



THÈSE

En vue de l'obtention du

DOCTORAT DE L'UNIVERSITÉ DE TOULOUSE

Délivré par *l'Université Toulouse III - Paul Sabatier*

Discipline ou spécialité : *Sciences de l'Eau et de l'Environnement*

Présentée et soutenue par

Myriam GRABA

Le : *16/12/2011*

Titre :

Modélisation des interactions biophysiques entre la dynamique du biofilm épilithique et l'hydrodynamique locale.

JURY

J.-L. ROLS,	<i>Professeur, Université Toulouse III,</i>	Président
G. BELAUD,	<i>Maitre de Conférences, Université de Montpellier,</i>	Rapporteur
A. ELOSEGI,	<i>Professeur, Université du Pays Basque, Espagne,</i>	Rapporteur
F. MOULIN,	<i>Maitre de Conférences, Université Toulouse III,</i>	Examineur
J.-M. SANCHEZ-PEREZ	<i>Directeur de recherche, CNRS, Université Toulouse III,</i>	Directeur de thèse
S. SAUVAGE	<i>Directrice de recherche, CNRS, Université Toulouse III,</i>	Co-directrice de thèse

Ecole doctorale :

Sciences de l'Univers, de l'Environnement et de l'Espace

Unité de recherche :

Laboratoire Ecologie Fonctionnelle et Environnement (UMR 5245, CNRS, INP, UPS)

Directeur(s) de Thèse :

SANCHEZ-PEREZ José-Miguel (Directeur)

SAUVAGE Sabine (Co-directrice)

Résumé

Les interactions entre l'hydrodynamique locale, la structure et la dynamique temporelle du biofilm épilithique ont été étudiées par analyse et modélisation de séries temporelles de biomasse et de la composition algale sur trois séries de données obtenues en canaux expérimentaux et *in situ*. Deux séries temporelles ont été obtenues dans des conditions contrôlées à l'Institut de Mécanique des Fluides de Toulouse: la première dans un canal à vitesse constante d'écoulement, et la seconde dans un canal à trois sections avec trois vitesses d'écoulement incluant un test d'arrachage du biofilm en fin d'expérience. La dernière série temporelle a été collectée sur un banc de galet de la Garonne (France) en amont de Toulouse durant la période de Septembre 2008 à Septembre 2009.

Trois formulations décrivant le processus de détachement chronique du biofilm ont été confrontées à la première série de données. Ces trois formulations sont respectivement fonction du débit Q , de la vitesse de frottement u_* et du nombre de Reynolds rugueux k^+ . Elles sont intégrées dans un modèle simple décrivant la dynamique de croissance du biofilm épilithique comme un équilibre entre une croissance phototrophique et une perte chronique dépendante de l'hydrodynamique. Les résultats d'application de ces trois formulations à la première série de données obtenues en canal, ont montré que la dynamique du biofilm épilithique est mieux reproduite en considérant comme variables externes de forçage du détachement chronique, des descripteurs de l'hydrodynamique locale et de la turbulence en proche parois que sont la vitesse de frottement (u_*) et la rugosité turbulente (k^+). Néanmoins l'utilisation de la rugosité turbulente donne le meilleur résultat car ce descripteur tient compte non seulement de l'effet de l'hydrodynamique mais aussi de l'évolution de la forme et des dimensions du substratum qui est fonction de l'épaisseur et de la structure du biofilm qui le colonise.

L'analyse de la série temporelle obtenue dans le canal à trois vitesses d'écoulement a révélé que la structure du biofilm, sa composition algale et sa résistance au détachement catastrophique étaient fortement conditionnées par les caractéristiques hydrodynamiques locales subies pendant la période de croissance. Ceci met en évidence l'importance de la prise en compte du rôle de cette hydrodynamique locale dans la modélisation du processus de détachement catastrophique associé aux crues, et plus généralement, son rôle dans les différents processus régissant la dynamique temporelle du biofilm épilithique.

En tenant compte des résultats obtenus dans les expérimentations et modélisations des interactions biofilm/écoulement dans les canaux expérimentaux précédemment décrites, une nouvelle approche est utilisée pour la modélisation de la série temporelle obtenue *in situ*. Cette approche tient compte de l'effet des interactions hydrodynamiques locales/structure et composition du biofilm sur sa dynamique temporelle et de la pression de broutage par les invertébrés aquatiques. Cette nouvelle approche permet ainsi de reproduire tous les cycles de croissance et de détachement du biofilm observés *in situ* en prenant en compte l'effet de la température, de l'intensité lumineuse, des différents processus de détachement (chronique, catastrophique et autogénique) ainsi que la perte par broutage. L'action par broutage direct semble être négligeable face à l'action indirecte des invertébrés liée à leurs déplacements qui déstructurent les couches algo-bactériennes et modifient les capacités d'accrochage du biofilm au substrat.

Mots clés : Biofilm épilithique, dynamique temporelle, hydrodynamique locale, détachement, composition algale et modélisation.

Abstract

Interactions between local hydrodynamics and epilithic biofilm structure and temporal dynamics have been investigated through analyses and modeling of temporal data of biomass, algal composition and local hydrodynamics evolution obtained in experimental channels and in situ. Two of the used temporal data were obtained in controlled conditions at the Institut de Mécanique des Fluids de Toulouse: the first one in a channel with constant flow velocity, and the second in a channel with three sections and three different flow velocities including a test of detachment of the epilithic biomass at the end of the experiment. The last temporal data was collected on a bench of pebble of the Garonne (France) upstream to Toulouse during period from September, 2008 till September, 2009.

Three formulations of biomass chronic detachment that integrated successively the discharge Q , the friction velocity u_* and the roughness Reynolds number $k^+ = u_* k_s / \nu$ (ν =water kinematic viscosity) as descriptors of flow conditions have been confronted to the first series of data. These formulations were integrated into a simple model describing the dynamics of growth of epilithic biomass as a balance between phototrophic growth and a chronic loss dependent on the hydrodynamics. The results of application of these three formulations to the first series of data showed that the dynamics of the epilithic biomass is better reproduced by considering as external variable of forcing the chronic detachment, the friction velocity (u_*) and the turbulent roughness (k^+) that are descriptors of local hydrodynamics and turbulence in the near bed region. Nevertheless the use of the turbulent roughness gives the best result because this descriptor takes into account not only the effect of the hydrodynamics but also the evolution of the shape and the dimensions of the substratum according to the thickness and the structure of the biofilm which colonizes it.

The analysis of the temporal series obtained in the channel with three flow velocities revealed that the structure, the algal composition and its resistance in the catastrophic detachment of the epilithic biomass were strongly conditioned by the local hydrodynamics endured during the period of growth. This brings to light the importance and the role of this local hydrodynamics in modeling the catastrophic detachment process associated with the floods and more generally its role in the various processes governing the temporal dynamics of epilithic biomass.

Considering the previously described results obtained in the experiments and the in the modeling of the biofilm / flow interactions in the experimental channels, a new approach was used for modeling the in situ temporal series. This approach takes into account the effect of the interactions between local hydrodynamics /structure and composition of the biofilm on its temporal dynamics and the grazing pressure of the aquatic invertebrates.

This new approach allows reproducing all the growth and detachment cycles of epilithic biofilm observed in situ. This, by considering the effects of temperature, luminous intensity, various detachment processes (chronic, catastrophic and autogenic), as well as the loss by grazing pressure. This last one seems to be unimportant in front of the indirect action of the invertebrates related to their movements which disintegrate the algal-bacterial layers and modify their capacities of to hang on the substrata.

Key words: Epilithic biofilm, temporal dynamics, local hydrodynamics, detachment, algal composition and modeling.

REMERCIEMENTS

Ce travail n'aurait jamais pu aboutir sans le soutien moral et les conseils avisés de plusieurs personnes, auxquelles je voudrais rendre hommage.

Je voudrais tout d'abord remercier Eric CHAUVET, directeur du laboratoire d'Ecologie Fonctionnelle et Environnement (EcoLab UMR 5245 CNRS-UPS-INPT) et Jean-Luc PROBST, responsable du Département « Fonctionnement Biogéochimique des Ecosystèmes », pour m'avoir accueillie au sein du laboratoire et de leur équipe.

Je tiens ensuite à exprimer ma gratitude et ma reconnaissance à mes directeurs de thèse, Mme Sabine SAUVAGE (Ingénieur de Recherche, CNRS) et M. José-Miguel SANCHEZ-PEREZ (Directeur de Recherche, CNRS), qui m'ont offert l'opportunité de réaliser cette thèse et se sont rendus très disponibles au cours de ce travail.

Je remercie les personnes qui ont accepté de juger ce travail : M. Jean-Luc ROLS (Professeur, Université Paul Sabatier), M. Gilles BELAUD (Professeur, Université Montpellier 2), M. Arturo ELOSEGI (Professeur, Université de Bilbao, Espagne), Etienne PAUL (Professeur, INSA, Toulouse) et M. Frédéric MOULIN (Maître de Conférence, Institut de Mécanique de Toulouse).

Je remercie aussi particulièrement Frédéric MOULIN pour tout le temps qu'il m'a consacré et les conseils qu'il m'a prodigués, ainsi que Olivier EIFF pour m'avoir accueillie à l'Institut de Mécanique des Fluides de Toulouse au sein du groupe Ondes, Turbulence et Environnement et pour avoir contribué à faire avancer ce travail.

Un grand merci à Nabil MAJDI et Benoit MIALET (Doctorants EcoLab), pour leur disponibilité, leur sympathie et leur professionnalisme lors de notre collaboration dans la campagne d'échantillonnage sur le site de l'Aouach. Je remercie également Gemma URREA et Sergi SABATER (Université de Girona, Espagne) pour leurs contributions à l'ensemble des analyses la composition algale.

Je tiens à dédier ce travail à la mémoire de mes grand parents et de ma petite cousine *Khadidja* et surtout à exprimer ma profonde gratitude et reconnaissance à ma famille, en particulier mon père, ma mère, mes frères sans oublier ma belle-sœur, mes oncles et tantes, mes cousins et cousines qui ont toujours été présents à mes côtés.

Une pensée amicale pour Géraldine, Malika, Hakim, Ursula, Menache, la grande et la petite Amel, Hacene, Fetta et Morad, mes amis Toulousains que j'ai appris à connaître et qui m'ont soutenu durant ces trois années de thèse. A mes collègues d'Ecolab, de début et de fin de thèse, Gaelle Uzu, Laure Gandois, Sylvain Ferrant, Laurie Bothias, David Bailly, Chantha Oeurng, Huges Alexandre et Annick Correge. A mes collègues et amis de l'Université de Bejaia, Samir, Hamid, Ferhat et Morad, pour leurs encouragements, leur soutien et leur envie de me voir finir cette thèse.

Un grand merci à tous.

Nomenclature et abréviations.....	1
Liste des figures	5
Liste des tableaux	7
Introduction.....	8
Chapitre I Synthèse bibliographique.....	13
I. 1. Définitions et généralités	14
I. 2. Dynamique temporelle du biofilm épilithique.....	17
I. 3. Interaction écoulement / biofilm épilithique.....	20
I. 4. Etat de l'art de la modélisation de la dynamique du biofilm épilithique	22
I. 5. Aspects hydrodynamiques.....	27
I. 5. 1. Les couches limites turbulentes.....	27
I. 5. 2. Ecoulements doublement moyennés dans l'espace et dans le temps.....	33
I. 6. Bilan de l'état de l'art, problématique et objectif.....	35
Chapitre II Méthodologie générale.....	37
II. 1. Introduction	38
II. 2. Présentation des séries temporelles disponibles.....	39
<i>II. 2. 1. Séries temporelles acquises en milieu contrôlé</i>	<i>39</i>
II. 2. 1. 1. Expérimentation dans le canal à vitesse constante.....	40
II. 2. 1. 1. a. Description du dispositif expérimental	40
<i>Caractéristiques du montage hydraulique.....</i>	<i>41</i>
<i>Caractéristiques de l'écoulement.....</i>	<i>42</i>
<i>Conditions d'éclairement.....</i>	<i>42</i>
<i>Conditions nutritives et physico-chimiques.....</i>	<i>43</i>
<i>Caractéristiques des substrats.....</i>	<i>43</i>
II. 2. 1. 1. b. Déroulement de l'expérience.....	44
<i>Phase d'ensemencement.....</i>	<i>44</i>
<i>Echantillonnage et conditionnement du biofilm.....</i>	<i>45</i>
<i>Chlorophylle a.....</i>	<i>46</i>

Sommaire

<i>Matière Sèche (MS) et Matière Sèche Sans Cendre (MSSC)</i>	46
<i>Composition algale</i>	46
<i>Mesures hydrodynamiques</i>	46
II. 2. 1. 2. Expérimentation dans le canal à trois vitesses.....	50
II. 2. 1. 2. a. <i>Description du dispositif expérimental</i>	50
<i>Caractéristiques du montage hydraulique</i>	52
<i>Caractéristiques de l'écoulement</i>	52
<i>Conditions nutritives, physico-chimiques et caractéristiques des substrats</i> ...	53
<i>Conditions d'éclairage</i>	54
II. 2. 1. 2. b. <i>Déroulement de l'expérience</i>	54
<i>Echantillonnage et conditionnement du biofilm</i>	55
<i>Matière Sèche (MS) et Matière Sèche Sans Cendre (MSSC)</i>	56
<i>Composition algale</i>	56
<i>Mesures hydrodynamiques</i>	56
II. 2. 2. <i>Série temporelle acquise in situ sur l'Aouach (Garonne)</i>	58
II. 2. 2. 1. <i>Présentation du site d'échantillonnage</i>	59
II. 2. 2. 2. <i>Echantillonnage et conditionnement</i>	60
II. 2. 2. 3. <i>Analyse des échantillons et mesures</i>	60
<i>Matière Sèche (MS) et Matière Sèche Sans Cendre (MSSC)</i>	61
<i>Pigments et dénombrements algaux</i>	61
<i>Estimation de la pression de broutage</i>	61
<i>Rayonnement solaire et mesures physico chimiques</i>	62
<i>Débits et mesures hydrodynamiques</i>	62
II. 3. <i>Expérimentations numériques</i>	64
II. 3. 1. <i>Développement du modèle</i>	64
II. 3. 1. a. <i>Modélisation de la dynamique du biofilm épilithique en canal expérimental</i>	64
II. 3. 1. b. <i>Modélisation de la dynamique du biofilm épilithique in situ</i>	65
II. 3. 2. <i>Résolution numérique</i>	66

Sommaire

II. 3. 3. Valeurs initiales et calibrage des coefficients empiriques.....	66
II. 3. 3. a. Simulations dans le canal à vitesse constante.....	67
II. 3. 3. b. Simulation des données de terrain.....	67
II. 3. 4. Test des performances des modèles de simulations.....	67
Chapitre III Effet de la turbulence sur le détachement chronique du biofilm épilithique.....	69
III. 1. Contexte et objectifs.....	70
III. 2. Principaux résultats et discussions.....	71
III. 3. Conclusion.....	74
III. 4. Publication dans <i>Water Resources Research</i>	75
Chapitre IV Interaction hydrodynamique locale-structure et dynamique du biofilm épilithique : Etude expérimentale.....	90
IV. 1. Contexte et objectifs.....	91
IV. 2. Principaux résultats et discussion.....	93
IV. 3. Conclusion et perspective.....	97
IV. 4. Publication en révision pour re-soumission à <i>Water Research</i>	99
Chapitre V Importance des interactions hydrodynamique/structure et composition du biofilm épilithique : Vers une nouvelle approche pour la modélisation de la dynamique du biofilm épilithique.....	124
V.1. Contexte et objectifs.....	125
V. 2. Principaux résultats et discussions.....	126
V. 3. Conclusion et perspective.....	135
V. 4. Publication en cours de préparation pour soumission dans <i>River Research and Application</i>	136
Chapitre VI Conclusion générale et perspectives.....	179
VI. 1. Conclusion.....	180
VI. 2. Perspectives.....	183
Références bibliographiques.....	187

Nomenclature et abréviations

A	: Constante de rugosité de la loi logarithmique, (adim)
EPS	: Substance polymérique extracellulaire
B	: Biomasse épilithique, (g m^{-2})
B_b	: Biomasse bactérienne active, (cellules m^{-2})
B_{init}	: Biomasse épilithique initiale, (g m^{-2})
B_{max}	: Biomasse épilithique maximum mesurée (MSSC ou Chl-a), (g m^{-2})
$B_{meas,i}$: La $i^{\text{ème}}$ mesure de MSSC ou Chl-a, (g m^{-2})
$B(t_i)$: La biomasse simulée au temps t_i , (g m^{-2})
B_0	: Biomasse minimale pour commencer une croissance, (g m^{-2})
$\overline{B_{meas}}$: La moyenne de toutes les valeurs mesurées, (g m^{-2})
C	: Fonction de colonisation, ($\text{g m}^{-2} \text{ jour}^{-1}$)
C_{auto}	: Coefficient empirique du détachement autogénique, ($\text{m}^2 \text{ Cellules}^{-1} \text{ jour}^{-1}$)
C_{det}	: Coefficient empirique du détachement chronique, ($\text{s m}^{-3} \text{ Jour}^{-1}$)
C'_{det}	: Coefficient empirique du détachement chronique, ($\text{s m}^{-1} \text{ Jour}^{-1}$)
C''_{det}	: Coefficient empirique du détachement chronique, (Jour^{-1})
$C_{det Bb}$: Coefficient empirique de perte de la biomasse bactérienne, ($\text{g}^{-1} \text{ m}^2 \text{ jour}^{-1}$)
Chl-a	: Chlorophyll-a, (g m^{-2})
C_k	: Constante empirique de la loi exponentielle des intensités turbulentes, (adim)
d	: Hauteur de déplacement de l'origine de la loi log, (cm)
d_{84}	: Taille de grain pour laquelle 84% des substrats sont plus fins, (cm)
D	: Fonction de détachement de la biomasse épilithique, ($\text{g m}^{-2} \text{ jours}^{-1}$)
D_{auto}	: Fonction de détachement autogénique de la biomasse épilithique, ($\text{g m}^{-2} \text{ jour}^{-1}$)
D_{Chron}	: Fonction de détachement chronique de la biomasse épilithique, ($\text{g m}^{-2} \text{ jour}^{-1}$)
D_{Cat}	: Fonction de détachement catastrophique de la biomasse épilithique, ($\text{g m}^{-2} \text{ jour}^{-1}$)
D_{Bb}	: Fonction de perte de la biomasse bactérienne, ($\text{Cellules m}^{-2} \text{ jour}^{-1}$)
D_u	: Constante empirique de la loi exponentielle des intensités turbulentes, (adim)

Nomenclature et abréviations

D_v	: Constante empirique de la loi exponentielle des intensités turbulentes, (adim)
D_w	: Constante empirique de la loi exponentielle des intensités turbulentes, (adim)
E	: Coefficient d'efficacité de Nash-Sutcliffe, (adim)
ES	: Erreur standard sur les valeurs mesurées, (g m^{-2})
$ES_{meas,i}$: Erreur standard sur la $i^{\text{ème}}$ mesure, (g m^{-2})
F_r	: Nombre de Froude, (adim)
g	: Constante de gravité, (m s^{-2})
G	: Fonction de croissance de la biomasse épilithique, ($\text{g m}^{-2} \text{ jour}^{-1}$)
G_{Bb}	: Fonction de croissance de la biomasse bactérienne, ($\text{cellules m}^{-2} \text{ jour}^{-1}$)
h	: Tirant d'eau, (cm ou m)
I	: Intensité lumineuse intégrée sur un jour, (E m^{-2})
k_{cat}	: Coefficient empirique du détachement catastrophique, ($\text{s m}^{-3} \text{ Jour}^{-1}$)
K_I	: Coefficient empirique de demi saturation en lumière, (E m^{-2})
k_{inv}	: Constante inverse de demi-saturation, (E m^{-2})
k_s	: Hauteur de rugosité équivalente en grain de sable de Nikuradsé, (cm ou m)
k^+	: Nombre de Reynolds rugueux, (adim)
LDA	: Laser Doppler Anémométrie
MSSC	: Matière sèche sans cendre, (g m^{-2})
n	: Nombre d'acquisitions LDA par point de mesure, (adim)
N	: Nombre de mesure biologique (MSSC ou Chl-a), (adim)
PAR	: Photosynthetically active radiation, ($\mu\text{E m}^{-2} \text{ s}^{-1}$)
P	: Production annuelle des brouteurs (mg MS m^{-2})
P_d	: Production journalière des brouteurs ($\text{mg MS m}^{-2} \text{ Jour}^{-1}$)
Q	: Débit d'écoulement, ($\text{m}^3 \text{ s}^{-1}$)
Q_{crit}	: Débit critique d'arrachage du biofilm épilithique, ($\text{m}^3 \text{ s}^{-1}$)
R	: Rayon hydraulique, (m)
Re	: Nombre de Reynolds, (adim)

Nomenclature et abréviations

s	: Surface d'un substrat, (m^2)
S	: Pente du canal, (adim)
t	: Temps, (jour)
T	: Température, ($^{\circ}C$)
T_0	: Température de référence = 20, ($^{\circ}C$)
TFN_{Gr}	: Besoin en énergie des brouteurs de biofilm, ($g\ m^{-2}Jour^{-1}$)
U	: Vitesse instantanée dans la direction longitudinale, ($cm\ s^{-1}$ ou $m\ s^{-1}$)
\bar{U}	: Vitesse dans la direction longitudinale moyennée dans le temps, ($cm\ s^{-1}$ ou $m\ s^{-1}$)
$\langle \bar{U} \rangle_{xy}$: Vitesse dans la direction longitudinale doublement moyennée dans le temps et dans l'espace, ($cm\ s^{-1}$)
u'	: Fluctuation des vitesses dans la direction longitudinale, ($cm\ s^{-1}$ ou $m\ s^{-1}$)
$\langle u'w' \rangle_{xy}$: Tensions de cisaillement de Reynolds doublement moyennées, ($cm^2\ s^{-2}$)
$urms$: Moyenne des Fluctuation des vitesses dans la direction longitudinale (Root Mean Square of Velocity U), ($cm\ s^{-1}$)
u^*	: Vitesse de frottement, ($cm\ s^{-1}$ ou $m\ s^{-1}$)
u^*_{crit}	: Vitesse de frottement critique, ($cm\ s^{-1}$ ou $m\ s^{-1}$)
V	: Vitesse instantanée dans la direction transversale, ($cm\ s^{-1}$ ou $m\ s^{-1}$)
\bar{V}	: Vitesse dans la direction transversale moyennée dans le temps, ($cm\ s^{-1}$ ou $m\ s^{-1}$)
v'	: Fluctuation des vitesses dans la direction transversale, ($cm\ s^{-1}$ ou $m\ s^{-1}$)
W	: Vitesse instantanée dans la direction verticale, ($cm\ s^{-1}$ ou $m\ s^{-1}$)
\bar{W}	: Vitesse dans la direction verticale moyennée dans le temps, ($cm\ s^{-1}$ ou $m\ s^{-1}$)
w	: Fonction de déficit de la vitesse longitudinale par rapport à la loi log
w'	: Fluctuation des vitesses dans la direction verticale, ($cm\ s^{-1}$ ou $m\ s^{-1}$)
z	: Distance à partir du lit du canal, (cm)
z_0	: Longueur des rugosités, (cm)
μ_{Bb}	: Taux maximum spécifique de croissance de la biomasse bactérienne, ($jour^{-1}$)
μ_{max}	: Taux maximum spécifique de croissance de la biomasse épilithique, ($jour^{-1}$)
ν	: Viscosité cinématique du fluide, ($m^2\ s^{-1}$)

Nomenclature et abréviations

μ	: Viscosité dynamique du fluide, (N.s m ⁻²)
β	: Coefficient de dépendance à la température de la biomasse, (°C ⁻¹)
β_{Bb}	: Coefficient de dépendance à la température de l'activité bactérienne, (°C ⁻¹)
Δ	: Hauteur des rugosités, (cm)
κ	: Constante universelle de Von Karman, (adim)
τ	: Tenseur des contraintes de Reynolds, (cm ² s ⁻² ou m ² s ⁻²)
Π	: Paramètre de Coles, (adim)
χ^2	: Indice de conformité, (adim)

Liste des figures

Figure I. 1. Observations du biofilm épilithique de rivière à l'échelle microscopique (a) et du galet (b).....	15
Figure I. 2. Courbe théorique de croissance.....	18
Figure I. 3. Dynamique des interactions biofilm épilithique-écoulement.....	22
Figure I. 4. Couche limite avec surface libre	30
Figure II. 1. Schématisation de la démarche de l'étude.....	38
Figure II. 2. Schéma du dispositif expérimental.....	40
Figure II. 3. Photo du système de filtration de l'eau de Garonne.....	41
Figure II. 4. Photographie et schéma de l'agencement des substrats dans le canal.....	44
Figure II. 5. Photos des faisceaux laser.....	47
Figure II. 6. Positions des profils verticaux A, B et C pour les mesures laser doppler anémométrie et le calcul des valeurs doublement moyennées ($\langle \text{Values} \rangle_{xy} = (2 \text{ Valeurs en A} + 4 \text{ Valeurs en B} + 2 \text{ Valeurs en C})/8 = (\text{Valeur en A} + 2 \text{ Valeurs en B} + \text{Valeurs en C})/4$).....	48
Figure II. 7. Schéma du dispositif laser.	49
Figure II. 8. Photos des différentes zones du canal biologique après modification.....	51
Figure II. 9. Système de refroidissement (a) entrée de l'eau de Garonne et (b) sortie de l'eau de Garonne après qu'elle ait refroidi l'eau du canal.....	52
Figure II. 10. Schéma du canal après redimensionnement.....	53
Figure II. 11. Plaques de prélèvements (hémisphères en rose) pour le test d'arrachage..	55
Figure II. 12. Schéma descriptif du dispositif de mesure par PIV.....	57
Figure II. 13. Photo du site d'échantillonnage en période d'étiage.....	59

Liste des figures

- Figure III. 1.** Comparaison des valeurs de MSSC (g/m^2) mesurées avec les valeurs simulées à l'aide des trois formulations du détachement chronique : $D = C_{det} Q B$ ($\chi^2 = 1182, E=0,34$), $D = C'_{det} u_* B$ ($\chi^2 = 555, E=0,63$), et $D = C''_{det} k^+ B$ ($\chi^2 = 18, E=0,81$)..... 72
- Figure III. 2.** Comparaison des valeurs de Chl-a (g/m^2) mesurées avec les valeurs simulées à l'aide des trois formulations du détachement. $D = C_{det} Q B$ ($\chi^2 = 1297, E=0,35$), $D = C'_{det} u_* B$ ($\chi^2 = 371, E=0,82$), et $D = C''_{det} k^+ B$ ($\chi^2 = 198, E=0,91$)..... 73
- Figure IV. 1.** Vues supérieures de l'évolution des biofilms épilithiques dans les sections LV et HV à 8 (a, e), 14 (b, f), 21 (c, g) et 28 (d, h) jours après ensemencement 93
- Figure IV. 2.** Evolution de la Matière sèche \pm SE et de la Matière sèche sans cendre \pm SE (g m^{-2}) dans les trois sections d'écoulement (LV, IV et HV)..... 94
- Figure IV. 3.** Variation de la vitesse de frottement u_* , de la longueur de rugosité équivalente de Nikuradse k_s et du Reynolds rugueux k^+ LV : faible vitesse, IV : vitesse intermédiaire et HV : forte vitesse..... 95
- Figure V. 1.** Résultat de la première simulation (S1) pour la période de Septembre 2008 à Septembre 2009 : Comparaison entre la biomasse épilithique simulée et la biomasse épilithique observée MSSC (moyenne \pm SE) ($\chi^2 = 3172$ and $E=0,51$)..... 127
- Figure V. 2.** Division de la période d'étude en six périodes et résultat de la deuxième simulation (S2) pour la période de Septembre 2008 à Septembre 2009 : comparaison entre la biomasse épilithique simulée et la biomasse épilithique observée MSSC (moyenne \pm SE) ($\chi^2 = 394,32$ and $E=0,89$)..... 130
- Figure V. 3. (a)** location des individus (périodes de croissance P1, P2,...et P6) selon un plan factoriel d'Analyse en Composantes Principales **(b)** Projection des variables selon un plan factoriel d'Analyse en Composantes Principales..... 131
- Figure V. 4.** Evolution de la pression de broutage des *Nématodes* et des larves de *Chironomides* et *Trichoptères*..... 132

Liste des tableaux

Tableau III. 1. Valeurs de paramètres empiriques et numériques des simulations.....	72
Tableau IV. 1 Mesures de la biomasse (MS) dans le test d'arrachage appliqué aux biofilms pris dans les trois sections LV, IV et HV (vitesses d'écoulement égales respectivement à 0.10 m s^{-1} , 0.25 m s^{-1} et 0.40 m s^{-1}) avec u_* dans le canal d'arrachage allant jusqu'à 0.064 ms^{-1}	97
Tableau V. 1. Valeurs des paramètres empiriques trouvés pour la simulation S1.....	127
Tableau V.2. Abondance relative (%) des taxa dépassant 5 % classifiée selon leur morphotype (C: coloniale, F: filamenteuse, FU: unicellulaire fixée, FrU: Unicellulaire libre).....	128
Tableau V.3. Subdivision de la période étudiée selon la vitesse de frottement moyenne durant la phase de croissance du biofilm.....	129
Tableau V.4. Valeurs des paramètres empiriques de la simulation (S2).....	129

Introduction

Une gestion moderne et efficace des ressources en eau, nécessite non seulement la mise en place de systèmes d'observations au niveau des cours d'eau, mais aussi la compréhension et la maîtrise de toutes les composantes qui s'y attachent, à savoir, les mécanismes de transfert de l'eau et de la matière dans les différents compartiments et interfaces du cours d'eau (eau de surface /lit mineur, eau de surface /lit majeur), à l'échelle d'un tronçon de rivière ou à l'échelle du bassin versant dans son ensemble.

En effet, les études menées par *Teissier et al.* [2002] et *Baker & Vervier* [2004] sur le fonctionnement biogéochimique des cours d'eau présentant des vitesses d'écoulements relativement élevées, ont mis en évidence la nécessité de prendre en compte toutes les interfaces actives au sein d'un hydrosystème fluvial quelles que soient leurs dimensions. Ces types de cours d'eau sont caractérisés par le fait que la majorité des processeurs biologiques impliqués dans les processus de rétention et de transformation de la matière sont fixés sur et au sein des sédiments de l'hydrosystème [*Sánchez Pérez et al.*, 2003(a,b) ; *Weng et al.*, 2003 ; *Bonvallet-Garay et al.*, 2001]. Pour ces cours d'eau à biomasse fixée, *Dahm*, [1998] et *Vervier et al.*, [2009] ont développé le concept de Compartiment Fonctionnel basé sur les notions relatives à la sectorisation géomorphologique des sites « biogéochimiquement » actifs. Ces sites sont caractérisés par le fait que les processeurs biologiques qui y sont impliqués sont étroitement liés dans leurs structures et leurs fonctionnements aux paramètres physiques de leur proche environnement.

Notre étude s'intéresse particulièrement au compartiment fonctionnel biofilm épilithique qui se développe à l'interface entre la colonne d'eau et les galets du fond du lit. Il s'agit d'un assemblage constitué d'algues, de bactéries, de champignons et d'invertébrés [*Wetzel*, 1983 ; *Lock*, 1984], dont le premier constituant (algues) est le composant dominant [*Peterson*, 1996]. En tant que producteurs de biomasse [*Minshall*, 1978; *Lock*, 1984, *Fuller et al.*, 1986; *Mayer and Likens*, 1987; *Winterbourn*, 1990] et décomposeurs aussi [*Ladd et al.*, 1982; *Ford and Lock*, 1987], les biofilms épilithiques constituent un maillon vital du réseau trophique. Ils participent au fonctionnement hydro-écologique du cours d'eau [*Battin et al.*, 2003], en particulier au niveau de la production de matière organique autochtone [*Minshall*, 1978; *Lock*, 1984], des transformations de l'azote [*Teissier et al.*, 2007, 2009] ou du fonctionnement des communautés benthiques [*Feminella et Hawkins*, 1995]. Aussi ce compartiment peut être une zone de stockage temporaire pour les contaminants circulant à la surface de l'eau. Ces contaminants peuvent être piégés, complexés avec la matière organique,

bio accumulés par les brouteurs du biofilm [Warnick and Bell, 1969 ; Williams *et al.*, 1985 ; Rhea *et al.*, 2006] et aussi être transformés et restitués dans l'eau de surface lorsque ce biofilm est détaché de son substrat. Tous ces processus liés à la dynamique de la matière organique et des contaminants sont étroitement dépendants de la structure et de la fonction du biofilm. Celui-ci étant lui-même un système complexe, plusieurs travaux ont abordé l'étude de ce biofilm par la description de paramètres globaux, telle que sa biomasse en lien avec la dynamique des éléments y transitant [Teissier *et al.*, 2001 ; 2002 ; 2007 ; 2009 ; Boulêtreau *et al.*, 2006 ; 2006].

Différents facteurs environnementaux (nutriments, intensité lumineuse, température etc..) régissent la dynamique de croissance et la structure du biofilm épilithique. Le facteur hydrodynamique est l'un des plus importants, puisqu'il est considéré comme le principal agent des perturbations naturelles dans les cours d'eau [Reiter, 1986; Power *et al.*, 1987; Biggs *et al.*, 2005]. Aussi parce qu'il affecte plusieurs processus intervenants dans cette dynamique, tels que le transfert des métabolites dans la couche diffusive laminaire à l'interface biofilm colonne d'eau [Whithford and Schumacher, 1961; Lock and John, 1979; Riber and Wetzel, 1987], la capacité des différentes espèces présentes à se déposer et s'attacher sur les galets durant la phase de colonisation, et la capacité de ces espèces à résister au processus de détachement par l'effet des forces de cisaillement exercées par l'écoulement sur le fond [Biggs and Hickey, 1994]. Ainsi, le développement du biofilm épilithique en rivière et sa structure sont la conséquence entre autres des conditions hydrodynamiques et géomorphologiques (faciès dominants, hauteur d'eau, stabilité des galets) particulières. Certains tronçons de rivières (zones torrentielles et semi-torrentielles) ne sont effectivement propices qu'au développement des communautés fixées, car les communautés libres sont « lessivées » par des temps de transfert très courts [Reynolds *et al.*, 1994].

La grande variabilité des communautés qui composent les biofilms épilithiques, et la multitude des processus biologiques, physiques et physico-chimiques qui s'y déroulent induisent une grande complexité structurelle. Cette complexité rend leur étude expérimentale particulièrement difficile. Les modèles mathématiques constituent alors des instruments privilégiés pour exprimer de façon quantitative la vision que nous possédons de ces systèmes et d'en vérifier la pertinence par comparaison avec des résultats expérimentaux. Ces modèles sont aussi un outil de changement d'échelle (depuis l'étude des processus jusqu'à l'application en milieu naturel) permettant de transférer les connaissances acquises au niveau de l'agrégat jusqu'au fonctionnement de l'écosystème [Boulêtreau , 2007].

Dans ce cadre, nous nous sommes intéressé dans ce travail, à la modélisation des mécanismes d'interaction entre la structuration et la dynamique temporelle de la biomasse du biofilm épilithique durant ses différentes phases de croissance, en intégrant les caractéristiques hydrodynamiques locales de l'écoulement. Ceci, en s'appuyant sur des données expérimentales en conditions contrôlées et *in situ* parallèlement à la réalisation de travaux de modélisation.

Ainsi, en introduction générale, nous avons commencé dans le chapitre 1 par présenter un résumé du contexte général et de l'état de l'art sur l'étude des interactions biofilm écoulement et sur la modélisation de la dynamique temporelle du biofilm épilithique. Ensuite, l'ensemble des méthodologies relatives à l'acquisition des données en laboratoire et *in situ*, et au choix des sous modèles et des paramètres pour les expérimentations numériques sont présentées dans le chapitre 2.

Dans le chapitre 3, nous nous sommes intéressés dans un premier temps au processus de détachement chronique associé à la dynamique de la biomasse du biofilm épilithique. Ceci, afin de caractériser l'effet de l'hydrodynamique locale et de définir un meilleur descripteur pour la variable de forçage du processus de détachement chronique. Les résultats de mesures de croissance du biofilm dans un canal expérimental à vitesse constante situé à l'IMFT effectués par *Y. Bercovitz, Y. F. Moulin et S. Boulêtreau* (2006), ont été utilisés pour tester trois formulations de la fonction du détachement chronique à l'aide du modèle avec un minimum de paramètres adéquats développé par *Boulêtreau et al.*, [2008]. La première est fonction du débit Q , la deuxième utilise la vitesse de frottement u_* et la troisième, la rugosité turbulente k^+ . Ce chapitre a été valorisé par une publication dans la revue *Water Resources Research*.

Dans le chapitre 4, nous nous sommes intéressés à l'interaction entre la structuration du biofilm et l'écoulement, à travers des résultats de mesure de croissance de biofilms, de l'hydrodynamique locale et de détermination de la composition taxonomique des biofilms, obtenus dans une expérience menée par deux étudiants stagiaires à l'IMFT (*Y. PELTIER* 2007 et *C. Pen* 2008), dans un canal artificiel à trois sections avec différentes vitesses d'écoulements (10, 25 et 45 cm s⁻¹). Un test d'arrachage a été aussi appliqué à la fin de l'expérience de croissance, aux biofilms cultivés dans chacune des trois sections d'écoulement. L'analyse des résultats de ce travail fait l'objet d'une publication en cours de révision pour re-soumission dans la revue *Water Research*.

Sur la base des résultats présentés dans les chapitres 3 et 4, une nouvelle approche pour modéliser la dynamique du biofilm épilithique dans les cours d'eau est proposée dans le chapitre 5. Cette approche tient compte de l'effet de l'hydrodynamique locale sur la dynamique du biofilm mais aussi de la variation de sa composition algale en fonction de l'historique de cette hydrodynamique. Les données biologiques ont été acquises par *N. Majdi* et *B. Mialet* (doctorants à EcoLab), et les données hydrodynamiques par nous-même sur le site de l'Aouach (36 km en amont de Toulouse, sur la Garonne) durant la période de Septembre 2008 à Septembre 2009. Les résultats de ce travail font aussi l'objet d'un article en préparation.

Enfin, ce manuscrit se termine par une conclusion générale dans laquelle sont rappelés les principaux résultats obtenus dans ce travail, et les perspectives qu'ils permettent d'envisager.

Chapitre I

Synthèse bibliographique

I. 1. Définitions et généralités

Le biofilm est un ensemble de microorganismes qui se développe dans les milieux aqueux et qui forme une couche visqueuse de couleur brunâtre ou verdâtre d'épaisseur variant entre quelques micromètres à quelques centimètres. Ces microorganismes sont associés à des particules détritiques enchevêtrées entre elles grâce à une matrice composée de substance polymérique extracellulaire (exopolymères) communément appelé SPE ou EPS en anglais (*Extracellular Polymeric Substances*). L'ensemble adhère à des surfaces submergées ou soumises à un environnement aqueux formant ainsi un film biologique appelé biofilm [Costerton *et al.*, 1987 ; Lock ,1993] (figure I.1.a).

La formation des biofilms concerne les milieux aquatiques naturels (aquifères, lacs, rivières, mers), les tissus vivants (tissus épithéliaux, dents, racines...), les biomatériaux médicaux (ustensiles médicaux, prothèses...), ainsi que les dispositifs industriels et sanitaires (climatiseurs, réseaux de distribution d'eau potable, coques de navire...). Leur développement est souvent associé à de lourds enjeux sociétaux : dégradation des installations portuaires, bio-salissures des coques de navire, contamination et dégradation des équipements des industries agroalimentaires et des réseaux d'irrigation ou d'eau potable etc... [Boulêtreau *et al.*, 2006].

La terminologie du mot biofilm associée en anglais aux mots *river* ou *lotic*, désigne un assemblage défini par Wetzel [1983] comme une communauté microbienne complexe composée d'algues, de bactéries, de champignons, d'animaux et de détritiques organiques et inorganiques. Ce type de biofilm qui se développe attaché à un substrat inorganique ou organique, vivant ou mort est traditionnellement et majoritairement désigné sous le nom de périphyton. Ce dernier se développe dans les cours d'eau à forte hydrodynamique où le temps de séjour des masses d'eau est très court et incompatible avec la croissance d'une biomasse microbienne en suspension à l'origine de processus planctoniques [Reynolds *et al.*, 1994]. Les interfaces liquide-solide comme les substrats rocheux (galets, blocs etc..), les sédiments ou les macrophytes constituent alors des supports favorables à l'installation et au développement de ces assemblages.

Ainsi, plusieurs qualificatifs désignent le type d'assemblage selon le type de support colonisé : l'épiphyton colonise les plantes aquatiques, l'épisammon colonise les grains de

sable, l'épipélon colonise les sédiments fins et la boue, l'épixon colonise le bois et l'épilithon colonise la pierre [McIntire, 1973 ; Amoros & Petts, 1993 ; Lock, 1993].

Dans cette étude, l'interface liquide-solide propice à l'installation et au développement du biofilm à laquelle nous nous intéresserons est la pierre ou le galet du fond des cours d'eau (figure I.1.b.). Il s'agit donc du biofilm épilithique ou d'épilithon (du grecque *lithos* qui veut dire pierre).

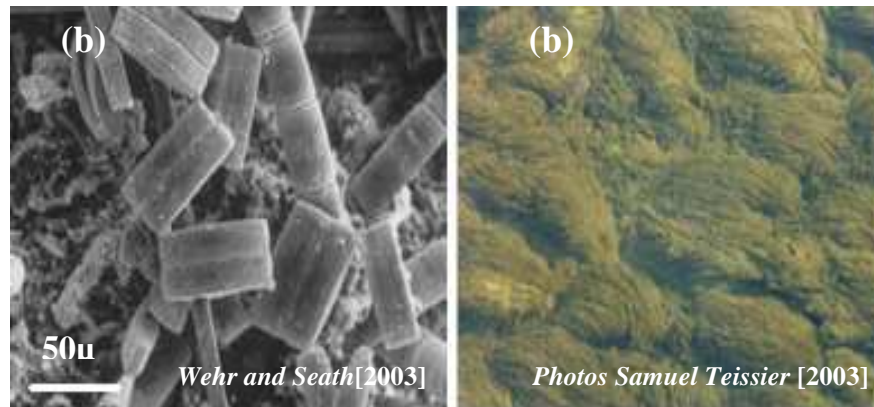


Figure I.1. Observations du biofilm épilithique de rivière à l'échelle microscopique (a) et du galet (b).

Cet assemblage constitué d'algues (vertes, bleues ou de type diatomée), de bactéries, de champignons et d'invertébrés [Wetzel, 1983 et Lock *et al.* 1984], est étudié particulièrement pour son important rôle de producteur de biomasse [Minshall, 1978; Lock, 1984, Fuller *et al.*, 1986; Mayer and Likens, 1987; Mulholland *et al.*, 1991 ; Stevenson, 1996 ; Biggs *et al.*, 1996] et décomposeur de matières organiques et inorganiques [Ladd *et al.*, 1982; Ford and Lock, 1987], dans les cours d'eau. C'est aussi la source principale d'énergie pour les niveaux trophiques supérieurs dans la grande majorité des rivières non couvertes des régions tempérées. En effet, les algues comme les bactéries sont d'importants consommateurs de nutriments inorganiques [Cole *et al.*, 1982]. Les autotrophes comme les hétérotrophes du biofilm épilithique utilisent l'azote et le phosphore de l'eau. Les premiers pour construire leur propre biomasse [Bothwell, 1988], les seconds lorsqu'ils dégradent la matière organique dont les rapports C/N et C/P sont élevés [Mulholland, 1992]. Le fort couplage entre les deux au sein du biofilm épilithique assure un recyclage très efficace des nutriments. Ce recyclage a

été récemment mis en évidence en particulier en ce qui concerne l'azote [Duff *et al.*, 1984 ; Sabater *et al.*, 2002 ; Teissier *et al.*, 2007].

Les biofilms épilithiques sont aussi des sites efficaces pour l'assimilation, l'immobilisation (le stockage) et la transformation des substances organiques particulières et dissoutes. La croissance du biofilm favorise le dépôt de particules organiques en rivière [Thomas *et al.*, 2001 ; Battin *et al.*, 2003], grâce à ses propriétés d'adhésion et de filtration. Les cellules attachées tirent profit du piégeage de carbone exogène et d'énergie. La proximité des organismes autotrophes et hétérotrophes au sein de l'agrégat ainsi que la capacité de dégradation extracellulaire au sein de la matrice d'EPS [Sinsabaugh *et al.*, 1991] permettent un recyclage efficace du carbone apporté par la photosynthèse au sein de la communauté [Lock *et al.*, 1984].

Ainsi, le faible temps de génération des organismes qui le composent, ses propriétés bioaccumulatrices, sa complexité structurale (différents groupes taxonomiques) et fonctionnelle (autotrophie/hétérotrophie) confèrent à cet assemblage des propriétés bioindicatrices indéniables. L'importante gamme de descripteurs structurels (biomasse, composition taxonomique, composition chimique) et fonctionnels (production, respiration, activité enzymatique extracellulaire) qui lui sont associés fait du biofilm un candidat idéal à l'indication de perturbation des écosystèmes lotiques [Burns & Ryder, 2001]. Moins sensible à un pic de contamination qu'à un niveau moyen, le biofilm peut avoir un rôle intégrateur de bio-accumulateur. On peut citer comme exemple les effets à long terme des herbicides et des métaux lourds sur la biomasse chlorophyllienne du biofilm qui ont été étudiés et mis en évidence par Navarro *et al.* [2002].

Par ailleurs, l'une des principales et plus courantes composantes des biofilms épilithiques sont les diatomées. Ces dernières sont des algues brunes unicellulaires, enveloppées par un squelette externe et formant des groupes complexes et bien caractérisés (Environ 100 000 espèces sont répertoriées, mais elles pourraient être bien plus nombreuses) [Wehr and Seath, 2003]. Les diatomées sont présentes dans tous les milieux aquatiques avec une préférence pour les eaux froides. Les espèces qui les composent ayant des exigences d'habitat bien spécifiques ont été utilisées pour le suivi et le contrôle des caractéristiques écologiques des eaux douces [Wehr and Seath, 2003].

Ainsi, des indices diatomiques ont été mis au point pour synthétiser l'information issue des préférences autoécologiques de la composition taxonomique de la communauté diatomique (Indice de Polluo-sensibilité Spécifique (IPS) [Prygiel *et al.*, 1996] et Indice Biologique Diatomées (IBD, AFNOR 2000)). Ces indices renseignent sur la capacité des communautés diatomiques à détecter les variations du pH de l'eau [Van Dam *et al.*, 1994], de sa salinité [Veres *et al.*, 1995], de son niveau nutritif [Lecointe *et al.*, 1993] et de sa concentration en phosphore total [Poulickova *et al.*, 2004]. Ils sont, pour la plupart, inspirés de l'index de Saprobie de Kolkwitz & Marsson [1909].

I. 2. Dynamique temporelle du biofilm épilithique

Le biofilm épilithique se développe dans les cours d'eau à faible courant et peu turbide. La dynamique temporelle de sa biomasse et les principaux facteurs biotiques et abiotiques contrôlant son développement tels que : l'intensité lumineuse, la disponibilité des éléments nutritifs, la vitesse du courant, la forme et la nature du substrat colonisé ainsi que l'impact du broutage ont été décrits et discutés dans de nombreux travaux antérieurs [Biggs, 1995 ; Stevenson, 1997 ; Benmoussa, 1995 ; Eulin, 1997 ; Elozegi et Pozo, 1998 ; Améziane, 2000 ; Izagirre et Elozegi, 2005 ; Peters *et al.*, 2007 ; Boulêtreau *et al.*, 2006, 2008, 2010]. Le pH, la salinité, la turbidité, la température, la force de frottement liée à la vitesse du courant (*shear stress*), l'abrasion, ou encore la présence de composés toxiques dans l'eau constituent aussi des facteurs abiotiques importants. Leurs effets dépendent de la tolérance et des conditions optimales de développement de chaque espèce. Parmi les facteurs biotiques, on peut citer aussi l'allélopathie, la lyse virale et la compétition interspécifique [Stevenson, 1997].

Plus généralement, à l'échelle de l'hydrosystème, cet ensemble de facteurs biotiques et abiotiques est contrôlé par d'autres facteurs indirects tels que le climat, la géologie, l'occupation du sol, l'hydrologie, les apports en nutriments, la sédimentation et les interactions biotiques [Biggs, 1995 ; Stevenson, 1997].

La dynamique temporelle à court terme de la biomasse épilithique résulte de l'équilibre entre les processus d'accrétion (apport et prolifération de cellules) et de perte (mort et/ou émigration de cellules). L'état des connaissances relatives à cette dynamique a été conceptualisé par les travaux de Biggs [1996] qui représente cette dynamique par une courbe

théorique en deux phases et ceci pour des conditions environnementales abiotiques et biotiques constantes (figure 1. 2.) :

- Une phase de croissance qui présente une évolution exponentielle de la biomasse. Cette phase est dominée successivement par les processus de colonisation et de croissance.
- Une phase de perte où ces processus sont largement compensés par des pertes liées à la sénescence, à l'émigration (détachement chronique) et au broutage.

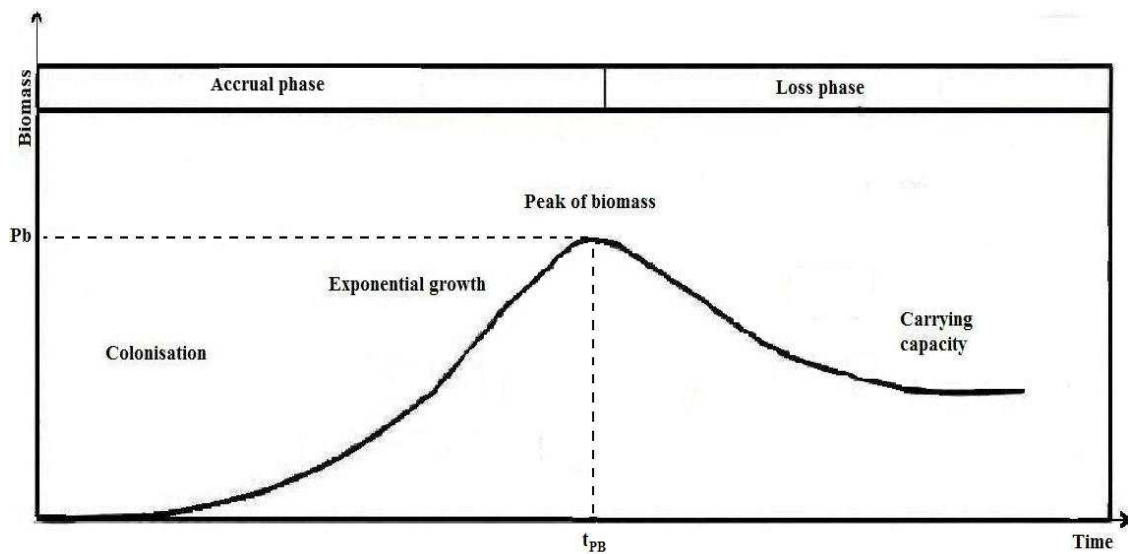


Figure I. 2. Courbe théorique de croissance de la biomasse d'un biofilm épilithique [Biggs, 1996].

En milieu naturel cette évolution théorique est très rarement observée, car le processus de croissance est le plus souvent interrompu par des perturbations hydrodynamiques, notamment des vitesses élevées des courants, l'instabilité des substrats et/ou le phénomène d'abrasion (détachements catastrophiques) à l'origine des pertes brutales de biomasses [Uehlinger *et al.*, 1996]. L'amplitude, la durée et/ou la fréquence de ces événements ainsi que les propriétés morphologiques, taxonomiques et physiologiques (histoire et âge) conditionnent la réponse structurelle et fonctionnelle (résistance et résilience) du biofilm à la perturbation [Peterson & Stevenson 1992]. A long terme aussi le régime des perturbations hydrologiques est le principal facteur de structuration temporelle de la biomasse. Ainsi, Biggs [1996] distingue à long terme trois patrons de dynamiques temporelles de la biomasse épilithique:

- Une dynamique stable caractérisée par de faibles biomasses est associée le plus souvent à des perturbations hydrologiques fréquentes et/ou à une forte instabilité du substrat ;
- Une dynamique rythmée par des cycles saisonniers associés à une importante variation du régime hydrologique, de l'activité des brouteurs et /ou de la lumière ;
- Une dynamique marquée par la succession de cycles d'accrétions et de détachements qui est souvent caractéristique des rivières où les perturbations hydrologiques sont saisonnières ou peu fréquentes.

