 10.1111/jfb.14978



## Abstract

As part of energy transition, marine renewable energy devices (MRED) are current expanding in developed countries inducing the deployment of dense networks of submarine power cables. Concern has thus raised about the cable magnetic emissions (direct or alternating current) because of potential interference with the sensorial environment of magneto-sensitive species, such as sharks and rays. This study sought to assess the short-term behavioral responses of juvenile thornback rays (*Raja clavata*) ( $n = 15$ ) to direct and alternating (50 Hz) uniform 450- $\mu$ T artificial magnetic fields using 1 h focal-sampling design based on a detailed ethogram. Careful control of magnetic fields' temporal and spatial scales was obtained in laboratory conditions through a custom-made Helmholtz coil device. Overall, qualitative or quantitative behavioral responses of juvenile rays did not significantly vary between control *vs.* exposed individuals over the morning period. Nonetheless, rays under direct current magnetic field increased their activity over the midday period. Synchronization patterns were also observed for individuals receiving alternating current exposure (chronologic and qualitative similarities) coupled with a high inter-individual variance. Further studies should consider larger batches of juveniles to address the effect of long-term exposure and explore the sensitivity range of rays with dose-response designs.

**Key words:** magnetic fields, magneto-sensitivity, elasmobranchs, submarine power cables, marine renewable energy devices, behavior



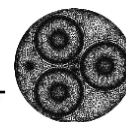


## 1 | INTRODUCTION

Recent technological improvements and renewable energy goals are driving the growth of energy infrastructures in the ocean. Such infrastructures are essential to the offshore energy sector (oil, gas, wind, wave, and tidal energy) and global communication, and include platforms, submarine pipelines, and moorings, as well as power and telecommunication cables (Meißner et al., 2006). In many countries, ocean energy exploitation is an attractive alternative to fossil fuels, which are major sources of atmospheric CO<sub>2</sub> (IEA, 2015). Therefore, an increasing number of offshore renewable energy devices (MREDs) is being planned in coastal areas (IRENA, 2019; Soares-Ramos et al., 2020). Within this context, submarine power cables (SPCs) are extensively deployed to bring ashore the electricity produced by offshore wind farms and tidal/wave turbines, as well as to establish electrical interconnections between countries (Ardelean and Minnebo, 2015; Rte, 2019).

One of the major concerns related to the operation of SPCs is the introduction of artificial magnetic (expressed in teslas, T) and electric fields (expressed in volts per meter, V/m) into the marine environment (Taormina et al., 2018; Otremba et al., 2019). Such artificial sources may mask or alter the natural magnetic field (i.e., the Earth's magnetic field, also referred to as the geomagnetic field) and electric cues, thereby impacting ecological processes in magneto- and electro-sensitive species (e.g., teleost fish, mammals, crustaceans, molluscs, elasmobranchs; reviewed in Fischer and Slater, 2010). Therefore, vital functions and behaviors such as spawning or feeding migrations, homing, predation efficiency, and detection of sexual mates could be disrupted (Ohman et al., 2007; Normandeau associates Inc. et al., 2011; Klimley et al., 2016).

Although modern cable insulation fully shields the electric fields, the magnetic fields radiate to the outside, and their potential interactions with marine life largely depend on the characteristics of SPCs (CSA Ocean Sciences Inc. and Exponent, 2019). The geomagnetic field is a direct current (DC) field, meaning that its polarity is constant over time and varies from 20 to 70  $\mu$ T. Cables carrying DC also produce a constant magnetic field and can thus modify the ambient geomagnetic field (Otremba et al., 2019). Cables can also transfer alternating current (AC) that changes direction 50 or 60 times per second (50-60 Hz) and produce independent magnetic fields outside the cable (Kavet et al., 2016). According to the law of electromagnetic induction, a moving object (e.g., a swimming organism or an ocean current) in a conductive environment (e.g. seawater) with a DC or AC magnetic field can induce weak DC or AC electric fields, respectively (Worzyk, 2009; CSA Ocean Sciences Inc. and Exponent, 2019). The magnetic field strength (i.e.



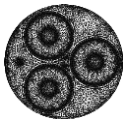
magnetic induction) depends on the number, twisting, and inter-conductor distance, but also on the power, voltage, and current intensity (Meißner et al., 2006; Worzyk, 2009). Specifically, this field strength is linearly proportional to the current intensity and decreases with distance from the cable (Otremba et al., 2019). Based on simplified formulas that do not integrate the magnetic field compensation effect, the potential emission range of cables can be estimated. For example, at a similar current intensity (1000 A), AC or DC single-phase cables (15 cm diameter), three-phase AC cables, and bipolar DC cables (27 cm diameter, 12 cm space between conductors) that are buried at a 0.3-3 m depth (Albert et al., 2020; Meißner et al., 2006; Taormina et al., 2018), produce magnetic fields of 670-70, 180-3, and 170-3  $\mu\text{T}$  at the seabed, respectively (personal calculations based on simplified formulas from Salinas et al., 2009; detailed in the Supplementary figure 1).

Nevertheless, the rise in SPC number has not been accompanied by a commensurate research effort to evaluate the potential impacts of these infrastructures, even for species identified as vulnerable such as elasmobranchs (Myers et al., 2007; Dulvy et al., 2014). Globally, sharks and rays are under heavy fishing pressure, both directly and as by-catch, and 25 % of their populations are currently in decline (Molina and Cooke, 2012; Janse et al., 2017). These animals use an extremely sensitive electrosensory organ (the ampullae of Lorenzini) (Kalmijn, 1982; Tricas and Sisneros, 2004) with detection thresholds ranging between  $20 \text{ nV}\cdot\text{cm}^{-1}$  and  $100\times 10^3 \text{ nV}\cdot\text{cm}^{-1}$  to localise prey, predators, and conspecifics through low-frequency bioelectric field emissions (0–15 Hz). Fish, including elasmobranchs, also detect subtle variations in magnetic field components (i.e. polarity, inclination angle, and total intensity), which are assumed to assist large-scale and homeward orientation (Kalmijn, 1978; Bonfil et al., 2005; Weng et al., 2007). For example, the European eel (*Anguilla anguilla*), displayed orientation shifts in response to very subtle variations in the ambient field (e.g. a  $2.4 \mu\text{T}$  intensity increase and a  $2^\circ$  inclination decrease) (Naisbett-Jones et al., 2017). In addition to this orientation sense based on polarity (Kalmijn, 1978; Newton and Kajiura, 2020a), recent findings demonstrate that elasmobranchs possess a magnetic map sense (Newton and Kajiura, 2020b; Keller et al., 2021). Current knowledge suggests that marine species may be responsive to extremely subtle magnetic field variations that are associated with power cables and occur within a limited spatial scale away from the cable sheath (Hutchison et al., 2021). However, elasmobranchs are also known to be repulsed by or attracted to deterrent devices associated with strong artificial magnetic fields and electrical voltages (O’Connell et al., 2011). Nevertheless, given that the magnetic field strengths produced by submarine power cables can be far superior to those of the geomagnetic and AC type fields, movement ecology may not be the only aspect of fish behavior altered by these infrastructures.



Currently, three empirical mechanisms have been proposed as the main drivers of magnetic orientation in fish: induction-based electroreception, magnetite-based magnetoreception, and radical pair mechanism. The first hypothesis states that when a fish is swimming, its electroreceptors detect self-generated bioelectric fields caused by its motion through the geomagnetic field (Nimpf et al., 2019). Constant heading is then achieved by detecting voltage variations relative to this bioelectric field background (Kalmijn, 1972, 1982; Paulin, 1995; Montgomery and Bodznick, 1999; Molteno and Kennedy, 2009). However, recent behavioral evidence supports a direct reception mechanism through magnetoreceptive cells containing ferromagnetite crystals ( $\text{Fe}_3\text{O}_4$ ) that orient to the Earth's field (Anderson et al., 2017; Hodson, 2000). Finally, the third hypothesis proposes that external magnetic fields are detected via the product of radical pair chemical reactions located within the visual system (Hore and Mouritsen, 2016).

Even though SPCs emit within the range of elasmobranch magnetosensitivity, the current knowledge on their potential interactions is mostly theoretical and there is not enough concrete evidence to conduct proper environmental impact assessments (Boehlert and Gill, 2010; Normandeau associates inc. et al., 2011; Gill et al., 2014). In the case of SPCs, some authors have hypothesised that repulsive effects could disrupt migration routes within the range of the cables' magnetic and electrical influence, whereas attraction would stimulate superfluous foraging behavior, leading to poor success and unnecessary energy expenditure (Wilson et al., 2010; Normandeau associates inc. et al., 2011). In a field mesocosm study, Gill et al. (2009) tracked the individual movements of thornback rays (*Raja clavata*), spiny dogfish (*Squalus acanthias*), and small-spotted catsharks (*Scyliorhinus canicula*) in the presence of energised and non-energised SPCs. Rays increased their rate of movement during cable activation. Catsharks were found closer to the cable when it was switched on and their rate of movement increased once it was switched off. However, these responses were highly variable among individuals and were not repeated across different trials conducted with the same individuals. In a similar experiment, the exploratory and foraging activity of little skate (*Leucoraja erinacea*) increased in the presence of a buried high voltage DC energised cable versus a cable-free enclosure (Hutchison et al., 2020). Moreover, in laboratory studies, Orr (2016) demonstrated that the exploratory behavior of New Zealand carpet sharks (*Cephaloscyllium isabellum*) increased around a DC magnetic field but remained unchanged under AC magnetic field exposure.



Variations in both the design and settlement of SPCs make it highly difficult to define a realistic range of magnetic field emissions (Albert et al., 2020). Field and natural experiments offer realistic scenarios with intensity gradients that are crucial in environmental risk assessments. However, such results are often not comparable due to the environmental variables that cannot be controlled but only monitored and accounted for (Gill et al., 2009; Hutchison et al., 2020). These limitations can be partly solved with controlled environment approaches that allow testing constant intensities of an independent magnetic field. Despite not being the most realistic scenario, exposure to a uniform field intensity enables researchers to draw causal conclusions regarding the detection abilities and responses of a given species (Spicer, 2014).

Our laboratory-based study sought to investigate the individual behavioral responses of the thornback ray *Raja clavata* to a sudden change in the magnetic field environment in terms of both intensity (i.e. ten times higher than the ambient magnetic field) and field type (DC and AC). This bottom-dwelling species is widely distributed in the Eastern Atlantic and is both a target and bycatch of commercial fishing along European coasts. As a solitary benthic predator forager (Marandel, 2018; Nottage and Perkins, 1983), the thornback ray uses its highly specialised and sensitive electrosensory system to find prey and displays evidence of magnetosensitivity (Kalmijn, 1971; Tricas, 2001). Moreover, *R. clavata* spends most of its time buried in fine sediment (often at a 10–60 m water depth) and exhibits onshore/offshore seasonal migrations (Hunter et al., 2006; Maxwell et al., 2009; Marandel, 2018). Therefore, *R. clavata* is very likely to encounter and detect magnetic emissions produced by cables buried in the superficial sediment layers. As an initial approach to characterise the short-term (1 h exposure) behavioral responses of rays to magnetic fields, we designed and constructed an experimental device to produce constant-intensity (450  $\mu$ T) AC or DC magnetic fields. Such intensity occurs at the water-sediment interface above a 0.4 m buried AC or DC single-phase cable (15 cm diameter) carrying 1000 A (calculations based on Salinas et al., 2009) and is thus relevant for bottom-dwelling species. Behavior analysis is one of the most integrative and sensitive tools to assess the effect of environmental stressors on organisms (Weis, 2014). Captive-born juveniles were studied both to gain preliminary insights into the magneto-sensitivity of young stages towards artificial electric field sources and to avoid the transfer-related stress of wild specimens (Dehart, 2004). Based on the available literature, we hypothesised that exposure to a magnetic field would cause behavioral alterations in captive *R. clavata* in the form of quantitative (i.e. hypo- or hyper-activity) and qualitative (e.g. distinct behavioral sequences) changes or both.



## 2 | MATERIAL & METHODS

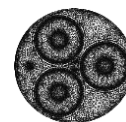
### 2.1 | Animal maintenance and experimental facilities

Fifteen *R. clavata* juveniles (full siblings, aged 13 to 16 months over the study course) were provided by the Oceanopolis Center of Scientific Culture. All individuals were kept in one 600-L recirculating stock tank (length  $\times$  width  $\times$  height: 1  $\times$  1  $\times$  0.6 m) filled with fine yellow sand and supplied with natural aerated seawater at seasonal ambient temperature. Rays were maintained by the Oceanopolis staff and fed daily with a variety of frozen food (squid, mussels, shrimp, or fish). Throughout the study period, rays ranged in length from 12.2 cm to 20.1 cm (average size 17.0 cm  $\pm$  2.3 cm) and weighed on average 106.4 g  $\pm$  37.5 g. All data are reported as mean  $\pm$  standard deviation (SD).

The whole experiment was carried out in a private and thermally regulated experimental room (19–22 °C) also located in the Oceanopolis Center of Scientific Culture. The room was equipped with 3 acclimation glass tanks (size: 60 x 50 x 40 cm; water depth: 30 cm) aligned along a wall (see **Supplementary figure 2**). The water temperature of all acclimation and experimental tanks was maintained at 13.8  $\pm$  1.4 °C using a water chiller. This temperature was similar to that recorded in the rearing stock tank. Both the acclimation and experimental tanks were supplied with aerated seawater pumped from the bay of Brest at an 84 L $\cdot$ h<sup>-1</sup> flow rate. All tanks were connected to a semi-closed water recirculating system with a 45 % hourly renewal (fresh seawater supply). The water outflow of the tanks was UV-irradiated and then filtered with a mechanical polyethylene filter followed by Biogrog® biological filtration before recirculating. Each tank contained a 3 cm layer of yellow sand and an air pump to maintain a > 90 % oxygen saturation. Oxygen levels were monitored before each behavioral test to ensure that behavioral impairments were not caused by hypoxic conditions. The water was maintained at a pH of 7.9 and a 33.2 PSU salinity. Other parameters were kept under threshold values (NH<sub>4</sub><sup>+</sup> < 0.1 mg/L; NH<sub>3</sub> < 0.01 mg/L; NO<sub>2</sub> < 0.05 mg/L; NO<sub>3</sub> < 10 mg/L). The room was kept on a 10:14 light:dark cycle.

### 2.2 | Magnetic field exposure system and experimental tank

The artificial magnetic fields were produced by two square Helmholtz coils (1.5  $\times$  1.5 m) (**Figure 12**), each composed of 200 vertically stacked turns of copper wire (2.5 mm<sup>2</sup> diameter; 1.2 km total length) inside a hermetically sealed Plexiglas hollow frame. The coils were spaced



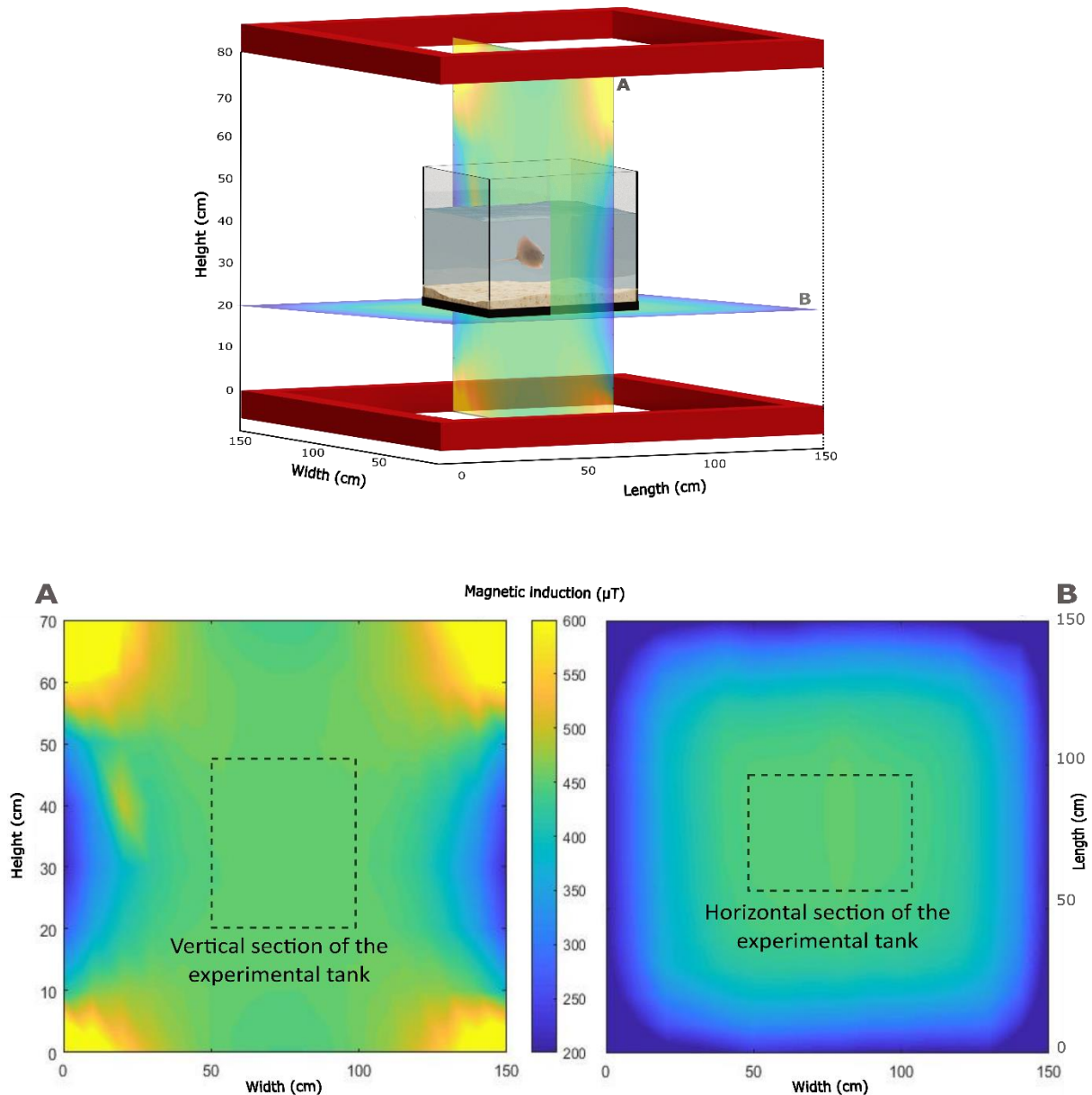
one meter apart, parallel to one another, and were laid on a Plexiglas support. The experimental glass tank was located between both coils. In DC conditions, the Helmholtz coils were supplied with an electric current generated by a DC power supply (30V–16 A), which provided a uniform 450- $\mu$ T static field ( $447.2 \pm 6.3 \mu\text{T}$ ) within the experimental tank. In AC conditions (50 Hz), the 450- $\mu$ T homogeneous zone was similar but the coils were powered by connecting the sector current to a portable isolation transformer that was controlled with a rheostat.

Our exposure system was based on the same physical principle as those of other research teams (Woodruff et al., 2013; Scott et al., 2018; Jakubowska et al., 2019; Taormina et al., 2020) but is mobile and designed for regular use across various experimental conditions. Moreover, all the electrical parameters (voltage, electric intensity, on/off switching, and coil temperature) are monitored, recorded, and programmed from a purpose-built software developed by MAPPEM Geophysics (<http://www.mappem-geophysics.com/>). The magnetic induction is measured in real time and maintained at a fixed value through an automatic control loop that continuously adjusts the electric intensity. Prior to the trials, the Helmholtz coils were supplied by a 7.7 A electrical current (20 V) and a 3D map of the magnetic field measurements was constructed (MATLAB software 3D plotting function, MathWorks, Natick, Massachusetts; **Fig. 12**) using a magnetometer (Mag690 Three-axis, Bartington Instruments) according to a  $10 \times 10$  cm grid. When the coils were turned off, the geomagnetic field inside the experimental tank was 47  $\mu$ T. Additional measurements

Indicated that the acclimation tanks were not influenced by the exposure system (see the **Supplementary figure 2**).

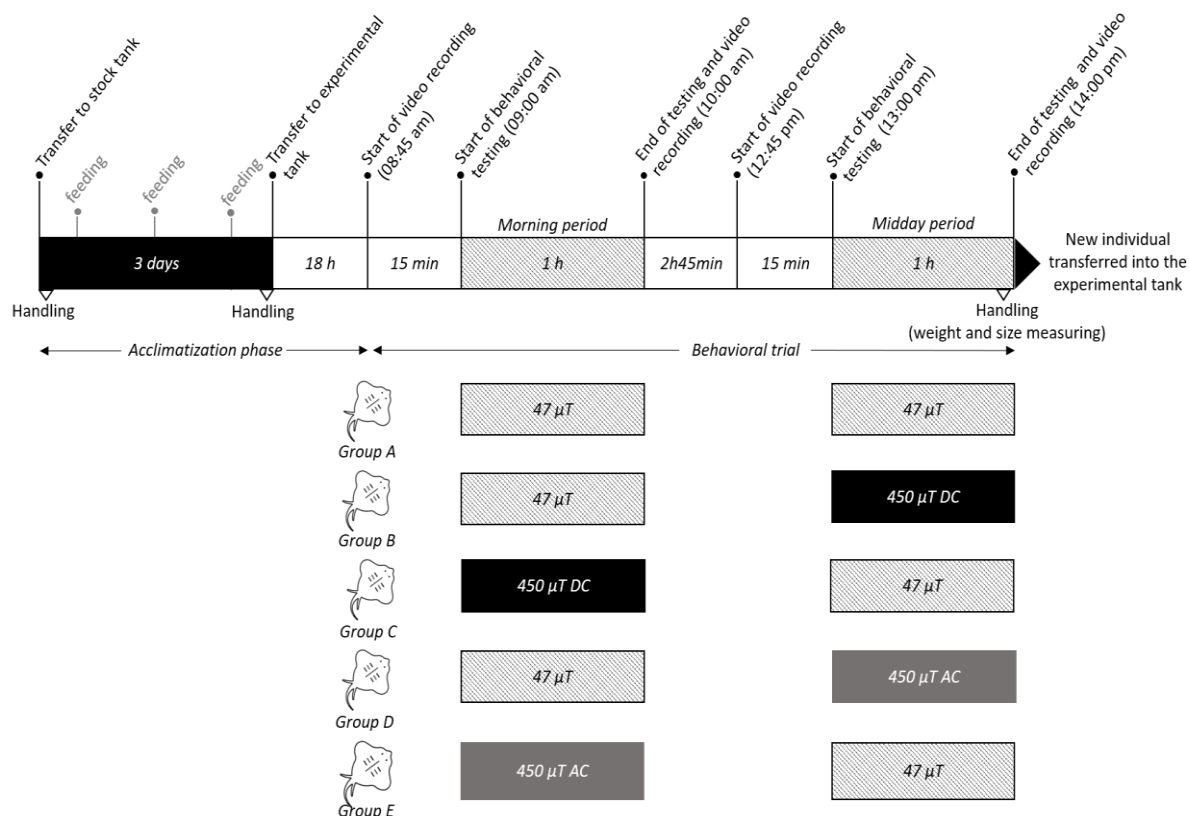
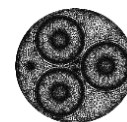
### 2.3 | Experimental procedure

The different stages of the experiment are illustrated in **Figure 13**. Because behavioral trials were conducted at the individual level, each ray was acclimated alone for 3 days in one of the 3 acclimation tanks and fed daily. Then, the ray was transferred to the experimental tank 18 hours before the behavioral trials. As appetite loss is commonly used as a stress indicator, only animals that had eaten on the previous 2 consecutive days were transferred to the experimental tank using a hand net (Charbeneau, 2004).



**Figure 12** | Distribution of the magnetic field induction (expressed in  $\mu\text{T}$ ) between the two Helmholtz coils and within the experimental tank. The highest field strengths are generated at the location of the coils, along the height axis at 0 and 70 cm (coloured orange and yellow). A) and B) refer to the vertical and horizontal measurement sections, respectively. The experimental tank is represented in dashed line across both sections according to its spatial location, and shows the magnetic field values experienced by the ray

In a pilot study conducted one year prior under similar conditions, ray activity varied hourly and was higher during midday. As time dependency was also observed in the responses of elasmobranchs to magnetic fields in Gill et al. (2009), two time periods were included in the present study. Therefore, the behavior of each ray was recorded during two distinct periods over the same day for each trial: morning (9:00-10:00 am) and midday (1:00-2:00 pm). Over each period, the rays experienced one of the following magnetic treatments: (1) the ambient magnetic



**Figure 13** | Experimental timeline illustrating the sequence of events and behavioral tests for each ray *Raja clavata*. The acclimation phase occurred in a stock tank (black box) and the test phase (grey and white boxes) in the experimental tank. Five batches of animals were used (a, b, c, d and e) corresponding to either control 47  $\mu$ T (a) or exposure to a continuous 450  $\mu$ T magnetic field during midday (b) or morning (c), or to an alternating 450  $\mu$ T magnetic field during midday (d) or morning (e)

field of 47  $\mu$ T with the coil turned off as the control (CT), (2) a uniform DC magnetic field of 450  $\mu$ T (DC), (3) a uniform 50 Hz AC magnetic field of 450  $\mu$ T (AC). Based on the treatment type and exposure period, trials were categorised into 5 groups (Groups A-E) that are further described in Figure 2. First, 15 rays were randomly assigned to three groups (Groups A-C) of 5 individuals each to receive the appropriate treatment over a 20-day period. After these trials, the first 10 rays tested were returned to their initial stock tank for a minimum of 10 days up to 20 days (the latter corresponding to the first individual tested) before a second experimental session. The rays were then randomly divided into Groups D and E. This experimental design was selected due to the reduced size of the experimental population. Nevertheless, based on current literature and evidence of short-term memory in elasmobranchs (e.g. 12 h to 3 weeks with reinforcement experiments), a 10-day period was considered sufficient to minimise the post-exposure effects or repeated measure effects (O’Connell et al., 2011; Kimber et al., 2014). Individual behavior was recorded using a GoPro HERO5 Black camera located 40 cm above the experimental tank (4K resolution, large screen, 30 frames per second). The camera did not



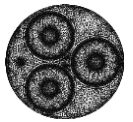


modify the magnetic intensity recorded inside the experimental tank. The magnetic field values inside the experimental tank were monitored and recorded at a 0.1 Hz frequency during the experiment. As a precaution to avoid stressing the rays, video recording was remotely launched with the GoPro mobile application 15 minutes before the actual start of the behavioral test. During video recording, the air pump and water inflow were turned off to improve visibility and to avoid behavioral bias such as ray attraction. After each trial, the tested individual was weighed and transferred to a post-exposure tank. To limit stress, ray size (i.e., pectoral fin span) was measured from calibrated pictures using the open-source Kinovea software (v. 0.9.1).

## 2.4 | Behavioral and statistical analysis

A total of 12 *R. clavata* juveniles were first observed individually for 5 hours each to establish a detailed ethogram (**Table 4**). Of the fifteen behavioral variables evaluated herein, six were taken from the work of Greenway et al. (2016) whereas the others were new contributions. In the present study, video analysis was performed using the BORIS software (Behavioral Observation Research Interactive Software v. 7.9.7) and consisted of measuring the time spent in each of the variables (from 0 to 3600 s) for the compilation of time budgets (i.e. focal sampling). Using principal component analysis (PCA), variables were pooled into higher behavioral categories to facilitate interpretation. Prior to analysis, the matrix sampling adequacy was verified using a Bartlett sphericity test and no rotation factor was applied. Principal components were extracted following the parallel analysis method, as suggested by Glorfeld (1995).

To model the proportion of time spent in the different behavioral categories (i.e. time budget) for each magnetic treatment, generalised additive models for location, scale, and shape (GAMLSS) with zero or one inflated beta regression were established (Rigby and Stasinopoulos, 2005). Regarding the experimental design, morning and midday data were modelled separately. Because the same individuals were studied across both periods, CT midday treatments occurring after a DC or AC morning exposure were specified as post-DC and post-AC, in case the magnetic treatment would lead to prolonged or delayed behavioral adjustments. To check for potential differences, the CT treatment was compared with the post-treatments (i.e. post-DC and post-AC) and the treatments (i.e. AC and DC), respectively. Accordingly, the explanatory variable “treatment” was categorical with three levels for both the morning period (i.e. CT, AC, or DC) and the midday period performed with two distinct tests (i.e. CT, AC and DC or CT, post-AC and post-DC).



**Table 4** | Ethogram of the behaviors observed over both the pilot and experimental studies; this completes the work of Greenway et al., 2016

CATEGORY	BEHAVIORAL VARIABLES	DEFINITION
<b>Horizontal activity</b>	Crawling	Moving on the ventral face using the pelvic fins one after the other to push sand to the back
	Obvious horizontal resting	Remaining on the floor but conspicuous with little or no sand covering the body. This behavior is usually part of a moving sequence.
	Rotating	Changing orientation (snout as the reference point)
	Searching	Remaining at the same spot but moving slightly from side to side and digging the sand
	Stepping	Short forward movement
	Rising	Initiating an upward movement along the glass and then returning to the sand
	Burying	Oscillating pelvic fins to move sand onto the body and dig a burrow.
	Crab steering	Touching the tank wall with the snout and moving towards the left or right side, shaking body
<b>Vertical activity</b>	Digging	Agitating fins, undulating on the sand
	Snout glass	Swimming with the snout touching the tank wall
	Surface breaking	Swimming with the snout above the water's surface
	Swimming	Moving through the water column without touching any surface (tank wall, sand)
	Vertical swimming	Swimming vertically touching the tank wall with the ventral face
	Vertical resting	Remaining still with ventral face touching the tank wall
<b>Cryptic immobility</b>	Cryptic horizontal resting	Remaining still on the floor covered with a thick layer of sand

The beta distribution is often used to describe the proportion of data within the interval (0, 1) and is described by two parameters:  $\mu$  (location parameter, i.e. distribution mean) and  $\sigma$  (precision/scale parameter) (Ospina and Ferrari, 2010). In the present study, the occurrence of each behavioral event (response variable) was defined either by a high proportion of 1 (e.g. immobile 100 % of the time) or else by a high proportion of 0 (e.g. 0 % of vertical or horizontal activity). To allow observations on the intervals (0, 1] and [0, 1), data were thus modelled using a two-distribution mixture of beta distribution on (0, 1) and Bernoulli distribution for the probability mass at 0 or 1 ( $v$ : shape parameter) (Ospina and Ferrari, 2010). Candidate models were selected using the generalised Akaike information criterion (GAIC) (Akaike, 1973). The maximum likelihood estimation (i.e. likelihood ratio test, LRT) approach was performed to test the contribution of the 'treatment' variable to the data structure (Stasinopoulos et al., 2015). Finally, assumptions were checked by plotting residuals versus fitted values and covariate values.



In addition to time budget comparisons, a descriptive analysis using hierarchical clustering was applied to the raw data (i.e. containing all the 15 behavioral variables) to emphasise potential qualitative and quantitative similarities among individual behavioral sequences. To achieve this, all ray behavioral sequences were compared using a distance matrix with Euclidian distance and ward linkage methods according to the experimental periods. Additionally, the individual chronologies of behavioral events were compared. All statistical analyses were performed at a significance level of 5% using R version 4.0.2 (RStudio Team, 2019) with the ‘FactoMineR’ (Lê et al., 2008), ‘paran’, and ‘psych’ packages (Revelle, 2021) for PCA and the ‘gamlss’ package (Rigby and Stasinopoulos, 2005) for zero/one inflated beta regressions.

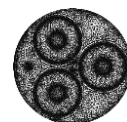
### 3 | RESULTS

Data were collected from 15 rays: control:  $n = 5$ ; DC:  $n = 10$ ; and AC:  $n = 10$  individuals (re-tested after a 10-day period). The individual mass (mean  $\pm$  SD) of the rays in the control group was  $106.6 \pm 21.0$  g,  $106.3 \pm 44.6$  g for DC, and  $110 \pm 34.3$  g for AC.

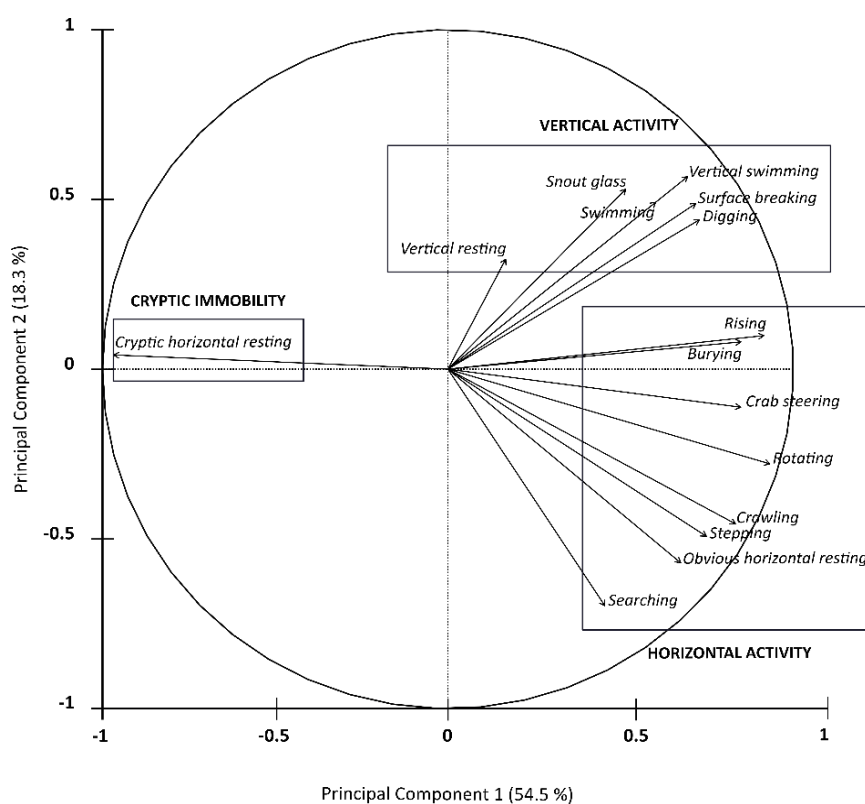
#### 3.1 | Reduction and structure of the variables with PCA

Following PCA analysis, the 15 behavioral variables evaluated herein (see **Table 4**) were condensed into two principal components (PC1 and PC2) explaining 72.9 % of the variance contained in the dataset (**Figure 14**). PC1 explained 54.5 % of the total variability and was described by two groups of opposing variables: six variables (i.e. “rising”, “burying”, “crab steering”, “rotating”, “crawling”, and “stepping”) with positive values and one variable “cryptic horizontal resting” with a negative value. PC2 explained 18.3% of the total variability and was mainly described by five variables with positive contribution (i.e. “snout glass”, “vertical swimming”, “surface breaking”, “swimming”, and “digging”) and two variables with negative contribution (i.e. “searching”, “obvious horizontal resting”). The “vertical resting” variable was poorly represented by PC1 and PC2 and was thus assigned to a third axis.

Based on PCA output and intra-variable correlation coefficients, the variables were clustered in three main categories: “immobility”, “horizontal activity”, and “vertical activity”. “Immobility” referred to “cryptic horizontal resting” behavior that was negatively correlated with all variables. “Horizontal activity”, described by both PC1 and PC2, was linked to bottom-related active behaviors (i.e. “rising”, “burying”, “crab steering”, “rotating”, “crawling”, “stepping”, “searching”, and “obvious horizontal resting”). Finally, “vertical activity”, described by PC2, referred to behaviors in which the animals were attracted towards the edge



and top of the aquarium (Levin et al., 2007; Maximino et al., 2010) (i.e. “snout glass”, “vertical swimming”, “surface breaking”, “swimming”, “digging” and “vertical resting”).



**Figure 14** | Principal component analysis (PCA) of the behavioral variables (see Table 4 for definition) observed in the thornback ray *Raja clavata* across experimental treatments. The two principal components (PC 1 and PC 2) explained 72.9% of the variance. The behavioral variables are grouped into three higher categories: “vertical activity,” “horizontal activity” and “immobility.” The PCA was obtained from a correlation matrix

### 3.2 | Time budget comparison

Across both periods and all magnetic conditions, the activity of the rays was overwhelmingly dominated by the “immobility” behavioral category, which occurred 79% to 100 % of the experimental time, whereas “horizontal activity” and “vertical activity” occurred far less frequently (0 % –16 % or 0 %– 11 % of the total experimental time), albeit at comparable average proportions (**Figure 15**). All model coefficients are available in the **Supplementary figures 3 and 4**.

#### *Morning period*

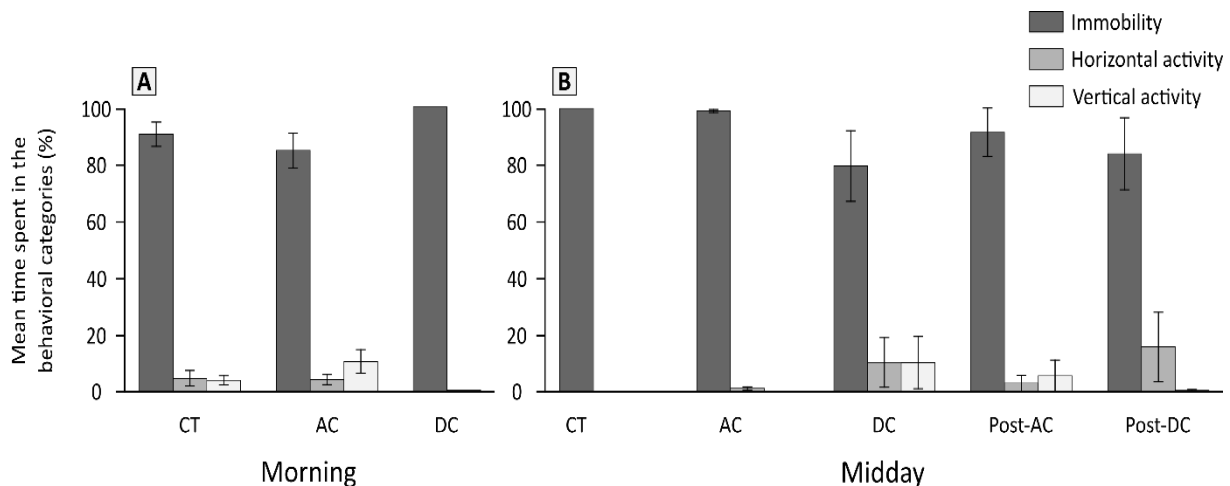
During the morning period, magnetic treatment (i.e. CT 47  $\mu$ T, AC 450  $\mu$ T and DC 450  $\mu$ T) did not affect the proportion of time spent in the “immobility” ( $LRT= 4.9$ ,  $p$ -value = 0.087), “vertical activity” ( $LRT = 3.8$ ,  $p$ -value = 0.149), or “horizontal activity” ( $LRT = 3.0$ ,



$p$ -value = 0.223) categories (**Table 5; Fig. 15a**). Based on visual inspection, model residuals were homogeneous and normally distributed.

### *Midday period*

During the midday period, the magnetic treatments had a significant effect on the time spent in “immobility” (LRT =15.7,  $p$ -value = 0.0004), with a significant decrease associated with the DC treatment (t value= -4.897,  $p$ -value = 0.0006) (details in **Supplementary figure 4**). However, the treatments had no significant effects neither on the “vertical activity” (LRT = 2.0,  $p$ -value = 0.400), nor the “horizontal activity” (LRT = 4.0,  $p$ -value = 0.1) categories (**Table 5; Fig. 15b**). Finally, the CT treatment did not significantly differ from the AC and DC post-treatments in neither of the behavioral categories (**Table 5**). The model residuals were homogeneous and normally distributed.



**Figure 15** | Time budgets expressed as the mean time proportion (%) spent in the 3 behavioral categories across morning and midday experimental periods in relation to magnetic treatment. A) Time budgets displayed over morning experimental period. The control group was exposed to the ambient magnetic field (47  $\mu$ T) and gathers individuals from group A, B and D (N=15). DC treatment (group C) rays received a 450- $\mu$ T constant magnetic field (N=5), and AC treatment (group E) a 450- $\mu$ T alternative magnetic field (N=5). B) Time budgets displayed over midday experimental period. The control group CT was exposed to the ambient magnetic field (47  $\mu$ T) and gathers individuals from group A (N=5). DC treatment (group B) rays received a 450- $\mu$ T constant magnetic field (N=5), AC treatment (group D) rays a 450- $\mu$ T alternative magnetic field (N=5). Finally, POST-AC (group E) and POST-DC (group C) individuals were exposed to the ambient magnetic field (47  $\mu$ T) after receiving an AC or DC treatment in the morning, respectively

### 3.3 | Descriptive analysis of behavioral sequences

Individual hierarchical clustering was summarised in dendrograms for the morning and midday periods (**Figure 16A**). During the morning period, rays were clustered into 5 major groups. The largest group was C1, which gathered all individuals (n = 18/25 rays) that exhibited “immobility” (i.e. “cryptic horizontal resting”) at least 96 % of the time. Among

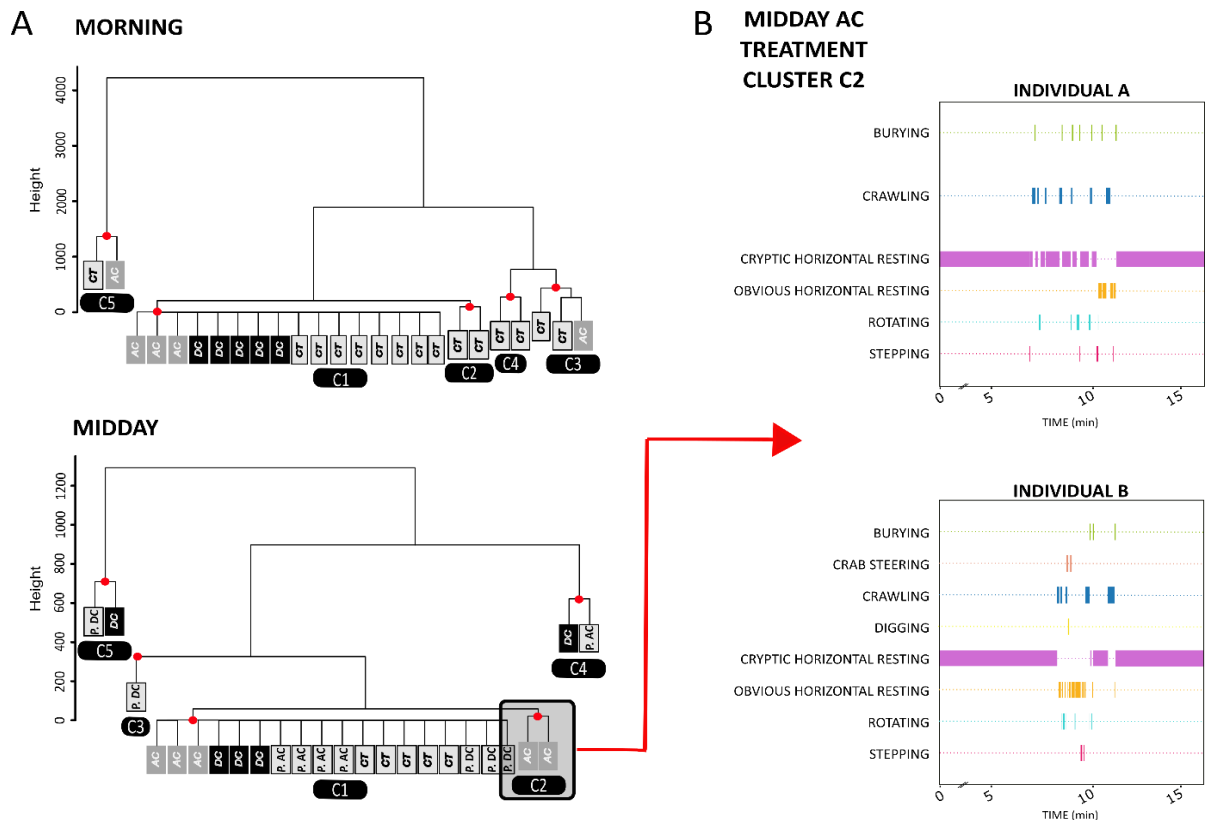
**Table 5** | Likelihood ratio tests. “\*\*\*” Indicates p-value under the 5 % threshold

Effect	Model fitting criteria (AIC)	Likelihood ratio tests		
		$\chi^2$	df	Significance (p-value)
<b>Morning period</b>				
<b>CT vs. DC vs. AC</b>				
<i>IMMOBILITY</i>				
Intercept	18.774			
Treatment	19.657	4.883	2	0.087
<i>VERTICAL ACTIVITY</i>				
Intercept	17.927			
Treatment	17.741	3.814	2	0.149
<i>HORIZONTAL ACTIVITY</i>				
Intercept	4.547			
Treatment	3.549	3.002	2	0.223
<b>Midday period</b>				
<b>CT vs. DC vs. AC</b>				
<i>IMMOBILITY</i>				
Intercept	-5.1314	15.741	2	0.0004***
Treatment	6.6099			
<i>VERTICAL ACTIVITY</i>				
Intercept	13.854			
Treatment	11.856	2.002	2	0.368
<i>HORIZONTAL ACTIVITY</i>				
Intercept	1.8290			
Treatment	1.8718	4.043	2	0.133
<b>CT vs. post-DC vs. post-AC</b>				
<i>IMMOBILITY</i>				
Intercept	12.947			
Treatment	11.893	2.947	2	0.229
<i>VERTICAL ACTIVITY</i>				
Intercept	13.526			
Treatment	11.852	4.200	2	1.000
<i>HORIZONTAL ACTIVITY</i>				
Intercept	9.828			
Treatment	10.153	4.326	2	0.115



them, 9 rays received CT treatment, 5 received DC treatment, and 3 were exposed to AC treatment. Other clusters were grouped based on the proportion of time spent active, as opposed to “immobility”. However, no obvious patterns were observed neither in the type of behavior nor in their chronology.

During the midday period, individuals were grouped into 5 clusters. Once again, motionless rays (i.e. exhibiting “immobility” at least 99 % of the time) constituted the largest cluster C1 (n = 18/25) and included 3 rays from the AC treatment, 4 from the post-AC treatment, 3 from the post-DC treatment, 3 from the DC treatment, and 5 from CT treatment. A second cluster (C2) gathered two rays that were both exposed to AC treatment. Their behavioral sequences exhibited strong temporal, qualitative, and quantitative similarities (**Fig. 16B**). First, their latencies of first movement were extremely close (7 min 5s and 6 min 18 s, respectively) after the magnetic field was turned on and both rays remained active for similar periods (102.83 and 115.56 s). Additionally, these two rays performed similar behaviors (5/7 behaviors in common) belonging to the “horizontal activity” category with very similar time budgets. No behavioral patterns were found in the three remaining clusters.



**Figure 16 | A)** Dendrogram of hierarchical cluster analysis for morning and midday periods. Each box matches an individual (*Raja clavata*) and is coloured according to either CT (control), AC (450  $\mu$ T alternative magnetic field) or DC (450  $\mu$ T direct magnetic field). Based on their similarity, individuals are gathered in clusters C1 to C5, highlighted by a red dot. **B)** Behavioral chronology of the two individuals A and B gathered in cluster 2 (C2) over midday treatment. Both individuals experienced AC treatment

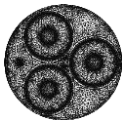


## 4 | DISCUSSION

Despite the increase in the number of subsea cables and the resulting rise in magnetic field emissions in coastal waters, their potential interactions with electro- and magneto-sensitive species remain largely uncharacterised. Therefore, our study sought to investigate the short-term behavioral responses of juvenile thornback rays (*R. clavata*) to 450  $\mu\text{T}$  magnetic fields of both alternating (AC) and direct current (DC). Over the past decade, both laboratory and field studies investigating the effects of DC magnetic fields on elasmobranchs identified an increase in exploratory behaviors towards areas of magnetic emission. More specifically, the investigatory responses of New Zealand carpet sharks (*Cephaloscyllium isabellum*) increased during the first minutes immediately after DC cable activation (maximum magnetic field of 3.96 mT) (Orr, 2016). Such responses were attributed to an attraction/exploration of the magnetic field source (i.e. the cable). Similarly, Hutchison et al. (2020) demonstrated that the exploratory behavior of little skates (*Leucoraja erinacea*), which was estimated based on the travelled distance, the number of large turns, the time spent in the zone of highest emissions, and the proximity to the seabed, were higher in the vicinity of an HVDC cable (maximum magnetic field anomaly of 14  $\mu\text{T}$ ). In the present study, results showed an increase of active behaviors for the rays that had received the 450  $\mu\text{T}$  DC treatment, during the midday period. However, the horizontal and vertical activities occurred over the same proportion for the DC treatment. Though consistent with current literature, such result should be interpreted with care due to the total inactivity of the control group during the midday period, which may not account for the natural inter-individual variability. Accordingly, since no difference was found during the morning period across the treatments, such results could arise from a sample size bias or to the natural variation of the rays behavioral responses throughout the day.

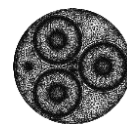
The present work is innovative in several experimental aspects. First, this laboratory-based approach recreates magnetic fields in a controlled environment. Moreover, the experiments were conducted on the juvenile stages of *R. clavata* exposed to constant-intensity magnetic fields. To the best of our knowledge, this is the first time that an elasmobranch species is exposed to such conditions without an intensity gradient or an identifiable source. Finally, the behavioral analysis was based on an exhaustive ethogram and focused on both qualitative and quantitative aspects. Nevertheless, many factors could have contributed to the discrepancies observed herein (i.e. lack of statistical significance) relative to other studies. One first aspect to consider relates to the experimental population and sample size. The present study was





conducted on a small number of fish within a similar sample size to that of other studies (e.g. Greenway et al., 2016; n=14) that were able to show significant behavioral differences. Such density is highly reasonable for laboratory studies considering the husbandry work and facilities required for animal maintenance. Furthermore, Hutchison et al. (2020) reported significant behavioral changes among a larger batch of 39 skates. Therefore, research on elasmobranchs requires an experimental design with sufficient statistical power to detect magnetic effects and overcome low sample size, subtle effects, and/or inter-individual variance. Additionally, the present work was conducted with a consistent experimental population both in terms of life stage, traits, and genetic background, whereas populations from other studies were more heterogeneous.

In the present work, we observed a high inter-individual variance of responses, especially when considering moving (i.e. exhibiting “horizontal and vertical activities”) and non-moving individuals (i.e. exhibiting “immobility”). Gill et al. (2009) also observed species-dependent and individual-specific responses in adult *R. clavata* and *S. canicula* towards magnetic fields. Immobility is a common behavior in the *Raja* genus, which is comprised of sit-and-ambush predators that spend a large proportion of time buried in the sediment to capture prey (Wearmouth et al., 2014; Greenway et al., 2016). Such dichotomy between individuals might result from the existence of two behavioral strategies in response to new environmental cues. In natural conditions, populations experience fluctuating environmental contexts that drive variable selective pressures on individual behavior (Nannini et al., 2012). Previous studies have demonstrated that a given population might display numerous behavioral phenotypes because they guarantee a variety of adaptive solutions to different environmental challenges (Wolf et al., 2012; Mittlebach et al., 2014). Therefore, it is not uncommon for some individuals to remain relatively inactive and alert in novel conditions, whereas others are more active and display more exploratory behaviors (Wilson et al., 1993; Sneddon, 2003; Wilson and Godin, 2009). In juvenile flatfishes and rays, camouflage through burial and cryptic colouration coupled with reduced activity is known to be a first-line mechanism against predation risk (Snow et al., 1996; Gibson et al., 2014). Elasmobranchs usually rely on their electrosensory system to detect bioelectric stimuli from potential predators (Kempster et al., 2012). During the embryonic stage, predator-mimicking electric fields trigger a “freeze behavior” during which individuals stop ventilating through tail undulation or gill movements in thornback ray (Ball et al., 2016), clearnose skate (*Raja eglanteria*) (Sisneros et al., 1998), catshark (*Schyliorhnius canicula*) (Peters and Evers, 1985), and banded bamboo shark (*Chiloscyllium punctatum*) (Kempster et



al., 2013). Close to an operating cable, Hutchison et al., (2020) measured AC-induced electric fields within the detection range of electro-sensitive species ( $<1-100 \mu\text{V cm}^{-1}$ , 1–100 Hz) and close to those causing freeze responses in elasmobranch embryos (6.1–10.5 V/m;  $5 \times 10^{-5}$  to  $9.5 \times 10^{-4}$  V/m;  $9.0 \times 10^{-5}$  V/m in Sisneros et al., 1998; Kempster et al., 2013; Ball et al., 2016 ). As highlighted by Nyqvist et al. (2020), electric fields co-occur with magnetic fields and most laboratory studies investigating the effects of the latter could not discriminate which one was causing the behavioral changes. Accordingly, given that the Helmholtz coils should have emitted electric fields within the tank, some individuals may have detected them and could have expressed an anti-predator strategy commonly associated with bioelectric signals. However, this hypothesis remains speculative as it is not supported by the electric fields measured in the exposure system.

Based on the descriptive analysis, strong qualitative and quantitative similarities were observed between two rays, both of which were exposed to a 450  $\mu\text{T}$  AC magnetic field during the midday period. Particularly, the rays shared analogous behavioral chronologies, with very close chronological steps such as the total duration of the moving phase, the starting and ending times, and comparable time budgets. Furthermore, both rays performed the same type of behaviors exclusive to the “horizontal activity” category. Such similarities did not occur in any other rays and were specific to the AC treatment. Because the rays were acclimated and tested individually at a 3-day interval with very minor and uncontrollable variations in their experimental environment, such behavioral similarities are unlikely to be due to experimental bias. These results are inconsistent with those of Orr (2016), who did not observe any attraction or avoidance responses upon exposure to a 50-Hz AC magnetic field (maximum value of 1.43 mT) in the New Zealand carpet shark (*C. isabellum*). Nevertheless, Gill et al. (2009) reported that AC cable energization (maximum magnetic field anomaly of 8  $\mu\text{T}$  and electric field of 2.2  $\mu\text{V/m}$ ) caused occasional attraction towards the exposed zone in the catshark (*S. canicula*), as well as an increase in the rate of movement in the thornback ray (*R. clavata*). The tested values varied greatly between studies conducted at 8  $\mu\text{T}$  and up to 1430  $\mu\text{T}$ , which could explain the seemingly opposite responses observed in elasmobranchs exposed to magnetic/electric fields. In natural conditions, elasmobranchs should not often experience the extreme value selected by Orr (2016) which matches a situation of close proximity to the cable armour (Otremba et al., 2019; Albert et al., 2020), as cables are often buried or protected by thick structures (e.g. rock mattresses up to 2 m thick). Moreover, elasmobranch magneto-sensitivity is species-specific (Gill et al., 2009) and potentially limited by sensitivity thresholds, making inter-studies comparisons

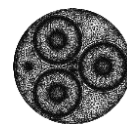


difficult. Elasmobranchs might exhibit distinct responses when experiencing magnetic strengths that are likely to occur in natural conditions (i.e. bioelectric fields) compared to very high values out of their familiar range.

As previously mentioned, this study is the first to evaluate the responses of elasmobranchs to a constant magnetic field value in controlled conditions. Field studies offer realistic ecological contexts in which the individuals are subject to the inherent environmental variations of their natural habitat. However, it is quite impossible to fully characterise the subtle variations in the abiotic (e.g. boundary layer flows, sediment texture, and microtopography) and biotic factors (e.g. prey, predators) that characterise a given environment, and therefore generalising field study results is questionable (Spicer et al., 2014). The experimental approach adopted herein sought to draw causal relationships and to isolate the effects of magnetic fields from all possible extraneous variables encountered in the field. Due to spatial scale constraints related both to the size of the tested rays and to the exposure system, we chose to test the responses to a constant intensity magnetic field rather than a gradient to standardise the exposure in the whole tank and to avoid complex interactions between spatial, temporal, and individual parameters.

In the field, the electrosensory system of elasmobranchs detects local electric field fluctuations induced by prey, predators, and conspecifics and allows their spatial localization (Whitehead and Collin, 2004). Additionally, during migratory periods, elasmobranchs are assumed to orient to geomagnetic cues and anomalies based on a compass or a magnetic map sense (Klimley, 1993; Meyer et al., 2005). Such a sense is based on an extreme sensitivity to low magnetic field gradients (Mouritsen, 2018; Nyqvist et al., 2020). Accordingly, Klimley et al. (2021) recently suggested that studies on the impacts of magnetic fields on marine organisms should primarily focus on their effects on movement patterns, as this would facilitate reaching population-level conclusions. In the present study, we instead characterised a larger range of basic behavioral responses to various magnetic signals (field type and intensity) for two major reasons: (1) the values of cable-induced magnetic emissions are very high compared to the small-scale changes in the geomagnetic field, and therefore would not likely be perceived by fish as orientation cues; (2) magneto-sensitive species are also totally naïve to AC fields and thus should not use them as orientation cues.

Furthermore, the juvenile rays studied herein originated from a single spawning event, which guaranteed that they were all at a similar development stage and experienced similar



ambient magnetic field conditions throughout their life. This sample homogeneity would have been highly difficult to obtain and standardise using wild subjects. *R. clavata* exhibits polyandrous behavior (i.e., multiple paternities), thereby increasing the genetic diversity within the same litter. Therefore, potential bias due to genetic similarities was not considered a major issue of the present study. Captive breeding allows for a careful control of the experimental population with a traced origin and ensures their naivety towards cable-induced magnetic fields. Nevertheless, captivity may also lead to behavioral adjustments through the domestication process even after only one generation (Pasquet, 2018), thus potentially changing the sensory abilities of a species (Putman et al., 2014a). Given that the behavioral changes between wild and captive fishes are more quantitative than qualitative (Pasquet, 2018), we cannot rule out the possibility that wild subjects might exhibit different responses. Moreover, the present study evaluated individual responses to magnetic fields; however, animal density is known to strengthen foraging activity and stimulate movement as a result of intra-specific competition and imitation (Ward et al., 2006). For example, Greenway et al. (2016) demonstrated that high densities of *R. clavata* individuals reared in captivity correlated with higher activity and more stress-associated behaviors. Further experiments are thus required to test behavioral responses at the population level.

In conclusion, our experiments highlighted the challenges of identifying behavioral responses to magnetic signals in a species that naturally displays long periods of inactivity and high inter-individual variability. Further long-term studies are thus required to assess the interaction between magnetic fields and daily, tidal, or seasonal rhythms, as well as how these could potentially contribute to the habituation process. Moreover, behavioral experiments should be coupled with physiological approaches to better understand the biological processes triggered by magnetic signals. In coastal areas, species may soon encounter an increasing number of power cables (Hutchison et al., 2020) and the cumulative effects of constant exposure to varying magnetic field intensities should be promptly addressed with dose-response experiments, as these might affect the adaptive capacities of aquatic species.

### Ethical statements

The Oceanopolis center was accredited for the use of animals in scientific purposes. Oceanopolis staff had required qualifications and validation from the veterinarian of the regional ethics committee was obtained. A proper ethics committee was not required due to the



supervision of the aquarium staff (during ray transfer and manipulation) and because experiments were exclusively observational.

### Acknowledgements

We are grateful to the Université de Bretagne Occidentale and the LEMAR and LIA BeBEST laboratories for their scientific support and contribution to this work. We are grateful to the CIFRE grant from the Association Nationale de la Recherche et de la Technologie and the TBM Environnement firm for co-funding the PhD thesis of L. Albert. In addition, many thanks to the Oceanopolis staff for the provision and care of animals as well as technical assistance. Finally, we thank the five reviewers for their precious and valuable comments.

### Funding

This research was supported by the OASICE project which is a collaboration between the French transmission system operator, Rte, the TBM Environnement firm and the LEMAR laboratory. A PhD fellowship was provided by the ANRT (Association Nationale de la Recherche et de la Technologie).



# CHAPITRE 2

## Synthèse du chapitre 2

\*\*\*

Ce second chapitre évalue les effets de champs magnétiques statiques (DC) et alternatifs (AC, 50 Hz) en gradient d'intensités croissantes (72 – 304  $\mu\text{T}$ ) sur les réponses comportementales de l'étrille *Necora puber*. Cette espèce benthique, étudiée en tant qu'espèce modèle du groupe des crustacés, est très largement répandue sur les côtes européennes et est un prédateur dominant de la zone intertidale et subtidale. L'étrille, comme la majorité des crustacés décapodes, adopte un comportement de mise à l'abri sous les blocs rocheux et est donc susceptible de coloniser les matelas rocheux recouvrant les câbles. Dans ce cas de figure, l'étrille pourrait endurer des expositions fortes et chroniques aux champs magnétiques et électriques générés par les câbles. Les individus ont été exposés à des champs magnétiques croissants AC et DC dont l'intensité maximale était identique ( $\sim 300 \mu\text{T}$ ) reproduisant les émissions magnétiques d'un câble triphasé (1600 A) enfoui à 0,3 m de profondeur dans le sédiment ou sous une épaisseur de roche. L'intensité du champ magnétique est moins élevée que dans le chapitre 1 portant sur la raie bouclée, car le matelas rocheux sous lequel on suppose que l'étrille pourrait se camoufler, augmente la distance à la source d'émission des champs.

Trois tests comportementaux ont été mis en place pour évaluer : les réponses d'attraction/répulsion de l'étrille pour les intensités de champs magnétiques plus élevées, son comportement de recherche et de prise alimentaire (avec nourriture au bout du gradient) et son comportement de mise à l'abri (avec abri artificiel au bout du gradient). Chaque étrille a été exposée soit au traitement AC, DC ou au champ magnétique ambiant (47  $\mu\text{T}$ ) et uniquement à l'un des trois tests comportementaux. Les réponses comportementales ont été recueillies selon un éthogramme simple décrivant les fractions de temps passées immobile, en déplacement, à essayer de sortir du bassin, à se nourrir et dans l'abri. Ensuite, le déplacement a été caractérisé par la distance totale parcourue et la distance maximale atteinte dans le bac expérimental.

L'ensemble des variables collectées n'a pas varié significativement selon le traitement de champ magnétique appliqué. Les réponses aux stimuli de nourriture et d'abri étaient modérées et associées à une très forte variabilité inter-individuelle.

\*\*\*



# Effects of magnetic fields from AC and DC submarine power cables on the behavior of a major predator of the subtidal zone, the velvet crab *Necora puber*



Luana Albert<sup>a,c</sup> | Frédéric Olivier<sup>b</sup> | Aurélie Jolivet<sup>a</sup> | Laurent Chauvaud<sup>c</sup> | Sylvain Chauvaud<sup>a</sup>

<sup>a</sup> TBM environnement, Auray, France.

<sup>b</sup> Muséum National d'Histoire Naturelle, Biologie des Organismes et Écosystèmes Aquatiques (BOREA), UMR 7208 MNHN/SU/UNICAEN/UA/CNRS/IRD, Concarneau Cedex, France.

<sup>c</sup> Université de Brest, Laboratoire des Sciences de l'Environnement Marin (LEMAR - UMR 6539 CNRS, UBO, IRD, IFREMER), LIA BeBEST, Institut Universitaire Européen de la Mer, Plouzané, France.

Article to be submitted soon in *Journal of Marine Science* or *Journal of Marine Biology and Ecology*

## Abstract

With the progress of the offshore renewable energy sector and the electrical interconnection projects, a substantial rise in the number of submarine power cables is expected in the coming decades. Such cables can emit alternating or direct current magnetic fields whose impact on marine invertebrates is currently unknown and poorly studied. In this context, the present study explored the potential effects of short-term exposure (30 min) to both alternating and direct magnetic fields of increasing intensity (72 – 304  $\mu\text{T}$ ) on the behavior of the velvet crab (*Necora puber*). Three experimental scenarios were performed to evaluate whether the highest magnetic fields intensities induce attraction or repulsion responses, modify the foraging and the sheltering behaviors of such crustacean species. To describe the crab's activities and movement within the gradient, we recorded the time fractions spent immobile, moving, feeding or sheltering, their total distance travelled and maximal distance reached in the gradient. The crabs exposed to the artificial magnetic fields did not exhibit significant behavioral changes compared to those exposed to the natural geomagnetic field. Overall, these first results suggest that, at such intensities, artificial magnetic fields do not significantly alter behaviors of high-ecological value in the velvet crab *Necora puber*. Nevertheless, future studies should explore longer exposure periods to detect potential habituation or resilience processes.

**Key words:** magnetic fields, magneto-sensitivity, crustaceans, submarine power cables, marine renewable energy devices, behavior

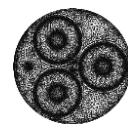




## 1 | INTRODUCTION

The 21<sup>st</sup> century faces major challenges, of which the most urgent is to provide energy security for the countries in the context of exponentially growing population, industrial development and climate change (De Amorim et al., 2018). Today's energy sector is overwhelmingly based on the exploitation of fossil fuels that account for  $86 \pm 14$  % of global anthropogenic CO<sub>2</sub> emissions and cause severe health and environmental issues (IPCC, 2021). To achieve carbon neutrality and sustainable energy systems, countries are currently developing the offshore renewable energy sector (e.g., wind, wave and tidal energy) of which wind power is the most mature technology and thus expands over coastal areas (Ellaban et al., 2014; IRENA, 2019; Rinaldi, 2020; Soares-Ramos et al., 2020). As a result, the numerous submarine power cables (SPCs) are installed to support the transfer of electricity from the wind farms to the shore and also to establish electrical connections between countries (Ardelean and Minnebo, 2015; Rte, 2019).

However, major societal concerns have raised about the impacts of power connections on marine ecosystems. When operational, SPCs generate both electric fields (expressed in volts per meter, V/m; shielded by cable insulation) and magnetic fields (MFs, expressed in teslas, T) in their vicinity. However, their potential effect on the marine fauna is still poorly known and overlooked (Taormina et al., 2018). Many marine species from different taxonomic groups (e.g. teleost fish, mammals, crustaceans, molluscs, elasmobranchs; reviewed in Fischer and Slater, 2010), use cues associated to the Earth's magnetic field, or geomagnetic field, for orientation and navigation over long- or short-term migrations (e.g., Lohmann and Ernst, 2014; Klimley et al., 2016; Naisbett-Jones et al., 2017). These signals are static/direct current (DC) fields and vary with latitude from 20  $\mu$ T to 70  $\mu$ T, from the equator to the poles respectively (Wiltschko, 1995). In comparison, the SPCs fields relate on the power system in use: either alternating (AC) or direct (DC) current and are modified by the number, twisting and distance between the electric wires embedded in the main cable. Also, their intensity varies linearly with the current intensity, while it decreases with distance to the cable (Meißner et al., 2006; Worzyk, 2009; Normandeau associates Inc. et al., 2011). DC cables are long-distance power transmissions (> 50 km) whose MFs superimpose to the ambient field (Wei et al., 2017; Otremba et al., 2019). AC cables are commonly associated to offshore windfarms for shorter-distance transfers and produce independent 50-60 Hz MFs plus an induced electric field outside the cable (Meißner et al., 2006; Gill et al., 2012; Kavet et al., 2016). Within a wind farm, the MF emissions may



increase depending on the number of turbines, their generating capacity, the number of connections to the export cable and its voltage (CSA Ocean Sciences Inc. and Exponent, 2019).

To protect SPCs, companies generally bury them between 0.3 and 3 m depth from the sediment surface or settle thick and heavy structures on hard bottoms (i.e. concrete mattresses, rocky mass) (Meißner et al., 2006). Less frequently, SPCs can be suspended in the open water to connect the floating wind turbines and are called dynamic cables (Taormina et al., 2018). The highest MF emissions are localized along the export cable route within a radius of about 10 m (Normandeu associates Inc. et al., 2011). Currently, getting values of electric and magnetic fields from real operating cables is a real challenge, that is why most data originate from modelling or theoretical calculations which often results in overestimation (Albert et al., 2020). Based on theoretical calculations, single-phase AC or DC cables (15 cm diameter, 1000 A) buried 0.5 m depth induce the following MF gradient of intensities: 2700  $\mu\text{T}$  at contact; 400  $\mu\text{T}$  at seabed; 200  $\mu\text{T}$  at 1 m; 100  $\mu\text{T}$  at 2 m and 20  $\mu\text{T}$  at 10 meters distance. Due to compensation effects, three-phase cables (27 cm diameter, 12 cm between the cores) emit lower MFs with faster decline: 2479  $\mu\text{T}$  at contact; 80  $\mu\text{T}$  at seabed; 24  $\mu\text{T}$  at 1 m; 7  $\mu\text{T}$  at 2 m and 0  $\mu\text{T}$  at 10 meters distance (formulas from Salinas et al., 2009).

The exposure probabilities of species are highly dependent on their lifestyle both in terms of vertical distribution and motility. In particular, benthic species that live close to the seabed should experience the strongest MFs in a more or less chronic way, and include the demersal fauna, as well as the vagile and sessile epifauna and the endofauna (Albert et al., 2020). Evidence for magneto-sensitivity in invertebrate species is very limited. However, substantial work conducted on amphipods (e.g. *Talitrus spp*) and on the Caribbean spiny lobster (*Panulirus argus*) showed their ability to use either a sole polarity compass (*Talitrus spp*) or in combination with a magnetic map sense (*P. argus*) (Lohmann et al., 1995; Boles and Lohmann, 2003). Polarity compass species can set a direction and maintain a heading using the horizontal intensity of the ambient field (Wiltschko and Wiltschko, 2005), whereas the magnetic map allows geographic positioning from the total field intensity and inclination angle (Lohmann et al., 2007). The mechanism behind crustaceans' magneto-sensitivity is unclear, but the prevailing assumption is based on magnetite crystals ( $\text{Fe}_3\text{O}_4$ ) located in the animal tissues that would align with the geomagnetic field and act on secondary sensory receptors (Kirschvink et al., 2001; Eder et al., 2012). The experimental study of Ernst and Lohmann (2016) gives weight to such theory, as *P. argus* adults oriented in response to magnetic pulses, which are known to induce magnetite rotation. The radical pair (Hore and Mouritsen, 2016) and the electromagnetic



induction hypotheses (Malkemper et al., 2019; Nimpf et al., 2019) are also discussed (Nordmann et al., 2017) but their relevance for crustaceans remains unknown. To reduce predation pressure in the wild, decapod crustaceans usually settle in structurally complex habitats (e.g. Stevens et al., 2003; Hunter and Sayer, 2009) and are thus expected to colonize the foundations of offshore devices and SPCs protective structures, which is reinforced by a reef effect (e.g. concrete mattresses, rocks) (Langhamer, 2009; Krone et al., 2013). In this context, they are likely to undergo high-strength exposures to cable-induced MFs. Previous studies reported changes in movement patterns and behavioral attraction to MFs in the edible crab (*Cancer pagurus*), the American lobster (*Homarus americanus*) and in freshwater species (i.e. the spiny cheek crayfish *Orconectes limosus* and the crab *Barytelphusa canicularis*) (Tanski et al., 2005; Rosaria and Martin, 2010; Scott et al., 2018; 2021) but also potential signs of repulsion in the spiny lobster *P. argus* (Ernst and Lohmann, 2018). Other studies, however, did not emphasize any behavioral changes of crustaceans under MFs (Woodruff et al., 2012, 2013; Love et al., 2015, 2017; Taormina et al., 2020). At the physiological scale, Scott et al. (2018; 2021) and Scott (2019) reported short-term changes (< 24 h) in the D-glucose and L-lactate concentrations of the edible crab (*C. pagurus*), under 500  $\mu$ T, 1000  $\mu$ T, 2.8 mT and 40 mT magnetic field exposures. Variations of such parameters likely indicate homeostasis changes resulting from a stress response. Based on such heterogeneous results, current literature does not allow neither to identify the potential issues caused by artificial MFs at the scale of the ecosystem nor to understand the underlying mechanisms behind the organisms' responses (i.e. disrupted magneto-sensitivity or misleading MF cue) (Klimley et al., 2021). Also, the relevance of the MFs intensities studied in the laboratory to the actual cable emissions is questioned.

In this context, the present study sought to identify potential changes in adult velvet crabs (*Necora puber*) in terms of attraction/repulsion, feeding and sheltering behaviors when exposed to MF gradient of intensities. The velvet crab is commercialized and is a major predator and scavenger species of the intertidal zone that occurs up to 80 meters depth in the subtidal zone and can be found on rocky or sandy bottoms (Norman, 1989, Freire and González-Gurriaran, 1995). Its natural range is large and extends from the western Norwegian coasts, the United Kingdom's, the western French's, the Dutch and Belgian coasts to the Spanish and Saharan coastlines (Wilhelm, 1995). Both AC and DC MF gradients were tested with a maximum intensity of 304  $\mu$ T, to mimick the emission at seabed from an AC/DC three-phase cable, powered 1600 A and buried 0.3 meter depth.



## 2 | MATERIALS and METHODS

### 2.1 | Crustaceans collection and maintenance

148 velvet crabs (*Necora puber*) were collected in November 2020 by scuba diving in the bay of Brest - France. The individuals were kept into two 600 L flow-through tanks (length x width x height of 1 x 1 x 0.6 m) supplied with 13 °C seawater (natural seasonal temperature), for 23 days. They were fed daily with a variety of frozen food (e.g. squid, mussels, shrimp and fish) and provided with artificial shelters (i.e. grey pipe pieces). To ensure the detection of the crabs during video tracking analysis, a test pattern (2 x 1 cm rectangular white piece of oil cloth) with a central black cross design was glued to the center of their carapace.

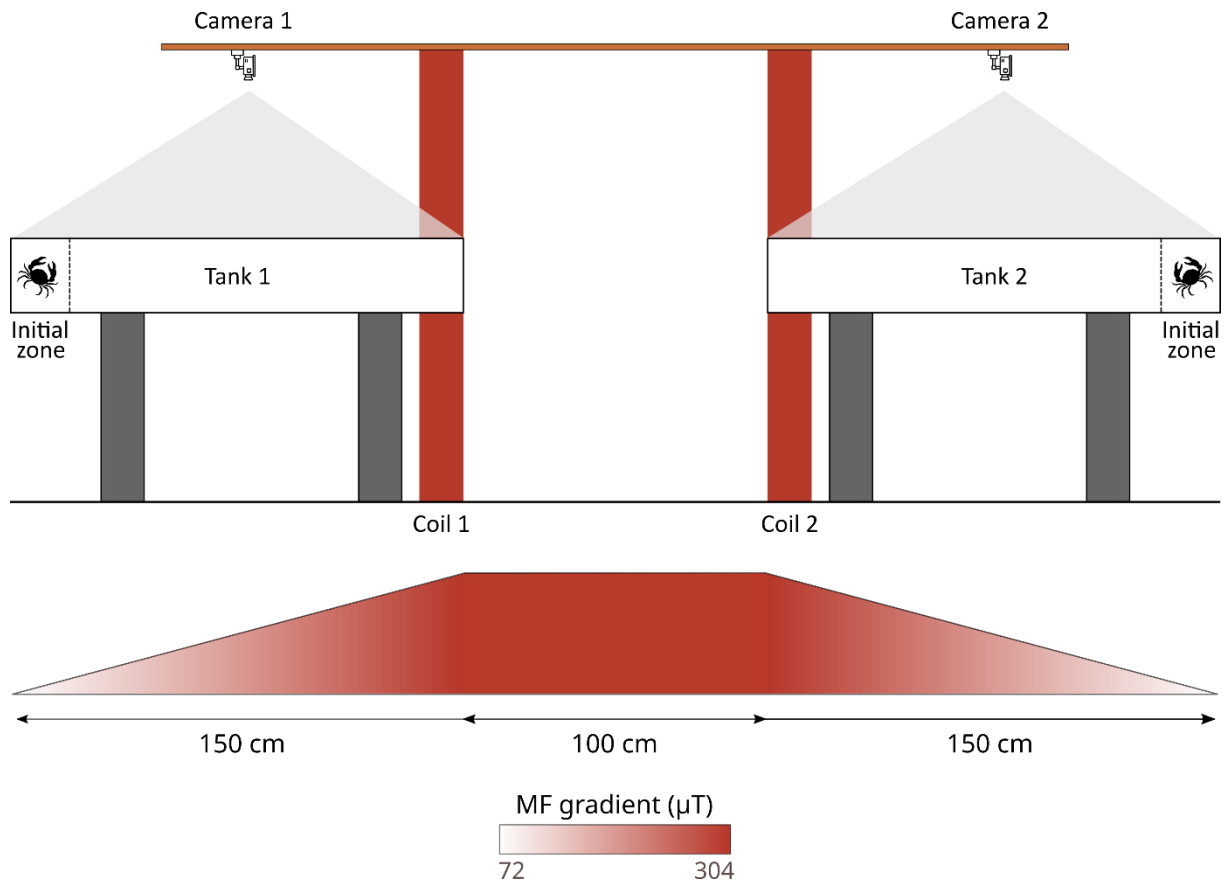
The behavioral trials were carried out in a thermally regulated (19-22°C) experimental room with a 10:14 h light: dark cycle that matched the seasonal photoperiod. Before the trials, all crabs were distributed into glass tanks (size: 60 x 50 x 40 cm; water depth: 30 cm) for a 2-week acclimation period to the experimental facilities, with daily feeding. All room tanks were supplied by continuous seawater flow (84 L.h<sup>-1</sup>) in a closed circuit (with freshwater supply of 151 L.h<sup>-1</sup>). The successive filtering systems included a mechanical polyethylene filtration, followed by a BIOGROG® biological filtration and UV-filter. Throughout the study period, the temperature was maintained at 13.4 ± 0.42 °C by a cooling unit. Each acclimation tank was provided with an air pump to maintain a > 95% oxygen saturation. The water was kept at a pH of 7.8 and other parameters under threshold values (NH<sub>4</sub><sup>+</sup> < 0.1 mg/L; NH<sub>3</sub> < 0.01 mg/L; NO<sub>2</sub> < 0.05 mg/L; NO<sub>3</sub> < 10 mg/L).

### 2.2 | Experimental device

The artificial MFs were created in the Magnotron system detailed in Albert et al. (2022). Briefly, two square copper Helmholtz coils (1.5 m x 1.5 m, 2.5 mm<sup>2</sup> wire diameter), covered with a Plexiglas frame were arranged parallel in a vertical position, at one meter distance. With such configuration, MF strength was homogeneous between the coils (300 μT) and decreasing (304 – 72 μT) in their periphery (**Figure 17**). The coils produced both direct (DC) and alternative (AC) current field type, in DC treatment, they were connected in a branch circuit to a DC power supply (14.5 V; 4.6 A) and in AC treatment, they were alimented by the electrical current (60 V; 5 A) generated by an isolating transformer (model CM3300/200/PT), with rheostat control. All the electrical parameters (voltage, electric intensity, on/off switching, and coil temperature) were recorded in real time by a purpose-built software developed by



MAPPEM Geophysics (<http://www.mappem-geophysics.com/>). The MF intensity gradients were monitored using a magnetometer (Mag690 Three-axis, Bartington Instruments ®, and 0.1 Hz) placed within the area of homogeneous intensity. The whole system was isolated by black curtains to avoid visual disturbance of the crabs.



**Figure 17** | Side view of the experimental facilities

### 2.3 | Behavioral trials

A rectangular tank (1.5 x 0.45 x 0.25 m) in white opaque Plexiglas was centered in each of the two magnetic gradients (**Fig. 17**), with one end under the coil (~ 300 µT). Lengthwise, the experimental tanks were separated hermetically into three identical corridors (1.5 x 0.15 x 0.25 m, 0.2 m water depth) with independent water inflows/outflows connected to the main water circuit. Mirroring the coil, a removable pierced and transparent partition delimited an “initial zone” (0.2 x 0.15 x 0.25 m) that was associated with the lowest MF strengths (72 – 78 µT). For both tanks, the incoming water flows were directed towards the *initial zones* (**Fig. 18** in the result section).



Three distinct experimental scenarios (Test 1 to 3) were set to study the potential effects of artificial MFs on the behavioral responses and movement of crustaceans. Test 1 aimed to evaluate whether MFs induce attraction responses in crustaceans and interfere with their natural exploratory behavior. Trials were conducted here without any attractive stimulus associated with the zone of highest MF strength. Test 2 and 3 investigated whether MFs modify the foraging and shelter-seeking behavior of the velvet crabs, respectively.

For each test, three MF treatments were used: (1) ambient with the coils being turned off (i.e. 47  $\mu\text{T}$ ) for the control treatment, called CT; (2) direct current (72 to 304  $\mu\text{T}$ , called DC) (3) alternating current (72-304  $\mu\text{T}$ , called AC). Before each trial, the corresponding magnetic field was launched and one crab was added in each *initial zone* (i.e. 3 in tank 1 and 3 in tank 2) for a 30-minute acclimation period. Prior the transfer of crabs, for Test 2 and 3 respectively, a fixed quantity of frozen shrimps and a shelter (i.e., cut PVC pipe) were added in the zone of highest MF strength of each corridor,. The individual behavior was recorded using two GoPro HERO 5 black ® cameras located 1 m above each experimental tank (2.7K resolution, linear screen, 30 frames per second) that were remotely launched 5 minutes prior the end of the acclimation phase. Then the behavioral trial was initiated for a 30-minute period with the removal of the partition walls. At the end of each trial, the individuals' carapace width (cm) was measured.

Since *N. puber* is a nocturnal animal, all trials were performed during night conditions, from 18 h 30 to 23 h 00 pm. A very small light source (i.e. dim white led tape < 7 lux) located one meter above each corridor allowed light homogenization along the MF gradient. All individuals were tested once and the magnetic treatments were randomly assigned. In total, for each tests there were 24 crabs per MF treatment (4 x 6 individuals), except in Test 1 and 3 for the DC and CT MF treatment, respectively where n equaled 21 crabs.

## 2.4 | Behavioral analyses

To measure the activity budget of the crabs, 30-min video footages were analyzed using the BORIS software © with the focal sampling method (Behavioural Observation Research Interactive Software v. 7.9.7). To compile activity budgets, five behavioral variables were defined as indices of inactivity/activity or as responses to attractive stimuli (i.e. food or shelter): the time spent stationary ( $T_{station}$ ); the time spent walking ( $T_{walk}$ ); the time spent trying to exit the tank ( $T_{escape}$ ); the time spent feeding ( $T_{food}$ ) or inside the shelter ( $T_{shelter}$ ). In addition, the



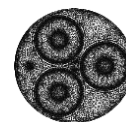
videos were analyzed to compile the crabs' x and y coordinates of each frame (29.97 fps) using the video tracking software Kinovea ©. Then, the *trajr* R package was used to draw the trajectory of each crab and to calculate the *Total distance traveled* (cm) and the *Maximal distance reached* in the corridor (cm). All the variables studied were summarized in **Table 6**.

**Table 6** | Summary and definition of the response variables studied

<i>Variables</i>	<i>Definition</i>
Tstation (s)	Fraction of time spent stationary
Twalk (s)	Fraction of time spent in displacement
Tescape (s)	Fraction of time spent trying to escape the tank by climbing the walls
Tfood (s)	Fraction of time spent feeding
Tshelter (s)	Fraction of time spent inside the shelter
Maximal distance reached (cm)	Maximal distance reached in the corridor
Total distance traveled (cm)	Total distance traveled in the corridor

## 2.5 | Statistical analyses

The effects of the MF treatments on the crab's behavioral variables were investigated using models that account for the excess of sampling zeroes caused by stationary individuals. Zero- or one-inflation models GAMLSS (Generalized additive models for location, scale and shape) were used for proportional data (e.g. time fraction spent in the different behavioral categories). GAMLSS allowed the fitting of a zero/one-inflation parameter using a mixed parametric distribution (i.e. both continuous and discrete) on the interval [0, 1]. Both the magnetic treatment and experimental scenario (i.e., Test number) were used as linear predictors of the response variables (i.e. *Tstation*, *Twalk*, *Tescape*, *Tfood*, *Tshelter*, *Maximal distance reached*). Then, a binomial-gamma hurdle model (i.e. Generalized Linear Model) was used for zero-inflated continuous data (i.e. *Total distance traveled*). Models with varying degree of complexity were compared using the corrected Akaike information criterion (AIC), and model goodness-of-fit was assessed by the graphical analysis of normalized quantile residuals. Accordingly, the interaction between MF treatment and Test and the tank as a random intercept were not kept in the model structure. The linear predictor significance was evaluated by maximum likelihood estimations. The GAMLSS models were performed using the



“FactomineR” and the “gamlss.inf” packages (Stanisopoulos et al., 2017) in R version 4.1.0 (R Core team, 2021). The mean carapace width (cm) of crabs was compared across the MF treatments using the single factor ANOVA test, with Tukey’s post-hoc tests.

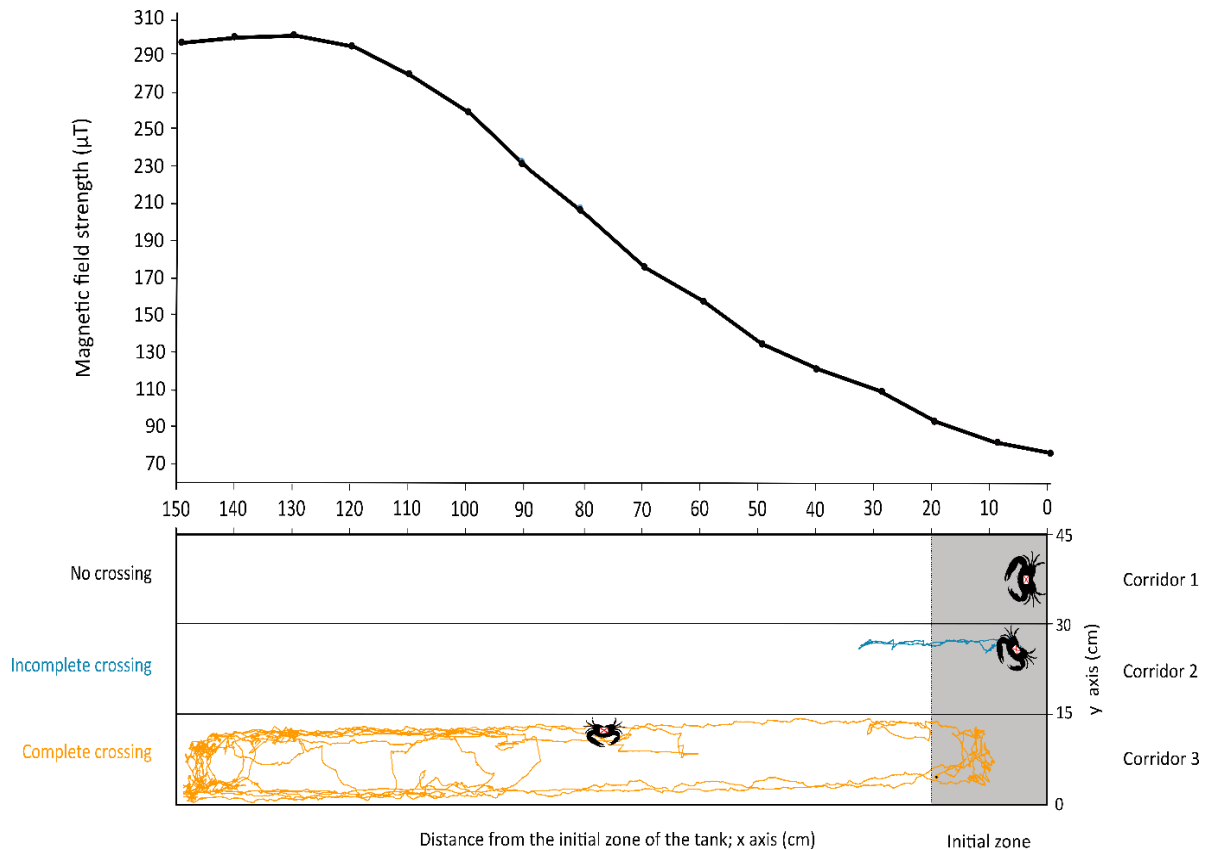
### 3 | RESULTS

#### 3.1 | Attraction or repulsion responses

The mean carapace width of the crabs tested was equal to of  $5.26 \pm 0.77$  cm (mean  $\pm$  standard deviation SD) and was not significantly different between the three MF treatments (ANOVA:  $F = 2.01$ ,  $df = 2$ ,  $p = 0.14$ ). The tank configuration constrained the movement path of the crabs to one dimension (x-axis). As a result, their trajectories can be described exclusively in terms of the maximum distance from the *initial zone* and the total distance they traveled. Crabs were thus classified according to three movement paths through the MF gradient: *i*) reaching the end of the corridor (*complete crossing*); *ii*) remaining in the initial zone (*no crossing*) or *iii*) moving through the corridor without reaching the opposite end (*incomplete crossing*) (trajectory examples in **Figure 18**).

In Test 1, the proportions of *complete crossings* in CT, AC and DC were respectively 22.2 %, 29.2 % and 33.3 %, respectively. For *incomplete crossings*, they were respectively 12.5 %, 25.0 % and 9.5 % and for *no crossings* 62.5 %, 45.8 %, 61.9 %. Overall, no link was found between the MF treatment and the paths of crabs ( $p = 0.63$ , Fisher’s exact test). Similarly, in Test 2, the MF treatment was not significant ( $\chi^2 = 0.83$ ,  $df = 4$ ,  $p = 0.93$ ,  $\chi^2$  test). In CT, AC and DC treatments the proportions for *complete crossings* were respectively: 25.0 %, 16.7 % and 20.8 %; for *incomplete crossings*: 29.2 %, 33.3 % and 37.5 % and finally for *no crossings* they were 45.8 %, 50.0 % and 41.2 %. Finally, in Test 3, 29.2 %, 25.0 % and 29.2 % of the crabs exhibited complete crossings; 9.5 %, 8.3 % and 29.2 % *incomplete crossings* and 57.1 %, 66.7 % and 41.7 % displayed *no crossings*, for CT, AC and DC respectively. Here again, the type of trajectory did not vary significantly among MF treatments ( $p = 0.28$ , Fisher’s exact test).

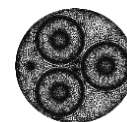




**Figure 18** | Examples of *Necora puber* crabs' trajectories within the MF gradient of intensities. The magnetic field strength ( $\mu\text{T}$ ) was minimal ( $75.8 - 96.7 \mu\text{T}$ ) within the initial zone ( $x$  axis =  $0 - 20$  cm) and maximal ( $304 \mu\text{T}$ ) at the opposite end of the tank ( $x$  axis =  $140 - 150$  cm). The MF intensities provided are averaged from the values of the 3 corridors. The crabs were confined to the initial zone for 30 minutes before accessing the rest of the tank. Complete crossing is for the crabs that reached the end of the corridor; no crossing for those that remained in the initial zone and incomplete crossing for the crabs that moved through the corridor but did not reach the opposite end

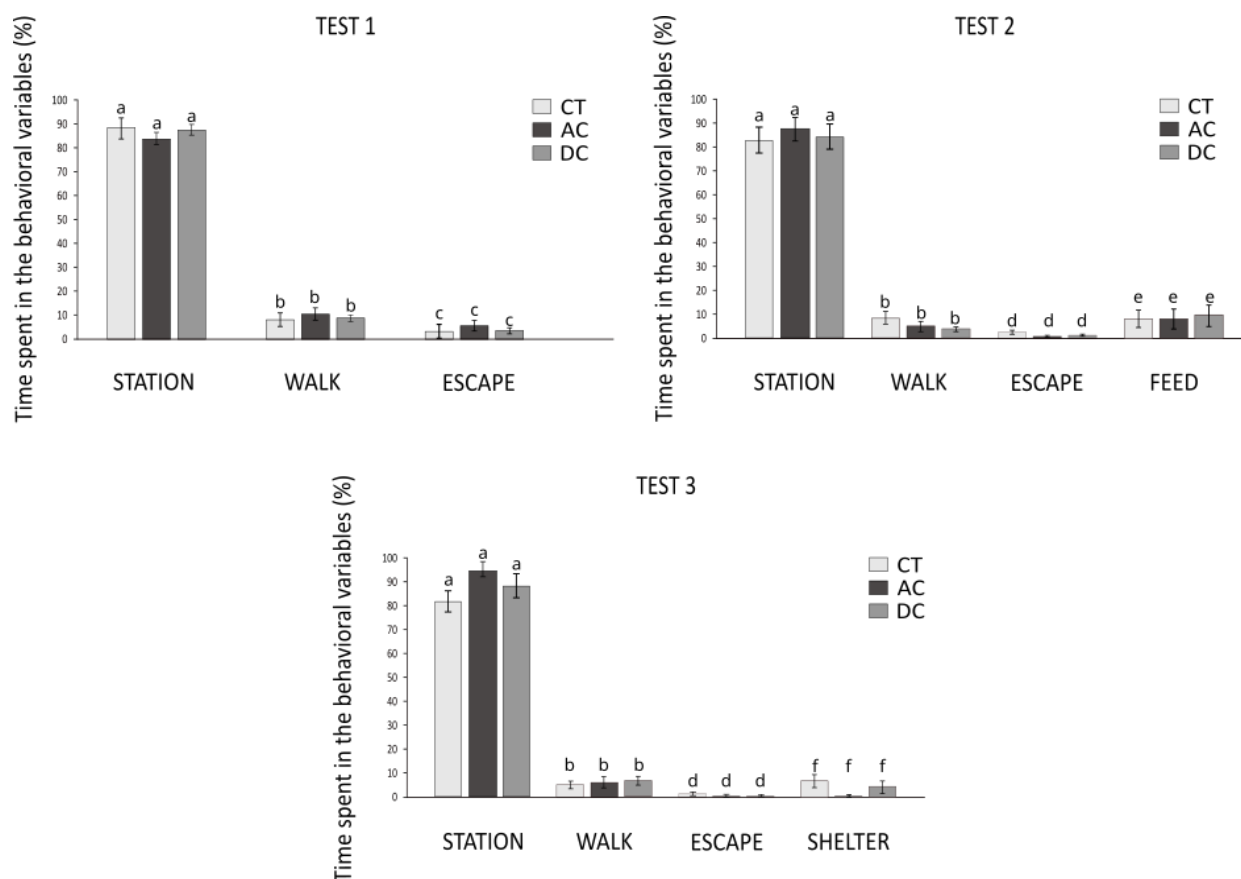
### 3.2 | Activity budgets

Crabs from Test 1 spent most of their time stationary whatever of the MF treatments, (i.e.  $86.8 \pm 4.3$  % as mean  $\pm$  standard error). Active individuals spent  $9.1 \pm 2.8$  % of the time walking and  $4.1 \pm 1.6$  % trying to escape the tank. In Test 2, with all MF treatments grouped,  $T_{station}$ ,  $T_{walk}$ ,  $T_{escape}$  and  $T_{feed}$  occurred  $84.5 \pm 5.6$  %,  $5.8 \pm 2.1$  %,  $1.7 \pm 0.7$  % and  $8.0 \pm 4.5$  % of the time, respectively. In Test 3, crabs spent  $88.9 \pm 3.9$  % of the time stationary,  $6.2 \pm 2.1$  % walking,  $0.9 \pm 0.5$  % doing escaping attempts and  $4.1 \pm 2.3$  % inside the shelter. In Test 1 to 3, the fractions of the crabs that remained stationary in the initial zone, throughout the 30-min trial, were 37.7 %, 36.1 % and 42.0 % respectively (**Figure 19**). The crabs' activity budgets did not vary significantly between DC and AC treatments compared to CT, in none of the three tests (**Tableau 7**). When an attractive stimulus (i.e. food or shelter) was added in the tank, the



activity budget of crabs did not significantly change between the three tests, except for the time trying to escape (*Tescape*) ( $p = 0.02^*$ ) which decreased in both Test 2 ( $T = -3.2, p = 0.007^{**}$ ) and Test 3 ( $T = -3.4, p = 0.020^*$ ) when compared to Test 1.

### 3.3 | Moving through the MF gradient

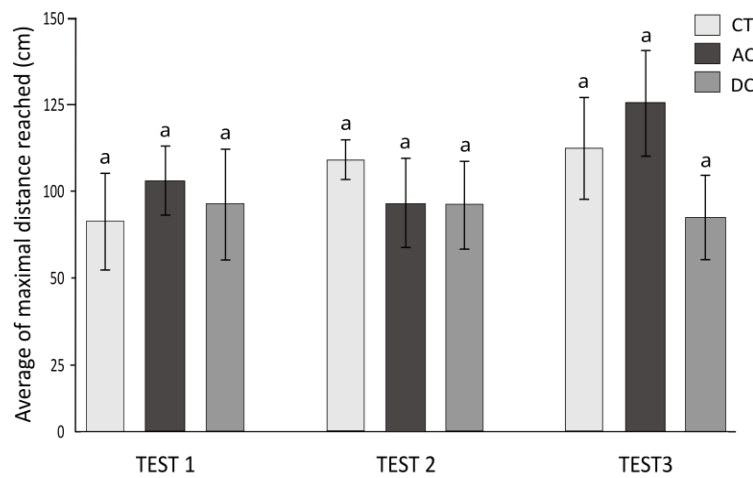


**Figure 19** | Average time fractions (%) the velvet crabs (*Necora puber*) spent in the different behavioral categories (*Tstation*, *Twalk*, *Tescape*, *Tfeed* and *Tshelter*), as a function of MF treatments. Test 1 was designed to study the exploratory behavior of crabs and Test 2 and 3 investigated potential alterations of the feeding and sheltering behaviors, respectively. Each barplot is a mean of 24 crabs except for the CT and DC treatments of Test 1 and 3 respectively, where  $n = 21$ . Error bars are standard errors and similar letters indicate no statistical difference, between the MF treatments and the Test. *Tshelter* and *Tfeed* were not compared across the tests

The effects of MF treatments and experimental scenarios on the *Total distance traveled* were assessed using two models. First, the binomial model did not show any influence of the Test ( $p = 0.600$ ) nor the MF treatment ( $p = 0.200$ ) on the ratio of non-moving/moving crabs (**Figure 21**). Then, the gamma model that focused on moving individuals revealed a significant relation between the variations of the *Total distance traveled* and the Test ( $p = 0.049^*$ ) but not with the MF treatments ( $p = 0.40$ ) (**Table 7**). In particular, the response variable was significantly lower in Test 2 (estimated averaged reduction of 278.1 cm,  $p = 0.024^*$ ), but not

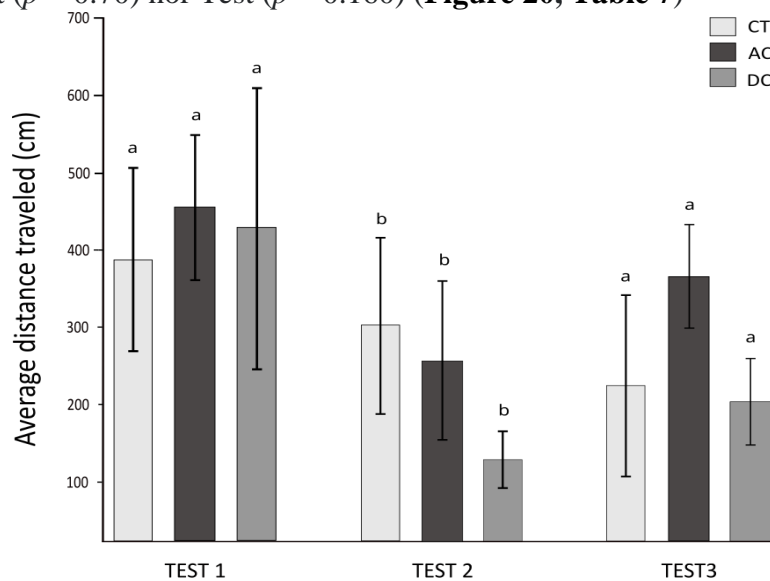


significantly in Test 3 (estimated average reduction of 234.4 cm,  $p = 0.08$ ) when compared to Test 1 (average estimate of 545.2 cm).