Néanmoins les récents travaux de *Lyautey et al.* [2005, a, b], *Teissier et al.* [2007] et de *Boulêtreau et al.* [2006, 2007, 2008] ont mis en évidence deux fonctionnalités importantes dans la dynamique de la biomasse épilithique :

- Une fonction de croissance associée à l'activité phototrophe des micro-algues qui est relativement peu sensible à la température ;
- Une fonction de perte de biomasse (minéralisation, auto-détachement), initiée par l'activité bactérienne hétérotrophe basée sur le recyclage d'une partie des ressources accumulées dans l'agrégat au cours de la croissance. Cette fonctionnalité est fortement dépendante de la température et de l'absence de perturbation hydrodynamique.

En effet, l'épaississement du biofilm qui se produit lors des longues phases de stabilité s'accompagne d'une modification de la composition (biodiversité), de l'architecture (distribution tridimensionnelle des organismes) et du fonctionnement (métabolisme) de l'assemblage. Les formes algales colonisatrices (ou pionnières), généralement de petites tailles et possédant une capacité de développement rapide, sont progressivement remplacées par des formes algales de grandes tailles et au développement lent [*Biggs et al.*, 1998].

Aussi, l'épaississement du biofilm modifie physiquement la nature des échanges avec la colonne d'eau. Lorsque le biofilm est fin, le transport advectif est prépondérant par rapport à la diffusion et la concentration en nutriments au-dessus du biofilm reste accessible aux cellules le composant. Lorsque le biofilm devient épais, l'augmentation des interactions biotiques entre les différents organismes et l'isolement physique associé à cet épaississement tendent à limiter les interactions avec la colonne d'eau environnante. Ceci induit une

transition fonctionnelle du biofilm de l'autotrophie vers l'hétérotrophie, favorisée par des températures élevées [*Teissier et al.* 2001, *Lyautey et al.* 2005, *Boulêtreau et al.*, 2006].

Ainsi, à l'aide d'une approche numérique appliquée sur plusieurs séries de données *in situ* récoltées sur la Garonne et dans l'Agüera (Rivière du Nord de l'Espagne), *Boulêtreau* [2007] a conclu que :

- En conditions hydrodynamiques perturbées, la dynamique de la biomasse peut être assimilée à un équilibre entre une croissance phototrophe limitée par l'épaisseur du biofilm et une perte directement proportionnelle au débit et à la biomasse fixée (détachements chronique et catastrophique),
- En conditions de longue stabilité hydrodynamique et température élevée (i.e. étiage estival des zones tempérées), la dynamique de la biomasse peut être assimilée à un équilibre entre une croissance phototrophe limitée par l'épaisseur du biofilm et une perte proportionnelle à l'activité hétérotrophe et l'épaisseur du biofilm.

I. 3. Interaction écoulement / biofilm épilithique

Parmi les facteurs environnementaux cités précédemment (nutriments, hydrodynamique, lumière, température etc..) qui régissent la dynamique de croissance du biofilm épilithique et sa structure, l'hydrodynamique est l'un des plus important puisqu'elle est considérée comme l'agent principal responsable des perturbations naturelles [*Reiter*, 1986; *Power et al.*, 1987; *Biggs et al.*, 2005], et aussi parce qu'elle peut affecter la dynamique de la biomasse du biofilm à travers deux processus opposés. Elle contrôle d'une part l'épaisseur de la couche limite diffusive qui détermine le transfert de matière vers et à partir des cellules composant le biofilm [*Whithford and Schumacher*, 1961; *Lock and John*, 1979; *Riber and Wetzel*, 1987]. D'autre part, la croissance de la vitesse d'écoulement induit une croissance des forces de frottement exercées sur les communautés composant le biofilm, ce qui sollicite alors leurs capacités à s'accrocher et à ne pas se détacher du lit de la rivière [*Biggs and Hickey*, 1994, *Borchardt*, 1996, *Stevenson*, 1996].

Plusieurs travaux d'études et de suivis ont été effectués dans des cours d'eau naturels et dans des canaux artificiels [*Biggs*, 1996 ; *Ghosh and Gaur*, 1998; *Uehlinger et al.*, 2003; *Besemer et al.*, 2009 a, b ; *Flinders and Harts*, 2009] afin de comprendre l'effet de l'hydrodynamique sur la production de la biomasse épilithique et sur sa structure. Ainsi, les

études menées par [Mc Intire, 1966; Reisen and Spencer, 1970; Horner and Welch, 1981; Stevenson, 1983] ont conclu que la vitesse d'écoulement est positivement corrélée à la croissance du biofilm, alors qu'une corrélation négative a été observée par *Antoine and Benson-Evans* [1982], *Reiter* [1986] et *Ghosh and Gaur* [1998]. A travers des travaux d'observations et de mesures menés dans des canaux naturels et artificiels à vitesses d'écoulement variables, *Biggs et al.*, [1998] ont constaté qu'il existe des vitesses critiques au dessous desquelles la croissance du biofilm est proportionnelle à la vitesse (la vitesse stimule la croissance), et en dessus desquelles la biomasse décroît (la vitesse devient un facteur limitant de la croissance). Ils ont aussi constaté que les valeurs de ces vitesses dépendaient de la structure et de la composition du biofilm. Dans le cas de biofilms ayant une structure compacte et dense, les valeurs des vitesses trouvées sont beaucoup plus importantes que dans les cas où les biofilms sont aérés et filamenteux.

Les travaux expérimentaux de *Ghosh and Gaur* [1998] ont aussi montré qu'il existe une compétition interspécifique dans l'assemblage épilithique régi principalement par la vitesse du courant, alors que *Biggs and Robert* [2002] ont constaté que la richesse taxonomique du biofilm de rivière est inversement proportionnelle à l'intensité et la fréquence des crues dans les cours d'eau.

D'autres études menées pour comprendre l'interaction ou l'influence mutuelle entre le biofilm et l'écoulement [*Reiter*, 1989a, 1989b and *Nikora et al.* 1997, 1998] ont montré que la vitesse de frottement u_* qui mesure la force de cisaillement exercée par l'écoulement sur le fond, croît avec la croissance du biofilm. Ces résultats mènent à la conclusion que le biofilm des rivières tend à augmenter la rugosité des lits. En opposition *Biggs and Hickey* [1994] ont observé dans leurs expériences que la présence du biofilm diminue les forces de frottement et lisse l'écoulement. Ces résultats contradictoires ont motivé d'autres travaux de recherches durant la dernière décennie [*Godillot et al.*, 2001; *Nikora et al.*, 2002; *Hondzo and Wong*, 2002; *Fothi*, 2003; *Labioud et al.*, 2007, *Moulin et al.*, 2008a]. Ces travaux ont montré en particulier que le paradoxe apparent évoqué ci-dessus avait deux causes. Tout d'abord, la non prise en compte du relèvement du fond induit par la croissance et l'épaississement du biofilm, qui induit mécaniquement une erreur dans l'estimation de la rugosité. Ensuite, le fait que la croissance du biofilm puisse faire évoluer graduellement le système hydrodynamique d'une rugosité contrôlée par le substrat initial à une rugosité entièrement contrôlée par le biofilm lui même. Dans ce dernier cas, une augmentation ou diminution de la rugosité est

observée en fonction de la rugosité du substrat initial utilisé qui est plus ou moins élevée par rapport à la rugosité du biofilm mûr.

Les résultats de ces études ont ainsi permis d'avoir une idée sur la complexité de l'interaction de l'hydrodynamique locale avec l'évolution du biofilm, de sa physionomie, de sa composition algale et de l'effet rétroactif par lequel le développement du biofilm affecte l'hydrodynamique locale dans son environnement. Ces interactions peuvent être résumées par le schéma synoptique ci-dessous (figure I. 3.):

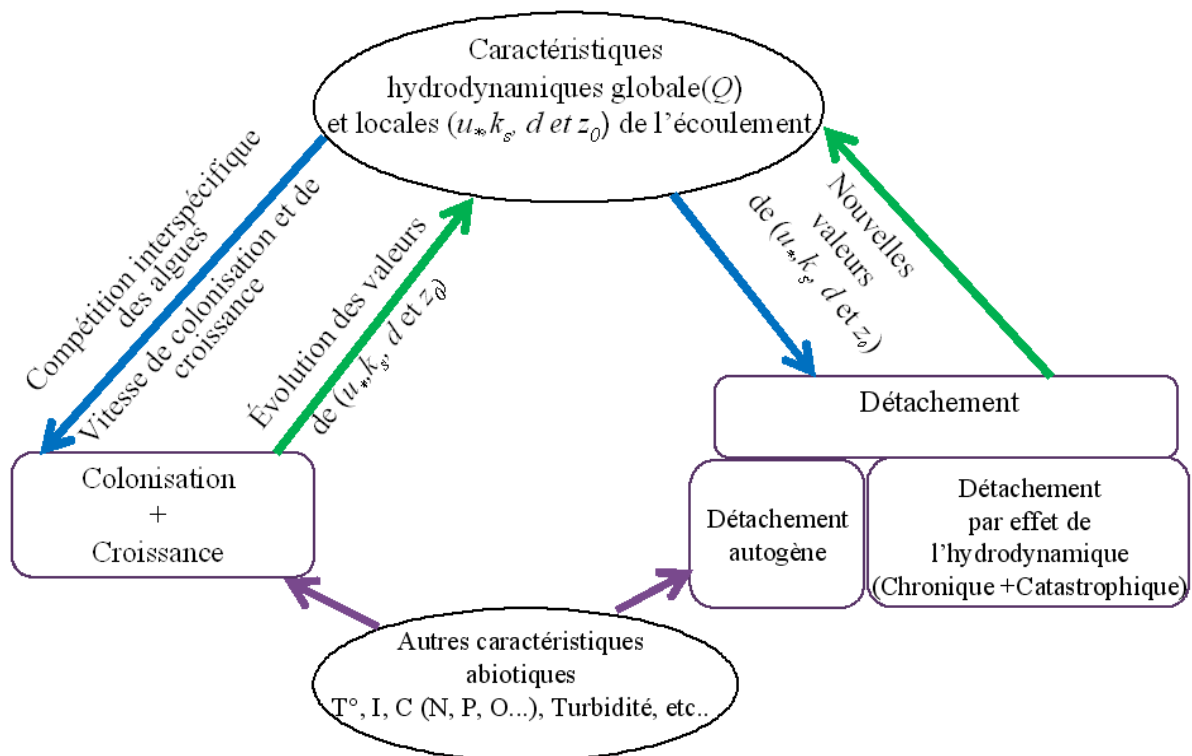


Figure I. 3. Dynamique des interactions biofilm épilithique-écoulement.

I. 4. Etat de l'art de la modélisation de la dynamique du biofilm épilithique

Plusieurs modèles sont présentés dans la littérature pour décrire la dynamique de la biomasse du biofilm épilithique. Certains modèles complexes se sont focalisés sur la composition taxonomique du biofilm [Asaeda and Hong Son, 2000, 2001], alors que d'autres plus simples [McIntire, 1973; Horner and Welch, 1981; Horner et al., 1983; Momo, 1995; Uehlinger et al., 1996; Saravia et al., 1998, Kayaba and Minagawa, 2008] relient la dynamique de biomasse du biofilm épilithique à des variables environnementales telles que la concentration en nutriments, l'intensité de la lumière et l'hydrodynamique. Ces modèles ont

été développés non seulement pour décrire des processus observés dans les cours d'eau naturels [Uehlinger et al., 1996; Saravia et al., 1998; Kayaba and Minagawa, 2008], mais aussi dans des écoulements artificiels [McIntire, 1973].

Les principaux et les plus importants processus décrits dans ces modèles peuvent être résumés dans l'équation : $dB/dt = C + G + D$, où B est la biomasse, C une fonction de colonisation, G une fonction de croissance et D une fonction décrivant les processus de détachement. Ainsi, dans le modèle de Horner and Welch, [1981] et Horner et al., [1983] les processus de colonisation et de croissance ne sont pas modélisés séparément. Dans le modèle de Momo [1995] le processus de détachement est inclus dans la colonisation. Pour le processus de broutage, il n'est généralement pas pris en considération [Horner and Welch, 1981; Horner et al., 1983; Momo, 1995 ; Saravia et al., 1998] sauf dans le modèle de Kayaba and Minagawa, [2008] et dans celui de Uehlinger et al. [1996] qui l'intègrent dans un facteur de limitation dans la fonction de croissance G .

Enfin, nous n'omettons pas de citer l'existence d'autres modèles qui intègrent le biofilm mais dont l'objectif est plus global. A travers leur modèle, DeAngelis et al. [1995] ont étudié le rôle du biofilm vis-à-vis de l'azote, Flipo et al. [2004] ont développé un modèle de biofilm qu'ils ont intégré au modèle ProSe [Even et al., 1998] afin d'évaluer sa contribution sur les flux de carbone et Fovet et al. [2011] ont développé un modèle pour simuler dans des canaux d'irrigation, le détachement et le transport d'algues suite à une chasse hydraulique.

Parmi tous ces modèles, notre intérêt s'est porté sur ceux qui simulent la dynamique du biofilm en tenant compte de l'effet de l'écoulement. Dans le modèle d'Horner et al., [1983] composé d'une fonction de croissance et d'une fonction de détachement, l'influence de l'écoulement est représentée par un coefficient de transfert de masse en condition turbulente dans la fonction de croissance, et par une loi de puissance empirique qui est fonction de la vitesse à la surface des algues dans la fonction d'arrachage. Dans le modèle de Momo F.R., [1995], qui est un modèle purement mathématique non validé sur des données de laboratoire ou de terrain, l'effet de l'hydrodynamique est pris en compte à l'aide de la vitesse moyenne d'écoulement dans une même fonction décrivant les processus de colonisation et de détachement. Dans le modèle de Saravia et al., [1998], les fonctions de colonisation et de croissance sont proportionnelles à la vitesse instantanée de l'écoulement, alors que le

détachement est fonction de la différence au carré entre la vitesse instantanée et la vitesse moyenne durant le développement des algues. Enfin *Kayaba and Minagawa* [2008] modélisent la croissance G en fonction de la vitesse de frottement par une formulation basée sur le modèle de *Michaelis-Menten* [*Kayaba and Minagawa*, 2008], mais ne tiennent pas compte de l'effet de l'hydrodynamique sur le processus de détachement, qui est considéré comme tributaire d'une valeur critique de la biomasse à partir de laquelle le biofilm se détache.

Parmi les modèles cités ci-dessus, nous nous sommes intéressé dans notre étude particulièrement à celui d'*Uehlinger et al.*[1996] qui a été le plus fréquemment utilisé pour étudier et décrire la dynamique de la biomasse du biofilm épilithique dans des écoulements naturels [*Uehlinger et al.*, 1996 ; *Boulêtreau et al.*, 2006, 2008] et artificiels [*Fothi*, 2003; *Labiod et al.*, 2007]. Ce modèle qui a été appliqué avec succès par *Uehlinger et al.*[1996] pour décrire la variation temporelle de la biomasse du biofilm épilithique du River Necker en Suisse (cours d'eau naturel à forte perturbations hydrodynamiques), a été développé à partir du modèle de [*McIntire*, 1973] conçu à partir d'expériences en laboratoire dans des écoulements artificiels à surface libre. Ce modèle utilise des variables de forçage relativement faciles à obtenir, compte tenu des processus qu'il considère (effets de la lumière, de la température, du débit). De plus, ce modèle est le seul à intégrer l'idée d'une dépendance de la croissance vis-à-vis de la densité du biofilm et à tenir compte de l'effet du détachement catastrophique, processus fondamental dans la dynamique de croissance du biofilm dans les écoulements naturels.

Ce modèle s'écrit [*Uehlinger et al.*, 1996] :

$$\frac{dB}{dt} = G + D = \underbrace{\mu_{\max}}_{G1} B \underbrace{\frac{1}{1 + k_{inv} B}}_{G2} \underbrace{\exp(\beta(T - T_0))}_{G3} \underbrace{\frac{I}{I + k_I}}_{G4} - \underbrace{C_{det}}_{D_{Chron}} \underbrace{Q(B - B_0)}_{D_{Chron}} - \underbrace{k_{cat}}_{D_{Cat}} \underbrace{Q(B - B_0)}_{D_{Cat}} \quad (I-1)$$

Avec

$$k_{cat} = \begin{cases} 0 & \text{pour } Q < Q_{crit} \\ k_{cat} > 0 & \text{pour } Q > Q_{crit} \end{cases} \quad (I-2)$$

Où :

- $G_1 = \mu_{\max} B$, est un terme qui décrit la croissance du biofilm comme un processus linéaire avec B (g m^{-2}) la biomasse à l'instant t (jours) et μ_{\max} (jour^{-1}) le taux maximum spécifique de croissance à une température de référence $T_0 = 20^\circ\text{C}$. Ce taux maximum de croissance est altéré par les trois autres termes qui le multiplient et qui représentent respectivement les effets de limitation dus à la densité, à la lumière, à la température et au broutage.
- $G_2 = \frac{1}{1 + k_{inv} B}$, est un terme qui caractérise la limitation du taux de croissance avec l'augmentation de la densité de biomasse. Cette limitation qui se traduit par une diminution, est due au fait que lors de l'épaississement du biofilm, seule la production primaire des cellules de surface est stimulée par la lumière et les nutriments, alors que la productivité des couches internes est sujette à la limitation en nutriment et en lumière. k_{inv} ($\text{g}^{-1} \text{m}^2$) est la constante inverse de demi-saturation.
- $G_3 = \exp(\beta(T - T_0))$, est une approximation de l'équation d'Arrhenius ou de Van t'Hoff qui prend en compte l'influence des variations saisonnières de la température. T ($^\circ\text{C}$) est la température moyenne journalière, T_0 est la température de référence égale à 20°C et β ($^\circ\text{C}^{-1}$) est le coefficient de dépendance à la température.
- $G_4 = \frac{I}{I + k_I}$, est un terme qui tient compte de l'influence des variations saisonnières de la lumière sur le taux de croissance. Une formulation de type Monod est utilisée, où I (E m^{-2}) est l'intensité lumineuse intégrée sur un jour et k_I (E m^{-2}) le coefficient de demi-saturation.
- $D_{Chron} = C_{det} Q (B - B_0)$, est la fonction qui représente le taux de détachement chronique et qui dépend du débit Q ($\text{m}^3 \text{J}^{-1}$), de la biomasse B (g m^{-2}) et de la biomasse minimale B_0 (g m^{-2}) permettant à la communauté épilithique de redémarrer après un événement catastrophique (crue). C_{det} ($\text{s m}^{-3} \text{Jour}^{-1}$) est un coefficient empirique de détachement chronique.
- $D_{Cat} = k_{cat} (B - B_0)$, est la fonction qui décrit la perte « catastrophique » de biomasse durant les crues lorsque le débit Q ($\text{m}^3 \text{s}^{-1}$) dépasse la valeur critique Q_{crit} (m^3

s⁻¹) qui cause un important arrachage du biofilm. k_{cat} (s m⁻³ Jours⁻¹) est le coefficient empirique du détachement catastrophique.

Ce modèle a été appliqué par *Boulêtreau et al.* [2006] pour décrire la dynamique du biofilm épilithique dans la Garonne (Toulouse France), après y avoir intégré le terme D_{Auto} développé pour décrire le processus de détachement autogène observé lors des longues périodes d'été. Ce terme est formulé comme une fonction proportionnelle à la biomasse accumulée ($B-B_0$) et à la biomasse bactérienne active B_b (cellules m⁻²) :

$$D_{Auto} = -C_{Auto} B_b (B - B_0) \quad (I-3)$$

Où C_{Auto} (cellules⁻¹ m²) est le coefficient empirique de détachement autogénique et B_b est simultanément décrite par une équation différentielle composée d'un terme de croissance G_{Bb} et d'un terme de perte D_{Bb} :

$$\frac{dB_b}{dt} = \underbrace{\mu_{Bb} \exp(\beta_{Bb}(T - T_0)) B_b}_{G_{Bb}} - \underbrace{C_{det Bb} B B_b}_{D_{Bb}} = [\mu_{Bb} \exp(\beta_{Bb}(T - T_0)) - C_{det Bb} B] B_b \quad (I-4)$$

Où T (°C) est la température de l'eau et T_0 une température de référence (fixée égale à 20°C). La croissance G_{Bb} (cellules m⁻² jour⁻¹) est assujettie à une limitation par la température selon une loi d'Arrhenius ou Van't Hoff (paramètres β_{Bb} (°C⁻¹) et T_0 (°C)). Le terme de perte D_{Bb} (cellules m⁻² jour⁻¹) avec le paramètre de détachement $C_{det Bb}$ (g⁻¹ m² jour⁻¹), considère que le détachement du biofilm génère une perte proportionnelle de matériel bactérien. La biomasse B est donc utilisée comme variable pour approximer la perte bactérienne. Les autres pertes (lyse bactérienne, mortalité) sont incluses dans le terme de croissance μ_{Bb} (jour⁻¹).

Les résultats de l'application de ce modèle implémenté à deux séries de données de biomasse récoltées entre Juillet 2001 et Novembre 2002 sur deux sites de la Garonne (en amont et en aval de Toulouse) ont renforcé l'hypothèse selon laquelle la biomasse épilithique résulte d'un équilibre entre une croissance phototrophique et une perte due principalement aux perturbations hydrodynamiques [*Biggs*, 1996 ; *Uehlinger et al.*, 1996]. Par contre, durant les longues périodes d'été d'été, lorsque l'hydrodynamique est stable et la température favorable à une importante activité hétérotrophe (bactérienne), le détachement autogénique doit être pris en compte dans la modélisation de la dynamique de croissance du biofilm épilithique [*Boulêtreau et al.*, 2006].

Le niveau de complexité de ce modèle a été par ailleurs testé par *Boulêtreau et al.*, [2008] à l'aide de la méthode du critère d'information d'Akaike (AIC), ceci afin de déterminer le modèle le plus simple qui serait constitué d'un minimum de paramètres adéquats pour décrire la dynamique de la biomasse épilithique. La confrontation des résultats générés par les sous modèles utilisés aux séries temporelles collectées dans l'Agüera (Rivière d'ordre 3 du Nord de l'Espagne) a montré que dans 9 cas sur 11, le meilleur modèle est celui qui décrit un équilibre entre la croissance photo trophique et une perte chronique dépendante de l'hydrodynamique et ne tient pas compte de l'influence de la lumière, de la température, des nutriments et des termes de détachement catastrophique et autogénique. Ce qui correspond à la forme simplifiée du modèle :

$$\frac{dB}{dt} = G + D = \underbrace{\mu_{\max} B}_{G1} \underbrace{\frac{1}{1 + k_{inv} B}}_{G2} - \underbrace{C_{det} Q(B - B_0)}_{D_{chron1}} \quad (I-5)$$

I. 5. Aspects hydrodynamiques

Dans ce travail d'étude de l'interaction écoulement-biofilm épilithique et de modélisation de la dynamique du biofilm épilithique dans les écoulements à surface libre, la zone en proche paroi où se situe l'interface biofilm-écoulement joue un rôle primordial. Pour cela nous présentons dans ce paragraphe l'ensemble de la théorie hydrodynamique permettant de décrire cette zone.

I. 5. 1. Les couches limites turbulentes

Lorsqu'un écoulement turbulent a lieu au-dessus d'une paroi solide, celle-ci induit, du fait de la viscosité du fluide, une condition de non glissement à la paroi. C'est à dire la vitesse du fluide sur la paroi solide est égale à la vitesse de la paroi. Dans le cas d'une paroi fixe, la vitesse à la paroi est nulle. Une couche limite de faible épaisseur et caractérisée par une importante variation de la vitesse se développe alors près de cette paroi. L'épaisseur de la couche limite peut être définie comme étant la distance entre la paroi et un point où la vitesse diffère de 1% de la vitesse externe [*Shlichting*, 1968]. Pour les écoulements à surface libre cette couche croit et s'étend jusqu'à la surface de l'écoulement, son épaisseur est égale donc à la profondeur de l'écoulement h [*Nezu and Nakagawa*, 1993].

Pour ces écoulements en proche paroi, on considère deux échelles, une échelle de vitesse notée u_* , définie à partir du frottement turbulent : $u_* = \sqrt{\tau/\rho}$, et une échelle de

longueur notée z_* définie par : $z_* = \nu/u_*$. Ceci permet de définir respectivement pour les échelles des vitesses et de longueur, les variables adimensionnelles suivantes :

$$U^+ = \frac{\bar{U}}{u_*} \quad \text{et} \quad z^+ = \frac{z}{z_*} \quad (\text{I-7})$$

Où z est la distance par rapport au lit.

I. 5. 1. a. Ecoulement sur fond lisse :

Dans le cas d'un fond lisse et pour un fluide de viscosité dynamique ν , on distingue 3 zones dans le profil de vitesse dans la couche limite ($z < 0,2 h$) [Nezu and Nakagawa, 1993] :

- Une zone de sous-couche visqueuse (viscous sublayer) pour $z^+ < 5$, où le transport de la quantité de mouvement se fait au moyen de la viscosité moléculaire. Le profil de vitesse est linéaire et formulé comme suit:

$$U^+ = z^+ \quad (\text{I-8})$$

- Une zone de sous-couche de transition (buffer layer), pour $5 < z^+ < 30$. Les effets dus à la viscosité décroissent progressivement. Le profil des vitesses dans cette zone correspond au raccordement entre le profil de la loi linéaire de la sous-couche en dessous (sous-couche visqueuse), et le profil logarithmique de la sous couche au-dessus (sous-couche inertielle).
- Et une zone de sous-couche inertielle (inertial sublayer), pour $z^+ > 30$ où le transport de quantité de mouvement par la viscosité est négligeable devant le transport turbulent et où le profil de vitesse suit une loi logarithmique :

$$U^+ = \frac{1}{\kappa} \ln(z^+) + A \quad (\text{I-9})$$

Où κ est la constante de Von Karman, ($\kappa \approx 0,41$), A est une constante dépendant du matériau, prise généralement égale à 5,25 ou 5,5 pour une paroi lisse [Nezu and Nakagawa, 1993].

I. 5. 1. b. Ecoulement sur fond rugueux :

Bathurst [1978] et *Nikora et al.* [2001] distinguent trois types d'écoulement sur fond rugueux en fonction du ratio entre la hauteur de l'écoulement et la taille des rugosités (h/Δ). Ces trois types d'écoulements sont formulés comme suit :

- $h/\Delta > 5$: Ecoulement à petite échelle de rugosité
- $2 < h/\Delta < 5$: Ecoulement à échelle de rugosité intermédiaire (moyenne)
- $h/\Delta < 2$: Ecoulement à grande échelle de rugosité

Écoulements à petite échelle de rugosité

Pour ces écoulements rugueux à petite échelle de rugosité, on définit le nombre de Reynolds rugueux k^+ à partir de la vitesse de frottement u_* et de la hauteur de rugosité équivalente en grain de sable k_s , une taille typique de rugosité défini par Nikuradsé en 1933 comme le diamètre moyen des rugosités [*Nezu and Nakagawa*, 1993] :

$$k^+ = \frac{u_* \cdot k_s}{\nu} \quad (\text{I-10})$$

Le Reynolds permet la caractérisation du régime de couche limite et de classer les écoulements en trois catégories :

- A $k^+ < 5$, le régime est hydrauliquement lisse et la couche limite n'est pas affectée par les rugosités. La loi classique de frottement sur paroi lisse reste valable.
- A $5 < k^+ < 55 - 70$, le régime est intermédiaire et l'épaisseur de la sous couche visqueuse se réduit. Les rugosités commencent à percer la sous couche visqueuse à partir de $k^+=10$.
- A $k^+ > 55-70$, le régime est pleinement rugueux et il n'y a plus de sous couche visqueuse.

Pour ces écoulements pleinement rugueux on distingue généralement trois couches (figure I.4.):

- **Une couche dite interne ou bien de rugosité** (« Inner Layer » ou bien « Roughness layer »), région de l'écoulement fortement tridimensionnelle $\bar{U}(x, y, z)$, qui s'arrête à l'altitude à laquelle l'écoulement moyenné en temps devient indépendant de la répartition d'obstacle. Il n'existe pas de loi universelle pour la

distribution des vitesses longitudinales dans cette région car la géométrie des rugosités présente plusieurs échelles [Costantino et al, 2007].

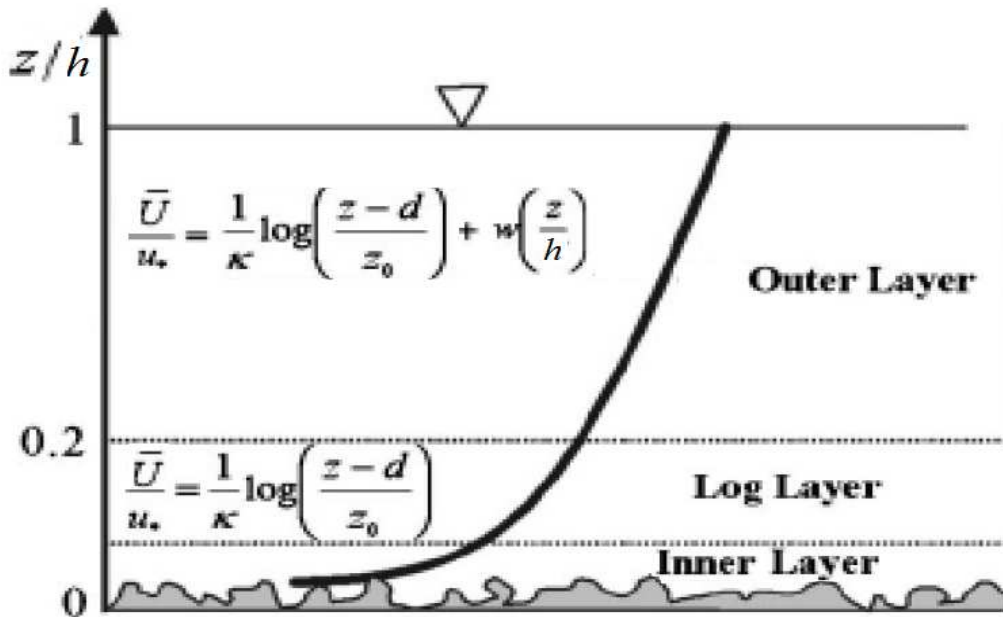


Figure I. 4. Couche limite avec surface libre [Costantino et al., 2007].

- **Une couche logarithmique** ou couche inertielle (« inertial sublayer ») où le profil des vitesses moyennées dans le temps ne dépend que de z ($\bar{U}(z)$) et satisfait une loi log du type :

$$\frac{\bar{U}}{u_*} = \frac{1}{\kappa} \ln\left(\frac{z-d}{k_s}\right) + A = \frac{1}{\kappa} \ln\left(\frac{z-d}{z_0}\right) \quad (\text{I-11})$$

Où d est la hauteur de déplacement de la couche limite due à la présence des rugosités, $z_0 = k_s \exp(-\kappa A)$ est la longueur des rugosités et $A = 8,5$ est la constante de la loi logarithmique [Nezu and Nakagawa, 1993].

- **Une couche externe** située près de la surface de l'écoulement telle que $z > 0,2 h$. Le profil des vitesses est représenté par une formule incluant un déficit de vitesse par rapport à la vitesse logarithmique, donnée par Coles et reprise par Nezu and Nakagawa, [1993] comme suit :

$$\frac{U}{u_*} = \frac{1}{\kappa} \ln\left(\frac{z-d}{k_s}\right) + A + w\left(\frac{z}{h}\right) \quad (\text{I-12})$$

$w(z/h)$ est la fonction déficitaire qui estime la déviation par rapport à la loi log standard du profil des vitesses dans la couche externe ($z/h > 0,2$):

$$w\left(\frac{z}{h}\right) = \frac{2\Pi}{\kappa} \sin^2\left(\frac{\pi z}{2h}\right) \quad (\text{I-13})$$

Π est le paramètre de Coles qui dépend de $Re_* = u_* h / \nu$, qui est un nombre de Reynolds dépendant de la vitesse de frottement et du tirant d'eau h [Nezu and Nakagawa, 1993].

Intensité turbulente

Pour l'estimation des intensités turbulentes dans la couche limite des écoulements à surface libre sur fond rugueux, Nezu and Nakagawa [1993] proposent les relations semi-théoriques suivantes :

$$\frac{\sqrt{u'^2}}{u_*} = D_u \exp\left(-C_k \frac{z}{H-d}\right) \quad (\text{I-14})$$

$$\frac{\sqrt{v'^2}}{u_*} = D_v \exp\left(-C_k \frac{z}{H-d}\right) \quad (\text{I-15})$$

$$\frac{\sqrt{w'^2}}{u_*} = D_w \exp\left(-C_k \frac{z}{H-d}\right) \quad (\text{I-16})$$

Où D_u , D_v , D_w et C_k sont des constantes empiriques.

Estimation de la vitesse de frottement

La vitesse de frottement u_* peut être estimée à partir de plusieurs méthodes Nezu and Nakagawa, [1993]:

- A partir de la pente du canal pour un écoulement uniforme (c.à.d. $\frac{\partial h}{\partial x} = 0$) à l'aide de

la formule :

$$u_* = \sqrt{g R S} \quad (\text{I-17})$$

Avec R le rayon hydraulique et S pente du canal.

Cette méthode est très simple et a été utilisée dans les premières recherches sur la turbulence. Mais la valeur de la vitesse de frottement qu'elle détermine est plutôt une valeur globale et non une valeur locale. Ce qui n'est pas très adapté pour l'étude de la turbulence en proche paroi ;

- A partir de la distribution de \bar{U} dans la région logarithmique (équation I-11 ou I-12) ;
- A partir de la valeur de la composante verticale du tenseur de Reynolds près du fond. Cette méthode plus précise est la plus appropriée pour la recherche puisque le tenseur de Reynolds est la quantité turbulente qui mesure le frottement exercé par le fond sur le fluide. A la paroi, en extrapolant le profil de cisaillement turbulent on obtient :

$$u_* = \sqrt{\frac{\tau}{\rho}} = \lim_{z \rightarrow d} \sqrt{\langle u'w' \rangle^2} \quad (\text{I-18})$$

- A partir de la distribution de \bar{U} et de l'équation (I-8), dans la mesure où la couche visqueuse existe et les mesures y sont possibles.

Écoulements confinés à grande et moyenne échelle de rugosité :

Dans les écoulements à grande échelle de rugosité, la hauteur des matériaux constituant le lit est du même ordre de grandeur que le tirant d'eau, et la théorie de la couche limite n'est pas applicable. Le profil des vitesses est perturbé et les éléments rugueux agissent individuellement, produisant une résistance totale basée sur la somme de leurs trainées. Ce qui veut dire qu'il n'y a plus de profil logarithmique, la trainée est présente tout le long de la veine fluide et le champ de vitesse est quasi uniforme selon la verticale. Les phénomènes de distorsions de la surface libre autour des éléments s'ajoutent à l'effet de la géométrie du lit et des rugosités [Richard, 1996].

Les écoulements classés dans la zone de transition entre les deux catégories (grande et petite échelle) sont dits à échelle de rugosité moyenne ou intermédiaire. Physiquement la transition de la grande échelle vers l'échelle moyenne est réalisée pour la profondeur de l'écoulement à laquelle les distorsions de la surface libre dues aux éléments rugueux deviennent négligeables. Quant à la limite de la petite échelle (transition vers l'échelle moyenne de rugosité), elle correspond à la profondeur pour laquelle la proportion de la

section en travers occupée par les éléments n'est plus négligeable, de la rugosité on passe à l'obstacle [Richard, 1996].

Dans les études menées pour la compréhension et la modélisation des écoulements à grande et moyenne échelles de rugosité [Herbich et Shults, 1964 ; Abdelsalam, 1965 ; Bathurst, 1979; Knight et Mac Donald, 1979; Bray, 1982; Wiberg et Smith, 1991; Larinier et Chorda, 1995], les chercheurs ont montré que la taille des rugosités ne suffit pas pour décrire l'état de la paroi. Ils définissent une densité des rugosités proportionnelle à la dispersion des rugosités et au rapport entre l'espace occupé par les rugosités et l'aire transversale du lit de l'écoulement. Aussi il a été conclu à partir de ces travaux, que les profils des vitesses sont très difficiles à prévoir pour ce genre d'écoulement. Des mesures précises sont souvent indispensables pour décrire la répartition des vitesses pour chaque motif rugueux spécifique à grande et moyenne échelles.

I. 5. 2. Ecoulements doublement moyennés dans l'espace et dans le temps

Les équations utilisées traditionnellement pour décrire les écoulements turbulents à surface libre ainsi que les équations pour estimer les grandeurs hydrodynamiques et turbulentes en proche paroi, sont basées sur une approximation bidimensionnelle de l'écoulement et sur une approche par calcul de la moyenne statistique dans le temps (équations de Reynolds).

Cependant, il est à noter que dans la zone en proche paroi près des rugosités, l'approximation bidimensionnelle des équations de Reynolds n'est plus valide en raison de la structure fortement tridimensionnelle de l'écoulement moyen (au sens temporel). Malheureusement une approche tridimensionnelle rendrait ces équations lourdes à manipuler. Or, dans la plupart du temps, l'estimation de la hauteur des rugosités se fait à l'aide de paramètres moyennés dans l'espace tel que la longueur de Rugosité z_0 et la rugosité de grain de Nikuradsé k_s , paramètres ne pouvant donc pas être reliés explicitement à des grandeurs ponctuelles fournies par les équations tridimensionnelles de Reynolds.

Pour résoudre ce problème conceptuellement, Lopez and Garcia [1998, 2001], Nikora et al. [2002] et Mignot et al. [2002] ont proposé de compléter la procédure de calcul de la moyenne statistique temporelle dans les équations de Navier-Stokes par le calcul d'une moyenne dans l'espace et plus précisément dans le plan parallèle à la surface du lit de

l'écoulement. Ils ont aussi démontré théoriquement et expérimentalement que pour ce genre d'écoulements à petite échelle de rugosité, le calcul des valeurs doublement moyennées c.à.d. des valeurs moyennées dans le temps et dans les deux directions horizontales x et y et dénotées $\langle \rangle_{xy}$, permet de décrire de façon pertinente l'écoulement jusque dans la couche de rugosité.

Ils ont démontré aussi que cette procédure étend l'intervalle de validité de la loi logarithmique jusqu'au-dessus des sommets des rugosités. Ceci permet une estimation robuste des paramètres de proche paroi u_* , z_0 , et d [McLean and Nikora, 2006; Nikora et al., 2007a, ; 2007b; Moulin et al., 2008 a,b] qui apparaissent dans la formule de la loi log sous la forme :

$$\frac{\langle U \rangle_{xy}}{u_*} = \frac{1}{\kappa} \ln \left(\frac{z-d}{k_s} \right) + A = \frac{1}{\kappa} \ln \left(\frac{z-d}{z_0} \right) \quad (\text{I-19})$$

En appliquant ce nouveau concept les équations (I-12), (I-14), (I-15), (I-16) et (I-12) deviennent :

$$\frac{\langle U \rangle_{xy}}{u_*} = \frac{1}{\kappa} \ln \left(\frac{z-d}{k_s} \right) + A + w \left(\frac{z}{h} \right) \quad (\text{I-20})$$

$$\frac{\sqrt{\langle u' \rangle_{xy}^2}}{u_*} = D_u \exp \left(-C_k \frac{z}{H-d} \right) \quad (\text{I-21})$$

$$\frac{\sqrt{\langle v' \rangle_{xy}^2}}{u_*} = D_v \exp \left(-C_k \frac{z}{H-d} \right) \quad (\text{I-22})$$

$$\frac{\sqrt{\langle w' \rangle_{xy}^2}}{u_*} = D_w \exp \left(-C_k \frac{z}{H-d} \right) \quad (\text{I-23})$$

$$u_* = \sqrt{\frac{\tau}{\rho}} = \lim_{z \rightarrow d} \sqrt{\langle u'w' \rangle_{xy}^2} \quad (\text{I-24})$$

I. 6. Bilan de l'état de l'art, problématique et objectif

Actuellement, il est généralement admis que l'hydrodynamique est un facteur important impliqué directement ou indirectement dans plusieurs processus pertinents (colonisation, métabolisme, flux de nutriment et détachement) dans la dynamique de la biomasse du biofilm épilithique [Stevenson, 1983; Reiter, 1986; Uehlinger et al., 1996; Saravia et al., 1998; Hondzo and Wong, 2002; Biggs and Hickey, 1994; Uehlinger et al., 2003; ; Boulêtreau et al., 2006, 2008; Flinders and Harts, 2009].

On sait aussi que rétroactivement, la présence du biofilm, son âge et sa structure modifient les caractéristiques hydrodynamiques locales et des intensités turbulentes en proche paroi [Godillot et al., 2001; Nikora et al., 2002; Hondzo and Wong, 2002 ; Fothi, 2003; Labiod et al., 2007].

Néanmoins, la lecture et l'analyse de la littérature scientifique traitant de ce sujet, nous a permis de constater que l'hydrodynamique de l'écoulement était pratiquement toujours caractérisée au travers des paramètres relevant davantage de l'hydraulique classique que de la mécanique des fluides. En effet, la prise en compte de l'hydrodynamique dans l'étude et la modélisation de la dynamique du biofilm se fait au travers des paramètres hydrodynamiques moyens, à savoir le débit [Uehlinger et al., 1996] ou la vitesse. Dans ce dernier cas, la définition de la vitesse elle-même reste vague. Elle peut être la vitesse moyenne sur la profondeur, la vitesse mesurée à une profondeur correspondant à 40% ou 60% de la profondeur totale d'écoulement [Biggs and Hickey ; 1994] , à 7 mm au dessus des substrats [Poff et al., 1990], ou à une profondeur non précisée [Horner et al., 1990 ; Saravia et al., 1998 ; Fovet et al., 2010].

De plus, des études menées récemment [Godillot et al., 2001; Nikora et al., 2002; Hondzo and Wong, 2002 ; Fothi, 2003; Labiod et al., 2007 ; Moulin et al. , 2008a] ont démontré que l'interface biofilm écoulement est une région qui joue un rôle majeur dans la dynamique et la structure du biofilm épilithique. Sa description et sa prise en considération dans la modélisation de la dynamique de croissance du biofilm nécessitent l'utilisation de paramètres décrivant les processus hydrodynamiques locaux au lieu de paramètres globaux ou intégrés sur la profondeur. En d'autres termes, les échelles spatio-temporelles des phénomènes physiques pris en compte dans les anciens modèles ne sont pas en adéquation avec celles, beaucoup plus fines, des phénomènes biologiques étudiés ou modélisés.

C'est dans ce contexte, et pour une meilleure prise en compte de l'effet de l'hydrodynamique locale dans l'étude de l'interaction biofilm-écoulement par l'analyse des données et la modélisation de ses interactions que s'inscrit notre étude. Pour cela nous allons nous attacher à la définition du meilleur descripteur de l'hydrodynamique locale (vitesses de frottement, rugosité turbulente) à utiliser comme variable de forçage des différents processus de détachement (chronique, catastrophique, autogénique) dans la modélisation de la dynamique du biofilm épilithique, et à comprendre comment les interactions hydrodynamique locale / structure du biofilm peuvent expliquer sa dynamique temporelle.

Chapitre II

Méthodologie générale

II .1. Introduction

Afin de répondre aux objectifs fixés dans ce travail, la démarche choisie est l'analyse et la modélisation des mesures biologiques et hydrodynamiques obtenues antérieurement dans deux canaux expérimentaux de croissance du biofilm épilithique. Les résultats obtenus et les conclusions tirées sont ensuite transférés pour une modélisation de la dynamique du biofilm *in situ*. La démarche suivie est schématisée comme suit (Figure II-1) :

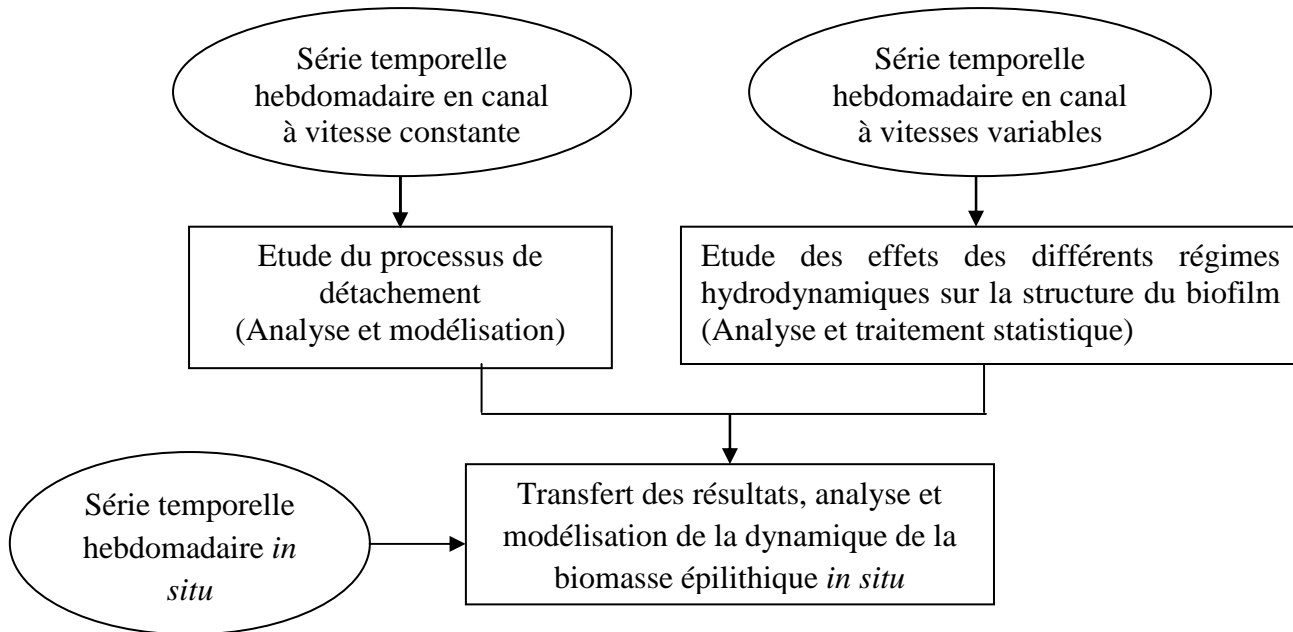


Figure II. 1. Schématisation de la démarche de l'étude.

Ainsi le paragraphe II. 2. détaille l'ensemble des protocoles d'échantillonnages et d'analyses réalisés en laboratoire dans les deux expérimentations en canal (2006, 2007) et sur le terrain (09/2008 à 09/2009), qui ont permis l'acquisition des séries de données de biomasse épilithique et de l'hydrodynamique. Les outils et procédures de traitement des données hydrodynamiques obtenues sont également présentés dans ce paragraphe. Ensuite dans le paragraphe II. 3. nous présentons les sous modèles choisis et la procédure adoptée pour estimer les paramètres utilisés, lors des différentes expérimentations numériques effectuées et confrontées aux séries temporelles. L'ensemble des méthodologies utilisées pour générer des données supplémentaires nécessaires aux expérimentations numériques (les valeurs journalières de la vitesse de frottement, de la rugosité turbulente, de la température et du rayonnement global) sont également présentées dans ce paragraphe.

II. 2. Présentation des séries temporelles disponibles

II. 2. 1. Séries temporelles acquises en milieu contrôlé

Les deux expériences présentées ci-dessous ont été réalisées dans le cadre du projet EC2CO «ECosphère COntinentale». Elles ont été effectuées dans un canal biologique situé à l'IMFT, dans le cadre d'un travail partenarial de recherche entre l'Institut de Mécanique De Fluide de Toulouse (IMFT) et le Laboratoire d'Ecologie Fonctionnelle et Environnement EcoLab). Les travaux ont été effectués par des étudiants stagiaires en Master Recherche encadrés par Noël Dorez (IMFT) avec la collaboration de S. Boulêtreau (en thèse à EcoLab) pour la première expérience, et par Y. F. Moulin (IMFT) et F. Garabetian (EcoLab) avec la collaboration de S. Sabater de l'Université de Gironna (Espagne) pour le dénombrement algal pour la seconde expérimentation.

La première expérience a été conduite dans le canal à section et vitesse constante par Y. Bercovitz [*Bercovitz, 2006*] et S. Boulêtreau [*Boulêtreau et al., 2010*]. L'objectif consiste à étudier l'interaction biofilm-écoulement à partir de paramètres locaux de l'écoulement et des paramètres caractéristiques du stade de développement du biofilm. Dans notre travail de thèse, les résultats de cette expérience serviront à tester et comparer la pertinence des trois descripteurs de l'hydrodynamique que sont le débit, la vitesse de frottement et le nombre de Reynolds turbulent dans la modélisation de la dynamique de croissance du biofilm. Ces variables de forçage du détachement chronique sont testées par modélisation et confrontation des résultats de simulation à la série des mesures en laboratoire. Le modèle de base utilisé est celui ayant un minimum de paramètres adéquats trouvé par *Boulêtreau et al., [2008]* à partir du modèle d'*Uehlinger et al. [1996]*.

La deuxième expérience entamée par Y. PELTIER [*Peltier, 2007*], puis analysée en partie par C. Pen [*Pen, 2008*], a été effectuée dans le même canal modifié de manière à imposer trois conditions hydrodynamiques différentes, en maintenant identiques les autres paramètres environnementaux (température, nutriments et lumière). Le but de cette étude expérimentale était d'étudier le rôle des différentes conditions hydrodynamiques dans la structure et la dynamique d'évolution du biofilm épilithique, et au moyen d'un test d'arrachage réalisé à la fin de l'expérience de croissance d'étudier le comportement du biofilm vis à-vis d'un changement brusque des conditions hydrodynamiques.

En complément de ces données, de nouveaux résultats sur la composition algale dans la deuxième expérience ont été obtenus par S. Sabater de l'Université de Gironna. Ils sont présentés ce notre travail de thèse combinés à une analyse plus approfondie de l'effet de l'hydrodynamique sur la structure, la croissance, la taxonomie et la résistance au détachement du biofilm.

II. 2. 1. 1. Expérimentation dans le canal à vitesse constante

II. 2. 1. 1. a. Description du dispositif expérimental

Le canal utilisé est un canal à surface libre, légèrement incliné ($S=10^{-3}$), de 11 m de longueur, 50 cm de largeur et 20 cm de hauteur, avec un fond recouvert de substrats artificiels (figure II. 2). Les berges sont construites en Plexiglas (10 mm d'épaisseur) et la base en PVC (20 mm d'épaisseur). Ce canal situé dans le hall de l'Institut de Mécanique des Fluides de Toulouse (IMFT) a déjà été utilisé pour des expérimentations relatives aux interactions biofilm-écoulement [Godillot *et al.* 2001 ; Fothi 2003]. Il a été adapté dans cette expérience de manière à fonctionner en système semi-ouvert avec une alimentation en eau à partir de la Garonne. Ceci afin de bénéficier des conditions d'eau naturelle et de limiter les risques de carences en nutriment durant la croissance du biofilm. Un appareil photographique numérique avec une résolution de 2000 x1312 pixels, installé au dessus d'une fenêtre en plexiglas à la surface de l'eau, a permis le suivi de l'évolution du biofilm durant les différentes phases de sa croissance, par des prises de photos quotidiennes.

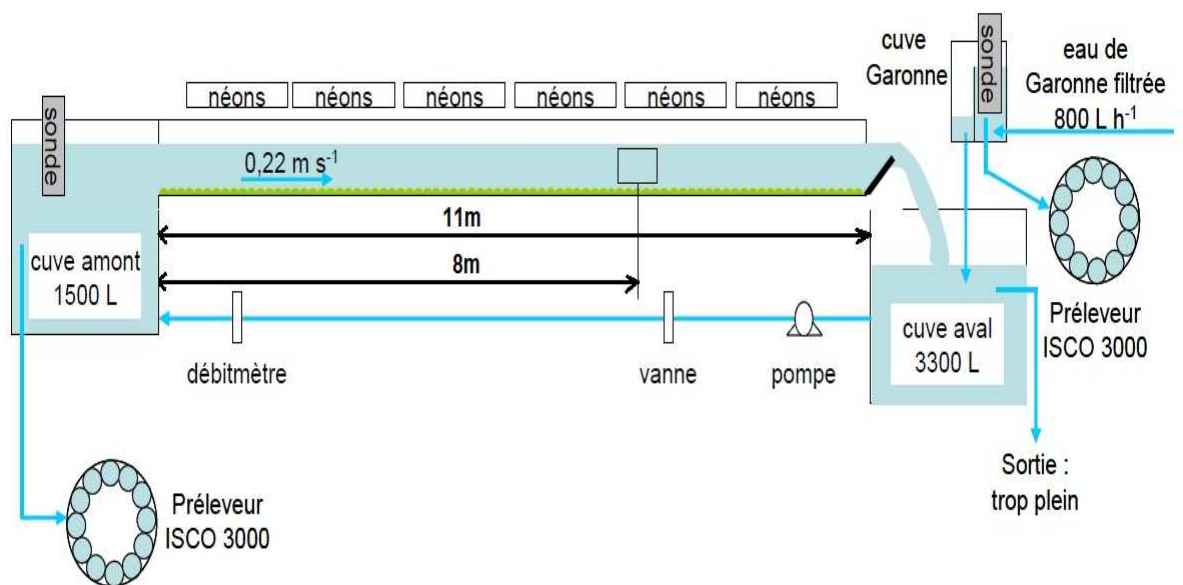


Figure II. 2. Schéma du dispositif expérimental.