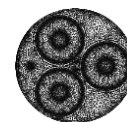


**Figure 20** | Average of the Maximal distance reached (cm) by the moving crabs (*Necora puber*) in the corridor (150 cm length), as a function of MF treatments and Test. Test 1 was designed to study the exploratory behavior of crabs and Test 2 and 3 investigated potential alterations of the feeding and sheltering behaviors, respectively. Error bars are standard errors and similar letters indicate no statistical difference, between the MF treatments or the tests

The *Maximal distance reached* (cm) was estimated only for crabs displaying a movement path (i.e. when distance traveled is non-zero). It was assumed that the movement through an increasing magnetic field, could potentially modify the progression on the x-axis, excluding stationary individuals. The *Maximal distance reached* by crabs was not significantly modified by MF treatment ( $p = 0.70$ ) nor Test ( $p = 0.160$ ) (**Figure 20, Table 7**)



**Figure 21** | Average *Total distance traveled* (cm) by the moving crabs (*Necora puber*) as a function of MF treatments and Test. Test 1 was designed to study the exploratory behavior of crabs and Test 2 and 3 investigated potential alterations in the feeding and sheltering behaviors, respectively. Each barplot is a mean of 24 crabs except for the CT and DC treatments from the test 1 and 3 respectively where  $n = 21$ . Error bars are standard errors and similar letters indicate no statistical difference, between the MF treatments and the tests



**Table 7** | Summary of the likelihood ratio tests evaluating the effects of the MF treatments and the Test number on the activity budgets, the Total distance traveled and Maximal distance reached by the velvet crab (*Necora puber*). The '\*' symbol indicates the values under the 5% level. The Tstation, Twalk, Tescape and Maximal distance traveled variables were studied using gamlss models whereas the Total distance traveled was studied with a hurdle model

Variables	df	Deviance	P value
<b>Tstation</b>			
MF treatment	2	0.30	0.860
Test	2	0.18	0.914
<b>Twalk</b>			
MF treatment	2	1.81	0.401
Test	2	1.53	0.472
<b>Tescape</b>			
MF treatment	2	1.09	0.584
Test	2	8.34	0.021*
<b>Maximum distance reached</b>			
MF treatment	2	0.70	0.700
Test	2	3.71	0.168
<b>Total distance traveled</b>			
<i>Binomial model (zero values)</i>			
MF treatment	2	3.32	0.192
Test	1	0.80	0.590
<i>Gamma model (non-zero values)</i>			
MF treatment	2	3.60	0.392
Test	1	7.34	0.042*

## 4 | DISCUSSION

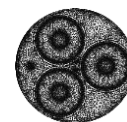
The literature addressing the effects of SPCs emissions on invertebrate species is rather limited. Current findings are highly contrasted and do not allow to rule on the effects of artificial magnetic fields whether at individual or ecosystem scales. In this context, the present study aimed to extend knowledge of the behavioral responses of the velvet crab (*Necora puber*), when exposed to magnetic gradient of intensities typical of SPCs. This study is the first to address the potential effects of MFs in such a widely distributed predator and scavenger of the intertidal zone. *N. puber* is a characteristic species of natural and artificial hard substrates (Krone et al., 2013) that may colonize areas where marine renewable energy devices settle. We hypothesized that a magnetic sense could assist the daily migrations of *N. puber* individuals between subtidal and intertidal habitats (Silva et al., 2010; 2014). Overall, our study shows that AC or DC magnetic fields gradients (maximum intensity of 300  $\mu$ T) did not change the behavioral responses of crabs when compared to the geomagnetic field (47  $\mu$ T).

The bulk of research on MF-induced attraction/repulsion behaviors is often paired with the study of sheltering behavior. When a shelter was added to the zone of highest MF intensity,



the time spent by crabs inside it or moving through the gradient (i.e. *Maximum distance reached*) was not altered by any (DC or AC) of the MFs suggesting that a 300  $\mu\text{T}$  level was not enough to induce attraction/repulsion nor to alter sheltering in the velvet crab (*N. puber*). Current literature about the potential tropism of crustaceans to MF-exposed shelters also provides heterogeneous findings. On the one hand, several studies reported attraction responses towards magnet-equipped shelters in the edible crab *Cancer pagurus* (2.8 mT DC; Scott et al., 2018; 500 and 1000  $\mu\text{T}$  DC; Scott et al., 2021), the European lobster *H. gammarus* (2.8 mT; Scott, 2019) and the spiny cheek crayfish *Orconectes limosus* (800  $\mu\text{T}$  DC; Tanski et al., 2005). On the other hand, a repulsive size-dependent behavior was observed in the larger individuals of spiny lobster (*Panulirus argus*) that selected control versus magnets equipped dens (350  $\mu\text{T}$  DC; Ernst and Lohmann, 2018). The sole study of Taormina et al. (2020) corroborates our findings since the exposure of juvenile European lobsters (*H. gammarus*) to AC and DC gradients (51 – 200  $\mu\text{T}$ ) did not induce any temporal shifts in shelter-seeking and sheltering behaviors.

One must note however that in present work, velvet crabs exhibited a fairly low response to the attractive shelter stimuli as only 26 % of the crabs visited it. Holding a shelter is generally crucial for the survival of most crustacean's species and takes place in predator defense and reproductive behaviors (Nelson, 2005). In laboratory experiments, crustaceans usually settled in the refuges provided, as observed for *C. pagurus* and *H. gammarus* spending respectively about 48 – 66 % and 32 % of the time inside over 7-hour and 45-minute experimental periods, respectively (Scott et al., 2018, Taormina et al., 2020). Similarly, 49 out of 51 individuals of the spiny lobster (*P. argus*) occupied a shelter during a 15-minute trial (Ernst and Lohmann, 2018). In the present work, the low number of sheltering responses may potentially arise from a short experimental duration (i.e., 30 min), the tested species and the tank design. However, sheltering is known to be part of the ecology of *N. puber* that is usually found within crevices and under boulders (Norman, 1989). In addition, Hinchliff et al. (2015) observed very quick sheltering behavior within a 10-min period for 18 individuals. Again, our results may directly relate to the experimental design and to the initial distance between the crab and the shelter. During the acclimation period, we provided crabs with artificial shelters (pvc pipes) similar to that used in trials and thus assumed they should be accustomed with them. However, we cannot exclude that stationary individuals were not able to detect a shelter placed 140 cm away, since in all of the above-mentioned studies, the crab-shelter distance was less than 0.75 m., with or



without attractive stimuli, their exposure to MF gradients did not trigger any attraction responses.

When focusing on feeding behavior, our work shows that both AC and DC MFs had no effect on velvet crabs. The attractive stimulus of food, resulting in the consumption of food items, was also rather similar to that of the shelters (25 % of crabs). This time, however, we can exclude a bias related to the food-crab distance as crustacean species use chemical cues to detect and locate food items at low concentrations (Weissburg and Zimmer-Faust, 1993; Rebach et al., 1996). In addition, in each corridor, the water inflow used for water renewal was located behind the food items and stimulated the circulation of the chemical cues. Nevertheless, we suggest a limited attraction for the food items in the tanks as crab moving through the gradient was not changed. Whereas knowledge on interactions between feeding behavior and MF emitting is very limited, the available literature is in accordance with our findings. By testing the effects of cable-induced AC magnetic fields (13.8 – 116.8  $\mu\text{T}$  and 24.6 – 42.8  $\mu\text{T}$ ) on the catchability of *C. productus* and *M. Magister*, Love et al. (2017) found no evidence that the presence of a buried/unburied cable prevented crabs from entering a baited trap. Similarly, the rate of food consumption of the freshwater crab *B. canicularis* was unaffected by an AC magnetic field (Rosaria and Martin, 2010).

#### *Effects of 300 $\mu\text{T}$ on activity level and exploratory behavior*

We show here that the total distance traveled by *N. puber* individuals was unaffected by an exposure to MFs, confirming the works of Hutchison et al. (2020) and Taormina et al. (2020) who also reported no variations in both American (*H. americanus*) and European lobsters (*H. gammarus*). Similarly, when considering the activity budgets, the allocations of time for *stationary*, *walking* and *escaping* behaviors were not modified by either AC or DC MFs, as reported for the activity ratios of *H. gammarus* (Taormina et al., 2020). Because it describes a movement along the z-axis, the *escaping* behavior was distinct from the *walking* one. Generally expressed by the most active individuals displaying complete crossings, we interpret the *escaping* behavior as a proxy of the exploratory intensity. Because such behavior was significantly reduced when crabs were exposed to MFs we hypothesize that the addition of attractive stimuli inhibited its expression. In addition, the *Total distance traveled* by crabs was significantly lower in food versus no-food trials suggesting that, once encountered, the attractive stimuli of food reduces the movements of crabs in the corridor.

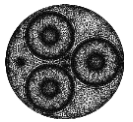


### *Magnetic field strength and potential threshold effects*

The literature about crustaceans provides heterogeneous results because of a high diversity in i) the adopted methods (*in situ* vs laboratory), ii) the behavior trials and iii) the type of magnetic field generated (e.g., AC or DC, intensity, magnets or Helmholtz coil system). Nonetheless, the studies emphasize that MF intensity should be one major factor controlling the expression of MF tropism and influencing the spatial patterns. Recently, Scott et al. (2021) carried out the first dose-response study in *C. pagurus*, with levels of 250, 500 and 1000  $\mu\text{T}$  and the authors identified consistent dose-dependent response patterns at both behavioral and physiological scales. In particular, exposures to 500 and 1000  $\mu\text{T}$  levels caused alterations of the circadian rhythm of the D-glucose and L-lactate metabolism as well as attraction responses that were not observed for control and 250  $\mu\text{T}$  exposures. Such observations, combined to the present work as well as previous studies (e.g. Tanski et al., 2005; Taormina et al., 2020), suggest the threshold responses to be around 200-500  $\mu\text{T}$ . However, these conclusions are specific to laboratory studies and contradict some of the data obtained in the field with real energized cables and lower MF values that observed behavioral changes with very low values (e.g. Hutchison et al., 2020).

The marine environment provides plethora of signals that marine organisms can detect (e.g. chemical, physical, biological, acoustical cues) (Bullock et al., 2008). Since the variations of environmental conditions can alter the availability and reliability of such signals, marine crustaceans tend to orient using multiple cues, such as wave surge, sound or the geomagnetic field (Herrnking and MacLean, 1971). In the field, crustaceans extract redundant signals whose informations are combined and hierarchized (Ugolini, 2002). Within that context, investigating the interaction between those additional signals and the magnetic fields should improve our understanding of the response mechanisms occurring in natural conditions. The present work is a contribution to this approach as the first to demonstrate that MFs gradient do not alter the natural behavioral response to chemical cues from food items.

In most studies, including this one, the effects of MFs were addressed at short-term. To better understand response mechanisms to MFs, future studies should assess the temporal component to detect potential habituation or resilience processes for longer periods as *in situ* scenarios expect chronic exposure. Finally, because Ernst and Lohmann (2018) showed that behavioral response is size-related for spiny lobster individuals, investigations on the magneto-sensitivity of larval stages should be promoted as no studies are actually available.



## Acknowledgements

We are grateful to the Université de Bretagne Occidentale and the LEMAR and LIA BeBEST laboratories for their scientific support and contribution to this work. We are grateful to the CIFRE grant from the Association Nationale de la Recherche et de la Technologie and the TBM Environnement firm for co-funding the PhD thesis of L. Albert. In addition, many thanks to the Oceanopolis staff for the provision and care of animals as well as technical assistance.

## Funding

This research was supported by the OASICE project which is a collaboration between the French transmission system operator, Rte, the TBM Environnement firm and the LEMAR laboratory. A PhD fellowship was provided by the ANRT (Association Nationale de la Recherche et de la Technologie).





# CHAPITRE 3

## Synthèse du chapitre 3

\*\*\*

Le chapitre 3 explore les effets d'un champ statique DC de 300  $\mu$ T sur le comportement alimentaire d'une espèce ingénieuse de l'écosystème largement répandue en zone côtière, la moule bleue *Mytilus edulis*. Cette espèce de mollusque bivalve assure un rôle central dans le fonctionnement des habitats côtiers et participe au couplage entre les compartiments benthiques et pélagiques au travers de son activité de filtration. Ayant un mode de vie sessile, la moule bleue peut être potentiellement exposée aux émissions d'un câble d'alimentation électrique, selon de fortes intensités puisqu'elle est un colonisateur majeur des substrats artificiels. Ici, l'exposition correspond à l'émission magnétique d'un câble monophasé DC (15 cm de diamètre, 1000 A) enfoui à 0,6 m de profondeur. La valeur choisie est la même que dans l'expérience menée sur l'étrille *Necora puber* (Chapitre 2) car ces deux espèces peuvent potentiellement cohabiter au niveau de la couverture rocheuse d'un câble, à une distance similaire des conducteurs.

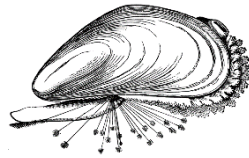
Un plan à mesures répétées est réalisé avec des moules adultes exposées successivement au champ ambiant puis au champ magnétique homogène DC de 300  $\mu$ T. L'activité de filtration est évaluée par la surveillance de l'écartement des valves à l'aide d'un système automatisé d'analyse d'images. Le 'clearance rate' est estimé simultanément en mesurant la diminution de la concentration d'algues par cytométrie de flux.

Nos résultats révèlent que lors de l'exposition au champ magnétique artificiel, les moules ne présentent pas de différences observables dans leur activité valvaire et leur taux de filtration. Cela suggère qu'à une telle intensité, les champs magnétiques artificiels n'altèrent pas significativement leur comportement alimentaire.

\*\*\*



## Can artificial magnetic fields alter the functional role of the blue mussel *Mytilus edulis*?



Luana Albert<sup>a,d</sup> | Olivier Maire<sup>b</sup> | Frédéric Olivier<sup>c</sup> | Christophe Lambert<sup>d</sup> | Alicia Romero-Ramirez<sup>b</sup> | Aurélie Jolivet<sup>a</sup> | Laurent Chauvaud<sup>d</sup> | Sylvain Chauvaud<sup>a</sup>

<sup>a</sup> TBM environnement, Auray, France.

<sup>b</sup> Université de Bordeaux, UMR 5805, EPOC UMR, OASU, Arcachon, France.

<sup>c</sup> Muséum National d'Histoire Naturelle, Biologie des Organismes et Écosystèmes Aquatiques (BOREA), UMR 7208 MNHN/SU/UNICAEN/UA/CNRS/IRD, Concarneau Cedex, France.

<sup>d</sup> Université de Brest, Laboratoire des Sciences de l'Environnement Marin (LEMAR - UMR 6539 CNRS, UBO, IRD, IFREMER), LIA BeBEST, Institut Universitaire Européen de la Mer, Plouzané, France.

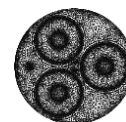
Article published in *Marine Biology* in 2022  
DOI: 10.1007/s00227-022-04065-4



### Abstract

Along European coasts, the rapid expansion of marine renewable energy devices and their buried power cables, raises major societal concerns regarding the potential effects of their magnetic field emissions (MFs) on marine species and ecosystem functioning. MFs occur at a local spatial scale, which makes sessile species the primary target of chronic and high-intensity exposures. Some of them, as ecosystem engineers, have critical functions in coastal habitats whose behavioral alteration may drive profound consequences at the ecosystem level. In this context, this experimental study explored the effects of short exposure to direct current MFs, on the feeding behavior of a widespread ecosystem engineer, the blue mussel (*Mytilus edulis*). A repeated measure design was carried out with adult mussels successively exposed to control treatment (ambient magnetic field of 47  $\mu$ T) and artificial MF treatment (direct current 300  $\mu$ T produced by Helmholtz coils), as measured around power cables. The filtration activity was assessed through valve gap monitoring using an automated image analysis system. The clearance rate was estimated simultaneously by measuring the decrease in algal concentration using flow cytometry. Our findings revealed that mussels placed in MF treatment did not exhibit observable differences in valve activity and filtration rate, thus suggesting that, at such an intensity, artificial MFs do not significantly impair their feeding behavior. However, additional research is required to investigate the sensitivity of other life stages, the effects of mid to long-term exposure to alternative and direct current fields and to test various MF intensities

**Key words:** magnetic fields, submarine power cables, ecosystem engineers, coastal environment, filter-feeders, *Mytilus edulis*



## 1 | .INTRODUCTION

The adoption of renewable energy has become a priority for several developing countries in recent decades (Sen and Ganguly 2017). After a first phase of on-land projects, the development of the offshore renewable energy sector (i.e., wind, currents, waves) is currently prevailing and is generally considered a promising option to meet global energy demand (Gill 2005; Rinaldi 2020; Soares-Ramos et al., 2020). Moreover, the electrical interconnections between adjacent countries are intensifying to promote the production and widespread adoption of renewable energies (European commission, 2019). Accordingly, the spread of submarine power cables to support electricity transfer in rich and sensitive coastal environments is becoming a major concern, particularly regarding the introduction of artificial magnetic fields (MFs) (Petersen and Malm 2006; Taormina et al., 2018).

MFs are defined as spaces that both influence and are influenced by electrical particles flowing through a power cable. Their strength or magnetic induction, which is measured in microteslas ( $\mu\text{T}$ ), is proportional to the current intensity and sharply declines with distance from the cable (Normandeau associates Inc. et al., 2011; Otremba et al., 2019; Albert et al., 2020). MFs can also be influenced by other power line characteristics such as the number of conductors, the distance between them, the internal arrangement of copper wires (i.e. twisting) and the type of current: alternating or direct (AC or DC) (Meißner et al. 2006; Worzyk 2009; CSA Ocean Sciences Inc. and Exponent 2019). For example, DC cables produce static MFs that modify the ambient geomagnetic field (Otremba et al., 2019), whereas AC cables emit independent 50-60 Hz fields that vary over time (Kavet et al., 2016). Long-distance electricity transfer ( $> 50$  km) is mainly achieved with high voltage DC (HVDC) technology (Wei et al., 2017), whereas AC cables are preferred for shorter distances and often have lower transmission capacities (e.g., offshore wind farms) (Meißner et al., 2006).

Several marine species orient and navigate over short- or long-range migrations (e.g., for feeding, spawning, or reproduction), using the Earth's magnetic field (Wiltschko, 1995; Walker et al., 2003; Vacha, 2017). In the literature, such sensory modality is referred to as magneto-reception, magneto-sensitivity or magneto-sensation (Wiltschko 1995; Gill et al., 2014; Putman et al., 2022). By causing local geomagnetic field alterations, artificial MFs may thus impair the capacity of species to geolocate (Fischer and Slater 2010; Copping et al., 2016). Moreover, artificial MFs can be detrimental for biological structures, as for instance, they can delay

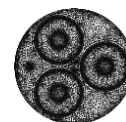


embryonic development and increase the proportion of abnormalities in sea urchins and fish (e.g., Zimmerman et al., 1990; Levin and Ernst 1997; Li et al., 2014; Fey et al., 2019ab). They can also magnify genotoxic and cytotoxic effects in polychaetes and bivalve mollusks (Stankevičiūtė et al., 2019). However, artificial MFs seem not to constitute an immediate threat to the survival of adult stages (Bochert and Zettler 2006; Jakubowska et al., 2019).

Current knowledge on the potential effects of artificial MFs remains highly inconclusive and heterogeneous across taxonomic groups (Petersen and Malm, 2006). Particularly, invertebrates are largely under-represented in impact studies and data regarding their magneto-sensitivity is severely lacking (Isaacman and Lee 2009; Emma 2016; Albert et al., 2020). Yet, the likelihood of encountering MFs is highly dependent on the lifestyle of a given species, which in turn determines the duration and intensity of its exposure. Given that power cables are typically buried in the sediment (0.3 to 3 m depth), benthic, sessile and endogenous organisms such as bivalves, echinoderms, worms, and decapods would experience the highest values of magnetic induction, as opposed to pelagic species (Michel et al., 2007). For example, based on theoretical calculations, a 1000 A DC single-phase cable (15 cm diameter) would create 533 and 65  $\mu\text{T}$  MFs at a 0.3 m and 3 m distance, respectively (the formula to calculate these estimates was obtained from Salinas et al., 2009).

So far, the effects of artificial MFs were mainly investigated in motile crustaceans. A few studies thus reported positive (Scott et al., 2018; 2021) or negative (Ernst and Lohmann 2018) taxis, changes in exploratory behaviors (Hutchison et al., 2020), disruption of orientation abilities (Tomanova and Vacha, 2016), and alteration of physiological mechanisms (i.e., D-lactate, D-glucose and THC) controlling the circadian rhythm (Scott et al., 2018; 2021). Despite the risk of chronic exposure to artificial MFs, the sessile epifauna and sedentary endofauna have received far less attention. To our knowledge, only two species of sessile bivalves, the blue mussel (*Mytilus edulis*) and the Mediterranean mussel (*Mytilus galloprovincialis*), were used as biological models to highlight the effects of 50 Hz MFs on the immune system functionality (Ottaviani et al., 2002; Malagoli et al., 2003; 2004).

The filter-feeding bivalves are keystone species that control the benthic-pelagic coupling (Prins et al., 1997). These latter form a direct link between primary production and higher trophic levels by performing top-down control on phytoplankton biomass and composition through filtration (Cloern 1982; Stein et al., 1995; Bastviken et al., 1998). Moreover, they profoundly influence benthic remineralization processes and nutrient cycling through



biodeposition (i.e., biogenic organic matter flux from the water column to the sediment surface) (Jansen et al., 2019). Up to now, the potential ecological consequences of MFs have not been evaluated on bivalve species at the organism, population or community level. To address this issue, organism-level functional traits and behavior can be used as markers of physiological alteration due to their sensitivity to sublethal effects (Hasenbein et al., 2015). For instance, in bivalve filter-feeders, the feeding behavior is critical for the functioning of both individual energy metabolism and ecosystem functioning. This endpoint thus constitutes a biomarker with strong ecological value, whose impairment may lead to marked population-level consequences (Amiard-Triquet 2009; Hartmann et al., 2016). Mussel gaping/feeding behavior, typically occurs at a high and constant rate under an optimal range of algal concentrations (Riisgård et al., 2011). Conversely, at upper or lower critical thresholds, food availability leads to a reduction in valve gap and exhalant siphon area, as well as a retraction of mantle edges up to complete closure, which constitutes an adaptation to balance energetic gains and losses (Dolmer 2000; Riisgård et al., 2003; Maire et al., 2007). Bivalve gaping behavior is known to vary in response to several environmental parameters including temperature (Kittner and Riisgård 2005), salinity (Riisgård et al., 2013), turbidity (Cranford, 2019), flow velocity (Wildish and Miyares 1990), and food quality and quantity (Newell et al., 2001; Saurel et al., 2007). Moreover, valve gaping patterns, including valve-closure, are linked to the metabolic state of the mussel and can be used as bio-indicators of environmental stress (Hartmann et al., 2016; Redmond et al., 2017).

This study focuses on the blue mussel *Mytilus edulis* (Linnaeus, 1758), a widely distributed ecosystem engineer species that plays a central role in the functioning of coastal habitats (Commito et al., 2008). *M. edulis* is a gregarious intertidal to shallow subtidal organism that occurs in high population densities, forms large aggregated structures (Christensen et al., 2015) and dominates the French mussel farm production (Agreste 2019). In particular, it is a major colonizer of anthropogenic hard substrates of offshore buildings (Krone et al., 2013), such as wave power buoys and the foundations of offshore infrastructure (Joschko et al., 2008). Very few studies have evaluated the *in situ* biological colonization of submarine power cables (Carlier et al., 2019). However, using test equipment, Paschen et al. (2014) identified *M. edulis* colonies both on laid and free-flow cables located up to 10–12 m depths. Overall, mussel settlement is expected to be highly plausible over cables (or their protective structures) located in the intertidal and subtidal zones or over the cable sections located in open water. Therefore, our study aimed to investigate the potential effects of DC MFs on the filtration activity of *M.*



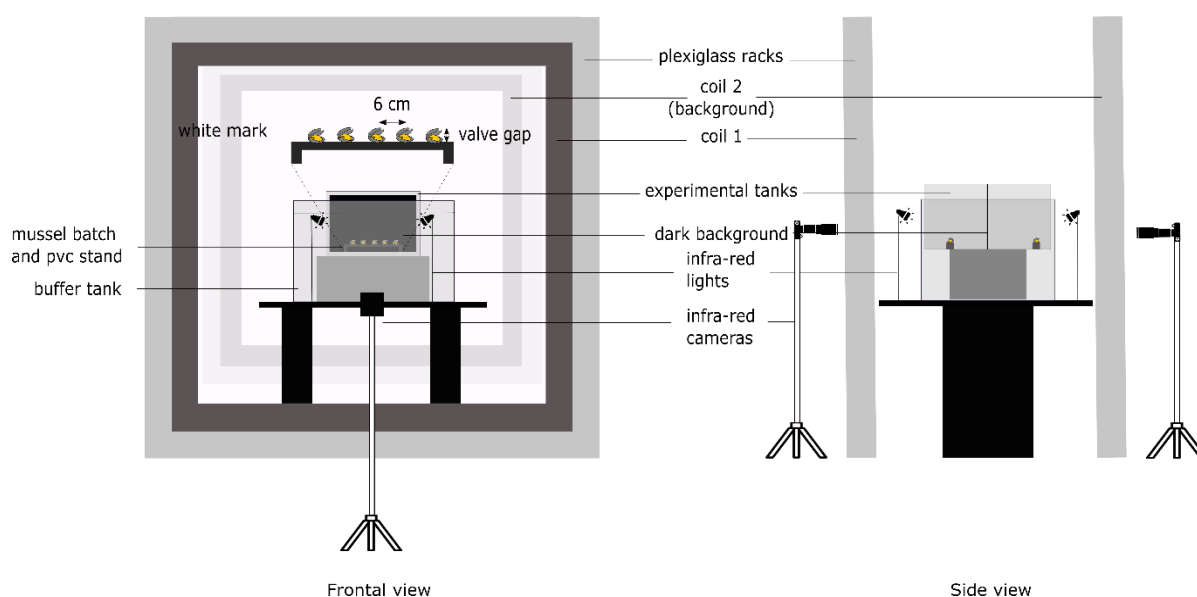
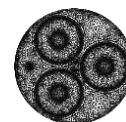
*edulis*, which may indirectly impair its ecosystem engineering role. To assess potential temporal changes, valve gap was measured over 6 hours following a single algal addition using an automated image acquisition and analysis system (Maire et al., 2007). Short-term exposure to MFs was evaluated because mussels are known to instantly adjust their filtration behavior in response to external stimuli. Algal concentrations were also determined via flow cytometry to quantify filtration rates. The same individuals were tested under control (ambient magnetic field, 47  $\mu$ T) and MF (homogeneous 300  $\mu$ T) treatments.

## 2 | MATERIALS & METHODS

### 2.1 | Magnetic field exposure device

Artificial MFs were produced using two squared Helmholtz coils (1.5 m x 1.5 m), each composed of 200 copper wire turns (2.5 mm<sup>2</sup> section) sealed inside a Plexiglas hollow frame. Both coils were placed vertically on Plexiglas racks, spaced 1 m apart, and connected with a branch circuit to a DC power supply (14.8 V; 4.6 A). This system, which will hereinafter be referred to as “Magnotron,” produced a uniform 300  $\mu$ T field within a tank equidistant from both coils (**Figure 22**). Such value is the estimated magnetic induction at 0.6 m from a DC single-phase cable (15 cm diameter, 1000 A) (Salinas et al., 2009). The tank was used as a buffer to maintain a constant temperature inside two smaller experimental glass tanks filled with 10 L filtered still seawater (35 x 20 x 25 cm) (**Fig. 22**). The geomagnetic field inside the experimental tanks was measured at approximately 47  $\mu$ T when the coils were turned off.

The Magnotron system functions in much the same way as other similar devices created by other research teams (e.g., Scott et al., 2018; Jakubowska et al., 2019), with the added benefit of being mobile and specifically designed for regular use across various experimental setups. Moreover, all electrical parameters (voltage, electric intensity, on/off switching, and coil temperature) can be monitored in real time, recorded, and programmed using a purpose-built software developed by MAPPEM Geophysics (<http://www.mappem-geophysics.com/>). Magnetic induction is measured every 10 s by a magnetometer (Mag690 Three-axis, Bartington Instruments®) and maintained at a single intensity by an automatic control loop that continuously adjusts the electric intensity.



**Figure 22** | Magnetic field exposure device: the 'Magnotron' with side and frontal views

## 2.2 | Mussel sampling and maintenance

Field sampling was conducted in February 2021 in the Bay of Brest (France, North-East Atlantic Ocean, 48°23'32.5"N – °25'59.3"W). Approximately 60 mussels (30 – 50 mm) were hand-collected from a natural bed located on floating docks. After removing epibionts through gentle brushing, individuals were kept in large tanks (60 x 50 x 40 cm; water depth: 30 cm) for a 9-day period, away from the Magnotron system and the emission of artificial MFs. The acclimation tanks were connected to a semi-closed water recirculating system with a 45 % hourly renewal rate (84 L·h<sup>-1</sup> flux). The inflow was stopped for 3 h each day when bivalves were fed with an *Isochrysis galbana* monospecific culture (concentration of 3000 cells mL<sup>-1</sup>). The water was directly pumped from the Bay of Brest and maintained at a natural temperature (approximately 12.6 °C) using a water chiller. The outflow of the tanks was filtered with a mechanical polyethylene filter followed by Biogrog® biological filtering and UV-radiation before recirculation. Each tank was provided with an air pump to maintain air saturation levels > 98 % (oxygen concentration > 8.7 mg·L<sup>-1</sup>). The pH and salinity were maintained at approximately 7.9 and 32.7 PSU, respectively, and other parameters were maintained below threshold values (NH<sub>4</sub><sup>+</sup> < 0.1 mg·L<sup>-1</sup>; NH<sub>3</sub> < 0.01 mg·L<sup>-1</sup>; NO<sub>2</sub> < 0.05 mg·L<sup>-1</sup>; NO<sub>3</sub> < 10 mg·L<sup>-1</sup>). To avoid a potential alteration of their filter-feeding activity caused by artificial light (Robson et al., 2010, Comeau et al., 2018), mussels were kept in total darkness during both the acclimation period and the experiments.





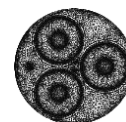
### 2.3 | Experimental procedure

Twenty-four hours before each treatment, ten mussels were randomly collected and glued on two PVC stands using cyanoacrylate cement in groups of 5 at 6 cm intervals, and thus formed two mussel batches. A small white paint mark was then made on the margin of the free valve of each mussel (**Fig. 23**). To account for the high inter-individual variability of filtering activity in mussels, behavioral measurements were carried out through a repeated-measure design. For each set of experiment, two batches (5 mussels in each) were sequentially tested under control (CT treatment, 47  $\mu\text{T}$ ) on day 1 and magnetic field treatment (MF treatment, 300  $\mu\text{T}$ ) on day 2.

Before the treatments, the two mussel batches were starved overnight in two distinct 10 L tanks (i.e., 35 x 20 x 25 cm) filled with filtered (1  $\mu\text{m}$ ) seawater. On day 1, one hour before testing, both batches were transferred to the Magnotron's experimental tanks (**Fig. 22**). The coils were switched off during CT treatment. In CT or MF treatment, clearance rates and valve activity were then measured for 6 hours (i.e., 21 600 s), at the batch (10 L,  $n = 5$ ) and individual level, respectively, following the addition of an initial algal concentration of approximately 3000 cells·mL<sup>-1</sup> (*I. galbana*) (more details will be provided in the next section). Once the CT treatment ended, mussels were transferred back into the starvation tanks. On day 2, for the MF treatment, the same mussel batches were submitted to a 300  $\mu\text{T}$  MF, that was initiated prior to their transfer and the same set of measurements was collected. Apart from the 300  $\mu\text{T}$  MF, all other experimental conditions were strictly similar. In total, filter feeding activity was monitored in 6 batches of 5 mussels, i.e., a total of 30 individuals.

#### *Monitoring of valve activity*

The distance between the two valves was monitored using an automated image acquisition system consisting of an infrared camera (uEye® camera fitted with a 25mm Fujinon® objective lens) connected to a laptop computer driven by the Obvious MicroLum software developed at the EPOC Laboratory, University of Bordeaux (Romero-Ramirez et al., 2016). The video sensor was located 110 cm in front of the mussels and infrared lights maximized the contrast between the white mark and the mussel shell. As recommended by Maire et al., (2007), gray-scale images were acquired every 10 s and gathered into an AVI file (5 frames · s<sup>-1</sup>). The AVI explore software was then used to measure the valve gap through the detection of the white mark successive positions, based on pixel color. For each image, the



valve gap was expressed as the distance in pixels between y-coordinates ( $y_n$ ) of the white mark barycenter (i.e. center of mass) and a reference point ( $y_0$ ), corresponding to complete closure. Valve gap data were converted into mm and then into angles  $\Theta$  (expressed in degrees) using the following equation from (Wilson et al., 2005), where  $W$  is the valve gap (mm) and  $L$  is the maximum shell length (mm).

$$\theta = 2 \arcsin\left(\frac{0.5W}{L}\right) \times 100 \quad (1)$$

### *Measurement of filtration rates*

Filtration rates were quantified using the clearance method (Coughlan 1969) defined as the volume of water cleared of algal cells per unit of time. *Isochrysis galbana* cells (4.5  $\mu\text{m}$  diameter) have an optimal retention efficiency in *Mytilus edulis*, as their size is above the 100% retention efficiency threshold, and therefore the clearance rate is equal to the filtration rate (Møhlenberg and Riisgård 1978). The filtration rate of *M. edulis* remains high and constant at concentrations ranging from 2000 to 6000 cells  $\cdot \text{mL}^{-1}$  (Riisgård 1991), which is consistent with the phytoplankton winter concentrations observed in the Bay of Brest (Delmas et al., 1983; Hafsaoui et al., 1985). Accordingly, all experiments were performed at an initial algal concentration of approximately 3000 cells  $\cdot \text{mL}^{-1}$  (corresponding to  $9.32 \cdot 10^{-5}$  mg dry weight (DW)  $\text{mL}^{-1}$  and  $2.98 \cdot 10^{-5}$  mg C  $\text{mL}^{-1}$ , from Maire et al., 2007). During the experiments, water was continuously aerated with air bubbling to maintain a homogeneous concentration of suspended algal cells. Water samples (0.5 mL in triplicates) were collected at the center of each tank 10 minutes after algal addition and then every 20 minutes. The samples were kept in cryotubes filled with 10  $\mu\text{L}$  glutaraldehyde solution, for cell fixation, and stored at  $-80^\circ\text{C}$ .

Cell counting (cell  $\cdot \text{mL}^{-1}$ ) was performed using a Guava® easyCyte™ 5HT flow cytometer (LUMINEX, 12212 Technology Blvd, Austin, Texas USA). The system was equipped with a 488-nm argon laser (50 mW), forward (FSC) and side scatter (SSC) detectors for relative cell size and complexity, respectively, and three fluorescence detectors: Green-B (525/30 nm), Yellow-B (583/26 nm) and Red-B (695/50 nm). Further, the system was also equipped with a direct, absolute cell count system. Samples were distributed in 96-well microplates and analyzed in the flow cytometer for 90 sec at a high flow rate ( $1.18 \mu\text{L} \cdot \text{sec}^{-1}$ ). Phytoplankton cells were selected according to their relative size and/or complexity (FSC/ SSC)



and their red fluorescence after exciting the chlorophyll pigments with a blue laser. Gating of cells of interest was performed using the Guava SOFT 4.0 software.

Water samples without mussels were also collected to measure algal loss due to sedimentation. In all experiments, clearance rates were calculated at the batch level, as previously described (Maire et al., 2007):

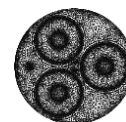
$$CR \text{ or } F = V \times b \quad (2)$$

where  $CR$  is the clearance rate ( $L \cdot h^{-1}$ ) and is equivalent to the filtration rate  $F$ ;  $V$  is the water volume (10 L) and  $b$  is the slope of the linear regression line representing the gradual reduction in algae concentration ( $R^2 > 0.72$ ). Algal sedimentation was highly negligible ( $\pm 100$  cells). At the end of each experiment, individual measurements of maximal shell length ( $L$ ; in cm) and flesh dry weight ( $DW$ ; in mg) (24 h, 77 °C) were performed to calculate the condition index ( $CI$ ) (Supplementary figure A):

$$CI = \frac{DW}{L^3} \quad (3)$$

## 2.4 | Statistical analyses

Before conducting the analysis, valve angles were converted to percentages of the maximum value recorded over the experiment and distributed into 10 ranges in steps of 10%. Using principal component analysis (PCA), ranges (%) were condensed into higher grouping categories that were compared using the Kruskal-Wallis and Wilcoxon tests. PCA was based on a covariance matrix and principal components were chosen based on Kaiser's criterion (Kaiser 1960) (Supplementary figure B and C). Feeding responses occurred in two periods, P1 and P2. P1 period started with algal addition ( $T = 0$ ) and was characterized by an increase in valve angle, which then reached maximal values. During the P2 period, valve angle was generally high and rather constant but then declined gradually in response to low algal concentrations ( $< 500 \text{ cell} \cdot \text{mL}^{-1}$ ). Mussel filtration activity was described by a set of 7 response variables: P1 duration (h), batch filtration rate ( $L \cdot h^{-1} \cdot \text{ind}^{-1}$ ), mean valve angle over P2, and average duration (s) spent in the four valve angle categories derived from PCA ('low,' 'average,' 'high,' and 'maximum'). The relationships between the aforementioned response variables and the treatment (CT or MF) was assessed using linear mixed effect models (LMM),



as described by (Brown 2021). Magnetic treatment and one of the 7 response variables were entered as fixed effects and batch number was nested within the treatment variable for the random structure. Models were selected based on the Akaike information criterion (AIC) and maximum likelihood estimations. The effect of MF was investigated by likelihood-ratio tests and PCA and LMM were respectively conducted using the ‘nlme’ (Pinheiro and Bates 2000), and ‘ez’ packages in R version 4.0.2 (R Core Team 2021). Assumptions of residual normality and homoscedasticity were verified by plotting the residuals versus the fitted values. All statistical analyses were performed at a significance level of 5%.

### 3 | RESULTS

From the 30 tested individuals (6 batches x 5 mussels), 10 were excluded from valve angle analysis due to the absence of filter-feeding activity in at least one of the two treatments. These mussels remained either closed during both the CT and MF treatments ( $n = 5$ ) or had no distinct P1 and P2 periods ( $n = 2$  in CT and  $n = 3$  in MF). In total, the valve activity was thus monitored in 20 mussels (the biometrical characteristics of these organisms are provided in Supplementary figure A). All individuals from the two treatments quickly opened between 14% and 97% of the valve angle after algal addition ( $T = 10$  min), with a mean ( $\pm$  standard error) of  $60.9\% \pm 4.3\%$  and  $60.2\% \pm 4.0\%$  in the CT and MF treatment, respectively. The filtration rate was calculated at the batch level for comparisons between treatments, and was estimated *a posteriori* at the individual level, excluding mussels that remained totally closed during the duration of the experiments ( $n = 22$  and  $n = 23$  in CT and MF treatments, respectively).

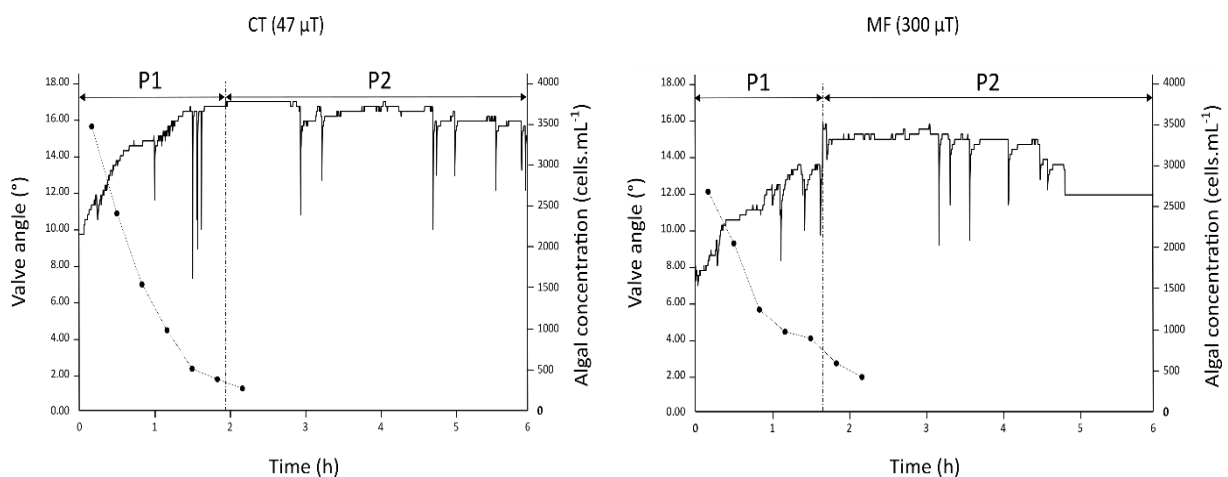
#### 3.1 | P1 duration, P2 mean valve angle, and filtration rates

The duration of P1 (i.e., the initial period of valve gap increase in response to algal addition) varied from 0.44 to 2.90 h, with a mean ( $\pm$  standard error) of  $1.15 \pm 0.14$  h in the CT treatment and  $0.93 \pm 0.09$  h in the MF treatment. The mean valve angle during the P2 period (i.e., the period of high and constant valve angle) was  $11.52 \pm 0.74^\circ$  and  $9.77 \pm 0.64^\circ$  in the CT and MF treatments, respectively (). **Figure 23** illustrates a typical valve angle temporal variation as a function of algal concentration. During the experiment, the average batch filtration rates were  $8.06 \pm 1.66 \text{ L} \cdot \text{h}^{-1}$  in the CT treatment and  $7.54 \pm 1.20 \text{ L} \cdot \text{h}^{-1}$  in the MF treatment (**Figure 24** and **Tableau 9**). None of these response variables varied significantly as a function of magnetic treatment (P1 duration: L.ratio = 0.89,  $p = 0.346$ ; P2 valve angle: L.ratio = 2.81,  $p = 0.094$ , filtration rate: L.ratio = 0.08,  $p = 0.782$ ).

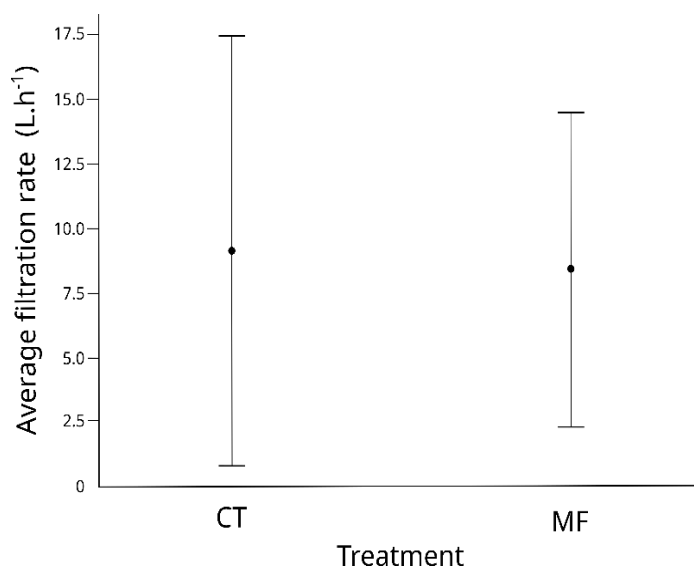
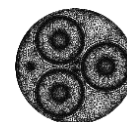


**Tableau 8** | Experimental response variables describing the valve activity across mussel batches as a function of magnetic treatment (CT at 47  $\mu\text{T}$  and MF at 300  $\mu\text{T}$ ).  $n$  is the number of mussels that displayed a filtering activity and had discernible P1 and P2 periods.  $P$ -values were obtained from linear mixed-effect modelling (LMM) using likelihood ratio tests. SD, standard deviation; SE, standard error. The experimental lasted 6 hours (21 600 s) in total

Batch	Temperature ( $^{\circ}\text{C}$ )		Mean duration of P1 $\pm$ SD (s)		Mean valve angle over P2 $\pm$ SD ( $^{\circ}$ )		
	Treatment	CT	MF	CT	MF	CT	MF
1 $n=4$		13.0	13.1	4310 $\pm$ 3190	2215 $\pm$ 394	8.48 $\pm$ 3.22	9.50 $\pm$ 0.82
2 $n=2$		12.5	12.9	6690 $\pm$ 5303	3770 $\pm$ 651	11.52 $\pm$ 0.67	7.85 $\pm$ 1.29
3 $n=3$		13.2	15.1	3963 $\pm$ 2550	5630 $\pm$ 485	14.80 $\pm$ 1.46	11.37 $\pm$ 1.94
4 $n=4$		13.2	15.2	3322 $\pm$ 895	2700 $\pm$ 645	10.58 $\pm$ 1.92	6.44 $\pm$ 2.57
5 $n=3$		12.9	12.8	3997 $\pm$ 1451	1643 $\pm$ 67	14.21 $\pm$ 2.42	10.01 $\pm$ 2.63
6 $n=4$		15.0	17.4	3718 $\pm$ 1095	4420 $\pm$ 878	11.02 $\pm$ 4.48	12.94 $\pm$ 1.82
Mean $\pm$ SE				4133 $\pm$ 503	3335 $\pm$ 329	11.52 $\pm$ 0.74	9.77 $\pm$ 0.64
$P$ -value				0.346		0.094	



**Figure 23** | Example of the temporal changes in valve angle of one *Mytilus edulis* individual (solid line,  $^{\circ}$ ) in relation with algal concentration (filled circles, cells  $\cdot$  mL $^{-1}$ ), across CT and MF treatments. Algae were added at  $T = 0$  and counted from  $T = 10$  min. The P1 period starts with algal addition and is characterized by an increase in valve angle up to maximal values. The P2 period is characterized by a high and constant valve angle that gradually declined with low algal concentrations. The limit between P1 and P2 is indicated by the dashed vertical line



**Figure 24** | Average filtration rates (L . h<sup>-1</sup>) of mussel batches (*M. edulis*) (10 L, n = 5) during the CT (47 μT) and the DC (300 μT) treatments. Error bars represent 95 % confidence interval of the mean. The same individuals were tested sequentially across the CT and then the MF treatment.

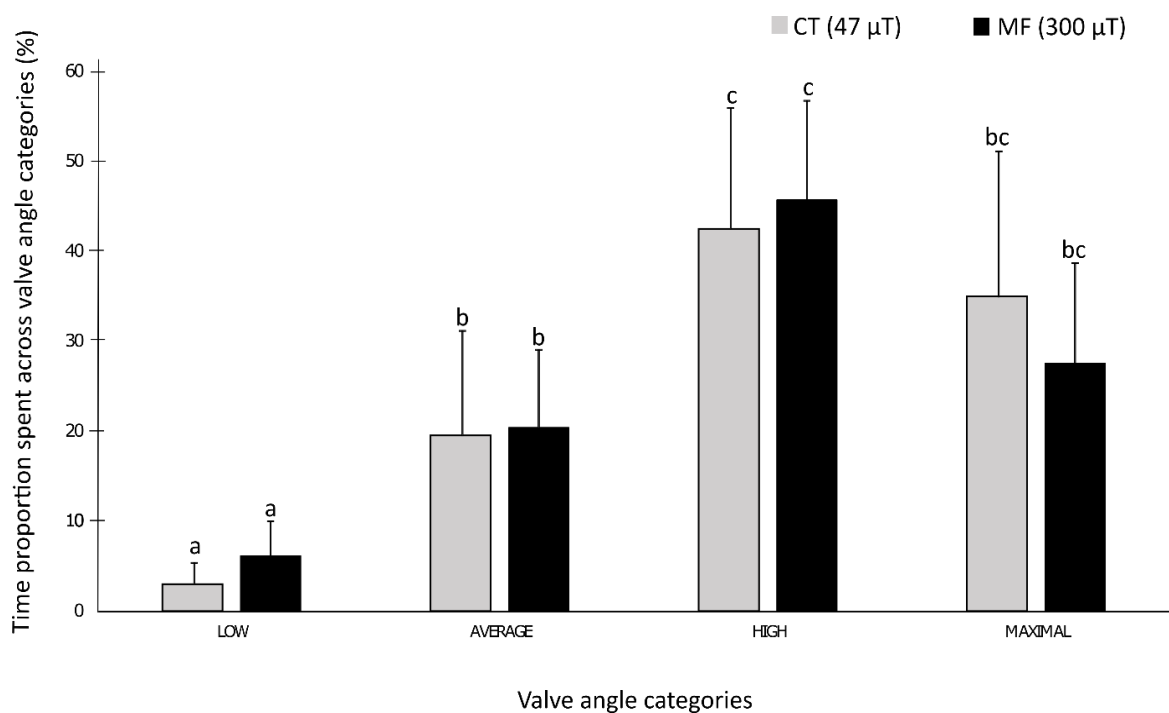
**Tableau 9** | Parameters of clearance experiments obtained for mussel batches (n = 5) as a function of magnetic treatment (CT at 47 μT and MF at 300 μT): b = slope of the linear regression line (min<sup>-1</sup>), R<sup>2</sup> = correlation coefficient, F<sub>batch</sub> = filtration rate of the batch (L . h<sup>-1</sup>), α = number of mussels that remained opened during the entire duration of the experiment (6 hours). F<sub>batch</sub> was divided by α to estimate the average individual filtration rates (L . h<sup>-1</sup>)

Batch	1		2		3		4		5		6	
Treatment	CT	MF	CT	MF	CT	MF	CT	MF	CT	MF	CT	MF
b	0.01	0.01	0.01	0.02	0.02	0.02	0.01	0.01	0.01	0.01	0.02	0.01
R <sup>2</sup>	0.99	0.99	0.99	0.93	0.99	0.98	0.98	0.99	0.96	0.98	0.98	0.72
F <sub>batch</sub>	7.56	8.64	3.00	11.40	13.20	9.00	8.40	7.80	4.20	5.40	12.00	3.00
α	4	4	2	3	4	4	4	5	4	3	4	4
$\frac{F_{batch}}{\alpha}$	1.89	2.16	1.50	3.80	3.30	2.25	2.10	1.56	1.05	1.80	3.00	0.75

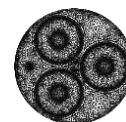


### 3.2 | Time spent in different valve angle categories

Using PCA, valve angle ranges were classified into 4 groups: ‘low’ (i.e., 0%–10%; 10%–20%), ‘average’ (i.e., 20%–30%; 30%–40%; 40%–50%; 50%–60%), ‘high’ (i.e., 60%–70%; 80%–90%) and ‘maximum’ (i.e., 90%–100%) valve angles (Supplementary figure B and C). The percentage of time (%) spent across the different categories in both treatments is illustrated in **Figure 25**. Irrespective of the treatments (CT vs MF), there was a significant difference in the time spent across the four valve angle categories ( $\chi^2(3) = 54.40$ ,  $p < 0.01$ , size effect = 0.33). Overall, the mussels spent 5% of the time at low aperture, 20% at average aperture, 45% at high aperture, and 32% at maximum valve aperture. Particularly, pair-wise comparisons demonstrated that the mussels spent significantly less time at low valve aperture relative to all other categories (Wilcoxon test:  $p < 0.01$  in all comparisons), and the time spent in the average category was significantly below that spent in the high category (W. test:  $p < 0.01$ ). Nevertheless, the MF did not impact the time spent in neither the low (L.ratio = 0.91,  $p = 0.313$ ), average (L.ratio = 0.01,  $p = 0.900$ ), high (L.ratio = 0.22,  $p = 0.720$ ), nor maximal valve angle (L.ratio = 0.8,  $p = 0.420$ ).



**Figure 25** | Time proportion (%) spent by mussels (*Mytilus edulis*) across four categories of valve angle opening: low (0%–20%), average (20%–60%), high (60%–90%), and maximum (90%–100%) in the CT and MF treatments. The same individuals were tested across both treatments. The histograms that do not share common letters are statistically different ( $p < 0.01$ )



## 4 | DISCUSSION

Despite the rapid development of offshore renewable energies and the subsequent expansion of submarine power cables, research on the effects of their emissions on marine fauna and especially sessile invertebrates, which are particularly exposed, is still very scarce. To our knowledge, this study is the first to investigate the effects of 300  $\mu\text{T}$  DC magnetic fields on a key ecological function, the filtration activity of suspension-feeding bivalves. To detect potential behavioral changes caused by the MFs, one critical aspect of the experiments was to be sure that mussels displayed a natural feeding behavior that was not altered by the experimental conditions (e.g., light, algal concentration). To this end, similar and optimal conditions for filtration activity were provided to the mussels across the treatments. The initial cell concentration (3000 cells  $\cdot$  mL<sup>-1</sup>) matched the natural seasonal algal concentration at the sampling site (Delmas et al., 1983) and was optimal for the expression of a natural feeding behavior in the blue mussel (Riisgård 1991). In addition, given that *M. edulis* tends to reduce its feeding behavior below 800-500 cells  $\cdot$  mL<sup>-1</sup> (see Figure 2B in Riisgård et al., 2003), the addition of an initial moderate concentration allowed for the observation of both the increase of the filtration rate (i.e., immediately following algal cells addition) and the reduction of the filtering activity (caused by food limitation), within the experiment duration.

The present results demonstrated that a 300  $\mu\text{T}$  DC magnetic field does not disturb the filter-feeding activity of the blue mussel neither in terms of valve activity nor filtration rate. In particular, there were no changes in the valve angle in relation with algal concentration and the filtration rate remained similar compared to the control treatment (47  $\mu\text{T}$  geomagnetic field). Therefore, individual filtration rates, standardized to DW (g), averaged ( $\pm$  standard error) 6.71  $\pm$  1.04 L  $\cdot$  h<sup>-1</sup> g DW<sup>-1</sup> and 7.60  $\pm$  1.73 L  $\cdot$  h<sup>-1</sup> g DW<sup>-1</sup> under the CT (47  $\mu\text{T}$ ) and MF treatment (DC 300  $\mu\text{T}$ ), respectively. These values were fully consistent with the range previously reported for this species in the literature (e.g., 5.39–8.08 L  $\cdot$  h<sup>-1</sup> g DW<sup>-1</sup>) (Riisgård et al., 2011). Our specimens had a mean condition index of 3.9  $\pm$  1.0 mg  $\cdot$  cm<sup>-3</sup>, which was at the lower end of the typical species range according to the seasonal maturation cycle (3.6–8.4 mg  $\cdot$  cm<sup>-3</sup>, Bayne and Worrall 1980). Temporal changes in valve opening during the whole duration of the experiments were similar to those described in earlier studies (e.g., Dolmer 2000; Newell et al., 2001; Riisgård et al., 2003). Particularly, following algal addition, the valve angle of the mussels reached maximum values, on average, at 1.15 h in the CT treatment and 0.93 h in the MF treatment. By comparison, Riisgård et al. (2003) estimated the duration of this opening

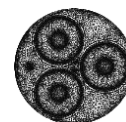




phase around 45 minutes in *M. edulis* and Maire et al. (2007) around 1.3 h in the Mediterranean mussel *M. galloprovincialis*. Afterward, bivalves typically maintain filtration rates at their maximal capacity with a constant valve gap until algal concentrations decrease below a critical threshold. Due to a moderate addition of food (3000 cells.mL<sup>-1</sup>) at the beginning of the experiment, the conditions became suboptimal for the mussel's filtration activity after about 1-2 hours, which may explain lower values of filtration rates compared to previous studies (Riisgård et al., 2013a). As reported by Riisgård et al. (2003; 2013b), actively feeding bivalves rapidly reduced their filtration activity when the algal concentration decreased below 1000 cells.mL<sup>-1</sup>. Although the period (P2) of decreasing valve angle could not exceed the 6h duration of the experiments, only few mussels displayed complete closure of the valves, which can last up to 500 minutes in *M. edulis* (Riisgård et al., 2003). However, there were no significant differences between treatments in temporal changes of valve angle during this P2 period.

In the present study, one-third of the individuals were excluded from the analysis because they remained closed or did not exhibit typical filter-feeding signals. Such response patterns were analogous to the avoidance behavior, described as a stress response to chemicals, in which mussels keep their valves closed (Hartmann et al., 2016). Avoidance behavior is identified as a reliable sublethal indicator of mussel short-term disturbance. However, none of the closures were specific to the MF treatment and always occurred in both treatments. Additionally, some individuals displayed filtering activity in only one treatment but independently of CT or MF. Since the experimental sequence (CT before DC) was kept constant across all mussel batches, the absence of filtration may not be due to post-exposure effects. Therefore, we concluded that MF was not the cause of mussel long-term closing and, overall, that filtration activity of adult mussels was not significantly affected by MF short-term exposure. Behavioral differences observed both within and between treatments were likely attributable to the high natural inter-individual variability of acclimatization to transfer, captivity, and other experimental conditions.

As previously acknowledged, data regarding the effects of artificial MFs on bivalves are severely lacking and behavioral measurements are still absent from the literature. In that respect, the present findings cannot be compared or discussed with a directly relevant literature. Nonetheless, some studies addressed the issue at the physiological scale in the blue mussel (*M. edulis*) and the Baltic clam (*Limecola balthica*) (Bochert and Zettler 2006; Stankevičiūtė et al.



2019). The authors reported that long-term exposure to strong MF intensities (mussel: 3.7 mT DC for 52 days; clam: 0.85–1.05 mT AC for 12 days) was neither a threat to the bivalves' survival nor to *M. edulis* reproductive status. Nevertheless, the immune system of the Mediterranean mussel (*M. galloprovincialis*) was altered after short-term MF exposure (300–1000  $\mu$ T at 50 Hz AC, for 15–30 min). Further, the authors identified disruptions in the cellular processes and an increase in genotoxic and cytotoxic effects in the gill cells of the Baltic clam (Ottaviani et al., 2002; Malagoli et al., 2003; 2004; Stankevičiūtė et al., 2019). In marine species, apoptosis and DNA damage are common biomarkers of environmental stress (Falfushynska et al., 2021). Based on this broad-spectrum ecotoxicological approach, MFs may activate the physiological pathways commonly associated with organic contaminants in bivalves. Currently, the leading hypothesis is that MFs would trigger oxidative stress mechanisms (Mahmoudinasab et al., 2016). Further, 48-hours experiments were also conducted in freshwater invertebrates (e.g., the snail *Elimia clavaeformis* and the clam *Corbicula fluminea*) and found no changes in the spatial distribution patterns relative to the location of a magnet (maximum of 36 mT DC) (Cada et al., 2011). Overall, the few results obtained so far suggest that artificial MFs cause alterations of the biological system that do not occur at organism-level life traits.

When facing environmental stressors, organisms maintain homeostasis through a suite of adaptive mechanisms at the molecular, biochemical, physiological, and behavioral scales (Goldstein and Kopin 2007). Changes in behavioral patterns may occur as part of a tertiary response level to stress that is modulated by the timing, intensity, persistence, and predictability of the stressor, as well as the genetic traits and conditions of the individual (Barton et al., 1987). Accordingly, in an experimental context, the choice of exposure duration is highly critical as it may interfere with the sensitivity of the behavior assessed (Amiard-Triquet 2009). Until now, neither work, including this one, has conclusively demonstrated that short-term continuous exposure to MFs induces behavioral changes in marine mollusks. This may suggest that tertiary stress responses occur over longer-term continuous exposures. In such case, given that MFs are predictable and of prolonged nature, the outcome might either be habituation with a decrease in response to MF stimuli (Dehaudt et al., 2019) or a maladaptive stress response with potential adverse effects on reproductive success (Suri and Vaidya 2015).

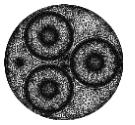
Research conducted on marine bivalves indicated that some effects of MFs would be transitory and that compensatory mechanisms would be implemented at the physiological scale.



Studies in *M. galloprovincialis* indeed demonstrated that immune system alterations (delay in cell adhesion and shape changes) under 300 to 600  $\mu\text{T}$  AC MFs were transitory and reversible (Ottaviani et al., 2002; Malagoli et al., 2003). The authors identified the activation of an alternative stress pathway involved in restoring homeostasis in exposed individuals. Remarkably, MFs have also been found to cause intensity-dependent effects, with no alterations at 200  $\mu\text{T}$ , temporary damages from 300  $\mu\text{T}$  to 600  $\mu\text{T}$ , and permanent alterations above 600  $\mu\text{T}$  up to 1000  $\mu\text{T}$ . Hence, future dose-response investigations at all stress response levels and with realistic DC and AC MFs intensities are fundamental to assess the environmental impacts of power cables.

Furthermore, the effects of MFs on organisms must also be addressed in the context of their life history and habitat. This would effectively account for the concept of critical windows of exposure (or sensitive periods), over which the individual phenotypic plasticity is higher and largely shaped by environmental or intrinsic factors (Burggren and Mueller 2015). For instance, mussel reproductive metabolism is considered a major confounding factor in monitoring their biological responses (Farcy et al., 2013). As a result, the present work was purposely performed at the end of gonadal development to avoid vulnerable periods of the mussel life cycle. Nevertheless, organisms in poor physiological conditions, such as immediately after a spawning event, might be particularly vulnerable to MF-mediated stress (Berthelin et al., 2000). Similarly, other life stages (e.g., larval fixation stages) must also be considered, as they are generally more sensitive to abiotic factors and might be more responsive to MFs (Gosling 2003). For example, bivalves metamorphosis (pediveliger larvae) is a critical process whose success depends on a wide range of factors (e.g., temperature, food supply, suitable substrate availability, and other biological, physical, and chemical stimuli), which is also vulnerable to exogenous factors (Toupoint 2012). In spite of such context, data about bivalves larval stages are absent from the literature and are strongly needed.

This pioneering study demonstrated that short-term exposure to DC 300  $\mu\text{T}$  magnetic fields had no observable effects on the filtration activity of *Mytilus edulis*. Feeding behavior has a strong ecological value and our findings provide seminal insights into the potential effects of MFs at the population level. However, additional work is needed to explore the interactions between the intensity and duration of MF exposure, as well as the effects of alternating current and other environmental factors on mussel behavior. Further, the effects of MFs on different



life stages and vital functions of marine invertebrates must also be evaluated to determine their population-wide implications.

### Ethical statements

National guidelines for mussel collection have been followed.

### Acknowledgements

We are grateful to the University of Bretagne Occidentale, LEMAR and LIA BeBEST laboratories for their scientific support and contribution to this work. We are grateful to the CIFRE grant from the Association Nationale de la Recherche et de la Technologie and the TBM Environnement firm for co-funding the PhD thesis of L. Albert. In addition, many thanks to Oceanopolis Brest for provisioning the experimental facilities.

### Funding

This research was supported by the OASICE project which is a collaboration between the French transmission system operator, Rte, the TBM Environnement firm and the LEMAR laboratory. A PhD fellowship was provided by the ANRT (Association Nationale de la Recherche et de la Technologie).



# CHAPITRE 4

## Synthèse du chapitre 4

\*\*\*

Ce ultime chapitre est consacré à l'étude préliminaire des effets d'un champ homogène DC de 300  $\mu\text{T}$  sur l'activité de bioturbation du couteau arqué *Ensis magnus*. Cette étude est une des premières à évaluer les effets des champs magnétiques artificiels sur la faune endogée. Le couteau a la particularité de vivre enfoui profondément dans le sédiment (jusqu'à un mètre) et d'être présent sur les sites d'implantation des fermes éoliennes offshore. Par ailleurs, compte tenu des fortes densités mesurées en milieu naturel (jusqu'à 80 ind.m<sup>-2</sup>), cette espèce peut potentiellement agir sur le fonctionnement de l'écosystème au travers de ses activités de bioturbation. Dans ce contexte, et pour la première fois dans la littérature, nous avons quantifié expérimentalement les comportements de remaniement sédimentaire et de bioirrigation du couteau arqué et étudié leurs potentielles altérations en réponse à un champ magnétique artificiel. Afin de comparer nos résultats, nous avons choisi de conserver la même valeur d'exposition pour les deux mollusques bivalves étudiés, la moule et le couteau.

Placés à l'intérieur d'unités expérimentales remplies de sédiment, les couteaux ont été exposés soit au champ magnétique DC soit au champ géomagnétique ambiant pendant 5 jours. Leurs activités de remaniement sédimentaire et de bioirrigation ont été quantifiées par l'acquisition des profils de distribution en profondeur d'un traceur particulaire (luminophores) et d'un traceur moléculaire (bromures de sodium), respectivement. À partir de ces données, nous avons calculé un taux de remaniement sédimentaire ( $D_b$ ) et un coefficient de diffusion non locale ( $\alpha$ ), qui ont été comparés en fonction des traitements expérimentaux.

Cette étude pionnière suggère que les activités d'*Ensis magnus* induisent un remaniement sédimentaire modéré mais une forte bioirrigation. En tant que fort bioirrigateur, *E. magnus* peut potentiellement favoriser le transport de solutés dans le sédiment et influencer les processus géochimiques et le cycle des nutriments. Les couteaux exposés au champ magnétique DC n'ont pas modifié leur comportement de bioturbation par rapport aux couteaux témoins (champ ambiant 47  $\mu\text{T}$ ). Néanmoins, afin de fournir des résultats robustes, cette étude nécessite des améliorations méthodologiques pour la quantification des processus de bioirrigation.

\*\*\*



# Pilot study of the effects of direct current magnetic fields on the bioturbation activity of the razor clam *Ensis magnus*



Luana Albert <sup>a,d</sup> | Olivier Maire <sup>b</sup> | Frédéric Olivier <sup>c</sup> | Aurélie Jolivet <sup>a</sup> | Laurent Chauvaud <sup>d</sup> | Sylvain Chauvaud <sup>a</sup>

<sup>a</sup> TBM environnement, Auray, France.

<sup>b</sup> Université de Bordeaux, UMR 5805, EPOC UMR, OASU, Arcachon, France.

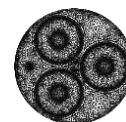
<sup>c</sup> Muséum National d'Histoire Naturelle, Biologie des Organismes et Écosystèmes Aquatiques (BOREA), UMR 7208 MNHN/SU/UNICAEN/UA/CNRS/IRD, Concarneau Cedex, France.

<sup>d</sup> Université de Brest, Laboratoire des Sciences de l'Environnement Marin (LEMAR - UMR 6539 CNRS, UBO, IRD, IFREMER), LIA BeBEST, Institut Universitaire Européen de la Mer, Plouzané, France.

## Abstract

Present study aimed to investigate the effect of submarine power cables emissions on the bioturbation behavior of the razor clam *Ensis magnus*. As part of the endogenous fauna, razor clams bury deeply in the sediment and may be exposed to high-intensity magnetic fields. In the natural environment, razor clams can occur in densely populated beds and are thus hypothesized to enhance sediment reworking and bioirrigation processes and to affect ecosystem functioning. The bioturbation behavior of *E. magnus* was quantified experimentally for the first time using particle and molecular tracers for sediment reworking and bioirrigation analyses, respectively. Razor clams were either exposed to a DC magnetic field (300  $\mu$ T) or to the ambient geomagnetic field (47  $\mu$ T) for a five-day period. There was no effect of the magnetic field on the bioturbation behavior of the razor clam, however data suggest that *E. magnus* has a moderate sediment reworking rate but a strong bioirrigation potential. However, this preliminary study presented several experimental artefacts in bioirrigation quantification. We provide ways for methodological improvements for future studies to provide more reliable results.

**Key words:** magnetic fields, submarine power cables, ecosystem engineers, coastal environment, filter-feeders, endofauna



## 1 | INTRODUCTION

For many decades, coastal ecosystems have been subject to multiple anthropogenic pressures (e.g., overfishing, pollution, eutrophication, invasive species introduction) causing habitat degradation, deep changes in biochemistry cycles, biodiversity loss and decline in marine population stocks (Duarte et al., 2014). Recently, European countries have deployed large networks of submarine power cables within coastal waters in a view to transfer the electricity from inter-connections between neighbouring states (European Parliament and the Council, 2018) and marine renewable energy devices (MREDs) (Edenhofer et al., 2011; Esteban et al., 2011; Hutchison et al., 2021). During their operation phase, submarine power cables emit magnetic fields (expressed in teslas, T) and, potentially induced electric fields (expressed in volts per meter,  $V \cdot m^{-1}$ ) (CSA Ocean Sciences Inc. and Exponent, 2019).

Some marine species, distributed in numerous phyla (e.g., elasmobranchs, teleost fishes or crustaceans) are able to detect magnetic and/or electric cues, including the Earth's magnetic field (or geomagnetic field), as well as the bioelectric and induced electric fields produced by moving organisms and currents (Fisher and Slater, 2010; Gill et al., 2014). In this context, the influence of submarine power cables emissions on such species populations is of major concern but yet remains poorly understood and understudied (Taormina et al., 2018). There is, however some evidence that emissions from power cables can alter the behavior of marine fauna (summarized by Albert et al., 2020; Klimley et al., 2021). For instance, field studies report variations in the short-range movement ecology of the American lobster (*Homarus americanus*) and the little skate (*Leucoraja erinacea*) (Hutchison et al., 2020). In addition, cables alter the migration patterns of the European eels (*Anguilla anguilla*) (i.e., reduced swim speed) (Ohman et al., 2007; Westerberg and Lagenfelt, 2008) and Chinook salmon (*Oncorhynchus tshawytscha*) (i.e., attraction to the cable, migration route further south, increased swimming speed). In crustacean decapods, attraction behaviors towards magnet-equipped shelters were also observed (Tanski et al., 2005; Rosaria and Martin, 2010; Scott et al., 2018; 2021).

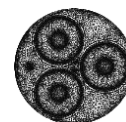
The intensity of emissions from submarine power cables vary greatly according to the type of current being transferred, alternative AC or direct DC, the number and spacing of conductors and the powerline features (i.e., voltage, intensity, power) (Worzyk, 2009; CSA Ocean Sciences Inc. and Exponent, 2019). As the geomagnetic field and DC cable magnetic fields are similar in nature, they may superimpose and induce local field anomalies, whereas AC fields exist independently and generate induced electric fields (Otremba et al., 2019). As a





rule, magnetic field level increases with current intensity and decreases with distance from the cable (Hutchison et al., 2021). The inter-array cables may be dynamic and hang in the water column, but export cables, which carry the highest current intensities, are commonly buried into sediment (0.3 to 3 m depth) or laid on hard substrate with concrete or rock mattress cover (Meißner et al., 2006; Natural power, 2015). Consequently, the benthic compartment and the related fauna should be exposed to the highest magnetic field levels (Hutchison et al., 2021), demersal, benthic, sessile and especially infaunal species being the primary targets (Michel et al., 2007; Albert et al., 2020).

Within coastal waters, the benthic communities regulate food web dynamic through the benthic-pelagic coupling (i.e., nutrient cycling between sedimentary and pelagic compartments) (Aller and Cochran, 2019; Nunnally, 2019). In particular, infaunal species have a crucial role in biochemical cycles through bioturbation, since they modify the distribution of organic matter and electron acceptors used for bacterial respiration in the sediment layer (Mermillod-Blondin, 2011; Kristensen et al., 2012). Bioturbation refers to ‘*all the transport processes carried out by animals that directly or indirectly affect sediment matrices*’ (Kristensen et al., 2012) and is directly or indirectly mediated by biotic (i.e., species assemblages, density, burrowing depth and feeding modes) (François et al., 1997; Aneiros et al., 2018) and abiotic factors (i.e., season, food inputs, sediment characteristics) (Sandnes et al., 2000; Duport et al., 2007; Maire et al., 2007; Nogaro et al., 2008). It both includes particle reworking and ventilation (i.e., water movement) processes. Particle reworking occurs during faunal displacement, building and maintenance of burrows and galleries (Graf and Rosenberg, 1997; Aller, 1988; Pascal et al., 2019), ingestion, excretion, as well as the passive collapse of biogenic structures (Graf and Rosenberg, 1997; Middelburg, 2018). Ventilation occurs when invertebrates flush their burrows for oxygen or nutrient inputs and leads to the bioirrigation of adjacent porewaters. Bioturbating species are thereby ecosystem engineers as they have a fundamental control on microbial respiration, organic carbon remineralization rates, and nutrient fluxes across the sediment-water interface (Aller and Cochran, 2019; Levinton, 1995). Despite such context, studies addressing the effects of magnetic fields on infaunal species have remained extremely scarce. As an example, the ragworm *Hediste diversicolor* displayed a deeper vertical distribution and an acceleration of its bioturbation activity (i.e., increase of vertical migration), after an 8-day exposure to an 850-1000  $\mu\text{T}$  AC magnetic field (Jakubowska et al., 2019). However, as *H. diversicolor* habitats (i.e., intertidal zone in shallow marine and brackish waters; Scaps, 2002)



do not match most of the cable settlements, this species cannot be a relevant to investigate the effects of cable's emissions at the ecosystem level.

Razor clams are soft-bottom deep-living bivalves that colonize intertidal and subtidal soft bottoms (up to a depth of 60 m). Such clams bury vertically in the sediment, using their foot as an efficient drilling tool, while keeping their siphons at the surface for respiration and suspension feeding (Henderson and Richardson, 1994; Breen et al., 2011). In case of disturbance, razor clams bury deeper and display an “evasive burrowing behavior” and they may also actively migrate to another place through crawling or swimming (Guerra, 2011). Among them, the “sword razor clam” *Ensis magnus* (also known as *E. arcuatus*, Von Cosel, 2009), is the most commercialized razor clam species of the European market (Aikten and Knott, 2018; Hernández-Otero et al., 2014) and is widely distributed along European coasts, from Norway up to Portugal and in British and Faroe islands. Because *E. magnus* occurs in densely populated beds (i.e., 60-80 ind.m<sup>-2</sup>; Guerra, 2011; Hernández-Otero et al., 2014) we hypothesize that it could have the potential to modify sediment reworking and bioirrigation processes, thereby influencing the ecosystem functioning. Due to its occurrence in offshore wind farms (TBM environnement communication; Daan and Mulder, 2008), its high burial depth coinciding with the upper range of cable burying and its ecological role, the razor clam appears as a relevant biological model to investigate the effects of cable emissions at ecosystem scale. Bioturbation of the Chinese razor clam (*Sinonovacula constricta*), is well documented and authors have shown that it controls the sediment microbial distribution and enzyme activities (Lukwambe et al., 2018) and that it accelerates nutrient fluxes and mineralization of organic matter (Zhao et al., 2019). By contrast, and to our knowledge, bioturbation in the *Ensis* genus has never been quantified experimentally. In that context, we investigate here the effects of DC magnetic fields (300  $\mu$ T) on the bioturbation and bio-irrigation behaviors of the mollusc bivalve *E. magnus*. This is also the first attempt to quantify the bioturbation activity of *Ensis* sp. razor clams, whose sensitivity to manipulation and limited aquaculture production have generally dampened the research about the group (Guerra, 2011).



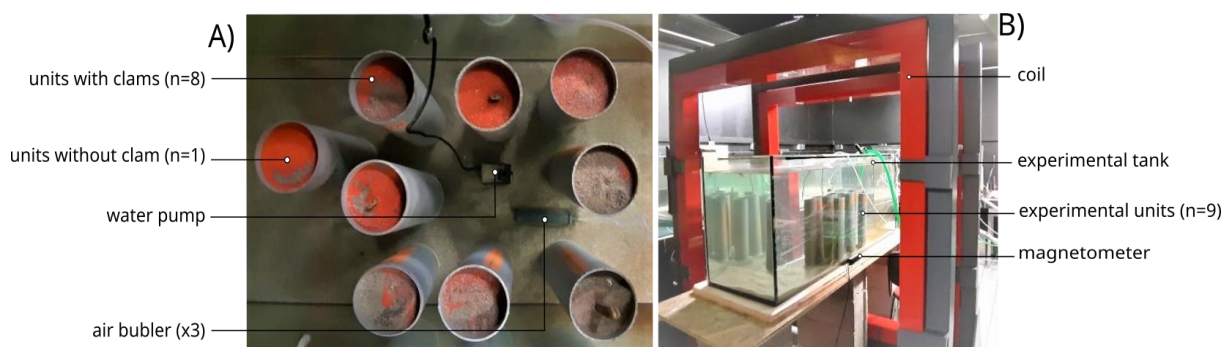
## 2 | MATERIALS & METHODS

### 2.1 | Animal sampling and maintenance

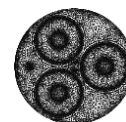
Adult razor shells (*E. magnus*) were collected in august 2021 in the lower infralittoral zone of the Sainte Marguerite dunes (48°35'48.0"N 4°36'30.3"W, Landéda, France). Simultaneously, fine sediment was collected, sieved over a 1 mm mesh and one fraction was incubated in freshwater for 2 weeks, to eliminate any living fauna. In the experimental facilities, clams were acclimated into 120-L glass tanks (60 x 50 x 40 cm; water depth: 35 cm) half filled with the sediment. To avoid anoxic conditions, water flow was provided from the tanks bottom and was part of a semi-closed recirculating system with 45 % hourly renewal (84 L. h<sup>-1</sup>). Tanks outflow was filtered with a mechanical polyethylene filter followed by Biogrog® biological filtering and UV-radiated before recirculation. Water parameters were maintained at a temperature of 15.5 °C, pH 7.9, salinity of 35 psu, oxygen saturation above 90 % (> 7.4 mg.L<sup>-1</sup>) and under suitable threshold values (i.e., NH<sub>4</sub><sup>+</sup> < 0.1 mg.L<sup>-1</sup>; NH<sub>3</sub> < 0.01 mg.L<sup>-1</sup>; NO<sub>2</sub> < 0.05 mg.L<sup>-1</sup>; NO<sub>3</sub> < 10 mg.L<sup>-1</sup>). The razor clams were kept on a 12:12h photoperiod cycle and fed daily with *Tisochrysis lutea* (T-iso) microalgae culture.

### 2.2 | Experimental set up

The artificial magnetic fields were created using a custom-made exposure device (**Figure 26**), named the ‘*Magnetron*’ that was previously described in Albert et al. (2022). Briefly, the device was composed of a pair of squared Helmholtz coils (1.5 x 1.5 m) connected to a DC power supply (14.8 V-4.6 A), with computer control. The coils produced a uniform 300 μT static magnetic field within a central tank (150 x 60 x 50 cm) that was filled with still seawater. When the coils were turned off, the geomagnetic field inside this experimental tank ranged from



**Figure 26 | A)** Picture of the experimental units with the layer of luminophores (orange), at day 3 of 5. **B)** Photograph of the experimental facilities: “Magnetron system” and experimental units being exposed to the magnetic field treatment (MF). The CT tank was located 2 m away, at the back of the room



47 to 50  $\mu\text{T}$ . For control treatment (with a geomagnetic field of 47  $\mu\text{T}$ ), a second identical experimental tank, also filled with still seawater, was located outside the magnetic field influence. Both tanks were provided with four air stones and a water pump.

### 2.3 | Exposure procedure

The bioirrigation and bioturbation behaviors of *E. magnus* were compared across the 47  $\mu\text{T}$  geomagnetic field treatment (CT) and the 300  $\mu\text{T}$  magnetic field (MF) treatment. In total, 36 experimental units (pvc pipes of 34 cm long and 9.8 cm internal diameter) were vertically drilled every cm with 2 mm openings, for later pore-water collection. The units were then plugged with a rubber cap covered with a foam disc, and filled with sieved sediment (1 mm) up to 1.5 cm from the top. During the experiment, openings were sealed using hydrophobic adhesive tape. Due to the limited area of the tank exposed to homogeneous 300  $\mu\text{T}$  magnetic field ( $\sim 60 \times 60$  cm), half of units ( $n = 18$ ) were used in a first experiment and the other half in a second identical trial.

In total, 18 units were immersed at the centre of the magnetic field (MF) and control (CT) treatment tanks (**Fig. 26**), respectively. *E. magnus* specimens were selected regarding their ability to bury after being manipulated by the experimenter and, if so, were gently embedded into one unit for a 24h acclimation period ( $n = 8$  in CT and MF treatments, respectively) (**Fig. 26**). In each treatment tanks, one empty unit was used to account for the natural molecular diffusive transport and natural sediment reworking ( $n = 1$  in CT and MF treatment, respectively).

The bioirrigation activity (i.e., exchange of solute with the overlying water) of *E. magnus* was quantified by the decrease of a chemical inert tracer (NaBr) that was added from a stock solution to the overlying water of the CT and MF tanks (Forster et al., 2003). The concentration at the start of the experiment was set to  $\sim 10$  mM Br<sup>-</sup>, which was confirmed with later measurements. Sediment reworking process was monitored using a particle-tracer method: 5 g of luminophores (fluorescent particle tracers,  $d_{50} = 250$   $\mu\text{m}$ ,  $2.6$   $\text{g}\cdot\text{cm}^{-3}$  density) were homogeneously added at the surface sediment layer of all experimental units. Finally, the magnetic field was launched for a 5-day period, with daily mortality checks and every other day feeding. A second experimental session, with both CT and MF treatments, was then carried out in similar conditions.



## 2.4 | Quantification of sediment reworking and bioirrigation activities

### *Bioirrigation*

At the end of the trial, 500  $\mu\text{L}$  pore-water were collected by means of Rhizon CSS samplers (pore size: 0.12-0.18  $\mu\text{m}$ , diameter: 2.5 mm, length: 9 cm; female lock), from the top to the bottom, in the following layers: 0-1, 1-2, 2-3, 3-4, 4-5, 6-7, 9-10, 12-13, 15-16, 18-19, 21-22 cm, and stored at 4 °C. The vertical profiles of bromide concentrations were determined using absorption spectrophotometry (at 595 nm), after the successive addition of red phenol, chloramine-T (bromide oxidization) and sodium thiosulfate (chloramine T reduction) (Lepore and Barak, 2009). Sediment porosity was assessed with extra units whose sediment was weighted, dried at 60 °C for 48 hours and weighted again to obtain the loss of water, with sea-salt content correction. Porosity was then calculated using the following formula (**Equation 1**):

$$\varphi = \frac{m_{eau}/\rho_{eau}}{\frac{m_{eau}}{\rho_{eau}} + \frac{m_{sed} - (S \times m_{eau})}{\rho_{sed}}} \quad (1)$$

With  $\varphi$  the sediment porosity,  $\rho_{eau}$  the density of pore water (1.03  $\text{g cm}^{-3}$ ),  $\rho_{sed}$  the sediment density (2.65  $\text{g cm}^{-3}$ ),  $m_{eau}$  the water mass contained in the sediment (g),  $m_{sed}$  the mass of the sediment with salt (g), S the salinity (0.036).

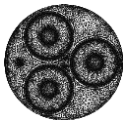
Before modeling and analysis, the bromide concentrations were standardized. Bromide tracer transport was interpreted using a numerical model with a non-local exchange coefficient ( $\alpha$ ) (Andersson et al., 2006). The tracer concentration  $C$  (mM) in the sediment was described by **Equation 2**:

$$\varphi \frac{\partial C}{\partial t} = \alpha \varphi (C_0 - C) \quad (2)$$

Where  $t$  is the time after injection of the tracer in days,  $\varphi$  is the porosity,  $\alpha$  is the non-local exchange coefficient (i.e., volume fraction per unit of time) between porewater and the overlying water ( $C_0$ ). The non-local model was chosen because it could model all the types of profiles obtained, both diffusive and non-local, contrary to the diffusive model that is exclusive to diffusive profiles (with exponential decrease of the tracer).

### *Sediment reworking*

Following pore-water collection, the sediment column was vertically sliced at 1 cm intervals, from the surface to 25 cm depth. The razor clams were gently removed and the



sediment layers were collected in Ziploc® bags and freeze-dried for 48h. Each sample was homogenized and subsampled ( $\approx 7$  g) in a Petri dish, to be photographed (Nikon® D100, Tokyo, Japan with yellow filter) under UV light for luminophores fluorescence. Using the AviExplore software, each image was binarized (red levels) for the subsequent quantification of luminophores proportion (%) using light pixel counting (Romero-Ramirez et al., 2016). Luminophores vertical profile was described using a one-dimensional biodiffusion model to compute sediment-reworking rates ( $Db$ ) in  $\text{cm}^2 \cdot \text{yr}^{-1}$  (**Equation 3**):

$$\frac{\partial C}{\partial t} = Db \frac{\partial^2 C}{\partial z^2} \quad (3)$$

Where  $C$  is the proportion of luminophores (%),  $t$  is the time (year), and  $z$  is the vertical depth in the sediment column (cm). Biodiffusion model assumes the organism's activity to be the only mechanism of particulate displacement in the sediment column, which acts as a bio-diffusive field (Maire et al., 2008; Cournane et al., 2010). The fraction of the reworked surface sediments (%) was calculated based on the analysis of pictures (with the Image J software) taken at the end of the trial. At the end of experiments, the razor clams maximal shell length (in cm) and flesh dry weight (in g) (24 h, 80 °C) were measured.

## 2.5 | Statistical analysis

The bioturbation activity of razor clams, defined by the sediment reworking rate ( $Db$ ) and the non-local exchange coefficient ( $\alpha$ ) was compared among the MF (DC 300  $\mu\text{T}$  magnetic field), CT (ambient field) treatments and the experimental session (1 or 2), using linear mixed effect models. In the model formula, treatment and session were used as fixed effects and tank number was used as a random effect, to account for the non-independence of the experimental units placed in a common tank. Because the sodium bromides were added four times, in both CT and MF tanks in the first and second session respectively, and because the water of the tank was renewed between the sessions, we considered that the tanks conditions were different and numbered the tanks from 1 to 4. The experimental units ( $n=2$ ) that contained no razor clams were not included in the statistical analysis because of their very low sample size and were rather used for qualitative comparisons. Investigations of potential correlations between  $\alpha$  and  $Db$  and between these two coefficients and the length or dry mass of the razor clams, were performed using the Spearman correlation test. Linear mixed effect models were carried out using the lme4 package (Bates, 2021). Assumptions of model residual normality and homoscedasticity were checked by plotting the residuals versus the fitted values. All analyses



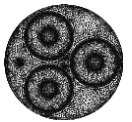
were performed at a significance level of 5%, using the open-source software R version 4.0.2 (R Core Team 2021) in R studio (1.4.1717).

### 3 | RESULTS

In both CT and MF treatments, the mortality rates were quite high with 10 and 4 out of 18 dead clams in the first and second session, respectively. The analyses were thus conducted in a total sample of 22 razor clams with a mean shell length of  $14.2 \pm 1.9$  cm and a mean dry mass of  $4.05 \pm 1.5$  g (mean  $\pm$  SD). The shell length and dry mass were neither correlated with the sediment reworking rate  $Db$  (with shell length:  $r = 0.24$ ,  $p = 0.371$ ; with dry mass:  $r = 0.27$ ,  $p = 0.242$ ) nor the non-local exchange coefficient  $\alpha$  (with shell length:  $r = 0.43$ ,  $p = 0.099$ ; with dry mass:  $r = 0.15$ ,  $p = 0.513$ ).

#### 3.1 | Description of bioirrigation behavior

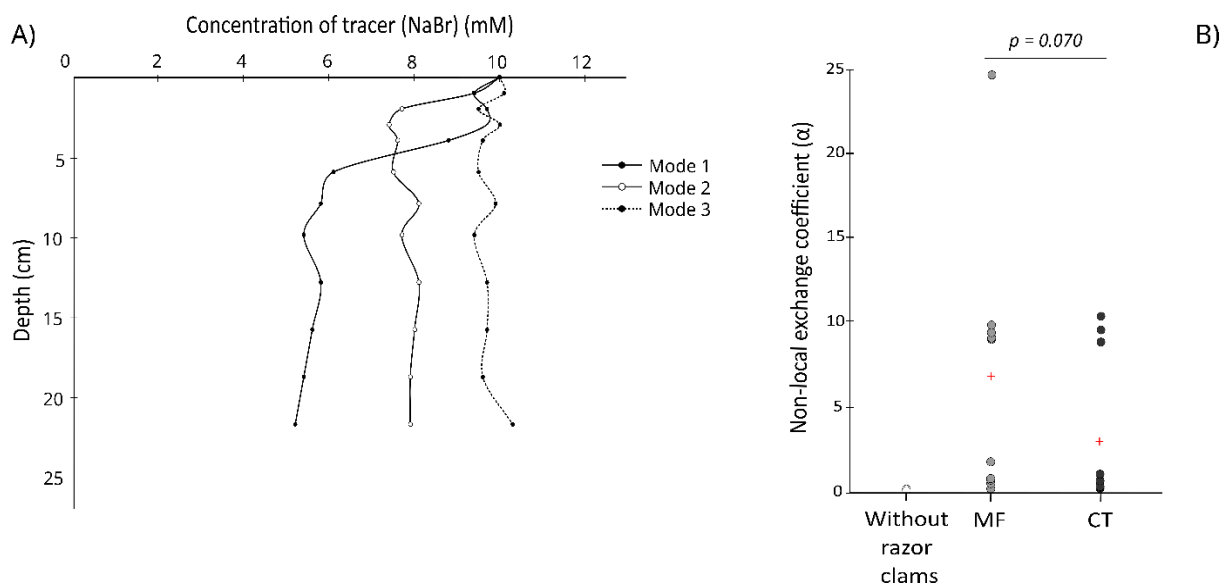
After 5 days, the background concentration of bromide tracer was 13.62 mM and 13.93 mM in CT and MF tanks water, respectively. Contrary to our expectations, the excess of tracer never reached a null value in any experimental unit, indicating that solutes were actively transported up to the bottom of the sediment column. Sodium bromides naturally occur in seawater at a concentration of about 0.9 mM. After data modeling, we identified three Br<sup>-</sup> concentration profiles, called mode 1 to 3 (**Tableau 9**). Mode 1 described a consistent decrease of Br<sup>-</sup> concentration from 0 to 6 cm depth and then a straight profile with a narrow variation range (i.e.,  $6.39 \pm 0.48$  mM). The transport of the tracer was mainly due to molecular diffusion, as Mode 1 was associated with the units that contained no clams and with profiles obtained in MF ( $n = 1$ ) and CT ( $n = 1$ ) treatments. Mode 2 displayed the same decaying profile of Br<sup>-</sup> concentration as Mode 1, but with higher concentrations at each depth ( $n = 10$ ). In Mode 2, the transport of the tracer remained of diffusive type but molecular diffusion had a low contribution compared to the bioirrigation activity of the clams that substantially increased the speed of biodiffusion. Finally, Mode 3 referred to straight Br<sup>-</sup> concentration profiles, which indicated a total homogenization of solute concentration within the experimental unit ( $n = 10$ ). In such profiles, the bioirrigation of clams both increased the tracer diffusion and caused non-local transport. Examples of tracer concentration profiles are presented in **Figure 27A**.



**Tableau 10** | Definition of the different profiles of sodium bromide concentration (i.e., modes) with an estimation of the intensity of bioirrigation activity. The number of experimental units, with and without clams, across the modes and treatments is provided

Profiles of Br-concentration distribution	Definition	Bioirrigation intensity	Number of microcosms per treatment		
			Without razor clam	CT	MF
Mode 1	Exponential decrease with depth	Low	2	1	1
Mode 2	Similar profiles as Mode 1 but with higher concentrations at each depth	Moderate		7	3
Mode 3	Straight profiles with homogeneous concentrations along the sediment column	High		3	7

The non-local exchange coefficient  $\alpha$  varied between 0.15 and 0.21 in the units without clams. The variation ranges of  $\alpha$  coefficient were 0.18 - 10.38 in CT treatment and 0.20 – 24.57 in MF treatment and its average values were  $3.02 \pm 4.25$  and  $6.85 \pm 7.27$ , respectively (**Fig. 27B**). The non-local exchange coefficient  $\alpha$  did not vary across CT and MF treatment (L.ratio = 3.29,  $p = 0.070$ ) nor across the experimental sessions 1 and 2 (L.ratio = 3.42,  $p = 0.065$ ) (**Fig. 27B**).



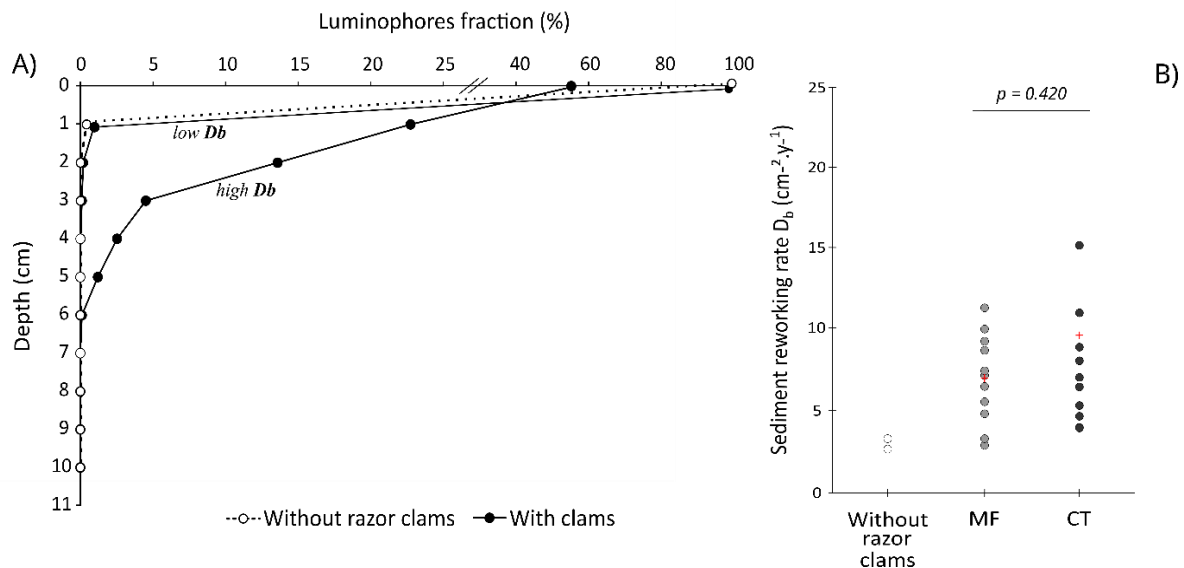
**Figure 27** | **A)** Examples of the different modes of bioirrigation corresponding to the distribution profiles of sodium bromide tracer (mM) as a function of depth (cm). The different modes are defined in Table 1 **B)** Non-local exchange coefficient  $\alpha$  as a function of the three treatments: “without razor clams” is for the units without razor clams (n=2), MF defines the 300  $\mu$ T DC magnetic field treatment (n=11) and CT the ambient magnetic field treatment (n=11). All the experimental units from session 1 and 2 were pooled, with the mean value symbolized by red crosses



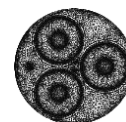


### 3.2 | Description of sediment reworking behavior

After 5 days, the luminophores fraction (%) of all experimental units decreased exponentially with depth until reaching a null value, without any subsurface peak (Figure 28A). In the absence of razor clams,  $99.70 \pm 0.10$  % of the tracer particles were found in the first sediment layer (0-1 cm depth), with very minor occurrences ( $< 0.4$  %) in the following three layers and never beyond 4 cm depth. In CT and MF treatment, respectively,  $87.08 \pm 4.10$  % and  $89.02 \pm 2.10$  % of the luminophores were recovered in the uppermost sediment layer. The maximal depth reached by the tracer particles ranged between 8 cm (0.13 %) and 5 cm (0.01%) in CT treatment and between 9 cm (0.24 %) and 4 cm (0.46 %) in MF treatment. On average, the razor clams reworked  $54.6 \pm 6.00$  % of the sediment surface. In the units without razor clams, the sediment reworking rates ( $Db$ ) varied between 2.72 and  $3.36 \text{ cm}^2 \text{ yr}^{-1}$ . With razor clams,  $Db$  ranged between 2.95 and  $31.4 \text{ cm}^2 \text{ yr}^{-1}$  and between 3.36 and  $20.78 \text{ cm}^2 \text{ yr}^{-1}$  in CT and MF treatment, respectively (**Fig. 28B**). Whatever the treatment, Figure 28A shows two examples of luminophores depth distribution profiles with low and high  $Db$  values. The mean sediment reworking rates were  $3.04 \pm 0.32 \text{ cm}^2 \text{ yr}^{-1}$ ;  $9.86 \text{ cm}^2 \pm 2.64 \text{ cm}^2 \text{ yr}^{-1}$  and  $7.97 \pm 0.64 \text{ cm}^2 \text{ yr}^{-1}$  in units without razor clams and in the CT and MF treatment, respectively. Overall, the sediment reworking rate  $Db$  ( $\text{cm}^2 \text{ yr}^{-1}$ ) was not different between CT and MF



**Figure 28 | A)** Examples of luminophores (%) depth distribution profiles (cm). One profile corresponds to the units without razor clams and is associated with a low sediment reworking rate ( $Db$ ) of  $2.72 \text{ cm}^2 \text{ yr}^{-1}$ . The other two profiles are associated with razor clam activity and show an example of low  $Db$  ( $2.95 \text{ cm}^2 \text{ yr}^{-1}$ ) and high  $Db$  ( $31.4 \text{ cm}^2 \text{ yr}^{-1}$ ). **B)** Sediment reworking rate  $Db$  as a function of the three treatments: “without razor clams” is for the units without razor clams ( $n=2$ ), MF defines the  $300 \mu\text{T}$  DC magnetic field treatment ( $n=11$ ) and CT the ambient magnetic field treatment ( $n=11$ ). One razor clam is out of range and does not appear on the graph. All the experimental units from session 1 and 2 were pooled, with the mean value symbolized by red crosses



treatment (L.ratio = 0.65,  $p = 0.420$ ) nor across the experimental sessions one and two (L.ratio = 1.32,  $p = 0.251$ ) (**Figure 28B**). Finally, we found no correlation between the sediment reworking rate  $Db$  and the non-local exchange coefficient  $\alpha$  ( $r = -0.04$ ,  $p = 0.078$ ).

## 4 | DISCUSSION

This experimental study pioneered two research areas: the quantification of *Ensis magnus* bioturbation behavior and its potential variations in response to artificial magnetic fields, as produced by DC submarine power cables. We showed that *E. magnus* has a moderate action on particle translocation but strongly stimulate the exchange of solutes across the sediment water interface. Moreover, we did not observe any effect of DC magnetic fields on the sediment-reworking rate generated by *E. magnus*. Several technical limitations, mentioned hereafter, made it impossible to draw reliable conclusions about the effects of artificial magnetic fields on such bioirrigation activity. Nevertheless, these preliminary findings are a valuable complement to the theoretical estimations of the literature about the bioturbation potential of the *Ensis* genus and serve as solid foundations for future studies.

### *What bioturbator is Ensis magnus?*

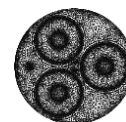
In the present study, the vertical transport of the tracer particles was moderate and luminophores were generally recovered at shallow depth. The sediment reworking rates of *E. magnus* were highly variable across individuals and had a large variation range. The lack of data about the sediment reworking rates of razor clams in the literature prevent meaningful comparisons. However, our results confirmed the theoretical data from Swift (1993) and Queirós et al. (2013), which assumed razor clams from the *Ensis* genus (e.g., *E. directus*, *E. ensis*, *E. magnus* and *E. siliqua*) to be low contributors to sediment reworking processes. Swift (1993) hypothesized that *Ensis sp.* would influence sediment matrix exclusively through their burrowing, i.e. “the building of simple surface hole or pit”, and Queirós et al. (2013) classified them as surface modifiers. The potential of macrofaunal species to disturb sediment matrix is controlled and modulated by their activities (i.e., feeding, mobility and positioning in the sediment), abundance and size (Swift, 1993; Kristensen et al., 2012). Razor clams live buried into the sediment and form a single blind-ended gallery, in which they can burrow fast and deep to escape predators (Swennen et al., 1985; Robinson, 1998; Guerra, 2011). In the absence of threat, they thus have a low mobility and vertically constrained movements, which limits the bioturbated surface area and may explain their moderate impact on particles re-arrangement.



However, high values were occasionally observed in the present study (compared to other bioturbating species e.g., Gilbert et al., 2007; Oleszczuk et al., 2019) indicating that *E. magnus* would have an indirect action on the sediment distribution, through the fall of surface particles inside the burrow. Variability in sediment assemblage would thus partly result from burrow geometry, which would be influenced by the length, shape and width of the specimen living inside. These new elements suggested that *E. magnus* may be part of the regenerator's category whose bioturbation arises from the passive transport of organic particles during burrowing activities and after burrow abandonment (François et al., 1997; Kristensen et al., 2012).

#### *Effects of artificial magnetic fields on sediment reworking*

We here investigated whether artificial magnetic fields would alter the activities of *E. magnus*, with potential repercussions on quality or quantitative aspects of their sediment reworking. Evidence shows that external factors control the species activities and can trigger quantitative variations of their sediment-reworking rates. For instance, the feeding behavior of *Abra ovata* and *Abra nitida* varied according to food availability with cascading effect on their sediment reworking rates (Maire et al., 2006). External factors can also induce qualitative variations of the sediment reworking mode, as observed during the anti-predator response of *Macoma balthica* with the appearance of subsurface peaks (Maire et al., 2010). However, artificial magnetic fields caused no changes in the sediment reworking rates and the distribution profiles of luminophores of *E. magnus* during ambient and 300  $\mu$ T magnetic field treatments. Therefore, these preliminary results tend to suggest that artificial magnetic fields would have no effects neither qualitative nor quantitative, on the behavioral traits of *E. magnus* controlling its sediment reworking. Nevertheless, our experimental design could benefit from some improvements in a view to increase statistical power and to avoid the pseudoreplication caused by the use of common tanks. By this reasoning, the experimental units should either be independent with their own water inflow and outflow, or else gathered in an experimental population considered as the statistical unit and replicated. The second option seems more practical if the bioirrigation is to be measured, since bromide should otherwise be added in each unit, resulting in a potentially strong variability between the starting concentrations of the tracer. Moreover, in the future, a more robust design should be balanced, with an equal number of units for the CT and MF treatments and also the “without razor clams” treatment.