Caractéristiques du montage hydraulique

Le système de recirculation partielle de l'eau consiste en un premier pompage (Pompe Selfinox 200/80T, ITT Flygt, France) qui alimente continuellement la cuve aval du canal (3300 L) à partir de la Garonne (à deux mètres de profondeur) avec un débit de 800 L h^{-1} soit $2,2 \cdot 10^{-4} \text{ m}^3 \text{ s}^{-1}$, assurant un renouvellement complet de l'eau dans le canal en l'espace de 4 h. Puis un second pompage (Pompe submergée Omega 10-160-4, Smedegard, Denmark), alimente la cuve amont (1500 L) à partir de la cuve aval à un débit de $14,5 \text{ L s}^{-1}$ via une conduite de 100 mm de diamètre. L'eau s'écoule ensuite par gravité entre la cuve amont et la cuve aval. Un débitmètre électromagnétique permet de contrôler le débit. Ce dernier peut être réajusté en actionnant une vanne et un by-pass.

L'eau de la Garonne est traitée afin de réduire l'apport de matière en suspension ainsi que l'infiltration de brouteurs. Les particules de tailles supérieures à $125 \mu\text{m}$ sont éliminées à l'aide de deux séparateurs centrifuges, l'eau passe ensuite à travers une série de trois filtres de 90, 20 et $10 \mu\text{m}$ (figure II. 3.).



Figure II. 3. Photo du système de filtration de l'eau de Garonne [Bercovitz, 2006].

Caractéristiques de l'écoulement

Le but de l'expérimentation en canal à vitesse constante est d'avoir des conditions favorables au développement du biofilm et à son épaissement, en évitant toute source de perturbation hydrodynamique. Cependant, d'après *Stevenson*, [1983] et *Stevenson & Peterson* [1991], l'établissement des communautés sur le substrat est favorisé par les vitesses modérées du courant, et avec l'âge et le développement des biomasses, les vitesses élevées du courant deviennent un facteur inhibiteur. Par ailleurs l'expérience effectuée par *Godillot et al.* [2001] dans ce même canal avait démontré un optimum de biomasse pour un nombre de Reynolds de 22000, soit une vitesse de $0,21 \text{ m s}^{-1}$. Dans ce travail expérimental, la vitesse a été maintenue constante à $0,22 \text{ m s}^{-1}$ correspondant à un débit de $14,8 \text{ L s}^{-1}$, une hauteur de 13 cm et un nombre de Reynolds de 28 600.

Le nombre de Froude calculé à partir de la formule $F = \frac{V}{\sqrt{D \times g}}$, avec V la vitesse moyenne du courant (m s^{-1}), D la hauteur d'eau (m) et g l'accélération de la pesanteur (m s^{-2}) est de 0,19. Résultat caractérisant une zone de « plat courant ». La hauteur d'eau ajustée en permanence à 13 cm, est considérée suffisante pour limiter les effets de confinement, compte tenu de la hauteur des rugosités (2 cm). L'établissement de l'écoulement dans le canal est facilité par un entonnoir en forme de Venturi convergent placé entre la cuve amont et l'entrée du canal. Un dispositif positionné dans la cuve amont constitué d'une clarinette, d'un système de lattes de PVC verticales et d'un filtre de $350 \mu\text{m}$ permet de tranquilliser et d'homogénéiser l'eau avant son entrée dans le canal.

Conditions d'éclairage

L'éclairage initial du canal a été adapté pour favoriser encore davantage le développement du biofilm. Le canal est presque intégralement recouvert (excepté aux extrémités) par 6 rampes de 1,50 m équipées de néons, coulissantes et amovibles pour permettre l'accès pour les prélèvements. Ces rampes sont reliées à un programmeur qui assure une photopériode estivale de 16 h de jour et de 8 h de nuit particulièrement favorable à la croissance photosynthétique.

L'éclairage artificiel est assuré par l'alternance de 15 néons « lumière du jour » (daylight Philips TDL 58 W) et de 15 néons horticoles (Sylvania Gro-Lux 58 W) dont le spectre d'émission dans le rouge est spécialement adapté à la croissance des végétaux. La mesure de la lumière incidente, à l'aide d'un quantamètre LI-190 SA connecté à un

enregistreur de données (LI-COR Inc. Lincoln, Nebraska), avant la mise en eau du canal, montre que la PAR atteint $180 \mu\text{E m}^{-2} \text{s}^{-1}$ au centre du canal et décroît sur les bords à $140 \mu\text{E m}^{-2} \text{s}^{-1}$. Or d'après *Bothwell et al.* [1993], l'activité photosynthétique est saturée avec des intensités (en lumière blanche) comprises entre 100 et $400 \mu\text{E m}^{-2} \text{s}^{-1}$. On peut donc penser que, même en considérant la limitation de la pénétration de la lumière par les 13,5 cm d'eau, les conditions d'éclairement ne sont ni limitantes ni inhibitrices. Les parois latérales du canal sont recouvertes d'un film opaque pour limiter la croissance du biofilm sur ces parois.

Conditions nutritives et physico-chimiques

La composition chimique de l'eau du canal ainsi que celle de l'eau de Garonne (après filtration) a été analysée chaque semaine afin de mettre éventuellement en évidence par comparaison, un effet du biofilm (consommation/production) sur la qualité de l'eau au cours de l'expérimentation. Une fois par semaine, deux prélèvements automatiques sont effectués simultanément juste avant l'entrée de l'eau dans la cuve aval du canal et dans la cuve amont par deux préleveurs ISCO 3000.

La physico-chimie (température, conductivité, pH, oxygène dissous et turbidité en NTU) de l'eau du canal (après filtration) a été mesurée toutes les heures par deux sondes multiparamètres YSI 6600 implantées aux mêmes points que les préleveurs ISCO 3000.

Caractéristiques des substrats

En milieu naturel, une forte erreur d'observation entache l'acquisition de la biomasse épilithique. Cette erreur est non seulement due à la mesure de la biomasse mais aussi à la variabilité des conditions locales de développement du biofilm *in situ* qui génère une forte hétérogénéité de la biomasse même à petite échelle. L'utilisation de substrats artificiels identiques permet de limiter cette variabilité et de réduire significativement l'erreur associée à l'estimation de la surface. Les substrats artificiels recouvrant le fond du canal sont de 37 mm de diamètre, 20 mm de hauteur et $0,065 \text{ m}^2$ de surface, ils sont en résine polyuréthane et lestés avec du sable pour ne pas être emportés par le courant (figure II. 4.). Le matériau a été sélectionné pour ses propriétés chimiques inertes et pour sa résistance à une température de 110°C . Cette résistance permet de s'affranchir de l'étape qui consiste à détacher le biofilm de son support pour mesurer la MS en mettant directement les substrats colonisés à l'étuve. Enfin la présence de sable donne à la surface du substrat une texture granuleuse plus favorable à la colonisation du biofilm que les surfaces lisses [*Nielsen et al.*, 1984].

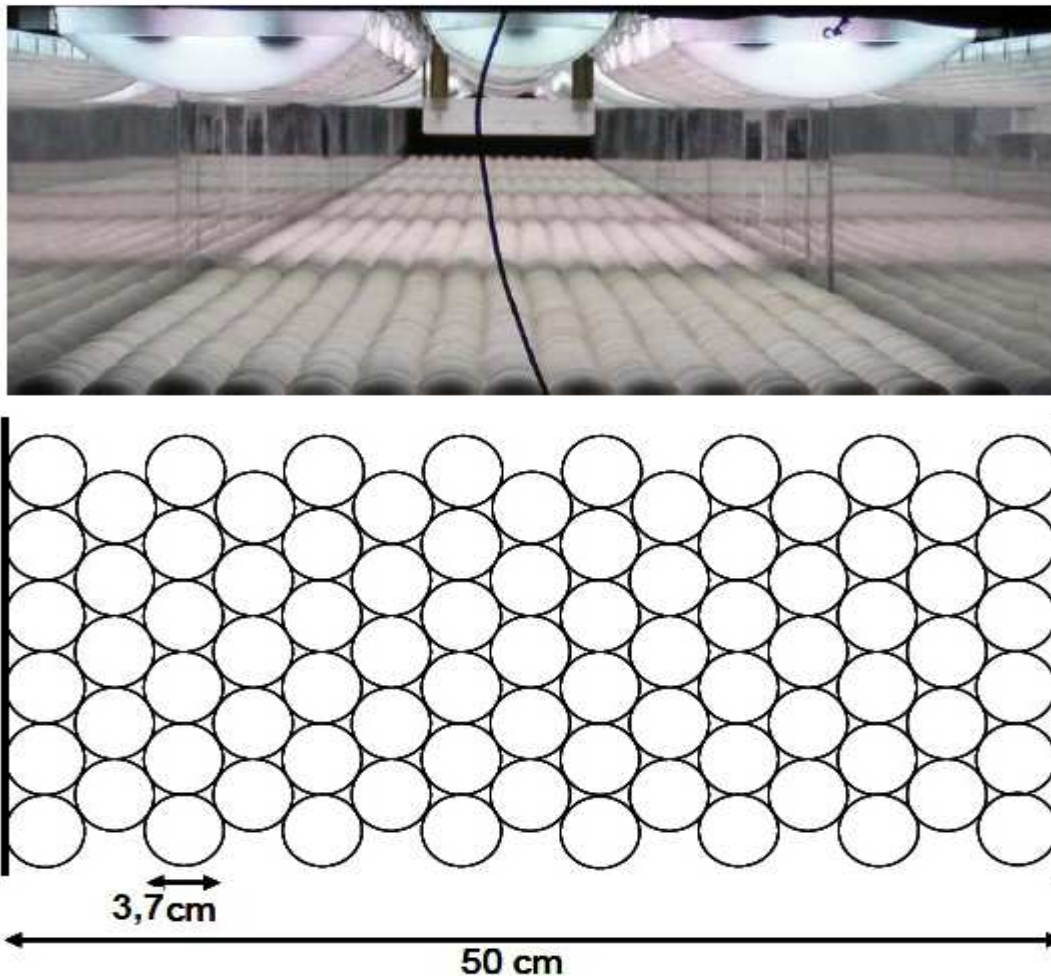


Figure II. 4. Photographie et schéma de l'agencement des substrats dans le canal [Bercovitz, 2006].

Afin de s'affranchir de problèmes liés au relargage de substances toxiques issues du procédé de fabrication, les substrats sont immergés dans de l'eau de Garonne pendant 3 semaines puis stérilisés par autoclavage (120°C, 20 min) avant d'être disposés sur le fond du canal. Ils sont disposés régulièrement et périodiquement sans colle pour être prélevables.

II. 2. 1. 1. b. Déroulement de l'expérience

L'expérimentation de suivi du développement du biofilm à vitesse constante a duré 65 jours comprenant plusieurs étapes de croissance (ensemencement, colonisation etc..), durant lesquelles des mesures hydrodynamiques et biologiques hebdomadaires ont été effectuées.

Phase d'ensemencement

Pour accélérer l'installation d'un biofilm diversifié, le canal a étéensemencé à trois reprises pendant trois semaines avec un inoculum constitué de biofilms collectés dans

différentes rivières du Sud-ouest de la France. Avant son introduction dans le canal, la biomasse grattée de 15 galets collectés (surface d'environ 10 cm²) est mise en suspension dans 1 L d'eau filtrée (0,22 µm) puis homogénéisée avec un homogénéiseur de tissus (Polytron, Kinematica) pour broyer la macrofaune et les agrégats macroscopiques. Pendant cette période d'ensemencement le canal fonctionne en circuit fermé. Avant chaque renouvellement de l'inoculum, l'eau du canal est remplacée par de l'eau de Garonne pour la ré-enrichir en nutriments.

A l'issue de cette phase, a débuté la phase d'expérimentation proprement dite au cours de laquelle les processus de croissance/adaptation sont sensés prévaloir sur les processus d'immigration pour expliquer la structuration des communautés.

Echantillonnage et conditionnement du biofilm

Pendant la phase d'expérimentation, la biomasse épilithique est prélevée une fois par semaine pendant 14 semaines (soit 15 prélèvements) dans la zone aval du canal d'une longueur de 5 m. Les bords du canal pouvant générer une hétérogénéité dans le développement de la biomasse, les 3 substrats situés immédiatement près des parois sont donc volontairement écartés du prélèvement pour éviter ces « effets de bords ».

Chaque semaine, 11 substrats sont aléatoirement prélevés avec une pince et un emporte-pièce et stockés au froid (4°C) jusqu'au traitement ou stockage systématique effectué dans les 4 heures qui suivent le prélèvement.

- 4 substrats constituant 4 réplicas ont été échantillonnés pour la caractérisation de la biomasse chlorophyllienne. Le biofilm est détaché des 4 substrats à l'aide d'une brosse à dents stérilisée et mis en suspension dans 50 ou 100 mL (selon la quantité de biomasse) d'eau filtrée (0,22 µm). La suspension de biofilm est ensuite homogénéisée (Polytron, Kinematica). Deux aliquotes de 10 ml chacun sont prélevés, centrifugés (12000 g, 20 min, 4 °C) puis stockés à -80°C pour analyses ultérieures.
- 6 substrats constituant 6 réplicas ont été réservés aux mesures de biomasse (MS et MSSC).
- 1 substrat a été utilisé pour déterminer la composition algale.

Chaque substrat prélevé a été remplacé par un substrat vierge de couleur rose pour être plus facilement identifié et ne pas être pris encore lors des prélèvements suivants.

Chlorophylle a

La biomasse chlorophyllienne contenues dans les deux aliquotes stockés à -80°C, est mesurée au spectrophotomètre à partir des équations trichromatiques [Jeffrey *et al.* 1997] après extraction à l'acétone 90 % (4 h, à l'obscurité et à température ambiante) du culot homogénéisé (Ultra Turrax modèle T2S, Janke et Klunkel) et désagrégé à l'ultra Son pendant 1 min.

Matière Sèche (MS) et Matière Sèche Sans Cendre (MSSC)

Les 6 substrats prélevés pour les mesures de la MS et de la MSSC sont retirés des chambres, séchés à l'étuve (80°C, 12 h) puis pesés (P_1). La biomasse sèche de chaque substrat est récupérée par grattage à l'aide d'un cutter et d'une brosse à dent, pesée avant (P_3) et après (P_4) calcination (500°C, 12 h). La fraction de MSSC (%) pour chaque substrat est calculé par $(\frac{P_3 - P_4}{P_3}) \times 100$. Chacun des substrats est ensuite lavé, séché puis pesé (P_2). La MS de l'échantillon (en g m⁻²) est égale à $\frac{P_1 - P_2}{S}$, avec S la surface d'un substrat (0,065 m²). La MSSC (en g m⁻²) est alors obtenue en multipliant la MS par le pourcentage de MSSC.

Composition algale

La biomasse d'un substrat est décrochée à l'aide d'une brosse à dents et mise en suspension dans 30 ml d'eau filtrée (0,22 µm). L'échantillon est fixé à la glutaraldéhyde (concentration finale 1%) et stocké au froid et à l'obscurité. L'échantillon est examiné qualitativement entre lame et lamelle au microscope à un grossissement compris entre 600 et 1000. Comme l'indique APHA (1992), 400 cellules ont été analysées donnant une marge d'erreur sur le comptage estimée à $2/(400)^{1/2} = 10\%$. Pour des raisons pratiques, seuls 7 échantillons parmi les 9 ont été sélectionnés pour estimer la composition algale et son évolution temporelle en termes d'abondance relative pour chaque espèce.

Mesures hydrodynamiques

Le débit d'eau est contrôlé par une vanne et un by-pass et mesuré à l'aide d'un débitmètre électromagnétique placé sur la conduite de retour d'eau du canal (figure II. 2). La hauteur d'eau est mesurée à l'aide d'un papier millimétré collé à la paroi. Il est à noter que cette expérience a été conduite dans un écoulement permanent, à surface libre au dessus de rugosités à petite échelle (hauteur d'écoulement h / hauteur des rugosités $\Delta > 5$). Comme il a

déjà été signalé au chapitre précédent, dans ce genre d'écoulements turbulents, les quantités hydrodynamiques doublement moyennées donnent une estimation plus robuste des paramètres de proche paroi u_* , z_0 , et d qui apparaissent dans la loi logarithmique (équation I-19).

Pour estimer les quantités doublement moyennées dans l'espace et dans le temps par des mesures Laser Doppler Anémométrie (LDA), les trois composantes de la vitesse sont mesurées au centre du canal dans une section équipée d'une fenêtre en verre se trouvant à 8 m de l'entrée du canal (figure II. 2 et II. 5). Pour cela, un laser Argon bi-composant (Spectra Physics) doté d'une optique modulaire Disa 55 L et de longueur d'onde 514,5 nm (raie verte) et 488 nm (raie bleu) a été utilisé (figure II. 5). Ce dispositif est placé sur un support fixe dans le sens longitudinal et mobile dans les deux autres directions.

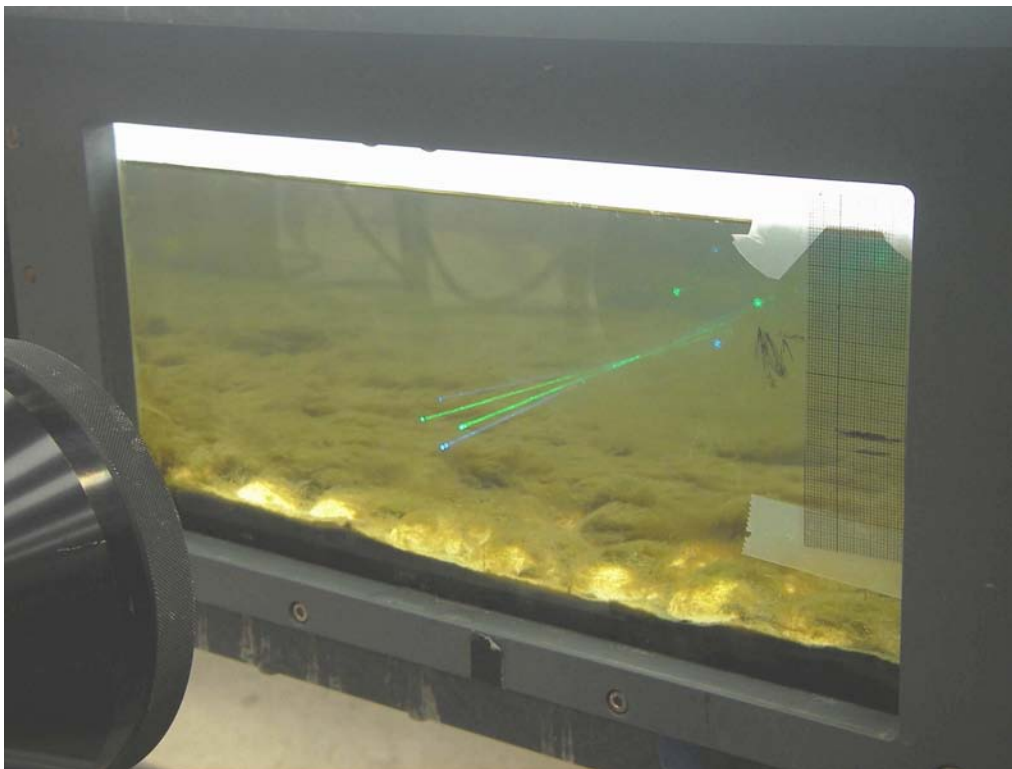


Figure II. 5. Photos des faisceaux laser [Bercovitz, 2006].

Les points de mesure sont situés à des hauteurs variant entre 20 à 120 mm du fond (avec un pas de 2 mm de $z = 20$ à $z = 50$ et un pas de 5mm jusqu'à $z = 120$ mm) sur la hauteur de trois profils verticaux A, B et C (figure II. 6.). L'origine $z = 0$ correspond au fond du lit du canal sans les hémisphères.

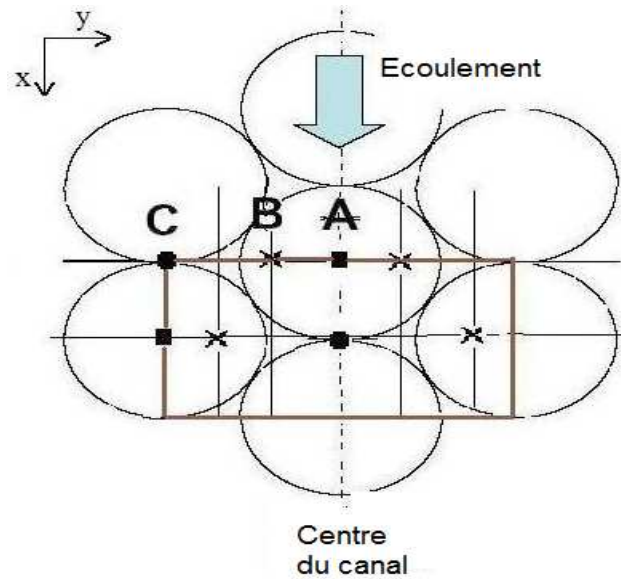


Figure II. 6. Positions des profils verticaux A, B et C (au-dessus des substrats) pour les mesures laser doppler anémométrie et le calcul des valeurs doublement moyennées ($\langle \text{Values} \rangle_{xy} = (2 \text{ Valeurs en A} + 4 \text{ Valeurs en B} + 2 \text{ Valeurs en C})/8 = (\text{Valeur en A} + 2 \text{ Valeurs en B} + \text{Valeurs en C})/4$).

L'acquisition du signal a été obtenue grâce au photomultiplicateur placé dans la lampe d'émission. Ce signal a été récupéré par un BSA (Burst Spectrum Analyser) qui permet de faire un premier traitement du signal Doppler pour déterminer la fréquence Doppler et par la suite la vitesse instantanée. Un ordinateur équipé d'un logiciel Burstware 2.00 de DANTEC permet ensuite le traitement et le stockage des données acquises (figure II. 7).

A chaque point de mesure le long de la hauteur de chacun des trois profils verticaux A, B et C, n observations LDA ($n = 10^4$ à $1,5 \times 10^4$) des vitesses instantanées dans les trois directions longitudinale (U), transversale (V) et verticale (W) sont relevées. Ces données ont été ensuite traitées à l'aide de Matlab pour obtenir les composantes de la vitesse moyennées dans le temps (\bar{U} , \bar{V} et \bar{W}), les valeurs root-mean-square (RMS) des fluctuations turbulentes u' , v' et w' ainsi que les tensions de cisaillement turbulent (moyenne du tenseur de Reynolds) $\overline{u'w'}$. Le traitement statistique des premières données récoltées a montré que $n = 10^4$ mesures sont suffisantes pour avoir une bonne estimation des composantes moyennées dans le temps de la vitesse, mais $n = 1,5 \times 10^4$ mesures sont nécessaires pour la convergence des valeurs du tenseur de Reynolds $\overline{u'w'}$.

Ordinateur muni du logiciel Burstware 2.00

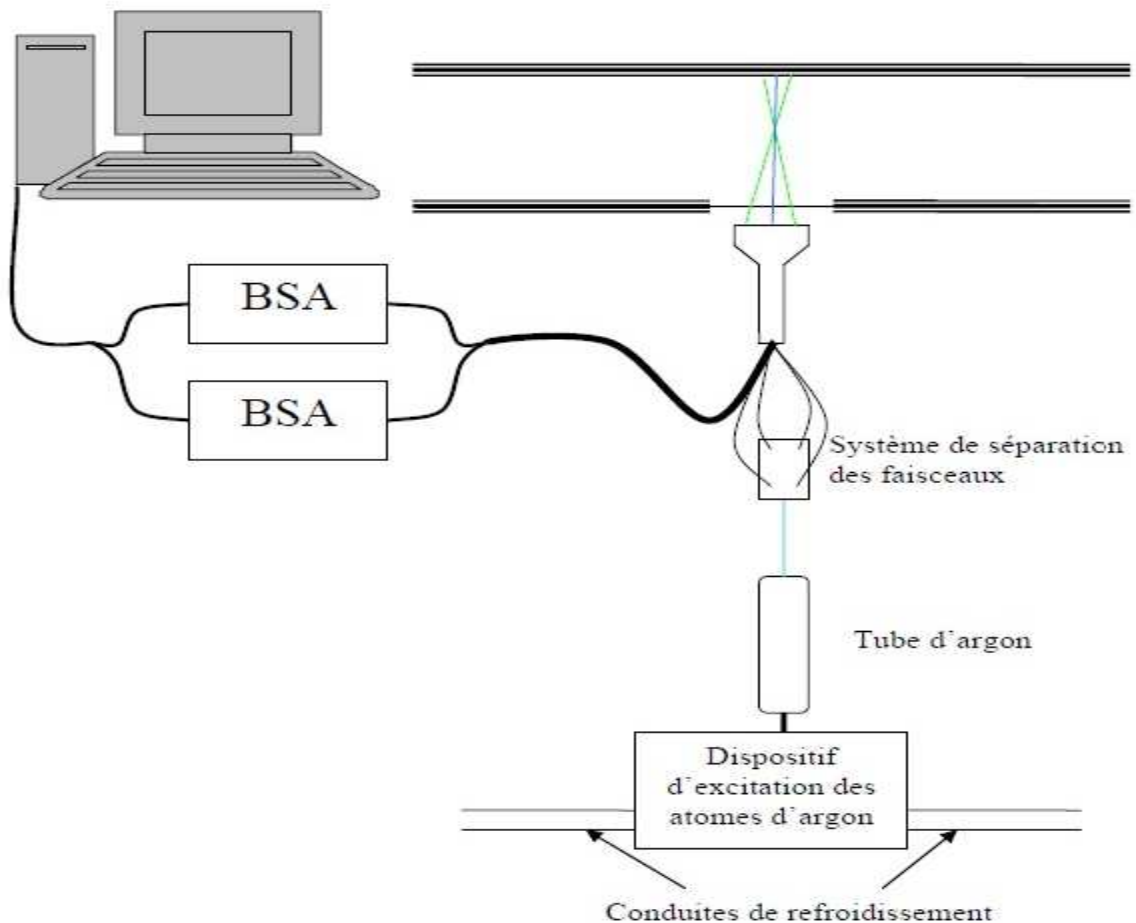


Figure II. 7. Schéma du dispositif laser [Bercovitz, 2006].

Les valeurs doublement moyennées dans le temps et dans l'espace (direction x et y) des profils de la vitesse longitudinale $\langle \bar{U} \rangle_{xy}$ et du tenseur de Reynolds $\langle \overline{u'w'} \rangle_{xy}$ ont été déterminées en calculant la moyenne dans l'espace avec les facteurs de pondération égaux à 1, 2 et 1, des trois profils moyennés dans le temps obtenus respectivement en A, B et C (figure II. 6.), en accord avec l'aire d'influence des trois profils.

Des problèmes ont été rencontrés lors des mesures LDA, notamment au début des expériences, où un mauvais réglage du faisceau laser a donné des résultats aberrants pour la mesure de la composante verticale de la vitesse W .

La vitesse de frottement u_* , a été déterminée à partir des quantités turbulentes doublement moyennées (dans le temps et dans l'espace) obtenues. Cela en suivant la méthode de *Cheng and Castro* [2002] quand les valeurs des tensions de cisaillements turbulentes (tenseur de Reynolds) doublement moyennées étaient disponibles en utilisant l'équation (I-

24). Sinon, nous avons suivi la méthode de *Labiod et al.* [2007], et nous avons utilisé les valeurs doublement moyennées des $u_{rms} = \sqrt{u'^2}$ pour l'approximation des profils exponentiels (équation I-21) avec les valeurs suivantes pour les constantes empiriques : $C_k=1$ and $D_u = 2.3$ [*Nezu and Nakagawa*, 1993].

Les profils doublement moyennés des vitesses longitudinales $\langle \bar{U} \rangle_{xy}$ sont ensuite utilisés pour déterminer les valeurs de z_0 et d par approximation de la loi log (équation I-19). Ceci s'est fait en choisissant la meilleure valeur déduite de la régression linéaire de forme $exp(\kappa \langle \bar{U} \rangle_{xy} / u_* = (z-d)/z_0)$ (obtenue à partir de la loi log, équation I-19), suivie d'une régression non linéaire de la forme $\kappa \langle \bar{U} \rangle_{xy} / u_* = \log(z-d) - \log(z_0)$, dans la région entre le sommet des hémisphères $z=\Delta$ et la limite supérieure de la zone logarithmique ($z=0.2H$) [*Wilcock*, 1996].

Les valeurs de la rugosité de grain de Nikuradsé k_s sont déterminées à partir de la formule $k_s = z_0 exp(\kappa 8.5)$, et le nombre de Reynolds rugueux k^+ est déterminé à partir de $k^+ = u_* k_s / \nu$ [*Nezu and Nakagawa*, 1993].

D'autres problèmes ont été aussi rencontrés en fin d'expérience lors des mesures faites à proximité du substrat, où la présence de filaments de biofilm en mouvement, a rendu difficile la mesure dans cette zone de forte production de turbulence. Toutefois, le sommet de la matière épilithique a été défini comme étant la limite inférieure pour les mesures et l'approximation de la loi log.

II. 2. 1. 2. Expérimentation dans le canal à trois vitesses

II. 2. 1. 2. a. Description du dispositif expérimental

Pour cette expérience le canal biologique existant et décrit dans la section (II. 1.1.1. a.) a été modifié pour créer trois conditions hydrodynamiques sur une même campagne de mesure. Un autre canal auxiliaire de 20 m de longueur, 0,2 m de largeur, 0,38 m de hauteur, avec une pente de 0,17 % et un débit variant de 0 à 40 l/s, a aussi été utilisé pour effectuer des tests d'arrachage en fin de période de croissance du biofilm dans les trois conditions hydrodynamiques.

Le redimensionnement du canal principal a été réalisé de manière à obtenir trois zones d'écoulements distinctes (figure II. 8.). Une zone pour un écoulement lent et relativement profond en amont (notée LV). Une seconde zone pour un écoulement rapide et peu profond en

aval (notée HV). La dernière zone pour un écoulement intermédiaire aux deux précédents, située au centre du canal (notée IV). Les vitesses d'écoulement ont été choisies de manière à ce que l'écart entre les vitesses soit assez important pour que la croissance du biofilm soit différente d'une zone à une autre, tout en restant en adéquation avec ce que l'on peut trouver dans la littérature (0.10 m s^{-1} à 0.60 m s^{-1} [Horner et Welch, 1981]) et aussi avec les dimensions du canal original.

Pour avoir 0.10 m s^{-1} dans la première zone du canal, la géométrie impose le tirant d'eau, ainsi que le débit. Pour atteindre des vitesses supérieures en aval, la conservation du débit commande une réduction de la section de passage de l'écoulement. Cette réduction s'est faite au niveau de la largeur au miroir grâce à la présence d'un convergent (figure II. 7. a) installé entre les deux zones (LV) et (IV), et à l'installation de deux seuils longs (figure II. 7. a et b) dans les zones de passages (LV) vers (IV) et (IV) vers (HV). Ce dispositif a permis de réduire la veine fluide et obtenir des vitesses plus importantes en allant vers l'aval, sans trop réduire la largeur du canal donc le nombre de substrats.

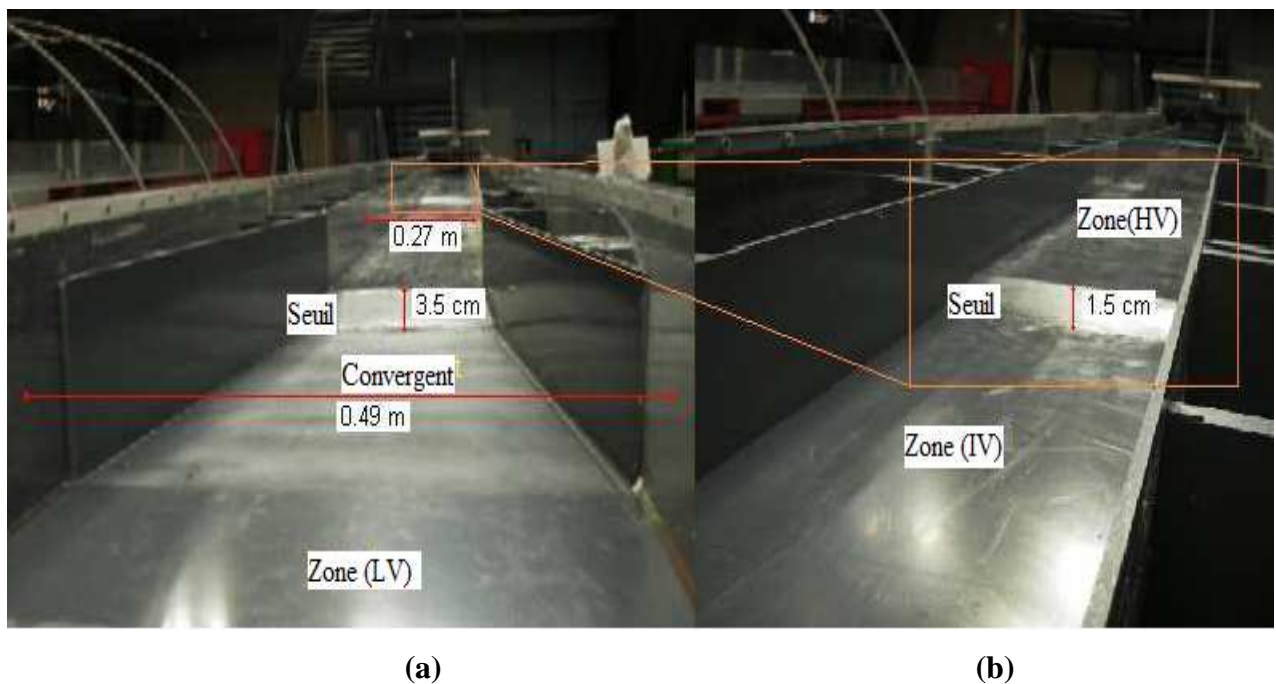


Figure II. 8. Photos des différentes zones du canal biologique après modification [Peltier, 2007].

Caractéristiques du montage hydraulique

Le système de recirculation partielle de l'eau est le même que celui du canal à une vitesse constante (paragraphe II. 1. 1. 1. a.), sauf que le filtre à 10 μm a été remplacé par un filtre 5 μm pour éviter toute intrusion de particules en suspension surtout en période de crue.

Un système de refroidissement de l'eau a été ajouté dans le montage hydraulique afin de remédier au problème de variation de la température remarquée lors de l'expérience précédente. Cette variation de la température est liée à la chaleur dégagée par les néons qui génèrent une élévation notable de la température, particulièrement lors de la phase d'*inoculum* (ensemencement) qui se fait en circuit fermé.

Ce dispositif de refroidissement (figure II. 9.) monté en dérivation du circuit de filtration, permet de réguler la température au sein du canal biologique par le cheminement d'eau de la Garonne dans un serpentin en aluminium fait « maison » (d'une longueur de 1m et d'un diamètre de 25 mm) plongé dans la cuve aval du canal. Grâce à ce système, l'arrêt de l'alimentation de la cuve en eau de Garonne ne génère plus d'élévation de température, puisque ce système permet de maintenir relativement constante la température de l'eau dans le canal.

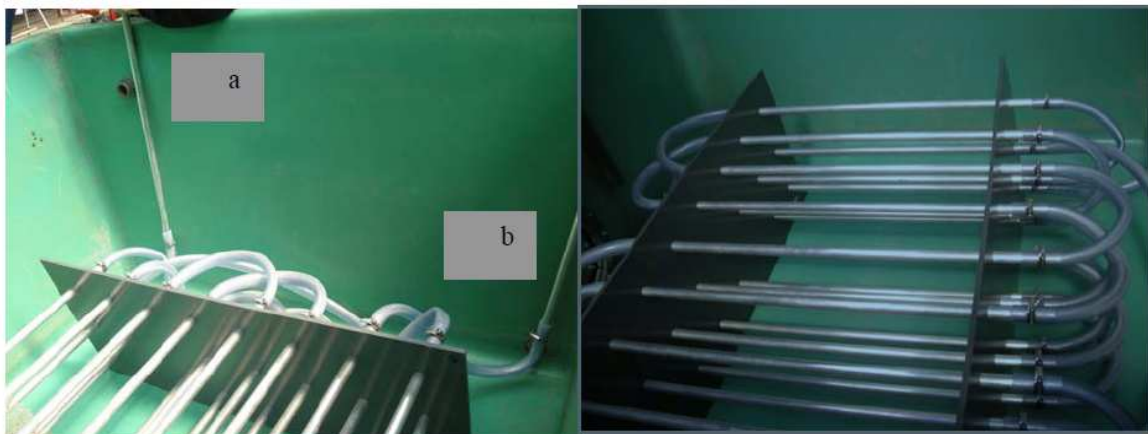


Figure II. 9. Système de refroidissement (a) entrée de l'eau de Garonne et (b) sortie de l'eau de Garonne après qu'elle ait refroidi l'eau du canal [Pen, 2008].

Caractéristiques de l'écoulement

Pour le redimensionnement du canal, les vitesses ont été fixées à 10 cm s^{-1} en amont (LV), 25 cm s^{-1} au centre (IV) et 40 cm s^{-1} en aval (HV), pour un débit de 6 l s^{-1} en sortie de cuve amont.

Le dimensionnement géométrique a été effectué à l'aide des équations de St-Venant 1D et de frottement, résolues numériquement sous MATLAB en utilisant la fonction « ode113 » qui permet de résoudre les équations différentielles [Peltier 2007].

Les calculs sont effectués sur quatre zones aux caractéristiques distinctes. Pour les transitions entre chacune de ces zones, des fonctions annexes programmées sous Matlab sont ajoutées pour simuler le changement de la configuration géométrique (voir [Peltier, 2007] pour plus de détails sur le code de dimensionnement) :

- Dans la zone 1 en amont (LV) (figure II. 8.), la vitesse est de $0,10 \text{ m s}^{-1}$;
- La zone 2 est une zone de convergence qui permet de réduire progressivement la largeur du canal pour accélérer la vitesse.
- Dans la zone 3 (IV), la vitesse à obtenir est de $0,25 \text{ m s}^{-1}$. L'ajout d'un seuil long (marche) en plus du convergent garantit une diminution supplémentaire de la section de la veine fluide. Dans la zone 4 (HV), la vitesse à obtenir est de $0,40 \text{ m s}^{-1}$. En sortie de la troisième zone, un seuil long permet de réduire encore d'avantage la section mouillée.

Le nouveau dimensionnement du canal est présenté dans la figure II. 10.

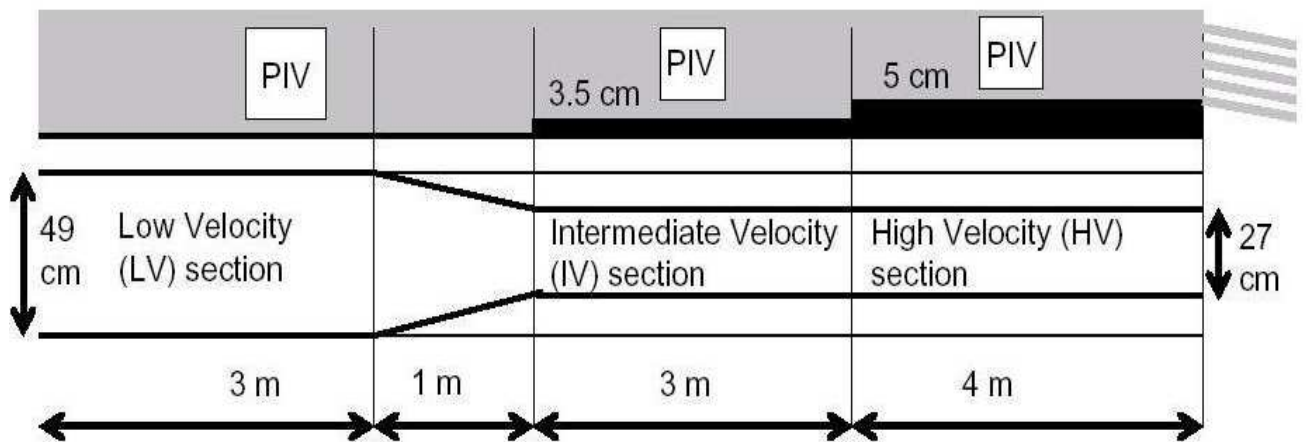


Figure II. 10. Schéma du canal après redimensionnement.

Conditions nutritives, physico-chimiques et caractéristiques des substrats

Les conditions nutritives et physico-chimiques, leurs suivis dans le canal modifié, ainsi que les caractéristiques du substrat dans cette expérience, sont pratiquement identiques à celle de l'expérimentation à section constante d'écoulement. Néanmoins, l'installation d'un

filtre à 5 μm a permis l'élimination de particules plus fines, et l'installation du système de refroidissement à favoriser le maintien d'une température relativement constante.

Conditions d'éclairement

L'éclairage est assuré par un système comportant trois rampes de 1,60 m de longueur. Chacune comporte une association de tubes fluorescents de mêmes caractéristiques que dans l'expérience précédente (voir paragraphe II. 2. 1. 1. a.). Ces tubes fluorescents fournissent un éclairage maximal de 175 E (175 moles de photon par mètre carré et par seconde) au centre, et de 100 E aux bords. Sachant qu'au-delà de 100 E la photosynthèse est dite saturée, cette fourchette d'éclairement fait que le processus de photo-inhibition est évitée et il n'y a pas d'adaptation physiologique des cellules à une carence lumineuse. Aussi, pour se rapprocher des conditions naturelles, le canal a été placé sous une bâche noire pour limiter l'intrusion de lumière extérieure surtout durant la journée, et les lumières ont été réglées en cycle jour/nuit 12h/12h.

II. 2. 1. 2. b. Déroulement de l'expérience

L'expérience se déroule en trois étapes. La première et la deuxième étapes sont identiques à l'expérience précédente (paragraphe II. 1. 1. 1. b.). Néanmoins, dans cette deuxième expérience, et durant la deuxième étape qui consiste à suivre la période de croissance et de développement du biofilm, les mesures hydrodynamiques et biologiques ont été réalisées et les photos de vue de dessus ont été prises pour suivre le développement du biofilm dans chacune des trois sections d'écoulement (LV, IV, HV).

La troisième étape, qui se situe à la fin de l'expérience et après 41 jours de croissance, consiste en un test d'arrachage appliqué à chacun des biofilms qui se sont développés dans les trois sections d'écoulement. Des plaques de prélèvement (figure II. 11.) recouvertes de substrats colonisés placées dans les trois zones de mesures ont été retirées puis placées dans un autre canal : « canal d'arrachage » et soumises à un débit d'eau croissant allant de 5 à 30 l s^{-1} par pas de 5 l s^{-1} toutes les 2 minutes. Ceci a permis de générer des vitesses de frottements supérieures à celles du canal biologique. Le but étant de trouver une vitesse d'arrachage pour chaque type de biofilm qui s'est développé au cours de l'expérience.



Figure II. 11. Plaques de prélèvements (hémisphères en rose) pour le test d'arrachage [Pen, 2008].

Echantillonnage et conditionnement du biofilm

Après la phase d'ensemencement, la biomasse du biofilm est prélevée une fois par semaine en extrayant 4 substrats dans chacune des trois sections d'écoulement notées HV, IV et LV pour le suivi de l'évolution de la MS et MSSC (la Chlorophylle a n'a pas été mesurée). Les protocoles pour l'échantillonnage et le conditionnement de ces quatre substrats sont les mêmes que ceux adoptés pour les 6 substrats prévus pour les mesures de la MS et de la MSSC de l'expérience du canal à une seule section d'écoulement (voir paragraphe II. 1. 1. 1. b.).

De même, dans le canal d'arrachage, la biomasse en termes de MS et MSSC a été mesurée en prélevant respectivement 4 substrats avant et après l'augmentation du débit. Ceci afin de déterminer la quantité de biofilm détachée durant le test d'arrachage.

Aussi, au 37^{ème} jour de l'expérience, 3 substrats ont été prélevés à l'entrée, au milieu et juste avant la sortie de chacune des trois zones LV, IV et HV. Soit un total de 9 substrats, pour la détermination de la composition algale. Les échantillons de la zone LV sont notés (A1, A2 et A3), ceux de la zone IV (B1, B2 et B3) et ceux de la zone HV (C1, C2 et C3). Le protocole pour le conditionnement de ces échantillons est le même que celui adopté dans l'expérience précédente (Voir paragraphe II. 1. 1. 1. b.).

Matière Sèche (MS) et Matière Sèche Sans Cendre (MSSC)

Les substrats prélevés pour la détermination de la MS et la MSSC sont ainsi séchés à l'étuve (80°C, 12 h), pesés (P₁) puis grattés à l'aide d'un cutter et d'une brosse à dent. Chaque substrat est ensuite lavé puis pesé (P₂) pour obtenir la MS par la différence (MS=P₁-P₂). La biomasse sèche récupérée de chaque substrat est ensuite calcinée (500°C, 12 h), puis pesée (P₃) afin de déterminer le poids de la MSSC (W₄=MS-P₃). La MSSC est ensuite traduite en g m⁻² en divisant W₄ par la surface de chaque substrat qui est de 0,0025132 m².

Composition algale

Cette partie du travail a été élaborée par *Gemma Urrea et Sergi Sabater* à l'Université de Gironne (Espagne). La composition algale en termes d'abondance relative pour chaque espèce (%) a été déterminée par un examen qualitatif au microscope à grossissement de 1000. Des transformations en racines carrées ont aussi été effectuées pour diminuer les poids des valeurs importantes de l'abondance relative des espèces (%).

Une analyse agglomérative par groupe hiérarchique au moyen d'un linkage complet a été ensuite appliquée sur ces données d'abondances relatives dans le but de classifier les échantillons selon leur similarité (distances de Bray-Curtis). Une analyse d'espèces indicatrices (*IndVal*) [*Dufrène and Legendre, 1997*] a été effectuée avec les données non transformées, afin d'identifier les espèces discriminantes parmi les groupes. Cette analyse a été effectuée en utilisant le code PRIMER-6 [*Clarke and Gorley, 2005*].

Mesures hydrodynamiques

Pour déterminer les caractéristiques des écoulements ainsi que l'évolution des descripteurs de l'hydrodynamique en proche paroi (la vitesse de frottement u_* , la rugosité de grain de Nikuradse k_s et le nombre de Reynolds rugueux k^+), des mesures ont été effectuées en utilisant la vélocimétrie par images de particules (PIV). Elles ont été prises une fois par semaine durant le développement du biofilm dans le canal biologique mais aussi dans le canal d'arrachage avant, durant et à la fin des différentes phases du test d'arrachage.

La PIV est une technique non intrusive de mesure du champ de vitesse instantanée dans un écoulement, à l'aide d'un laser impactant des traceurs. Le principe est basé sur la mesure de déplacement de particules entre deux images successives pour un intervalle de temps assez faible. En comparant une série de deux images, on arrive à déterminer le déplacement des particules, et on peut ainsi remonter aux champs de vitesse à partir de

l'intervalle de temps entre deux tirs lasers. Le système de mesure de la PIV (figure II.12) est constitué d'un laser de 2 x 30MJ (double cavité pulsé, vert argon 214,5 mm), d'une caméra (Senticam) pour la prise d'images, et de traceurs micro particulaires en verre de 10 à 20 μm de diamètre. Un miroir est utilisé pour envoyer la nappe laser dans la zone de mesure.

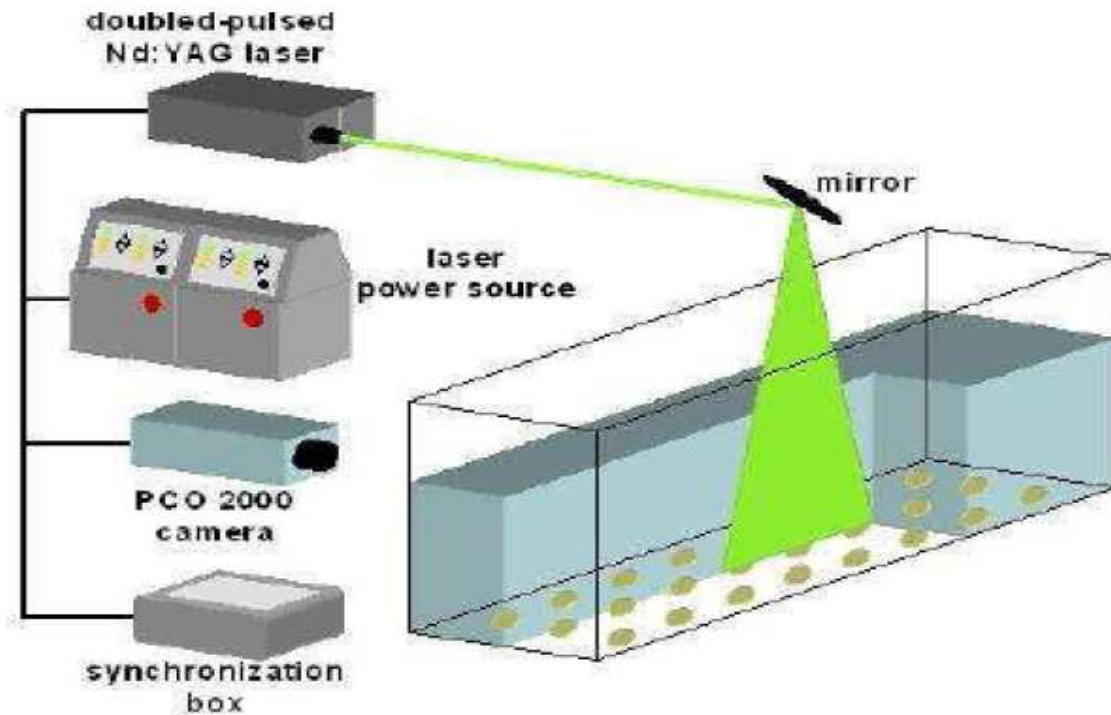


Figure II. 12. Schéma descriptif du dispositif de mesure par PIV [Mülleners, 2006].

Les microparticules de verre sont versées dans l'écoulement à l'aval de la zone de mesure. Au bout de quelques boucles dans le circuit fermé (canal, cuve et pompe), la répartition des traceurs est homogénéisée. Les particules sont présentes sur toute la hauteur d'eau et vont suivre les lignes de courant. Notons que la faible densité des particules et l'entraînement intense de celles-ci dans l'écoulement évite toute sédimentation à court terme. Pour des raisons pratiques, le laser a été disposé horizontalement sur un bâti mobile. Lors de cette expérience, et afin de pouvoir étudier la couche limite de fond, il était nécessaire de mesurer les champs de vitesses dans les plans verticaux pour pouvoir déterminer les composantes longitudinales et verticales du champ de vitesse.

La solution adoptée consistait à placer un miroir incliné à 45° sur la trajectoire de la nappe laser (figure II.12.) afin de la dévier et de créer une nappe verticale. Le laser tire ainsi, à une fréquence choisie (un tir = deux impulsions décalées de quelques microsecondes) et éclaire les particules prises dans l'écoulement. L'énergie reçue puis dégagee par les particules

de chaque impulsion est réfléchi vers un capteur CCD (1280 pixels x 1024 pixels). Cette énergie est alors convertie en une image de niveaux de gris. En comparant une série de deux images, on constate que les particules sont mises en mouvement. Ainsi en quantifiant la distance parcourue par une particule entre deux images et connaissant le temps qu'il lui a fallu pour parcourir ce chemin, on remonte au champ des vitesses.

Le logiciel de post-traitement des images est VSV (fonctionne sous PV-Wave). Il permet d'extraire les champs de vitesses instantanées grâce aux images PIV traités sur MATLAB pour en extraire les profils moyennés sur le temps (profil des vitesses moyennes, tensions de Reynolds ...). Dans le cas de cette étude, les écoulements étant turbulents, il a été nécessaire de travailler sur un grand nombre d'images pour extraire les caractéristiques propres à l'écoulement. En général, les statistiques turbulentes sont effectuées sur au moins milles images pour avoir des moyennes temporelles et spatiales correctes.

Un autre post-traitement sous MATLAB a permis de calculer les profils doublement moyennés notés $\langle \rangle_{xy}$ tels que décrits dans le chapitre II. 1. 1.1. b. *Mesures hydrodynamiques*, puis de remonter à la vitesse de frottement en faisant une extrapolation linéaire des tensions de Reynolds de l'écoulement (équation I-25). Ensuite un programme d'optimisation a permis de retrouver le doublon (d et z_0) le plus performant pour approcher la loi logarithmique pour chaque profil vertical de vitesse doublement moyennée (équation I-19). L'optimisation se fait sur un intervalle d'une hauteur comprise entre le sommet des rugosités et 0,2 fois la hauteur de l'écoulement h , conformément aux résultats de *Cheng et Castro* [2002].