### *Quantify the bioirrigation of Ensis magnus: need for methodological improvements*

In addition to pseudoreplication, the present design and the adopted methods suffer from several technical limitations to properly describe and quantify the bioirrigation behavior of *E. magnus*. First, we identified several abnormalities in the Br - tracer distribution profiles, as they did not show the exponential decrease expected with depth (Richard et al., submitted). Such observations may result from two experimental artefacts: the sampling of an excessive pore-water volume, destructuring the verticality of the bromide distribution and/or a defect in the sealing of the experimental units, which caused water inlet from the bottom. Sampling 500  $\mu\text{L}$  pore-water volume is usually sufficient to obtain accurate bromide distribution profiles (Richard et al., 2021), but such volume was probably too high considering the high porosity of our sediment. Then, the bromide excess concentration never reached a null value even in the empty units, which may be due to the presence of meiofauna in the sediment, despite the sieving process (1 mm) and freshwater incubation. Such observations may also indicate that the depth of experimental units was not sufficient to observe the entire bioirrigation profiles of razor clams and reduction of Br- concentration. We are aware that the values of non-local exchange coefficients are irrelevant for a quantitative estimation of *E. magnus* bioirrigation behavior, but we think that this work provides valuable qualitative data about the bromide distribution profiles. In particular, three modes of bioirrigation associated with low, moderate and high solute transport were identified. In mode 3, the razor clams displayed a very intense bioirrigation behavior, as shown by the homogeneous concentrations of bromide tracer in the entire unit. The mechanism behind *E. magnus* sediment ventilation likely resulted from its burrowing behavior that involves a combination of coordinated activities, including valve movements and water ejection, for burrow pressurization (Trueman, 1967). Overall, these preliminary data showed that *E. magnus* can induce a diffusive-like particle mixing just below the sediment surface (i.e., in the top 4 cm) and a non-local transport up to 25 cm and probably more, as observed in *Hediste diversicolor*, a gallery-diffusor (Richard et al., submitted).

In the actual protocol, bioturbation and bioirrigation of razor clams were investigated simultaneously, over a 5-day period. Our findings suggest that both processes can evolve on distinct temporal scales. We thus propose to decouple their study by either extending or shortening the experimental duration of sediment reworking and bioirrigation, respectively. Longer experimental times could overcome the stress of razor clams, caused by handling and



experimental conditions, allowing them to perform a greater variety of activities with potential influence on sediment reworking process. During a first field sampling, we noticed that adult razor clams were highly sensitive to transport conditions and we observed high mortality rates up to two weeks after sampling. During the first experimental session, the low survival rates of razor clams coupled with low sediment reworking rates confirmed our assumption. Accordingly, a second field collection was carried out with extra precautions to maintain the razor clams at constant humidity and temperature, which proved to be effective in enhancing their survival rates. Conversely, the study of bioirrigation should be performed over shorter experimental durations, to limit the molecular diffusion associated with the porosity of the coarsed-grained sediment in which *E. magnus* lives. Finally, the most critical aspect of our study was related to the depth of the experimental unit. During bioirrigation modeling, the maximal penetration depth of bromide tracer was estimated at 0.9 meter, while our units were 34 cm long. For future studies about razor clams bioirrigation, we thus recommend the use of deeper experimental units, reaching at least one meter in height. Finally, it would be interesting to evaluate the bioturbation of razor clams with higher densities and experimental volumes to allow potential relocation behaviors and for a better understanding of the bioturbation processes, at the ecosystem level (Kauppi et al., 2018).

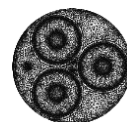
To conclude, this study provides the first empirical evidence that *Ensis magnus* induces a moderate sediment reworking rate but can generate very intense bioirrigation. In the context of bioturbation, we suggest that razor clams are part of the regenerator's class, since their effects on sediment and pore water seems to be largely dominated by their burrowing activities. Overall, as a strong bioirrigator, *E. magnus* is expected to substantially enhance solute transport and to influence biochemical cycles with enhancement of the nutrient cycling. In the context of artificial magnetic fields, present results did not show any strong effect on the bioturbation of *Ensis magnus*, but further studies are required to confirm these initial results, especially for bioirrigation.

### Ethical statements

National guidelines for razor clam collection have been followed.

### Acknowledgements

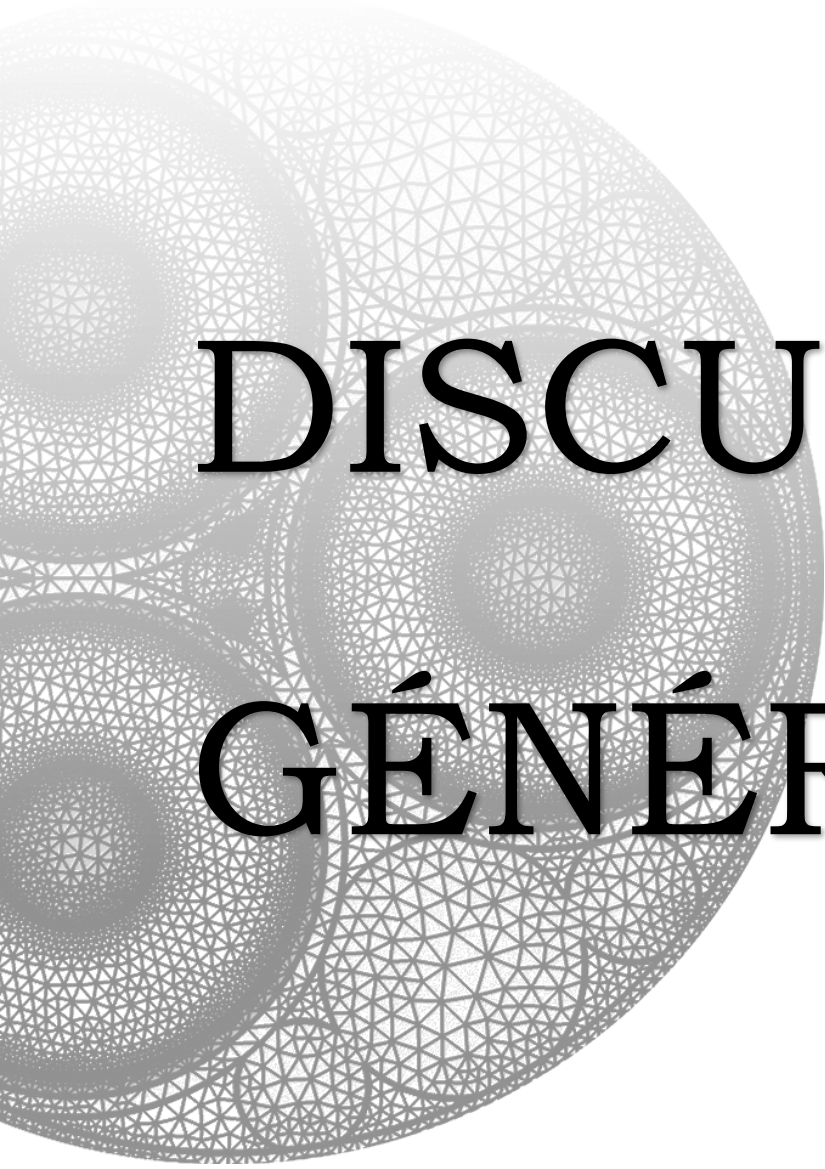
We are grateful to the University of Bretagne Occidentale, LEMAR and LIA BeBEST and EPOC laboratories for their scientific support and contribution to this work. We are grateful to



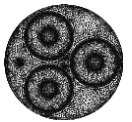
the CIFRE grant from the Association Nationale de la Recherche et de la Technologie and the TBM Environnement firm for co-funding the PhD thesis of L. Albert. In addition, many thanks to Oceanopolis Brest for provisioning the experimental facilities.

### Funding

This research was supported by the OASICE project which is a collaboration between the French transmission system operator, Rte, the TBM Environnement firm and the LEMAR laboratory. A PhD fellowship was provided by the ANRT (Association Nationale de la Recherche et de la Technologie).



**DISCUSSION**  
**GÉNÉRALE**



Ces travaux de recherche appliquée contribuent à la recherche appliquée menée dans le cadre de l'exploitation des énergies offshores et du déploiement d'interconnexions sous-marines dans les eaux côtières françaises. Leur ambition principale était d'élaborer des méthodes de suivi des effets des champs magnétiques produits par les câbles électriques sous-marins sur les organismes du compartiment benthique. Ces travaux ont été réfléchis et mis en pratique au regard des quatre objectifs de la thèse, à savoir :

- 1) Concevoir un dispositif permettant l'émission de champs magnétiques en milieu contrôlé ;
- 2) Mettre au point des tests comportementaux offrant une vision intégrative des effets des champs magnétiques à l'échelle de l'individu ;
- 3) Élaborer des approches expérimentales extrapolables à d'autres espèces ;
- 4) Comparer les réponses comportementales d'espèces issues de groupes taxonomiques et fonctionnels distincts.

Dans une première partie, nous examinerons comment les objectifs de la thèse ont été atteints et reviendrons sur les éventuelles difficultés rencontrées. Cette partie du manuscrit sera également l'occasion d'aborder les chapitres selon une vision plus globale et de discuter de la cohérence des différentes analyses comportementales menées. Dans une seconde partie, nous réfléchirons à la portée des résultats dans le contexte des traits de vie des organismes et discuterons des facteurs pouvant favoriser l'exposition d'un individu aux émissions des câbles en milieu naturel. Puis, une réflexion plus appliquée questionnera les enjeux de ces découvertes vis-à-vis des schémas décisionnels encadrant le déploiement des réseaux de câbles sous-marins. Enfin, la dernière partie présentera de futures pistes de recherche et des méthodes d'atténuation des émissions de câbles sous-marins sur la faune marine.

## **PARTIE 1 | L'évaluation des effets des champs magnétiques artificiels sur le comportement de la faune benthique en laboratoire est-elle possible ?**

### **1 | L'émission des champs magnétiques en laboratoire : un réel défi**

La première étape de cette thèse était de mettre au point un système d'émission de champs magnétiques compatible à la fois avec les contraintes du milieu contrôlé et l'étude de modèles biologiques vivants. Reposant sur le principe physique des bobines de Helmholtz, le dispositif



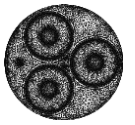


mis au point, nommé le *Magnetron*, était couplé à une plateforme numérique de contrôle afin de permettre :

- i) L'émission de champs magnétiques alternatifs (AC) ou continus (DC) ;
- ii) Le réglage de leur intensité ;
- iii) La programmation de leur durée d'émission ;
- iv) L'enregistrement en temps réel de leur intensité ;
- v) Un fonctionnement autonome et sécurisé

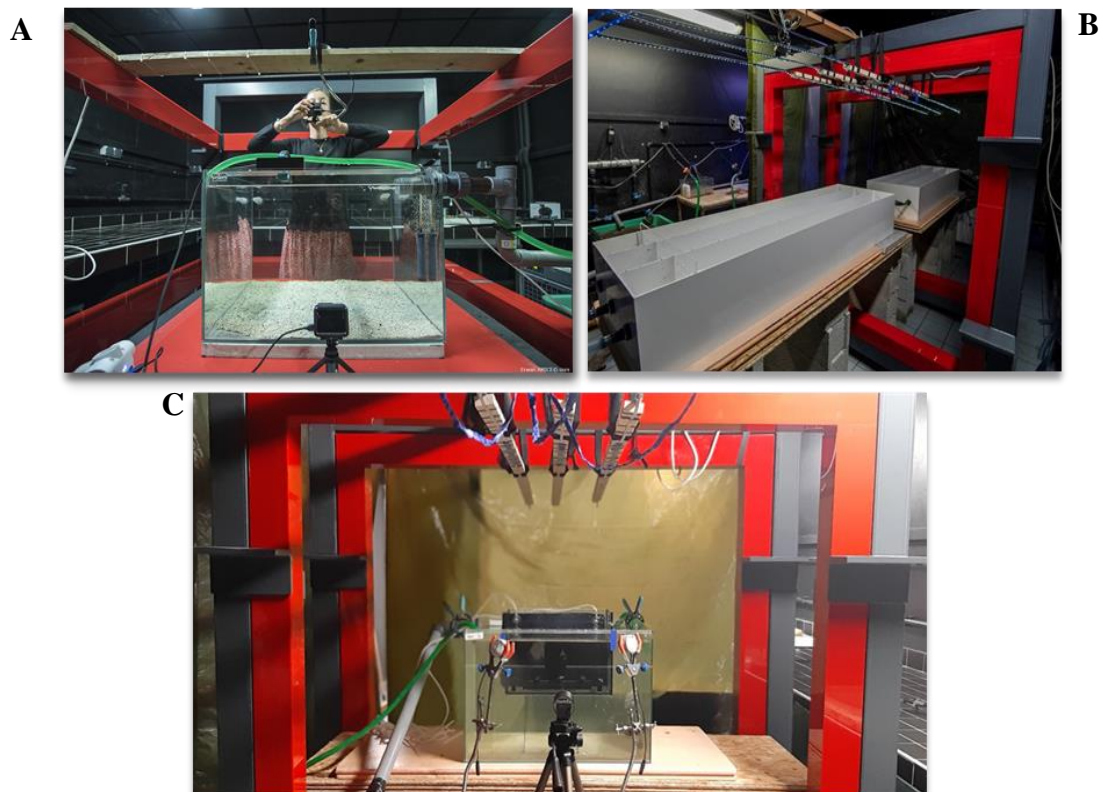
L'accès à l'ensemble de ces paramétrages, via un logiciel pilote permettait ainsi une maîtrise optimale de l'émission des champs magnétiques lors des expérimentations. Pour la création de chaque bobine, les câbles ont été enroulés à la main et maintenus au moyen de câbles fixes en plexiglass et de colle thermo-résistante. Au cours des premières utilisations, la mise sous tension du *Magnetron* sur de longues périodes (~ 6 heures) entraînait une surchauffe des bobines causée par une hausse de la résistance électrique. Ce phénomène engendrait une diminution de l'intensité du courant électrique et du champ magnétique associé. Pour pallier cette variation indésirable du paramètre d'étude et stabiliser son intensité dans le temps, une boucle de contrôle automatique ajustant continuellement l'intensité électrique a alors été incorporée au dispositif. En outre, l'augmentation de la température a été maîtrisée et stabilisée grâce à un système de climatisation installé au-dessus des bobines, sans répercussion sur la thermorégulation de l'eau des bacs expérimentaux. Dans un second temps, afin que le *Magnetron* puisse fonctionner en autonomie et en continu sur plusieurs jours, nous avons installé des capteurs de température associés à un système d'alarme visuel (déclenché au-dessus de 60 °C), le personnel d'Océanopolis assurant une supervision lors des horaires de nuit. L'ensemble de ces améliorations, conçues et réalisées par Mappem geophysics © (créateur du logiciel pilote du *Magnetron*), ont été ajoutées au cours des deux premières années de thèse, au fur et à mesure de l'utilisation du dispositif et de l'identification de ses limites et des perspectives d'optimisation. La conformité de l'installation électrique du *Magnetron* a été certifiée par la société SOCOTEC®.

Le *Magnetron* permettait plusieurs types de configurations expérimentales, offrant ainsi la possibilité d'émettre un champ magnétique homogène au sein d'une zone donnée (~ 60 x 60 cm) ou un gradient d'intensités croissantes ou décroissantes (sur une distance de ~ 2 m de long) (**Figure 29**). Cette flexibilité d'usage était indispensable face à la diversité des espèces étudiées et des problématiques scientifiques explorées au cours de la thèse. Les dimensions du dispositif ont



été adaptées à l'étude d'organismes benthiques de petite à moyenne taille (2-30 cm), mais restent limitantes pour l'étude d'organismes plus imposants, tels que des élasmobranches adultes. **Au terme de cette série d'expérimentations, nous pouvons affirmer que le *Magnetron* est un outil expérimental fiable et résistant à l'humidité et la salinité imposées par l'étude d'organismes marins en bassin.**

## 2 | L'étude du comportement



**Figure 29** | Variation des configurations du *Magnetron* au cours des expérimentations. **A)** Champ magnétique homogène lors de l'expérimentation sur la raie bouclée *Raja clavata* (© Erwan Amice) **B)** Champ en gradient d'intensités lors de l'exposition de l'étrille *Necora puber* (© Erwan Amice) **C)** Champ homogène lors de l'exposition de la moule bleue *Mytilus edulis*

L'ensemble de ces travaux s'inscrit dans la volonté récente de comprendre et de prédire les réponses des écosystèmes aux pressions anthropiques, par des approches fondées sur les traits fonctionnels des organismes, tel que le comportement (Martini et al., 2020). L'étude comportementale (i.e. éthologie) permet d'appréhender les effets d'un changement environnemental à l'échelle *i)* de l'individu, avec des effets directs sur sa valeur sélective et *ii)* des communautés et de l'écosystème, par un changement des interactions de l'individu avec son habitat, ses congénères et les autres espèces (Aimon, 2019). Les tests effectués avaient pour objectif de rechercher une corrélation entre la présence d'un champ magnétique artificiel et les



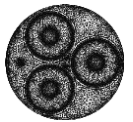
réponses comportementales des quatre espèces étudiées. Par ailleurs, ces travaux devaient permettre une estimation préliminaire des potentielles répercussions à l'échelle de l'individu et des populations. Au sein de la littérature scientifique, à l'exception de la moule bleue *M. edulis*, le comportement des espèces sélectionnées était très peu étudié, aussi une partie des travaux a consisté à observer et décrire des comportements nouveaux non renseignés et/ou à compléter des éthogrammes déjà établis (p.ex. raie bouclée éthogramme de Greenway et al., 2016).

### *Le comportement alimentaire*

À l'échelle de l'individu, le comportement alimentaire est critique puisqu'il sous-tend le fonctionnement du métabolisme, de la croissance et de la reproduction (Tracey et al., 1988). Son étude a donc été centrale dans les tests menés chez la moule bleue et l'étrille, permettant d'estimer de potentielles répercussions sur la condition physiologique des individus. Chez la moule bleue, le comportement de filtration revêt une dimension fonctionnelle puisqu'il influence le couplage pélagobenthique, la production primaire et le cycle des nutriments (Bastviken et al., 1998; Jansen et al., 2019). L'étrille s'impose quant à elle comme l'un des prédateurs épibenthiques parfois dominant des côtes européennes, capable de consommer une grande variété de proies (p.ex., algues, échinodermes, crustacés, mollusques) (Freire and González-Gurriaran, 1995). Chez ce filtreur et ce prédateur macrophage, nous avons obtenu des réponses de prospection et/ou de prise alimentaire (i.e. '*foraging*') dans des conditions expérimentales témoins, correspondant au champ géomagnétique ambiant. Chez la moule, l'activité de filtration a été estimée par une variable substitutive, à savoir les variations de l'espace inter-valvaire, et par le suivi des concentrations en micro-algues du bassin expérimental. Chez l'étrille, le comportement de '*foraging*' incluait le temps passé à se nourrir, la distance totale parcourue dans le bassin expérimental et la distance minimale entre l'animal et la source de nourriture. **Dans les deux cas, l'exposition à un champ magnétique homogène de 300  $\mu$ T chez la moule ou à un gradient d'intensités croissantes de 72 à 304  $\mu$ T chez l'étrille n'a pas modifié significativement le comportement alimentaire des individus.**

### *Le camouflage et la mise à l'abri*

Les effets des champs magnétiques ont également été étudiés sur le comportement de mise à l'abri ('*sheltering*') de l'étrille et le comportement de camouflage de la raie bouclée. Chez l'étrille, comme chez beaucoup de crustacés, le '*sheltering*' est un mécanisme d'évitement des prédateurs qui est primordial pour la survie et la reproduction des individus (Nelson, 2005).



Les juvéniles de raie bouclée s'enfouissent dans le sable et arborent une coloration cryptique pour se camoufler et ainsi éviter les prédateurs (Wearmouth et al., 2014). À l'âge adulte, le camouflage des raies devient ensuite une stratégie de chasse en embuscade (Gibson et al., 2014). Ainsi, chez l'étrille comme chez les juvéniles de raie bouclée, les comportements de 'sheltering' et de camouflage interviennent dans les relations proie-prédateur, agissant directement sur la visibilité et la vulnérabilité des individus dans leur habitat naturel. Dans ces travaux, les tests réalisés permettaient de mettre en évidence une potentielle altération de ces comportements en réponse à un champ magnétique en gradient d'intensités croissantes (72 - 304  $\mu\text{T}$ ) chez l'étrille, et homogène chez la raie (450  $\mu\text{T}$ ). Chez l'étrille en particulier, nous avons testé si un champ magnétique de forte intensité engendrait un comportement d'attraction ou de répulsion vers un abri artificiel, par la mesure du temps passé dans l'abri et la distance minimale entre l'animal et l'abri. Chez la raie, l'approche était différente car nous avons évalué dans quelle mesure le champ magnétique pouvait impacter son budget-temps et notamment le temps passé enfoui dans le sable. **La conception de chacun de ces tests a permis l'observation des comportements de camouflage et de mise à l'abri en milieu expérimental. Cependant, aucune modification comportementale en réponse aux différents champs magnétiques n'a été observée chez la raie et l'étrille.**

### *La mobilité*

Des preuves empiriques démontrent que la magnétosensibilité intervient dans l'orientation et la navigation de certains organismes et assiste leurs déplacements à grande et petite échelle (p.ex. Wiltschko, 1995; Vacha, 2017; Boles et Lohmann, 2003). En conséquence, les tests comportementaux menés avaient également pour objectif d'appréhender les effets potentiels des champs magnétiques sur l'activité de déplacement et/ou l'occupation de l'espace chez l'étrille, la raie bouclée et le couteau. À cet effet, les budgets-temps alloués aux différentes activités, dont le temps passé en déplacement, ont été mesurés chez la raie et l'étrille. Chez cette dernière, la distance totale parcourue ainsi que la distance maximale atteinte dans le gradient ont également été relevées et mise en relation avec l'intensité de champ magnétique. Enfin, chez le couteau, les processus de bioturbation ont été quantifiés (remaniement sédimentaire et bioirrigation) et considérés comme des 'proxys' de sa mobilité verticale au sein de sa galerie. **Chez ces trois espèces modèles, l'exposition à un champ magnétique n'a pas modifié les variables de mobilité mesurées (couteaux : champ homogène de 300  $\mu\text{T}$ , raie : champ homogène de 450  $\mu\text{T}$  et étrille : champ en gradient de 72 à 304  $\mu\text{T}$ ).**

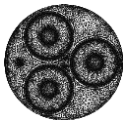


### 3 | L'effet vs l'impact

Afin d'optimiser la pertinence de nos observations dans un contexte appliqué, la priorité a été donnée à l'étude de comportements impliqués dans les interactions inter-espèces, selon une approche d'écologie comportementale. En effet, des modifications de ces comportements pourraient potentiellement engendrer des répercussions aux échelles populationnelle et éventuellement écosystémique. Néanmoins, l'objectif des protocoles était bien de mettre en évidence un « *effet* » à l'échelle de l'individu, désignant une observation hors de la gamme de variabilité naturelle de la population expérimentale, et non un « *impact* ». Dans la littérature, ce dernier se distingue de l'effet par sa portée, et correspond ainsi à un changement dont l'intensité est suffisante pour engendrer une manifestation à l'échelle d'une population, d'une communauté ou d'un écosystème (Boehlert et Gill, 2010). Un aspect critique des études d'impact consiste notamment à déterminer la persistance d'une perturbation dans le temps, afin de prendre en compte la capacité des organismes à l'assimiler et éventuellement à s'y adapter. **Par conséquent, ces travaux s'inscrivent bien dans une démarche de suivi des effets et non des impacts puisqu'ils sont menés au niveau individuel, en laboratoire et à de courtes échelles de temps.**

### 4 | L'approche multi-taxonomique

Il est maintenant admis que la compréhension et la gestion des écosystèmes soumis aux activités humaines nécessitent une vision globale de leur fonctionnement, qui peut être acquise par le biais d'approches multi-taxonomiques (Seibold et al., 2018) et pluridisciplinaires. Lorsque l'impact est vu sous l'angle de la biodiversité, dans le cas d'une zone d'ensouillage ou de pose de câbles, toutes les espèces du benthos sont susceptibles d'être exposées aux champs magnétiques, selon des intensités et des durées dépendantes de leur mode de vie. Dans ce contexte, il était nécessaire de développer une approche multi-espèces pour appréhender les effets des champs magnétiques sur plusieurs embranchements (c.à.d., mollusques, crustacés, poissons téléostéens), plusieurs strates de benthos (c.à.d. endobenthos, épibenthos et suprabenthos), différents modes de vie (p.ex. mobile, vagile, sessile) ainsi que des rôles fonctionnels variés (p.ex. bioturbation, prédation). Cette approche a notamment permis d'explorer les capacités de magnétosensibilité d'espèces de mollusques bivalves, pour la première fois dans la littérature. Les deux espèces de bivalves étudiées, le couteau *Ensis magnus* et la moule bleue *Mytilus edulis*, n'ont pas présenté d'altération comportementale à une valeur de champ représentant de manière réaliste la pression anthropique exercée par les câbles.

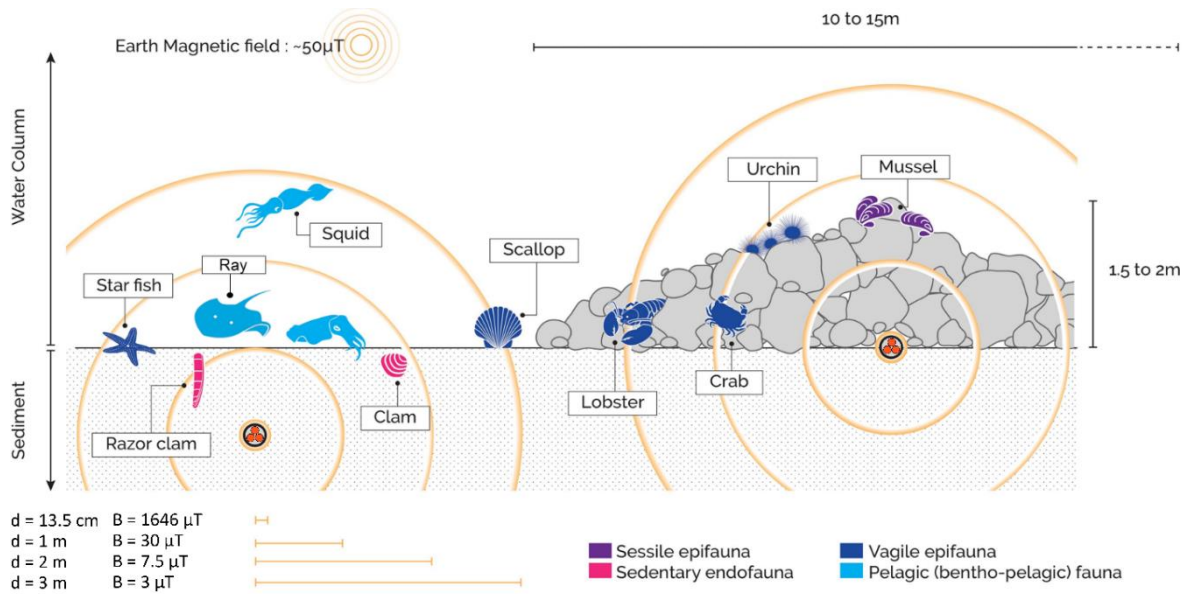
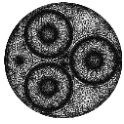


Actuellement, le champ magnétique est défini comme un sens impliqué dans l'orientation et la navigation des espèces (Wiltschko, 1995). Selon ce raisonnement il est donc possible que les espèces sessiles ne soient pas dotées de magnétosensibilité. Face au développement des réseaux de câbles sous-marins, il devient crucial d'identifier les structures impliquées dans la détection des champs magnétiques chez les organismes marins, pour orienter les recherches vers les espèces dont la magnétosensibilité est probable.

Ce travail avait pour objectif final de mettre au point des approches expérimentales extrapolables à plusieurs espèces. L'utilisation de méthodologies préexistantes pour l'étude des comportements de bioturbation et de filtration, chez la moule et le couteau, a confirmé la fiabilité et la polyvalence du *Magnotron*. Par ailleurs, les logiciels d'analyse d'image (kinovea®, boris®) ont permis l'acquisition de données à la fois chez la raie et l'étrille. Ils se sont avérés appropriés à l'étude d'espèces peu mobiles (ou contraintes à peu de mobilité) et à l'élaboration d'éthogrammes simples. Toutefois, l'acquisition des données sur le comportement de la raie étant longue et fastidieuse, elle souligne les limites de ces méthodes pour des organismes à forte mobilité lorsque des expériences sont conduites à moyen et long terme.

## **PARTIE 2 | Les probabilités d'exposition aux champs magnétiques artificiels : une dynamique temporelle et spatiale selon les stades de développement**

En règle générale, l'effet potentiel d'un facteur est défini selon des critères spatiaux, temporels, mais aussi selon sa fréquence d'émission et son intensité. Dans le cas des champs magnétiques artificiels, les notions d'espace et de niveau d'intensité sont étroitement liées, puisque l'intensité du champ magnétique diminue à mesure que la distance au câble émetteur augmente. En conséquence, les expérimentations menées ont concerné les espèces du compartiment benthique, susceptibles de vivre à proximité des câbles. La notion de durée d'exposition aux champs magnétiques a également été abordée au travers de la variété des modes de vie de ces espèces. En effet, il est attendu que les espèces sessiles subissent des expositions chroniques aux émissions magnétiques d'un câble, et les espèces vagiles des expositions plus ponctuelles en raison de leur capacité de déplacement (**Figure 30**).

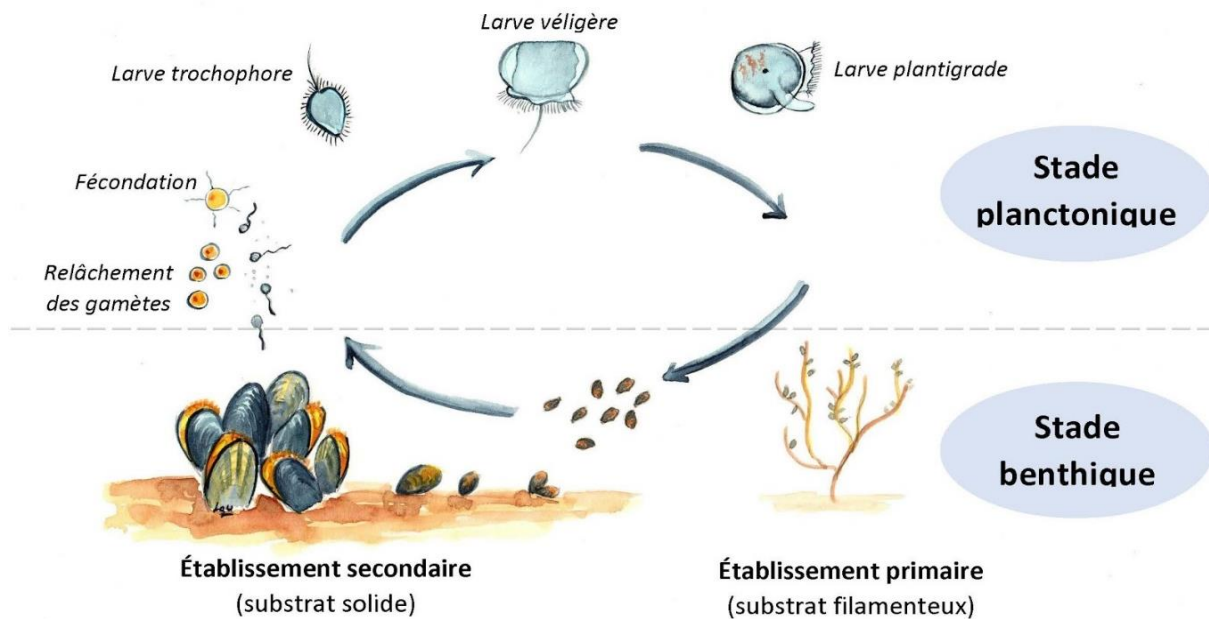
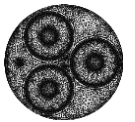


**Figure 30** | Répartition spatiale des principaux groupes modèles d'invertébrés benthiques relativement aux valeurs théoriques attendues à proximité d'un câble triphasé AC de 225 kV et 1000 A (diamètre 27 cm), soit enfoui à 1 m de profondeur soit recouvert d'un matelas rocheux. B définit l'induction magnétique exprimée ( $\mu\text{T}$ ), calculée selon la formule approchée suivante :  $0.25 \times a \times I / d^2$  ; avec a l'écartement entre les conducteurs (12 cm) ; I l'intensité du courant (A) et d la distance au centre du câble (m) (CIGRE, 2009)

## 1 | Une sensibilité et une probabilité d'exposition variables selon le stade de développement

Au cours de la thèse, la multiplicité des modèles d'étude a été privilégiée devant d'autres facteurs, tels que la diversité des stades de vie étudiés, et ce pour plusieurs raisons. D'une part, l'analyse comportementale et les structures expérimentales utilisées étaient mieux adaptées à l'étude de stades adultes (ou juvéniles dans le cas de la raie) plutôt que larvaires. D'autre part, les stades de vie juvéniles et adultes des organismes benthiques sont généralement inféodés au substrat, et donc potentiellement plus exposés aux émissions d'un câble. Si certains cycles, dits holo-benthiques, se déroulent intégralement sur ou dans le substrat, la majeure partie de la macrofaune benthique (55-85 %) possède un cycle de vie benthopélagique (**Figure 31**). **En effet, au cours de leur cycle de vie, la proximité des organismes vis à vis du substrat peut varier et constituer alors un facteur d'exposition aux champs magnétiques artificiels** (Bastian et al., 2014).

Le cycle de vie holo-benthique s'articule autour d'une longue phase larvaire planctonique (semaines - mois), suivie d'une phase de fixation et de métamorphose (c.à.d., post-larve) sur le substrat et enfin de la phase benthique (Calado et Costa Leal, 2015). Ce cycle bipartite est révélateur de la variabilité d'exposition des espèces benthiques au cours de leur



**Figure 31** | Cycle de vie benthopélagique de *Mytilus spp* issu de Lefebvre et al., 2021 (© Laure de Montety)

développement. En effet, les stades larvaires seraient *a priori* peu soumis aux fortes intensités de champ magnétique, contrairement aux phases post-larvaires à juvéniles puis adultes. Ce schéma d'exposition intervient également chez les espèces démersales dont les juvéniles et adultes vivent en relation avec le substrat (Rijnsdorp et al., 2009). Par ailleurs, certaines espèces de poissons ou de céphalopodes pélagiques sont des pondeurs benthiques. Par exemple, le hareng (*Clupea harengus*) dépose ses œufs sur du sable, des graviers ou des rochers, mais aussi des macroalgues et des bancs de moules (Casini, 2010). De même, la seiche (*Sepia officinalis*) fixe ses grappes d'œufs sur des supports benthiques naturels (p.ex., algues, organismes sessiles) et bien souvent sur des supports artificiels comme des arbres immergés ou des structures de pêche (Bloor, 2013).

**Les différents stades de développement d'un organisme peuvent présenter des mécanismes physiologiques de tolérance au stress variables et être potentiellement plus vulnérables aux champs magnétiques artificiels** (p.ex., Pandori et Sorte, 2018). De manière générale, les mécanismes de régulation (p.ex., homéostasie, système immunitaire) se mettent en place au cours du développement, en parallèle d'une accumulation de réserves énergétiques, laquelle assure une meilleure tolérance aux conditions suboptimales du milieu (Mohammed, 2013). Cependant, certaines périodes du cycle de vie (p.ex., organogenèse), appelées « fenêtres critiques », sont particulièrement déterminantes pour le développement normal de l'individu (Buggren et Mueller, 2015). Au cours de ces périodes, son phénotype est particulièrement plastique et donc vulnérable aux facteurs de stress externes. Plusieurs études ont évalué les

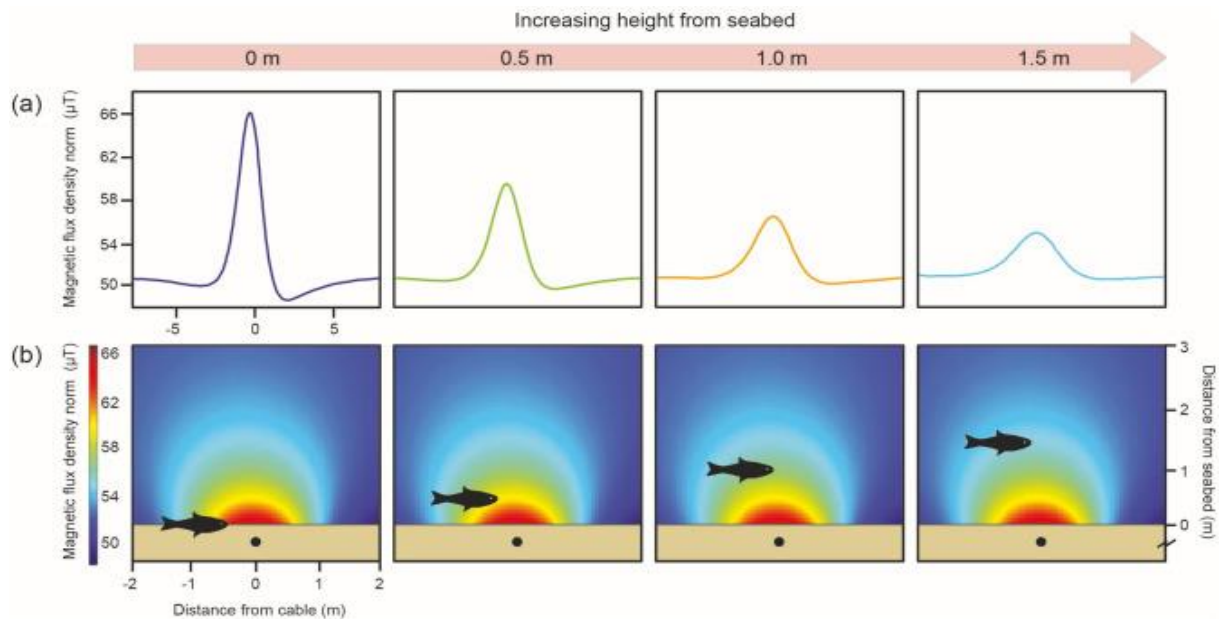
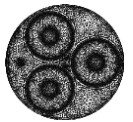




effets des champs magnétiques sur l'ontogénie des poissons, aux étapes de fertilisation et d'embryogenèse (Formicki et al., 2019). En particulier, il semblerait que les champs magnétiques statiques prolongent la mobilité et donc la fertilisation des spermatozoïdes chez la truite fario *Salmo trutta* (Formicki et al., 2015), qu'ils causent des variations anatomiques (p.ex., longueur, masse, nombre de rayons dans les nageoires, sac vitellin) et accélèrent certaines étapes du développement (p.ex., éclosion, absorption du sac vitellin) chez les stades embryonnaires et alevins de plusieurs espèces (Chebotareva et al., 2009; Krylov et al., 2010; Fey et al., 2019b). Toutefois, il convient de noter que la plupart de ces résultats a été obtenu lors d'exposition à des intensités de champs magnétiques ou des fréquences très élevées (1 mT à 10 mT AC 500 Hz et DC) et souvent largement hors de la gamme d'émissions des câbles électriques. Malgré ces résultats, la littérature traitant des effets des champs magnétiques artificiels sur les jeunes stades de vie d'invertébrés marins est inexistante. Or, les premières étapes du cycle de vie des invertébrés sont déterminantes pour le renouvellement de leurs populations, comme les phases de fixation/métamorphose et les phases post-larvaires des bivalves (Barbier et al., 2017) ou la phase pélagique de dispersion larvaire chez les crustacés (Giménez et al., 2020). **Les capacités de magnétosensibilité d'une espèce peuvent également varier selon son stade de développement** (Myklatun et al., 2018). Plusieurs études ont mis en évidence des réponses comportementales directionnelles à des champs magnétiques dès les stades larvaires mobiles de poisson (p.ex., *S. trutta*, *A. anguilla*) (synthèse de Formicki et al., 2019). Chez les crustacés, des réponses comportementales et physiologiques aux champs magnétiques ont été observées chez les stades juvéniles de tourteau *C. pagurus*, mais pas chez le homard européen (*H. gammarus*).

## 2 | Une probabilité d'exposition variable selon l'écologie du mouvement des organismes

Au regard des éléments discutés précédemment, la probabilité d'exposition d'organismes benthiques aux émissions d'un câble sous-marin varie au cours de leur développement. Cette dynamique temporelle repose sur les changements de dépendance des organismes vis à vis du substrat, et est donc liée à une dynamique spatiale décrite par l'écologie de leur mouvement (Hutchison et al., 2021, **Figure 32**).



**Figure 32** | Variations de l'exposition d'un organisme aux émissions d'un champ magnétique DC, en fonction de sa position dans la colonne d'eau. L'induction magnétique est représentée par (a) un graphique linéaire (b) et un graphique de distribution de densité des distances croissantes de gauche à droite (0-1.5 m). Le câble est symbolisé par le point noir et enterré à 1,5 m de profondeur. La figure est issue de Hutchison et al., 2021

L'écologie du mouvement d'un organisme, de sa naissance à sa mort, peut être définie comme un système hiérarchique composé de phases de mouvements discrets, et d'étapes de mouvement impliquées dans la réalisation de son cycle de vie (Allen et al., 2018). Par exemple, les '*mouvements discrets*' correspondent à un événement de prise alimentaire, de nage ou de fuite face à un prédateur, et les '*étapes de mouvement*' à la phase de dispersion ou de fixation larvaire. Tous ces mouvements, qu'ils soient reliés aux étapes du cycle de vie ou aux interactions trophiques, peuvent favoriser le couplage entre les compartiments benthiques et pélagiques (Baustian et al., 2014). En effet, des poissons démersaux, tels le bar (*Dicentrarchus labrax*) et le maigre (*Argyrosomus regius*), ou encore des poissons pélagiques tel le hareng (*C. harangus*) se nourrissent de proies supra- et épibenthiques (Casini et al., 2004; Pasquaud et al., 2010). Selon ce raisonnement, les déplacements alimentaires vers le substrat peuvent constituer un facteur d'exposition des espèces benthiques et démersales aux champs magnétiques artificiels. **Le fait que le mouvement des organismes soit à la fois un facteur d'exposition et un mécanisme d'évitement des champs magnétiques induits par les câbles est une problématique centrale pour les espèces vagiles.** Chez l'étrille *N. puber*, les résultats du chapitre 2 n'ont montré ni comportement d'attraction ni de répulsion pour des intensités croissantes de champs magnétiques DC et AC, supérieures au champ géomagnétique ambiant. Ce type d'approche, adopté plusieurs fois dans la littérature, permet d'évaluer les effets



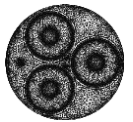
potentiels des champs magnétiques à une échelle locale. Or, les capacités de magnétosensibilité des organismes leur permettent d'orienter leurs déplacements à des échelles bien plus larges que le mètre. Ces mouvements concernent par exemple, les migrations (p.ex., de frai, de ponte, alimentaires ou saisonnières), les changements d'habitat ontogénétiques, le 'homing' (c.à.d., retour systématique à un endroit donné), les déplacements répétés au sein du domaine vital, l'exploitation des ressources de l'habitat ou encore le nomadisme (Gruss et al., 2011). L'ensemble des mouvements d'un individu assurent une connectivité fonctionnelle entre les habitats ou au sein d'un même habitat, et ce à des échelles spatiales très variables (Crooks et Sanjayan, 2006). Cette connectivité est critique pour la dynamique des populations car elle permet, par exemple, l'accès à de multiples sources de nourriture, à des aires de refuge pour les juvéniles ou à des sites de ponte favorables (Van Deurs et al., 2016). Comme abordé en introduction, les émissions magnétiques des câbles sous-marins perturbent les migrations à large-échelle de l'anguille européenne (*A. anguilla*) et du saumon Chinook (*O. tshawytscha*), sans toutefois que cela n'ait de conséquence sur leur succès migratoire (Westerberg et Lagenfelt, 2008; Klimley et al., 2016).

Face au fort développement des câbles sous-marins en Europe, il est certain que les champs magnétiques artificiels apparaîtront de plus en plus fréquemment dans le paysage sensoriel des espèces magnétosensibles. L'exposition croissantes des surfaces aux champs magnétiques pourraient potentiellement engendrer des modifications dans l'écologie du mouvement des organismes à plusieurs échelles, temporelles comme spatiales : (i) locales aux abords des câbles (p.ex., comportement de répulsion), (ii) moyennes (p.ex., évitement des zones associées au réseau de câbles inter-turbine avec potentielle restriction du domaine vital) et (iii) larges (p.ex., perturbations des migrations saisonnières ou ontogénétiques).

### **PARTIE 3 | Les enjeux dans le contexte de l'exploitation des énergies marines renouvelables et des interconnexions électriques**

#### **1 | La mesure et la sélection des valeurs d'intensité et de fréquences réalistes**

Les mesures d'intensités des champs magnétiques artificiels, produites par de véritables câbles sous-marins en fonctionnement, sont assez rares dans la littérature (Albert et al., 2020). La plupart des données récentes provient de calculs théoriques basés sur les caractéristiques



techniques de câbles en pic de performance (c.à.d. intensité électrique maximale) et tenant compte de distances au câble très faibles (au niveau de la gaine externe). Cependant, de telles conditions sont rares sur le terrain et ne reflètent pas les intensités magnétiques réellement subies par la faune marine. Malgré le déploiement récent de câbles d'interconnexion électrique en France, nous n'avons pas eu accès aux éventuelles données recueillies *in situ*. Aussi, les expérimentations ont été basées sur des intensités de champs magnétiques théoriques, calculées à partir de formules approchées (basées sur des développements limités) issues d'un rapport du CIGRE (Conseil international des grands réseaux électriques). Ces formules sont adaptées spécifiquement aux calculs des inductions magnétiques générées par des câbles AC/DC simples, biphasés à courants opposés et triphasés, selon un régime de fonctionnement moyen. Néanmoins, la confrontation entre les valeurs d'induction magnétique issues de données théoriques et les quelques mesures *in situ* disponibles dans la littérature révèlent de forts écarts. Par exemple, Hutchison et al. (2020) mesurent une déviation positive maximale de  $14 \mu\text{T}$  à  $0,25 \text{ m}$  d'un câble HVDC bipolaire jointif (330 MW, 300 kV, 345 A), pour un champ ambiant de  $51,3 \mu\text{T}$  (champ total de  $65,3 \mu\text{T}$ ). Selon les formules théoriques, la déviation magnétique positive produite par un câble aux caractéristiques techniques similaires (distance entre les âmes du câble estimée à  $12 \text{ cm}$ , et gaine externe de  $1,5 \text{ cm}$ ) serait d'environ  $112 \mu\text{T}$  (champ total de  $163,3 \mu\text{T}$ ). Ainsi, l'écart entre la valeur mesurée et théorique est de 250 %. **Cet exemple illustre une des difficultés fondamentales de la recherche appliquée à l'étude des émissions des câbles sous-marins : avoir accès à des intensités réalistes sur la base de données obtenues *in situ* (Albert et al., 2020).**

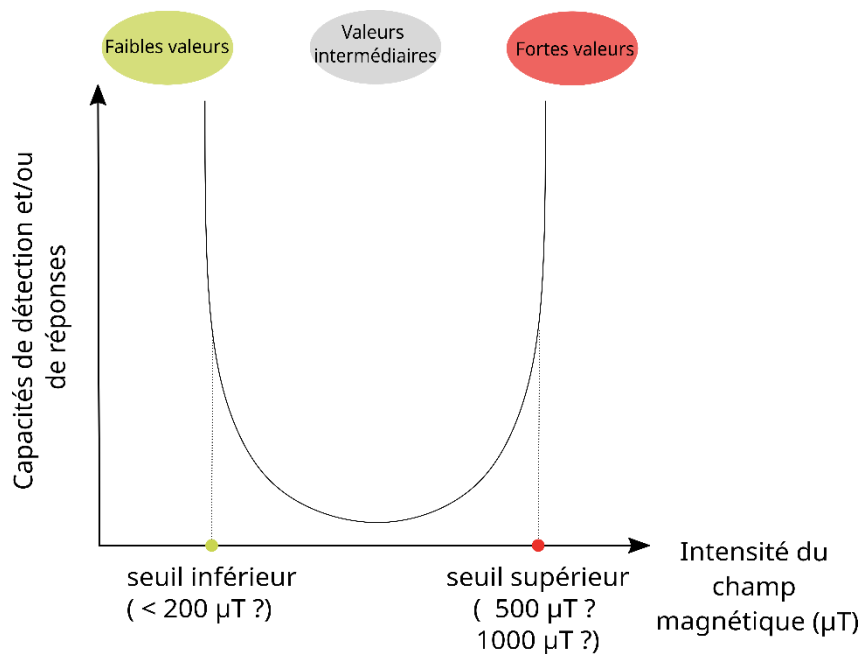
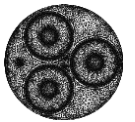
Selon ce constat, il semble possible que les réponses contrastées des organismes obtenues en laboratoire ou *in situ*, soient en partie liées aux variations des valeurs d'intensité testées. Chez les crustacés, les comportements d'attraction ont généralement été observés lors d'exposition à de fortes valeurs de champ magnétique ( $0,8 - 10 \text{ mT}$ ), alors qu'aucun effet n'a été reporté à des valeurs intermédiaires ( $200 - 300 \mu\text{T}$ ) (Chapitre 2; Taormina et al., 2020). Toutefois, dans leur étude de terrain, Hutchison et al. (2020) ont constaté des changements comportementaux chez le homard américain (*H. americanus*) en réponse à des intensités magnétiques faibles ( $65,3 \mu\text{T}$ ). Ces mêmes auteurs ont suggéré que les faibles déviations magnétiques, proches des variations naturelles du champ géomagnétique, seraient plus susceptibles d'appartenir à la gamme de sensibilité des espèces et d'occasionner des changements comportementaux. Dans le présent travail, les valeurs d'intensité de champ magnétique utilisées variaient de  $300$  à  $450 \mu\text{T}$  et n'ont pas entraîné de modifications



comportementales chez les espèces étudiées. Chez le tourteau *C. pagurus*, des effets de seuil ont été observés avec des altérations comportementales survenant à 500  $\mu$ T mais pas à 250  $\mu$ T (Scott et al., 2021). **Au regard des données de la littérature, ces résultats semblent en accord avec l'hypothèse formulée plus haut et suggèrent l'existence de seuils de détection et/ou de réponse entre les valeurs d'intensité faibles à moyennes et moyennes à fortes (Figure 33).**

Les approches couplant des expositions à un champ alternatif et à un champ continu sont encore peu nombreuses dans la littérature. Afin de pallier cette lacune, les travaux des chapitres 1 et 2, menés respectivement chez la raie bouclée et l'étrille, ont permis d'étudier les effets de champs AC et DC de même intensité dans des conditions expérimentales identiques. Chez la raie bouclée, seul le traitement DC a entraîné une hausse de l'activité globale des individus par rapport aux conditions témoins. Actuellement, l'emploi de courant AC à moyenne et haute tension est privilégié dans le cadre des dispositifs offshore, bien que le courant DC soit plus avantageux lorsque la distance à la côte augmente (Soares-Ramos et al., 2020). Dans ce contexte, il semble pertinent d'accroître l'effort de recherche sur de potentielles différences AC/DC, car les données actuelles ne peuvent pas être exploitées à des fins comparatives.