II. 2. 2. Série temporelle acquise *in situ* sur le site de l'Aouach (Garonne)

La campagne d'échantillonnage sur l'Aouach a été effectuée par E. Buffan-Dubau (EcoLab, UMR 5245 CNRS-UPS-INPT) dans le but de faire un suivi de la biomasse épilithique durant la période de septembre 2008 à septembre 2009. Elle a été organisée dans le cadre des travaux de thèse de N. Majdi (Thèse en cours) d'une part pour étudier l'évolution temporelle de l'abondance et de la composition de la méiofaune du biofilm pendant une année, et la mesure de l'activité de broutage par l'analyse des contenus stomacaux d'autre part. E. Buffan-Dubau et N. Majdi ont par ailleurs utilisé l'HPLC pour déterminer la composition pigmentaire du biofilm.

Compte tenu de l'investissement que nécessiterait la réalisation d'un suivi de l'ensemble des composants du biofilm, nous avons participé à cette campagne en effectuant

les mesures de la rugosité du lit de la Garonne au niveau de l'Aouach et bénéficié des résultats des mesures de la biomasse en terme de MSSC et des mesures de l'hydrodynamique (auxquels nous avons participé) à des fins de modélisation. Ainsi dans le dernier chapitre de cette thèse, et à l'aide de ces données, nous avons testé la transposition *in situ* des résultats obtenus dans les canaux expérimentaux.

II. 2. 2. 1. Présentation du site d'échantillonnage

Le suivi a été effectué dans la Garonne sur un banc de galets sur le site de l'Aouach (Ordre de Strahler = 6), situé à 30 Km en amont de Toulouse. Le débit moyen journalier de la Garonne à Toulouse est de $200 \text{ m}^3 \text{ s}^{-1}$ (un minimum $30 \text{ m}^3 \text{ s}^{-1}$ à un maximum de $3500 \text{ m}^3 \text{ s}^{-1}$). Durant les périodes d'étiage (de juillet à octobre), le débit moyen est de $50 \text{ m}^3 \text{ s}^{-1}$ et la rivière est caractérisée par un large lit (100 m), peu profond ($<1,5 \text{ m}$), avec une vitesse moyenne d'écoulement de $0,5 \text{ m s}^{-1}$ et une faible turbidité ($<30 \text{ NTU}$) favorisant le développement de la biomasse épilithique sur ce secteur [Boulêtreau *et al.*, 2006].



Figure II. 13. Photo du site d'échantillonnage en période d'étiage.

II. 2. 2. 2. Echantillonnage et conditionnement

L'échantillonnage a été effectué hebdomadairement de Septembre 2008 à Septembre 2009 lorsque le débit mesuré sur la station de la DIREN à Marqufave (10 km en amont du site) est inférieur à $200 \text{ m}^3 \text{ s}^{-1}$. Pour chaque échantillonnage, 4 galets sont prélevés pour la détermination de la MSSC, dans un périmètre fixe se trouvant à une distance de 46 m d'un point de référence situé sur la berge de la rivière.

Pour rendre possible le prélèvement des galets lors de la montée du niveau d'eau, une seconde zone située à 33 m du point fixe est échantillonnée lorsque la première zone définie est inaccessible. Ces distances permettent généralement des prélèvements à une profondeur moyenne comprise entre 0,28 et 0,72 m. Les galets sont conservés dans des sacs en plastique pour éviter la perte de biomasse et sont transportés au laboratoire dans une glacière (4°C) dans les 2h suivant la prise de l'échantillon en évitant toute perturbation.

Durant la période de suivi (Septembre 2008 à Septembre 2009), 8 galets ont été également échantillonnés pour la détermination des pigments et de la taxonomie des algues à chacune des 12 dates suivantes: le 07 et le 15/10/2008, le 12 et le 19/11/2008, le 07/01/2009, le 24/02/2009, le 25/03/2009, le 20/04/2009, le 15/06/2009, le 13/07/2009, le 12/08/2009 et le 14/09/2009 .

Les 4 galets prévus pour la détermination des pigments algaux sont grattés à l'aide d'un cutter et d'une brosse à dents et la biomasse détachée est mise en suspension dans 50 ml d'eau filtrée (0,22 μm) et centrifugée (20 min à 2300 g, Sigma-202). Le culot obtenu est ensuite préservé à -80 °C jusqu'à extraction des pigments.

Les 4 autres galets échantillonnés pour la détermination de la composition algale sont stockés dans des conditions identiques à celles des expériences en canal (voir paragraphe II. 1. 1. b.). Ils sont ensuite envoyés à l'Université de Gironne pour déterminer la composition taxonomique des algues.

II. 2. 2. 3. Analyse des échantillons et mesures

Certains des paramètres mesurés sont les mêmes que ceux mesurés durant l'expérimentation en canal de laboratoire (partie II. 2. 1. 2. b.). Pour ceux-ci, seuls les principes sont rappelés ainsi que les adaptations de protocole qui ont été nécessaires pour tenir compte des contraintes propres à chaque type d'échantillon (galets naturels ou substrats artificiels).

Matière Sèche (MS) et Matière Sèche Sans Cendre (MSSC)

La biomasse détachée du substrat à la brosse à dents, a été mise en suspension dans 50 mL d'eau filtrée (0,22 µm) et centrifugée (20 min à 2300 g, Sigma-202). Les MS et MSSC sont obtenues après séchage (105°C, 10 h) et calcination (500°C, 8 h) du culot.

Pour exprimer la MSSC en termes de poids par unité de surface (g m^{-2}), la surface de chaque galet gratté a été délimitée avec un traceur. Des photos numériques de ces surfaces ont été prises avec un double décimètre à proximité. Les superficies grattées sont ensuite estimées à l'aide de ces photos et du double décimètre (échelle) au moyen d'un logiciel de traitement d'image (*ImageJ*).

Pigments et dénombrements algaux

Les 4 échantillons prévus pour la détermination des pigments ont été décongelés, et ces derniers sont extraits avec la méthode décrite dans *Buffan-Dubau & Carman* [2000] avant d'être analysés par HPLC pour leur détermination. La détermination de la composition algale en termes d'abondance relative pour chaque espèce (%) a été faite à l'université de Gironne tel que décrit dans le paragraphe II.

Estimation de la pression de broutage

La détermination des brouteurs et de leurs dénombrements ont été effectués dans le cadre de la thèse de doctorat en cours de *Majdi Nabil* (Voir [*Majdi et al.*, 2011] pour la méthodologie). Parmi les espèces recensées, les *Nématodes*, les larves des *Chironomidae* et de *Trichoptera* étant connus être les plus importants brouteurs du biofilm [*Berg*, 1995; *Majdi et al.*, données non publiées], ils ont été choisis pour le calcul de la pression de broutage.

Le dénombrement de ces espèces durant la période d'étude a permis d'estimer leur production annuelle (P , $\text{mg MS m}^{-2} \text{ an}^{-1}$) dans chaque échantillon en utilisant une loi de régression logarithmique donnée par *Plante & Downing's* [1989]. Cette formule est fonction de la température moyenne annuelle de l'eau, de la biomasse totale des groupes de brouteurs et de la biomasse individuelle maximale. Cette méthode a été reconnue récemment [*Butkas*, 2011] comme étant la plus fiable parmi les lois existants dans la littérature pour la détermination de la production annuelle des invertébrés. La production journalière de chaque échantillon est ensuite calculée en divisant par le nombre 365 la production annuelle estimée.

La consommation journalière des brouteurs est estimée par la formule TFN_{Gr} (mg DM m^{-2} jour $^{-1}$) = $P / (AE \times NPE)$, où $AE = 0,3$ représente l'efficacité d'assimilation (assimilation/ingestion) [Benke & Wallace, 1980 et Hall et al., 2001] et $NPE = 0,4$ est l'efficacité de production net (production/assimilation) [Heip et al., 1990].

Rayonnement solaire et mesures physico chimiques

Les données sur le rayonnement solaire journalier ($J\ cm^{-2}$) ont été recueillies auprès de la station météorologique située à l'INRA de Toulouse (Institut National de Recherche Agronomique de Toulouse). Chaque rayonnement global journalier ($J\ cm^{-2}$) est converti en rayonnement journalier photosynthétiquement actif PAR ($J\ cm^{-2}$) (*photosynthetically active radiation*), selon la formule de Steemann-Nielsen [1975], puis transformé en quantité de photons (mol de photons m^{-2} ou $E\ m^{-2}$).

Les températures moyennes journalières sur le site sont fournies par une sonde multi paramètres (YSI) immergée dans l'eau près de la zone d'échantillonnage.

Débits et mesures hydrodynamiques

Le débit moyen journalier a été mesuré au niveau d'une station hydrométrique appartenant à la DIREN Midi-Pyrénées située à 10 Km en amont du site d'étude.

La vitesse et la hauteur de l'écoulement ont été mesurées à l'aide d'un vélocimètre (*Flow-mate 2000*) une fois par semaine sur trois profils longitudinaux situés dans le périmètre où les galets sont échantillonnés. Pour chacun de ces profils longitudinaux les vitesses ont été mesurées à 2,5 cm du fond, à 40% et 80% de la hauteur de l'écoulement. Pour chaque point de mesure (9 points au total), la mesure est répétée trois fois, ce qui permet d'établir une moyenne sur le temps. Les trois profils sont ensuite moyennés pour obtenir un profil moyen dans l'espace et la vitesse moyenne longitudinale $\langle \overline{U}_{moy} \rangle$ est ensuite comme étant la valeur moyenne pondérée des vitesses à 2,5 cm du fond, à 40% et 80% de la hauteur de l'écoulement, avec des coefficients de pondérations égaux à 1, 2, et 1. Les valeurs moyennes journalières de la hauteur d'eau h (m) sont interpolées ou extrapolées à partir d'une approximation logarithmique trouvée entre les valeurs des hauteurs mesurées et les valeurs des débits journaliers correspondants Q ($m^3\ s^{-1}$) ($h = 0,27 \ln(Q) - 0,61$ avec $R^2 = 0,71$).

Pour estimer la rugosité de grain de Nikuradsé k_s du lit du cours d'eau dans le périmètre d'échantillonnage du biofilm, nous avons récolté à trois reprises, 60 galets (soit un

total de 180) le long d'un tronçon se situant entre 33 m et 46 m du point de référence de l'échantillonnage. La distribution statistique de la taille des galets a été déterminée après avoir mesuré les diamètres des 180 galets dans l'axe vertical selon la méthode de *Wiberg and Smith* [1991]. Puis nous avons utilisé la formule la plus fréquemment utilisées dans la littérature pour le calcul de la hauteur des rugosités dans les cours d'eau naturels : $\Delta = d_{84}$ (d_{84} étant le diamètre pour lequel 84% des diamètres des galets sont plus petits) et la formule $k_s = 3-3.5 d_{84}$ pour estimer la rugosité de grain de Nikuradsé [*Griffiths*, 1981; *Bathurst*, 1985; *Bray*, 1985; *Wiberg and Smith*, 1991; *Pitlick*, 1992].

La littérature nous offre plusieurs méthodes de calcul de la vitesse de frottement u_* à partir d'observations sur le terrain [*Wiberg and Smith*, 1991; *Nezu and Nakagawa*, 1993; *Wilcock*, 1996; *Nikora et al.*, 2001]. Dans ce travail, lorsque la hauteur d'eau h est beaucoup plus importante que la hauteur des rugosités Δ (petite échelle de rugosité, $h/\Delta \geq 5$), la vitesse de frottement est déduite à partir de la loi log déficitaire (équation I-12) en utilisant la vitesse mesurée à 40% de la hauteur d'eau et la valeur $\Pi=0.2$ ($Re_* > 2000$ estimé avec la valeur $u_* = \sqrt{g h S}$, $S = 0.001$) [Voir *Nezu and Nakagawa*, 1993].

En période d'étiage lorsque le ratio h/Δ devient inférieur à 5 (grande et moyenne échelle de rugosité), nous avons suivi *Wiberg and Smith* [1991] qui ont trouvé une relation log linéaire entre la vitesse moyenne normalisée par la vitesse de frottement $\frac{\langle \overline{U_{moy}} \rangle}{u_*}$ et le ratio

h/d_{84} :

$$\frac{\langle \overline{U_{moy}} \rangle}{u_*} = 2,4 \ln \left(\frac{h}{d_{84}} \right) + 2,04 \quad (\text{II-1})$$

Cette relation établie en utilisant des profils de vitesses moyennes mesurées dans neuf cours d'eau du Colorado avec des tailles de rugosités ayant une distribution qui suit une loi log normale, ce qui est vérifié pour la distribution des tailles des rugosités du lit au niveau de l'Aouach.

II. 3. Expérimentations numériques

Comme nous l'avons dit en introduction, la démarche choisie dans ce travail est basée sur l'analyse et la modélisation des résultats des mesures en canal expérimental et *in situ*. Nous avons commencé donc par la modélisation de la dynamique de la biomasse dans le canal puis nous sommes passés à la modélisation de celle-ci *in situ*.

Nous avons choisi à cet effet d'utiliser le modèle de base développé par *Uehlinger et al.* [1996]. Ceci pour plusieurs raisons. D'abord, ce modèle utilise des variables de forçage relativement faciles à obtenir, compte tenu des processus qu'il considère (effets de la lumière, de la température, de l'hydrodynamique etc.). Ensuite, il est par ailleurs le seul modèle à intégrer l'idée d'une dépendance de la croissance vis-à-vis de la densité du biofilm, et aussi à tenir compte de l'effet du détachement catastrophique, processus fondamental dans la dynamique de croissance du biofilm dans les écoulements naturels. Aussi ce modèle a fait ses preuves puisqu'il a été le plus fréquemment utilisé pour étudier et décrire la dynamique de la biomasse du biofilm épilithique dans des écoulements naturels [*Uehlinger et al.*,1996 ; *Boulêtreau et al.*, 2006, 2008] et artificiels [*Fothi*, 2003; *Labioud et al.*, 2007].

II. 3. 1. Développement du modèle

Le modèle et les sous modèles utilisés dans ce travail de thèse, ont été développés à partir du modèle d'*Uehlinger et al.* [1996] (équations I-1 et I-2).

II. 3. 1. a. Modélisation de la dynamique du biofilm épilithique en canal expérimental

L'expérimentation numérique que nous avons menée a pour but ici de tester la pertinence de trois descripteurs de l'hydrodynamique comme variables de forçage du détachement chronique.

Ainsi, pour la simulation de la dynamique du biofilm dans le canal expérimental à vitesse constante, la température et la concentration en nutriments n'étant pas des facteurs limitant, et les processus de détachement catastrophique et autogénique n'ayant pas été observés dans le canal, nous avons opté pour la forme du modèle ayant un minimum de paramètres adéquats trouvé par *Boulêtreau et al.*,[2008]. Nous avons donc utilisé les sous modèles correspondants à la forme de l'équation suivante :

$$\frac{dB}{dt} = \mu_{\max} B \frac{1}{1 + k_{inv} B} + D_{Chron} \quad (II-2)$$

Avec les trois formulations suivantes pour le terme de détachement chronique D_{Chron} :

$$D_{Chron} = d_1 = -C_{det} Q(B - B_0) \quad (II-3)$$

$$D_{Chron} = d_2 = -C'_{det} u_*(B - B_0) \quad (II-4)$$

$$D_{Chron} = d_3 = -C''_{det} k^+(B - B_0) \quad (II-5)$$

Où Q ($m^3 s^{-1}$) est le débit d'écoulement, u_* ($m s^{-1}$) la vitesse de frottement, k^+ ($= u_* k_s / \nu$) la rugosité turbulente de Reynolds et C_{det} ($s m^{-3} Jour^{-1}$), C'_{det} ($s m^{-1} Jour^{-1}$) et C''_{det} ($Jour^{-1}$) des coefficients empiriques de détachement.

II. 3. 1. b. Modélisation de la dynamique du biofilm épilithique *in situ*

Pour la simulation de la série de mesures de la biomasse épilithique sur le site de l'Aouach durant la période allant de Septembre 2008 à Septembre 2009, nous avons utilisé le modèle d'*Uehlinger et al.*, [1996] avec le terme additionnel ajouté par *Boulêtreau et al.*, [2006] pour décrire le détachement autogénique (équations I-3 et I-4). Aussi nous avons considéré la vitesse de frottement comme variable de forçage du détachement au lieu du débit [*Labioud et al.* 2007 ; *Graba et al.* 2010].

Dans ce cas le choix de la variable de forçage à la vitesse de frottement au lieu de la rugosité turbulente est dicté par la grande difficulté et parfois l'impossibilité d'effectuer durant les fortes crues, des mesures hydrodynamiques très localisées permettant d'estimer l'évolution de la longueur de la rugosité équivalente k_s avec la croissance du biofilm sur les galets.

Par ailleurs un nouveau terme L_{Gr} qui représente la perte par broutage a été intégré pour prendre en compte la pression de broutage sur la dynamique de croissance du biofilm épilithique. Ainsi, nous avons utilisé le système d'équations suivant :

$$\frac{dB}{dt} = \underbrace{\mu_{max}}_{G1} B \underbrace{\frac{1}{1 + k_{inv} B}}_{G2} \underbrace{\exp(\beta(T - T_0))}_{G3} \underbrace{\frac{I}{I + k_I}}_{G4} - \underbrace{C'_{det} u_*(B - B_0)}_{D_{Chron}} - \underbrace{k_{cat} u_*(B - B_0)}_{D_{Cat}} - \underbrace{B_b (B - B_0)}_{D_{Auto}} - \underbrace{TFN_{Gr}}_{LGr} \quad (II-6)$$

$$\text{Où } k_{cat} \text{ est donné par l'équation : } k_{cat}(u^*) = \begin{cases} 0 & \text{pour } u^* < u^*_{crit} \\ k_{cat} > 0 & \text{pour } u^* > u^*_{crit} \end{cases}$$

(II-7)

$$\frac{dB_b}{dt} = \left[\underbrace{\mu_{Bb} \exp(\beta_{Bb}(T - T_0))}_{G_{Bb}} - \underbrace{C'_{det} B}_{D_{Bb}} \right] B_b \quad \text{(II-8)}$$

et u^*_{crit} est la valeur critique de la vitesse de frottement au dessus de laquelle le biofilm se détache d'une manière catastrophique. La valeur de u^*_{crit} est obtenue par calibrage du modèle.

TFN_{Gr} représente les besoins en énergie des brouteurs du biofilm épilithique choisis et qui sont : les *Nématodes* et les larves de *Chironomides* et les *Trichoptères*. Ces besoins déterminées en (g MS m⁻² jour⁻¹) au paragraphe **Estimation de la pression de broutage**, sont utilisés en (g MSSc m⁻² jour⁻¹) dans le modèle puisque les brouteurs ne consomment que la partie organique du biofilm, donc TFN_{Gr} (g MS m⁻² jour⁻¹) = TFN_{Gr} (g MSSC m⁻² jour⁻¹).

II. 3. 2. Résolution numérique

La méthode de résolution utilisée est celle de Runge-Kutta de quatrième ordre programmée en Fortran 90. Cette méthode qui allie simplicité et précision de calcul, est la plus utilisée en écologie et a donné des résultats très satisfaisants [Boulêtreau et al., 2008].

Le pas de temps de calcul est le jour [Uehlinger et al., 1996], et après vérification, le pas d'intégration a été fixé à 3 heures. A chaque pas d'intégration, les valeurs intermédiaires des variables de forçage (débit, vitesses de frottement, rugosité turbulente, température, lumière etc.) sont obtenues par interpolation linéaire des données mesurées.

II. 3. 3. Valeurs initiales et calibrage des coefficients empiriques

A noter que dans l'ensemble des sous modèles déduits, la colonisation n'a pas été prise en considération. Nous avons donc opté pour décrire le processus de colonisation en considérant une condition initiale pour la biomasse épilithique mais aussi pour la biomasse bactérienne, en adoptant une paramétrisation numérique telle que décrite par Belkhadir et al.,

[1988] et *Capdeville et al.*, [1988] pour définir les valeurs initiales de la biomasse épilithique notée B_{init} et de la biomasse bactérienne notée B_{binit} .

II. 3. 3. a. Simulations dans le canal à vitesse constante

Pour calibrer les trois modèles et avoir un meilleur ajustement avec les valeurs mesurées (MSSC et Chl-a) dans le canal expérimental à vitesse constante, nous avons commencé dans un premier temps par ajuster pour chaque modèle, les valeurs du taux maximum spécifique de croissance μ_{max} (Jour⁻¹), de la constante inverse de demi-saturation k_{inv} (mg⁻¹ m²) et de la biomasse initiale B_{init} dans les intervalles des valeurs rapportées dans la littérature [*Auer and Canale*, 1982; *Borchardt*, 1996; *Uehlinger et al.*, 1996 et *Boulêtreau et al.*, 2006, 2008]. Ces valeurs concernent des travaux de modélisation des algues benthiques sur terrain et en laboratoire.

Nous avons ensuite calculé les valeurs moyennes de chacun de ces paramètres et nous les avons utilisés dans les trois modèles pour ajuster les paramètres C_{det} , C'_{det} , et C''_{det} de manière à obtenir le meilleur ajustement entre la biomasse simulée avec chaque modèle et celle mesurée dans le canal.

II. 3. 3. b. Simulation des données de terrain

Pour la simulation des données *in situ* (MSSC), les 11 paramètres (μ_{max} , k_{inv} , β , k_I , C_{det} , K_{flood} , u_{*crit} , C_{auto} , μ_{Bb} , β_{Bb} , B_{init} , B_{binit} et C'_{det}) du modèle (équations II-6, II-7 et II-8) ont aussi été ajustés dans les intervalles des valeurs rapportées dans la littérature.

II. 3. 4. Test des performances des modèles de simulations

Deux indices ont été utilisés pour tester la performance des modèles utilisés et la concordance entre les valeurs des biomasses simulées et celles mesurées, l'indice χ^2 de conformité utilisé déjà par [*Uehlinger et al.*, 1996] est donné par:

$$\chi^2 = \sum_{i=1}^N \left(\frac{B(t_i) - B_{meas,i}}{ES_{meas,i}} \right)^2 \quad (\text{II-9})$$

et le coefficient d'efficacité (coefficient of efficiency) de Nash-Sutcliffe E [*Lekfir et al.*, 2006 et *Kliment et al.*, 2007]:

$$E = 1 - \frac{\sum_{i=1}^N (B_{meas,i} - B(t_i))^2}{\sum_{i=1}^N (B_{meas,i} - \overline{B_{meas}})^2} \quad (\text{II-10})$$

Où $B_{meas,i}$ est la biomasse mesurée et $B(t_i)$ la biomasse simulée au temps t_i , $ES_{meas,i}$ est l'erreur standard sur $B_{meas,i}$, $\overline{B_{meas}}$ est la moyenne de toutes les valeurs mesurées et N le nombre de mesures. Généralement, le modèle est considéré parfait si E est supérieur à 0,75, satisfaisant si E est entre 0,36 et 0,75 et insatisfaisant si E est inférieur à 0,36 [Krause et al., 2005].

Chapitre III

Effet de la turbulence sur le détachement chronique du biofilm épilithique

Résumé de « *Effect of near-bed turbulence on chronic detachment of epilithic biofilm: experimental and modeling approaches* » par Myriam Graba, Frédéric Y. Moulin, Stéphanie Boulêtreau, Frédéric Garabétian, Ahmed Kettab, Olivier Eiff, José Miguel Sanchez Pérez et Sabine Sauvage (2010). *Water Resous. Res.*, 46 : W11531, 10.1029/2009WR008679, Copyright© 2010 by the American Geophysical Union.

III.1. Contexte et objectifs

Actuellement, il est généralement admis que l'hydrodynamique est un important facteur qui affecte directement ou indirectement la dynamique du biofilm épilithique à travers divers processus tels que la colonisation, la compétition interspécifique, le métabolisme, le transport de nutriment et le détachement sous ses différentes formes (chronique, catastrophique ou autogénique) [Stevenson, 1983; Reiter, 1986; Uehlinger et al., 1996; Saravia et al., 1998; Hondzo and Wang, 2002; Boulêtreau et al., 2006, 2008]. On sait aussi que rétroactivement, la présence du biofilm, son âge, sa composition et donc sa structure modifient les caractéristiques hydrodynamiques locales de l'écoulement telles que la rugosité de fond et la vitesse de frottement [Godillot et al., 2001; Nikora et al., 2002; Hondzo and Wang, 2002; Fothi, 2003; Labiod et al., 2007].

Il est donc clair que la zone en proche paroi où se situe l'interface biofilm-écoulement joue un rôle primordial dans la dynamique du biofilm et dans ses interactions avec l'écoulement. La description de cette zone à travers des paramètres locaux liés aux processus turbulents, doit donc être prise en considération dans la modélisation de la dynamique du biofilm épilithique. Notons que Uehlinger et al., [1996] suggéraient déjà de remplacer le débit par une variable plus mécanistique pour décrire le forçage du détachement par l'hydrodynamique, dans leur modèle développé à partir du modèle de McIntire [1973].

Dans ce contexte, Fothi [2003] a suggéré de remplacer le débit par le nombre de Reynolds turbulent k^+ , dans la fonction de détachement chronique du modèle d'Uehlinger et al., [1996]. D'autre part, Labiod et al. [2007] ont adopté une alternative intermédiaire en prenant la vitesse de frottement u_* comme variable de forçage du détachement chronique. Les premières évaluations de ces modèles par confrontation des résultats d'expérimentation dans un canal de laboratoire à ciel ouvert et par expérimentations numériques, ont montré qu'ils donnaient de meilleurs résultats que le modèle d'origine d'Uehlinger et al., [1996]. Néanmoins, d'autres données expérimentales sont nécessaires pour vérifier la pertinence de la

vitesse de frottement u_* isolément ou celle de la rugosité turbulente k^+ , pour décrire le détachement chronique du biofilm épilithique.

Dans cette perspective, les résultats de suivi de la variation de la biomasse et de l'hydrodynamique locale, dans l'expérience de croissance du biofilm épilithique dans le canal biologique à vitesse constante (décrite dans le chapitre II), ont été utilisés pour comparer par simulation numérique la pertinence des trois descripteurs de l'hydrodynamique que sont le débit, la vitesse de frottement, et le nombre de Reynolds turbulent comme variable de forçage du détachement chronique.

Ces données ont été obtenues dans des conditions de température, de luminosité, de nutriments et de vitesse d'écoulement contrôlées et constantes. Les pertes par broutage et par détachement autogénique n'ont pas été observées durant l'expérience. Par conséquent, le modèle utilisé pour la simulation est le sous modèle avec un minimum de paramètres adéquats trouvé par *Boulêtreau et al.*, [2008] à partir du modèle d'*Uehlinger et al.*, [1996] (équations II-4). Ce sous modèle décrit la dynamique de la biomasse épilithique comme étant le résultat d'un équilibre entre une croissance phototrophique et une perte chronique dépendante de l'hydrodynamique. Il ignore l'influence de la lumière, de la température, des nutriments ainsi que les termes de détachement catastrophique et autogénique.

Trois différentes formulations de la fonction du détachement chronique ont été testées à l'aide de ce sous modèle. Ces formulations sont respectivement fonction du débit Q , de la vitesse de frottement u_* et du nombre de Reynolds rugueux k^+ (équations II-3, II-4 et II-5).

III. 2. Principaux résultats et discussions

Pour tester et confronter la pertinence de ces trois formulations de la fonction du détachement chronique, les résultats obtenus par simulation à l'aide des équations II-3, II-4 et II-5 ont été comparés aux valeurs de biomasses mesurées durant l'expérience en terme de MSSC (g m^{-2}) et Chl-a (g m^{-2}) (voir figures III. 1. et III. 2.).

Les valeurs des coefficients empiriques et numériques retenues pour les simulations finales sont résumées dans le tableau III. 1. Ces valeurs dépendent des conditions spécifiques de notre expérience en termes de disponibilité des nutriments, de luminosité, de température, d'intensité turbulente, de vitesse de frottement et de composition algale. Elles ne peuvent donc être généralisées à d'autres conditions de croissance de biofilm. Néanmoins, ces valeurs

sont contenues dans l'intervalle des valeurs des paramètres rapportées dans la littérature [Auer and Canale, 1982; Borchardt, 1996; Uehlinger et al., 1996 et Boulêtreau et al., 2006, 2008].

Tableau III. 1. Valeurs de paramètres empiriques et numériques des simulations.

Coefficients	Simulation de la MSSC	Simulation de la Chl-a
μ_{\max} (Jour ⁻¹)	1,1	0,5
k_{inv} (g ⁻¹ m ²)	0,085	4,3
B_{init} (g m ⁻²)	10 ⁻⁴	10 ⁻³
C_{det} (s m ⁻³ Jours ⁻¹)	0,022	0,0115
C'_{det} (s m ⁻¹ Jours ⁻¹)	15	7,3
C''_{det} (Jours ⁻¹)	0,0014	0,00075

Comme on peut le constater sur la figure ci-dessous (figure III. 1.), les valeurs de la MSSC (g m⁻²) obtenues avec la formulation du détachement chronique en fonction du débit Q sont surestimés en phase de croissance. Le pic simulé (30,9 g m⁻²) pour le jour 43 est proche de la valeur mesurée (32,8 ± 3,4 g m⁻²) atteinte après 42 jours de croissance. Les pertes dans la phase de décroissance ne sont pas reproduites par le modèle. Ainsi avec cette fonction, la MSSC se stabilise à une valeur constante correspondante au pic atteint. La valeur du coefficient d'efficacité de *Nash-Sutcliffe* $E=0,34(<0,36)$ indique que la simulation est insatisfaisante.

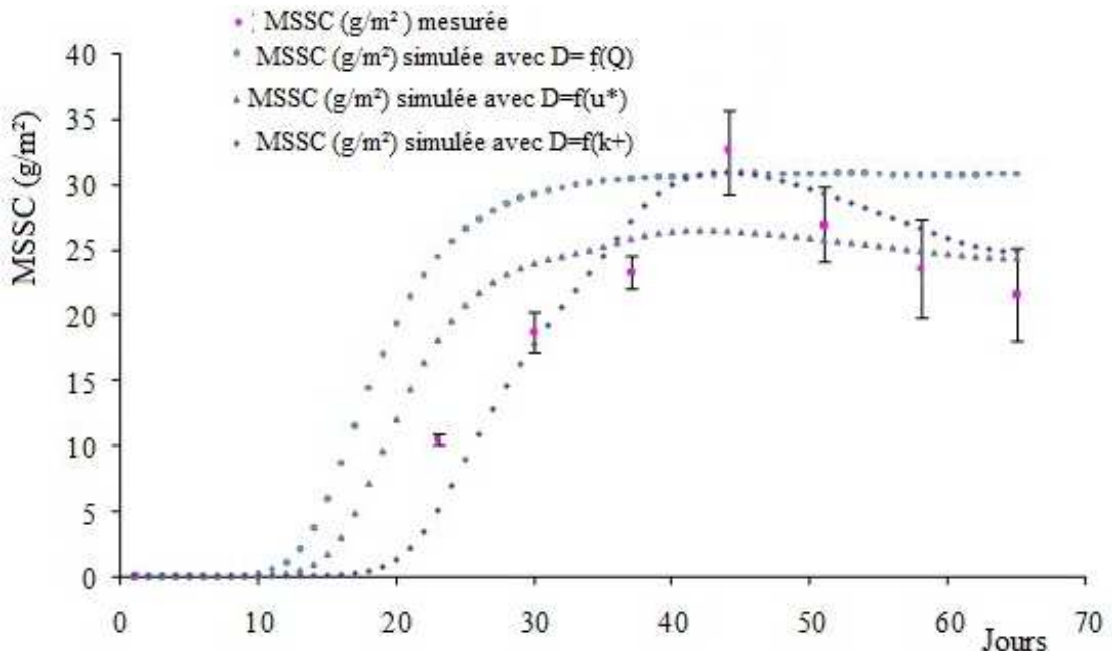


Figure III. 1. Comparaison des valeurs de MSSC (g/m²) mesurées avec les valeurs simulées à l'aide des trois formulations du détachement chronique : $D = C_{det} Q B$ ($\chi^2 = 1182$, $E=0,34$), $D = C'_{det} u_* B$ ($\chi^2 = 555$, $E=0,63$), et $D = C''_{det} k^+ B$ ($\chi^2 = 18$, $E=0,81$).

Les valeurs simulées avec la vitesse de frottement prise comme variable de forçage donnent une parfaite estimation ($E=0,82>0,75$) des valeurs mesurées durant les deux phases de croissance et de détachement. Mais la valeur du pic simulé (26,5 pour le jour 41 après ensemencement) est loin de la valeur mesurée. On peut aussi constater dans la figure III. 1 que le troisième modèle, avec le nombre de Reynolds rugueux k^+ pris comme variable de forçage du détachement chronique, donne une simulation plus précise ($E=0,91$) puisque la valeur de E est non seulement supérieure à 0,75 mais elle est supérieure à la valeur trouvée pour la simulation avec la vitesse de frottement. Ceci est confirmée par la décroissance du coefficient de conformité χ^2 ($\chi^2=1297$ pour $D=C_{det}Q B$; $\chi^2 = 371$ pour $D = C'_{det}u_* B$; and $\chi^2 = 198$ pour $D = C''_{det}k^+ B$).

La même tendance peut être constatée dans la figure III. 2., où les résultats de simulation de la Chl-a ($g\ m^{-2}$) sont présentés en comparaison avec les valeurs mesurées. Les simulations ne sont pas aussi satisfaisantes que pour la MSSC. Ceci peut s'expliquer par le fait que la MSSC est un descripteur de la biomasse totale alors, que la Chl-a représente seulement la production auto-trophique. Les valeurs de E et χ^2 trouvées pour la simulation de la Chl-a sont : $E=0,34$ (insatisfaisant) et $\chi^2=1182$ pour $D = C_{det}Q B$; $E=0,63$ (satisfaisant) et $\chi^2 = 555$ pour $D = C'_{det}u_* B$, et $E=0,81$ (parfait) et $\chi^2 = 18$ pour $D = C''_{det}k^+ B$.

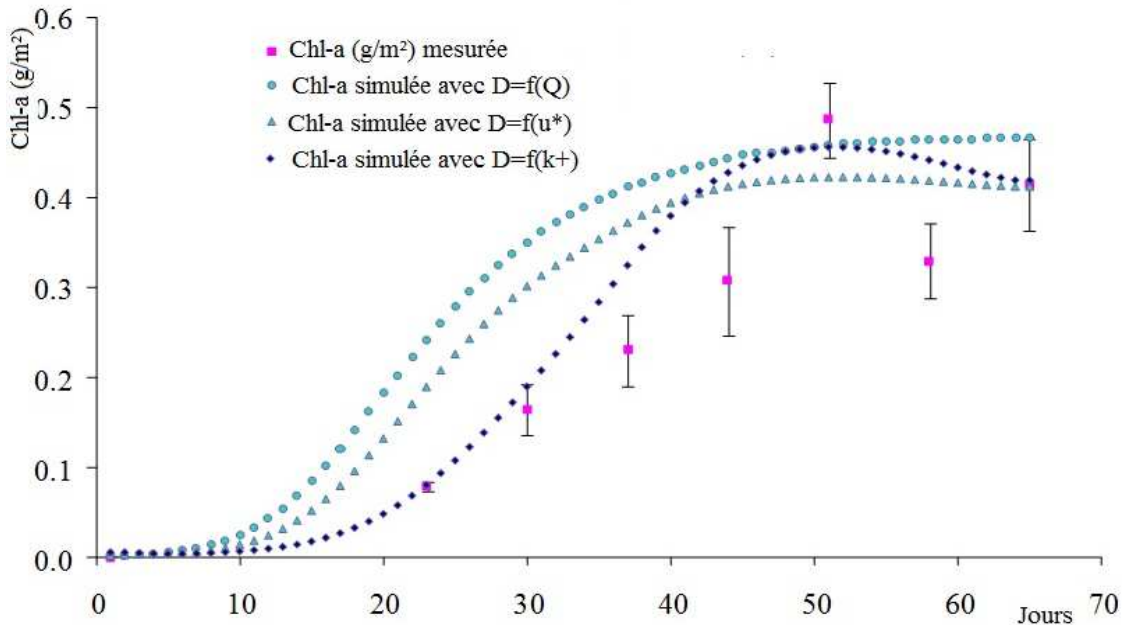


Figure III. 2.. Comparaison des valeurs de Chl-a (g/m^2) mesurées avec les valeurs simulées à l'aide des trois formulations du détachement. $D = C_{det}Q B$ ($\chi^2 = 1297$, $E=0,35$), $D = C'_{det}u_* B$ ($\chi^2 = 371$, $E=0,82$), et $D = C''_{det}k^+ B$ ($\chi^2 = 198$, $E=0,91$).

Ces résultats confirment la thèse selon laquelle le phénomène de transport de flux de masse dans la zone en proche paroi, tels que le transport vertical de polluants dans les canopées urbaines [Bentham and Britter, 2003 et Hamlyn and Britter, 2005] et celui des nutriments dans les canopées aquatiques submergées [Nepf et al., 2007] ainsi que le détachement du biofilm épilithique chronique, ne sont pas tributaire d'un seul descripteur de la turbulence comme la vitesse de frottement u_* , mais nécessite au moins deux descripteurs. Il s'agit dans notre cas de la vitesse de frottement u_* et de la rugosité équivalente de Nikuradze k_s . La valeur et l'évolution de cette dernière dépendent de la forme et des dimensions initiales du substratum, mais aussi de l'épaisseur, de la structure et de la résistance du biofilm qui le colonise. Ces deux paramètres sont intégrés dans le nombre rugueux k^+ choisi comme variable de forçage externe du détachement chronique de la biomasse épilithique.

III. 3. Conclusion

Les comparaisons des résultats de simulations numériques avec les mesures biologiques, montrent que la dynamique du biofilm épilithique est mieux reproduite en considérant dans le modèle le nombre de Reynolds rugueux comme variable externe de forçage du détachement chronique. Cette variable intègre les deux descripteurs locaux u_* et k_s . Le premier étant descripteur de la turbulence et le second celui de la rugosité équivalente. En effet le processus de perte chronique en matière épilithique n'est pas seulement lié à la vitesse de frottement. Il dépend aussi des variations de la forme et des dimensions de la rugosité de fond, qui sont tributaires de la quantité de biofilm présente et de sa structure, qui sont assez bien décrites par la rugosité équivalente de Nikuradsé k_s .

III. 4. Publication

Se reporter à la page suivante.

Effect of near-bed turbulence on chronic detachment of epilithic biofilm: Experimental and modeling approaches

Myriam Graba,^{1,2} Frédéric Y. Moulin,³ Stéphanie Boulêtreau,¹ Frédéric Garabétian,⁴ Ahmed Kettab,² Olivier Eiff,³ José Miguel Sánchez-Pérez,¹ and Sabine Sauvage¹

Received 24 September 2009; revised 23 June 2010; accepted 6 July 2010; published 20 November 2010.

[1] The biomass dynamics of epilithic biofilm, a collective term for a complex microorganism community that grows on gravel bed rivers, was investigated by coupling experimental and numerical approaches focusing on epilithic biofilm-flow interactions. The experiment was conducted during 65 days in an artificial rough open-channel flow, where filtered river water circulated at a constant discharge. To characterize the effect of near-bed turbulence on the chronic detachment process in the dynamics of epilithic biofilm, local hydrodynamic conditions were measured by laser Doppler anemometry and turbulent boundary layer parameters inferred from double-averaged quantities. Numerical simulations of the EB biomass dynamics were performed using three different models of chronic detachment based upon three different descriptors for the flow conditions: Discharge Q , friction velocity u_* , and roughness Reynolds number k^+ . Comparisons of numerical simulation results with experimental data revealed chronic detachment to be better simulated by taking the roughness Reynolds number as the external physical variable forcing chronic detachment. Indeed, the loss of epilithic matter through the chronic detachment process is related not only to hydrodynamic conditions, but also to change in bottom roughness. This suggests that changes in the behavior and dimensions of river bed roughness must be considered when checking the dynamics of epilithic biofilm in running waters.

Citation: Graba, M., F. Y. Moulin, S. Boulêtreau, F. Garabétian, A. Kettab, O. Eiff, J. M. Sánchez-Pérez, and S. Sauvage (2010), Effect of near-bed turbulence on chronic detachment of epilithic biofilm: Experimental and modeling approaches, *Water Resour. Res.*, 46, W11531, doi:10.1029/2009WR008679.

1. Introduction

[2] “Epilithic biofilm” is a collective term for a complex microorganism community that grows on gravel, cobbles, and rocks in river beds and includes algae, bacteria, and microfauna, with algae usually the dominant component. This community plays a major role in fluvial ecosystems because it is the source of most primary production [Minshall, 1978; Lock *et al.*, 1984], and constitutes a food source for a number of invertebrates and fish [Fuller *et al.*, 1986; Mayer and Likens, 1987; Winterbourn, 1990]. It also plays a major role in the metabolic conversion and partial removal of biodegradable material in rivers and streams [McIntire, 1973; Saravia *et al.*, 1998; Hondzo and Wang, 2002]. Thus, for better management of fluvial ecosystems dominated by fixed biomass in the near-bed region, epilithic biofilm dynamics

should be considered in numerical modeling of biogeochemical transfer.

[3] A large number of models have been designed to describe the biomass dynamics of the epilithic biofilm. Some complex models focus on different component species of the epilithic biofilm [e.g., *Asaeda and Hong Son*, 2000, 2001; *Flipo et al.*, 2004], whereas simpler models [e.g., *McIntire*, 1973; *Horner and Welch*, 1981; *Horner et al.*, 1983; *Momo*, 1995; *Uehlinger et al.*, 1996; *Saravia et al.*, 1998] relate the peak biomass of epilithic biofilm to environmental variables such as nutrient concentration, light intensity, and flow discharge. The main processes involved in these models can be summarized in $dB/dt = C + G - D$, where B is the biomass, C the colonization function, G the growth function, and D the detachment function, which can describe chronic, autogenic, or catastrophic detachment, or a combination of these. These models have been developed either to explain processes observed in natural streams and rivers [*Uehlinger et al.*, 1996; *Saravia et al.*, 1998] or in artificial channels and laboratory streams [*McIntire*, 1973]. In some cases, the processes of colonization and growth are not modeled separately [*Horner and Welch*, 1981; *Horner et al.*, 1983] or the detachment process is ignored [*Momo*, 1995].

[4] Among these models, that of *Uehlinger et al.* [1996] has been most frequently used for natural or artificial river flows [*Fothi*, 2003; *Boulêtreau et al.*, 2006, 2008; *Labiod et al.*, 2007]. In fact, although this model has been applied

¹ECOLAB, Université de Toulouse, UPS, INPT, CNRS, Toulouse, France.

²Laboratoire des Sciences de l'Eau, Ecole Nationale Polytechnique, Algiers, Algeria.

³IMFT, Université de Toulouse, UPS, INPT, ENSEEIHT, CNRS, Toulouse, France.

⁴UMR 5805, Station Marine d'Arcachon, EPOC-OASU, Université Bordeaux 1, Arcachon, France.

successfully to reproduce the temporal variations in epilithic biofilm biomass in natural rivers (Swiss pre-alpine gravel bed river systems) [Uehlinger *et al.*, 1996], it had been developed earlier by McIntire [1973] through experiments in laboratory open-channel flows. This model was recently applied by Boulétreau *et al.* [2006] to the large Garonne River using an additional term to include autogenic detachment. The level of complexity of this model was also investigated by using the Akaike Information Criterion (AIC) to determine the minimum adequate parameter set required to describe the biomass dynamics. Boulétreau *et al.* [2006] found that in 9 of the 11 cases studied, the best model was one that described an equilibrium between phototrophic growth and discharge-dependent chronic loss, and that ignored light, temperature, nutrient influences, and catastrophic and/or autogenic detachment terms. This simplified model is

$$\frac{dB}{dt} = G - D = \underbrace{\mu_{\max} B}_{G1} \frac{1}{\underbrace{1 + k_{\text{inv}} B}_{G2}} - \underbrace{C_{\text{det}} Q B}_{D} \quad (1)$$

where B (g m^{-2}) is the epilithic biofilm biomass, t (days) is the time, μ_{\max} (d^{-1}) is the maximum specific growth rate at the reference temperature 20°C , k_{inv} ($\text{g}^{-1} \text{m}^2$) is the inverse half-saturation constant for biomass, C_{det} ($\text{s m}^{-3} \text{d}^{-1}$) is an empirical detachment coefficient, and Q ($\text{m}^3 \text{s}^{-1}$) is the flow discharge. In this simplified model, G is a growth function formed by the linear term $G1$, which describes the exponential increase in biomass, and the term $G2$, which describes the effect of density limitation and characterizes the biomass limitation of the growth rate. It accounts for the phenomenon of biomass growth rate decreasing with increasing epilithic biofilm mat thickness, due to limitations in light and nutrient concentration in the inner layers of the biofilm. Term D is the detachment function, which is controlled here by Q and B , and does not take into account grazing or catastrophic loss of biomass due to bed movement. These two latter processes were assumed negligible or nonexistent in our laboratory experiments.

[5] Several previous studies have investigated the mutual influences of epilithic biofilm and stream flow. Early studies focusing on the effect of current on epilithic biofilm accrual showed that there is intraspecific competition in the epilithic biofilm assemblage, mainly driven by current velocity [Ghosh and Gaur, 1998]. Some authors [e.g., Horner and Welch, 1981; Stevenson, 1983] observed a positive correlation, with biomass increasing in proportion to increasing velocity, whereas others [Ghosh and Gaur, 1998] found an inverse relationship between epilithic accumulation and current velocity.

[6] At present, it is generally recognized that flow is an important factor involved directly or indirectly in many relevant processes (e.g., colonization, metabolism, nutrient fluxes, and detachment) of epilithic biofilm dynamics [Stevenson, 1983; Reiter, 1986; Uehlinger *et al.*, 1996; Saravia *et al.*, 1998; Hondzo and Wang, 2002; Boulétreau *et al.*, 2006, 2008]. Retroactively, its presence and its age are important factors that modify local hydrodynamic characteristics such as the equivalent roughness height k_s and the friction velocity u_* . Reiter [1989a, 1989b] and Nikora *et al.* [1997, 1998] found that u_* , which measures the drag of the flow at the bottom, increased with the growth of the epilithic biofilm, leading to the conclusion that epilithic biofilm

increased bed roughness. In contrast, Biggs and Hickey [1994] observed that epilithic biofilm decreased the roughness of the substratum.

[7] These early studies demonstrated the complexity of flow-epilithic biofilm interactions and have motivated further research in the past decade [Godillot *et al.*, 2001; Nikora *et al.*, 2002; Hondzo and Wang, 2002; Fothi, 2003; Labiod *et al.*, 2007; Moulin *et al.*, 2008a]. The latter studies show that the presence of the epilithic biofilm induces a clear variation in turbulence intensity and Reynolds stress in the benthic zone. Moulin *et al.* [2008a] showed how different hydrodynamic conditions promote different growth patterns of epilithic biofilm (dense mat or porous mat with long filaments) and yield different values of the equivalent roughness height k_s , even for approximately the same amount of biomass.

[8] The interfacial region between the epilithic biofilm and the flow plays a major role, and its description requires local parameters associated with the turbulent processes instead of vertically integrated quantities such as flow discharge or mean longitudinal velocity (as used in the detachment term by Horner and Welch [1981], Horner *et al.* [1983], and Saravia *et al.* [1998]). Thus, Fothi [2003] suggested replacing the flow discharge Q with the roughness Reynolds number $k^+ = u_* k_s / \nu$ (where ν is water kinetic viscosity and k_s the equivalent roughness height) in the detachment term of the model by Uehlinger *et al.* [1996]. However, Labiod *et al.* [2007] adopted an intermediate step by taking the friction velocity u_* as an external physical parameter for the detachment. First evaluations of these models [Fothi, 2003; Labiod *et al.*, 2007] with laboratory experiments in open-channel flows gave better results than the early model of Uehlinger *et al.* [1996]. However, additional experimental data are required to determine the relevance of u_* or k^+ alone to describe the chronic detachment term. The main objective of the present study was to test and compare these two equations of the chronic detachment term through further experiments and to help answer the central question that stream biologists ask their physics colleagues [see Hart and Finelli, 1999], i.e., “What flow parameters should be measured to obtain the most appropriate quantification of the physical environment for stream biota?” when discussing the epilithic biofilm chronic detachment process.

2. Theoretical Background

2.1. Spatial Averaged Flow and Log Law Formulation

[9] It should be noted that our experiment was conducted in steady, uniform, open channel flow, over a rough bed with a high relative submergence (flow depth $H \gg$ roughness height Δ). In such free surface turbulent boundary layers, it is possible to distinguish three principal layers [see, e.g., Nikora *et al.*, 2001, 2007a, 2007b]: (1) An outer layer ($z > 0.2 H$), (2) a logarithmic layer that occupies the flow region $(2-5) \Delta < z < 0.2 H$, and (3) a roughness layer composed of a form-induced sublayer in the region just above the roughness crests $\Delta < z < (2-5) \Delta$ and an interfacial sublayer (or canopy) that occupies the flow region below the crests $z < \Delta$.

[10] Recently, Lopez and Garcia [1998, 2001] and Nikora *et al.* [2002] demonstrated experimentally and theoretically that in such flows over a rough bottom, double-averaged quantities (i.e., quantities averaged in time and in the two

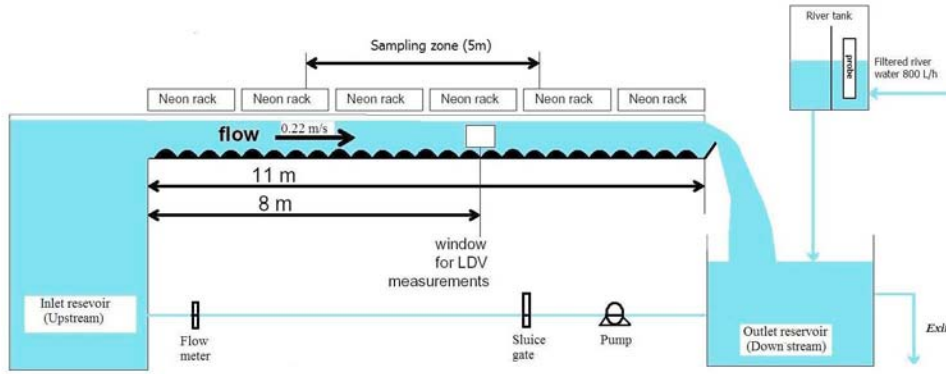


Figure 1. Longitudinal view of the experimental flume.

horizontal directions x and y and denoted $\langle \bar{U} \rangle_{xy}$ lead to a better description of the roughness sublayer. Double-averaging yields, for instance a quasi-linear velocity profile deep inside the roughness sublayer in the interfacial sublayer, extends the validity range of the log law towards the top of the roughness in the form-induced sublayer; thus, leading to more robust estimations of the boundary layer parameters u_* , z_0 , and d [McLean and Nikora, 2006; Nikora et al., 2007a, 2007b; Moulin et al., 2008a], which appear in the generalized log law formula

$$\frac{\langle \bar{U} \rangle_{xy}}{u_*} = \frac{1}{\kappa} \ln \left(\frac{z-d}{k_s} \right) + A = \frac{1}{\kappa} \ln \left(\frac{z-d}{z_0} \right), \quad (2)$$

where κ is the Von Karman constant ($\kappa \approx 0.4$), u_* the friction velocity, z the distance from the flume bed, d the displacement length (also known as a zero-plane displacement) and $z_0 = k_s \exp(-\kappa A)$ the roughness length, and A being a constant that depends on flow regime ($A \approx 8.5$ for fully rough flows, i.e., $k^+ > 70$ [see, e.g., Nezu and Nakagawa, 1993]).

2.2. Chronic Detachment Function Formulation

[11] As underlined previously, the detachment equation with a global hydrodynamic parameter Q ($\text{m}^3 \text{s}^{-1}$) [Uehlinger et al., 1996] cannot realistically describe a phenomenon such as the detachment that occurs on the bed where epilithic biofilm grows. However, the function of detachment can be described in a more pertinent equation by taking as external physical variables local hydrodynamic characteristics, such as friction velocity u_* [Labiod et al., 2007] or the roughness Reynolds number k^+ ($k^+ = u_* k_s / \nu$) [Fothi, 2003].

[12] Thus, three models can be inferred from equation (1), with three formulations for the chronic detachment function D as

$$D = d_1 = C_{\text{det}} Q B, \quad (3)$$

$$D = d_2 = C_{\text{det}}^1 u_* B, \quad (4)$$

$$D = d_3 = C_{\text{det}}^2 k^+ B, \quad (5)$$

where Q ($\text{m}^3 \text{s}^{-1}$) is the discharge flow, u_* (m s^{-1}) the friction velocity, ($k^+ = u_* k_s / \nu$) the dimensionless roughness Reynolds

number, and C_{det} ($\text{s m}^{-3} \text{d}^{-1}$), C_{det}^1 ($\text{s m}^{-1} \text{d}^{-1}$), and C_{det}^2 (d^{-1}) the detachment coefficients.