Par ailleurs, lors de mesures aux abords d'un câble HVDC, Hutchison et al. (2020) ont détecté la présence de champs magnétiques et électriques AC, aux harmoniques de fréquences supérieures à 60 Hz. Or, la plupart des études en laboratoire, ces travaux de thèse y compris, n'ont évalué que les effets des champs alternatifs de fréquences 50 ou 60 Hz, bien que la magnétosensibilité et l'électrosensibilité des organismes marins puissent être dépendante de la fréquence. En effet, les champs bioélectriques produits et donc perçus par les proies, prédateurs et congénères sont généralement d'une fréquence inférieure à 10 Hz (Bedore et Kajiura, 2013) et certaines réponses de crustacés aux champs électriques sont fréquence-dépendantes (Steullet et al., 2007; Patullo et Macmillan, 2010). De surcroît, afin d'optimiser l'efficacité de transmission de l'énergie électrique, l'utilisation de câbles AC à haute et faible tension est envisagée. Ce type de câble fonctionnerait sur des fréquences de 16 Hz ou 20 Hz proches des gammes de sensibilité des espèces marines (Orr, 2016). **Il est donc nécessaire d'évaluer la magnéto-sensibilité des organismes en réponse à différentes fréquences de champs magnétiques et électriques alternatifs.**



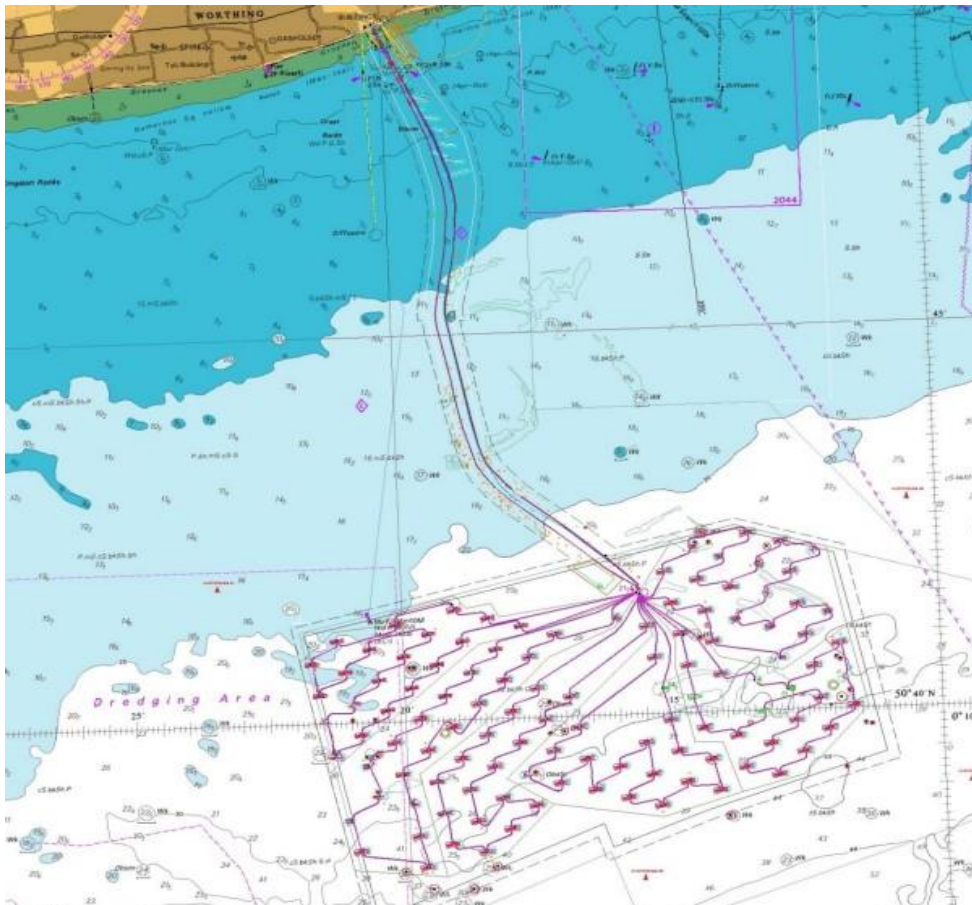
**Figure 33** | Schéma théorique des seuils de détection et/ou de réponses des organismes marins aux champs magnétiques ( $\mu\text{T}$ )

## 2 | L'étude et la prédiction des effets d'un réseau de câbles sous-marins complexe

Au regard des éléments abordés en partie 2, il est nécessaire d'appréhender l'agencement des câbles sous-marins et l'étendue spatiale de leurs émissions afin de caractériser les probabilités d'exposition des organismes (**Figure 34**). **La surface exposée aux champs magnétiques artificiels est reliée au nombre et à l'emplacement des câbles inter-éoliennes en réseau et des câbles exportation linéaires.** À mesure que les parcs offshore s'étendent, les réseaux de câbles se complexifient selon différents types de configuration : (i) un unique câble d'exportation par parc éolien, (ii) des câbles d'exportation regroupés selon un même couloir et (iii) une mutualisation des plateformes offshore avec un unique câble d'exportation vers la côte (Hutchison et al., 2020). Par exemple, en France, le nombre de liaisons électriques dépendra de la puissance de production du parc et une liaison permettra le transfert d'une puissance électrique de 250 MW. Selon les directives de la convention OSPAR (2008), le nombre de câbles doit être réduit autant que possible et la mutualisation des liaisons des parcs éoliens favorisée. La structuration spatiale des champs magnétiques est d'autant plus complexe que les câbles sous-marins inter-éoliennes et une partie des câbles d'exportation, peuvent être



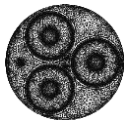
dynamiques et suspendus dans la colonne d'eau. Cependant, la technologie étant moins au point, l'éolien flottant est actuellement en phase de test en France, avec la construction de parcs pilotes (3 éoliennes flottantes) au large du Golfe de Fos (Bouches-du-Rhône), du Golfe de Lion (Leucate), de Port-la-Nouvelle (Gruissan) et de Groix (Morbihan).pilotes (3 éoliennes flottantes) au large du Golfe de Fos (Bouches-du-Rhône), du Golfe de Lion (Leucate), de Port-la-Nouvelle (Gruissan) et de Groix (Morbihan).



**Figure 34** | Carte du réseau de câbles électriques inter-éoliennes et d'exportation de la ferme éolienne de Rampion, Sussex, Royaume-Uni. (Disponible sur offshoreWIND.biz)

### 3 | La prédiction des émissions magnétiques dans le temps : comprendre le cycle temporel de fonctionnement des dispositifs offshore

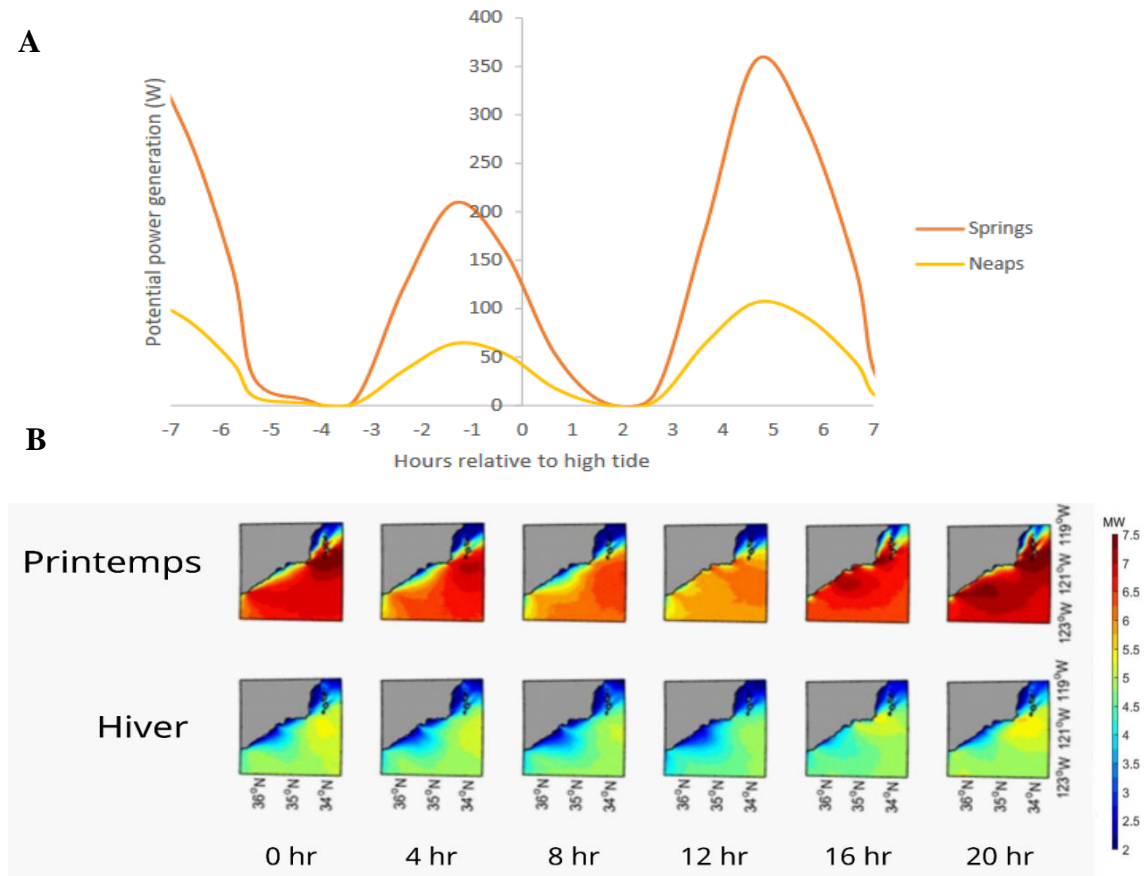
Dans le cas des champs magnétiques artificiels, l'un des aspects délicats des expériences en milieu contrôlé est de prévoir des schémas temporels d'exposition qui soient cohérents avec le fonctionnement d'un câble, tant en termes d'occurrence (unique ou multiples par session)



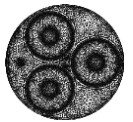
que de durée (occasionnelle ou chronique). Dans ces travaux, ces notions n'ont pas été abordées et les expérimentations ont été menées à court terme selon des expositions continues. **Or, la production d'électricité et donc du champ magnétique est directement liée aux rythmes de production de la source d'énergie exploitée.** Par exemple, dans le cas de l'énergie marémotrice, la production d'électricité est cyclique et varie principalement à l'échelle de l'heure, en fonction des cycles de marée journaliers et des cycles de mortes-eaux et de vives-eaux (**Figure 35A**) (Retière, 1994). La production d'électricité par les éoliennes est en revanche très variable, tant à l'échelle temporelle (variations journalières et saisonnières) que spatiale. Des changements mineurs de la vitesse du vent peuvent avoir de fortes répercussions sur la production énergétique, puisque celle-ci varie de façon non linéaire avec le cube de la vitesse du vent (Wang et al., 2019). En se basant sur le cycle saisonnier des régimes de vent en Europe, la production énergétique est plus élevée en hiver et au printemps plutôt qu'en été (Jourdièr, 2015). Par ailleurs, Wang et al. (2019) ont estimé que la production électrique d'un champ éolien situé sur la côte centrale Californienne serait plus forte en soirée et durant les mois de printemps (mars-avril-mai) (**Fig. 35B**).

Dans le cas des liaisons électriques entre pays, il est probable que le flux de courant, et donc les émissions de champs magnétiques, soient plutôt constants. En conséquence, les rythmes de production des dispositifs offshore sont à mettre en corrélation avec les cycles et les modes de vie des organismes afin de mieux caractériser leur exposition, leur seuil de tolérance et leurs périodes de vulnérabilité (p.ex., période de ponte). Dans le cas d'une émission chronique, telle celle des interconnexions électriques, il est possible que les organismes développent des processus d'apprentissage de la signature magnétique du câble (p.ex., cas d'une espèce migratrice) ou s'habituent tout simplement au signal (O'Connell et al., 2011).





**Figure 35 | A)** Variations théoriques de la production énergétique (Watt) d'une hydrolienne située dans l'embouchure du port de Kaipara (Nouvelle-Zélande) au cours d'un cycle de marée. 'Neaps' et 'Springs' désigne les marées et de morte-eaux et de vives-eaux. Figure issue de Orr, 2016. **B)** Estimations de la production énergétique éolienne moyenne (Mégawatt) sur la côte centrale Californienne, au printemps (mars-avril-mai) et en hiver (décembre-janvier-février). Figure adaptée de Wang et al., 2019



## PARTIE 4 | Les perspectives

### 1 | Les propositions d'approches complémentaires

Les expérimentations menées au cours de la thèse sont pionnières et viennent compléter une littérature en plein essor. La démarche multi-spécifique et la comparaison entre courants AC et DC ont été privilégiées au cours de la thèse et le temps a manqué pour évaluer les effets des variations de durée et des intensités magnétiques sur les organismes marins. Aussi, dans cette dernière partie, nous proposons de futures pistes de recherche pour compléter les résultats de cette thèse et répondre aux questionnements qu'ils ont engendrés.

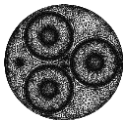
Comme mentionné précédemment, la littérature présente des résultats contrastés, découlant probablement de la diversité des méthodologies expérimentales employées (p.ex., aimant, solénoïde, bobines de Helmholtz, véritable câble) et des valeurs d'induction magnétiques testées. Les résultats du chapitre 1, sur la raie bouclée, étaient en effet en contradiction avec certaines études (p.ex., Hutchison et al., 2020). Or, Scott et al. (2021) ayant récemment examiné les effets de champs magnétiques de 250  $\mu\text{T}$ , 500  $\mu\text{T}$  et 1000  $\mu\text{T}$  ont détecté des réponses comportementales et physiologiques dose-dépendantes. Aussi, dans la mesure où les valeurs de champs magnétiques varient fortement selon les caractéristiques des câbles et sont spécifiques à chaque projet, il semble primordial de poursuivre l'étude des effets des champs magnétiques artificiels selon des schémas dose-réponse. Il serait également judicieux de comparer les réponses des organismes lors d'expositions à de fortes intensités, telles qu'estimées par les calculs théoriques, et lors d'exposition à de faibles valeurs d'induction magnétique, avec lesquelles ils sont potentiellement plus familiers. La mise en place de ces expériences en milieu contrôlé semble possible via l'utilisation de dispositifs à bobines de Helmholtz qui permettent un contrôle très précis des intensités générées et l'émission d'une large gamme de valeurs d'induction magnétique.

Les notions de durée d'exposition sont essentielles pour estimer l'impact des champs magnétiques, particulièrement dans le cas des émissions chroniques générées par les câbles d'interconnexions électriques. Jusqu'à présent, les études réalisées et les travaux de la thèse ont principalement évalué des effets à court-terme de l'ordre de quelques minutes à quelques jours (p.ex., chapitre 4). Dans ces expérimentations, le principal aspect limitant était sécuritaire et lié au fonctionnement nocturne du *Magnetron*. Aussi, pour des expositions longue-durée, il conviendrait d'imaginer des dispositifs plus petits (comme ceux développés par Bochert et



Zettler, 2004), afin de réduire la taille de la zone de champ homogène ou d'étudier des intensités magnétiques plus faibles. Cependant, ces ajustements impliqueraient l'étude d'organismes de taille inférieure et seraient peu adaptés à l'analyse du comportement d'espèces mobiles, pour des raisons de contraintes spatiale du déplacement. Ces limitations d'ordre sécuritaire ne s'appliquent toutefois pas dans le cas d'émission de champs magnétiques en gradient d'intensités. En effet, pour le même pic d'intensité, le gradient nécessite le fonctionnement d'une seule bobine et le transfert d'un courant électrique plus faible, et donc moins dangereux. La durée d'exposition est également déterminante pour évaluer les capacités d'habituation et d'apprentissage de chaque espèce. L'habituation désigne la diminution de la réponse d'un animal à un stimulus après une exposition répétée (Shalter, 1984). Jusqu'à présent, l'habituation et l'apprentissage associés aux champs magnétiques n'ont été observés que chez les éla-smobran-ches, lors d'expériences de conditionnement (p.ex. Kimber et al., 2014; Anderson et al., 2017; O'Connell et al., 2011). Il est donc essentiel d'étudier la mise en place potentielle de ces adaptations comportementales afin d'estimer les impacts des champs magnétiques à l'échelle des populations d'organismes marins.

L'étude des phénomènes d'habituation nécessite la mise en place de mesures comportementales répétées sur un même individu, qui soit soumis successivement aux conditions témoin et traitement, ou inversement. Dans ce travail, la nature du protocole expérimental, en mesures répétées ou indépendantes, a souvent été source de réflexion et de discussions. Les réponses biologiques des organismes sont fréquemment associées à une forte variabilité inter-individuelle, que les plans en mesures répétées permettent de contrôler. Dans le chapitre 2, étant au fait de la très forte variabilité inter-individuelle inhérente à l'activité de filtration de la moule bleue *M. edulis*, nous avons privilégié l'analyse en mesures répétées. Chez les autres espèces, comme la raie et l'étrille, nous avons plutôt favorisé l'acquisition de mesures indépendantes afin d'éviter les effets d'ordre, car ces espèces sont facilement stressées par les manipulations et les conditions expérimentales. Aussi afin d'écar-ter tout facteur confondant, nous avons souhaité réduire l'expression potentielle de comportements de fatigue, de stress ou au contraire d'habituation aux dispositifs expérimentaux. Enfin, l'analyse des données de bioturbation excluait la mise en place de plan à mesures répétées. À l'avenir, il serait toutefois pertinent de mettre au point des protocoles à mesures répétées, contrebalançant les effets d'ordre par de la randomisation par exemple, afin de faciliter l'observation de réponses comportementales aux champs magnétiques, potentiellement dissimulées par une forte variabilité inter-individuelle.



Passer de l'étude de l'effet à celle de l'impact, nécessiterait l'observation du comportement couplée à l'étude des mécanismes physiologiques impliqués dans la chaîne des processus de réponse aux champs magnétiques, selon une approche éco-éthophysologique. Dans cette optique, il est également nécessaire de mutualiser les expériences en milieu contrôlé et les études de terrain pour aboutir à une compréhension fine de l'interaction entre les organismes et les champs magnétiques artificiels, dans leur environnement naturel. Enfin, comprendre l'effet potentiel des émissions des câbles sous-marins à l'échelle populationnelle, requiert une diversification des stades de vie étudiés en fonction de leur sensibilité aux facteurs environnementaux.

## 2 | Les mesures de mitigation à envisager ?

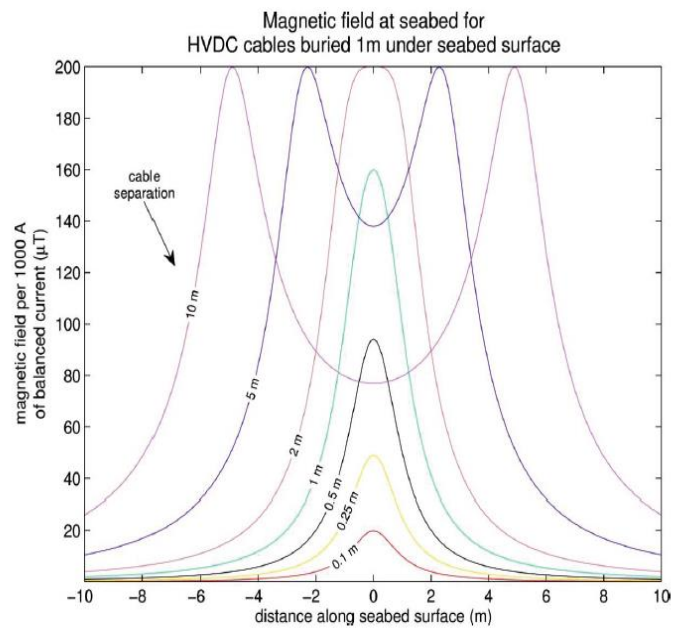
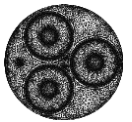
Pour les quatre espèces benthiques étudiées lors de cette thèse, nous concluons à une relative absence de changements comportementaux en réponse aux émissions magnétiques du Magnotron. Ces premières données suggèrent que les câbles sous-marins produisant des intensités magnétiques du même ordre que celles testées, ne devraient pas altérer les comportements de filtration de la moule bleue, de bioturbation du couteau et de 'foraging' et de 'sheltering' de l'étrille, ni perturber les rythmes d'activités et de déplacement de l'étrille et de la raie bouclée. Cependant, comme nous venons d'en discuter, de nombreux aspects de l'exposition aux champs magnétiques n'ont pas pu être étudiés ici alors qu'ils sont déterminants pour caractériser l'effet de façon exhaustive. Par conséquent, en dépit de nos résultats peu alarmants, il semble prudent d'adopter des mesures de mitigation afin de limiter les surfaces exposées aux émissions des câbles et de réduire leur intensité.

Actuellement, les décisions concernant la conception et l'installation des câbles sont presque exclusivement dictées par des aspects financiers et techniques, propres à chaque projet. Les techniques d'installation tentent toutefois de minimiser les effets mécaniques sur les habitats (c.à.d. destruction, effet de la turbidité). Plusieurs solutions, exposées par Normandeau associates Inc. et al. (2011), permettent de réduire l'intensité des champs magnétiques de façon directe, en agissant sur les caractéristiques des câbles, ou indirecte, par une augmentation de la distance entre le câble et les organismes. Une première solution consiste à privilégier l'utilisation de câbles à haute tension, permettant le transfert d'un courant électrique et d'un champ magnétique plus faibles tout en assurant une puissance électrique suffisante. Une seconde solution est d'augmenter le blindage des câbles au moyen de gaines et d'armatures métalliques à forte perméabilité et conductivité, pour contenir une partie du champ magnétique.

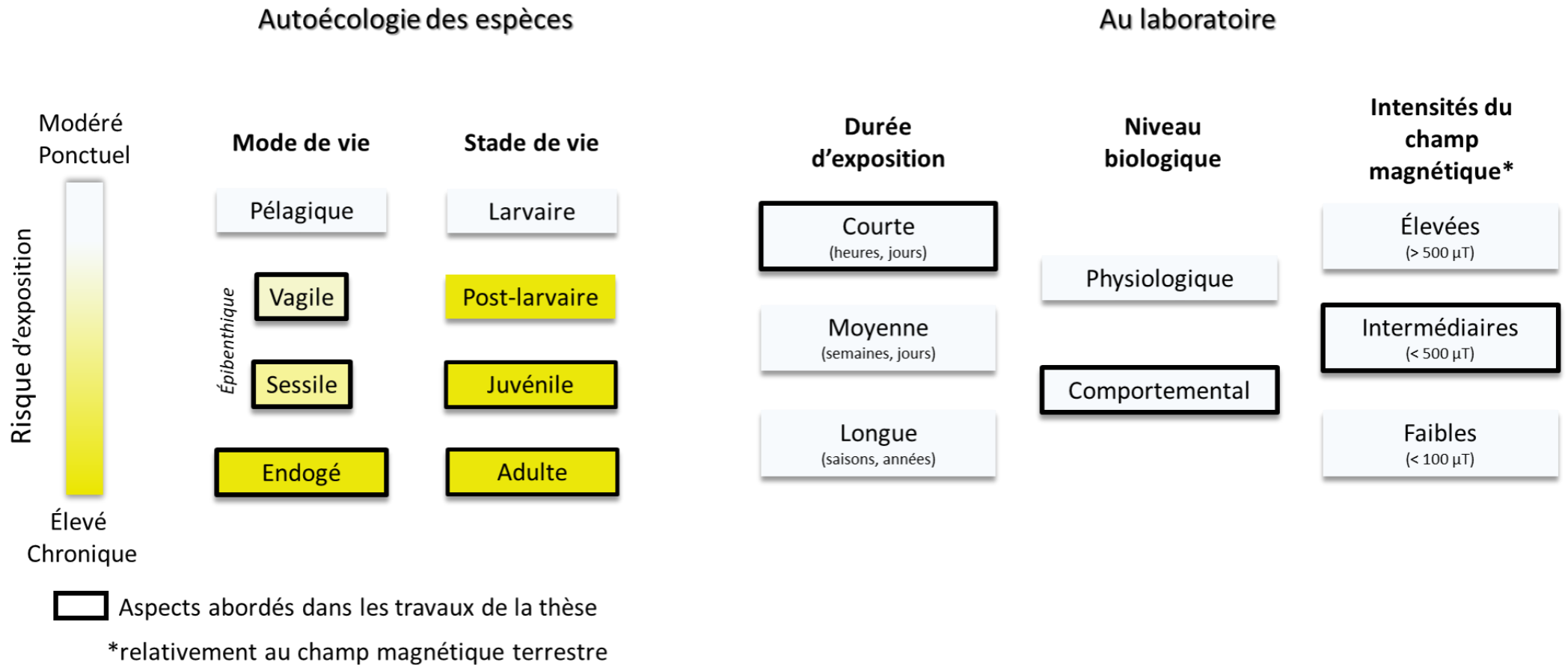


Grâce à ses propriétés vectorielles, il serait également possible de réduire le champ magnétique produit au travers de la disposition et de la proximité des conducteurs électriques, selon un « phasage optimal ». En effet, le regroupement des conducteurs électriques (p.ex., câbles AC triphasés) ou une réduction de leur espacement, permet une annulation mutuelle des champs magnétiques, traduite par une réduction de leur intensité maximale et une réduction de leur vitesse d'atténuation avec la distance (**Figure 36**). Pour des câbles individuels (un unique conducteur), cette solution n'est généralement pas applicable en mer car les câbles sont volontairement espacés pour des raisons techniques (p.ex. accès pour la maintenance, évitement des échauffements mutuels) et de sécurité fonctionnelle (c.à.d., redondance du circuit). Selon le même principe, les propriétés additives des champs offrent l'opportunité d'orienter les câbles DC afin de minimiser leur altération du champ géomatique. Actuellement, l'orientation du tracé du câble est plutôt dictée par la nature du substrat et les coûts opérationnels. Enfin, la diminution des émissions artificielles dans la colonne d'eau et à la surface du substrat peut être atteinte par un enfouissement du câble dans le sédiment, ce qui est appliqué dans tous les substrats meubles. Néanmoins, comme évoqué précédemment, cette solution est loin d'épargner les espèces endogées. Au Royaume-Uni et en Allemagne, le blindage et l'enfouissement des câbles à une profondeur minimum de 1,5 m sont exigés (Normandeau associates Inc., 2011; Carlier, 2019). Toutes ces solutions ne sont pas équivalentes en termes de réduction des émissions et de mise en pratique et ne sont actuellement pas appliquées comme mesures d'atténuation préventives des champs magnétiques. Cependant, il convient de souligner que ces mesures (p.ex., mutualisation des plateformes, câbles HVDC) sont souvent avantageuses, à la fois d'un point de vue financier et sécuritaire (enfouissement des équipements), et sont donc généralement privilégiées par Rte.

En guise de conclusion, nous proposons un schéma bilan reprenant l'ensemble des concepts abordés dans cette discussion générale, nos propres travaux mais aussi de futures perspectives de recherche, nécessaires pour comprendre les effets des champs magnétiques artificiels sur l'environnement (**Figure 37**).



**Figure 36** | Profil de l'intensité des champs magnétiques ( $\mu\text{T}$ ) produits par deux câbles HVDC (1000 A, enfouis à 1 m de profondeur) en fonction de leur espacement (en mètre) et de la distance entre le point de mesure sur le substrat et les câbles. Figure issue de Normandeau associates Inc. et al., 2011



**Figure 37** | Schéma bilan synthétisant les principaux aspects écologiques et expérimentaux étudiés au cours de la thèse. Sont également représentés les éléments à aborder dans de futures études, pour une caractérisation plus exhaustive des effets potentiels des champs magnétiques artificiels.

# Liste des Figures

\*\*\*

- Figure 1** | Évolution temporelle de l’approvisionnement énergétique mondial en fonction des différentes sources (fossiles et renouvelables) de 1990 à 2019. L’axe des ordonnées est exprimé en Téra joules (Tj) ce qui équivaut à 0, 2778 GWh (Gigawatt-heure) (données obtenues sur le site de l’International Energy Agency (IEA))..... 11
- Figure 2** | Nouvelles installations offshore et onshore mises en service durant l’année 2019 en Europe, définies par leur puissance électrique en mégawatt (MW). (Figure reproduite à partir des données de WindEurope, 2020) ..... 13
- Figure 3** | Projets éoliens offshore en France (source : France énergie éolienne)..... 14
- Figure 4** | Schéma en vue de face d’une section d’un câble HVAC triphasé (Figure élaborée à partir des données du constructeur kvcable ; disponibles à <https://kvcable.com/products/submarine-cable/>)..... 16
- Figure 5** | Réseaux de câbles sous-marins d’un champ éolien offshore (inspiré par <https://www.rte-france.com/projets/raccorder-les-energies-marines-renouvelables>)..... 17
- Figure 6** | Représentation des vecteurs du champ magnétique et du champ électrique induit produits autour d’un câble en fonctionnement (adapté de Orr, 2016). ..... 19
- Figure 7** | Spectre électromagnétique (Source: <https://life-maxx.fr/>) ..... 20
- Figure 8** | **A**) Lignes du champ magnétique terrestre dipolaire, formant un angle d’inclinaison avec la surface de la terre variable selon la latitude. Au pôle nord magnétique, les lignes coupent la surface de la terre selon un angle de 90°. Le Nord magnétique est décalé du nord géographique selon un angle de 11°. **B**) Composantes vectorielles du champ magnétique terrestre en un point donné de l’espace (inspiré de Lohmann et al., 2007)..... 26
- Figure 9** | Mécanismes théoriques impliqués dans la magnétoréception. **A**) Les chaînes de cristaux de magnétite sont connectées soit à la membrane cellulaire et à ses canaux ioniques soit à l’entrée des canaux ioniques par des filaments de microtubules. L’orientation du champ magnétique externe modifie la position de ces chaînes (ou magnétosomes) ce qui va exercer une traction sur les filaments, fermer ou ouvrir les canaux et ainsi modifier le potentiel de la membrane cellulaire. Adapté à partir de Formicki et al., 2019 **B**) Le déplacement du requin dans le champ magnétique terrestre engendre la formation d’un champ électrique induit qui est perçu par l’animal et lui fournit des informations positionnelles ou directionnelles. Issu de Kalmijn, 1981. **C**) Dans l’œil, les rayons de lumière (A et B) induisent un



transfert d'électron entre deux molécules photoréceptrices (D et A) ce qui va entraîner la formation d'une paire de radicaux soit à l'état singulet soit à l'état triplet. Leur ratio est fonction des conditions de champ magnétique (orientation A/B en fonction de l'angle  $\Theta$  formé avec le champ externe ; c.à.d. flèches vertes et grises). Adapté à partir de Shaw et al., 2015 ..... 28

**Figure 10** | Répartition spatiale des principaux groupes d'invertébrés benthiques relativement aux valeurs théoriques attendues à proximité d'un câble triphasé AC de 225 kV et 1000 A (diamètre 27 cm), soit enfoui à 1 m de profondeur soit recouvert d'un matelas rocheux. B définit l'induction magnétique exprimée ( $\mu\text{T}$ ), calculée selon la formule approchée suivante :  $0.25 \times a \times I / d^2$  ; avec a l'écartement entre les conducteurs (12 cm) ; I l'intensité du courant (A) et d la distance au centre du câble (m) (CIGRE, 2009)..... 38

**Figure 11** | Schéma conceptuel de la dimension intégrative du comportement vis-à-vis des autres systèmes biologiques. À l'échelle de l'individu, les réponses comportementales peuvent agir sur les traits essentiels à sa valeur sélective avec de potentielles répercussions en chaîne sur les niveaux organisationnels supérieurs, jusqu'à l'écosystème. Le comportement est impliqué dans des boucles de rétroaction : il agit directement sur les facteurs environnementaux qui vont à leur tour façonner l'expression et le développement des phénotypes individuels (adapté de Aimon, 2019 ; Sih et al., 2010) ..... 43

**Figure 12** | Distribution of the magnetic field induction (expressed in  $\mu\text{T}$ ) between the two Helmholtz coils and within the experimental tank. The highest field strengths are generated at the location of the coils, along the height axis at 0 and 70 cm (coloured orange and yellow). A) and B) refer to the vertical and horizontal measurement sections, respectively. The experimental tank is represented in dashed line across both sections according to its spatial location, and shows the magnetic field values experienced by the ray ..... 54

**Figure 13** | Experimental timeline illustrating the sequence of events and behavioral tests for each ray *Raja clavata*. The acclimation phase occurred in a stock tank (black box) and the test phase (grey and white boxes) in the experimental tank. Five batches of animals were used (a, b, c, d and e) corresponding to either control 47  $\mu\text{T}$  (a) or exposure to a continuous 450  $\mu\text{T}$  magnetic field during midday (b) or morning (c), or to an alternating 450  $\mu\text{T}$  magnetic field during midday (d) or morning (e) ..... 55

**Figure 14** | Principal component analysis (PCA) of the behavioral variables (see Table 4 for definition) observed in the thornback ray *Raja clavata* across experimental treatments. The two principal components (PC 1 and PC 2) explained 72.9% of the variance. The behavioral variables are grouped into three higher categories: "vertical activity," "horizontal activity" and "immobility." The PCA was obtained from a correlation matrix ..... 59

**Figure 15** | Time budgets expressed as the mean time proportion (%) spent in the 3 behavioral categories across morning and midday experimental periods in relation to magnetic treatment. **A)** Time budgets displayed over morning experimental period. The control group was exposed to the ambient magnetic field (47  $\mu\text{T}$ ) and gathers individuals from group A, B and D (N=15). DC treatment (group C) rays received a 450- $\mu\text{T}$  constant magnetic field (N=5), and AC treatment (group E) a 450- $\mu\text{T}$  alternative magnetic field (N=5). **B)** Time budgets displayed over midday experimental period. The control group CT was exposed to the ambient magnetic field (47  $\mu\text{T}$ ) and gathers individuals from group A (N=5). DC treatment (group B) rays received a 450- $\mu\text{T}$  constant magnetic field (N=5), AC treatment (group D) rays a 450- $\mu\text{T}$  alternative magnetic field (N=5). Finally, POST-AC (group E) and POST-DC (group C) individuals were exposed to the ambient magnetic field (47  $\mu\text{T}$ ) after receiving an AC or DC treatment in the morning, respectively ..... 60

**Figure 16** | **A)** Dendrogram of hierarchical cluster analysis for morning and midday periods. Each box matches an individual (*Raja clavata*) and is coloured according to either CT (control), AC (450  $\mu\text{T}$  alternative magnetic field) or DC (450  $\mu\text{T}$  direct magnetic field). Based on their similarity, individuals are gathered in clusters C1 to C5, highlighted by a red dot. **B)** Behavioral chronology of the two individuals A and B gathered in cluster 2 (C2) over midday treatment. Both individuals experienced AC treatment..... 62

**Figure 17** | Side view of the experimental facilities ..... 76

**Figure 18** | Examples of *Necora puber* crabs' trajectories within the MF gradient of intensities. The magnetic field strength ( $\mu\text{T}$ ) was minimal (75.8 – 96.7  $\mu\text{T}$ ) within the initial zone (x axis = 0 - 20 cm) and maximal (304  $\mu\text{T}$ ) at the opposite end of the tank (x axis = 140 - 150 cm). The MF intensities provided are averaged from the values of the 3 corridors. The crabs were confined to the initial zone for 30 minutes before accessing the rest of the tank. Complete crossing is for the crabs that reached the end of the corridor; no crossing for those that remained in the initial zone and incomplete crossing for the crabs that moved through the corridor but did not reach the opposite end..... 80

**Figure 19** | Average time fractions (%) the velvet crabs (*Necora puber*) spent in the different behavioral categories (*Tstation*, *Twalk*, *Tescape*, *Tfeed* and *Tshelter*), as a function of MF treatments. Test 1 was designed to study the exploratory behavior of crabs and Test 2 and 3 investigated potential alterations of the feeding and sheltering behaviors, respectively. Each barplot is a mean of 24 crabs except for the CT and DC treatments of Test 1 and 3 respectively, where n = 21. Error bars are standard errors and similar letters indicate no statistical difference, between the MF treatments and the Test. *Tshelter* and *Tfeed* were not compared across the tests..... 81

**Figure 20** | Average of the Maximal distance reached (cm) by the moving crabs (*Necora puber*) in the corridor (150 cm length), as a function of MF treatments and Test. Test 1 was designed to study the exploratory behavior of crabs and Test 2 and 3 investigated potential alterations of the feeding and

sheltering behaviors, respectively. Error bars are standard errors and similar letters indicate no statistical difference, between the MF treatments or the tests ..... 82

**Figure 21** | Average *Total distance traveled* (cm) by the moving crabs (*Necora puber*) as a function of MF treatments and Test. Test 1 was designed to study the exploratory behavior of crabs and Test 2 and 3 investigated potential alterations in the feeding and sheltering behaviors, respectively. Each barplot is a mean of 24 crabs except for the CT and DC treatments from the test 1 and 3 respectively where  $n = 21$ . Error bars are standard errors and similar letters indicate no statistical difference, between the MF treatments and the tests..... 82

**Figure 22** | Magnetic field exposure device: the ‘Magnotron’ with side and frontal views ..... 95

**Figure 23** | Example of the temporal changes in valve angle of one *Mytilus edulis* individual (solid line, °) in relation with algal concentration (filled circles, cells · mL<sup>-1</sup>), across CT and MF treatments. Algae were added at  $T = 0$  and counted from  $T = 10$  min. The P1 period starts with algal addition and is characterized by an increase in valve angle up to maximal values. The P2 period is characterized by a high and constant valve angle that gradually declined with low algal concentrations. The limit between P1 and P2 is indicated by the dashed vertical line..... 100

**Figure 24** | Average filtration rates (L · h<sup>-1</sup>) of mussel batches (*M. edulis*) (10 L,  $n = 5$ ) during the CT (47 μT) and the DC (300 μT) treatments. Error bars represent 95 % confidence interval of the mean. The same individuals were tested sequentially across the CT and then the MF treatment. .... 101

**Figure 25** | Time proportion (%) spent by mussels (*Mytilus edulis*) across four categories of valve angle opening: low (0%–20%), average (20%–60%), high (60%–90%), and maximum (90%–100%) in the CT and MF treatments. The same individuals were tested across both treatments. The histograms that do not share common letters are statistically different ( $p < 0.01$ ) ..... 102

**Figure 26** | **A**) Picture of the experimental units with the layer of luminophores (orange), at day 3 of 5. **B**) Photograph of the experimental facilities: “Magnotron system” and experimental units being exposed to the magnetic field treatment (MF). The CT tank was located 2 m away, at the back of the room . 114

**Figure 27** | **A**) Examples of the different modes of bioirrigation corresponding to the distribution profiles of sodium bromide tracer (mM) as a function of depth (cm). The different modes are defined in Table 1 **B**) Non-local exchange coefficient  $\alpha$  as a function of the three treatments: “without razor clams” is for the units without razor clams ( $n=2$ ), MF defines the 300 μT DC magnetic field treatment ( $n=11$ ) and CT the ambient magnetic field treatment ( $n=11$ ). All the experimental units from session 1 and 2 were pooled, with the mean value symbolized by red crosses ..... 119

**Figure 28** | **A**) Examples of luminophores (%) depth distribution profiles (cm). One profile corresponds to the units without razor clams and is associated with a low sediment reworking rate ( $Db$ ) of 2.72 in

cm<sup>2</sup> yr<sup>-1</sup>. The other two profiles are associated with razor clam activity and show an example of low *Db* (2.95 cm<sup>2</sup> yr<sup>-1</sup>) and high *Db* (31.4 cm<sup>2</sup> yr<sup>-1</sup>). **B**) Sediment reworking rate *Db* as a function of the three treatments: “without razor clams” is for the units without razor clams (n=2), MF defines the 300 μT DC magnetic field treatment (n=11) and CT the ambient magnetic field treatment (n=11). One razor clam is out of range and does not appear on the graph. All the experimental units from session 1 and 2 were pooled, with the mean value symbolized by red crosses ..... 120

**Figure 29** | Variation des configurations du *Magnetron* au cours des expérimentations. **A**) Champ magnétique homogène lors de l’expérimentation sur la raie bouclée *Raja clavata* (© Erwan Amice) **B**) Champ en gradient d’intensités lors de l’exposition de l’étrille *Necora puber* (© Erwan Amice) **C**) Champ homogène lors de l’exposition de la moule bleue *Mytilus edulis* ..... 129

**Figure 30** | Répartition spatiale des principaux groupes modèles d’invertébrés benthiques relativement aux valeurs théoriques attendues à proximité d’un câble triphasé AC de 225 kV et 1000 A (diamètre 27 cm), soit enfoui à 1 m de profondeur soit recouvert d’un matelas rocheux. B définit l’induction magnétique exprimée (μT), calculée selon la formule approchée suivante :  $0.25 \times a \times I / d^2$  ; avec *a* l’écartement entre les conducteurs (12 cm) ; *I* l’intensité du courant (A) et *d* la distance au centre du câble (m) (CIGRE, 2009) ..... 134

**Figure 31** | Cycle de vie benthopélagique de *Mytilus spp* issu de Lefebvre et al., 2021 (© Laure de Montety) ..... 135

**Figure 32** | Variations de l’exposition d’un organisme aux émissions d’un champ magnétique DC, en fonction de sa position dans la colonne d’eau. L’induction magnétique est représentée par (a) un graphique linéaire (b) et un graphique de distribution de densité des distances croissantes de gauche à droite (0-1.5 m). Le câble est symbolisé par le point noir et enterré à 1,5 m de profondeur. La figure est issue de Hutchison et al., 2021 ..... 137

**Figure 33** | Schéma théorique des seuils de détection et/ou de réponses des organismes marins aux champs magnétiques (μT) ..... 141

**Figure 34** | Carte du réseau de câbles électriques inter-éoliennes et d’exportation de la ferme éolienne de Rampion, Sussex, Royaume-Uni. (Disponible sur offshoreWIND.biz) ..... 142

**Figure 35** | **A**) Variations théoriques de la production énergétique (Watt) d’une hydrolienne située dans l’embouchure du port de Kaipara (Nouvelle-Zélande) au cours d’un cycle de marée. ‘Neaps’ et ‘Springs’ désigne les marées et de morte-eaux et de vives-eaux. Figure issue de Orr, 2016. **B**) Estimations de la production énergétique éolienne moyenne (Mégawatt) sur la côte centrale Californienne, au printemps (mars-avril-mai) et en hiver (décembre-janvier-février). Figure adaptée de Wang et al., 2019 ..... 144

---

**Figure 36** | Profil de l'intensité des champs magnétiques ( $\mu\text{T}$ ) produits par deux câbles HVDC (1000 A, enfouis à 1 m de profondeur) en fonction de leur espacement (en mètre) et de la distance entre le point de mesure sur le substrat et les câbles. Figure issue de Normandeau associates Inc. et al., 2011  
..... 148

**Figure 37** | Schéma bilan synthétisant les principaux aspects écologiques et expérimentaux étudiés au cours de la thèse. Sont également représentés les éléments à aborder dans de futures études, pour une caractérisation plus exhaustive des effets potentiels des champs magnétiques artificiels..... 148

# Liste des Tableaux

\*\*\*

<b>Tableau 1</b>   Répartition mondiale de la production d'électricité issue de l'éolien en 2015 et 2019 (Données obtenues sur le site de l'IEA) .....	12
<b>Tableau 2</b>   Induction magnétique associée à différents types de câbles, obtenue par des calculs théoriques ou des mesures in situ (en gras). Les cases grisées correspondent aux données manquantes. * pas de donnée sur la profondeur d'enfouissement du câble ; ** dans Meißner et al., 2006 .....	23
<b>Tableau 3</b>   Synthèse des études portant sur les interactions entre les invertébrés marins et les champs magnétiques artificiels.....	<b>Erreur ! Signet non défini.</b>
<b>Tableau 4</b>   Ethogram of the behaviors observed over both the pilot and experimental studies; this completes the work of Greenway et al., 2016 .....	57
<b>Tableau 5</b>   Likelihood ratio tests. '***' Indicates p-value under the 5 % threshold .....	61
<b>Tableau 6</b>   Summary and definition of the response variables studied .....	78
<b>Tableau 7</b>   Summary of the likelihood ratio tests evaluating the effects of the MF treatments and the Test number on the activity budgets, the <i>Total distance traveled</i> and <i>Maximal distance reached</i> by the velvet crab ( <i>Necora puber</i> ). The '*' symbol indicates the values under the 5% level. The <i>Tstation</i> , <i>Twalk</i> , <i>Tescape</i> and <i>Maximal distance traveled</i> variables were studied using gamlss models whereas the <i>Total distance traveled</i> was studied with a hurdle model.....	83
<b>Tableau 8</b>   Experimental response variables describing the valve activity across mussel batches as a function of magnetic treatment (CT at 47 $\mu$ T and MF at 300 $\mu$ T). <i>n</i> is the number of mussels that displayed a filtering activity and had discernible P1 and P2 periods. <i>P</i> -values were obtained from linear mixed-effect modelling (LMM) using likelihood ratio tests. SD, standard deviation; SE, standard error. The experimental lasted 6 hours (21 600 s) in total .....	100
<b>Tableau 9</b>   Parameters of clearance experiments obtained for mussel batches ( <i>n</i> = 5) as a function of magnetic treatment (CT at 47 $\mu$ T and MF at 300 $\mu$ T): <i>b</i> = slope of the linear regression line (min <sup>-1</sup> ), <i>R</i> <sup>2</sup> = correlation coefficient, <i>F</i> <sub>batch</sub> = filtration rate of the batch (L · h <sup>-1</sup> ), $\alpha$ = number of mussels that remained opened during the entire duration of the experiment (6 hours). <i>F</i> <sub>batch</sub> was divided by $\alpha$ to estimate the average individual filtration rates (L · h <sup>-1</sup> ) .....	101

---

**Tableau 10** | Definition of the different profiles of sodium bromide concentration (i.e., modes) with an estimation of the intensity of bioirrigation activity. The number of experimental units, with and without clams, across the modes and treatments is provided ..... 119



# ANNEXES



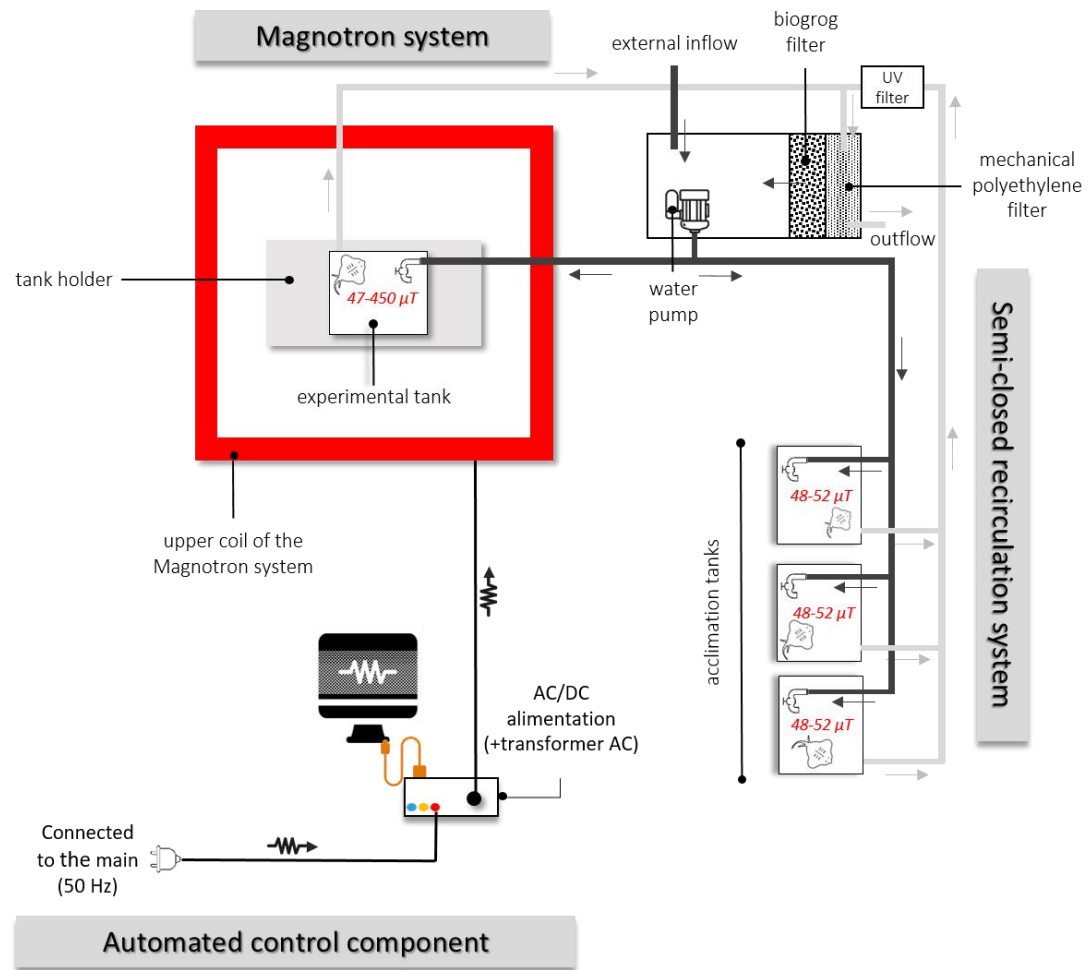
## CHAPITRE 1

**Supplementary figure (1).** Formulas used to calculate the magnetic field strength produced by (1) AC or DC single-phase cable (i.e., infinite long wire); (2) AC jointed three-phase cable; (3) DC jointed bipolar cables (i.e., two infinite parallel wires along the vertical distance).  $B$  is the magnetic induction in microteslas,  $i$  is the current intensity in amperes,  $d$  is the distance from the cable center expressed in meters,  $a$  is the distance between cable cores. Formulas are simplified and the resulting values have a 5 % uncertainty. Considering the absence of axisymmetric in three-phase and bipolar cables, a range of values may be provided with the lowest and highest distances from the system center.

$$(1) \quad B = \frac{0.2 \times i}{d}$$

$$(2) \quad B = \frac{0.2 \times a \times i}{d^2}$$

$$(3) \quad B = \frac{\sqrt{6} \times a \times i}{10d^2} = \frac{0.25 \times a \times i}{d^2}$$



**Supplementary figure (2).** Top view of the experimental room illustrating the water recirculation system, the Magnotron system (Helmholtz coils) and the associated automated control components. In the semi-closed recirculation system, inflow water appears in light grey and outflow water in dark grey. Magnetic field values in control and AC/DC conditions are reported in red inside all tanks.

**Supplementary figure (3).** Estimates for  $\mu$  regression coefficients of beta inflated distribution for morning experimental period. ‘\*’ indicates that p-value is less than 0.05; ‘\*\*’ less than 0.01 and ‘\*\*\*’ that value is less than 0.001.

Parameter	Estimate	Standard error	T value	Pr (> t )
<b>Cryptic immobility</b>				
<b><i>Beta model (0,1): <math>\mu</math> (location parameter)</i></b>				
Intercept	1.6387	0.4189	3.912	<0.001***
Treatment DC	1.4952	1.0930	1.368	0.187
Treatment AC	-1.2093	0.7639	-1.583	0.129
<b>Vertical activity</b>				
<b><i>Beta model (0,1): <math>\mu</math> (location parameter)</i></b>				
Intercept	-2.4022	0.3319	-7.237	<0.001***
Treatment DC	-1.3387	44721	0.000	1.000
Treatment AC	1.4428	0.5775	2.498	0.020*
<b>Horizontal activity</b>				
<b><i>Beta model (0,1): <math>\mu</math> (location parameter)</i></b>				
Intercept	-2.3924	0.4229	-5.657	<0.001***
Treatment DC	-1.3122	1.0666	-1.230	0.233
Treatment AC	0.5885	0.7020	0.838	0.412

**Supplementary figure (4).** Estimates for  $\mu$  regression coefficients of beta inflated distribution for midday experimental period. ‘\*’ indicates that p-value is less than 0.05; ‘\*\*’ less than 0.01 and ‘\*\*\*’ that value is less than 0.001. (A) represents the coefficients for the comparison between CT and magnetic treatments AC and DC. (B) is for the coefficients for the comparison between CT and post-treatments post-AC and post-DC.

Parameter	Estimate	Standard error	T value	Pr (> t )
<b>Cryptic immobility</b>				
<b><i>Beta model (0,1): <math>\mu</math> (location parameter)</i></b>				
<b><i>(A) CT vs Ac and DC</i></b>				
Intercept	5.2360	1.0648	4.917	0.0006***
Treatment DC	-5.2944	1.0810	-4.897	0.0006***
Treatment AC	-0.9511	1.0824	-0.879	0.4001
<b><i>(B) CT vs post-Ac and post-DC</i></b>				
Intercept	2.7288	1.1892	2.295	0.0447*
Treatment post-DC	-2.3804	1.3642	-1.745	0.1116
Treatment post-AC	-0.8057	1.2917	-0.624	0.5468
<b>Vertical activity</b>				
<b><i>Beta model (0,1): <math>\mu</math> (location parameter)</i></b>				
<b><i>(A) CT vs Ac and DC</i></b>				
Intercept	-4.0480	94906.216	0	1
Treatment DC	2.8810	94906.218	0	1
Treatment AC	1.0090	94906.218	0	1
<b><i>(B) CT vs post-Ac and post-DC</i></b>				
Intercept	-3.719	44721.359	0	1
Treatment post-DC	2.7930	44721.359	0	1
Treatment post-AC	0.2015	44721.359	0	1
<b>Horizontal activity</b>				
<b><i>Beta model (0,1): <math>\mu</math> (location parameter)</i></b>				
<b><i>(A) CT vs Ac and DC</i></b>				
Intercept	-3.6027	1.1530	-3.125	0.0108*
Treatment DC	2.3737	1.2196	1.946	0.0802
Treatment AC	0.5719	1.1510	0.497	0.6300
<b><i>(B) CT vs post-Ac and post-DC</i></b>				
Intercept	-3.212	1.178	-2.727	0.0213*
Treatment post-DC	2.757	1.292	2.133	0.0587
Treatment post-AC	0.664	1.243	0.534	0.6049

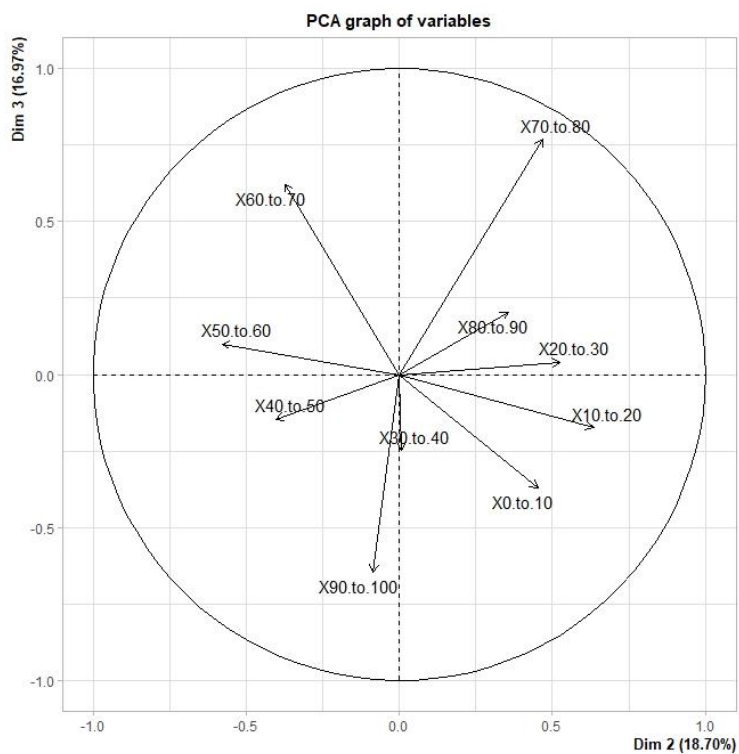
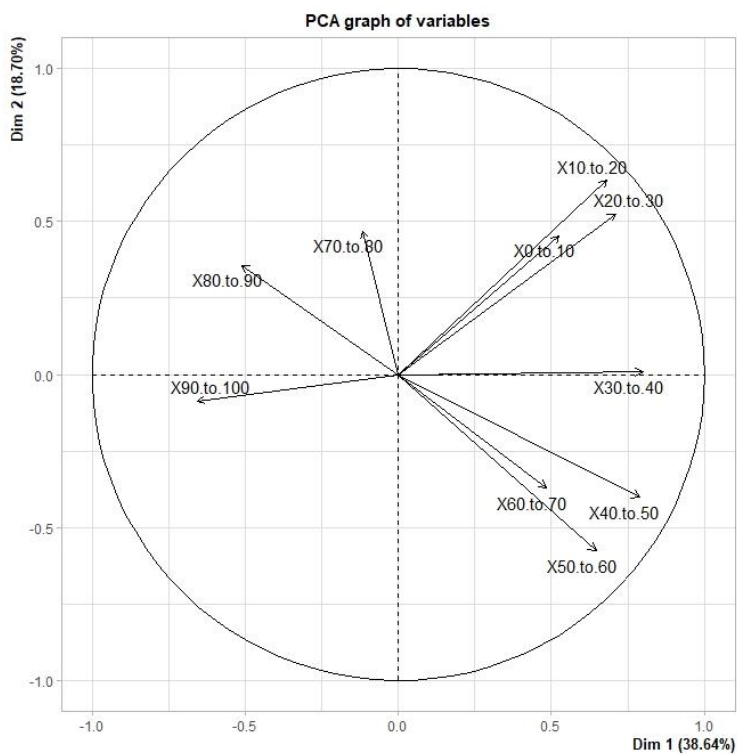
## CHAPITRE 3

**Supplementary figure (A).** Biometrical characteristics and condition index of mussel batches. Only mussels that displayed filter-feeding activity were included in calculations. SD is for standard deviation.

Batch	Mean shell length ± SD (cm)	Mean dry weight ± SD (g)	CI ± SD (mg.cm <sup>-3</sup> )
1	3.82 ± 0.07	0.26 ± 0.04	4.6 ± 0.7
2	4.65 ± 0.30	0.38 ± 0.07	3.8 ± 0.02
3	4.71 ± 0.34	0.35 ± 0.06	3.3 ± 0.2
4	4.05 ± 0.30	0.23 ± 0.04	3.4 ± 0.6
5	3.38 ± 0.13	0.15 ± 0.04	3.9 ± 1.3
6	5.50 ± 0.33	0.92 ± 0.5	5.3 ± 1.9

**Supplementary figure (B).** Descriptive parameters of principal component analysis.

	PC1	PC2	PC3
Variance percentage (%)	36.3	19.0	17.5
Cumulative variance percentage (%)	36.3	55.3	72.8
Eigenvalues	3.6	1.9	1.8
Variable	Correlations with PCs		
0-10	0.33	<b>0.75</b>	-0.47
10-20	0.45	<b>0.75</b>	-0.42
20-30	<b>0.83</b>	0.14	-0.07
30-40	<b>0.88</b>	-0.31	0.05
40-50	<b>0.80</b>	-0.33	0.03
50-60	<b>0.69</b>	-0.23	0.21
60-70	0.19	0.16	<b>0.62</b>
70-80	-0.25	0.45	<b>0.63</b>
80-90	<b>-0.5</b>	0.33	0.34
90-100	-0.62	-0.40	<b>-0.63</b>



**Supplementary figure (C).** Correlation circle from principal component (PC) analysis. (A) is the spatial ordination of PCs 1 and 2 and (B) is the spatial ordination of PCs 2 and 3.



---

# BIBLIOGRAPHIE

---

## – A –

- Able, K.P., 1991. Common themes and variations in animal orientation systems. *American Zoologist*. 31 (1), 157-167.
- Agreste., 2019. Enquêtes aquaculture 2016-2017 (No. 2019-8-juillet 2019). Ministère de l'agriculture et de l'alimentation.
- Aikten, A., Knott, M., 2018. Razor clams in the North Western IFCA District: is there potential for a sustainable fishery? Inshore Fisheries and Conservation Authority.
- Aimon, C., 2019. Effet de l'environnement sur les stratégies comportementales du bar *Dicentrarchus labrax*. Cas d'une pénurie de nourriture et d'une marée noire (Doctoral dissertation, Brest).
- Akaike, H., 1973. Information Theory and an Extension of the Maximum Likelihood Principle. In: Petrov, B.N. and Csaki, F. (Eds.), *International Symposium on Information Theory*. 267-281.
- Albert, L., Deschamps, F., Jolivet, A., Olivier, F., Chauvaud, L., Chauvaud, S., 2020. A current synthesis on the effects of electric and magnetic fields emitted by submarine power cables on invertebrates. *Marine Environmental Research*. 159, 104958.
- Albert, L., Olivier, F., Jolivet, A., Chauvaud, L., Chauvaud, S., 2021. Insights into the behavioural responses of juvenile thornback ray *Raja clavata* to alternating and direct current magnetic fields. *Journal of fish biology*.
- Allen, R.M., Metaxas, A., Snelgrove, P.V., 2018. Applying movement ecology to marine animals with complex life cycles. *Annual Review of Marine Science*. 10, 19-42.
- Aller, R.C., 1988. Benthic fauna and biogeochemical processes in marine sediments: the role of burrow structures. *Nitrogen cycling in coastal marine environments*. 301-338.
- Aller, R.C., Cochran, J.K., 2019. The critical role of bioturbation for particle dynamics, priming potential, and organic C remineralization in marine sediments: local and basin scales. *Frontiers in Earth Science*. 7, 157.
- Amiard-Triquet, C., 2009. Behavioral disturbances: the missing link between sub-organismal and supra-organismal responses to stress? Prospects based on aquatic research. *Human and Ecological Risk Assessment*. 15 (1), 87-110.



- Andersson, J.H., Middelburg, J.J., Soetaert, K., 2006. Identifiability and uncertainty analysis of bio-irrigation rates. *Journal of Marine Research*. 64 (3), 407-429.
- Anderson, J.M., Clegg, T.M., V´eras, L.V., Holland, K.N., 2017. Insight into shark magnetic field perception from empirical observations. *Scientific Reports*. 7 (1), 1-15.
- Aneiros, F., Moreira, J., Troncoso, J.S., 2018. Temporal variation of polychaete assemblages and their bioturbation potential in subtidal sedimentary bottoms. *Journal of Sea Research*. 142, 66-78.
- Ardelean, M., Minnebo, P., 2015. HVDC submarine power cables in the world. Joint Research Center.
- Arendse, M., Kruyswijk, C., 1981. Orientation of *Talitrus saltator* to magnetic fields. *Netherlands Journal of Sea Research*. 15 (1), 23–32.
- Avens, L., Lohmann, K., 2004. Navigation and seasonal migratory orientation in juvenile sea turtles. *J. Experimental Biology*. 207, 1771–1778.

## – B –

- Ball, R.E., Oliver, M.K., Gill, A.B., 2016. Early life sensory ability—ventilatory responses of thornback ray embryos (*Raja clavata*) to predator-type electric fields. *Developmental Neurobiology*. 76 (7), 721-729.
- Baltazar-Soares, M., Eizaguirre, C., 2017. Animal navigation: the eel’s magnetic guide to the Gulf Stream. *Current Biology*. 27 (12), R604–R606.
- Barbier, P., Meziane, T., Forêt, M., Tremblay, R., Robert, R., Olivier, F., 2017. Nursery function of coastal temperate benthic habitats: New insight from the bivalve recruitment perspective. *Journal of Sea Research*. 121, 11-23.
- Barton, B.A., Schreck, C.B., Barton, L.D., 1987. Effects of chronic cortisol administration and daily acute stress on growth, physiological conditions, and stress responses in juvenile rainbow trout. *Diseases of aquatic organisms*. 2 (3), 173-185.
- Bastviken, D.T., Caraco, N.F., Cole, J.J., 1998. Experimental measurements of zebra mussel (*Dreissena polymorpha*) impacts on phytoplankton community composition. *Freshwater biology*. 39 (2), 375-386.

- Bat, L., Sahin, F., Üstun, F., Baki, G., Oztekin, H., 2013. Heavy metals in edible tissues of the brown shrimp *Crangon crangon* (Linnaeus, 1758) from the southern Black sea (Turkey). *Journal of Black Sea Mediterranean Environment*. 19 (1), 70–81.
- Bates, D., Mächler, M., Bolker, B., Walker, S., 2015. Fitting linear Mixed-effects Models using lme4. *Journal of statistical software*. 67 (1), 1-48.
- Baustian, M.M., Hansen, G.A., De Kluijver, A., Robinson, K., Henry, E.N., Knoll, L.B., Rose, K.C., Carey, C.C., 2014. Linking the bottom to the top in aquatic ecosystems: mechanisms and stressors of benthic-pelagic coupling. In *Eco-DAS X Symposium Proceedings (Vol. 3, pp. 25-47)*.
- Bayne, B.L., Worrall, C.M., 1980. Growth and production of mussels *Mytilus edulis* from two populations. *Marine Ecology Progress Series*. 3, 317-328.
- Beck, S., Ribon, O., Riedinger, N., 2021. Datalab : Chiffres clés de l'énergie édition 2021. *Statistiques publiques*.
- Bedore, C., Kajiura, S., 2013. Bioelectric fields of marine organisms: voltage and frequency contributions to detectability by electroreceptive predators. *Physiological and Biochemical Zoology*. 86 (3), 298–311.
- Berthelin, C., Kellner, K., Mathieu, M., 2000. Storage metabolism in the Pacific oyster (*Crassostrea gigas*) in relation to summer mortalities and reproductive cycle (West Coast of France). *Comparative biochemistry and physiology Part B: Biochemistry and molecular biology*. 125 (3), 359-369.
- Bevelhimer, M., Cada, G., Scherelis, C., 2015. Effects of Electromagnetic Fields on Behavior of Largemouth Bass and Pallid Sturgeon in an Experimental Pond Setting (No. ORNL/TM-2015/580). Oak Ridge National Laboratory (ORNL), Oak Ridge, TN (United States).
- Bloor, I.S., Attrill, M.J., Jackson, E.L., 2013. A review of the factors influencing spawning, early life stage survival and recruitment variability in the common cuttlefish (*Sepia officinalis*). *Advances in marine biology*. 65, 1-65.
- Bochert, R., Zettler, M., 2004. Long-term exposure of several marine benthic animals to static magnetic fields. *Bioelectromagnetics*. 25 (7), 498–502.
- Bochert, R., Zettler, M.L., 2006. Effect of electromagnetic fields on marine organisms. In *Offshore Wind Energy (pp. 223-234)*. Springer, Berlin, Heidelberg.

- Boehlert, G.W., Gill, A.B., 2010. Environmental and ecological effects of ocean renewable energy development: a current synthesis. *Oceanography*. 23 (2), 68-81.
- Boles, L., Lohmann, K., 2003. True navigation and magnetic maps in spiny lobsters. *Nature*. 421, 60-63.
- Bonfil, R., Meÿer, M., Scholl, M.C., Johnson, R., O'Brien, S., Oosthuizen, H., Swanson, S., Paterson, M., 2005. Transoceanic migration, spatial dynamics, and population linkages of white sharks. *Science*. 310 (5745), 100-103.
- Borthwick, A.G., 2016. Marine renewable energy seascape. *Engineering*. 2 (1), 69-78.
- Breen, M., Howell, T., Copland, P., 2011. A report on electrical fishing for razor clams (*Ensis* sp.) and its likely effects on the marine environment. *Marine Scotland Science Report*. 3 (11), 120.
- Brown, V.A., 2021. An introduction to linear mixed-effects modeling in R. *Advances in Methods and Practices in Psychological Science*. 4 (1).
- Bryden, I.G., 2006. The marine energy resource, constraints and opportunities. In *Proceedings of the Institution of Civil Engineers-Maritime Engineering* (Vol. 159, No. 2, pp. 55-65). Thomas Telford Ltd.
- Bullock, T., Hopkins, C., Popper, A., Fay, R. (Eds.), 2005. *Electroreception*, 21. Springer Science & Business Media, Inc, New York, NJ (United States), p. 466.
- Bullock, T., Atema, J., Fay, R.R., Popper, A.N., Tavolga, W.N., 2008. *Sensory processing in aquatic environments*. Springer Science & Business Media.
- Burggren, W.W., Mueller, C.A., 2015. Developmental critical windows and sensitive periods as three-dimensional constructs in time and space. *Physiological and Biochemical Zoology*. 88 (2), 91-102.

– C –

- Cada, G.F., Bevelhimer, M.S., Riemer, K.P., Turner, J.W., 2011. Effects on freshwater organisms of magnetic fields associated with hydrokinetic turbines. ORNL/TM-2011/244, Oak Ridge National Laboratory, Oak Ridge, Tennessee.
- Cadiou, H., McNaughton, P., 2010. Avian magnetite-based magnetoreception: a physiologist's perspective. *Journal of the Royal Society Interface*. 7 (2), 193–205.

- Calado, R., Leal, M.C., 2015. Trophic ecology of benthic marine invertebrates with bi-phasic life cycles: what are we still missing?. *Advances in Marine Biology*. 71, 1-70.
- Carlier, A., Vogel, C., Alemany, J., 2019. Synthèse des connaissances sur les impacts des câbles électriques sous-marins : Phases de travaux et d'exploitation. Etude du compartiment benthique et des ressources halieutiques.
- Casini, M., Cardinale, M., Arrhenius, F., 2004. Feeding preferences of herring (*Clupea harengus*) and sprat (*Sprattus sprattus*) in the southern Baltic Sea. *ICES Journal of Marine Science*. 61 (8), 1267-1277.
- Casini, M., Bartolino, V., Molinero, J.C., Kornilovs, G., 2010. Linking fisheries, trophic interactions and climate: threshold dynamics drive herring *Clupea harengus* growth in the central Baltic Sea. *Marine Ecology Progress Series*. 413, 241-252.
- Chapman, D.D., Feldheim, K.A., Papastamatiou, Y. P., Hueter, R.E., 2015. There and back again: a review of residency and return migrations in sharks, with implications for population structure and management. *Annual review of marine science*. 7, 547-570.
- Charbeneau, G.R.E.G., 2004. Physiological and behavioral changes to elasmobranchs in controlled environments. *Elasmobranch Husbandry Manual: Captive Care of Sharks, Rays, and their Relatives*. (Eds Smith, M., Warmolts, D., Thoney, D. and Hueter, R) Columbus: Ohio Biological Survey. 261-270.
- Chebotareva, Y.V., Izyumov, Y.G., Talikina, M.G., 2009. Some morphological features of roach *Rutilus rutilus* (Cyprinidae) fry after exposure to toxicants in the early stages of ontogenesis (vertebral phenotypes, plastic features, and fluctuating assymetry). *Journal of Ichthyology*. 49 (2), 200-207.
- Christensen, H.T., Dolmer, P., Hansen, B.W., Holmer, M., Kristensen, L.D., Poulsen, L.K., Stenberg, C., Albertsen, C.M., Støttrup, J.G., 2015. Aggregation and attachment responses of blue mussels, *Mytilus edulis*—impact of substrate composition, time scale and source of mussel seed. *Aquaculture*. 435, 245-251.
- CIGRE., 2009. Technical Brochure 373 : « mitigation techniques of power-frequency magnetic fields originated from power systems.
- Cloern, J.E., 1982. Does the benthos control phytoplankton biomass in south San Francisco Bay. *Marine ecology progress series*. Oldendorf. 9 (2), 191-202.

- CMACS, 2003. A Baseline Assessment of Electromagnetic Fields Generated by Offshore Windfarm Cables (No. COWRIE-EMF-01-2002). Centre for Marine and Coastal Studies (CMACS), Centre for Intelligent Monitoring Systems, Applied Ecology Research Group (ARU), Collaborative Offshore Wind Research into the Environment (COWRIE), Birkenhead (UK).
- Collin, S., 2019. Electroreception in vertebrates and invertebrates. In: Reference Module in Life Sciences, Second edition. Elsevier, pp. 120–131.
- Comeau, L.A., Babarro, J.M., Longa, A., Padin, X.A., 2018. Valve-gaping behavior of raft-cultivated mussels in the Ría de Arousa, Spain. *Aquaculture Reports*. 9, 68-73.
- Commito, J.A., Como, S., Grupe, B.M., Dow, W.E., 2008. Species diversity in the soft-bottom intertidal zone: biogenic structure, sediment, and macrofauna across mussel bed spatial scales. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*. 366 (1-2), 70-81.
- Copping, A., Sather, N., Hanna, L., Whiting, J., Zydlewska, G., Staines, G., Gill, A.B., Hutchison, I., O’Hagan, A., Simas, T., Bald, J., Sparling, C., Wood, J., Masden, E., 2016. Annex IV 2016. State of the Science Report. Environmental effect of marine renewable energy development around the world. Pacific Northwest National Laboratory.
- Coughlan, J., 1969. The estimation of filtering rate from the clearance of suspensions. *Marine biology*. 2 (4), 356-358.
- Cournane, S., Vintrol, L.L., Mitchell, P.I., 2010. Modelling the reworking effects of bioturbation on the incorporation of radionuclides into the sediment column: implications for the fate of particle-reactive radionuclides in Irish Sea sediments. *Journal of environmental radioactivity*. 101 (11), 985-991.
- Cranford, P.J., 2019. Magnitude and extent of water clarification services provided by bivalve suspension feeding. In *Goods and services of marine bivalves* (pp. 119-141). Springer, Cham.
- Crespo D., Pardal M.Â., 2020. Ecological and Economic Importance of Benthic Communities. In: Leal Filho W., Azul A., Brandli L., Lange Salvia A., Wall T. (eds) *Life Below Water. Encyclopedia of the UN Sustainable Development Goals*. Springer, Cham.
- Crooks, K., Sanjayan, M., 2006. *Connectivity Conservation (Conservation Biology)*. Cambridge: Cambridge University Press.
- CSA Ocean Sciences Inc. and Exponent., 2019. Evaluation of Potential EMF Effects on Fish Species of Commercial or Recreational Fishing Importance in Southern New England. U.S. Dept of the

Interior, Bureau of Ocean Energy management, Headquarters, Sterling, VA. OCS Study BOEM 2019-049.

Czech-Damal, N., Dehnhardt, G., 2013. Passive electroreception in aquatic mammals. *Journal of Comparative Physiology*. 199 (6), 555–563.

## – D –

Daan, R., Mulder, M., 2008. Offshore Wind farm Egmond aan Zee Benthos densities. NIOZ Report OWEZ\_R\_261\_T1\_20080213. NoordzeeWind.

Danchin, É., Giraldeau, L.A., Cézilly, F., 2005. *Écologie comportementale: cours et questions de réflexion*. Dunod.

Dangles, O., Irschick, B.D., Chittka, B.L., Casas, B.J., 2009. Variability in sensory ecology: expanding the bridge between physiology and evolutionary biology. *The Quarterly Review of Biology*. 84 (1), 51-74.

De Amorim, W.S., Valduga, I.B., Ribeiro, J.M.P., Williamson, V.G., Krauser, G.E., Magtoto, M.K., de Andrade, J.B.S.O., 2018. The nexus between water, energy, and food in the context of the global risks: An analysis of the interactions between food, water, and energy security. *Environmental impact assessment review*. 72, 1-11.

Dehart, A.N.D.Y., 2004. Species selection and compatibility. *The elasmobranch husbandry manual: Captive care of sharks, rays and their relatives*. 15-23.

Dehaudt, B., Nguyen, M., Vadlamudi, A., Blumstein, D.T., 2019. Giant clams discriminate threats along a risk gradient and display varying habituation rates to different stimuli. *Ethology*. 125 (6), 392-398.

Delmas, R., Hafsaoui, M., Le Jehan, S., Quéguiner, B., Treguer, P., 1983. Impact de fertilisations à forte variabilité saisonnière et annuelle sur le phytoplancton d'un écosystème eutrophe. *Oceanologica Acta*, Special issue.

Dolmer, P., 2000. Feeding activity of mussels *Mytilus edulis* related to near-bed currents and phytoplankton biomass. *Journal of Sea Research*. 44 (3-4), 221-231.

Duarte, C.M., 2014. Global change and the future ocean: a grand challenge for marine sciences. *Frontiers in Marine Science*. 1, 63.

- Dulvy, N.K., Fowler, S.L., Musick, J.A., Cavanagh, R.D., Kyne, P.M., Harrison, L.R., Carlson, J.K., Davidson, L.N., Fordham, S.V., Francis, M.P., Pollock, C.M., Simpfendorfer, C.A., Burgess, G.H., Carpenter, K.E., Compagno, L.J., Ebert, D.A., Gibson, C., Heupel, M.R., Livingstone, S.R., Sanciangco, J.C., Stevens, J.D., Velenti, S., White, W.T., 2014. Extinction risk and conservation of the world's sharks and rays. *Elife*. 3, e00590.
- Dunham, A., Pegg, J.R., Carolsfeld, W., Davies, S., Murfitt, I., Boutillier, J., 2015. Effects of submarine power transmission cables on a glass sponge reef and associated megafaunal community. *Marine Environmental Research*. 107, 50-60.
- Duport, E., Gilbert, F., Poggiale, J.C., Dedieu, K., Rabouille, C., Stora, G., 2007. Benthic macrofauna and sediment reworking quantification in contrasted environments in the Thau Lagoon. *Estuarine, Coastal and Shelf Science*. 72 (3), 522-533.

## – E –

- Edenhofer, O., Pichs-Madruga, R., Sokona, Y., Seyboth, K., Kadner, S., Zwickel, T., Eickemeier, P., Hansen, G., Schlomer, S., Von Stechow, C., Matschoss, P., 2011. Renewable energy sources and climate change mitigation: Special report of the intergovernmental panel on climate change. Cambridge University Press.
- Eder, S.H., Cadiou, H., Muhamad, A., McNaughton, P.A., Kirschvink, J.L., Winklhofer, M., 2012. Magnetic characterization of isolated candidate vertebrate magnetoreceptor cells. *Proceedings of the National Academy of Sciences*. 109 (30), 12022-12027.
- Ellabban, O., Abu-Rub, H., Blaabjerg, F., 2014. Renewable energy resources: Current status, future prospects and their enabling technology. *Renewable and sustainable energy reviews*. 39, 748-764.
- Emeana, C.J., Hughes, T.J., Dix, J.K., Gernon, T.M., Henstock, T.J., Thompson, C.E.L., Pilgrim, J.A., 2016. The thermal regime around buried submarine high-voltage cables. *Geophysical Journal International*. 206 (2), 1051-1064.
- Emma, B., 2016. A Review of the Evidence of Electromagnetic Field (Emf) Effects on Marine Organisms. *Journal of Ecology and Environmental Sciences*. 4 (4).
- Ernst, D., Lohmann, K., 2016. Effect of magnetic pulses on Caribbean spiny lobsters: implications for magnetoreception. *Journal of Experimental Biology*. 219 (12), 1827–1832.

Ernst, D.A., Lohmann, K.J., 2018. Size-dependent avoidance of a strong magnetic anomaly in Caribbean spiny lobsters. *Journal of Experimental Biology*. 221 (5), jeb172205.

Esteban, M.D., Diez, J.J., López, J.S., Negro, V., 2011. Why offshore wind energy? *Renewable energy*. 36 (2), 444-450.

European Commission., 2019. Electricity interconnections with neighbouring countries: second report of the Commission expert group on interconnection targets. Publications Office, LU.

## – F –

Falfushynska, H., Sokolov, E.P., Fisch, K., Gazie, H., Schulz-Bull, D.E., Sokolova, I.M., 2021. Biomarker-based assessment of sublethal toxicity of organic UV filters (ensulizole and octocrylene) in a sentinel marine bivalve *Mytilus edulis*. *Science of The Total Environment*. 798, 149171.

Faraday, M., 1832. Experimental researches in electricity. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London*. 122, 125–162.

Farcy, E., Burgeot, T., Haberkorn, H., Auffret, M., Lagadic, L., Allenou, J.P., Budzinski, H., Mazzella, N., Pete, R., Heydorff, M., Menard, D., Mondeguer, F., Caquet, T., 2013. An integrated environmental approach to investigate biomarker fluctuations in the blue mussel *Mytilus edulis* L. in the Vilaine estuary, France. *Environmental Science and Pollution Research*. 20 (2), 630-650.

Fey, D.P., Jakubowska, M., Greszkiewicz, M., Andrulowicz, E., Otremba, Z., Urban-Malinga, B., 2019a. Are magnetic and electromagnetic fields of anthropogenic origin potential threats to early life stages of fish?. *Aquatic Toxicology*. 209, 150-158.

Fey, D.P., Greszkiewicz, M., Otremba, Z., Andrulowicz, E., 2019b. Effect of static magnetic field on the hatching success, growth, mortality, and yolk-sac absorption of larval Northern pike *Esox lucius*. *Science of the total environment*. 647, 1239-1244.

Fischer, C., Slater, M., 2010. Electromagnetic Field Study. Effects of electromagnetic fields on marine species: A literature review. Oregon Wave Energy Trust, Oregon, United States.

Formicki, K., Szulc, J., Korzelecka-Orkisz, A., Tański, A., Kurzydłowski, J.K., Grzonka, J., Kwiatkowski, P., 2015. The effect of a magnetic field on trout (*Salmo trutta* Linnaeus, 1758) sperm motility parameters and fertilisation rate. *Journal of Applied Ichthyology*. 31, 136-146.



- Formicki, K., Korzelecka-Orkisz, A., Tanski, A., 2019. Magnetoreception in fish. *Journal of Fish Biology*. 95 (1), 73-91.
- Forster, S., Khalili, A., Kitlar, J., 2003. Variation of nonlocal irrigation in a subtidal benthic community. *Journal of marine research*. 61 (3), 335-357.
- François, F., Poggiale, J.C., Durbec, J.P., Stora, G., 1997. A new approach for the modelling of sediment reworking induced by a macrobenthic community. *Acta Biotheorica*. 45, 295–319.
- Freire, J., Gonzalez-Gurriaran, E., 1995. Feeding ecology of the velvet swimming crab *Necora puber* in mussel raft areas of the Ría de Arousa (Galicia, NW Spain). *Marine ecology progress series*. Oldendorf. 119 (1), 139-154.

## – G –

- Gibson, R.N., Stoner, A.W., Ryer, C.H., 2014. The behaviour of flatfishes. In: Gibson, R.N., Stoner, A.W., Ryer, C.H. (Eds.), *Flatfishes: Biology and Exploitation*, Fish and Aquatic Resources Series (pp. 314–345). New Jersey: John Wiley & Sons, Ltd.
- Gilbert, F., Hulth, S., Grossi, V., Poggiale, J.C., Desrosiers, G., Rosenberg, R., Gérino, M., Carcaillet, F., Michaud, E., Stora, G., 2007. Sediment reworking by marine benthic species from the Gullmar Fjord (Western Sweden): importance of faunal biovolume. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*. 348 (1-2), 133-144.
- Gill, A.B., 2005. Offshore renewable energy: ecological implications of generating electricity in the coastal zone. *Journal of applied ecology*. 605-615.
- Gill, A.B., Gloyne-phillips, I., Neal, K.J., Kimber, J.A., 2005. COWRIE 1.5 Electromagnetic fields review – The potential effects of electromagnetic fields generated by sub-sea power cables associated with offshore wind farm developments on electrically and magnetically sensitive marine organisms – a review. Final report COWRIE-EM FIELD. 128 p.
- Gill, A.B., Huang, Y., Gloyne-Philips, I., Metcalfe, J.D., Quayle, V., Spencer, J. Wearmouth, V., 2009. COWRIE 2.0 Electromagnetic Fields (EMF) Phase 2. EMF-sensitive fish response to EM emissions from sub-sea, electricity cables of the type used by the offshore renewable energy industry.

- Gill, A.B., Bartlett, M.D., 2010. Literature review on the potential effects of electromagnetic fields and subsea noise from marine renewable energy developments on Atlantic salmon, sea trout and European eel. Scottish Natural Heritage Commissioned Report.
- Gill, A.B., Bartlett, M., Thomsen, F., 2012. Potential interactions between diadromous fishes of UK conservation importance and the electromagnetic fields and subsea noise from marine renewable energy developments. *Journal of fish biology*. 81 (2), 664-695.
- Gill, A.B., Gloyne-Philips, I., Kimber, J., Sigray, P., 2014. Marine renewable energy, electromagnetic (EM) fields and EM-sensitive animals. In *Marine renewable energy technology and environmental interactions* (pp. 61-79). Springer, Dordrecht.
- Giménez, L., Exton, M., Spitzner, F., Meth, R., Ecker, U., Jungblut, S., Harzsch, S., Saborowski, R., Torres, G., 2020. Exploring larval phenology as predictor for range expansion in an invasive species. *Ecography*. 43 (10), 1423-1434.
- Glorfeld, L.W., 1995. An improvement on Horn's parallel analysis methodology for selecting the correct number of factors to retain. *Educational and psychological measurement*. 55 (3), 377-393.
- Goldstein, D.S., Kopin, I.J., 2007. Evolution of concepts of stress. *Stress*. 10 (2), 109-120.
- Gosling, E., 2003. Bivalve culture. *Bivalve Molluscs Biology, Ecology and Culture*. 456p.
- Graf, G., Rosenberg, R., 1997. Bioresuspension and biodeposition: a review. *Journal of Marine Systems*. 11 (3-4), 269-278.
- Greenway, E., Jones, K.S., Cooke, G.M., 2016. Environmental enrichment in captive juvenile thornback rays, *Raja clavata* (Linnaeus 1758). *Applied Animal Behaviour Science*. 182, 86-93.
- Griffiths, J.R., Kadin, M., Nascimento, F.J., Tamelander, T., Törnroos, A., Bonaglia, S., Bonsdorff, E., Bruchert, V., Gardmark, A., Jarnstrom, M., Kotta, J., Lindegren, M., Nordstrom, M.C., Norkko, A., Olsson, J., Weigal, B., Zydalis, R., Blenckner, T., Niiranen, S., Winder, M., 2017. The importance of benthic–pelagic coupling for marine ecosystem functioning in a changing world. *Global change biology*. 23 (6), 2179-2196.
- Grüss, A., Kaplan, D. M., Guénette, S., Roberts, C.M., Botsford, L.W., 2011. Consequences of adult and juvenile movement for marine protected areas. *Biological Conservation*. 144 (2), 692-702.
- Guerra, A., Lodeiros, C., Gaspar, M.B., Da Costa, F., 2011. Razor clams: biology, aquaculture and fisheries. Xunta de Galicia, Consellería do Mar, Santiago de Compostela. Spain.

## – H –

- Hafsaoui, M., Quéguiner, B., Trêguer, P., 1985. Production primaire et facteurs limitant la croissance du phytoplancton en rade de Brest (1981-1983). *Océanis (Paris)*. 11 (3), 181-195.
- Hartmann, J.T., Beggel, S., Auerswald, K., Stoeckle, B.C., Geist, J., 2016. Establishing mussel behavior as a biomarker in ecotoxicology. *Aquatic Toxicology*. 170, 279-288.
- Hasenbein, S., Lawler, S. P., Geist, J., Connon, R.E., 2015. The use of growth and behavioral endpoints to assess the effects of pesticide mixtures upon aquatic organisms. *Ecotoxicology*. 24 (4), 746-759.
- Heilig, B., Beggan, C., Janos, L., 2018. Natural Sources of Geomagnetic Field Variations (No. CERN-ACC-2018-0033). European Organization for nuclear research (CERN).
- Henderson, S.M., Richardson, C.A., 1994. A comparison of the age, growth rate and burrowing behaviour of the razor clams, *Ensis siliqua* and *E. ensis*. *Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom*. 74 (4), 939-954.
- Hernández-Otero, A., Gaspar, M.B., Macho, G., Vázquez, E., 2014. Age and growth of the sword razor clam *Ensis arcuatus* in the Ría de Pontevedra (NW Spain): influence of environmental parameters. *Journal of sea research*. 85, 59-72.
- Herrnkind, W.F., McLean, R., 1971. Field studies of homing, mass emigration, and orientation in the spiny lobster, *Panulirus argus*. *Annals of the New York Academy of Sciences*. 188 (1), 359-376.
- Hinchliff, L., Dick, J., Sigwart, S., Gilmore, L., 2015. The velvet swimming crab (*Necora puber*) fishery in Northern Ireland: a study of populations and welfare to enhance sustainability, Final report SR688. Seafish.
- Hore, P.J., Mouritsen, H., 2016. The radical-pair mechanism of magnetoreception. *Annual review of biophysics*. 45, 299-344.
- Hueter, R.E., Heupel, M.R., Heist, E.J., Keeney, D.B., 2005. Evidence of philopatry in sharks and implications for the management of shark fisheries. *Journal of northwest atlantic fishery Science*. 35, 239-247.
- Hunter, E., Berry, F., Buckley, A.A., Stewart, C., Metcalfe, J.D., 2006. Seasonal migration of thornback rays and implications for closure management. *Journal of Applied Ecology*. 710-720.

- Hunter, W.R., Sayer, M.D.J., 2009. The comparative effects of habitat complexity on faunal assemblages of northern temperate artificial and natural reefs. *ICES Journal of Marine Science*. 66 (4), 691-698.
- Hunter, W.R., Veuger, B., Witte, U., 2012. Macrofauna regulate heterotrophic bacterial carbon and nitrogen incorporation in low-oxygen sediments. *The ISME journal*. 6 (11), 2140-2151.
- Hutchison, Z., Sigray, P., He, H., Gill, A., King, J., Gibson, C., 2018. Electromagnetic Field (EMF) Impacts on Elasmobranch (Shark, Rays, and Skates) and American Lobster Movement and Migration from Direct Current Cables (No. BOEM 2018-003). Bureau of Ocean Energy Management (BOEM), Narragansett, RI, (United States).
- Hutchison, Z.L., Gill, A.B., Sigray, P., He, H., King, J.W., 2020. Anthropogenic electromagnetic fields (EMF) influence the behaviour of bottom-dwelling marine species. *Scientific reports*. 10 (1), 1-15.
- Hutchison, Z.L., Gill, A.B., Sigray, P., He, H., King, J.W., 2021. A modelling evaluation of electromagnetic fields emitted by buried subsea power cables and encountered by marine animals: Considerations for marine renewable energy development. *Renewable Energy*. 177, 72-81.



- IEA., 2015. Energy and Climate Change. Report by the International Energy Agency (IEA), Paris.
- IEA., 2021. World energy outlook 2021. 386 p.
- IPCC, 2021. Climate change 2021: the physical science basis. Contribution of working group I to the sixth assessment report of the intergovernmental panel on climate change. Cambridge university press. In press.
- IRENA., 2019. Future of Wind: Deployment, investment, technology, grid integration and socio-economic aspects (A Global Energy Transformation paper). Report by International Renewable Energy Agency (IRENA), Abu Dhabi.
- Isaacman, L., Lee, K., 2009. Current State of Knowledge on the Environmental Impacts of Tidal and Wave Energy Technology in Canada (report No. 2009/064). Report by Bedford Institute of Oceanography. Report for Fisheries and Oceans Canada.

## – J –

- Jakubowska, M., Urban-Malinga, B., Otremba, Z., Andrulewicz, E., 2019. Effect of low frequency electromagnetic field on the behavior and bioenergetics of the polychaete *Hediste diversicolor*. *Marine environmental research*. 150, 104766.
- Janse, M., Zimmerman, B., Geerlings, L., Brown, C., Nagelkerke, L.A., 2017. Sustainable species management of the elasmobranch populations within European aquariums: a conservation challenge. *Journal of Zoo and Aquarium Research*. 5 (4), 172-181.
- Jansen, H.M., Strand, Ø., Broekhoven, W.V., Strohmeier, T., Verdegem, M.C., Smaal, A.C., 2019. Feedbacks from filter feeders: review on the role of mussels in cycling and storage of nutrients in oligo-meso-and eutrophic cultivation areas. *Goods and services of marine bivalves*. 143-177.
- Johansson, S., Liljestrang, L., Krogh, F., Karlstrand, J., Hanson, J., 2005. AC Cable Solutions for Offshore Wind Energy. Presented at the Copenhagen Offshore Wind Conference, Copenhagen, pp. 1–10.
- Johnsen, S., Lohmann, K.J., 2008. Magnetoreception in animals feature article. *Physics today*. 61 (3), 29.
- Johnston, B., Foley, A., Doran, J., Littler, T., 2020. Levelised cost of energy, A challenge for offshore wind. *Renewable Energy*. 160, 876-885
- Joschko, T.J., Buck, B. H., Gutow, L., Schröder, A., 2008. Colonization of an artificial hard substrate by *Mytilus edulis* in the German Bight. *Marine Biology Research*. 4 (5), 350-360.
- Jourdier, B., 2015. Ressource éolienne en France métropolitaine: méthodes d'évaluation du potentiel, variabilité et tendances (Doctoral dissertation, Ecole Doctorale Polytechnique).
- Jurcak, A.M., Moore, P.A., 2014. Behavioral decisions in sensory landscapes: crayfish use chemical signals to make habitat use choices. *Journal of Crustacean Biology*. 34 (5), 559-564.

## – K –

- Kaiser, H.F., 1960. The application of electronic computers to factor analysis. *Educational and psychological measurement*. 20 (1), 141-151.

- Kalmijn, A.J., 1971. The electric sense of sharks and rays. *Journal of Experimental Biology*. 55 (2), 371-383.
- Kalmijn, A.J., 1978. Experimental evidence of geomagnetic orientation in elasmobranch fishes. In *Animal migration, navigation, and homing* (pp. 347-353). Springer, Berlin, Heidelberg.
- Kalmijn, A., 1981. Biophysics of geomagnetic field detection. *IEEE Transactions on Magnetics*. 17 (1), 1113-1124.
- Kalmijn, A.J., 1982. Electric and magnetic field detection in elasmobranch fishes. *Science*. 218 (4575), 916-918.
- Kauppi, L., Bernard, G., Bastrop, R., Norkko, A., Norkko, J., 2018. Increasing densities of an invasive polychaete enhance bioturbation with variable effects on solute fluxes. *Scientific Reports*. 8 (1), 1-12.
- Kavet, R., Wyman, M.T., Klimley, A.P., 2016. Modeling magnetic fields from a DC power cable buried beneath San Francisco Bay based on empirical measurements. *PLoS One*. 11 (2), e0148543.
- Keller, B.A., Putman, N.F., Grubbs, R.D., Portnoy, D.S., Murphy, T.P., 2021. Map-like use of Earth's magnetic field in sharks. *Current Biology*. 31 (13), 2881-2886.
- Kempster, R.M., McCarthy, I.D., Collin, S.P., 2012. Phylogenetic and ecological factors influencing the number and distribution of electroreceptors in elasmobranchs. *Journal of Fish Biology*. 80 (5), 2055-2088.
- Kempster, R.M., Hart, N.S., Collin, S.P., 2013. Survival of the stillest: predator avoidance in shark embryos. *Plos one*. 8 (1), e52551.
- Kimber, J.A., Sims, D.W., Bellamy, P.H., Gill, A.B., 2014. Elasmobranch cognitive ability: using electroreceptive foraging behaviour to demonstrate learning, habituation and memory in a benthic shark. *Animal cognition*. 17 (1), 55-65.
- Kirschvink, J.L., Walker, M.M., Diebel, C.E., 2001. Magnetite-based magnetoreception. *Current Opinion in Neurobiology*. 11 (4), 462-7.
- Kittner, C., Riisgård, H.U., 2005. Effect of temperature on filtration rate in the mussel *Mytilus edulis*: no evidence for temperature compensation. *Marine Ecology Progress Series*. 305, 147-152.
- Klimley, A.P., 1993. Highly directional swimming by scalloped hammerhead sharks, *Sphyrna lewini*, and subsurface irradiance, temperature, bathymetry, and geomagnetic field. *Marine Biology*. 117 (1), 1-22.

- Klimley, A.P., Wyman, M.T., Kavet, R., 2016. Assessment of Potential Impact of Electromagnetic Fields from Undersea Cable on Migratory Fish Behavior (No. FINAL REPORT, DOE-EPRI-EE0006382). Electric Power Research Inst.(EPRI), Palo Alto, CA (United States).
- Klimley, A.P., Putman, N.F., Keller, B.A., Noakes, D., 2021. A call to assess the impacts of electromagnetic fields from subsea cables on the movement ecology of marine migrants. *Conservation Science and Practice*. 3 (7), e436.
- Kremers, D., Lopez Marulanda, J., Hausberger, M., Lemasson, A., 2014. Behavioural evidence of magnetoreception in dolphins: detection of experimental magnetic fields. *Naturwissenschaften*. 101, 907–911.
- Kristensen, E., Penha-Lopes, G., Delefosse, M., Valdemarsen, T., Quintana, C.O., Banta, G.T., 2012. What is bioturbation? The need for a precise definition for fauna in aquatic sciences. *Marine Ecology Progress Series*. 446, 285-302.
- Krone, R., Gutow, L., Joschko, T.J., Schröder, A., 2013. Epifauna dynamics at an offshore foundation—implications of future wind power farming in the North Sea. *Marine environmental research*. 85, 1-12.
- Krylov, V.V., Izyumov, Y.G., Izvekov, E.I., Nepomnyashchikh, V.A., 2014. Magnetic fields and fish behavior. *Biology Bulletin Reviews*. 4 (3), 222-231.

— L —

- Langhamer, O., 2009. Wave energy conversion and the marine environment: Colonization patterns and habitat dynamics (Doctoral dissertation, Acta Universitatis Upsaliensis).
- Langhamer, O., 2012. Artificial reef effect in relation to offshore renewable energy conversion: state of the art. *The Scientific World Journal*. 2012.
- Lê, S., Josse, J., Husson, F., 2008. FactoMineR: an R package for multivariate analysis. *Journal of statistical software*. 25, 1-18.
- Lefebvre, M.C., Archambault, P., Truchon-Savard, A., Weiner, G.P., Grant, C., Hennigs, R., Desmarais-Lacourse, I., Lemire, M., 2021. Autocueillette durable et sécuritaire de moules bleues du Saint-Laurent en collaboration avec les *Wolastoqiyik Wahsipeluk* (Québec, Canada). *VertigO-la revue électronique en sciences de l'environnement*. 21 (1).