3. Materials and Methods

3.1. Experimental Design and Procedure

[13] The experiment was performed in the indoor experimental flume used by Godillot et al. [2001] and Labiod et al. [2007], located at the Institute of Fluid Mechanics, Toulouse, France. The flume is 11 m long, 50 cm wide, and 20 cm deep, with Plexiglas sides (10 mm thick) and a PVC base (20 mm thick). The bed slope is 10^{-3} and the hydraulic circuit is a closed loop. For the present study, this experimental flume was modified to run using a partial recirculation system, thereby allowing the use of Garonne River water with no nutrient limitation, but with complete control of the hydrodynamic conditions. The partial recirculation system (Figure 1) consists of an initial pump (Selfinox 200/80T, ITT Flygt) that continuously supplies water from the river to the outlet reservoir (3300 L) with a flow discharge of 800 L h^{-1} (ensuring a complete turnover of water in the system every 4 h), and a second submerged pump (Omega 10-160-4, Smedegard) that supplies water to the inlet reservoir (1500 L). The water flows by gravity through the experimental flume from the inlet reservoir to the outlet reservoir. Convergent and guiding grids are placed in the inlet reservoir to ensure quasi-uniform entry flow. A moderate current velocity (0.22 m s^{-1}) was selected in the present study to enhance microorganism colonization and growth [Stevenson, 1983].

[14] The Garonne River water was treated to reduce the supply of suspended matter and to exclude grazers; large particles were eliminated by two centrifugal separators, and the water was then filtered 3 times through filters with 90, 20, and $10 \mu\text{m}$ pores. Light was supplied by six 1.5 m long racks of five evenly distributed neon tubes (“daylight”, Philips TLD 58 W) and fluorescent tubes (Sylvania Gro-Lux 58 W; designed for enhancing photosynthesis as they emit in the visible red area). Photoperiod was set at 16 hours of day and 8 hours of night. The incident light, measured with an LI-190SA quantum sensor and an LI-1000 data logger (LI-COR), varied between 140 and $180 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ photosynthetically active radiation (PAR) on the channel bottom, ensuring photosynthetic activity saturation [Bothwell et al., 1993].

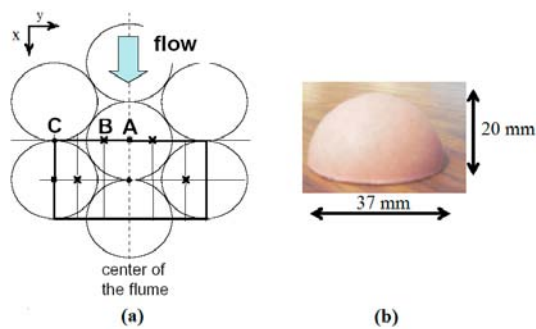


Figure 2. (a) Positions of the vertical profiles A, B, and C for LDA measurements and double-averaging ($\langle \text{Values} \rangle_{xy} = (2 \text{ Values in A} + 4 \text{ Values in B} + 2 \text{ Values in C})/8 = (\text{Values in A} + 2 \text{ Values in B} + \text{Values in C})/4$). (b) Photograph of an artificial cobble.

[15] The bottom of the flume is completely covered by artificial cobbles that mimic natural cobbles (see Figure 2). Each artificial cobble consists of a chemically inert sand-ballasted polyurethane resin hemisphere (37 mm diameter, 20 mm high), with a shape and texture shown to provide good conditions for epilithic biofilm adhesion and growth [Nielsen *et al.*, 1984] and with a resistance to temperature of 110°C. To eliminate any possible toxicity due to artificial cobble manufacture (e.g., solvents), cobbles were immersed in river water for 3 weeks, then washed with tap water and sterilized by autoclave (120°C, 20 min) before being positioned side by side in the flume. The artificial cobbles are not fixed in place so that they could be sampled.

[16] To obtain diverse epilithic biofilm communities, pebbles (average size 10 cm²) with biofilm were collected in southwest France streams (Ariège (09) and Gave de Pau (05)) and rivers (Garonne (7) and Tarn (8)) displaying a wide range of hydroecological conditions. These pebbles were stored in another running flume that was dedicated to providing biofilm matter for our experiment. A biofilm suspension was produced by scraping the upper surface of 15 randomly selected pebbles with a toothbrush, and adding the obtained product to 1 L of filtered (0.22 μm pore size) water. The biofilm suspension was crushed, then homogenized (tissue homogenizer) to remove macrofauna and approach a grazer-free condition. For 3 weeks, the flume was run using closed recirculation; that is, the water was renewed weekly, and just after renewal, it was seeded with the prepared biofilm suspension. After the seeding (inoculum) stage, the closed circulation flume was changed to an open circulation flume to allow free growth of epilithic biofilm on the bed in water without nutrient limitation. During the epilithic biofilm growth experiment (65 days), which comprised several stages, hydrodynamic and biological measurements were performed and upper view photographs of the artificial cobbles were taken daily through a Plexiglas window located at the water surface (Nikon camera with 194 2000 × 1312 pixel resolution).

3.2. Biological Sampling and Measurements

3.2.1. Epilithic and Drift Biomass

[17] After the seeding phase, biofilm biomass was sampled every week randomly along a 5 m length in the center

of the experimental flume (see Figure 1). The three rows of cobbles closest to the walls of the flume were not sampled to avoid edge effects. To minimize the errors of measurement without disrupting the experiment, 10 cobbles were extracted on each sampling occasion and kept in sterile vials at 4°C. Subsequently, six were used to measure Ash Free Dry Mass (AFDM) and four to measure chlorophyll-*a* (Chl-*a*) mass by developed surface. Every cobble sampled was replaced with a new pink-colored one, to avoid resampling. Cobbles used for AFDM determination were dried (80°C, overnight), weighed (W_1), and scraped. Cobbles were then cleaned and weighed (W_2) to obtain Dry Mass (DM) by difference between W_1 and W_2 . One portion (around 25 mg) of scraped dry matter was weighed before and after combustion (500°C, overnight) to determine AFDM.

[18] For Chl-*a* mass determination, biofilm was scraped from the upper surface of the four other cobbles with a sterile toothbrush, and suspended in filtered (0.2 μm, Whatman cellulose nitrate membrane) water (50 or 100 mL according to biomass). Suspensions were homogenized (tissue homogenizer) and a 10 mL aliquot was centrifuged (12000 × *g*, 20 min, 4°C). After removing the supernatant, the pellet was stored at -80°C, and Chl-*a* was measured spectrophotometrically using trichromatic equations [Jeffrey *et al.*, 1997] after extraction with 90% acetone (4 hours, darkness, room temperature) of the suspended (tissue homogenizer) and ground (ultrasonic disintegrator) pellets.

3.2.2. Algal Composition

[19] Biofilm was removed from the upper surface of one cobble with a sterile toothbrush and suspended in filtered (0.2 μm) water (50 mL) for algal composition. The biofilm suspension was preserved with glutaraldehyde (1% final concentration) and stored refrigerated in darkness until examination at 600 to 1000 X. Taxa were identified to the lowest practical taxonomic level; usually to species, but often to genus. For practical reasons, five of seven samples were selected for analysis to observe changes in taxonomic composition.

3.3. Hydrodynamic Measurements

[20] Water discharge was controlled by a sluice gate and a bypass, and measured by an electromagnetic flow meter placed in the return pipe of the flume. The water depth was measured with a millimeter scale.

[21] To estimate double-averaged quantities with a Laser Doppler Anemometer (LDA), the velocity components were measured at the centerline of the flume and in a section equipped with glass windows located 8 m from the flume entrance (Figure 1). The measurement points were situated at heights varying from 20 to 120 mm from the bottom (with 2 mm space intervals between $z = 20$ and 50 mm, and 10 mm intervals up to $z = 120$ mm) along three contrasting vertical profiles A, B, and C (Figure 2). The bottom ($z = 0$) corresponds to the level of the bed flume without hemispheres. A Spectra-Physics bi-composant Argon Laser equipped with a 55L modular optic Disa and with wavelengths of 514.5 nm (green ray) and 488 nm (blue ray) was used. This device was placed on a support that was fixed in the longitudinal direction but that allowed horizontal and vertical movement. Signal acquisition was obtained with a photomultiplier placed in the broadcast lamp and recovered by a Burst Spectrum Analyzer (BSA), which processed the Doppler

signal and calculated the Doppler frequency and then the instantaneous velocities. The data obtained were then processed and stored in a computer with Dantec Burstware 2.00 software.

[22] For each measurement point, data acquisition was performed during 4 minutes of n LDA observations ($n = 10^4$ to 1.5×10^4) with instantaneous longitudinal U , transverse V , and vertical W velocity components, from which time-averaged velocity components \overline{U} , \overline{V} , root-mean-square (RMS) values of the turbulent fluctuations u' , v' , and w' , and the mean turbulent shear stress $\overline{u'w'}$ were inferred. Observations of $n = 10^4$ yielded good estimation of the averaged velocities, but $n = 1.5 \times 10^4$ acquisitions were necessary for convergence of the mean turbulent shear stress. The double-averaged turbulent shear stress $\langle \overline{u'w'} \rangle_{xy}$ and longitudinal velocity $\langle \overline{U} \rangle_{xy}$ profiles were obtained by space-averaging with respective weight factors of 1, 2, and 1 for the measurements in the three vertical profiles A, B, and C, respectively (see Figure 2), in accordance with the influential area of the three profiles. At the beginning of the experiment, measurements of the vertical velocity W were not available because of a malfunction of the W laser beam.

[23] To infer the friction velocity u_* from the turbulent quantities, we followed *Cheng and Castro* [2002] when the double-averaged turbulent shear stress $\langle \overline{u'w'} \rangle_{xy}$ was available, using

$$u_* = \lim_{z \rightarrow d} \sqrt{\langle \overline{u'w'} \rangle_{xy}^2} \quad (6)$$

When the double-averaged turbulent shear stress was not available, we followed *Labioud et al.* [2007] and used the values of the space averaged $u_{\text{rms}} = \sqrt{u'^2}$ to fit in the exponential profiles of *Nezu and Nakagawa* [1993]:

$$\frac{\sqrt{u'^2}}{u_*} = D_u \exp\left(-C_k \frac{z}{H-d}\right), \quad (7)$$

where C_k and D_u are empirical constants ($C_k = 1$ and $D_u = 2.3$).

[24] The double-averaged velocity profiles $\langle \overline{U} \rangle_{xy}$ were then fitted with the log law to determine z_0 and d by choosing the best values inferred from a linear regression of $\exp(\kappa \langle \overline{U} \rangle_{xy}/u_*) = (z-d)/z_0$ in the region between the top of the cobbles at $z = \Delta$ and the top of the logarithmic layer taken as $z = 0.2 H$ [Wilcock, 1996], followed by a nonlinear best fit of $\kappa \langle \overline{U} \rangle_{xy}/u_* = \log(z-d) - \log(z)$ (to be consistent with previous works where the log law is generally fitted in the $(U, \log(z-d))$ plane). The equivalent roughness height k_s , established by *Nikuradse* was inferred from $k_s = z_0 \exp(\kappa 8.5)$, and the roughness Reynolds number k^+ from $k^+ = u_* k_s/\nu$ [Nezu and Nakagawa, 1993].

[25] In the LDA measurements, difficulties were encountered with the algal filaments, which moved and disturbed data acquisition. However, the top of the biofilm mat could then be defined as the lowest height of validated measurements, and was therefore used as the lower limit for the fitting of data with the log law.

3.4. Numerical Model Description

[26] We noted that in equation (1), inferred from the model of *Uehlinger et al.* [1996], colonization is not considered. We therefore decided to describe the colonization

process by an initial condition for the biomass, adopting a numerical parameterization [Belkhadir et al., 1988; Capdeville et al., 1988] to determine the value of the initial epilithic biomass denoted B_{init} .

[27] According to the considerations above, and while knowing that the factors of light, temperature, nutrient availability, and grazers were controlled in our experiment, the differential equation (1) for each of the three detachment equations (3), (4), and (5) was solved numerically by coding the fourth-order Runge-Kutta method in Fortran 90. Preliminary tests demonstrated that a time step fixed at 3 hours was a good condition to reduce errors caused by numerical integration. Values of the input data discharge Q , friction velocity u_* , and roughness Reynolds number k^+ at each time step were obtained by linear interpolation of the experimental data. To calibrate the models, we started by setting the values of the maximum specific growth μ_{max} (d^{-1}), the inverse half-saturation constant k_{inv} ($\text{g}^{-1} \text{m}^2$), and the initial biomass B_{init} in the range of values reported in the literature from field, laboratory, and modeling studies for phytoplanktonic and benthic algae [Auer and Canale, 1982; Borchardt, 1996; Uehlinger et al., 1996; Boulêtreau et al., 2008]. The parameters C_{det} , C'_{det} , and C''_{det} were then adjusted to best fit the simulated values of each of the three detachment equations with experimental data.

[28] Two indices were used to test the performance of the models and the agreement between measured and simulated results and to compare the efficiency of the three models tested: The χ^2 of conformity [Uehlinger et al., 1996] given by

$$\chi^2 = \sum_{i=1}^N \left(\frac{B(t_i) - B_{\text{meas},i}}{ES_{\text{meas},i}} \right)^2, \quad (8)$$

and the Nash-Sutcliffe coefficient of efficiency E [Lekfir et al., 2006; Kliment et al., 2008] by

$$E = 1 - \frac{\sum_{i=1}^N (B_{\text{meas},i} - B(t_i))^2}{\sum_{i=1}^N (B_{\text{meas},i} - \overline{B_{\text{meas}}})^2}, \quad (9)$$

where $B_{\text{meas},i}$ is the measured biomass, $B(t_i)$ the predicted biomass at time i , $ES_{\text{meas},i}$ is the standard error in $B_{\text{meas},i}$, $\overline{B_{\text{meas}}}$ is the average of all measured values, and N is the number of measurements. Generally the model is deemed perfect when E is greater than 0.75, satisfactory when E is between 0.36 and 0.75, and unsatisfactory when E is smaller than 0.36 [Krause et al., 2005].

4. Results and Discussion

4.1. Biomass Dynamics Data and Algal Composition

[29] In the seeding phase, regular and homogeneous colonization patterns were observed on the artificial cobbles. The first points of colonization were located around the two front stagnation points of the flow and a curved line of epilithic matter gradually formed between these two points (Figure 3a). These observations support the idea of a strong dependence of colonization on flow structure near the cobble layer, as indicated by preliminary numerical simulations of turbulent flow by *Labioud et al.* [2007]. This young epi-

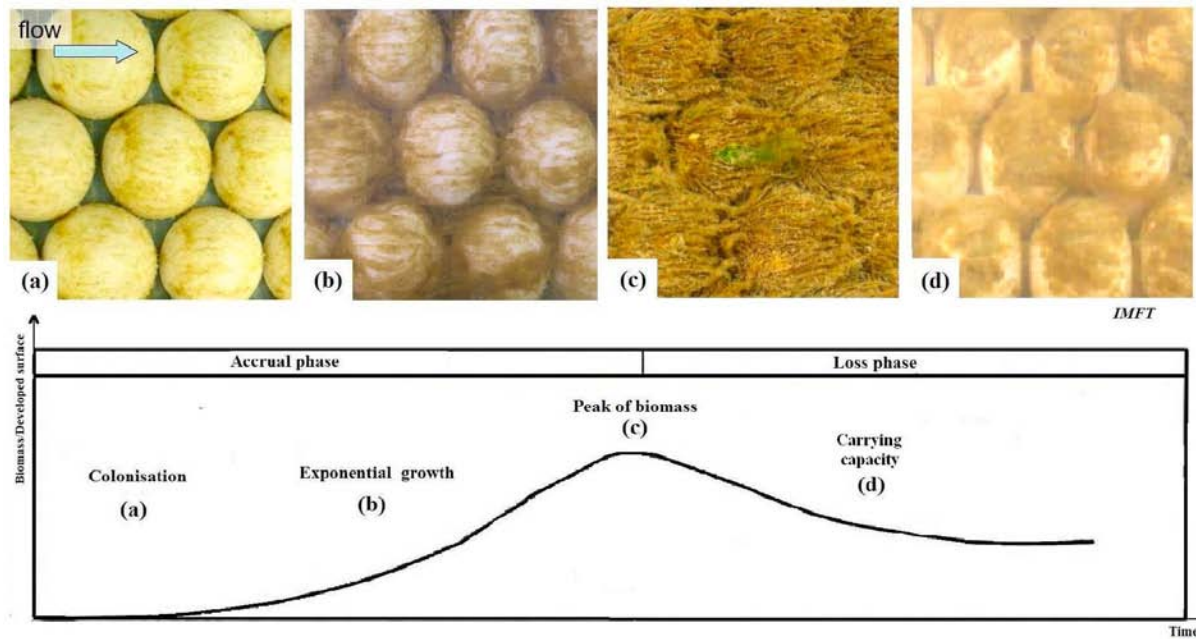


Figure 3. Biomass dynamics phases during constant discharge ($14.4 \text{ m}^3 \text{ s}^{-1}$) in comparison with an idealized benthic algal accrual curve [Biggs, 1996]: (a) 7 days after inoculum, (b) 14 days after inoculum, (c) 30 days after inoculum, (d) 52 days after inoculum.

lithic biofilm, in which the diatoms were dominant (see Table 1), then covered all surfaces exposed to the light from above, including the troughs between the cobbles. The measured values (g m^{-2}) of AFDM and Chl-*a*, with the corresponding values of the standard errors (SE, g m^{-2}) during the different stages of epilithic biofilm growth, are presented in Table 2, and are plotted in Figure 4 in terms of dimensionless numbers (c/c_{max}). In these, c is the measured AFDM or Chl-*a* and c_{max} is the maximum reached, which is equal to $32.8 \pm 3.4 \text{ g m}^{-2}$ for AFDM and $0.487 \pm 0.041 \text{ g m}^{-2}$ for Chl-*a*. Thus in the first three weeks, AFDM increased to a value of $10.5 \pm 0.4 \text{ g m}^{-2}$, which represented $32.2 \pm 1.23\%$ of maximum growth (see Figure 4). The rate of increase then accelerated over a further 3 week period and AFDM reached $100 \pm 10.5\%$ of maximum growth at 44 days after inoculum. There followed a phase of loss, dominated by detachment, leading to a decrease to $66.1 \pm 10.7\%$ of maximum growth ($21.7 \pm 3.5 \text{ g m}^{-2}$) during the next 3 weeks. For Chl-*a*, $33.7 \pm 5.85\%$ ($0.164 \pm 0.028 \text{ g m}^{-2}$) of the maximum value was reached on day 30 after inoculum and the peak ($100 \pm 8.47\%$) was reached on day 51. The subsequent loss phase caused a decrease to $85.2 \pm 10.4\%$ of the maximum ($0.415 \pm 0.051 \text{ g m}^{-2}$) during the two last weeks.

[30] The algal community was dominated by diatoms, which represented 98–100% of the total abundance. Two taxa strongly dominated the algal community: *Fragilaria capucina* represented 46%–64% and *Encyonema minutum* represented 18%–37% of the total community, and the theoretical transition from diatoms to Chlorophyceae [Stevenson, 1996] was not observed, even at the end of the experiment (see Table 1).

4.2. Hydrodynamic and Boundary Layer Parameters

[31] Figure 5 shows the longitudinal velocity \bar{U} at A, B, C and the double-averaged longitudinal velocity $\langle \bar{U} \rangle_{xy}$ profiles

Table 1. Relative Abundance (%) of Diatom Species at Different Biofilm Growth Stages

Diatom Species	Time After Inoculum (days)				
	23	44	51	58	65
<i>Achnantheidium minutissimum</i> (Kütz.) Czarneci	0	1	0	0	2
<i>Encyonema minutum</i> Hilse ex. Rabenhorst	19	37	25	27	18
<i>Encyonema silesiacum</i> (Bleisch in Rabh.) D.G. Mann	1	3	2	0	1
<i>Diatoma vulgare</i> Bory 1824	5	2	0	13	14
<i>Fragilaria capucina</i> Desmazieres var. <i>vaucheriae</i> (Kütz) Lange-Bertalot	64	48	55	46	57
<i>Fragilaria crotonensis</i> Kitton	0	0	8	12	0
<i>Fragilaria ulna</i> (Nitzsch.) Lange-Bert. v. <i>oxyrhynchus</i> (Kütz.) Lange-Bertalot	2	0	0	0	0
<i>Gomphonema minuta</i> (Stone) Kociolek & Stoermer var. <i>minuta</i>	0	0	1	0	0
<i>Comphonema parvulum</i> (Kützing) Kützing var. <i>parvulum</i> f. <i>parvulum</i>	0	0	1	0	0
<i>Gomphonema</i> sp.	1	0	0	0	0
<i>Fragilaria arcus</i> (Ehrenberg) Cleve var. <i>arcus</i>	1	0	0	0	0
<i>Melosira varians</i> Agardh	2	1	2	1	3
<i>Navicula tripunctata</i> (O.F. Müller) Bory	1	1	2	0	0
<i>Navicula</i> sp.	1	0	0	0	0
<i>Nitzschia acicularis</i> (Kützing) W.M. Smith	1	0	0	0	0
<i>Nitzschia dissipata</i> (Kützing) Grunow var. <i>dissipata</i>	1	3	2	0	1
<i>Nitzschia fonticola</i> Grunow in Cleve et Möller	1	3	1	1	2
<i>Nitzschia frustulum</i> (Kützing) Grunow var. <i>frustulum</i>	0	0	0	0	1
<i>Nitzschia palea</i> (Kützing) W. Smith	0	0	0	0	1
<i>Nitzschia</i> sp.	0	1	0	0	0
<i>Surirella angusta</i> Kützing	0	0	1	0	0

Table 2. Biofilm Dynamics (Mean, \pm Standard Error) Expressed as Ash-Free Dry Mass and Chlorophyll-*a*

Time After Inoculum (days)	Biomass AFDM ^a (g m ⁻²)	AFDM Standard Error (g m ⁻²)	Biomass Chl- <i>a</i> ^b (g m ⁻²)	Chl- <i>a</i> Standard Error (g m ⁻²)
23	10.5	0.4	0.079	0.005
30	18.8	1.6	0.164	0.028
37	23.3	1.3	0.230	0.039
44	32.8	3.4	0.307	0.060
51	27.0	2.8	0.487	0.041
58	23.6	3.8	0.329	0.066
65	21.7	3.5	0.415	0.051

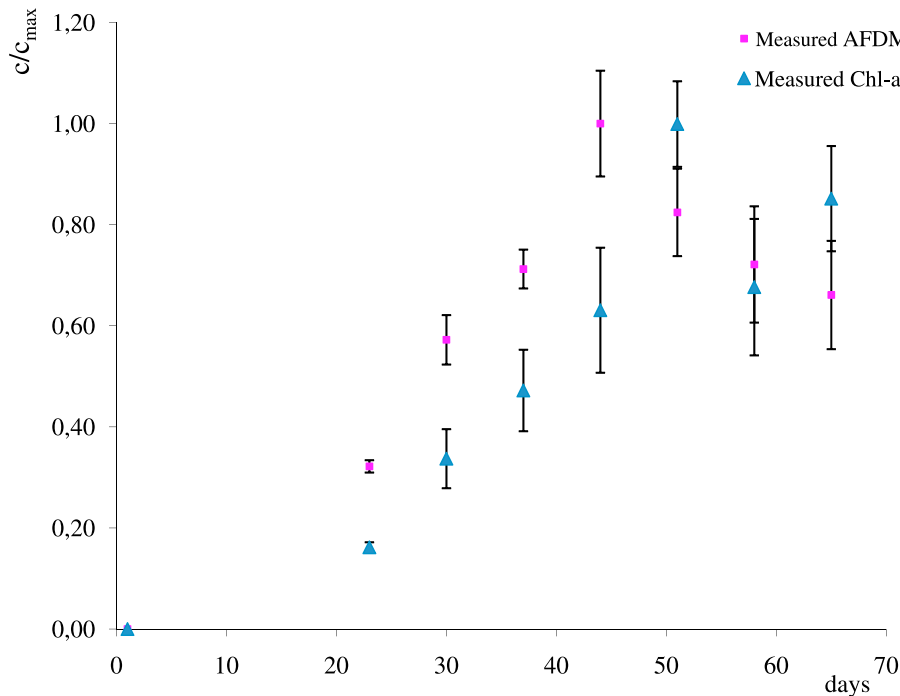
^aAsh-free dry mass.^bChlorophyll-*a*.

produced by the LDA measurements for the bed covered with artificial cobbles before the inoculum phase (nude cobbles), and at different stages of epilithic biofilm growth. The presence and growth of the epilithic biofilm induced an acceleration of the flow and a displacement upward, associated with an adjustment of the flow in order to allow passage of the imposed discharge in the flume. Since the water depth measured from the bottom of the flume was kept constant in the present experiment, this adjustment was mainly due to a reduction in the cross-sectional area available for flow through thickening of the epilithic biofilm.

[32] The increase in longitudinal mean flow velocity is clearly perceptible in the upper part of the flow from day 16 after inoculum, but only from day 33 in the lower part (Figure 5). In fact, on day 16 after inoculum, the presence of the epilithic matter slightly reduced the depth of the flow discharge, but did not alter the shape of the roughness (see Figure 3b), which was still a more or less hemispherical

pattern that led to wake drag for the flow and blocked the flow in the near-bed region. It was the increase in the thickness of the epilithic biofilm, especially in the troughs between the cobbles (see Figure 3c), that brought about a real change in the roughness topography, leading to a less rough boundary associated with less strong drag and then faster passage of the flow near the bottom. The same tendencies (acceleration and upward displacement) persisted even 61 days after inoculum, that is, during the detachment phase. This may be because the detachment occurred mainly on the lower part of the cobbles where the biofilm first began to grow and became more mature and less resistant. In addition, the detachment phase corresponded to the development on the upper part of the cobbles of long filaments, which moved and disturbed data acquisition below $z = 40$ mm (as noted at the end of section 2.3).

[33] The three turbulent shear stress profiles $\langle \overline{u'w'} \rangle_{xy}$ inferred from the LDA measurements (Figure 6) clearly exhibit linear behavior starting at zero at the free surface, as expected for open channel flow without secondary circulation [see, e.g., *Nezu and Nakagawa*, 1993], and in accordance with previous studies in the same flume [*Godillot et al.*, 2001; *Labioud et al.*, 2007] or for gravel beds [*Mignot et al.*, 2009]. The decrease in turbulent shear stress in the lower part of the profiles in Figure 6 occurred when the measurements were performed too close to the canopy layer, that is, where filaments and/or cobbles were present. Nevertheless, a decrease is always observed in the canopy layer, where the drag forces gradually counterbalance the turbulent shear stress and bring it back to values close to zero at the bottom (e.g., see *Moulin et al.* [2008b] and *Mignot et al.* [2009] for shells and gravel beds). The changes in the turbulent shear stress profiles during the experiment were very weak compared with the changes measured by *Godillot et al.* [2001] and *Labioud et al.*

**Figure 4.** Evolution of the dimensionless biomass concentration ($c/c_{\max} \pm SE$) at different days after inoculum.

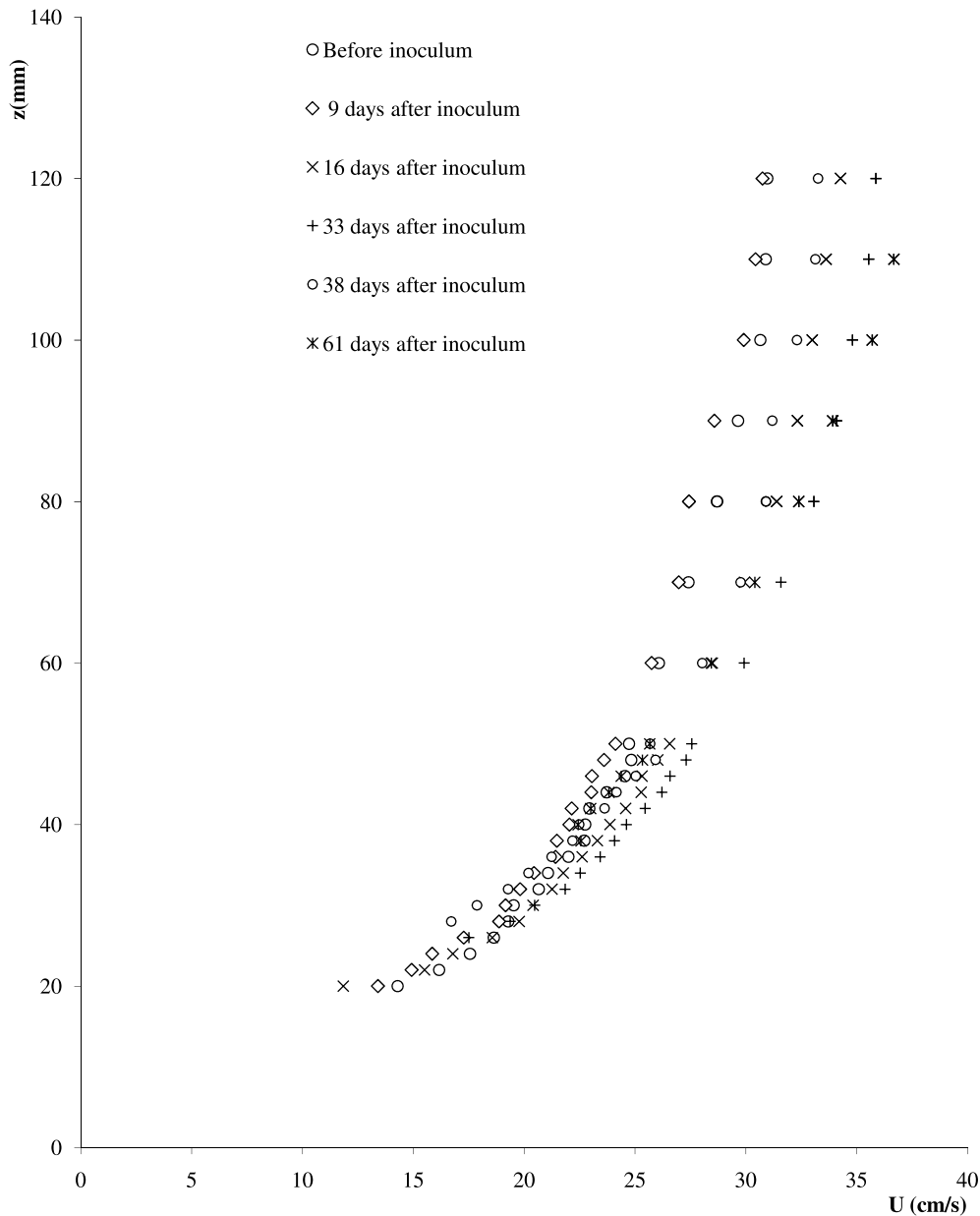


Figure 5. Double-averaged velocity profiles in the longitudinal direction obtained by LDA measurements before inoculum and 9, 16, 33, 38, and 61 days after inoculum.

[2007] in growth experiments in the same flume. However, it is worth noting that smaller substrate units were used in their experiments (rods and marbles with radii of 5 and 8 mm, respectively) for flow conditions yielding smooth, intermediate, and fully rough turbulent boundary layers in the same growth experiment. This is very different from the present experiment, where the turbulent boundary layer was fully rough from the beginning, owing to the large artificial cobbles and relatively energetic flow conditions used. In accordance with the change in $\langle \overline{u'w'} \rangle_{xy}$, the double-averaged u_{rms} ($\sqrt{\overline{u'^2}}$) profiles presented in Figure 7 remained quite similar and exhibited the exponential behavior discussed for example in Nezu and Nakagawa [1993] and used here to estimate the

friction velocity u_* when the turbulent shear stress was not available.

[34] Values of the boundary layer parameters inferred from LDA measurements are given in Table 3. Standard error for the estimate of the friction velocity u_* was always lower than 0.0005 m s^{-1} (so is not reported in Table 3). Standard errors for the estimates of the roughness length z_0 , the displacement height d and the equivalent sand roughness k_s have been calculated during the fitting procedure and reported in Table 3. In the experiments where the two different methods of obtaining u_* were available (i.e. days 33, 38 and 61), adjustments of the constants C_k and D_u in the equation (7) were investigated to obtain a match between the two methods. For the two first cases (days 33 and 38),

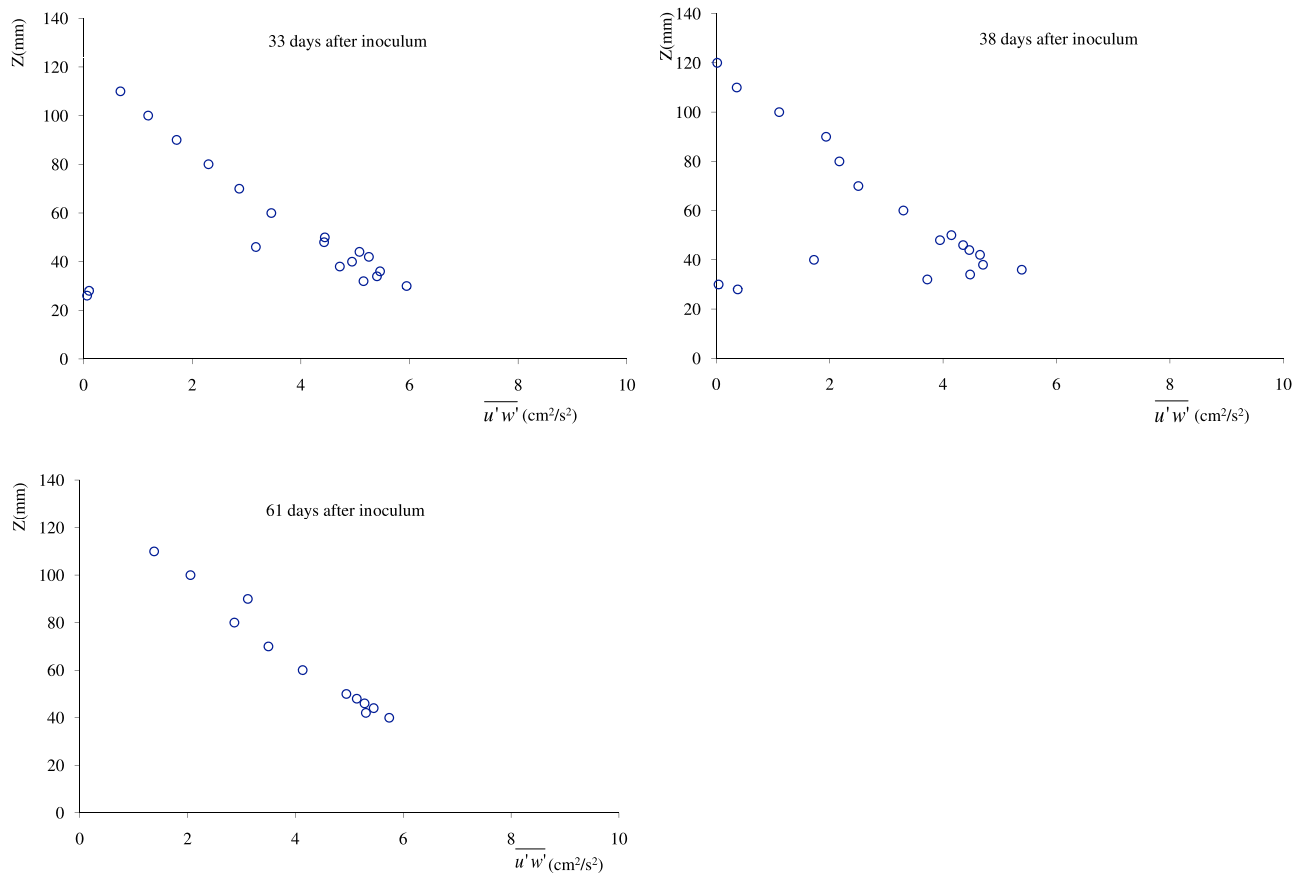


Figure 6. Double-averaged turbulent shear stress $\langle \overline{u'w'} \rangle_{xy}$ profiles in the longitudinal direction obtained by LDA measurements before inoculum and 33, 38, and 61 days after inoculum.

values of C_k remained very close to 1 and values for D_u were equal to 2.23 and 2.29, respectively, in accordance with the value of 2.3 proposed by *Nezu and Nakagawa* [1993] for solid, rough beds. Therefore, the use of the second method based upon equation (7) appears appropriate for the first stage of biofilm growth, when the biomass remained well attached to the artificial cobbles. However, the value of D_u found for day 61 decreases to 2.1, and seems to indicate a change in the nature of the turbulent flow near the bed, associated with a biofilm mat made of long filaments attached closer to the top of the artificial cobbles. The estimation of the friction velocity based upon equation (6) is then more relevant and equation (7) with a value for D_u equal to 2.3 would underestimate it.

[35] The values of the boundary parameters given in Table 3 show that the epilithic biofilm induced a decrease in the Nikuradse equivalent roughness height k_s , leading to hydraulic smoothing of the bottom. The value of the roughness length $z_0 = 0.108$ cm at the beginning of the experiment, before biofilm growth, was very close to the values of 0.115 and 0.122 cm found by *Nikora et al.* [2002] in experiments with 21 mm high and 60 mm wide caps, respectively. However, we observed a decrease in z_0 with biofilm growth, whereas *Nikora et al.* [2002] observed a 16%–21% increase when the biofilm was “well developed and growth in the periphyton biomass had saturated,” something that occurred after 18 days in their experiments. Energetic flow conditions in

their experiments (friction velocities u_* of 6.5 and 7.7 cm s^{-1} compared with values around 2.5 cm s^{-1} in the present study), associated with possible nutrient depletion or light limitation near the bottom, could have driven biofilm formation in a very different direction from that observed in the present study (see, e.g., *Moulin et al.* [2008b] for a discussion on the impact of flow conditions on biofilm structure). The main structural difference that can be inferred from photographs is that in their experiments, the biofilm that remained on the substrate was located near the top, as “forelocks,” while in our case growth also occurred between the artificial cobbles and gradually filled the available space without any effect of nutrient depletion near the bottom. As a consequence, the forelocks at the top seemed to increase the apparent height of the roughness, leading to greater drag and increased z_0 [*Nikora et al.*, 2002], while in our case the flow, and thus the drag, were weakened by the presence of biofilm between the cobbles, leading to a decrease in z_0 .

[36] Values of k_s found by *Labiod et al.* [2007] at the end of their experiments ranged between 4.7 and 11.43 mm, and our last values for the equivalent roughness height, k_s (8.4 mm at day 38 and 9.9 mm at day 61) fall inside this range. This may indicate that when the biofilm was well developed in our experiments, the surface formed by the biofilm mat was very similar to that formed in the experiments of *Labiod et al.* [2007], at least from a hydraulic point of view. In our case, the available space between the cobbles was filled, in contrast

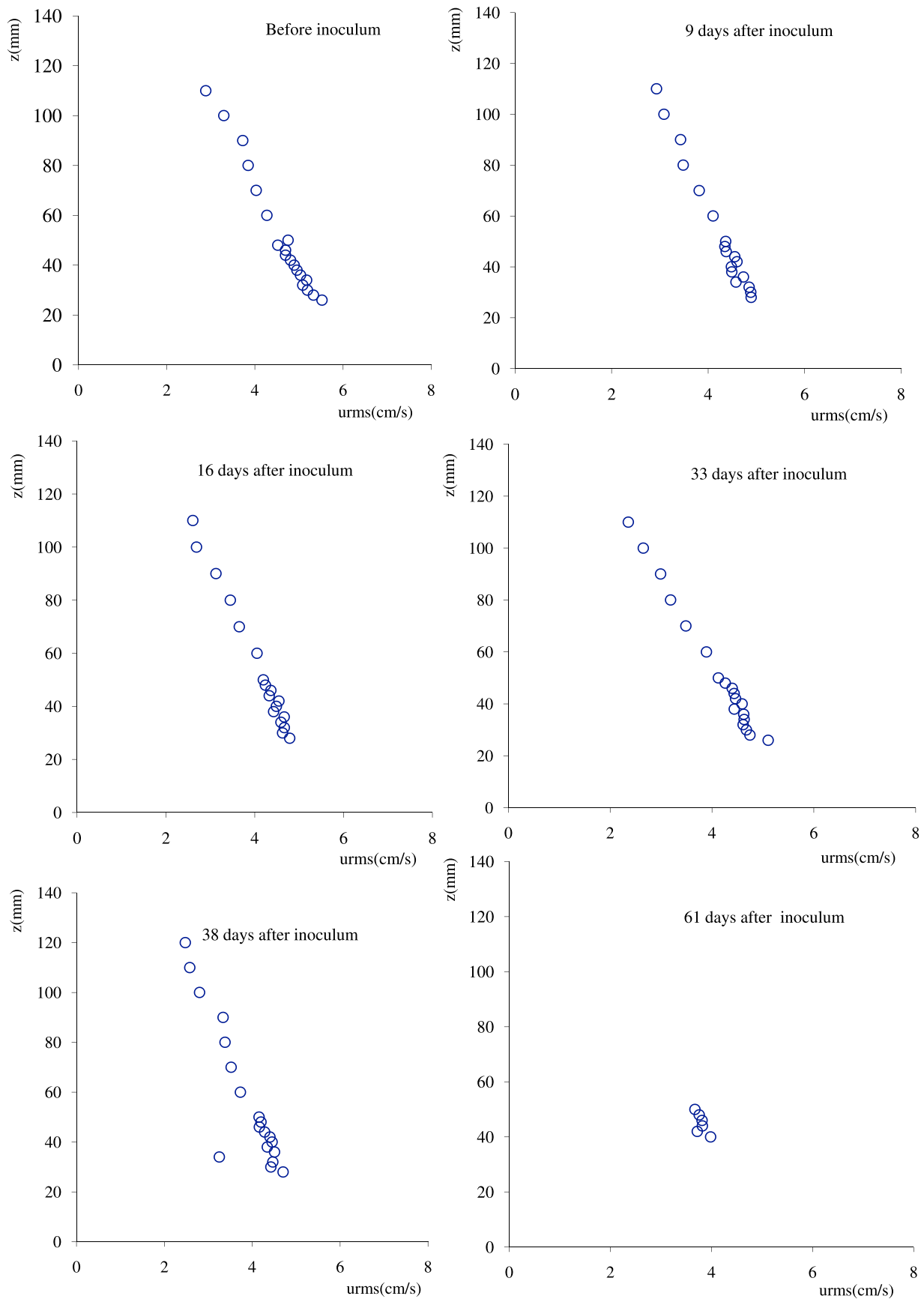


Figure 7. Double-averaged u_{rms} profiles obtained by LDA measurements before inoculum and 9, 16, 33, 38, and 61 days after inoculum.

Table 3. Discharge and Boundary Layer Parameters During Epilithic Biofilm Growth

Time After Inoculum (days)	Water Discharge Q ($10^{-3} \text{ m}^3 \text{ s}^{-1}$)	Water Depth H (m)	Friction Velocity u_* (m s^{-1})	Roughness Length z_0 (cm)	Equivalent Sand Roughness k_s (cm)	Displacement Height d (cm)	Roughness Reynolds Number k^+
0	14.44	0.13	0.028	0.109±0.005	3.27±0.15	1.11±0.03	915
9	14.40	0.13	0.025	0.064±0.003	1.92±0.10	1.41±0.05	480
16	14.50	0.13	0.024	0.047±0.001	1.41±0.04	1.64±0.09	338
33	14.40	0.13	0.024	0.032±0.001	0.96±0.02	1.99±0.03	230
38	14.42	0.13	0.023	0.028±0.001	0.84±0.04	2.26±0.18	193
61	14.49	0.13	0.025	0.033±0.002	0.99±0.06	2.68±0.30	247

to that in the experiments of *Nikora et al.* [2002]. This filling of the available space between the cobbles and the thickening of the biofilm mat was also very apparent from the change in d , which increased gradually from 1.11 to 2.7 cm. On the whole, the gradual decrease in k_s can be interpreted as a transition from a drag due to the same nude artificial cobbles as reported by *Nikora et al.* [2002] to a drag due to the biofilm mat as reported by *Labioud et al.* [2007].

[37] If k_s had remained constant at constant flow discharge, the acceleration of flow and upward displacement of the zero-velocity plane would have yielded an increase in the friction velocity u_* . Here, the decrease in k_s compensated for the flow acceleration, leading to the very weak changes in the turbulent shear stress and u_{rms} profiles, in contrast to the experiments by *Labioud et al.* [2007], and eventually leading to a small decrease in the friction velocity u_* (see Table 3).

[38] The effects of algal mats on the surface roughness were considered in this investigation to be somewhat similar to those of rigid roughness. However, the universality of the turbulence above complex surface roughness is a contentious issue in current research. For instance, for elastic rods representative of crop fields, it has been shown that frequency-locking processes can drive well-defined Kelvin-Helmoltz vortices [see *Py et al.*, 2006]. The same lock-in mechanisms have been demonstrated for compliant walls interacting with a turbulent boundary layer [*Xu et al.*, 2003]. Strong modifications by an epilithic biofilm were not reported in the very detailed study by *Nikora et al.* [2002], most likely because they used low biomass systems. The decrease in the value of D_u at day 61 in the present study could indeed indicate a modification of the nature of the turbulence by the development of a thick biofilm mat. However even this modification does not fundamentally eliminate the roughness length k_s as a turbulence descriptor, since a log law can still be found for the double-averaged streamwise velocity profiles. However, how the values found for k_s are related to the roughness geometry is clearly not trivial, since contributions from wakes behind hemispheres and bubbles (pressure drag) or viscous boundary layers along the filaments (viscous drag) appear in the double-averaged equations, and also decide the closure form for the Reynolds tensor (in terms of an equivalent mixing length for double-averaged quantities, the vertical profile of which, in the canopy, will also determine the value of k_s in the log law). Thus, k_s together with the friction velocity u_* , extracted from double-averaged measurements above the canopy, is still a descriptor of the turbulence behavior above this time-evolving complex roughness, but methods used to estimate u_* have to be chosen with care.

4.3. Model Testing and Evaluation

[39] To test and evaluate the influence of the different equations on the detachment term, values simulated with the numerical resolution of equation (1) for the three detachment equations (5), (6), and (7) were compared with the experimental data. First, in order to determine the empirical and numerical parameters of the simulation, we looked at the parameters that gave the best simulations of the changes in AFDM and Chl-*a* for each of the three equations for the detachment term. We then calculated the mean values for the three equations for the maximum specific growth μ_{max} (d^{-1}), the inverse half-saturation constant k_{inv} ($\text{g}^{-1} \text{ m}^2$), and the initial biomass B_{init} . The values retained for the final simulation and the comparisons are summarized in the captions of Figures 8 and 9. These values, which are dependent on the specific conditions of our experiment in terms of nutrient availability, light incidence, temperature, turbulence intensity, shear stress, and algal composition, cannot be generalized to other conditions of growth of epilithic biofilm. For the chronic detachment that is the focus of this study, epilithic biofilm does not have the same morphology and tolerance for shear stress, and the magnitude of shear stress which causes detachment of algae differs significantly between species, particularly taxa growing in different flow regimes [*Moulin et al.*, 2008a]. Nevertheless, the values of C_{det} found converged toward values calibrated in *Uehlinger et al.* [1996] for simulations of the dynamics of Chl-*a* (44×10^{-6} to $149 \times 10^{-3} \text{ s m}^{-3} \text{ d}^{-1}$) in a Swiss pre-alpine gravel bed river and those reported by *Boulêtreau et al.* [2006, 2008] for AFDM dynamics simulations (16×10^{-4} to $8 \times 10^{-2} \text{ s m}^{-3} \text{ d}^{-1}$) in the Garonne River. The values of C'_{det} were also within the range of values reported by *Fothi* [2003] ($0-67 \times 10^{-4} \text{ d}^{-1}$ for simulations of the dynamics of AFDM and 7×10^{-4} to $4 \times 10^{-3} \text{ d}^{-1}$ for simulations of the dynamics of Chl-*a* in his experimental channel). For C'_{det} our values were completely outside the range values given in *Labioud et al.* [2007] in simulations of the dynamics of Chl-*a* (2×10^{-3} to $4 \times 10^{-3} \text{ s m}^{-1} \text{ d}^{-1}$ in their experimental channel) and no values of the parameter C'_{det} associated with simulations of the dynamics of AFDM were found in the literature.

[40] As can be seen in Figure 8, simulation with a detachment function for the discharge Q as proposed by *Uehlinger et al.* [1996] overestimated the values measured in the phase of growth. While the simulated peak (30.9 g m^{-2}) calculated for day 43 was close to the measured value ($32.8 \pm 3.4 \text{ g m}^{-2}$) reached 44 days after inoculum, the loss in the detachment phase was not simulated by the model. Thus, with this equation, the values of AFDM stabilized at the peak reached. The value of the Nash-Sutcliffe coefficient of efficiency $E = 0.35$ indicates that this simulation is unsatisfactory

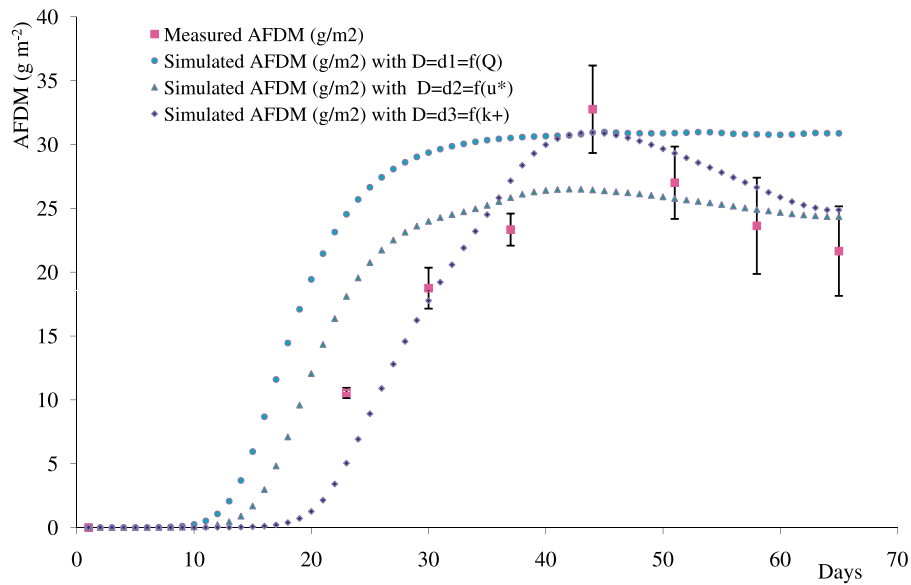


Figure 8. Comparison of measured AFDM (g m^{-2}) and simulated values with the three equations (5), (6), and (7) for detachment, $D: d_1 = C_{\text{det}}Q B$ ($\chi^2 = 1297, E = 0.35$), $d_2 = C'_{\text{det}}u_*B$ ($\chi^2 = 371, E = 0.82$), and $d_3 = C''_{\text{det}}k^+ B$ ($\chi^2 = 198, E = 0.91$); and with $B_{\text{init}} = 10^{-4} \text{ g m}^{-2}$, $\mu_{\text{max}} = 1.1 \text{ d}^{-1}$, $k_{\text{inv}} = 0.085 \text{ g}^{-1} \text{ m}^2$, $C_{\text{det}} = 0.022 \text{ s m}^{-3} \text{ d}^{-1}$, $C'_{\text{det}} = 15 \text{ s m}^{-1} \text{ d}^{-1}$, and $C''_{\text{det}} = 0.0014 \text{ d}^{-1}$.

($E < 0.36$). We must emphasize that in our case the discharge Q was kept constant, in contrast to the natural Swiss pre-alpine river and Garonne River flows for which this model was developed and tested by *Uehlinger et al.* [1996] and, more recently, by *Boulêtreau et al.* [2006]. The model reproduces catastrophic detachment driven by successive river floods.