- Lemieux, J., Cusson, M., 2014. Effects of habitat-forming species richness, evenness, identity, and abundance on benthic intertidal community establishment and productivity. *PLoS One*. 9 (10), e109261.
- Lepore, B.J., Barak, P., 2009. A colorimetric microwell method for determining bromide concentrations. *Soil Science Society of America Journal*. 73 (4), 1130-1136.
- Levin, M., Ernst, S.G., 1997. Applied DC magnetic fields cause alterations in the time of cell divisions and developmental abnormalities in early sea urchin embryos. *Bioelectromagnetics: Journal of the Bioelectromagnetics Society, The Society for Physical Regulation in Biology and Medicine, The European Bioelectromagnetics Association*. 18 (3), 255-263.
- Levin, E.D., Bencan, Z., Cerutti, D.T., 2007. Anxiolytic effects of nicotine in zebrafish. *Physiology & behavior*. 90 (1), 54-58.
- Levinton, J., 1995. Bioturbators as ecosystem engineers: control of the sediment fabric, inter-individual interactions, and material fluxes. In *Linking species & ecosystems* (pp. 29-36). Springer, Boston, MA.
- Levitt, A.C., Kempton, W., Smith, A.P., Musial, W., Firestone, J., 2011. Pricing offshore wind power. *Energy Policy*. 39 (10), 6408-6421.
- Lewis, A., Estefen, S., Juckerby, J., Lee, K., Musial, W., Pontes, T., Torres-Martinez, J., Bharathan, D., Hanson, H., Heath, G., Louis, F., Scraleso, S.O., Abdulla, A., Moreno, J.M., You, Y., 2011. *Renewable Energy Sources and Climate Change Mitigation: Special Report of the Intergovernmental Panel on Climate Change* (pp. 497-534). Cambridge: Cambridge University Press.
- Li, Y., Liu, X., Liu, K., Miao, W., Zhou, C., Li, Y., Wu, H., 2014. Extremely low-frequency magnetic fields induce developmental toxicity and apoptosis in zebrafish (*Danio rerio*) embryos. *Biological trace element research*. 162 (1), 324-332.
- Light, P., Salmon, M., Lohmann, K., 1993. Geomagnetic orientation of Loggerhead sea turtles: evidence for inclination compass. *Journal of Experimental Biology*. 182, 1-10.
- Lindeboom, H.J., Kouwenhoven, H.J., Bergman, M.J.N., Bouma, S., Brasseur, S.M.J.M., Daan, R., Fijn, R.C., Haan, D., Dirksen, S., Van Hal, R., Hille Ris Lambers, R., Ter Hofstede, R., Krijgsveld, K.L., Leopold, M., Scheidat, M., 2011. Short-term ecological effects of an offshore wind farm in the Dutch coastal zone; a compilation. *Environmental Research Letters*. 6 (3), 035101.



- Lohmann, K., Willows, A., 1987. Lunar-modulated geomagnetic orientation by a marine mollusk. *Science*. 235 (4786), 331–334.
- Lohmann, K., 1991. Magnetic orientation by hatchling Loggerhead Sea turtles (*Caretta caretta*). *Journal of Experimental Biology*. 155, 37–49.
- Lohmann, K., Willows, A., 1991. An identifiable molluscan neuron responds to changes in Earth-strength magnetic fields. *Journal of Experimental Biology*. 161 (1), 1–24.
- Lohmann, K., Lohmann, C., 1994. Detection of magnetic inclination angle by sea turtles: a possible mechanism for determining latitude. *Journal of Experimental Biology*. 194, 23–32.
- Lohmann, K., Pentcheff, N., Nevitt, G., Stetten, G., Zimmer-Faust, R., Jarrard, H., Boles, L., 1995. Magnetic orientation of spiny lobsters in the ocean: experiments with undersea coil systems. *Journal of Experimental Biology*. 198, 2041–2048.
- Lohmann, K., Cain, S., Dodge, S., Lohmann, C., 2001. Regional magnetic fields as navigational markers for sea turtles. *Science*. 294 (5541), 364–366.
- Lohmann, K.J., Lohmann, C.M., Ehrhart, L.M., Bagley, D.A., Swing, T., 2004. Geomagnetic map used in sea-turtle navigation. *Nature*. 428 (6986), 909–910.
- Lohmann, K., Lohmann, C., Putman, N., 2007. Magnetic maps in animals: nature's GPS. *Journal of Experimental Biology*. 210, 3697–3705.
- Lohmann, K., Putman, N., Lohmann, C., 2012. The magnetic map of hatchling loggerhead sea turtles. *Current Opinion in Neurobiology*. 22 (2), 336–342.
- Lohmann, K., Ernst, D.A., 2014. The geomagnetic sense of crustaceans and its use in orientation and navigation. In: Derby, C., Thiel, M. (Eds.), *Nervous Systems and Control of Behavior*. Oxford University Press.
- Lohmann, K.J., Lohmann, C.M., 2019. There and back again: natal homing by magnetic navigation in sea turtles and salmon. *Journal of Experimental Biology*. 222 (Suppl\_1), jeb184077.
- Love, M., Nishimoto, M., Clark, S., Scarborough, B., 2015. Identical response of caged rock crabs (*Genera Metacarcinus* and *Cancer*) to energized and unenergized undersea power cables in Southern California, USA. *Bulletin, Southern California Academy of Sciences*. 114 (1), 33–41.
- Love, M., Nishimoto, M., Clark, S., McCrea, M., Scarborough, B., 2017. Assessing potential impacts of energized submarine power cables on crab harvests. *Continental Shelf Research*. 151 (1), 23–29.

Lowenstam, H., 1962. Magnetite in denticle capping in recent chitons (*Polyplacophora*). Geological Society of America Bulletin. 73 (4), 435–438.

Lukwambe, B., Yang, W., Zheng, Y., Nicholaus, R., Zhu, J., Zheng, Z., 2018. Bioturbation by the razor clam (*Sinonovacula constricta*) on the microbial community and enzymatic activities in the sediment of an ecological aquaculture wastewater treatment system. Science of the total environment. 643, 1098-1107.

## – M –

Mahmoudinasab, H., Sanie-Jahromi, F., Saadat, M., 2016. Effects of extremely low-frequency electromagnetic field on expression levels of some antioxidant genes in human MCF-7 cells. Molecular Biology Research Communications. 5 (2), 77.

Maire, O., Duchêne, J.C., Rosenberg, R., de Mendonça Jr, J.B., Grémare, A., 2006. Effects of food availability on sediment reworking in *Abra ovata* and *A. nitida*. Marine Ecology Progress Series. 319, 135-153.

Maire, O., Amouroux, J.M., Duchêne, J.C., Grémare, A., 2007a. Relationship between filtration activity and food availability in the Mediterranean mussel *Mytilus galloprovincialis*. Marine Biology. 152 (6), 1293-1307.

Maire, O., Duchêne, J.C., Bigot, L., Grémare, A., 2007b. Linking feeding activity and sediment reworking in the deposit-feeding bivalve *Abra ovata* with image analysis, laser telemetry, and luminophore tracers. Marine Ecology Progress Series. 351, 139-150.

Maire, O., Lecroart, P., Meysman, F., Rosenberg, R., Duchêne, J.C., Grémare, A., 2008. Quantification of sediment reworking rates in bioturbation research: a review. Aquatic Biology. 2 (3), 219-238.

Maire, O., Merchant, J.N., Bulling, M., Teal, L. R., Grémare, A., Duchêne, J.C., Solan, M., 2010. Indirect effects of non-lethal predation on bivalve activity and sediment reworking. Journal of Experimental Marine Biology and Ecology. 395 (1-2), 30-36.

Malagoli, D., Gobba, F., Ottaviani, E., 2003. Effects of 50-Hz magnetic fields on the signalling pathways of fMLP-induced shape changes in invertebrate immunocytes: The activation of an alternative “stress pathway”. Biochimica et Biophysica Acta (BBA)-General Subjects. 1620 (1-3), 185-190.

- Malagoli, D., Lusvardi, M., Gobba, F., Ottaviani, E., 2004. 50 Hz magnetic fields activate mussel immunocyte p38 MAP kinase and induce HSP70 and 90. *Comparative Biochemistry and Physiology Part C: Toxicology & Pharmacology*. 137 (1), 75-79.
- Malkemper, E., Kagerbauer, D., Ushakova, L., Nimpf, S., Pichler, P., Treiber, C., de Jonge, M., Shaw, J., Keays, D., 2019. No evidence for a magnetite-based magnetoreceptor in the lagena of pigeons. *Current Biology*. 29 (1), R14–R15.
- Marandel, F., 2018. Evaluation de l'état des populations de raie bouclée (Doctoral dissertation, Agrocampus Ouest).
- Martini, S., Larras, F., Boyé, A., Faure, E., Aberle, N., Archambault, P., Bacouillard, L., Beisner, B.E., Bittner, L., Castella, E., Danger, M., Gauthier, O., Karp-Boss, L., Lombard, F., Maps, F., Stemmann, L., Thiébaud, E., Usseglio-Polatera, P., Vogt, M., Laviale, M., Ayata, S.D., 2021. Functional trait-based approaches as a common framework for aquatic ecologists. *Limnology and Oceanography*. 66 (3), 965-994.
- Maximino, C., de Brito, T.M., Colmanetti, R., Pontes, A.A.A., de Castro, H.M., de Lacerda, R.I.T., Morato, S., Gouveia Jr, A., 2010. Parametric analyses of anxiety in zebrafish scototaxis. *Behavioural brain research*. 210 (1), 1-7.
- Maxwell, D.L., Stelzenmüller, V., Eastwood, P.D., Rogers, S.I., 2009. Modelling the spatial distribution of plaice (*Pleuronectes platessa*), sole (*Solea solea*) and thornback ray (*Raja clavata*) in UK waters for marine management and planning. *Journal of Sea Research*. 61 (4), 258-267.
- Meißner, K., Schabelon, H., Bellebaum, J., Sordyl, H., 2006. Impacts of submarine cables on the marine environment. A literature review. Report by Institute of Applied Ecology (IfAO). Report for German Federal Agency for Nature Conservation (BfN).
- Mermillod-Blondin, F., 2011. The functional significance of bioturbation and biodeposition on biogeochemical processes at the water–sediment interface in freshwater and marine ecosystems. *Journal of the North American Benthological Society*. 30 (3), 770-778.
- Meyer, C.G., Holland, K.N., Papastamatiou, Y.P., 2005. Sharks can detect changes in the geomagnetic field. *Journal of the Royal Society Interface*. 2 (2), 129-130.
- Michaud, E., Desrosiers, G., Aller, R.C., Mermillod-Blondin, F., Sundby, B., Stora, G., 2009. Spatial interactions in the *Macoma balthica* community control biogeochemical fluxes at the

sediment-water interface and microbial abundances. *Journal of marine research*. 67 (1), 43-70.

Michel, J., Dunagan, H., Boring, C., Healy, E., Evans, W., Dean, J.M., McGillis, A., Hain, J., 2007. Worldwide Synthesis and Analysis of Existing Information Regarding Environmental Effects of Alternative Energy Uses on the Outer Continental Shelf (report No. MMS 2007-038). Report by ICF International. Report for US Department of the Interior.

Middelburg, J.J., 2018. Reviews and syntheses: to the bottom of carbon processing at the seafloor. *Biogeosciences*. 15 (2), 413-427.

Mittelbach, G.G., Ballew, N.G., Kjelson, M.K., 2014. Fish behavioral types and their ecological consequences. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*. 71 (6), 927-944.

Mohammed, A., 2013. Why are early life stages of aquatic organisms more sensitive to toxicants than adults. *New insights into toxicity and drug testing*. 49-62.

Møhlenberg, F., Riisgård, H.U., 1978. Efficiency of particle retention in 13 species of suspension feeding bivalves. *Ophelia*. 17 (2), 239-246.

Molina, J.M., Cooke, S.J., 2012. Trends in shark bycatch research: current status and research needs. *Reviews in Fish Biology and Fisheries*. 22 (3), 719-737.

Molteno, T.C.A., Kennedy, W.L., 2009. Navigation by induction-based magnetoreception in elasmobranch fishes. *Journal of Biophysics*. 2009.

Montgomery, J.C., Bodznick, D., 1999. Signals and noise in the elasmobranch electrosensory system. *Journal of Experimental Biology*. 202 (10), 1349-1355.

Mouritsen, H., 2018. Long-distance navigation and magnetoreception in migratory animals. *Nature*. 558 (7708), 50-59.

Myers, R.A., Baum, J.K., Shepherd, T.D., Powers, S.P., Peterson, C.H., 2007. Cascading effects of the loss of apex predatory sharks from a coastal ocean. *Science*. 315 (5820), 1846-1850.

Myklatun, A., Lauri, A., Eder, S.H., Cappetta, M., Shcherbakov, D., Wurst, W., Winklhofer, M., Westmeyer, G.G., 2018. Zebrafish and medaka offer insights into the neurobehavioral correlates of vertebrate magnetoreception. *Nature communications*. 9 (1), 1-10.

- Naisbett-Jones, L.C., Putman, N.F., Stephenson, J.F., Ladak, S., Young, K.A., 2017. A magnetic map leads juvenile European eels to the Gulf Stream. *Current Biology*. 27 (8), 1236-1240.
- Nannini, M.A., Parkos III, J., Wahl, D.H., 2012. Do behavioral syndromes affect foraging strategy and risk-taking in a juvenile fish predator ?. *Transactions of the American Fisheries Society*. 141 (1), 26-33.
- Natan, E., Vortman, Y., 2017. The symbiotic magnetic-sensing hypothesis: do magnetotactic bacteria underlie the magnetic sensing capability of animals? *Movement Ecology*. 5, 22.
- Natural power, 2015. Etude d'impact du parc éolien en mer de Saint-Nazaire et de son raccordement au réseau électrique- Fascicule 0 – Résumé non technique. Parc éolien en mer de Saint-Nazaire, Réseau Transport Electricité de France (Rte). Natural power, (Fr).
- Nedwell, J. and Howell, 2004. A review of offshore windfarm related underwater noise sources. COWRIE 544 R 0308. 63 p.
- Nelson, R.J., 2005. *Biology of aggression*. Oxford University Press.
- Newell, C.R., Wildish, D.J., MacDonald, B.A., 2001. The effects of velocity and seston concentration on the exhalant siphon area, valve gape and filtration rate of the mussel *Mytilus edulis*. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*. 262 (1), 91-111.
- Newton, K.C., Kajiura, S.M., 2017. Magnetic field discrimination, learning, and memory in the yellow stingray (*Urobatis jamaicensis*). *Animal Cognition*. 20 (4), 603-614.
- Newton, K.C., Kajiura, S.M., 2020a. The yellow stingray (*Urobatis jamaicensis*) can use magnetic field polarity to orient in space and solve a maze. *Marine Biology*. 167 (3), 1-10.
- Newton, K.C., Kajiura, S.M., 2020b. The yellow stingray (*Urobatis jamaicensis*) can discriminate the geomagnetic cues necessary for a bicoordinate magnetic map. *Marine Biology*. 167 (10), 1-13.
- Nimpf, S., Nordmann, G.C., Kagerbauer, D., Malkemper, E.P., Landler, L., Papadaki-Anastasopoulou, A., Ushakova, L., Wenninger-Weinzierl, A., Novatchokova, M., Vincent, P., Lendl, T., Keays, D.A., 2019. A putative mechanism for magnetoreception by electromagnetic induction in the pigeon inner ear. *Current Biology*. 29 (23), 4052-4059.
- Nixon, S.W., 1982. Nutrient dynamics, primary production and fisheries yields of lagoons. *Oceanologica acta*.
- Nogaro, G., Charles, F., de Mendonça, J.B., Mermillod-Blondin, F., Stora, G., François, F., 2008. Food supply impacts sediment reworking by *Nereis diversicolor*. *Hydrobiologia*. 598 (1), 403-408

- Nordmann, G., Hochstoeger, T., Keays, D., 2017. Magnetoreception - a sense without a receptor. *PLoS Biology*. 15 (10), e2003234.
- Norman, C.P., 1989. Ecology of the velvet swimming crab *Liocarcinus puber* (L.) (Brachyura: Portunidae).
- Normandeau., Exponent., Tricas, T., Gill, A., 2011. Effects of EMFs from Undersea Power Cables on Elasmobranchs and Other Marine Species. U.S. Dept. of the Interior, Bureau of Ocean Energy Management, Pacific OCS Region, Camarillo, California, United States. OCS Study BOEMRE 2011-09.
- Nottage, A.S., Perkins, E.J., 1983. Growth and maturation of roker *Raja clavata* L. in the Solway Firth. *Journal of Fish Biology*. 23 (1), 43-48.
- Nunnally, C.C., 2019. Benthic–Pelagic Coupling: Linkages Between Benthic Ecology and Biogeochemistry and Pelagic Ecosystems and Process, in: *Encyclopedia of Ocean Sciences*. Elsevier, pp. 660–662.
- Nyqvist, D., Durif, C., Johnsen, M.G., De Jong, K., Forland, T.N., Sivle, L.D., 2020. Electric and magnetic senses in marine animals, and potential behavioral effects of electromagnetic surveys. *Marine environmental research*. 155, 104888.

– O –

- O’Connell, C.P., Abel, D.C., Gruber, S.H., Stroud, E.M., Rice, P.H., 2011. Response of juvenile lemon sharks, *Negaprion brevirostris*, to a magnetic barrier simulating a beach net. *Ocean & Coastal Management*. 54 (3), 225-230.
- Öhman, M.C., Sigraý, P., Westerberg, H., 2007. Offshore windmills and the effects of electromagnetic fields on fish. *AMBIO: A journal of the Human Environment*. 36 (8), 630-633.
- Oleszczuk, B., Michaud, E., Morata, N., Renaud, P.E., Kędra, M., 2019. Benthic macrofaunal bioturbation activities from shelf to deep basin in spring to summer transition in the Arctic Ocean. *Marine environmental research*. 150, 104746.
- Orr, M.A., 2016. The potential impacts of submarine power cables on benthic elasmobranchs (Doctoral dissertation, University of Auckland).

- OSPAR., 2008. Background Document on potential problems associated with power cables other than those for oil and gas activities. Biodiversity Series. 370, 50.
- Ospina, R., Ferrari, S.L., 2010. Inflated beta distributions. Statistical papers. 51 (1), 111-126.
- Otremba, Z., Jakubowska, M., Urban-Malinga, B., Andrulowicz, E., 2019. Potential effects of electrical energy transmission—the case study from the Polish Marine Areas (southern Baltic Sea). Oceanological and Hydrobiological Studies. 48 (2), 196-208.
- Ottaviani, E., Malagoli, D., Ferrari, A., Tagliazucchi, D., Conte, A., Gobba, F., 2002. 50 Hz magnetic fields of varying flux intensity affect cell shape changes in invertebrate immunocytes: The role of potassium ion channels. Bioelectromagnetics: Journal of the Bioelectromagnetics Society, The Society for Physical Regulation in Biology and Medicine, The European Bioelectromagnetics Association. 23 (4), 292-297.

– P –

- Pandori, L.L., Sorte, C.J., 2019. The weakest link: sensitivity to climate extremes across life stages of marine invertebrates. Oikos. 128 (5), 621-629.
- Pascal, L., Maire, O., Deflandre, B., Romero-Ramirez, A., Grémare, A., 2019. Linking behaviours, sediment reworking, bioirrigation and oxygen dynamics in a soft-bottom ecosystem engineer: The mud shrimp *Upogebia pusilla* (Petagna 1792). Journal of Experimental Marine Biology and Ecology. 516, 67-78.
- Paschen, M., Rudolf, U., Dally, C., 2014. Bio-fouling on underwater cables—results of long-term storage tests of different cable sheathing materials in the Baltic Sea. European International Journal of Science and Technology. 3, 52-62.
- Pasquaud, S., Pillet, M., David, V., Sautour, B., Elie, P., 2010. Determination of fish trophic levels in an estuarine system. Estuarine, Coastal and Shelf Science. 86 (2), 237-246.
- Pasquet, A., 2018. Effects of domestication on fish behaviour. In Animal Domestication. IntechOpen.
- Patullo, B. W., Macmillan, D. L., 2010. Making sense of electrical sense in crayfish. Journal of Experimental Biology. 213 (4), 651-657.
- Paulin, M.G., 1995. Electroreception and the compass sense of sharks. Journal of Theoretical Biology. 174 (3), 325-339.

- Peters, R.C., Evers, H.P., 1985. Frequency selectivity in the ampullary system of an elasmobranch fish (*Scyliorhinus canicula*). *Journal of Experimental Biology*. 118 (1), 99-109.
- Petersen, J. K., Malm, T., 2006. Offshore windmill farms: threats to or possibilities for the marine environment. *AMBIO: A Journal of the Human Environment*. 35 (2), 75-80.
- Pinheiro, J., Bates, D., 2000. *Mixed-Effects Models in S and S-PLUS*. Springer-Verlag, New York, NY 528.
- Popescu, I., Willows, A., 1999. Sources of magnetic sensory input to identified neurons active during crawling in the marine mollusc *Tritonia diomedea*. *Journal of Experimental Biology*. 202 (21), 3029–3036.
- Prins, T.C., Smaal, A.C., Dame, R.F., 1997. A review of the feedbacks between bivalve grazing and ecosystem processes. *Aquatic Ecology*. 31 (4), 349-359.
- Putman, N., Endres, C., Lohmann, C., Lohmann, K., 2011. Longitude perception and bicoordinate magnetic maps in sea turtles. *Current Biology*. 21 (6), 463–466.
- Putman, N.F., Meinke, A.M., Noakes, D.L., 2014a. Rearing in a distorted magnetic field disrupts the ‘map sense’ of juvenile steelhead trout. *Biology letters*. 10 (6), 20140169.
- Putman, N., Scanlan, M., Billman, E., O’Neil, J., Couture, R., Quinn, T., Lohmann, K., Noakes, D., 2014b. An inherited magnetic map guides ocean navigation in juvenile pacific salmon. *Current Biology*. 24 (4), 446–450.
- Putman, N.F., Scanlan, M.M., Pollock, A.M., O’Neil, J.P., Couture, R.B., Stoner, J.S., Quinn, T.P., Lohmann, K., Noakes, D.L. 2018. Geomagnetic field influences upward movement of young Chinook salmon emerging from nests. *Biology letters*. 14 (2), 20170752.
- Putman, N.F., 2022. Magnetosensation. *Journal of Comparative Physiology A*. 1-7.

## – Q –

- Queirós, A.M., Birchenough, S.N., Bremner, J., Godbold, J.A., Parker, R.E., Romero-Ramirez, A., Reiss, H., Solan, M., Somerfield, P.J., Van Colen, C., Van Hoey., Widdicombe, S., 2013. A bioturbation classification of European marine infaunal invertebrates. *Ecology and evolution*. 3 (11), 3958-3985.
- Quinn, T., 1980. Evidence for celestial and magnetic compass orientation in lake migrating sockeye salmon fry. *Journal of Comparative Physiology*. 137, 243–248.



Quinn, T., Brannon, E., 1982. The use of celestial and magnetic cues by orienting sockeye salmon smolts. *Journal of Comparative Physiology*. 147, 547–552.

Quintaneiro, C., Monteiro, M., Soares, A., Nogueira, A., Morgado, F., Guilhermino, L., 2006. Environmental pollution and natural populations: a biomarkers case study from the Iberian Atlantic coast. *Marine Pollution Bulletin*. 52 (11), 1406–1413.

## – R –

R Core Team., 2021. R: A language and environment for statistical. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria.

Rebach, S., 1996. Role of prey odor in food recognition by rock crabs, *Cancer irroratus* Say. *Journal of Chemical Ecology*. 22 (12), 2197-2207.

Redmond, K.J., Berry, M., Pampanin, D.M., Andersen, O.K., 2017. Valve gape behaviour of mussels (*Mytilus edulis*) exposed to dispersed crude oil as an environmental monitoring endpoint. *Marine Pollution Bulletin*. 117 (1-2), 330-339.

Retière, C., 1994. Tidal power and the aquatic environment of La Rance. *Biological Journal of the Linnean Society*. 51 (1-2), 25-36.

Revelle, W., 2022. Psych: Procedure for Psychological, Psychometric, and Personality Research. Northwestern University, Evanston, Illinois. R package version 2.2.3.

Richard, A., de Montaudouin, X., Rubiello, A., Maire, O., 2021. Cockle as second intermediate host of trematode parasites: Consequences for sediment bioturbation and nutrient fluxes across the benthic interface. *Journal of Marine Science and Engineering*. 9 (7), 749.

Rigby, R.A., Stasinopoulos, D.M., 2005. Generalized additive models for location, scale and shape. *Journal of the Royal Statistical Society: Series C (Applied Statistics)*. 54 (3), 507-554.

Riisgård, H.U., 1991. Filtration rate and growth in the blue mussel, *Mytilus edulis* Linneaus, 1758: dependence on algal concentration. *Journal of Shellfish Research*. 10 (1), 29-36.

Riisgård, H.U., Kittner, C., Seerup, D.F., 2003. Regulation of opening state and filtration rate in filter-feeding bivalves (*Cardium edule*, *Mytilus edulis*, *Mya arenaria*) in response to low algal concentration. *Journal of experimental marine biology and ecology*. 284 (1-2), 105-127.

- Riisgård, H.U., Egede, P.P., Barreiro Saavedra, I., 2011. Feeding behaviour of the mussel, *Mytilus edulis*: new observations, with a minireview of current knowledge. *Journal of Marine Biology*. 2011.
- Riisgård, H.U., Pleissner, D., Lundgreen, K., Larsen, P.S., 2013. Growth of mussels *Mytilus edulis* at algal (*Rhodomonas salina*) concentrations below and above saturation levels for reduced filtration rate. *Marine Biology Research*. 9 -10), 1005-1017.
- Rijnsdorp, A.D., Peck, M.A., Engelhard, G.H., Möllmann, C., Pinnegar, J.K., 2009. Resolving the effect of climate change on fish populations. *ICES journal of marine science*. 66 (7), 1570-1583.
- Rinaldi, G., 2020. Offshore Renewable Energy. In Qubeissi MA, El-kharouf A, Soyhan HS (eds) *Renewable Energy - Resources, Challenges and Applications*.
- Ritz, T., Adem, S., Schulten, K., 2000. A model for photoreceptor-based magnetoreception in birds. *Biophysical Journal*. 78 (2), 707–718.
- Robinson, R.F., Richardson, C.A., 1998. The direct and indirect effects of suction dredging on a razor clam (*Ensis arcuatus*) population. *ICES Journal of Marine Science*. 55 (5), 970-977.
- Robson, A.A., Garcia de Leaniz, C., Wilson, R.P., Halsey, L.G., 2010. Effect of anthropogenic feeding regimes on activity rhythms of laboratory mussels exposed to natural light. *Hydrobiologia*. 655 (1), 197-204.
- Romero-Ramirez, A., Grémare, A., Bernard, G., Pascal, L., Maire, O., Duchêne, J.C., 2016. Development and validation of a video analysis software for marine benthic applications. *Journal of Marine Systems*. 162, 4-17.
- Rosaria, J.C., Martin, E.R., 2010. Behavioral changes in freshwater crab, *Barytelphusa cunicularis* after exposure to low frequency electromagnetic fields. *World Journal of Fish and Marine Sciences*. 2, 487-494.
- RStudio Team, 2019. *RStudio: Integrated Development for R*, Boston.
- Rte (2019). *Schéma décennal de développement du réseau*. Reference document by Réseau de transport d'électricité (Rte), Paris.

## – S –

- Saaristo, M., Brodin, T., Balshine, S., Bertram, M.G., Brooks, B. W., Ehlman, S.M., McCallum; R.S., Sih, A., Sundin, J., Wong, B.B.M., Arnold, K.E., 2018. Direct and indirect effects of chemical

contaminants on the behaviour, ecology and evolution of wildlife. Proceedings of the Royal Society B. 285 (1885), 20181297.

Salinas, E., Bottauscio, O., Chiampi, M., Conti, R., Cruz Romero, P. L., Dovan, T., Dular, P., Hoeffelman, J., Lindgren, R., Maiolo, P., Melik, M., Tartaglia, M., 2009. Mitigation techniques of power frequency magnetic fields originated from electric power systems. Report by Conseil international des grands réseaux électriques (CIGRE), Paris.

Sandnes, J., Forbes, T., Hansen, R., Sandnes, B., 2000. Influence of particle type and faunal activity on mixing of di (2-ethylhexyl) phthalate (DEHP) in natural sediments. Marine Ecology Progress Series. 197, 151-167.

Saurel, C., Gascoigne, J.C., Palmer, M.R., Kaiser, M.J., 2007. In situ mussel feeding behavior in relation to multiple environmental factors: regulation through food concentration and tidal conditions. Limnology and Oceanography. 52 (5), 1919-1929.

Scaps, P., 2002. A review of the biology, ecology and potential use of the common ragworm *Hediste diversicolor* (OF Müller) (Annelida: Polychaeta). Hydrobiologia. 470 (1), 203-218.

Scott, K., Harsanyi, P., Lyndon, A.R., 2018. Understanding the effects of electromagnetic field emissions from Marine Renewable Energy Devices (MREDs) on the commercially important edible crab, *Cancer pagurus* (L.). Marine Pollution Bulletin. 131, 580-588.

Scott, K., 2019. Understanding the biology of two commercially important crustaceans in relation to fisheries and anthropogenic impacts (Doctoral dissertation, Heriot-Watt University).

Scott, K., Harsanyi, P., Easton, B.A., Piper, A.J., Rochas, C., Lyndon, A.R., 2021. Exposure to Electromagnetic Fields (EMF) from Submarine Power Cables Can Trigger Strength-Dependent Behavioural and Physiological Responses in Edible Crab, *Cancer pagurus* (L.). Journal of Marine Science and Engineering. 9 (7), 776.

Seibold, S., Cadotte, M. W., Maclvor, J.S., Thorn, S., Müller, J., 2018. The necessity of multitrophic approaches in community ecology. Trends in ecology & evolution. 33 (10), 754-764.

Sen, S., Ganguly, S., 2017. Opportunities, barriers and issues with renewable energy development – A discussion. Renewable and Sustainable Energy Reviews. 69, 1170-1181.

Shalter, M.D. 1984. Predator-prey behavior and habituation. Pp. 349-391 in H.V.S. Peeks & L. Petrinovich (eds.), Habituation, sensitization, and behavior. Academic Press. Orlando, Florida.

- Shaw, J., Boyd, A., House, M., Woodward, R., Mathes, F., Cowin, G., Saunders, M., Baer, B., 2015. Magnetic particle-mediated magnetoreception. *Journal of The Royal Society Interface*. 12.
- Sigman, D.M., Hain, M.P., 2012. The biological productivity of the ocean. *Nature Education Knowledge*. 3 (6), 1-16.
- Sih, A., Stamps, J., Yang, L.H., McElreath, R., Ramenofsky, M., 2010. Behavior as a key component of integrative biology in a human-altered world. *Integrative and comparative biology*. 50 (6), 934-944.
- Silva, J., Zaffanella, L., Daigle, J., 2006. EMF Study. Long Island Power Authority (LIPA). Offshore Wind Project, p. 74.
- Silva, A.C., Hawkins, S.J., Clarke, K.R., Boaventura, D.M., Thompson, R.C., 2010. Preferential feeding by the crab *Necora puber* on differing sizes of the intertidal limpet *Patella vulgata*. *Marine Ecology Progress Series*. 416, 179-188.
- Silva, A.C.F., Boaventura, D.M., Thompson, R.C., Hawkins, S.J., 2014. Spatial and temporal patterns of subtidal and intertidal crabs excursions. *Journal of Sea Research*. 85, 343-348.
- Sisneros, J.A., Tricas, T.C., Luer, C.A., 1998. Response properties and biological function of the skate electrosensory system during ontogeny. *Journal of Comparative Physiology A*. 183 (1), 87-99.
- Sneddon, L.U., 2003. The bold and the shy: individual differences in rainbow trout. *Journal of Fish Biology*. 62 (4), 971-975.
- Snow, P.J., Renshaw, G.M., Hamlin, K.E., 1996. Localization of enkephalin immunoreactivity in the spinal cord of the long-tailed ray *Himantura fai*. *Journal of Comparative Neurology*. 367 (2), 264-273.
- Soares-Ramos, E.P., de Oliveira-Assis, L., Sarrias-Mena, R., Fernández-Ramírez, L.M., 2020. Current status and future trends of offshore wind power in Europe. *Energy*. 202, 117787.
- Spicer, J.I., 2014. What can an ecophysiological approach tell us about the physiological responses of marine invertebrates to hypoxia ?. *Journal of Experimental Biology*. 217 (1), 46-56.
- Stankevičiūtė, M., Jakubowska, M., Pažusienė, J., Makaras, T., Otremba, Z., Urban-Malinga, B., Fey, D., Greszkiewicz, M., Sauliutė, G., Barsienė, J., Andrulewicz, E., 2019. Genotoxic and cytotoxic effects of 50 Hz 1 mT electromagnetic field on larval rainbow trout (*Oncorhynchus mykiss*), Baltic clam (*Limecola balthica*) and common ragworm (*Hediste diversicolor*). *Aquatic Toxicology*. 208, 109-117.

- Stasinopoulos, M.D., Rigby, R.A., Heller, G.Z., Voudouris, V., De Bastiani, F., 2017. Flexible regression and smoothing: using GAMLSS in R. CRC Press.
- Stein, R.A., DeVries, D.R., Dettmers, J.M., 1995. Food-web regulation by a planktivore: exploring the generality of the trophic cascade hypothesis. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*. 52 (11), 2518-2526.
- Steullet, P., Edwards, D., Derby, C., 2007. An electric sense in crayfish? *Biol. Bull.* 213 (1), 16–20.
- Stevens, B.G., 2003. Settlement, substratum preference, and survival of red king crab *Paralithodes camtschaticus* (Tilesius, 1815) glaucothoe on natural substrata in the laboratory. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*. 283 (1-2), 63-78.
- Stief, P., 2013. Stimulation of microbial nitrogen cycling in aquatic ecosystems by benthic macrofauna: mechanisms and environmental implications. *Biogeosciences*. 10 (12), 7829-7846.
- Sun, X., Huang, D., Wu, G., 2012. The current state of offshore wind energy technology development. *Energy*. 41 (1), 298–312.
- Suri, D., Vaidya, V.A., 2015. The adaptive and maladaptive continuum of stress responses—a hippocampal perspective. *Reviews in the Neurosciences*. 26 (4), 415-442.
- Swennen, C., Leopold, M.F., Stock, M., 1985. Notes on growth and behaviour of the American razor clam *Ensis directus* in the Wadden Sea and the predation on it by birds. *Helgoländer Meeresuntersuchungen*. 39 (3), 255-261.
- Swift, D.J., 1993. The macrobenthic infauna off Sellafield (north-eastern Irish Sea) with special reference to bioturbation. *Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom*. 73 (1), 143-162.

– T –

- Tanski, A., Formicki, K., Sadowski, M., Winnicki, A., 2005. Sheltering behaviour of spinycheek crayfish (*Orconectes limosus*) in the presence of an artificial magnetic field. *Bulletin Français de la Pêche et de la Pisciculture*. 376–377, 787–793.
- Taormina, B., Bald, J., Want, A., Thouzeau, G., Lejart, M., Desroy, N., Carlier, A., 2018. A review of potential impacts of submarine power cables on the marine environment: Knowledge gaps,

recommendations and future directions. *Renewable and Sustainable Energy Reviews*. 96, 380-391.

Taormina, B., Di Poi, C., Agnalt, A. L., Carlier, A., Desroy, N., Escobar-Lux, R. H., D'Eu, J., Freyet, F., Durif, C.M., 2020. Impact of magnetic fields generated by AC/DC submarine power cables on the behavior of juvenile European lobster (*Homarus gammarus*). *Aquatic Toxicology*. 220, 105401.

Tesch, F.W., Wendt, T., Karlsson, L., 1992. Influence of geomagnetism on the activity and orientation of the eel, *Anguilla anguilla* (L.), as evident from laboratory experiments. *Ecology of Freshwater Fish*. 1 (1), 52-60.

Thomas, M.L., 2011. Detection of female mating status using chemical signals and cues. *Biological Reviews*. 86 (1), 1-13.

Tomanová, K., Vácha, M., 2016. The magnetic orientation of the Antarctic amphipod *Gondogeneia antarctica* is cancelled by very weak radiofrequency fields. *Journal of Experimental Biology*. 219 (11), 1717-1724.

Toupoint, N., 2012. Le succès de recrutement de la moule bleue: influence de la qualité de la ressource trophique. Université du Québec.

Tracey, G.A., 1988. Feeding reduction, reproductive failure, and mortality in *Mytilus edulis* during the 1985" brown tide" in Narragansett Bay, Rhode Island. *Marine ecology progress series*. Oldendorf. 50 (1), 73-81.

Tricas, T.C., 2001. The neuroecology of the elasmobranch electrosensory world: why peripheral morphology shapes behavior. In *The behavior and sensory biology of elasmobranch fishes: an anthology in memory of Donald Richard Nelson* (pp. 77-92). Springer, Dordrecht.

Tricas, T.C., Sisneros, J.A., 2004. Ecological functions and adaptations of the elasmobranch electrosense. In *The senses of fish* (pp. 308-329). Springer, Dordrecht.

Trueman, E.R., 1967. The dynamics of burrowing in *Ensis* (Bivalvia). *Proceedings of the Royal Society of London. Series B. Biological Sciences*. 166 (1005), 459-476.

Tyler, R., Maus, S., Lühr, H., 2003. Satellite observations of magnetic fields due to ocean tidal flow. *Science*. 299 (5604), 239-241.

– U –

Ugolini, A., Pardi, L., 1992. Equatorial sandhoppers do not have a good clock. *Naturwissenschaften*. 79, 279–281.

Ugolini, A., Pezzani, A., 1995. Magnetic compass and learning of the Y-axis (sea-land) direction in the marine isopod *Idotea baltica basteri*. *Animal Behaviour*. 50 (2), 295–300.

Ugolini, A., 2002. The orientation of equatorial sandhoppers during the zenithal culmination of the sun. *Ethology Ecology & Evolution*. 14 (3), 269–273.

Ugolini, A., 2006. Equatorial sandhoppers use body scans to detect the earth's magnetic field. *Journal of Comparative Physiology*. 192 (1), 45–49.

## – V –

Vacha, M., 2017. Magnetoreception of invertebrates. In Byrne JH (ed) *The Oxford Handbook of Invertebrate Neurobiology*. Oxford University Press pp 1-40.

Van Deurs, M., Persson, A., Lindegren, M., Jacobsen, C., Neuenfeldt, S., Jørgensen, C., Nilsson, P.A., 2016. Marine ecosystem connectivity mediated by migrant–resident interactions and the concomitant cross-system flux of lipids. *Ecology and Evolution*. 6 (12), 4076-4087.

Van Ginneken, V.J., Maes, G.E., 2005. The European eel (*Anguilla anguilla*, Linnaeus), its lifecycle, evolution and reproduction: a literature review. *Reviews in Fish Biology and Fisheries*. 15 (4), 367-398.

Von Cosel, R., 2009. The razor shells of the eastern Atlantic, part 2. Pharidae II: the genus *Ensis* Schumacher, 1817 (Bivalvia, Solenoidea). *Basteria*, 73 (1/3), 9-56.

## – W –

Walker, M., 1984. Learned magnetic field discrimination in yellowfin tuna, *Thunnus albacares*. *Journal of Comparative Physiology*. 155 (5), 673–679.

Walker, M.M., Kirschvink, J.L., Ahmed, G., Dizon, A.E., 1992. Evidence that fin whales respond to the geomagnetic field during migration. *Journal of Experimental Biology*. 171 (1), 67-78.

Walker, M.M., Diebel, C.E., Haugh, C.V., Pankhurst, P.M., Montgomery, J.C., Green, C.R., 1997. Structure and function of the vertebrate magnetic sense. *Nature*. 390 (6658), 371-376.

- Walker, T.I., 2001. Review of impacts of high voltage direct current sea cables and electrodes on chondrichthyan fauna and other marine life Basslink Supporting Study No. 29. Queenscliff, Australia: Marine and Freshwater Resources Institute.
- Walker, M.M., Diebel, C.E., Kirschvink, J.L., 2003. Detection and Use of the Earth's Magnetic Field by Aquatic Vertebrates. In Collin SP, Marshall NJ (eds) Sensory Processing in Aquatic Environments, Springer.
- Wang, J., Cain, S., Lohmann, K., 2003. Identification of magnetically responsive neurons in the marine mollusc *Tritonia diomedea*. *Journal of Experimental Biology*. 206 (2), 381–388.
- Wang, J., Cain, S., Lohmann, K., 2004. Identifiable neurons inhibited by Earth-strength magnetic stimuli in the mollusc *Tritonia diomedea*. *Journal of Experimental Biology*. 207 (6), 1043–1049.
- Wang, Y.H., Walter, R.K., White, C., Kehrl, M.D., Hamilton, S.F., Soper, P.H., Ruttenberg, B.I., 2019. Spatial and temporal variation of offshore wind power and its value along the Central California Coast. *Environmental Research Communications*. 1 (12), 121001.
- Ward, A.J., Webster, M.M., Hart, P.J., 2006. Intraspecific food competition in fishes. *Fish and Fisheries*. 7 (4), 231-261.
- Wearmouth, V.J., McHugh, M.J., Humphries, N.E., Naegelen, A., Ahmed, M.Z., Southall, E.J., Reynolds, A.M., Sims, D.W., 2014. Scaling laws of ambush predator 'waiting' behaviour are tuned to a common ecology. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*. 281 (1782), 20132997.
- Weerheim, R., 2018. Development of dynamic power cables for commercial floating wind farms. Literature assignment.
- Wei, Q., Xu, B., Zargari, N.R., 2017. Overview of offshore wind farm configurations. *IOP Conf. Ser.: Earth Environ. Sci.* 93-012009.
- Weis, J.S., 2014. Physiological, developmental and behavioral effects of marine pollution. Dordrecht: Springer.
- Weissburg, M.J., Zimmer-Faust, R.K., 1993. Life and death in moving fluids: hydrodynamic effects on chemosensory-mediated predation. *Ecology*. 74 (5), 1428-1443.
- Welsh, D.T., 2003. It's a dirty job but someone has to do it: the role of marine benthic macrofauna in organic matter turnover and nutrient recycling to the water column. *Chemistry and Ecology*. 19 (5), 321-342.



- Weng, K.C., Boustany, A.M., Pyle, P., Anderson, S.D., Brown, A., Block, B.A., 2007. Migration and habitat of white sharks (*Carcharodon carcharias*) in the eastern Pacific Ocean. *Marine Biology*. 152 (4), 877-894.
- Westerberg, H., Lagenfelt, I., 2008. Sub-sea power cables and the migration behaviour of the European eel. *Fisheries Management and Ecology*. 15 (5–6), 369–375.
- Whitehead, D., Collin, S., 2004. The functional roles of passive electroreception in non-electric fishes. *Animal Biology*. 54 (1), 1-25.
- Widdows, J., Brinsley, M., 2002. Impact of biotic and abiotic processes on sediment dynamics and the consequences to the structure and functioning of the intertidal zone. *Journal of sea Research*. 48 (2), 143-156.
- Wildish, D.J., Miyares, M.P., 1990. Filtration rate of blue mussels as a function of flow velocity: preliminary experiments. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*. 142 (3), 213-219.
- Wilhelm, G., 1995. Contribution à l'étude de l'étrille *Necora puber* (Crustacea, Brachyura) dans le Mor-Braz (Bretagne Sud): données halieutiques, biologiques et pathologiques (Doctoral dissertation, Paris 6).
- Wilhelmsson, D., Langhamer, O., 2014. The influence of fisheries exclusion and addition of hard substrata on fish and crustaceans. In *Marine renewable energy technology and environmental interactions* (pp. 49-60). Springer, Dordrecht.
- Wilson, D.S., Coleman, K., Clark, A.B., Biederman, L., 1993. Shy-bold continuum in pumpkinseed sunfish (*Lepomis gibbosus*): An ecological study of a psychological trait. *Journal of comparative psychology*. 107 (3), 250.
- Wilson, R., Reuter, P., Wahl, M., 2005. Muscling in on mussels: new insights into bivalve behaviour using vertebrate remote-sensing technology. *Marine Biology*. 147 (5), 1165-1172.
- Wilson, A.D., Godin, J.G.J., 2009. Boldness and behavioral syndromes in the bluegill sunfish, *Lepomis macrochirus*. *Behavioral Ecology*. 20 (2), 231-237.
- Wilson, J.C., Elliott, M., Cutts, N.D., Mander, L., Mendão, V., Perez-Dominguez, R., Phelps, A., 2010. Coastal and offshore wind energy generation: is it environmentally benign ?. *Energies*. 3 (7), 1383-1422.

- Wilson, M.L., Weissburg, M.J., 2013. Biotic structure indirectly affects associated prey in a predator-specific manner via changes in the sensory environment. *Oecologia*. 171 (2), 427-438.
- Wiltschko, R., 1995. *Magnetic Orientation in Animals*, Springer Science & Business Media. Berlin, Heidelberg 297 p.
- Wiltschko, W., Wiltschko, R., 2005. Magnetic orientation and magnetoreception in birds and other animals. *Journal of Comparative Physiology*. 191, 675–693.
- Wiltschko, R., Wiltschko, W., 2019. Magnetoreception in birds. *Journal of the Royal Society Interface*. 16 (158), 20190295.
- WindEurope, 2020. *Wind energy in Europe in 2019 trends and statistics*. 24 p.
- Winklhofer, M., Kirschvink, J., 2010. A quantitative assessment of torque-transducer models for magnetoreception. *Journal of the Royal Society Interface*. 7, 273–289.
- Wolf, M., McNamara, J.M., 2012. On the evolution of personalities via frequency-dependent selection. *The American Naturalist*. 179 (6), 679-692.
- Woodruff, D.L., Schultz, I.R., Marshall, K.E., Ward, J.A., Cullinan, V.I., 2012. *Effects of Electromagnetic Fields on Fish and Invertebrates: Task 2.1. 3: Effects on Aquatic Organisms-Fiscal Year 2011 Progress Report-Environmental Effects of Marine and Hydrokinetic Energy (No. PNNL-20813 Final)*. Pacific Northwest National Lab.(PNNL), Richland, WA (United States).
- Woodruff, D., Cullinan, V., Copping, A., Marshall, K., 2013. *Effects of Electromagnetic Fields on Fish and Invertebrates Task 2.1.3: Effects on Aquatic Organisms Fiscal Year 2012 Progress Report (No. PNNL-22154)*. Pacific Northwest National Laboratory, Richland, Washington (USA).
- Worster, S., Mouritsen, H., Hore, P.J., 2017. A light-dependent magnetoreception mechanism insensitive to light intensity and polarization. *Journal of The Royal Society Interface*. 14 (134), 20170405.
- Worzyk, T., 2009. *Submarine power cables: design, installation, repair, environmental aspects*. Springer, Berlin, Heidelberg 296 p.
- Wyman, M., Klimley, A., Battleson, R., Agosta, T., Chapman, E., Haverkamp, P., Pagel, M., Kavet, R., 2018. Behavioral responses by migrating juvenile salmonids to a subsea high-voltage DC power cable. *Marine Biology*. 165, 134.

– Z –

- Zhao, L., Zheng, Y., Nicholaus, R., Lukwambe, B., Zhu, J., Yang, W., Zheng, Z., 2019. Bioturbation by the razor clam *Sinonovacula constricta* affects benthic nutrient fluxes in aquaculture wastewater treatment ecosystems. *Aquaculture Environment Interactions*. 11, 87-96.
- Zimmerman, S., Zimmerman, A.M., Winters, W.D., Cameron, I.L., 1990. Influence of 60-Hz magnetic fields on sea urchin development. *Bioelectromagnetics: Journal of the Bioelectromagnetics Society, The Society for Physical Regulation in Biology and Medicine, The European Bioelectromagnetics Association*. 11 (1), 37-4

**Titre : Développement de méthodes de suivi des effets des champs magnétiques produits par les câbles d'alimentation sous-marins sur la faune marine**

**Mots clés :** comportement animal, champs magnétiques artificiels, câbles électriques sous-marins, benthos

**Résumé :** Ces dernières années, la volonté d'exploiter les énergies marines renouvelables s'est renforcée et les projets de construction en haute mer se multiplient. L'électricité ainsi produite est acheminée jusqu'à la côte par un réseau de câbles sous-marins généralement enfouis dans le sédiment. Or, ces derniers émettent des champs magnétiques alternatifs AC ou continus DC d'intensité élevée (jusqu'à 30 fois supérieure au champ géomagnétique), dont les effets potentiels sur la faune marine sont encore mal connus. De nombreux organismes marins utilisent en effet le champ magnétique terrestre pour orienter leur déplacement à petite et large-échelle. Dans ce contexte, cette thèse avait pour objectif d'explorer les réponses comportementales d'organismes benthiques, lors d'exposition à des champs magnétiques d'intensités similaires à celles théoriquement émises par les câbles sous-marins. Selon une approche multi-modèles ciblant des groupes taxonomiques variés, les expérimentations ont été menées en milieu contrôlé, sur la raie bouclée *Raja clavata*, l'étrille *Necora puber*, la moule bleue *Mytilus edulis* et le couteau arqué *Ensis magnus*. Les champs magnétiques artificiels ont été émis grâce à un dispositif, surnommé le *Magnotron*, basé sur le principe des bobines de Helmholtz et couplé à une interface numérique permettant le contrôle des intensités générées. Des comportements à forte valeur écologique ont été étudiés : chez la raie le comportement de camouflage, chez l'étrille les comportements de mise à l'abri, d'alimentation et de déplacements et chez la moule et le couteau, les activités de filtration et de bioturbation, respectivement. De manière générale, les expositions aux champs magnétiques artificiels n'ont pas causé de changements comportementaux significatifs chez aucune des quatre espèces. Ces travaux de thèse sont les premiers à évaluer la magnéto-sensibilité des mollusques bivalves et fournissent des données précieuses pour de futures recherches. Il est maintenant nécessaire d'évaluer les effets d'expositions de moyenne et longue-durée et d'explorer la sensibilité des jeunes stades de vie.

**Titre : New tools to evaluate the effects of magnetic fields from submarine power cables on marine fauna**

**Keywords :** animal behavior, artificial magnetic fields, submarine power cables, benthic species

**Abstract :** In recent years, the desire to exploit marine renewable energies has grown and offshore construction projects have multiplied. The electricity produced is transported to the coast by a network of underwater cables generally buried in the sediment. However, these cables emit high intensity alternative AC or direct DC magnetic fields (up to 30 times higher than the geomagnetic field), whose potential effects on marine fauna are still poorly understood. Many marine organisms use the Earth's magnetic field to guide their movements at small and large scale. In this context, the objective of this thesis was to explore the behavioral responses of benthic organisms when exposed to magnetic fields of similar intensity to those theoretically emitted by submarine cables. According to a multi-model approach targeting various taxonomic groups, experiments were conducted in a controlled environment on the thornback ray *Raja clavata*, the velvet crab *Necora puber*, the blue mussel *Mytilus edulis* and the razor clam *Ensis magnus*. Artificial magnetic fields were emitted thanks to a device, named the *Magnotron*, based on the principle of Helmholtz coils, with computer monitoring allowing the control of the generated intensities. Behaviors of high ecological value were studied: camouflage behavior in rays, sheltering, feeding and movement behaviors in velvet crabs, filtration and bioturbation activities in mussels and razor clams, respectively. Overall, exposures to artificial magnetic fields did not cause significant behavioral changes in any of the four species. Present work is the first to evaluate magneto-sensitivity in bivalve mollusks and provides valuable data for future research. It is now necessary to evaluate the effects of medium and long term exposures and to explore the sensitivity of young life stages.