[41] The values simulated with friction velocity u_* as an external variable of detachment gave a perfect estimation ($E = 0.82 > 0.75$) of the measured values at the growth and detachment phases, but the value of the simulated peak (26.5 for day 41 after inoculum) was far from the measured value. It can also be seen in Figure 8 that the third model,

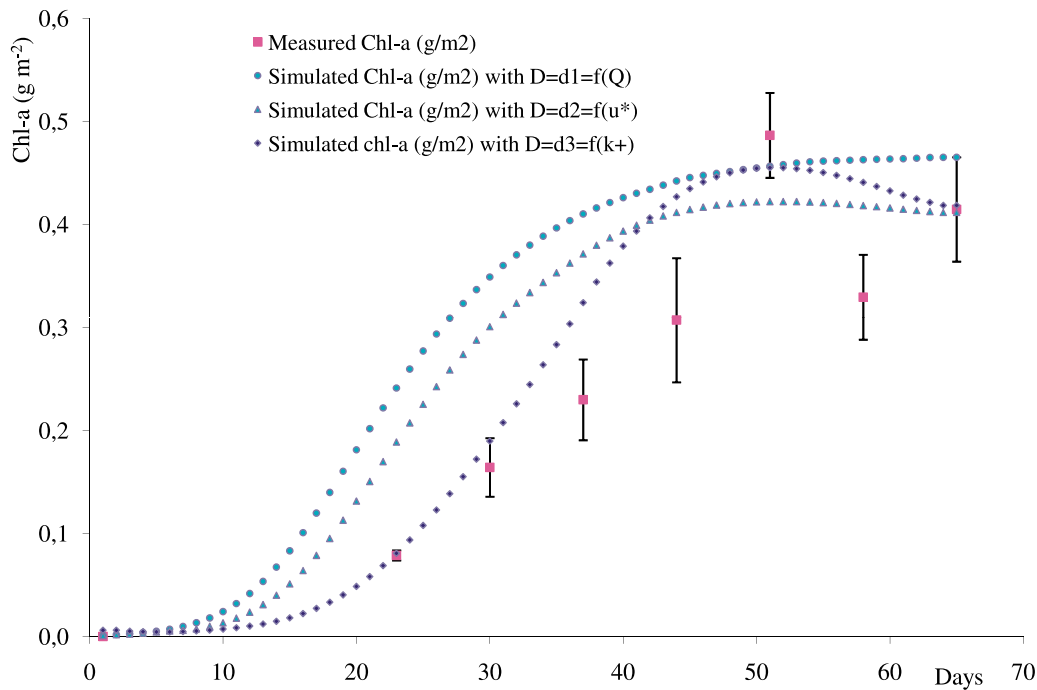


Figure 9. Comparison of measured Chl-a (g m^{-2}) and simulated values with the three equations (5), (6), and (7) for detachment, $D: d_1 = C_{\text{det}}Q B$ ($\chi^2 = 1182, E = 0.34$), $d_2 = C'_{\text{det}}u_*B$ ($\chi^2 = 555, E = 0.63$), and $d_3 = C''_{\text{det}}k^+ B$ ($\chi^2 = 18, E = 0.81$); and with $B_{\text{init}} = 10^{-3} \text{ g m}^{-2}$, $\mu_{\text{max}} = 0.5 \text{ d}^{-1}$, $k_{\text{inv}} = 4.3 \text{ g}^{-1} \text{ m}^2$, $C_{\text{det}} = 0.0115 \text{ s m}^{-3} \text{ d}^{-1}$, $C'_{\text{det}} = 7.3 \text{ s m}^{-1} \text{ d}^{-1}$, and $C''_{\text{det}} = 0.00075 \text{ d}^{-1}$.

with the roughness Reynolds number k^+ ($=u_* k_s/\nu$) as external variable of detachment, gave a more accurate simulation ($E = 0.91$) because the value of E is not only greater than 0.75, but also greater than the value found in the simulation with friction velocity u_* as an external variable of detachment. This is also confirmed by the decrease in the value of conformity χ^2 with $\chi^2 = 1297$ for $d1 = C_{\text{det}}Q/B$; $\chi^2 = 371$ for $d2 = C'_{\text{det}}u_*B$; and $\chi^2 = 198$ for $d3 = C''_{\text{det}}k^+B$. The same tendencies can be observed in Figure 9, where the results of simulated changes in Chl-*a* (g m^{-2}) are plotted along with experimental data. Although the agreement was not as good as with AFDM, this could be because the AFDM biomass descriptor gives a balance sheet of the total organic production and mortality, whereas Chl-*a* only represents autotrophic production. The values of E and χ^2 found for the Chl-*a* simulations were $E = 0.34$ (unsatisfactory) and $\chi^2 = 1182$ for $d1 = C_{\text{det}}Q/B$; $E = 0.63$ (satisfactory) and $\chi^2 = 555$ for $d2 = C'_{\text{det}}u_*B$; and $E = 0.81$ (perfect) and $\chi^2 = 18$ for $d3 = C''_{\text{det}}k^+B$.

[42] These results support the idea that transport phenomena that occur in the near-bed layer, such as chronic detachment of epilithic biofilm matter or vertical transport of nutrients and pollutants in submerged aquatic canopies [Nepf *et al.*, 2007], are not related to a single turbulence descriptor such as the friction velocity u_* , but require at least two descriptors, here the friction velocity u_* and the equivalent roughness height k_s . In our study of chronic detachment in the dynamics of epilithic matter, change in shear stress with the age of the epilithic biofilm is considered through a parameter that integrates the bottom roughness dimensions: The Nikuradse equivalent sand roughness k_s , which depends on the initial form and dimensions of the colonized substratum, and its changes owing to the thickness, resistance, and composition of the epilithic matter. This led us to conclude that the dynamics of epilithic matter can be better modeled and simulated by taking the roughness Reynolds number k^+ as the external variable of the detachment.

[43] In the literature, many different formulations have been proposed to model the detachment. Some authors use empirical expressions, Horner *et al.* [1983] propose the term $D = KV^\theta$, where V (cm s^{-1}) is the mean current velocity and could be easily replaced by the flow discharge Q , and θ is an empirical power law. Other authors use terms associated with some assumptions on the physics of the process, for example Saravia *et al.* [1998] propose the term $d_t B_i (V_i - V_m)^2$, where V_m (m s^{-1}) is the mean current velocity during biofilm growth, V_i (m s^{-1}) the actual current velocity, B_i (mg m^{-2}) the biomass, and d_t ($\text{s}^2 \text{m}^{-2}$) the degree of detachment produced by an increase in velocity (measured by $V_i - V_m$), with a square power law relating the detachment to an excess of kinetic energy. In the present study, we propose a term proportional to $k_s u_*$, a form that is closely related to simple parameterizations of the vertical mass flux Φ_v from the canopy layer to the external flow in turbulent boundary layers over roughness. For flows over urban canopies (e.g., winds over building-like roughness), Bentham and Britter [2003] and Hamlyn and Britter [2005] introduced the concept of exchange velocity U_E to describe this vertical mass flux as $\Phi_v = U_E(C_c - C_{\text{ref}})$, where C_{ref} and C_c are the concentrations in the flow above and in the canopy, respectively. Those authors showed that U_E is proportional to the friction velocity u_* , with a factor that depends on the difference in velocity between the canopy layer and the flow above, that is, something indirectly

related to the roughness length z_0 or, equivalently, to the roughness height k_s . If biofilm parts in direct contact with the flow and available for detachment (detached or dead parts) are now considered, their concentration in the canopy C_c will be proportional to the biomass quantity B , and far larger than the concentration in the flow above (i.e., $C_c - C_{\text{ref}} \approx B$). Following Bentham and Britter [2003], the vertical flux of biomass from the canopy to the flow above would then read $\Phi_v = f(k_s)u_*B$, where $f(k_s)$ is a function of the roughness height k_s , in agreement with the detachment term proposed in the present study. In other words, the chronic detachment can be seen as a permanent extraction by the hydrodynamics of some part of the biomass that, together with the hemispheres, forms the canopy sublayer. This parameterization is supported by good agreement with the model developed by Nepf *et al.* [2007] for submerged aquatic canopies, where the vertical mass flux between the so-called exchange zone (upper part of the canopy) and the flow above reads $\Phi_v = k_e/\delta_e$, with $k_e = 0.19 u_*(C_d a h)^{0.13}$ and $\delta_e = 0.23h/(C_d a h)$ obtained experimentally, yielding an expression reading $\Phi_v = 0.8u_*(C_d a h)^{1.13}$, where C_d is the drag parameter for the plant rods and a their density. Since $C_d a h$ is proportional to k_s for sparse canopies, $0.8(C_d a h)^{1.13}$ can be seen as the function $f(k_s)$ discussed above. The equation proposed in the present paper, assuming proportionality with k_s , is then in relatively good agreement with the work of Nepf *et al.* [2007] and their 1.13 power law.

5. Conclusions

[44] In the present investigation, we tested the relevance of three formulations for chronic detachment of epilithic biofilm through numerical simulations with a simplified model adapted from Uehlinger *et al.* [1996]. In addition, we performed experimental studies in an indoor open channel flow to measure the growth of epilithic biofilm in interaction with turbulent rough flow and the evolution of local hydrodynamic parameters during epilithic biofilm growth.

[45] Laser Doppler anemometry measurements showed that the presence and growth of epilithic matter affected the hydrodynamic characteristics by acceleration of the mean flow and by changes in the turbulence intensity and shear stress, especially at the flow-biofilm interface. These changes were evaluated by estimation of the friction velocity, Nikuradse equivalent sand roughness, and dimensionless roughness Reynolds number, which gave net smoothing of the bottom roughness with the presence and growth of epilithic biofilm.

[46] Comparisons of the results of numerical simulations with biological measurements revealed that chronic detachment was better simulated by taking the roughness Reynolds number as the external variable of detachment. In fact, loss of epilithic matter was related not only to local hydrodynamic conditions, but also to changes in bottom roughness, which depended on the amount of the biofilm matter present and its form, and which was well described by the Nikuradse equivalent sand roughness k_s .

[47] It is important to underline that turbulence and shear stress not only control the detachment process, but also have a strong influence on the starting location of the colonization process around the substrate, as well as the transfer rates of nutrients, or carbon dioxide and oxygen, from the outer layer to inside the biofilm. Thus, the influence of turbulence and shear stress on the colonization and growth processes could be incorporated into future refinements of the model.

Notation

A log law roughness geometries constant.
 AFDM ash free dry mass, g m^{-2} .
 B biomass, g m^{-2} .
 B_{init} initial biomass, g m^{-2} .
 C colonization function, $\text{g m}^{-2} \text{d}^{-1}$.
 C_{det} , C'_{det} , and C''_{det} empirical detachment coefficients, $\text{s m}^{-3} \text{d}^{-1}$, $\text{s m}^{-1} \text{d}^{-1}$, and d^{-1} , respectively.
 Chl- a chlorophyll- a , g m^{-2} .
 d displacement length, cm.
 D detachment function, $\text{g m}^{-2} \text{days}^{-1}$.
 G growth function, $\text{g m}^{-2} \text{days}^{-1}$.
 k_{inv} inverse half-saturation constant, $\text{g}^{-1} \text{m}^{-2}$.
 k_s Nikuradse equivalent sand roughness, cm.
 k^+ roughness Reynolds number ($= u_* k_s / \nu$).
 n number of acquisitions for a point of measurement by laser Doppler anemometry.
 SE standard error in measured values, g m^{-2} .
 U , V , W instantaneous velocity in the longitudinal, transversal, and vertical directions respectively, cm s^{-1} .
 \bar{U} , \bar{V} , \bar{W} time-averaged velocity in the longitudinal, transversal, and vertical directions, respectively, cm s^{-1} .
 $\langle \bar{U} \rangle_{xy}$ double-averaged longitudinal velocity, cm s^{-1} .
 u' , w' root-mean-square value of longitudinal (u_{rms}) and vertical (w_{rms}) velocity, respectively, cm s^{-1} .
 $\langle u'w' \rangle_{xy}$ double-averaged turbulent shear stress, $\text{cm}^2 \text{s}^{-2}$.
 u_* friction velocity, cm s^{-1} or m s^{-1} .
 z distance from the flume bed, cm.
 z_0 roughness length, cm.
 μ_{max} maximum specific growth, d^{-1} .
 N water kinetic viscosity, $10^{-6} \text{m}^2 \text{s}^{-1}$.
 Δ roughness height, cm.
 K Von Karma universal constant ($\kappa \approx 0.4$).

[48] **Acknowledgments.** Myriam Graba was supported by the Algerian Ministry of the Higher Education and the Scientific Research in frame of the national program of training abroad (PNE). This work was supported by the national research project ACI-FNS (ECCO Ecosphère Continentale: Processus et Modélisation) and within the framework of the GIS-ECOBAG, Program P2 "Garonne Moyenne" supported by funds from CPER and FEDER (grant OPI2003-768) of the Midi-Pyrenees Region and Zone Atelier Adour Garonne) of PEVS/CNRS347 INSUE. We wish to thank A. Beer, S. Font, and G. Dhoyle for flume equipment and maintenance. We also thank anonymous reviewers for their critical comments.

References

- Asaeda, T., and D. Hong Son (2000), Spatial structure and populations of a periphyton community: A model and verification, *Ecol. Modell.*, *133*, 195–207, doi:10.1016/S0304-3800(00)00293-3.
- Asaeda, T., and D. Hong Son (2001), A model of the development of a periphyton community: Resource and flow dynamics, *Ecol. Modell.*, *137*, 61–75, doi:10.1016/S0304-3800(00)00432-4.
- Auer, M. T., and R. P. Canale (1982), Ecological studies and mathematical modeling of *Cladophora* in Lake Huron: 3. The dependence of growth rates on internal phosphorus pool size, *J. Great Lakes Res.*, *8*, 93–99.
- Belkhadir, R., B. Capdeville, and H. Roques (1988), Fundamental descriptive study and modelization of biological film growth: I. Fundamental descriptive study of biological film growth, *Water Res.*, *22*, 59–69.
- Bentham, T., and R. Britter (2003), Spatially averaged flow over urban-like roughness, *Atmos. Environ.*, *37*, 115–125.
- Biggs, B. J. F. (1996), Patterns in benthic algae of streams, in *Algal Ecology: Freshwater Benthic Ecosystems*, edited by R. J. Stevenson, M. L. Bothwell, and R. L. Lowe, pp. 31–56, Academic, San Diego, Calif.
- Biggs, B. J. F., and C. W. Hickey (1994), Periphyton responses to a hydraulic gradient in a regulated river in New Zealand, *Freshwater Biol.*, *32*, 49–59.
- Bothwell, M. L., D. Sherbot, A. C. Roberge, and R. J. Daley (1993), Influence of natural ultraviolet radiation on lotic periphytic diatom community growth, biomass accrual, and species composition: Short-term versus long-term effects, *J. Phycol.*, *29*, 24–35.
- Boulêtreau, S., F. Garabetian, S. Sauvage, and J. M. Sánchez-Pérez (2006), Assessing the importance of self-generated detachment process in river biofilm models, *Freshwater Biol.*, *51*, 901–912, doi:10.1111/j.1365-2427.2006.01541.x.
- Boulêtreau, S., O. Izagirre, F. Garabetian, S. Sauvage, A. Elozegi, and J. M. Sánchez-Pérez (2008), Identification of a minimal adequate model to describe the biomass dynamics of river epilithon, *River Res. Applic.*, *24*, 36–53, doi:10.1002/rra.1046.
- Borchardt, M. A. (1996), Nutrients, in *Algal Ecology: Freshwater Benthic Ecosystems*, edited by R. J. Stevenson, M. L. Bothwell, and R. L. Lowe, pp. 183–227, Academic, San Diego, Calif.
- Capdeville, B., R. Belkhadir, and H. Roques (1988), Fundamental descriptive study and modelization of biological film growth: I. A new concept of biological film growth modelization, *Water Res.*, *22*, 71–77.
- Cheng, H., and I. P. Castro (2002), Near-wall flow over urban-like roughness, *Boundary Layer Meteorol.*, *104*, 229–259.
- Flipo, N., S. Even, M. Poulin, M. H. Tusseau-Vuillemin, T. Ameziane, and A. Dauta (2004), Biogeochemical modeling at the river scale: Plankton and periphyton dynamics, Grand Morin case study, France, *Ecol. Modell.*, *176*, 333–347, doi:10.1016/j.ecolmodel.2004.01.012.
- Fothi, A. (2003), Effets induits de la turbulence benthique sur les mécanismes de croissance du périphyton, Ph.D. dissertation, Inst. Natl. Polytech. de Toulouse, Toulouse, France.
- Fuller, R. L., J. L. Roelofs, and T. J. Fry (1986), The importance of algae to stream invertebrates, *J. N. Am. Benthol. Soc.*, *5*, 290–296.
- Ghosh, M., and J. P. Gaur (1998), Current velocity and the establishment of stream algal periphyton communities, *Aquat. Bot.*, *60*, 1–10.
- Godillot, R., T. Ameziane, B. Caussade, and J. Capblanc (2001), Interplay between turbulence and periphyton in rough open-channel flow, *J. Hydraul. Res.*, *39*, 227–239.
- Hamlyn, D., and R. Britter (2005), A numerical study of the flow field and exchange processes within a canopy of urban-like roughness, *Atmos. Environ.*, *39*, 3243–3254.
- Hart, D., and C. M. Finelli (1999), Physical-biological coupling in streams: The pervasive effects of flow on benthic organisms, *Annu. Rev. Ecol. Syst.*, *30*, 363–395.
- Honzso, M., and H. Wang (2002), Effects of turbulence on growth and metabolism of periphyton in a laboratory flume, *Water Resour. Res.*, *38*(12), 1277, doi:10.1029/2002WR001409.
- Horner, R. R., and E. B. Welch (1981), Stream periphyton development in relation to current velocity and nutrients, *Can. J. Fish. Aquat. Sci.*, *38*, 449–457.
- Horner, R. R., E. B. Welch, and R. B. Veenstra (1983), Development of nuisance periphytic algae in laboratory streams in relation to enrichment and velocity, in *Periphyton of Freshwater Ecosystems*, pp. 121–164, edited by R. G. Wetzel, Dr. W. Junk, The Hague, Netherlands.
- Jeffrey, S. W., R. F. C. Mantoura, and S. W. Wright (1997), *Phytoplankton Pigments in Oceanography: Guidelines to Modern Methods*, 661 pp., UNESCO, Paris.
- Kliment, Z., J. Kadlec, and J. Langhammer (2008), Evaluation of suspended load changes using AnnAGNPS and SWAT semi-empirical erosion models, *Catena*, *73*, 286–299, doi:10.1016/j.catena.2007.11.005.
- Krause, P., D. P. Boyle, and F. Base (2005), Comparison of different efficiency criteria for hydrological model assessment, *Adv. Geosci.*, *5*, 89–97.
- Labioud, C., R. Godillot, and B. Caussade (2007), The relationship between stream periphyton dynamics and near-bed turbulence in rough open-channel flow, *Ecol. Modell.*, *209*, 78–96, doi:10.1016/j.ecolmodel.2007.06.011.
- Lekfir, A., T. A. Benkaci, and N. Dechemi (2006), Quantification du transport solide par la technique floue, application au barrage de Béni Amrane (Algérie), *Rev. Sci. Eau*, *19*, 247–257.
- Lock, M. A., R. R. Wallace, J. W. Costerton, R. M. Ventullo, and S. E. Charlton (1984), River epilithon: Toward a structural-functional model, *Oikos*, *42*, 10–22.

- Lopez, F., and M. Garcia (1998), Open-channel flow through simulated vegetation: Suspended sediment transport modeling, *Water Resour. Res.*, *34*, 2341–2352.
- Lopez, F., and M. Garcia (2001), Mean flow and turbulence structure of open-channel flow through nonemergent vegetation, *J. Hydraul. Eng.*, *127*, 392–402.
- Mayer, M. S., and G. E. Likens (1987), The importance of algae in a shaded headwater stream as a food of an abundant caddisfly (Trichoptera), *J. N. Am. Benthol. Soc.*, *6*, 262–269.
- McIntire, C. (1973), Periphyton dynamics in laboratory streams: A simulation model and its implications, *Ecol. Monogr.*, *34*, 399–420.
- McLean, S., and V. I. Nikora (2006), Characteristics of turbulent unidirectional flow over rough beds: Double-averaging perspective with particular focus on sand dunes and gravel bed, *Water Resour. Res.*, *42*, W10409, doi:10.1029/2005WR004708.
- Mignot, E., E. Barthelemy, and D. Hurther (2009), Double-averaging analysis and local flow characterization of near-bed turbulence in gravel-bed channel flows, *J. Fluid Mech.*, *618*, 279–303, doi:10.1017/S0022112008004643.
- Minshall, G. W. (1978), Autotrophy in stream ecosystems, *BioScience*, *28*, 767–771.
- Momo, F. (1995), A new model for periphyton growth in running waters, *Hydrobiologia*, *299*, 215–218.
- Moulin, F. Y., et al. (2008a), Experimental study of the interaction between a turbulent flow and a river biofilm growing on macrorugosities, in *Advances in Hydro-Science and Engineering*, vol. 8, edited by S. S. Y. Wang, pp. 1887–1896, Int. Assoc. Hydro-Environ. Eng. Res., Nagoya, Japan.
- Moulin, F. Y., K. Mülleners, C. Bourg, and S. Cazin (2008b), Experimental study of the impact of biogenic macrorugosities on the benthic boundary layer, in *Advances in Hydro-Science and Engineering*, vol. 8, edited by S. S. Y. Wang, pp. 736–745, Int. Assoc. Hydro-Environ. Eng. Res., Nagoya, Japan.
- Nepf, H., M. Ghisalberti, B. White, and E. Murphy (2007), Retention time and dispersion associated with submerged aquatic canopies, *Water Resour. Res.*, *43*, W04422, doi:10.1029/2006WR005362.
- Nezu, I., and H. Nakagawa (1993), *Turbulence in Open-Channel Flows*, Balkema, Rotterdam, Netherlands.
- Nielsen, T. S., W. H. Funk, H. L. Gibbons, and R. M. Duffner (1984), A comparison of periphyton growth on artificial and natural substrates in the upper Spokane River, *Northwest Sci.*, *58*, 243–248.
- Nikora, V., D. Goring, and B. Biggs (1997), On stream periphyton-turbulence interactions, *N. Z. J. Mar. Freshwater Res.*, *31*, 435–448.
- Nikora, V., D. Goring, and B. Biggs (1998), A simple model of stream periphyton-flow interactions, *Oikos*, *81*, 607–611.
- Nikora, V., D. Goring, I. McEwan, and G. Griffiths (2001), Spatially averaged open-channel flow over rough bed, *J. Hydraul. Eng.*, *127*, 123–133.
- Nikora, V., D. Goring, and B. Biggs (2002), Some observations of the effects of microorganisms growing on the bed of an open channel on the turbulence properties, *J. Fluid Mech.*, *450*, 317–341.
- Nikora, V., I. McEwan, S. McLean, S. Coleman, D. Pokrajac, and R. Walters (2007a), Double averaging concept for rough-bed open-channel and overland flows: Theoretical background, *J. Hydraul. Eng.*, *133*, 873–883, doi:10.1061/(ASCE)0733-9429(2007)133:8(873).
- Nikora, V., S. McLean, S. Coleman, D. Pokrajac, I. McEwan, L. Campbell, J. Aberle, D. Clunie, and K. Kol (2007b), Double-averaging concept for rough-bed open-channel and overland flows: Applications background, *J. Hydraul. Eng.*, *133*, 884–895, doi:10.1061/(ASCE)0733-9429(2007)133:8(884).
- Py, C., E. de Langre, and B. Moulia (2006), A frequency lock-in mechanism in the interaction between wind and crop canopies, *J. Fluid Mech.*, *568*, 425–449, doi:10.1017/S0022112006002667.
- Reiter, M. A. (1986), Interactions between the hydrodynamics of flowing water and development of a benthic algal community, *J. Freshwater Ecol.*, *3*, 511–517.
- Reiter, M. A. (1989a), Development of benthic algal assemblages subjected to differing near-substrate hydrodynamic regimes, *Can. J. Fish. Aquat. Sci.*, *46*, 1375–1382.
- Reiter, M. A. (1989b), The effect of a developing algal assemblage on the hydrodynamics near substrates of different size, *Arch. Hydrobiol.*, *115*, 221–244.
- Saravia, L., F. Momo, and L. D. Boffi Lissin (1998), Modeling periphyton dynamics in running water, *Ecol. Modell.*, *114*, 35–47.
- Stevenson, R. J. (1983), Effects of currents and conditions simulating autogenically changing microhabitats on benthic diatom immigration, *Ecology*, *64*, 1514–1524.
- Stevenson, R. J. (1996), An introduction to algal ecology in freshwater benthic habitats, in *Algal Ecology: Freshwater Benthic Ecosystems*, edited by R. J. Stevenson, M. L. Bothwell, and R. L. Lowe, pp. 3–30, Academic, San Diego, Calif.
- Uehlinger, U., H. Bührer, and P. Reichert (1996), Periphyton dynamics in a flood prone pre-alpine river: Evaluation of significant processes by modeling, *Freshwater Biol.*, *36*, 249–263.
- Wilcock, P. (1996), Estimating local bed shear stress from velocity observations, *Water Resour. Res.*, *32*, 3361–3366.
- Winterbourn, M. J. (1990), Interactions among nutrients, algae, and invertebrates in a New Zealand mountain stream, *Freshwater Biol.*, *23*, 463–474.
- Xu, S., D. Rempfer, and J. Lumley (2003), Turbulence over a compliant surface: Numerical simulation and analysis, *J. Fluid Mech.*, *478*, 11–34, doi:10.1017/S0022112002003324.

S. Boulîtreau, J. M. Sánchez-Pérez, and S. Sauvage, ECOLAB, Université de Toulouse, UPS, INPT, CNRS, Avenue de l'Agrobiopôle, BP 32607, Auzeville-Tolosane, Castanet-Tolosan, F-31326 Toulouse, France. (sabine.sauvage@ensat.fr)

O. Eiff and F. Y. Moulin, IMFT, Université de Toulouse, UPS, INPT, ENSEIHT, CNRS, F-31400 Toulouse, France.

F. Garabétian, UMR 5805, Station Marine d'Arcachon, EPOC-OASU, Université Bordeaux 1, 2 Rue du Professeur Jolyet, F-33120 Arcachon CEDEX, France.

M. Graba and A. Kettab, Laboratoire des Sciences de l'Eau, Ecole Nationale Polytechnique, 10 Ave. Hassen Badi, El Harrach, Alger 16200, Algeria.

Chapitre IV

Interaction hydrodynamique locale-structure et dynamique du biofilm épilithique : Etude expérimentale

Résumé de «*Interaction between local hydrodynamics and epilithic biofilm structure*» par Myriam Graba, Sabine Sauvage, Frédéric Y. Moulin, Gemma Urrea, Sergi Sabater et José Miguel Sanchez-Pérez (2011). Article soumis à *Water Research*.

IV. 1. Contexte et objectifs

Les études menées dans des canaux expérimentaux par Reiter [1989a, 1989b], Nikora *et al.* [1997, 1998] et Labiod *et al.*, [2007] sur l'interaction biofilm-écoulement, ont montré que la vitesse u_* qui mesure le frottement exercé par l'écoulement sur le fond du lit peut augmenter avec la croissance du biofilm épilithique. Ces études ont conclu que la présence du biofilm augmente la rugosité de fond de l'écoulement. Cependant, les expériences en canal entreprises par Biggs and Hickey [1994], Moulin *et al.* [2008a] et nous-mêmes [Graba *et al.*, 2010] ont montré que le développement du biofilm induit une diminution du frottement et de la rugosité dans l'écoulement.

Cette absence de concordance entre les résultats obtenus dans ces différentes études, est due principalement à la différence dans l'évolution qui s'opère dans la forme des rugosités dans chacune de ces études, lors du développement du biofilm. Ces évolutions des substrats nus vers des substrats couverts, induisent ainsi une diminution ou une augmentation de la longueur des rugosités. Ces deux transitions dépendent de la forme et des dimensions initiales des rugosités, mais aussi de la structuration de la matière épilithique qui les couvre. Ainsi, à travers et au-delà de leurs contradictions apparentes, ces résultats nous informent sur la complexité des interactions biofilm/hydrodynamique locale et de leurs influences sur la composition et la physionomie de la communauté algale qui compose le biofilm [Reiter, 1989b].

Des outils tels que des courbes ou abaques définissant les préférences d'habitats hydrauliques ont été développés pour prévoir l'effet de la régulation hydrodynamique sur la population benthique [Davis and Barmuta, 1989 and Young, 1992]. Cependant, la maîtrise scientifique de la relation entre l'hydrodynamique en proche paroi, la structure et la composition des espèces algales dans les assemblages épilithiques est encore aujourd'hui à l'état embryonnaire. Il est généralement admis que les *Rhodophytes* préfèrent des vitesses qui excèdent $0,030 \text{ m s}^{-1}$ [Sheath and Hambrook, 1988] et que d'autres espèces telles que *Gomphonema parvulum* et *Gomphonema lanceolatum*, colonisent les eaux stagnantes [Ghosh and Ghor, 1998]. On sait aussi que les espèces *Cladophora* et *Lemanea* sont plus abondantes

dans les habitats à écoulements turbulents [*Tornés and Sabater, 2010*], alors que les espèces *Achnanthydium* et *Nitzshia* sont dominantes dans les habitats qui ont subi dans des passés récents de fortes perturbations hydrodynamiques [*Cardinale, 2011*]. Néanmoins, pour définir les préférences d'habitats des espèces, des paramètres décrivant l'hydrodynamique en proches parois doivent être utilisés, à la place de variables globales telles que le débit ou la vitesse moyenne d'écoulement. En d'autres termes, on peut dire que l'utilisation de descripteurs globaux de l'hydrodynamique pourrait éventuellement expliquer le peu de connaissances accumulées sur l'interaction entre l'hydrodynamique d'une part, la dynamique, la structure et la composition du biofilm d'autre part.

Aussi, il est important d'étudier ce qui se produit dans la zone en proche parois (à proximité du biofilm) pour développer davantage la modélisation de la dynamique de la biomasse épilithique. En effet, actuellement les modèles décrivant cette dynamique, utilisent des descripteurs globaux [*McIntire, 1973; Horner and Welch, 1981; Horner et al., 1983; Momo, 1995; Uehlinger et al., 1996; Saravia et al., 1998; Asaeda and Hong Son, 2000, 2001; Flipo et al., 2004 and Boulêtreau et al., 2006, 2008*].

A cet effet, et pour une meilleure compréhension des interactions biofilm écoulement local, nous avons analysé les résultats d'une autre expérience sur la croissance du biofilm conduite dans le canal biologique de l'IMFT. Pour les besoins de cette expérience, le canal a été modifié de manière à obtenir trois sections avec trois différentes vitesses d'écoulement : 0,10, 0,25 et 0,40 m s⁻¹, correspondant respectivement aux sections LV ou "low-velocity" (faible vitesse), IV ou "intermediate-velocity" (vitesse intermédiaire) et HV ou "high-velocity" (forte vitesse) (voir chapitre II).

Nous avons ensuite analysé et discuté les résultats obtenus lors du test d'arrachage appliqué aux différents biofilms obtenus à la fin de l'expérience sur leurs croissances. Ces résultats ont été complétés ensuite par d'autres qui ont déterminé la composition algale. Cette composition a été statistiquement analysée afin de déterminer les exigences (conditions) hydrodynamiques en proche paroi spécifiques aux diverses espèces composant le biofilm épilithique développé dans les trois sections, dans des conditions d'écoulement proches des conditions naturelles (vitesses d'écoulements et substrats ayant des dimensions produisant des écoulements en régime hydrodynamique rugueux).

IV .2. Principaux résultats et discussion

Les biofilms obtenus à la fin de l'expérience de croissance, présentent des physiologies différentes. Le biofilm épilithique développé dans la section à faible vitesse (LV) est plus épais et présente des répartitions spatiales plus denses que ceux développés dans les sections de vitesses plus importantes (Figure IV. 1). Ces mêmes observations ont été faites par [Battin *et al.*, 2003] pour des biofilms bactériens développés dans différentes conditions hydrodynamiques.

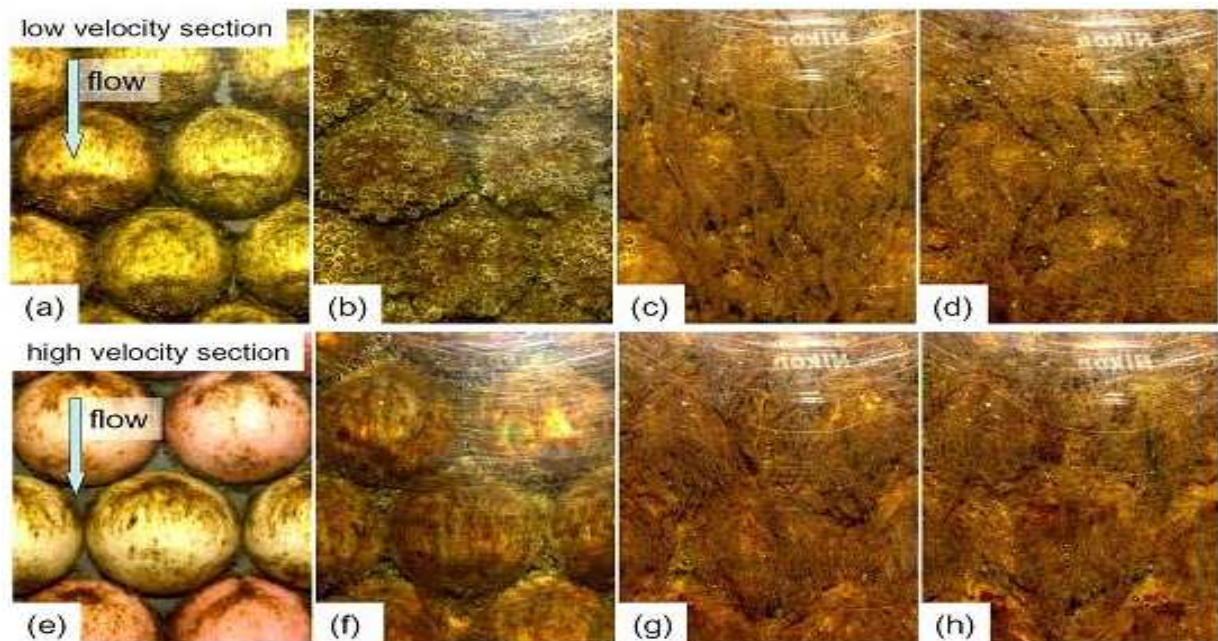


Figure IV. 1. Vues supérieures de l'évolution des biofilms épilithiques dans les sections LV et HV à 8 (a, e), 14 (b, f), 21 (c, g) et 28 (d, h) jours après ensemencement.

L'analyse statistique (ANOVA) de l'évolution temporelle de la MS et de la MSSC (g m^{-2}) (Figure IV. 2.) dans les trois sections a montré que l'influence de la vitesse d'écoulement sur la MS n'est significative qu'en phase de colonisation (15 premiers jours).

Cette influence devient non significative à partir de la troisième semaine de croissance. Les valeurs atteintes à la fin de l'expérience avoisinent une moyenne de $93,95 \pm 15,74$ (g m^{-2} , MS) and $23,10 \pm 4,03$ (g m^{-2} , MSSC) dans les trois sections. Ceci peut s'expliquer par les effets conflictuels de la turbulence et de l'écoulement sur le biofilm dans la zone en proche paroi. En effet, durant la phase initiale de colonisation, les importantes forces de frottement et de cisaillements induites par des vitesses importantes empêchent le dépôt et l'attachement des cellules algales, induisant à l'inverse dans la zone à faible vitesse (LV), une plus importante colonisation.

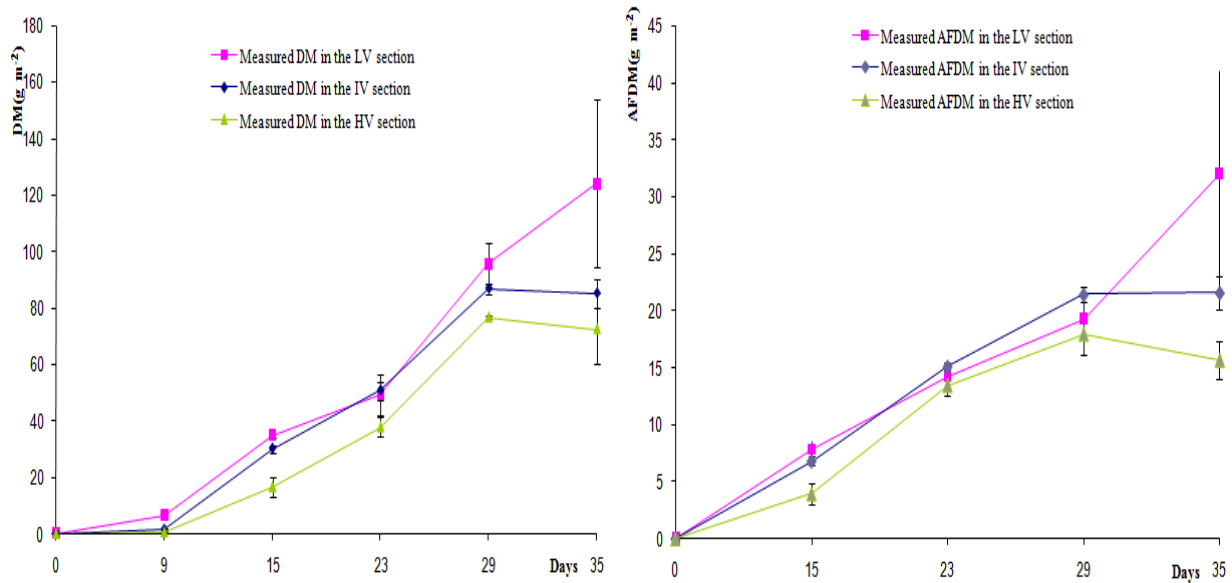


Figure IV. 2. Evolution de la Matière sèche \pm SE et de la Matière sèche sans cendre \pm SE (g m^{-2}) dans les trois sections d'écoulement (LV, IV et HV).

A partir de la troisième semaine, les plus grands taux de diffusion et d'échange de métabolites (substances organiques) entre les cellules épilithiques et la colonne d'eau dans les sections à vitesses plus importantes (IV et HV) accélèrent la productivité des cellules et compensent le retard enregistré. Cette différence dans la diffusion des métabolites dans les trois sections a été déduite à partir de la persistance des bulles observées autour des hémisphères colonisés dans la section LV (Voir Figure IV. 2. b et c), alors que les bulles ne sont présentes que dans la zone laminaire dans les creux situés entre les hémisphères dans la section HV.

L'effet de trainée de sillage et du frottement en zone proche des substrats et le long des filaments de biofilm conduit à une évolution assez complexe de la longueur de rugosité puisque cette grandeur intègre tous les processus qui se déroulent dans la canopée (voir Nikora et al., 2007 a, b). En effet on peut constater dans la figure (IV. 3.) qui illustre l'évolution des paramètres hydrodynamiques en proche paroi, que dans des conditions d'écoulement avec une hauteur d'eau assez profonde (section LV), les valeurs de la longueur de rugosité k_s sont restées relativement proches de la valeur initiale c.à.d. 1 cm. Aussi, les variations des vitesses de frottement et du Reynolds turbulent k^+ restent négligeables tant que le biofilm est resté compact jusqu'à la troisième semaine de croissance (Figure IV. 3.).

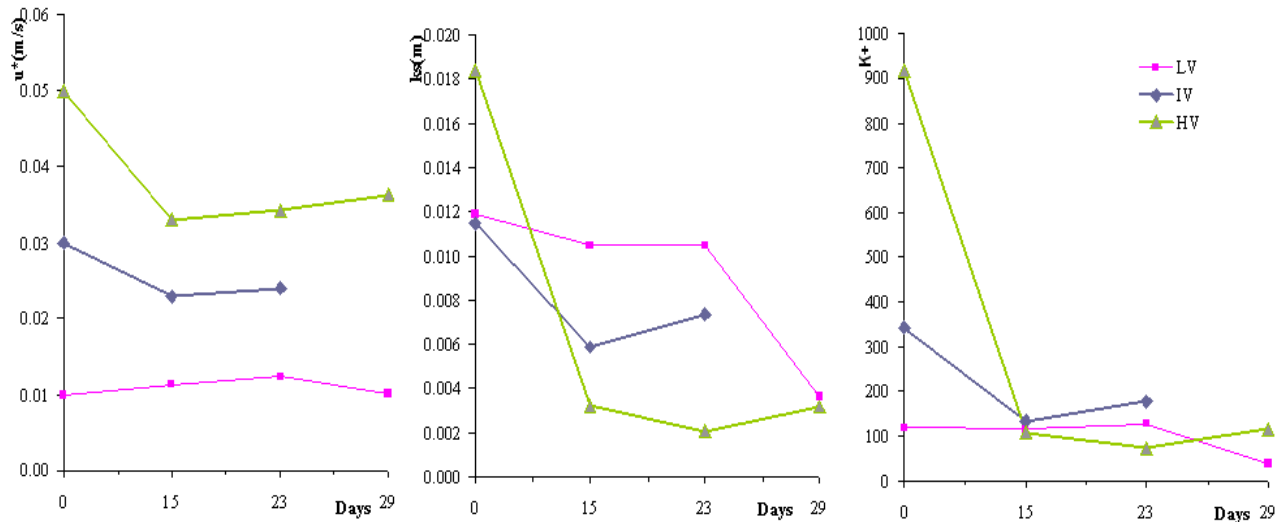


Figure IV. 3. Variation de la vitesse de frottement u_* , de la longueur de rugosité équivalente de Nikuradse k_s et du Reynolds rugueux k^+ LV : faible vitesse, IV : vitesse intermédiaire et HV : forte vitesse.

Cependant, une nette diminution dans la valeur de k_s est enregistrée dès que les longs et épais filaments deviennent dominants, définissant ainsi une nouvelle structuration (forme, dimension, répartition dans l'espace) des rugosités. Cette nouvelle structuration induit une longueur de rugosité nettement inférieure à la longueur de rugosité initiale définie par les substrats hémisphériques (diminution vers une valeur proche de 0,0035 m).

Dans les sections IV et HV, l'écoulement est initialement très confiné puisque le rapport entre les dimensions des substrats et la hauteur d'écoulement est faible dans les deux sections ($\Delta/h = 4$ dans la section IV et $\Delta/h = 3$ dans la section IV). Ainsi, l'évolution des valeurs de k_s est très différente. Une rapide baisse est enregistrée au début de l'expérience lorsque la matière épilithique a rempli les espaces entre les substrats modifiant ainsi la topographie des rugosités en diminuant leurs hauteurs. Ceci a induit une diminution du cisaillement et du frottement dans la canopée et donc une baisse des valeurs de la vitesse de frottement u_* et de la rugosité turbulente k^+ (Figure IV. 3.).

Sur les 72 espèces diatomiques déterminées, celle dominante est la diatomée centrique *Melosira moniliformis* (O.F.Muller) dans tous les échantillons (21,53% dans A1, 22,43% dans A2, 26,84% dans B1, 14,32% dans B2, 18,59% dans B3, 19,25% dans C1, 26,95% dans C2 et 21,73% dans C3) excepté dans l'échantillon A3 où *Fragilaria capucina* var. *mesolepta* (Rabh) Rabenhorst était dominante (24,06%). Cette diatomée centrique dominante a une structure associée à des sécrétions sur les surfaces des valves qui relient les cellules entre elles dans des colonies linéaires [Wehr and Sheath, 2003 Leflaive et al., 2008]. Cette structuration

donne un aspect plus au moins filamenteux au biofilm en fonction de l'intensité des forces de cisaillement et de frottement due à l'hydrodynamique en proche paroi.

Le nombre d'espèces recensées dans les trois sections est pratiquement le même. Il a été comptabilisé 40 dans la section LV, 44 dans la section IV et 39 dans la section HV. Néanmoins, la classification des échantillons par une analyse d'espèce Indicatrice (*IndVal*) [Dufrène and Legendre, 1997] montre que les espèces indicatrices sont *Fragilaria capucina* var. *mesolepta* dans le groupe des échantillons de la section LV avec $u_* = 0,010$ à $0,012$ m s⁻¹, *Navicula atomus*, *N. capitatoradiata* and *Nitzschia frustulum* dans la section IV avec $u_* = 0,023$ à $0,030$ m s⁻¹ et enfin *Amphora pediculus*, *Cymbella proxima*, *Fragilaria capucina* var. *vaucheriae* et *Surirella angusta* dans la section HV avec $u_* = 0,033$ to $0,050$ m s⁻¹.

Ainsi, on constate que les espèces dans le groupe de la section LV sont multicellulaires et coloniales telles que décrites par Blum [1957], Whitford and Schumacher [1961] et Tornés and Sabater [2010] dans les écoulements à faibles vitesses. Ces espèces sont remplacées par des espèces unicellulaires libres de forme prostrée ou adnée (*Navicula*, *Nitzschia*, *Amphora*) dans les écoulements à plus grandes vitesses [Martínez et al. 2003]. En effet les forces de frottement affectent les algues de grandes dimensions alors que les petites se cachent dans la couche laminaire dans les creux situés entre les substrats [Silvester and Sleight; 1985].

Aussi, les diatomées *Navicula* et *Nitzschia* se caractérisent par leur capacité à se maintenir en contact avec les différentes surfaces du micro habitat à l'aide de fentes situées sur la surface de leurs squelettes, alors que *Cymbella* s'attache à l'aide de tiges gélatineuses et *Amphora* est connue pour avoir une forme extrêmement asymétrique qui lui permet de s'accrocher au substrat. Ces caractéristiques rendent ces espèces plus résistantes aux cisaillements hydrodynamiques et à toute sorte d'autres perturbations [Wehr and Seath, 2003].

D'autres espèces (*Achnanthydium saprophila* (Kobayasi et Mayama) Round & Bukhtiyarova, *Navicula reichardtiana* Lange-Bertalot, *Nitzschia fonticola* Grunow in Cleve et Möller et *Sellaphora seminulum* (Grunow) D.G. Mann) sont assez abondantes (>5%) mais n'ont pas montré de préférence vis-à-vis des trois régimes hydrodynamiques.

Dans le canal d'arrachage, l'augmentation du débit d'écoulement a fait varier la vitesse de frottement dans un intervalle allant de $0,010$ à $0,064$ m s⁻¹. Pour le biofilm développé dans les trois sections, le test d'arrachage a provoqué le détachement d'une partie du biofilm qui couvre les hémisphères. En effet une partie du biofilm fortement attachée au

substrat persiste après le test d'arrachage (Tableau IV. 1), alors qu'une autre partie composée principalement de filaments est emportée par l'écoulement.

Des photos prises lors du test en effectuant les mesures PIV ont permis de constater que le détachement des filaments s'opère dès que la valeur de la vitesse de frottement exercée dans le canal d'arrachage dépasse la vitesse moyenne de frottement exercée durant la croissance du biofilm pour chacune des trois sections. Aussi, il a été constaté que la proportion de biomasse détachée est inversement proportionnelle à la vitesse de frottement moyenne exercée durant la croissance du biofilm (Tableau IV. 1).

Tableau IV. 1 Mesures de la biomasse (MS) dans le test d'arrachage appliqué aux biofilms pris dans les trois sections LV, IV et HV (vitesses d'écoulement égales respectivement à 0.10 m s^{-1} , 0.25 m s^{-1} et 0.40 m s^{-1}) avec u_* dans le canal d'arrachage allant jusqu'à 0.064 m s^{-1} .

Section du canal	Vitesse de frottement moyenne u_* durant la croissance du biofilm (ms^{-1})	MS \pm SE avant l'arrachage (gm^{-2})	MS \pm SE après l'arrachage (gm^{-2})	Proportion Détachée
LV	0,010	121,39 \pm 2,94	57,9 \pm 18,56	52%
IV	0,025	99,11 \pm 11,50	70,7 \pm 10,85	29%
HV	0,040	104,49 \pm 1,25	93,5 \pm 3,27	11%

IV. 3. Conclusion et perspective

Les différents résultats obtenus au cours de cette expérience ont mis en évidence en premier lieu l'impact de l'hydrodynamique locale sur la composition et la structuration des biofilms épilithiques. Ainsi, même si *Melosira moniliformis* (O.F.Muller) Agardh est l'espèce dominante dans les trois sections d'écoulement, le biofilm épilithique développé dans la section à faible vitesse est plus épais avec de longs filaments. Cet aspect devient plus compact avec des longueurs de filaments moins importantes dans les sections où les vitesses sont plus importantes.

Les espèces indicatrices sont *Fragilaria capucina* var. *mesolepta* dans le groupe des échantillons de la section LV avec $u_* = 0,010$ à $0,012 \text{ m s}^{-1}$, *Navicula atomus*, *N. capitatoradiata* et *Nitzschia frustulum* dans la section IV avec $u_* = 0,023$ à $0,030 \text{ m s}^{-1}$ et enfin *Amphora pediculus*, *Cymbella proxima*, *Fragilaria capucina* var. *vaucheriae* et *Surirella angusta* dans la section HV avec $u_* = 0,033$ à $0,050 \text{ m s}^{-1}$.

Parallèlement, les résultats du test d'arrachage montrent que la capacité de résistance des biofilms au détachement par une plus forte hydrodynamique est proportionnelle à la

vitesse moyenne de frottement durant leurs croissances. Ce constat met en évidence le rôle de l'hydrodynamique locale dans le processus de détachement catastrophique associé aux crues. Il suggère ainsi d'améliorer le terme décrivant ce processus en considérant l'hydrodynamique locale de la même manière que pour le détachement chronique [Labioud *et al.*, 2007; Graba *et al.*, 2010].

IV. 4. Publication en révision pour re-soumission à *Water Research*

Se référer à la page suivante.

Title: Interaction between local hydrodynamics and epilithic biofilm structure.

Type of paper: Full Paper

Authors' names and affiliations: Myriam Graba^{1, 2, 3*}, Sabine Sauvage^{2,1}, Frédéric Y. Moulin^{4,5}, Gemma Urrea⁶, Sergi Sabater^{6,7} and José Miguel Sanchez-Pérez^{2,1}.

¹ Université de Toulouse; INP, UPS; EcoLab (Laboratoire d'Ecologie Fonctionnelle et Environnement); Avenue de l'Agrobiopôle, 31326 Castanet Tolosan, France

² CNRS; EcoLab; 31326 Castanet Tolosan, France

³ Université Abderrahmane Mira, Route de Tharga Ouzemour, 06000 Bejaia, Algeria

⁴ Université de Toulouse ; INPT, ENSEEIHT, UPS ; IMFT (Institut de Mécanique des Fluides de Toulouse); F-31400 Toulouse, France

⁵ CNRS; IMFT; F-31400 Toulouse, France

⁶ Institute of Aquatic Ecology, Faculty of Sciences, University of Girona, Campus Montilivi 17071, Girona, Spain

⁷ Catalan Institute for Water Research, H₂O building, Scientific and Technological Park of the University of Girona, Emili Grahit 101- 17003 Girona, Spain

*Corresponding author

Tel: +33 (0) 6 62 35 38 71/ +213 (0)7 70 51 92 38

Fax: +33 (0) 5 34 32 39 55/ +213 (0) 34 21 51 05

Email address: mgraba@yahoo.fr

Present address : ENSAT/ EcoLab, Avenue de l'Agrobiopôle, 31326 Castanet Tolosan, France

Permanent address: Département d'hydraulique, Université Abderrahmane Mira, Route de Tharga Ouzemour, 06000 Bejaia, Algeria

ABSTRACT

Interactions between epilithic biofilm and local hydrodynamics were investigated in an experimental flume. Epilithic biofilm from a natural river was grown over a 41-day period in three sections with different flow velocities (0.10, 0.25 and 0.40 m s⁻¹ noted LV, IV and HV respectively). Friction velocities u_* and boundary layer parameters were inferred from PIV measurement in the three sections and related to the biofilm structure. The results show that there were no significant differences in Dry Mass and Ash-Free Dry Mass (g m⁻²) at the end of experiment, but velocity is a selective factor in algal composition and the biofilms' morphology differed according to differences in water velocity. A hierarchical agglomerative cluster analysis (Bray-Curtis distances) and an Indicator Species Analysis (*IndVal*) showed that the indicator taxa were *Fragilaria capucina* var. *mesolepta* in the low-velocity ($u_* = 0.010$ to 0.012 m s⁻¹), *Navicula atomus*, *N. capitatoradiata* and *Nitzschia frustulum* in the intermediate-velocity ($u_* = 0.023$ to 0.030 m s⁻¹) and *Amphora pediculus*, *Cymbella proxima*, *Fragilaria capucina* var. *vaucheriae* and *Surirella angusta* in the high-velocity ($u_* = 0.033$ to 0.050 m s⁻¹) sections. A sloughing test was performed on 40-day-old biofilms in order to study the resistance of epilithic biofilms to higher hydrodynamic regimes. The results showed an inverse relationship between the proportion of detached biomass and the average value of friction velocity during growth. Therefore, water velocity during epilithic biofilm growth conditioned the structure and algal composition of biofilm, as well as its response (ability to resist) to higher shear stresses. This result should be considered in modelling epilithic biofilm dynamics in streams subject to a variable hydrodynamics regime.

Keywords: Epilithic biofilm, experimental flume flow, friction velocity, biomass dynamics, turbulent boundary layer, algal composition.

Notations:

AFDM	Ash-Free Dry Mass (g m^{-2})
DM	Dry Mass (g m^{-2})
k_s	Nikuradse's equivalent sand roughness (m)
k^+	Roughness Reynolds number ($= u_* k_s / \nu$)
Q	Flow discharge ($\text{m}^3 \text{s}^{-1}$)
SE	Standard error in measured values (g m^{-2})
u_*	Friction velocity (m s^{-1})
ν	Water kinetic viscosity ($10^{-6} \text{ m}^2 \text{ s}^{-1}$)

1. Introduction

Stream biofilm is considered to be a dominant primary producer in fluvial ecosystems where it provides the main energy base driving production in higher trophic levels (Minshall, 1978; Lock, 1984, Fuller et al. 1986; Mayer and Likens, 1987; Winterbourn, 1990).

Hydrodynamics is one of the most important environmental factors (nutrient, light, temperature etc.) driving stream biofilm dynamics and structure and is generally considered the major agent of physical forcing on the biofilm (Reiter, 1986; Power et al., 1987; Biggs et al., 2005). Indeed, metabolic rates for the biofilm are controlled by the thickness of the diffusive boundary layer that develops along filaments driving the transfer of metabolites to and from cells, and they are then related to the flow water velocity (Whitford and Schumacher, 1961; Lock and John, 1979; Riber and Wetzel, 1987). Besides, as water velocity increases, the drag forces and skin friction exerted on the community also increase, and this affects their attachment ability (Biggs and Hickey, 1994).

The effect of water velocity on biofilms biomass has been analysed in a large number of studies, both by observations in natural streams (Biggs and Hickey, 1994; Uehlinger et al., 1996, 2003; Boulêtreau et al., 2006, 2008, 2011, Barnes et al. 2007; Flinders and Harts, 2009) as well as in flumes (e.g. McIntire, 1966; Reisen and Spencer, 1970; Horner and Welch, 1981; Antoine and Benson-Evans, 1982; Stevenson, 1983; Reiter, 1986; Ghosh and Gaur, 1998; Hondzo and Wong, 2002; Labiod et al., 2007, Boulêtreau et al., 2010 and Graba et al., 2010; Cardinale, 2011). However, only local flow conditions are ultimately relevant for describing the forcing at biofilm scale, and are generally not easily inferred from mean bulk velocities, except in the case of hydraulically smooth turbulent boundary layers where only the fluid viscosity ν (Nezu and Nakagawa, 1993) and the metabolites diffusivities need to be known. For rough turbulent boundary layers, a better description of the local flow conditions

are inferred by a log law description (see Labiod et al., 2007 and Graba et al., 2010) that requires knowledge of the roughness length (or equivalently Nikuradse's equivalent sand roughness k_s).

Observations on the interaction between water flow and biofilms (Reiter, 1989a, 1989b; Nikora et al. 1997, 1998 and Labiod et al., 2007) have shown that friction velocity u_* (which measures the drag of the flow at the bottom layer) could increase with the growth of epilithic biofilm, leading to the conclusion that stream biofilm increased bed roughness. However, Biggs and Hickey (1994), Moulin et al. (2008) and Graba et al. (2010) have found that stream biofilm decreased the drag forces and the roughness. As explained in Moulin et al. (2008) and Graba et al. (2010), these apparently contradictory results are essentially due to a gradual transition from a completely nude bed to a biofilm-covered bed, an increase or decrease of the roughness length being observed depending on the value of the roughness length for the initial nude bed compared to a typical value for a biofilm-covered bed. Yet, beyond their apparent contradictions, these studies provide an idea of the complex interaction between local hydrodynamics and the successional stage (age, thickness and composition of the community) and physiognomy of the biofilm community (Reiter, 1989b).

Tools such as the hydraulic habitat preference curves (Jowett et al., 1991) have been used to predict the effects of flow regulation on stream habitats (Davis and Barmuta, 1989 and Young, 1992). However, there is still a poor knowledge on the relationship between the near-substratum hydrodynamics and the structure and species composition of epilithic algal assemblages. It is generally admitted that Rhodophytes prefer current velocities exceeding 0.030 m s^{-1} (Sheath and Hambrook, 1988), and that some species (*Gomphonema parvulum* and *Gomphonema lanceolatum*) prefer pools as the main habitats (Ghosh and Ghor, 1998). It is also known that while some species (*Cladophora*, *Lemanea*) were more abundant in

turbulent flow habitats (Tornés and Sabater, 2010), others (*Achnanthydium* and *Nitzshia*) dominate habitats that had experienced recent disturbances (Cardinale, 2011). Nevertheless, near-bed flow parameters should be considered instead of vertically integrated descriptors such as the mean bulk velocity that, alone, will not give any information on what is happening near the biofilm. To some extent, this use of mean bulk velocities partially explains the poor knowledge about the dynamics, structure and species composition of benthic algal assemblages. Also, it is important to have more knowledge of what is happening in the near-bed flow for the improvement of biomass dynamics models for epilithic biofilms (e.g., McIntire, 1973; Horner and Welch, 1981; Horner et al., 1983; Momo, 1995; Uehlinger et al., 1996; Saravia et al., 1998; Asaeda and Hong Son, 2000, 2001; Flipo et al., 2004 and Boulêtreau et al., 2006, 2008) that almost use global descriptors of the hydrodynamics such as integrated flow discharge or velocity.

This study was conducted with two main objectives: i) to determine the specific requirements of various algal species with the near-substratum hydrodynamic regime in flows representative of the in situ conditions (growth on large substrates and hydraulically rough turbulent boundary layers), and ii) to test the detachment resistance of algal assemblages to drag and shear stress caused by sudden increases in water velocities.

2. Materials and methods

An experiment was performed in an indoor laboratory flume situated at the Institute of Fluid Mechanics (Toulouse, France). Water flow can be partially re-circulated with the Garonne River in order to avoid nutrient limitation while controlling the hydrodynamical conditions (Figure 1). The experimental flume (Godillot et al., 2001; Labiod et al., 2007 and Graba et al., 2010) was built with Plexiglas sides (10mm thick) and a PVC base (20mm thick). It was 11m long, 0.5m wide, 0.2m deep and with a 10^{-3} slope. The flume was adapted for this study to

have three different flow conditions by modifying its width and depth (Figure 2). Three mean velocities (0.10, 0.25 and 0.45 m s⁻¹ in the corresponding LV or low-velocity, IV or intermediate-velocity and HV or high-velocity sections) were defined. The flume had a first pump that continuously supplied water from the river to the outlet reservoir (3300 L) and a second submerged pump that supplied water to the inlet reservoir (1500 L). The water flowed between the two reservoirs through the experimental flume by gravity. The suspended matter from the Garonne River water was eliminated by two centrifugal separators, and the water was then filtered three times through filters with 90, 10, and 1µm pores. Illumination was supplied by three sets of 1.6m-long horticultural fluorescent tubes, in a 12-hour day: 12-hour night photoperiod. A cooling system allowed water temperature to be maintained between 17 and 23°C. The bottom of the flume was completely covered by artificial hemispherical cobbles of sand-blasted polyurethane resin (Figure 2). The artificial cobbles were 37mm in diameter and 20mm in height. The cobbles were not fixed to the flume bottom for ease of sampling. This shape and texture provided good conditions for epilithic biofilm adhesion and growth (Nielsen et al., 1984). The size is larger than the typical biofilm length scale, at least during the initial growth, and the growth on such artificial cobbles is then representative of what happens in situ. In addition, 4 patches of 12 or 16 cobbles in each of the three sections were attached to plastic plates in order to be removed and placed in the sloughing test flume at the end of the growth experiment.

The experiment was performed in three stages. The first one lasted for three weeks and consisted of biofilm seeding. At this stage, the water was re-circulated in the flume, renewed weekly, and just after renewal seeded again with a biofilm suspension. The biofilm suspension was produced by scraping the upper surface of 15 randomly selected pebbles in nearby streams with a toothbrush. The biofilm suspension was homogenised (tissue homogeniser), and the macro fauna removed to minimise the effect of grazers. After the

seeding (inoculum) stage, the flume changed to open water circulation to allow the free growth of epilithic biofilm. During this stage, hydrodynamic and biological measurements were performed weekly.

Furthermore, upper view images of the artificial cobbles were taken daily through a Plexiglas window in the three sections (HV, IV and LV) using a digital camera (Nikon, 2000x1312 pixel resolution). The last stage of the experiment (after 41 days) consisted of a resistance test to sloughing conducted in a separate 20m-long by 21cm-wide by 40cm-deep laboratory flume, whose last 12 meters were covered with artificial cobbles in order to generate the same turbulent boundary layer structure as in the growth flume, but with different values of friction velocity u_* . In this stage, samples of the three different kinds of cultivated biofilms were placed 6m downstream from the start of the sloughing test flume in a 10cm space that was left free for positioning plastic plates with 12 to 16 sampled substrates from each of the three different sections (HV, IV and LV). The samples were then exposed to increasing flow velocities by a discharge ramp of $0.005 \text{ m}^3 \text{ s}^{-1}$ every 2 minutes to shift from 0.005 to $0.030 \text{ m}^3 \text{ s}^{-1}$.

2.3. Biological sampling and measurements

2.3.1. Epilithic biomass

Biofilm biomass was sampled every week after the seeding phase. Four cobbles were selected randomly in each of the three HV, IV and LV sections. The sampled cobbles on each sampling occasion were kept in sterile vials at 4°C . The cobble rows closest to the walls were not sampled to avoid edge effects. Every cobble sampled was replaced with a new pink-coloured one to avoid re-sampling. The sampled cobbles were dried (80°C , overnight) to obtain the dry weight. The scraped dry matter was again weighed after combustion (500°C , overnight) to determine AFDM weight. The AFDM was expressed in g m^{-2} after considering

the total surfaces of the 4 hemispherical cobbles. The AFDM in the sloughing test flume was also determined in 4 cobbles before and another four after the increasing discharge ramp.

2.3.1. Algal composition

Three samples to analyse the diatom community composition were collected in the experimental flume after 37 days. The samples were collected at the entrance, at the middle and at the final part of each of the three LV, IV and HV sections. Samples from the LV section were named as A1, A2 and A3, those in the IV section as B1, B2 and B3, and those in the HV section as C1, C2 and C3. Biofilm was scraped off with a sterile toothbrush, suspended in filtered (0.2 μ m) water (50mL glass vials), and preserved with glutaraldehyde (1% final concentration) in cool, dark conditions until examination at 1000X.

The species identification was completed at the lowest taxonomic level. Square root transformation was used in order to down-weight high values of the relative abundance (%) of species. We used hierarchical agglomerative cluster analysis by means of the complete linkage (furthest neighbour) in order to classify the samples based on their similarity, using Bray–Curtis distances. In order to identify species discriminating among the cluster groups, an Indicator Species Analysis (*IndVal*) (Dufrene and Legendre, 1997) was performed with untransformed abundance data. The analyses were performed using PRIMER-6 (Clarke and Gorley, 2005) and PC-ORD (McCune and Mefford, 1999).

2.4. Hydrodynamic measurements

During the biofilm growth in the experimental flume, the values of the turbulent boundary layer parameters, i.e. friction velocity u_* and Nikuradse's equivalent sand roughness k_s , were inferred from Particle Image Velocimetry (PIV) measurements. These parameters were determined using the methodology described in Lopez and Garcia (1998, 2001) and Nikora et al. (2002, 2007a, 2007b) by calculating double-averaged quantities (i.e. quantities averaged

both in time and in space in the horizontal directions), that provide a better description of the log law layer that penetrates deeply inside the roughness sub-layer (part of the flow where the time-averaged quantities still exhibit spatial dependence in horizontal directions). Details on this method and on PIV measurements are presented in Moulin et al. (2008) and Graba et al., (2010). The roughness Reynolds number k^+ ($=u_* k_s/\nu$, where ν is water kinetic viscosity) that controls the chronic detachment term (see Graba et al., 2010) was then calculated.

In the sloughing test flume, PIV measurements were also performed at different values of the volumic discharge Q . The friction velocity u_* inferred from these measurements was then used to establish a rating curve between the volumic flow discharge Q and the friction velocity u_* exerted on the sample cobbles during the sloughing test (see Moulin et al., 2008).

3. Results and discussions

3.1. Biofilm biomass

Colonisation patterns were regular in the LV section and patchier and randomly distributed in the IV and HV sections (Figures 3a and 3e). The biofilm at the end of experiment exhibited rather different physiognomies: a thick mat, with long and very thick filaments extending over at least two spatial wavelengths (i.e. up to 10cm, see Figure 3d) in the LV section; more compact biofilms in the IV and HV sections, with ca. 3cm-long thick filaments in the IV section, and 3cm-long but very thin filaments in the HV section (Figure 3e). The general pattern observed was that biofilms developed under lower velocities were thicker and had larger surface sinuosity and higher areal densities than their counterparts exposed to higher velocities. This result has been already observed in other experiments with microbial biofilms (Battin et al. 2003).

The temporal evolution of DM and AFDM (g m^{-2}) in the three flow sections (Figure 4) reveals that flow velocities have a significant influence on the values of DM at days 9

(ANOVA, $P < 0.001$), 15 (ANOVA, $P < 0.001$) and 23 (ANOVA, $P < 0.05$). Later (on days 29 and 35) these differences were no longer significant ($0.05 < P < 0.2$). AFDM was less sensitive to water velocity patterns. The influence of flow velocity on AFDM was significant only up to day 15 (ANOVA, $P < 0.05$) and became insignificant at days 23, 29 and 35 ($0.05 < P < 0.2$).

These results show that the biofilm colonisation was significantly delayed by the highest flow velocity until the third week after inoculum, but the values reached at the end of the experiment approached a mean of 93.95 ± 15.74 (g m^{-2} , DM) and 23.10 ± 4.03 (g m^{-2} , AFDM) for the three sections. This can be explained by the conflicting effects of current regime and turbulence intensities. In fact, in the initial colonisation phase the highest drag forces and friction velocities slowed down the deposit and attachment of microbial and algal cells, resulting in a more significant colonisation in the low flow regime than in the higher ones.

From the third week of the experiment, the highest diffusion and exchange in the intermediate and high-flow region accelerated the productivity of the attached cells and counterbalanced the delay registered during the colonisation phase. These differences in diffusivity and exchange in the three sections can also be noticed in the persistence of the bubbles over all the colonised hemispheres in the LV section (see Figures 3b and 3c) while the bubbles were found only in the region of laminar flow at the bottom between hemispheres in the HV section.

3. 2. Evolution of hydrodynamics and near-bed parameters of the flume

During epilithic biofilm growth in the relatively deep water conditions (LV section), Nikuradse's equivalent sand roughness k_s values remain initially close to the value found for artificial cobbles without biofilm, i.e. 0.01m and no significant modifications in friction velocity u_* and roughness Reynolds number k^+ were observed (Figure 5) as long as the

biofilm structure remained relatively compact. However, a very clear drop in k_s (towards values close to 0.0035m) was measured as soon as long and thick filaments became dominant in the last two weeks of the experiment, and exceeded the initial spatial wavelength prescribed by the artificial cobbles (see Figure 5d).

In contrast, for biofilm growing in the IV and HV section on macrorugosities in shallow water conditions (i.e. when the vertical dimension of the roughness is not small in comparison with water depth), the evolution is very different. Very confined flows are generated initially ($\Delta/h = 4$ and 3), and a very quick decrease in k_s is observed (Figure 5) at the beginning of experiment when the biofilm matter covered firstly the troughs between the cobbles spaces (see Figure 3e) and brought about a change in the roughness topography, leading to a less rough boundary associated with less strong drag, so a decrease in friction velocity u_* and the turbulent roughness k^+ were observed (see Figure 5). Then as the biofilm developed and more or less long filaments appeared, k_s increased very slightly, leading to an increase in friction velocity u_* and turbulent roughness k^+ (see Figure 5).

As discussed in Moulin et al. (2008), competing contributions from the wake and skin frictions behind cobbles and along algal filaments necessarily drive a complex evolution of the roughness length since this quantity integrates all the processes occurring in the canopy (see Nikora et al., 2007 a, b). The drop of k_s in deep flows is observed when filaments become longer than the initial horizontal scale prescribed by the substrates, the biofilm structure then controlling most of the friction. Indeed, the values of k_s found at the end of the growth experiment in the present study, equal to 0.318×10^{-3} m for the HV section and 0.360×10^{-3} m for the LV section at day 28, compare very well with the values found by Labiod et al. (2007) for same age biofilms grown on smaller substrates (values found range between 0.468 and 0.800×10^{-3} m for 26-day-old biofilm). These flow measurements confirm an evolution of k_s

that simply expresses a transition from a bed covered with nude substrates towards a bed covered completely with a matt of biofilm, the latter situation yielding values of k_s around 0.5×10^{-3} m for all the kinds of biofilm grown in our study or in Labiod et al. (2007). The main difference between the two studies comes from the difference in the initial value of k_s that depends only on the substrate length scale (rods or marbles in Labiod et al. (2007) and around 2×10^{-3} m high hemispheres in our study).

3.3. Algal composition

On a total of 72 diatom species counted, the dominant species was the centric diatom *Melosira moniliformis* (O.F.Muller) Agardh in all samples (21.53% in A1, 22.43% in A2, 26.84% in B1, 14.32% in B2, 18.59% in B3, 19.25% in C1, 26.95% in C2 and 21.73% in C3) except in sample A3 where *Fragilaria capucina* var. *mesolepta* (Rabh) Rabenhorst was dominant (24.06%). This dominant centric diatom species has a structure associated with secretions on the valve surface which bind the cells together in linear colonies (Wehr and Sheath, 2003, Leflaive et al., 2008), and give a more or less filamentous aspect to the biofilms, depending on the drag forces caused by the hydrodynamics in the near-bed layer (Cardinale, 2011).

The number of species between sections was similar: 40 in the LV section, 44 in the IV section and 39 in the HV section. A cluster analysis including all the samples grouped them by water velocity (Figure 6). According to the IndVal (Table 1), *Fragilaria capucina* var. *mesolepta* was the indicator taxa in the low velocity group, *Navicula atomus*, *N. capitatoradiata* and *Nitzschia frustulum* were the indicator taxa in the mid velocity group and *Amphora pediculus*, *Cymbella proxima*, *Fragilaria capucina* var. *vaucheriae* and *Surirella angusta* were the indicator taxa in the high velocity group.

Species in the low-velocity group are multi-cellular growth forms which have been described at low water velocities (Blum, 1957; Whitford and Schumacher, 1961 and Tornés and Sabater, 2010). These species are replaced by smaller unicellular free adnate or prostrate forms (*Navicula*, *Nitzschia*, *Amphora*) in higher water velocities (Martínez et al. 2003). Drag forces mostly affect larger algae because small cells may lie within the boundary layer where frictional forces between water and substratum slow the flow (Silvester and Sleight; 1985). Also, *Navicula* and *Nitzschia* maintain contact with various surfaces and glide through the micro-habitat by means of a slit in the wall of the valves called a raph, while *cymbella* attaches itself using gelatinous pads or stalks and *Amphora* is known to have an extreme asymmetric shape that makes it attach firmly to substrata. Those characteristics make the last species more resistant to wave scour or other disturbance (Wehr and Seath, 2003).

Other species (*Achnantheidium saprophila* (Kobayasi et Mayama) Round & Bukhtiyarova, *Navicula reichardtiana* Lange-Bertalot, *Nitzschia fonticola* Grunow in Cleve et Möller and *Sellaphora seminulum* (Grunow) D.G. Mann) were also somewhat abundant (>5%) but did not show preferences with regard to the three current regimes.

3. 4. Sloughing test

During the sloughing test, increasing friction velocities were exerted on the sampled cobbles by increasing the flume flow discharge Q . For Q ranging from $0.005 \text{ m}^3 \text{ s}^{-1}$ to $0.030 \text{ m}^3 \text{ s}^{-1}$, PIV measurements yield values of friction velocity that range between 0.010 and 0.064 m s^{-1} . For the three sections, the sloughing test eventually led to the detachment of some proportion of the biomass covering the hemispheres. Indeed, some of the biofilm strongly attached to the artificial cobbles remained after the sloughing test (Table 2), while some of it, composed mostly of filaments, was taken away by the flow. The proportion of detached biomass is

inversely proportional to the time-averaged value of friction velocity u_* exerted during biofilm growth (see table 2).

Filming during the sloughing test with results of PIV measurements show that the detachment of filaments occurs almost as soon as the friction velocity value exerted in the sloughing flume exceeds the time-averaged value exerted during the growth experiment in the section being considered.

Conclusion

The impacts of different flow regimes on the dynamics of epilithic biofilm, its structure, algal composition and feed-back on the local hydrodynamics have been evidenced by changes in the biomass and algal composition analysis. *Melosira moniliformis* (O.F.Muller) Agardh was the dominant species in the three sections, while the Indicator Species Analysis (*IndVal*) shows that the indicator taxa were *Fragilaria capucina* var. *mesolepta* in the low-velocity ($u_* = 0.010$ to 0.012 m s⁻¹), *Navicula atomus*, *N. capitatoradiata* and *Nitzschia frustulum* in the intermediate-velocity ($u_* = 0.023$ to 0.030 m s⁻¹) and *Amphora pediculus*, *Cymbella proxima*, *Fragilaria capucina* var. *vaucheriae* and *Surirella angusta* in the high-velocity group ($u_* = 0.033$ to 0.050 m s⁻¹). An inverse relationship was found between the proportion of detached biomass and the averaged value of friction velocity during biofilm growth. Thus, the differences in biofilm structure and composition, their influence on the flow and their resistance to higher hydrodynamical regimes seem to be a function of the friction velocity u_* on the boundary layer. This result suggests improving the term describing this process in the same way by considering local hydrodynamic variables rather than flow in the predictive equation of Uehlinger (1996). And this supports also the improvement of Labiod *et al.* (2007) and Graba *et al.* (2010) in modelling epilithic biomass dynamics with the equation from Uehlinger (1996), by substituting the flow discharge with friction velocity or roughness

Reynolds number k^+ , as an external physical variable forcing the chronic detachment process. This result also sheds new light on the role of local hydrodynamics in the catastrophic detachment process associated with floods.

ACKNOWLEDGMENTS

This work has been supported by the national research project « EC2CO Ecosphère Continentale et Côtière » as part of a project entitled « Couplage et flux entre un biofilm de rivière et un écoulement turbulent : expérimentations en conditions naturelles contrôlées et modélisation numérique dans l'écosystème de la Garonne Moyenne ». We wish to thank S. Font, Y. Peltier, C. Pen and D. Baque for technical support, data acquisition and analysis.

REFERENCES

- Antoine, S. E. and K. Benson-Evans, 1982. The effect of current velocity on the rate of growth of benthic algal communities. *Internationale Revue der Gesamten Hydrobiologie* 67, 575–583.
- Asaeda, T. and D. Hong Son, 2000. Spatial structure and populations of a periphyton community: a model and verification. *Ecological Modelling* 133, 195–207.
- Asaeda, T. and D. Hong Son, 2001. A model of the development of a periphyton community resource and flow dynamics. *Ecological Modelling* 137, 61–75.
- Barnes, E. A., M. E. Power, E. Foufoula-Georgiou, M. Hondzo, and W. E. Dietrich, 2007. Upscaling river biomass using dimensional analysis and hydrogeomorphic scaling. *Geophysical Research Letters* 34, L24S26. Doi:10.1029/2007GL031931.
- Battin T.J., L.A. Kaplan, J.D. Newbold, X. Cheng, C. Hansen, 2003. Effects of current velocity on the nascent architecture of stream microbial biofilms. *Applied and Environmental Microbiology* 69, 5443-5452
- Biggs, B.J.F. and C.W. Hickey, 1994. Periphyton responses to a hydraulic gradient in a regulated river in New Zealand. *Freshwater Biology* 32(1), 49–59.
- Biggs, B. J. F., V. I. Nikora and T. H. Snelder, 2005. Linking scales of flow variability to lotic ecosystem structure and function. *River research and applications* 21, 283–298.
- Blum, J. L., 1957. The ecology of river algae. *The Botanical Review* 22 (5), 291–341, Doi: 10.1007/BF02872474.
- Boulêtreau, S., F. Garabetian, S. Sauvage and J.M. Sánchez-Pérez, 2006. Assessing the importance of self-generated detachment process in river biofilm models. *Freshwater Biology* 51(5), 901–912. Doi:10.1111/j.1365-2427.2006.01541.x.
- Boulêtreau, S., O. Izagirre, F. Garabetian, S. Sauvage, A. Elozegi and J.M. Sánchez-Pérez, 2008. Identification of a minimal adequate model to describe the biomass dynamics of river epilithon. *River research and applications* 24(1), 36–53. Doi:10.1002/rra.1046.
- Boulêtreau, S., M. Sellali, A. Elozegi, Y. Nicaise, Y. Bercovitz, F. Moulin, O. Eiff, S. Sauvage, J.M. Sánchez-Pérez and F. Garabetian, 2010. Temporal Dynamics of River Biofilm in Constant Flows: A Case Study in a Riverside Laboratory Flume. *International Review of Hydrobiology* 95(2), 156–170. DOI: 10.1002/iroh.200911203.
- Boulêtreau, S., J. Y. Charcosset, J. Gamby, E. Lyautey, S. Mastrorillo., F. Azémar, F. Moulin, B. Tribollet, F. Garabetian, 2011. Rotating disk electrodes to assess river biofilm thickness and elasticity. *Water Research* 45, 1347–1357. Doi:10.1016/j.watres.2010.10.016.

- Cardinale, B. J., 2011. Biodiversity improves water quality through niche partitioning. *Nature* 472(3741). 86–89. Doi: 10.1038/nature09904.
- Clarke, K. R., and R. N. Gorley, 2005. Plymouth Routines in Multivariate Ecological Research (PRIMER). In. PRIMER-E Ltd, Plymouth.
- Davis, J.A, L.A. Barmuta, 1989. An ecologically useful classification of mean and near-bed flows in streams and rivers. *Freshwater Biology* 21,271–82.
- Dufrène, M., and P. Legendre, 1997. Species assemblages and indicator species: the need for a flexible asymmetrical approach. *Ecological Monographs* 67, 345–366.
- Flinders, C. A. and D. D. Hart, 2009. Effects of pulsed flow on nuisance periphyton growths in river: a mesocosm study. *River research and applications* 25, 1320–1330.
- Fuller, R.L., J.L. Roelofs and T.J. Frys, 1986. The importance of algae to stream invertebrates. *Journal of the North American Benthological Society* 5, 290–296.
- Ghosh, M. and J.P. Gaur, 1998. Current velocity and the establishment of stream algal periphyton communities. *Aquatic Botany* 60(1), 1–10.
- Godillot, R., T. Ameziane, B. Caussade and J. Capblanc, 2001. Interplay between turbulence and periphyton in rough open-channel flow. *Journal of Hydraulic Research* 39(3), 227– 239.
- Graba, M., F. Y. Moulin, S. Boulêtreau, F. Garabétian , A. Kettab , O. Eiff, J. M. Sanchez-Pérez and S. Sauvage, 2010. Effect of near-bed turbulence on chronic detachment of epilithic biofilm in artificial rough, open channel flow: Experimental and modeling approaches. *Water Resources Research* 46, W11531. Doi:10.1029/2009WR008679.
- Hondzo, M., and H. Wang, 2002. Effects of turbulence on growth and metabolism of periphyton in a laboratory flume. *Water Resources Research* 38(12), 1277. Doi:10.1029 /2002WR001409.
- Horner, R.R. and E.B. Welch, 1981. Stream periphyton development in relation to current velocity and nutrients. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* 38(4), 449–457.
- Horner, R.R., E.B. Welch and R.B. Veenstra, 1983. Development of nuisance periphytic algae in laboratory streams in relation to enrichment and velocity, In: *Periphyton of Freshwater Ecosystems*, pp. 121–164, Wetzel R.G. and W. Junk Publishers. The Hague.
- Jowett, I. G., J. Richardson, B. J. F. Biggs, C. W. Hickey and Quinn J. M., 1991. Microhabitat preferences of benthic invertebrates and the development of generalized *Deleatidium* spp. Habitat suitability curves, applied to four New Zealand rivers. *New Zealand Journal of Marine and Freshwater Research* 25, 187–199.

- Labiou, C., R. Godillot and B. Caussade, 2007. The relationship between stream periphyton dynamics and near-bed turbulence in rough open-channel flow. *Ecological Modelling* 209(2-4), 78–96. Doi:10.1016/j.ecolmodel.2007.06.011.
- Leflaive J., S. Boulêtreau, E. Buffan-Dubau and L. Ten-Hage¹, 2008. Temporal patterns in epilithic biofilm-relation with a putative allelopathic activity. *Archiv für Hydrobiologie* 173(2). 121–134. DOI: 10.1127/1863-9135/2008/0173-0121.
- Lock M.A. and P. John, 1979. The effect of flow patterns on uptake of phosphorus on river periphyton. *Limnology and Oceanography* 24, 376–83.
- Lock, M.A., Wallace RR, Costerton JW, Ventullo RM, Charlton SE, 1984. River epilithon: towards a structural-functional model. *Oikos* 42, 10-22.
- Lopez, F., and M. Garcia, 1998. Open-channel flow through simulated vegetation: Suspended sediment transport modeling. *Water Resources Research* 34(9), 2341–2352.
- Lopez, F., and M. Garcia, 2001. Mean flow and turbulence structure of open-channel flow through non-emergent vegetation. *Journal of Hydraulic Engineering* 127(5), 392–402.
- Martínez De Fabricius A. L., N. Maidana, N. Gómez and S. Sabater, 2003. Distribution patterns of benthic diatoms in a Pampean river exposed to seasonal floods: the Cuarto River (Argentina). *Biodiversity and Conservation* 12(12), 2443–2454. Doi: 10.1023/A:1025857715437.
- Mayer, M. S. and G. E. Likens, 1987. The importance of algae in a shaded head water stream as a food of an abundant caddisfly (Trichoptera). *Journal of the North American Benthological Society* 6, 262–269.
- McCune, B. and M. J. Mefford, 1999. PC-ORD , Multivariate analyses of ecological data. In MjM Software Design, Glenenden Beach.
- McIntire, C.D., 1966. Some effects of current velocity on periphyton communities in laboratory streams. *Hydrobiologia* 27, 559-570.
- McIntire, C., 1973. Periphyton dynamics in laboratory streams: a simulation model and its implications. *Ecological Monographs* 34(3), 399–420.
- Minshall, G.W., 1978. Autotrophy in stream ecosystems. *BioScience* 28, 767-771.
- Momo, F., 1995. A new model for periphyton growth in running waters. *Hydrobiologia* 299(3), 215–218.
- Moulin, F. Y., Y. Peltier, Y. Bercovitz, O. Eiff, A. Beer, C. Pen, S. Boulêtreau, F. Garabetian, M. Sellali, J. Sanchez-Perez, S. Sauvage and D. Baque, 2008. Experimental study of the interaction between a turbulent flow and a river biofilm growing on macrorugosities, *Advances in hydro-science and engineering Vol. VIII*, pp. 1887–1896, ICHE-IAHR, Nagoya, Japan.

- Nezu, I., and H. Nakagawa, 1993. *Turbulence in open-channel flows*, Balkema, Rotterdam, The Netherlands.
- Nielsen, T. S., W. H. Funk, H. L. Gibbons and R. M. Duffner, 1984. A comparison of periphyton growth on artificial and natural substrates in the upper Spokane River. *Northwest Science* 58, 243–248.
- Nikora, V., D. Goring, and B. Biggs, 1997. On stream periphyton-turbulence interactions. *The New Zealand Journal of Marine and Freshwater Research* 31(4), 435–448.
- Nikora, V., D. Goring and B. Biggs, 1998. A simple model of stream periphyton-flow interactions. *Oikos* 81 (3), 607–611.
- Nikora, V., D. Goring and B. Biggs, 2002. Some observations of the effects of micro-organisms growing on the bed of an open channel on the turbulence properties. *The Journal of Fluid Mechanics* 450, 317–341.
- Nikora, V., I. McEwan, S. McLean, S. Coleman, D. Pokrajac and R. Walters, 2007a. Double averaging concept for rough-bed open-channel and overland flows: theoretical background. *Journal of Hydraulic Engineering* 133(8), 873–883. Doi: 10.1061/(ASCE)0733-9429(2007)133:8(873).
- Nikora, V., S. McLean, S. Coleman, D. Pokrajac, I. McEwan, L. Campbell, J. Aberle, D. Clunie and K. Kol, 2007b. Double-averaging concept for rough-bed open-channel and overland flows: applications background. *Journal of Hydraulic Engineering* 133(8), 884–895. Doi:10.1061/(ASCE)0733-9429(2007)133:8(884).
- Power, M. E. and A. J. Stewart, 1987. Disturbance and recovery of an algal assemblage following flooding in an Oklahoma stream. *American Midland Naturalist* 117, 333–345.
- Reisen, W. K. and D.J. Spencer, 1970. Succession and current demand relationships of diatoms on artificial substrates in Prater's Creek, South Carolina. *Journal of Phycology* 6, 117–121.
- Reiter, M.A., 1986. Interactions between the hydrodynamics of flowing water and development of a benthic algal community. *Journal of Freshwater Ecology* 3(4), 511–517.
- Reiter, M.A., 1989a. Development of benthic algal assemblages subjected to differing near substrate hydrodynamic regimes. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* 46, 1375–1382.
- Reiter, M. A., 1989b. The effect of a developing algal assemblage on the hydrodynamics near substrates of different size. *Archiv für Hydrobiologie* 115 (2), 221–244.
- Riber, H.H. and R.G., Wetzel, 1987. Boundary layer and internal diffusion effects on phosphorus fluxes in lake periphyton. *Limnology and Oceanography* 32, 1181–1194.

- Saravia, L., F. Momo and L. D. Boffi Lissin, 1998. Modeling periphyton dynamics in running water, *Ecological Modelling* 114(1), 35–47.
- Seath, R. G. and J. A. Hambrook, 1988. Mechanical adaptations to flow in freshwater red algae. *Journal of Phycology* 24, 107–111.
- Silvester N.R. and M.A. Sleight, 1985. The forces on microorganisms at surfaces in flowing water. *Freshwater Biology* 15, 433–448.
- Stevenson, R.J., 1983. Effects of currents and conditions simulating autogenically changing microhabitats on benthic diatom immigration. *Ecology* 64, 1514–1524.
- Tornés E. and Sabater S., 2010. Variable discharge alters habitat suitability for benthic algae and cyanobacteria in a forested Mediterranean stream. *Marine and Freshwater Research* 61, 441–450.
- Uehlinger, U., H. Bührer and P. Reichert, 1996. Periphyton dynamics in a flood-prone pre-alpine river: evaluation of significant processes by modelling. *Freshwater Biology* 36, 249–263.
- Uehlinger, U., B. Kawecka and C.T. Robinson, 2003. Effects of experimental floods on periphyton and stream metabolism below a high dam in the Swiss Alps (River Spöl). *Aquatic Sciences*, 199–209. DOI 10.1007/s00027-003-0664-7.
- Wehr, J. D and R. G. Sheath, 2003. *Freshwater Algae of North America*. Edited by: John D. Wehr and Robert G. Sheath, Academic Press. ISBN: 978-0-12-741550-5.
- Winterbourn, M. J., 1990. Interactions among nutrients, algae and invertebrates in New Zealand mountain stream. *Freshwater Biology* 23, 463–474.
- Whitford L.J. and G.J. Shumacher, 1961. Effects of current on mineral uptake and respiration by a freshwater alga. *Limnology and Oceanography* 6, 423–425.
- Young, W. J., 1992. Clarification of the criteria used to identify near-bed flow regimes. *Freshwater Biology* 28, 383–391.

Figure captions:

Figure 1. Longitudinal view of the experimental flume.

Figure 2: Sketch of the principal laboratory flume, with locations of the PIV measurement access windows and the dimensions of the artificial cobbles.

Figure 3: Top views of the epilithic biofilm evolution in the LV and HV sections at 8 (a, e), 14 (b, f), 21 (c, g) and 28 (d, h) days after inoculum (flow from top).

Figure 4. Evolution of the $DM \pm SE$ and the $AFDM \pm SE$ ($g\ m^{-2}$) in the three flow sections (LV, IV and HV) at different days after inoculum.

Figure 5. Variation of the friction velocity u_* and roughness Reynolds number k^+ during epilithic biofilm colonisation and growth

Figure 6. Hierarchical cluster analysis of algal data based on the furthest neighbour method and Bray–Curtis distance. The axis indicates the % of remaining information between groups.

Tables:

Table 1. Indicator species of each cluster group. S=Specificity measure; F=Fidelity measure and IndVal=Indicator value.

	A (A1, A2, A3)			B (B1, B2)			C (B3, C1, C2, C3)			
	<i>P</i> < 0.05	S	F	IndVa 1	S	F	IndVa 1	S	F	IndVal
<i>Fragilaria capucina</i> var. <i>mesolepta</i> (Rab) Rabenhorst	0.04	51	100	51	29	100	29	20	100	20
<i>Navicula atomus</i> (Kutz.) Grunow	0.05	0	0	0	69	100	69	31	75	23
<i>Navicula capitatoradiata</i> Germain	0.02	30	100	30	42	100	42	28	100	28
<i>Nitzschia frustulum</i> (Kut.) Grunow	0.01	18	67	12	50	100	50	32	100	32
<i>Amphora pediculus</i> (Kut.) Grunow	0.02	36	67	24	0	0	0	64	100	64
<i>Cymbella proxima</i> Reimer	0.01	0	0	0	0	0	0	100	100	100
<i>Fragilaria capucina</i> var. <i>vaucheriae</i> (Kut.) Lange-Bertalot	0.05	27	67	18	25	100	25	48	100	48
<i>Surirella angusta</i> Kutzing	0.04	30	33	10	0	0	0	70	100	70

Table 2. Measurements of biomass (DM) in the sloughing test flume with u_* up to 0.064 ms⁻¹.

Flume section	Average values of u_* during biofilm growth (ms ⁻¹)	DM±SE before sloughing (gm ⁻²)	DM±SE after sloughing (gm ⁻²)	Detached proportion
LV	0.010	121.39±2.94	57.9±18.56	52%
IV	0.025	99.11±11.50	70.7±10.85	29%
HV	0.040	104.49±1.25	93.5±3.27	11%

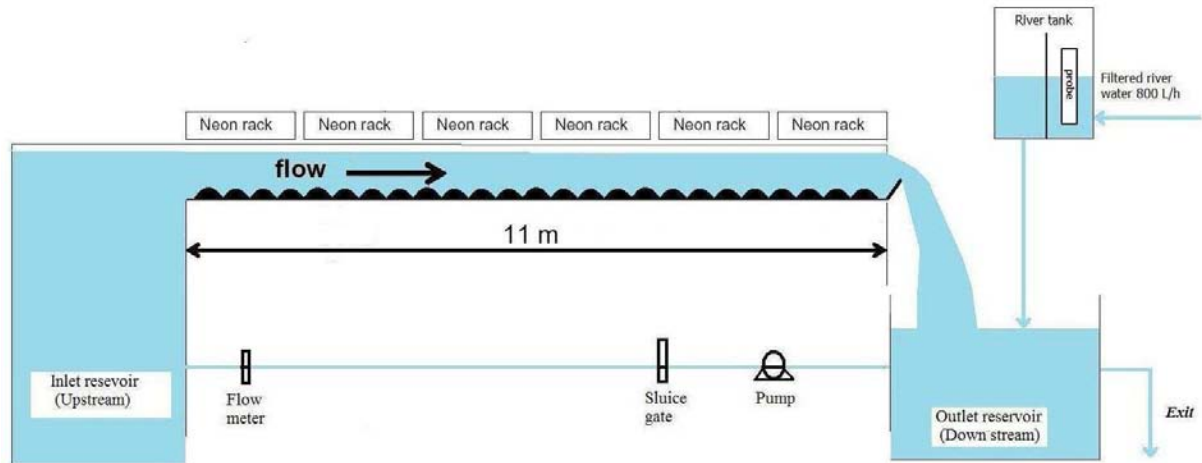


Figure 1. Longitudinal view of the experimental flume.

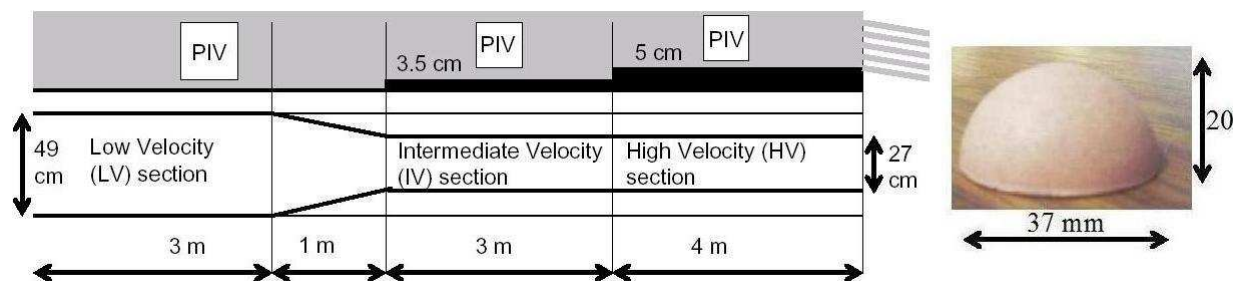


Figure 2: Sketch of the principal laboratory flume, with locations of the PIV measurement access windows and the dimensions of the artificial cobbles.

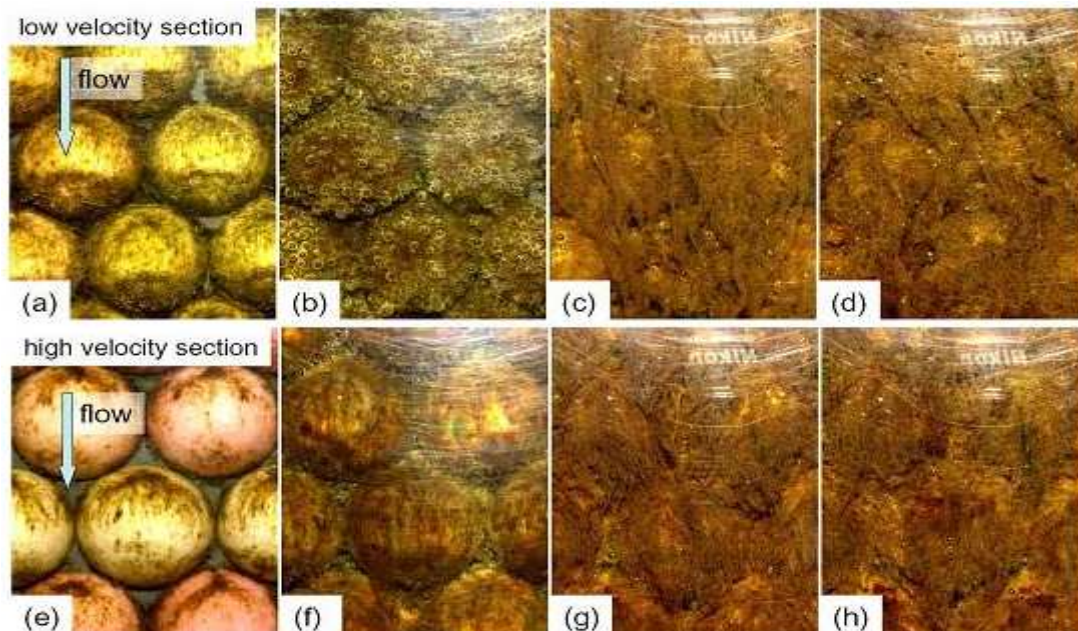


Figure 3: Top views of the epilithic biofilm evolution in the LV and HV sections at 8 (a, e), 14 (b, f), 21 (c, g) and 28 (d, h) days after inoculum (flow from top).

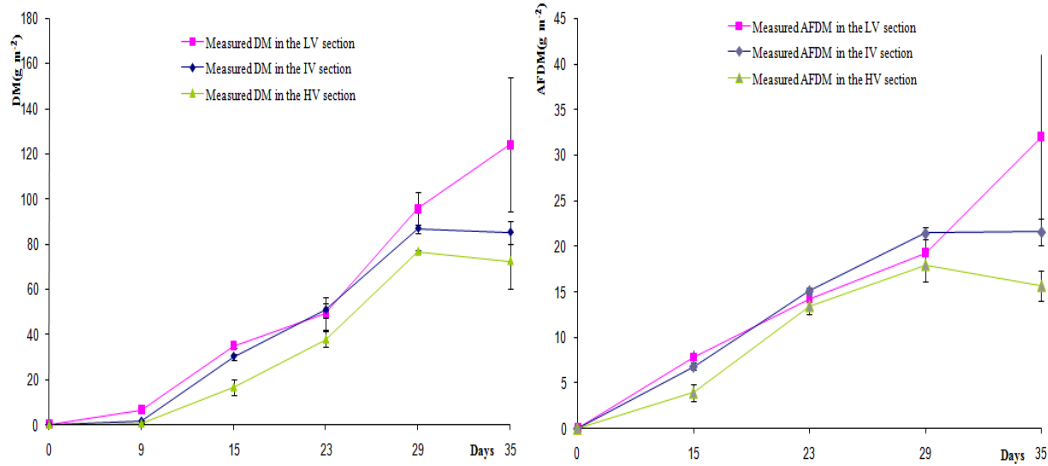


Figure 4. Evolution of the $DM \pm SE$ and the $AFDM \pm SE$ ($g\ m^{-2}$) in the three flow sections (LV, IV and HV) at different days after inoculum.

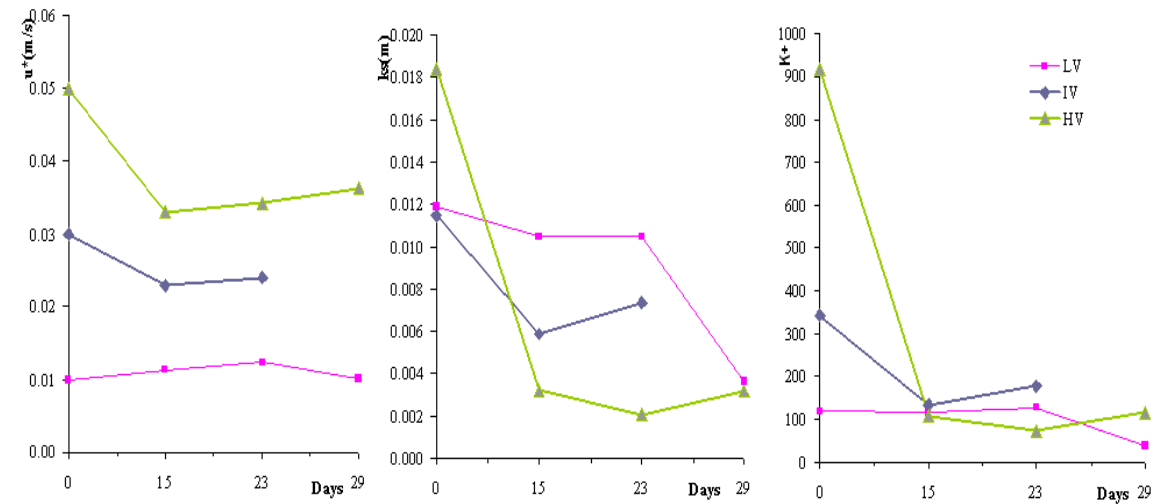


Figure 5. Variation of the friction velocity u^* , Nikuradse equivalent sand roughness k_s , and roughness Reynolds number k^+ during epilithic biofilm colonization and growth.

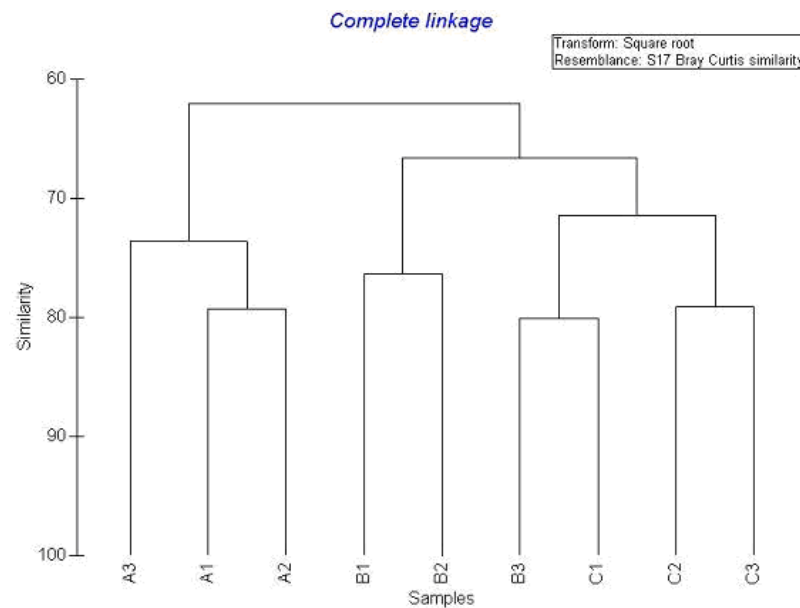


Figure 6. Hierarchical cluster analysis of algal data based on farthest neighbour method and Bray-Curtis distance. The axis indicates the % of remaining information between groups.

Chapitre V

Importance des interactions hydrodynamique/
structure et composition du biofilm épilithique :
Vers une nouvelle approche pour la modélisation
de la dynamique temporelle du biofilm épilithique

V.1. Contexte et objectifs

La succession écologique, l'une des plus grandes théories de l'écologie [Tilman, 1982], a été rapportée dans plusieurs études du biofilm épilithique [e.g. Stevenson, 1983; Pringle, 1990; McCormick and Stevenson, 1991; Johnson et al. 1997; Lyautey et al., 2005a; 2005b; Villeneuve et al., 2010]. Cette succession est non seulement une réponse et une adaptation aux perturbations saisonnières, mais aussi la conséquence d'une compétition continue entre les espèces algales et bactériennes ayant différentes caractéristiques et conditions de colonisation, de croissance et de détachement [Stevenson, 1983]. Cette compétition est contrôlée principalement par les facteurs environnementaux tels que : la disponibilité et la concentration des nutriments [Pringle, 1990; Miller et al. 1992], l'intensité lumineuse [Hudon and Bourget, 1983; Steinman and McIntire, 1986 ; Laviale et al., 2009; Villeneuve et al., 2010], les fluctuations du régime hydrodynamique [Peterson , 1987; Seath and Hambrook, 1988; Ghosh et Ghor, 1998; Morgenroth and Wilderer, 2000; Biggs et al., 2002; Villeneuve et al., 2010] et la température [DeNicola, 1996 ; Lyautey et al., 2005 a, b].

Parmi ces facteurs environnementaux, celui de hydrodynamique est considéré comme le principal agent des perturbations naturelles dans les écosystèmes lotiques [Power and Stewart, 1987; Biggs et al., 2005]. C'est aussi l'un des facteurs principaux contrôlant la dynamique spatiale et temporelle ainsi que la structure de la biomasse épilithique [Horner and Welch, 1981, Stevenson, 1983; Reiter, 1986; Power et al., 1987 ; Biggs and Thomsen, 1995 Biggs, 1996, Biggs et al., 2005 ; Labiod et al., 2007 ; Boulêtreau et al., 2007 ; Besemer et al., 2009 a, b]. En effet, le courant hydrodynamique peut avoir un effet stimulateur sur la consommation de nutriment, sur la photosynthèse et sur la respiration, en augmentant les échanges et les transferts de métabolites entre le biofilm et la colonne d'eau [Whitford and Schumacher, 1961; Lock and John, 1979; Riber and Wetzel, 1987, Moulin et al., 2008b, Singer 2010]. D'autre part, d'importantes vitesses de frottement, augmentent les forces de cisaillement et de frottement qui s'exercent sur la communauté et jouent un rôle important dans la compétition entre les espèces, en affectant leurs capacités de colonisation (immigration) de résistance au détachement (émigration), et donc la composition et la structuration du biofilm épilithique [Biggs and Hickey, 1994 ; Ghosh and Gaur, 1998; Moulin 2008].

De nombreux modèles mathématiques présentés dans la littérature (cités au paragraphe 1.4 du chapitre 1) décrivant la dynamique de la biomasse du biofilm épilithique, relie la

dynamique de biomasse du biofilm épilithique à des facteurs environnementaux tels que l'hydrodynamique, la concentration en nutriments, l'intensité de la lumière et la température. Cependant, aucun de ces modèles ne tient compte de l'effet de la succession écologique et de la compétition inter spécifique, sur la composition de la communauté épilithique, sur ses caractéristiques, sur sa structure et sur sa dynamique.

Pour tenter de remédier à ce manque et de transposer *in situ* les résultats obtenus dans les canaux expérimentaux et présentés dans les chapitres précédents, nous proposons dans ce chapitre de développer une nouvelle approche pour la modélisation de la dynamique temporelle de la biomasse épilithique. Dans le modèle utilisé dans cette approche, l'hydrodynamique est décrite au moyen d'une variable locale qui est la vitesse de frottement u_* . Aussi, les effets de cette hydrodynamique locale sur la succession écologique des populations composant la communauté épilithique, sur sa structure et sur ses caractéristiques sont pris en considération. Nous avons utilisé pour cela une série de mesures hebdomadaires récoltées sur le site de l'Aouach durant la période allant de Septembre 2008 à Septembre 2009, en collaboration avec *Majdi Nabil* (thèse réalisée à EcoLab).

V .2. Principaux résultats et discussions

Dans une première tentative de simulation des données *in situ*, nous avons utilisé le système d'équations (II-6, II-7 et II-8), développé à partir du modèle d'*Uehlinger et al.*, [1996] auquel deux termes additionnels ont été ajoutés. Un pour décrire le détachement autogénique [*Boulêtreau et al.*, 2006], et l'autre pour tenir compte de la pression de broutage sur la dynamique temporelle du biofilm épilithique. Ce système d'équation représentant notre modèle, utilise la vitesse de frottement comme variable de forçage du détachement [*Fothi*, 2003; *Labioud et al.*, 2007; *Graba et al.*, 2010, *Graba et al.*, 2011] au lieu du débit d'écoulement, comme dans le modèle original d'*Uehlinger et al.*, [1996].

Le résultat de cette première simulation présenté dans la Figure V.1 est obtenu avec les paramètres présentés dans le Tableau (V.1.) qui sont dans l'intervalle des valeurs rapportées dans la littérature [*Auer and Canale*, 1982; *Borchardt*, 1996; *Uehlinger et al.*, 1996 et *Boulêtreau et al.*, 2006, 2008].

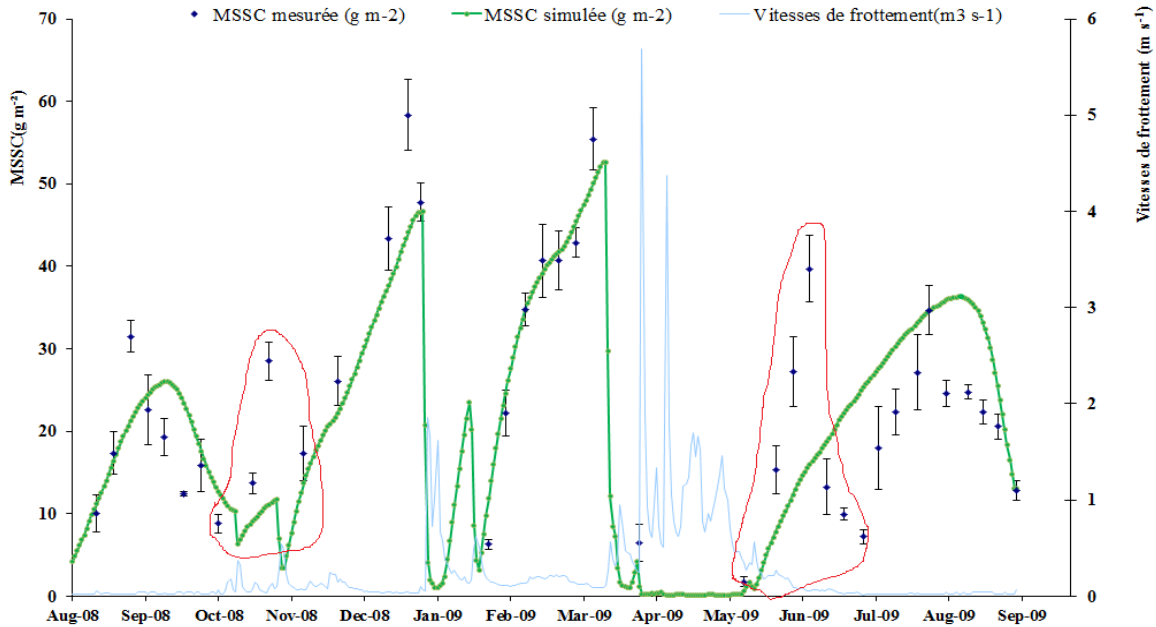


Figure V.1. Résultat de la première simulation (S1) effectuée pour la période de Septembre 2008 à Septembre 2009 : Comparaison entre la biomasse épilithique simulée et la biomasse épilithique observée MSSC (moyenne \pm SE) ($\chi^2 = 3172$ and $E = 0,51$).

Tableau V. 1. Valeurs des paramètres du modèle trouvés pour la simulation S1.

μ_{max}	K_{inv}	β	k_I	C_{det}	u_{*crit}	K_{flood}	C_{auto}	μ_{Bb}	β_{Bb}	C'_{det}
1	0,9	-0,08	1	0,5	0,37	1,6	4,5 E-14	0,1	0,1	0,4

Nous pouvons constater sur la Figure V.1 que le modèle utilisé reproduit 4 sur les 6 cycles de croissance observés, avec un coefficient d'efficacité de Nash-Sutcliffe E égal à 0,51 qui correspond à une simulation satisfaisante ($0,36 \leq E \leq 0,75$) et avec un coefficient de conformité $\chi^2 = 3172$. Néanmoins, 2 cycles de croissance et de détachement (entourés en rouge dans la figure V. I.) ne sont pas simulés par le modèle. Le premier cycle de croissance non reproduit correspond à la période des premières crues enregistrées entre Octobre et Novembre 2008, et le deuxième cycle correspond à la fin des crues de printemps de la période Mai/Juin 2009.

L'analyse de la dynamique temporelle de l'abondance des taxa composant le biofilm classifiés selon leurs morphotypes (Tableau V.2.) montre que les deux cycles de croissance non reproduits par la première simulation (S1) sont caractérisés par la prédominance des diatomées unicellulaires fixées notées (FU). En effet, 32,52% sont de type unicellulaire fixé dans l'échantillon A209, prélevé au début du deuxième cycle. Aussi 52,39 % et 52,66% des

taxa recensés respectivement dans les échantillons A225 et A229 prélevés durant le cinquième cycle de croissance le sont aussi.

Tableau V. 2. Abondance relative (%) des taxa dépassant 5 % classifiée selon leurs morphotypes, C: coloniale, F: filamenteuse, FU: unicellulaire fixée, FrU: Unicellulaire libre (échantillons récoltés par *M. Nabil*, et analysé par *G. Urrea* de l'université de Girone).

		Codes et dates de prélèvement des échantillons												
		A205	A206	A209	A210	A213	A217	A221	A223	A225	A229	A233	A237	A239
		P1		P2		P3	P4			P5		P6		
Taxa	Morphotype	7/10/08	15/10/08	12/11/08	19/11/08	7/1/09	24/2/09	25/3/09	20/4/09	15/6/09	13/7/09	12/8/09	8/9/09	22/9/09
<i>Achnanthydium biasolettianum</i> (Grun.)	FU	4,59	3,63	12	2,55	4,2	19,32	8,93	4,24	48,06	11,35	4,22	1,42	0,95
<i>Achnanthydium minutissimum</i> (Kütz)	FU	7	11,3	10,3	4,17	3,5	12,27	12,5	13,65	3,19	7,25	6,2	15,2	56,8
<i>Cocconeis pediculus</i> Ehrenberg	FU	3,14	4,31	2,2	0	0	0	0,22	0,47	0,23	4,35	7,69	2,13	1,91
<i>Cocconeis placentula</i> Ehrenberg	FU	9,18	10,7	8,07	0,93	0,93	0,23	0,22	0	0	0	3,47	0	0
<i>Cocconeis placentula</i> var. <i>euglypta</i> (Ehr.)	FU	0	0	0	0	0	0	0	0,24	0	11,1	4,96	6,4	2,86
<i>Cocconeis placentula</i> var. <i>lineata</i> (Ehr.)	FU	0	0	0	0	0	0	0	0,24	0,91	18,6	4,96	2,37	0
<i>Cyclotella atomus</i> Hustedt	C	1,93	0,23	0	0,23	0	0	0	0	0	0	17,4	32	15
<i>Cymbella cistula</i> (Ehrenberg) Kirchner	C	1,45	0,91	0	0,23	0,23	10,68	4,02	1,88	0,23	0	1,49	0,71	0,48
<i>Cymbella helvetica</i> Kützting	C	0	0	0	0	6,06	0	0	1,41	0	0	0	0	0
<i>Diatoma moniliformis</i> Kützting	C	0	0	0	0	0,93	1,14	12,3	6,35	0	0	0	0	0
<i>Diatoma vulgaris</i> Bory	C	9,42	7,48	5,38	3,24	1,86	0,91	4,24	5,41	0,91	1,69	4,71	1,66	1,43
<i>Encyonema minutum</i> (Hilse in Rabh.)	C	1,69	5,44	5,38	6,71	10	1,14	11,6	13,4	9,34	4,11	0,25	0,95	1,19
<i>Gomphonema olivaceum</i> (Horn.) Brébisson	C	0	0,23	0	0,23	0,23	5,23	14,7	6,35	11,4	9,18	0	0	0
<i>Navicula cryptotenella</i> Lange-Bertalot	FrU	4,59	8,62	2,44	4,63	9,32	10,9	3,57	7,29	1,59	5,31	2,23	0	0
<i>Navicula tripunctata</i> (O,F,Müller)	FrU	4,59	8,39	10	6,94	3,03	2,05	1,79	6,35	0	1,21	0	0,71	0
<i>Nitzschia dissipata</i> (Kut.) Grunow	FrU	5,31	6,35	2,44	17,8	25,9	16,4	2,9	2,82	0,46	1,21	0	0,47	0,72
<i>Nitzschia fonticola</i> Grunow in Cleve et Möller	FrU	3,38	3,4	5,62	21,1	15,15	11,8	7,37	6,59	3,19	1,45	0	0,95	0,48
<i>Melosira varians</i> Agardh	F	25,9	7,48	13	7,41	1,17	0,23	1,56	4	2,51	5,07	0	0	0,95
	Tot C	14,49	14,29	10,76	10,64	19,33	19,1	46,88	34,81	21,87	14,98	23,82	35,31	18,14
	Total FU	23,91	29,94	32,52	7,65	8,63	31,82	21,87	18,84	52,39	52,66	31,5	27,49	62,52
	Tot FrU	17,87	26,76	20,52	50,45	53,37	41,14	15,63	23,05	5,24	9,18	2,23	2,13	1,2

Les diatomées dominantes dans ces deux cycles de croissance sont *Achnanthydium biasolettianum*, *Achnanthydium minutissimum* et *Cocconeis placentula* Ehrenberg (Tableau V.2). Ces diatomées de morphotype unicellulaire fixé, sont connues pour être des espèces très ancrés au substrat. Elles se développent dans les cours d'eau à vitesses importantes, de par leurs grandes capacités de résistance au détachement par l'effet de l'hydrodynamique [Wehr and Sheath, 2003]. Par contre, d'autres taxa enregistrés dans les autres cycles, telles que la diatomée filamenteuse *Melosira*, la grande diatomée unicellulaire libre *Nitzschia dissipata* et les diatomées coloniales *Gomphonema* et *Cyclotella atomus* Hustedt sont plus sensibles au détachement par l'effet de l'hydrodynamique [Wehr and Sheath, 2003, Tornés and Sabater, 2010].

Ainsi, en se basant sur ces résultats et sur ceux présentés dans les chapitres précédents, nous avons calculé les valeurs moyennes de la vitesse de frottement u_* (m s^{-1}) durant les phases de croissances des 6 cycles enregistrés pendant la période d'étude. Ces valeurs moyennes calculées varient de 0,021 (m s^{-1}) en périodes d'étiages à 0,207 (m s^{-1}) en périodes de crues. Nous avons ensuite divisé la période d'étude en six périodes notées P1, P2,..., P6 composées chacune d'une phase de croissance et d'une phase de perte (voir Tableau V.3 et Figure V. 2).

Tableau V. 3. Subdivision de la période d'étude selon la vitesse de frottement moyenne durant la phase de croissance du biofilm.

Période étudiée	P1 Du 15/08/2008 au 16/10/2008	P2 Du 16/10/2008 au 02/12/2008	P3 Du 03/12/2008 au 10/02/2009	P4 Du 11/02/2009 au 20/05/06/2009	P5 Du 20/05/2009 au 12/07/2009	P6 Du 12/07/2009 au 22/09/2009
Phase de croissance	Du 01/09/2008 au 23/09/2008	Du 16/10/2008 au 19/11/2008	Du 03/12/2008 au 15/01/2009	Du 11/02/2009 au 01/04/2009	Du 20/05/2009 au 29/06/2009	Du 12/07/2009 au 17/08/2009
u_* (m s^{-1}) durant la phase de croissance	0,024	0,124	0,087	0,193	0,207	0,021

Une deuxième simulation (S2) a été ensuite effectuée à l'aide du modèle numérique développé avec le système d'équations (II-6, II-7 et II-8). Cette simulation nous a permis de tester numériquement le poids de chaque processus décrit par le modèle pour chacun des six cycles de croissances observés. Ceci a été rendu possible en utilisant un jeu de paramètres différents pour chacun des six cycles de croissance, de manière à obtenir des valeurs de biomasse simulées les plus proches des valeurs mesurées.

Le résultat de cette simulation représenté dans la figure V.3 a été obtenu avec des valeurs de μ_{max} , B , k_I , μ_{Bb} et β_{Bb} C'_{det} constantes et égales aux valeurs utilisées dans la simulation 1. Les valeurs des autres paramètres (k_{inv} , C_{det} , K_{flood} , u_{*crit} and C_{auto}) sont données dans le tableau V.4.

Tableau V. 4. Valeurs des paramètres variables de la simulation (S2).

	K_{inv}	C_{det}	u_{*crit}	K_{flood}	C_{auto}
P1	0,52	0,8	0	0	9,5 E-14
P2	0,7	0,6	0,45	5	1,00 E-14
P3	1	0,7	0,33	1	1,00 E-14
P4	1	0,2	0,35	0,2	2,00 E-14
P5	0,15	0,15	0	0	3,00E-12
P6	0,50	0,8	0	0	5,00 E-14

Contrairement à la simulation (S1), nous constatons (figure V. 2) que la simulation (S2) reproduit assez bien les deux cycles de croissance qui se sont produit durant les périodes P2 et P5. Ainsi avec cette nouvelle simulation, nous obtenons une valeur du coefficient d'efficacité de Nash-Sutcliffe $E=0,89$ qui correspond à une modélisation parfaite ($E > 0,75$). Aussi, la simulation (S2) permet de diminuer nettement la valeur du χ^2 de conformité qui passe à 394,32 alors qu'il était à 3172 dans (S1). Ceci nous permet de dire que la simulation (S2) donne des résultats beaucoup plus proches des valeurs mesurées.

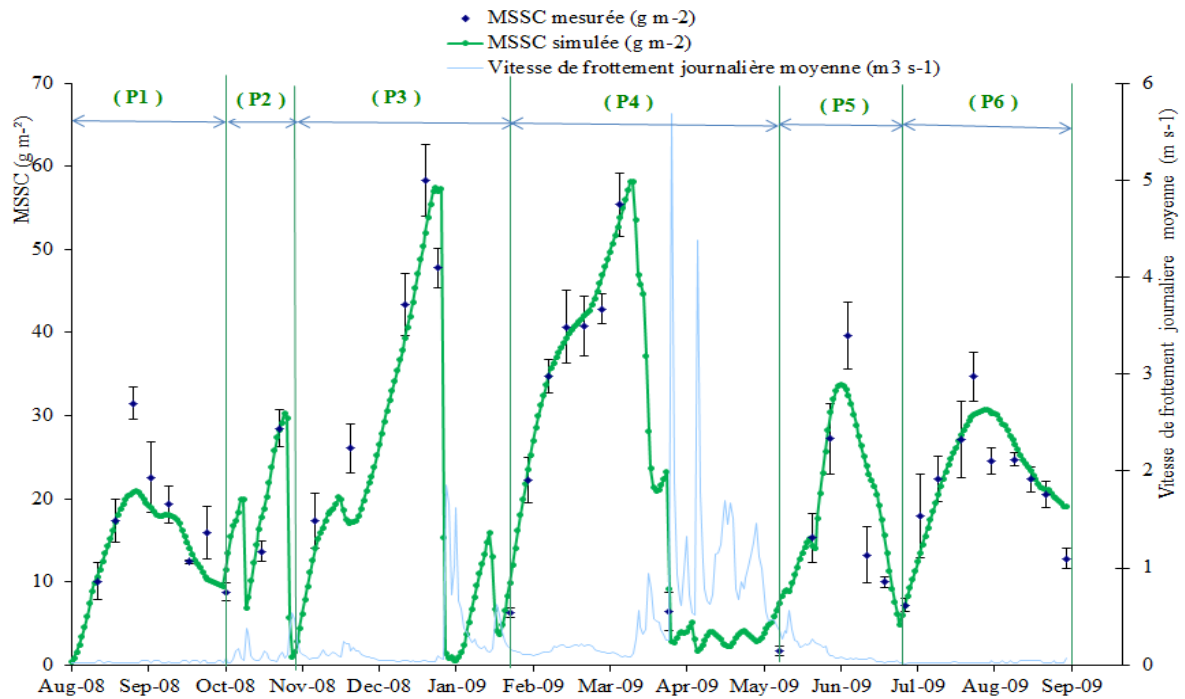


Figure V. 2. Division de la période d'étude en six périodes et résultat de la deuxième simulation (S2) pour la période de Septembre 2008 à Septembre 2009 : comparaison entre la biomasse épilithique simulée et la biomasse épilithique observée MSSC (moyenne \pm SE) ($\chi^2 = 394,32$ and $E=0,89$).

Une Analyse par Composante Principale (A.C.P.) appliquée aux paramètres empiriques (k_{inv} , C_{det} , K_{flood} , u_{*crit} et C_{auto}) et aux six périodes de croissance (P1, P2,... et P6) a permis de distinguer 4 groupes d'individus (périodes de croissance) selon un plan d'axes expliquant 55,60% de la variance par le premier facteur (k_{inv}) et 23,95% de la variance par le second facteur C_{det} (voir figure V.3.).

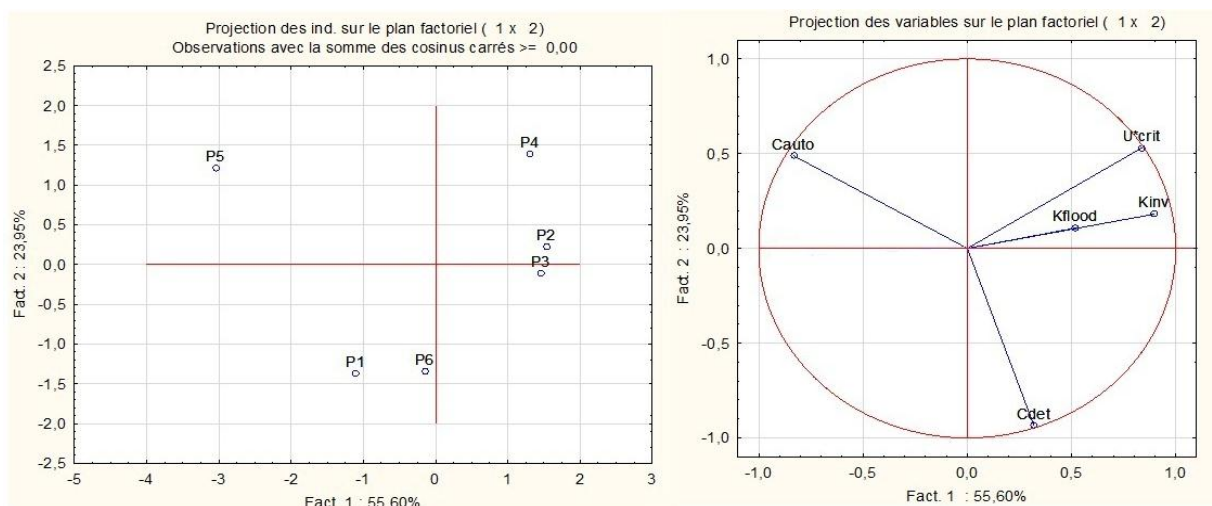


Figure V. 3. (a) Localisation des individus (périodes de croissance P1, P2,...et P6) selon un plan factoriel d'Analyse en Composantes Principales **(b)** Projection des variables selon un plan factoriel d'Analyse en Composantes Principales.

Le premier groupe est composé des individus P1 et P6 qui correspondent aux cycles de croissance du biofilm durant les périodes d'été d'été. Ce groupe est caractérisé par une importante perte par détachement chronique ($C_{det}=0,8 \text{ s m}^{-1} \text{ jour}^{-1}$) due à la prédominance dans P1 de la diatomée filamenteuse *Melosira varians Agardh* (25,9%) et de la diatomée *Cyclotella atomus Hustedt* (32%) qui se structure en colonies linéaires dans P6.

Les valeurs du coefficient inverse de demi-saturation k_{inv} ($\text{g}^{-1} \text{ m}^2$) qui caractérise la limitation du taux de croissance avec l'augmentation de la densité de biomasse et l'épaisseur de la matrice épilithique sont relativement proches dans les individus de ce groupe ($k_{inv} = 0,52 \text{ g}^{-1} \text{ m}^2$ dans P1 et $k_{inv} = 0,5 \text{ g}^{-1} \text{ m}^2$ dans P2). Ceci peut s'expliquer par le fait que les valeurs de la biomasse maximale enregistrée durant ces deux périodes sont proches, $31,47 \pm 1,93 \text{ g MSSC m}^{-2}$ dans P1 et $34,68 \pm 2,97 \text{ g MSSC m}^{-2}$ dans P6. De plus, la forme filamenteuse dans P1 et en colonies linéaires des espèces algales dominantes dans ces deux groupes (P1 et P6) confèrent des structures et aspects très semblables aux deux biofilms développés en ces deux périodes. Alors que le processus de détachement catastrophique est absent pour les individus de ce premier groupe, le détachement autogénique est très important du fait des fortes températures enregistrées durant les périodes d'été d'été et d'automne.

La pression de broutage représentée dans la figure V. 4 ci-dessus est maximum pour les deux individus de ce premier groupe avec un pic de broutage en octobre 2008 ($0,724 \text{ g MSSC m}^{-2} \text{ jour}^{-1}$ le 15/10/2008) et un autre pic enregistré durant l'été 2009 ($0,810 \text{ g MSSC m}^{-2} \text{ jour}^{-1}$ le 17/08/2009). Néanmoins, cette pression de broutage journalière est relativement

Ceci montre que même si les deux biofilms qui se sont développés durant ces périodes sont dominés par l'abondance des diatomées unicellulaires libres, celui qui s'est développé durant la période P2 dans des conditions hydrodynamiques induisant une vitesse de frottement moyenne $u_* = 0,124 \text{ m s}^{-1}$, est plus résistant aux perturbations hydrodynamiques que le biofilm développé durant P3 sous des conditions hydrodynamiques correspondant à une vitesse de frottement moyenne de croissance $u_* = 0,087 \text{ m s}^{-1}$. Ce résultat est confirmé par les valeurs du coefficient de détachement chronique ($C_{det} = 0,6 \text{ s m}^{-1} \text{ jour}^{-1}$ pour P2 et $C_{det} = 0,7 \text{ s m}^{-1} \text{ jour}^{-1}$ pour P3), et est en accord avec les résultats du chapitre précédent où nous avons constaté dans le canal expérimental à trois vitesses que la résistance du biofilm au détachement catastrophique est proportionnelle aux conditions hydrodynamiques locales durant sa phase de croissance.

Le troisième groupe qui se distingue par l'A.C.P. est composé de l'individu P4 prédominé par l'abondance relative des diatomées coloniales (46,88% le 25/03/09, 34,81% le 20/04/09 et 21,87% le 15/06/09) qui se sont développées dans des conditions d'écoulement relativement importantes ($u_* = 0,193 \text{ m s}^{-1}$ durant la phase de croissance). Ces diatomées coloniales sont composées principalement de *Encyonema minutum* (Hilse in Rabh.) et *Gomphonema olivaceum* (Horn.), espèces de formes asymétriques qui forment des colonies en s'enchaînant à l'aide de tubes mucilagineux qui les rendent très compactes et résistantes aux perturbations hydrodynamiques [Wehr and Sheath, 2003]. Les processus de détachement chronique ($C_{det} = 0,2 \text{ s m}^{-1} \text{ jour}^{-1}$), de détachement autogénique ($C_{auto} = 2,00 \text{ E-14 Cells}^{-1} \text{ m}^2$) ainsi que le broutage sont relativement faibles pour ce cycle de croissance, alors que les crues causées par la fonte des neiges au printemps 2009 (enregistré à la fin de P4) ont provoqué une importante perte de matière épilithique lorsque la vitesse de frottement a dépassé la valeur critique $0,35 \text{ m s}^{-1}$.

Le dernier groupe composé de l'individu P5 correspond à un cycle de croissance rapide qui s'est produit en Juin 2009 à la fin de la période de crue de printemps ($u_* = 0,207 \text{ m s}^{-1}$ durant la phase de croissance). Dans ce dernier cycle, 52,39 % le 15/06/09 et 52,66% le 13/07/09 des diatomées sont unicellulaires fixes avec une abondance relative maximum de 48,06% de l'espèce *Achnanthydium biasolettianum* au début de ce cycle (le 15/06/09) et un maximum de 18,6 % de *Cocconeis placentula* var. *lineata* à la fin (le 13/07/09). Les petites, unicellulaires, fixées et fermement attachées *Achnanthydium biasolettianum* sont connues pour être physiologiquement plus actives que les plus grandes diatomées, en partie grâce au grand ratio entre leur surface et leur volume. Elles sont dominantes dans les eaux très rapides

et ont une très grande résistance au cisaillement et frottement par les forces hydrodynamiques [Wehr and Sheath, 2003]. Ainsi, le coefficient empirique de perte par détachement chronique et le coefficient inverse de demi-saturation trouvés sont très faibles ($C_{det}=0,15 \text{ s m}^{-1} \text{ days}^{-1}$ and $k_{inv}=0,15 \text{ g}^{-1} \text{ m}^2$) dans ce cycle de croissance.

Les pertes par détachement catastrophique sont inexistantes dans P5 et la pression de broutage est relativement importante, variant d'un maximum de $0,65 \text{ gMSSC m}^{-2} \text{ jour}^{-1}$ le 06/07/2009 à $0,26 \text{ gMSSC m}^{-2} \text{ jour}^{-1}$ le 21/07/2009. Néanmoins, cette pression de broutage n'explique pas l'importante perte en biomasse épilithique qui se produit à la fin du cycle P5, de $39,67 \text{ g MSSC m}^{-2}$ enregistrée le 29/06/2009 à la valeur $7,2 \text{ g MSSC m}^{-2}$ enregistrée le 21/07/2009. Cet important incombe au détachement autogénique qui s'est produit à la fin de ce cycle, d'où un coefficient de détachement autogénique maximum ($C_{auto}=3,00\text{E}-12 \text{ Cells}^{-1} \text{ m}^2$).

La comparaison des coefficients de détachement autogénique obtenus pour chacune des six périodes de croissance P1, P2, ..., P6 (voir tableau V.4) avec l'évolution de la pression de broutage durant la période d'étude montre que le détachement autogénique est relié à l'activité de broutage. En effet les plus importantes valeurs du coefficient de détachement autogénique C_{auto} ($\text{cells}^{-1} \text{ m}^2$) ont été obtenues pour les individus P1, P5 et P6 qui représentent les périodes où la pression de broutage atteint ses valeurs maximales (voir figure V.4).

Ce constat est en accord avec l'hypothèse posée par Pinckney et al., [2003], selon laquelle l'effet du broutage du biofilm par la meiofaune n'est pas un mécanisme régulateur primaire ou direct dans la dynamique du biofilm épilithique. En effet, les brouteurs jouent probablement un rôle secondaire en disséquant la matrice épilithique, ce qui altère la structure des microalgues qui la composent et modifie sa capacité de cohésion au substrat.

Il a été déjà rapporté dans la littérature que l'activité des brouteurs par bioturbation par exemple, peut affecter les processus régissant la dynamique du biofilm. Ainsi, Mathieu et al. [2007] indiquent que les *Nématodes* influent sur le taux de transfert d'oxygène dans un biofilm artificiel de diatomées, alors que Sabater et al. [2003] et Gaudes et al. [2006] ont montré que la meiofaune (les *Nématodes* principalement) peut influencer l'émission de métabolites nauséabonds par les cyanobacteries des biofilms. Aussi, nos résultats suggèrent que le processus de détachement autogénique régit par l'activité bactérienne peut aussi être favorisé par une importante activité des brouteurs.

V. 3. Conclusion et perspective

Dans ce travail, l'utilisation d'un jeu de paramètres variables qui tient compte de l'évolution de la composition et de la structure du biofilm épilithique nous a permis de mieux appréhender et cerner la dynamique temporelle de sa biomasse. Ceci nous a permis de bien reproduire un schéma annuel (Septembre 2008 à Septembre 2009) de la dynamique du biofilm épilithique enregistré sur la Garonne. Aussi, la pression de broutage a été prise en considération (pour la première fois à notre connaissance) dans cette étude afin de surmonter les limites des anciens modèles.

A travers les processus de détachement chronique et catastrophique, l'hydrodynamique semble régir la dynamique du biofilm épilithique durant les périodes de crues dues aux fortes précipitations entre Octobre 2008 et Février 2009 et à la fonte des neiges entre Mars et juin 2009. Pendant les 4 cycles de croissance observés durant ces périodes de forte hydrodynamique, les taxa dominants sont les diatomées fermement attachées, *Achnantheidium biasolettianum*, *Achnantheidium minutissimum*, *Nitzschia dissipata*, *Grunow*, *Nitzschia fonticola Grunow in Cleve et Möller*, *Encyonema minutum* et *Gomphonema olivaceum Brébisson*. Néanmoins, la résistance au détachement par l'effet de l'hydrodynamique entre ces cycles de croissance différent et les diatomées coloniales *Encyonema minutum* et *Gomphonema olivaceum Brébisson* semblent être les plus résistantes avec la valeur la plus basse du coefficient de détachement durant le cycle de croissance à forte hydrodynamique (P4) où elles sont dominantes.

Durant les périodes d'étiage, qui correspondent aux périodes de fortes températures et aux pics de pression de broutage, la dynamique du biofilm épilithique est régulée par les processus des détachements chroniques et autogénique ainsi que par la pression de broutage. Cependant, la pression de broutage estimée paraît négligeable (en moyenne 1% de la biomasse épilithique est consommée par les brouteurs), ceci même durant les pics de broutage qui atteignent un maximum de 6% de biomasse épilithique broutée. Ainsi, l'activité des brouteurs semble jouer un rôle plutôt secondaire dans la dynamique du biofilm, en déstabilisant la structuration des couches algales et en modifiant leurs capacités d'accrochage aux substrats [Sabater et al., 2003; Gaudes et al., 2006; 2007]. Il serait donc intéressant d'intégrer le rôle de la bioturbation pour de futures améliorations et raffinements du modèle pour décrire au mieux la dynamique du biofilm épilithique dans les cours d'eau.

V.4. Publication en cours de préparation Se référer à la page suivante.

Title: Modeling interaction between local hydrodynamics and stream epilithic biofilm structure and dynamics.

Type of paper: Full Paper.

Authors' names and affiliations: Myriam Graba^{1, 2, 3}, Sabine Sauvage^{1,2*}, Nabil Majdi^{1,2}, Benoit Mialet^{1,2}, Frédéric Y. Moulin^{4,5}, Gemma Urrea⁶, Evelyne Buffan-Dubau^{1,2}, Michèle Tackx^{1,2}, Sergi Sabater^{6,7} and José Miguel Sanchez-Pérez^{2,1}

¹ Université de Toulouse; INP, UPS; EcoLab (Laboratoire d'Ecologie Fonctionnelle et Environnement); Avenue de l'Agrobiopôle, 31326 Castanet Tolosan, France

² CNRS; EcoLab; 31326 Castanet Tolosan, France

³ Université Abderrahmane Mira, Route de Tharga Ouzemour, 06000 Bejaia, Algeria

⁴ Université de Toulouse ; INPT, ENSEEIHT, UPS ; IMFT (Institut de Mécanique des Fluides de Toulouse); F-31400 Toulouse, France

⁵ CNRS; IMFT; F-31400 Toulouse, France

⁶ Institute of Aquatic Ecology, Faculty of Sciences, University of Girona, Campus Montilivi 17071, Girona, Spain

⁷ Catalan Institute for Water Research, H₂O building, Scientific and Technological Park of the University of Girona, Emili Grahit 101- 17003 Girona, Spain

*Corresponding author

Tel : +33 (0) 5 62 19 39 85

Fax : +33 (0) 5 62 19 39 55

Email address: sabine.sauvage@ensat.fr

Address : ENSAT/ EcoLab, Avenue de l'Agrobiopôle, 31326 Castanet Tolosan, France

ABSTRACT

In this study we tested a new method for modeling epilithic biofilm dynamics by considering changes in its algal composition and structure. We used the system of equations of *Uehlinger et al.*, [1996] with two additional terms. The first developed by *Boulêtreau et al.*, [2006] to describe the autogenic detachment and the second was added by us to consider grazers pressure. Moreover, friction velocity was considered as external variable of forcing the detachment rather than flow discharge as in the original equations. The model describes well an annual (September 2008 to September 2009) pattern of epilithic biofilm biomass measured in the Garonne River as a concatenation of growth cycles reproduced using different sets of empirical parameters. This new approach allows evaluating the dominant process in each growth cycle and reproducing the six cycle of growth observed in the studied period with better values of χ^2 of conformity and Nash-Sutcliffe coefficient of efficiency E than a parameterization with a single set of empirical parameters.

Grazer pressure of the most dominant invertebrates unregistered (*Nematodes*, *Chironomidae* and *Trichoptera* larvae) in term of percentage of g AFDM $\text{m}^{-2} \text{day}^{-1}$ grazed was negligible (a maximum of 6% of total biofilm biomass in October 2008), but grazers activity seems to affects biofilm dynamics through bioturbation and dislocation of the epilithic matrix that increases the autogenic detachment of biofilm matter in the low flow periods.

Keywords: Epilithic biofilm, open-channel flow, gravel bed roughness, friction velocity, biomass dynamics, turbulent boundary layer, Algal composition.

1. Introduction

'Epilithic biofilm' consists of a complex micro-organism community that grows on gravel bed rivers and includes algae, bacteria, fungi and microfauna; imbedded within a polysaccharidic matrix [Lock, 1984; Wetzel, 2001]. Algae account for more than 30% of total biomass [Peterson, 1996] and were shown to control either biomass [Sobczak, 1996] or diversity [Jackson *et al.* 2001] of bacteria by providing organic nutrient and physical habitats. This community was largely investigated in the last years since we know that it plays a major role in fluvial ecosystems because it can greatly influence primary production [Minshall, 1978; Lock, 1984], secondary production [Fuller *et al.* 1986; Mayer and Likens, 1987; Winterbourn, 1990], decomposition [Ladd *et al.*, 1982; Ford and Lock, 1987], and nutrient retention [Paul and Duthy, 1989; Mulholland *et al.* 1991].

Over the past year a large number of mathematical model have been developed that were used to describe the temporal biomass dynamics of epilithic biofilm. Earliest simple models [e.g., McIntire, 1973; Horner and Welch, 1981; Horner *et al.*, 1983; Momo, 1995; Uehlinger *et al.*, 1996; Saravia *et al.*, 1998] relate the biomass dynamics of epilithic biofilm with regards to environmental variables such as nutrient concentration, light intensity, temperature and hydrodynamics. The main processes involved in these models can be summarized in the equation: $dB/dt = C + G - D$, where B is the biomass, C the colonization function, G the growth function and D the detachment function, which can describe chronic, autogenic (self-generated) or catastrophic detachment, or a combination of these. These models have been developed either to explain processes observed in natural streams and rivers [Uehlinger *et al.*, 1996; Saravia *et al.*, 1998], or in artificial channels and laboratory streams [McIntire, 1973]. In some cases, the processes of colonization and growth are not modeled separately [Horner and Welch, 1981; Horner *et al.*, 1983; Uehlinger *et al.*, 1996] or the detachment process is ignored [Momo, 1995].

More recently, *Asaeda and Hong Son* [2000; 2001] presented a relatively complex model, different from the precedent models as it considers the epilithic biofilm composed of layers of filamentous and non-filamentous species of algae with two different functions of growth and detachment for each form of algae. Another complex model is the one developed by [*Flipo et al.*, 2004], where the growth of epilithic matter is considered to be the same as for the phytoplanktonic one but with two different equations of the nitrifying and the heterotrophic bacterial activities.

Nevertheless, all these models don't take account of the ecological succession and the intra-specific competition in the algal and bacterial composition and its influence on the structure and dynamics of the epilithic matrix. The ecological succession considered to be one of the great theories of ecology [*Tilman*, 1982], has been reported in several studies [e.g. *Stevenson*, 1983; *Pringle*, 1990; *McCormick and Stevenson*, 1991; *Johnson et al.* 1997; *Lyautey et al.*, 2005a; 2005b; *Villeneuve et al.*, 2010] of the epilithic biofilm communities as a response and adaptation to seasonal disturbances of the environmental conditions and also to a continual competition between species that have highly different characteristics and conditions of colonization, growth and detachment [*Stevenson*, 1983]. This competition controlled by several environmental factors, is mainly driven by nutrient availability [*Pringle*, 1990; *Miller et al.* 1992], light intensity [*Hudon and Bourget*, 1983; *Steinman and McIntire*, 1986 ; *Laviale et al.*, 2009; *Villeneuve et al.*, 2010], hydrodynamic fluctuations [*Peterson* , 1987; *Seath and Hambrook*, 1988; *Ghosh et Ghor*, 1998; *Morgenroth and Wilderer*, 2000; *Biggs et al.*, 2002; *Villeneuve et al.*, 2010] and temperature [*Lyautey et al.*, 2005a, 2005b].

Among these environmental factors, hydrodynamics is the main agent of natural disturbance in lotic ecosystems since stream and river can be affected to some extent by extremely high or low flow. In addition, extreme flood have been intensified by human modification and

degradation of catchment and in some area might intensify further in view of the forecasted effects of climate change (intensified precipitations and drought).

In this study, based on the results of *Moulin et al.* [2008], *Graba et al.* [2010] and *Graba et al.* [2011] in experimental flumes, where the resistance of biofilm to detachment has been found to be function of local hydrodynamics on the boundary layer where it was grown, we propose a new approach for modeling the dynamic of epilithic biofilm by considering the effect of local hydrodynamics, the evolution of taxonomic composition and diversity of the epilithic biofilm and their influences on structure and dynamics of epilithic biofilm. This new approach was applied to reproduce the results of in situ measurements in the Garonne River (Toulouse, France). Thus, we used the model of *Uehlinger et al.*, [1996] with the additional term developed by *Boulêtreau et al.*, [2006] to describe the autogenic detachment and in which we moreover added a term to describe the loss by grazing. The friction velocity u_* was considered as the external variable of forcing the detachment [*Graba et al.*, 2010; 2011] rather than flow discharge Q as in the original model. Also the empiric parameters of the model was considered to be variable since a constant parameterization like in the original model do not reproduce well the measured data as it doesn't take into account the variations of the characteristics of the biofilm matrix (structure, résistance etc).

2. Materials and methods

2.1. Study site

The Garonne River (South-west France) is a large river (eight orders, 647 Km long) with pebbles banks covered by epilithic biofilm even in channel up to the seventh order. Study site is located 30 Km upstream (sixth order) of Toulouse. The mean daily discharge at Toulouse is $200 \text{ m}^3 \text{ s}^{-1}$ (minimum $30 \text{ m}^3 \text{ s}^{-1}$ to maximum $3500 \text{ m}^3 \text{ s}^{-1}$). During the low water period (from July to October), the mean discharge is about $50 \text{ m}^3 \text{ s}^{-1}$ and the river is characterized by a shallow (<1.5 m) and wide bed (100 m) with a mean water velocity on the river bed of 0.5 m

s⁻¹. Low turbidity (<30 NTU) favors the development of epilithic biomass [*Boulêtreau et al.*, 2006].

2.2. Biological sampling and measurements

2.2.1. Epilithic and drift biomass

Samples were collected weekly from September 2008 to September 2009 when discharge was lower than 200 m³ s⁻¹ and the samples were noted (A201 until A239). For each sampling date, four cobbles were hand collected using plastic bags to prevent loss of epilithic biofilm aggregates during the sampling. To consider water level changes and depth where the biofilm typically develops [*Ameziane et al.*, 2002], cobbles were collected on a cross section from a reference point in the riverside so that water height above cobbles remained between 30 and 50 cm. Collected pebbles were transported to the laboratory with minimal disturbance within 2 h. Biofilm was scrapped of the upper surface of each cobble firstly with a cutter and secondly with a toothbrush and suspended with filtered water (0.2 µm). The Biofilm samples were dried at 105° C for 16 hours to obtain biofilm dry mass (DM) and then combusted (500° C) for 8 hours to determine ash-free dry mass (AFDM)

To relate sample biomass values to the corresponding area on the cobbles, sampled areas were determined as follows: scraped cobbles were photographed, and the surface of biofilm which had been removed was clearly visible and measured using ImageJ software version 1.38 [*Abramoff et al.*, 2004].

2.2.2. Algae

Microalgal pigments and taxonomic composition were determined from 8 pebbles collected at each simple at the 13 following dates (07 and 15/10/2008, 12 and 19/11/2008, 07/01/2009, 24/02/2009, 25/03/2009, 20/04/2009, 15/06/2009, 13/07/2009, 12/08/2009, 08 and 22/09/2009) of the studied period (see Figure 2b). Four pebbles were used to determine algal pigment concentrations: for each pebble, epilithic biofilm was scraped-off as described above

for biomass determination and was then preserved at -80°C until pigment extraction. Frozen biofilm samples were freeze-dried, and pigments were extracted and analysed using High-Performance Liquid Chromatography following the procedures detailed by *Majdi et al.* [2011]. On each sampling occasion, four replicate biofilm suspensions were centrifuged (3220 g, 20 min). Pellets were freeze-dried and thoroughly homogenized. Then, 250 mg aliquots were removed from each pellet. Algal pigments from each pellet aliquot were then extracted three times (15 min at -20 °C) with a total of 25 ml (10, 10, and 5 ml) 98 % cold-buffered methanol (with 2 % of 1 M ammonium acetate) following Buffan-Dubau & Carman (2000b). Algal pigment release was favoured at each extraction step by an ultrasonication probe (Sonifier 250A, Branson Ultrasonics corp., Danbury, CT, U.S.A.).

One ml of the pigment solution so obtained was then filtered on 0.2 µm PTFE syringe filter and analyzed using a high-performance liquid chromatograph (HPLC) consisting of a 100 µl loop auto-sampler and a quaternary solvent delivery system coupled to a diode array spectrophotometer (LC1200 series, Agilent Technologies inc., Santa Clara, CA, U.S.A.). The mobile phase was prepared and programmed according to the analytical gradient protocol described in *Barlow et al.* [1997]. Pigment separation was performed through a C8, 5 µm column (MOS-2 HYPERSIL, Thermo Fisher Scientific inc., Waltham, MA, U.S.A.). The diode array detector was set at 440 nm to detect carotenoids, and at 665 nm to detect chlorophylls and pheopigments [*Wright et al.*, 1991]. Data analysis was performed using ChemStation software (version A.10.02, Agilent Technologies inc.). Pigments were identified by comparing their retention time and absorption spectra with those of pure standards pigments (DHI LAB products, Hørsholm, Denmark). Each pigment concentration was calculated by relating its chromatogram's peak area with the corresponding area of calibrated standard.

Pigment concentrations were expressed as $\mu\text{g cm}^{-2}$ and chlorophyll *a* (Chl *a*) concentration was used as an indicator of total algal biomass of the epilithic biofilm [Descy and Mérens, 1996]. Relative percentages of the different algal classes were determined using the biomarker pigment concentrations of algal classes in biofilm and pigment ratios from pure cultures : Chl *a* / chlorophyll *b* = 0,75 for green microalgae, Chl *a*/zeaxanthin = 1.7 for cyanobacteria and Chl *a*/fucoxanthin = 1.4 for diatoms [Everitt *et al.* 1990].

For taxonomic algal composition, biofilm was removed from the upper surface of the 4 other collected pebbles with a sterile toothbrush and suspended in filtered (0.2 μm) water (50 mL). The biofilm suspension was preserved with glutaraldehyde (1% final concentration) and stored at 4°C in darkness until microscopic examination at 1000 \times .

2.2.3. Grazer's account and estimation of biomass biofilm grazing

On each sampling occasion, the biofilm organic fraction was extracted from four replicate cobbles using a modified gravity gradient centrifugation technique involving Ludox HS-40 after Pfannkuche and Thiel [1988], then poured through 40- μm meshes sieve. The biofilm-dwelling organisms retained on the 40- μm mesh (i.e., meiofauna and macrofauna) were then preserved in formaldehyde (5% final concentration) and stained with 1% Rose Bengal. At least 200 organisms were counted per replicate subsample in a Dolfuss cell (Elvetec services, Clermont-Ferrand, France) under a stereomicroscope (9 \times –90 \times), to measure their density. Organisms were classified to best practical taxonomic groups: nematodes, rotifers, Chironomidae and Trichoptera larvae were the most abundant groups.

Except for rotifers, which were expected to graze on pelagic preys [Kathol *et al.*, 2011], The other biofilm-dwelling taxa were expected to feed primarily on biofilm organic sources [Majdi *et al.* unpubl. data; Berg, 1995; Majdi *et al.*, 2011]. The biomass of these taxa was determined in terms of Dry Mass content (DM) as follows: at least 20 Chironomidae and 10 Trichoptera larvae were isolated in small aluminium cups while counting, and dried for 48

h at 50 °C to weight their DM. The DM of at least 100 nematodes was assessed after biometric conversions of their body dimensions after *Andrassy* [1956], assuming a specific gravity of 1.13 [*Giere*, 2009].

Production P (mgDM m⁻²) of nematodes, Chironomidae and Trichoptera larvae was calculated after *Plante & Downing's* [1989] regression. This method was recently recognized to give the most reliable estimates of invertebrate production over other regressions available in the literature [*Butkas et al.*, 2011]. Production was expressed on each sampling occasion as daily P_d (mgDM m⁻² day⁻¹) by dividing P by 365. Then, daily biofilm consumption TFN_{Gr} (mgAFDM m⁻² day⁻¹) = $P/(AE \times NPE)$ where P = daily invertebrate production (mgDM m⁻² day⁻¹), AE = assimilation efficiency (assimilation/ingestion), and NPE = net production efficiency (production/assimilation). $AE = 0.3$ and $NPE = 0.4$ according to *Benke & Wallace* [1980] and *Hall et al.* [2001].

2.3. Environmental variables and hydrodynamic measurements

Mean daily flow discharge was supplied by a gauging station of the French water authorities (DIREN Midi-Pyrénées) located 10 km upstream the study site. Global daily radiation was provided by a meteorological station situated at INRA Toulouse (Institut Nationale de Recherche Agronomique de Toulouse). Each global daily radiation (J cm⁻²) was first converted to daily integrated photosynthetically (400–700 nm) active radiation I (J cm⁻²) according to *Steemann-Nielsen* [1975]. To compare with *Uehlinger et al.* [1996], I was converted as a photon flux density expressed as E m⁻² (equivalent to mol m⁻²). Daily mean temperature was provided by a probe (YSI) installed near the reference point of sampling and measurement.

The flow velocities and the water depth were measured weekly in three points surrounding the surface where the four pebbles were sampled with a velocity meter (*Flow-mate 2000*). The mean longitudinal velocity U_{moy} was estimated as an average value of the measured velocities

at 2.5 cm from the bottom, at 40% and 80% of the water depth with respective weight factors of 1, 2, and 1. Daily depth water values h (m) were interpolated or extrapolated from a logarithmic correlation between the weekly measured water depth and the corresponding daily mean discharge Q ($\text{m}^3 \text{s}^{-1}$) ($h = 0.27 \ln(Q) - 0.61$, with $R^2 = 0.71$).

To estimate the Nikuradse equivalent sand roughness k_s of the gravel bed in the AFDM sampling surface, at three sampling times, 60 pebbles collected randomly along the distance of 33 to 46 m from the reference point. Grain size distributions were determined with the measured pebbles diameters in the vertically oriented axis of the 180 sampled pebbles [Wiberg and Smith, 1991]. Most existing formulas for the hydraulic resistance coefficient in natural gravel bed rivers use the single roughness height $\Delta = d_{84}$ (d_{84} is the grain size for which 84% of the bed is finer) to estimate the Nikuradse equivalent sand roughness as $k_s = 3-3.5 d_{84}$ [Griffiths, 1981; Bathurst, 1985; Bray, 1985; Wiberg and Smith, 1991; Pitlick, 1992].

A number of methods are available in literature for estimating the friction velocity u_* from field observations [see Wiberg and Smith, 1991; Nezu and Nakagawa, 1993; Wilcock, 1996; Nikora et al., 2001]. In this study, when the water depth h is much larger than the roughness height Δ ($h/\Delta \geq 5$) it was inferred from the log wake law formulas:

$$\frac{U}{u_*} = \frac{1}{\kappa} \ln \left(\frac{z-d}{k_s} \right) + A + w \left(\frac{z}{h} \right) \quad (3)$$

$$w \left(\frac{z}{h} \right) = \frac{2\Pi}{\kappa} \sin^2 \left(\frac{\pi z}{2h} \right) \quad (4)$$

Where z is the distance from the bed, U is the flow velocity at z , κ is the Von Karman constant ($\kappa \approx 0.4$), d the displacement length (also known as a zero-plane displacement, $d = 0.75k_s$ [Jackson, 1981; Nezu and Nakagawa, 1993]), A being a constant that depends on flow regime ($A \approx 8.5$ for fully rough flows, i.e. with a roughness Reynolds number $k^+ > 70$

[see e.g. *Nezu and Nakagawa* , 1993]), $w(z/h)$ is a wake function estimating the deviation from the standard log law of the velocity profile in the outer region ($z/h > 0.2$)[*Coles*,1956] .

Π is Coles' wake strength parameter which is dependent on $Re_* = u_* h / \nu$, a Reynolds number depending on friction velocity [*Nezu and Nakagawa* , 1993].

In the period of low flows when the ration h/Δ became less than 15 we followed *Wiberg and Smith* [1991] which found a log linear relation between the mean velocity normalized by shear velocity \bar{U}/u_* and the ratio h/d_{84} in spite of the fact that velocity profiles deviate from the logarithmic law:

$$\frac{\bar{U}}{u_*} = 2.4 \ln \left(\frac{h}{d_{84}} \right) + 2.04 \quad (5)$$

The relation (5) where established using the mean velocity profiles measured in nine mountain streams in Colorado with a lognormal distribution of gravel bed (which is the case of our study site) .

2.4. Numerical model description

We used the structure of differential equation developed by *Uehlinger et al.*, [1996] with the additional term developed by *Boulêtreau et al.*, [2006] to describe the autogenic detachment and in which we moreover added a simple function to describe the loss by grazing. The flow discharge Q was replaced by friction velocity u_* as the external variable of forcing the detachment [*Graba et al.*, 2010].

$$\frac{dB}{dt} = G - D - L_{Gr} = \underbrace{\mu_{\max} B}_{G1} \underbrace{\frac{1}{1 + k_{inv} B}}_{G2} \underbrace{\exp(\beta(T - T_0))}_{G3} \underbrace{\frac{I}{I + k_I}}_{G4} - \underbrace{C_{det} u_* (B - B_0)}_{D1} - \underbrace{K_{flood} u_* (B - B_0)}_{D2} - \underbrace{C_{auto} B b (B - B_0)}_{D3} - \underbrace{TFN_{Gr}}_{LGr} \quad (6)$$

$$K_{flood}(u_*) = \begin{cases} 0 & \text{for } u_* < u_{*crit} \\ K_{cat} & \text{for } u_* \geq u_{*crit} \end{cases} \quad (7)$$

Where B (g m^{-2}) is the epilithic biofilm biomass, t (days) the time, T ($^{\circ}\text{C}$) is the mean daily temperature, $T_0=20^{\circ}\text{C}$ the reference temperature biomass, I (E m^{-2}) the daily integrated light intensity and B_0 the minimal biomass that allows the epilithic biofilm community to recover [Uehlinger *et al.*, 1996]. In the differential equation (6), G is a growth function formed by: The linear term $G1$, which describes the exponential increase in biomass with μ_{max} (day^{-1}) the maximum specific growth rate at the reference temperature T_0 ; $G2$, describes the effect of density limitation and characterizes the biomass limitation of the growth rate with k_{inv} ($\text{g}^{-1} \text{m}^2$) the inverse half-saturation coefficient, it accounts for the phenomenon of biomass growth rate decreasing with increasing epilithic biofilm mat thickness, due to limitations in light and nutrient concentration in the inner layers of the biofilm; $G3$ and $G4$ are other limitation terms that account for seasonal variation of temperature and light on the growth rate, with β ($^{\circ}\text{C}^{-1}$) coefficient of temperature dependence and k_I (E m^{-2}) the light half saturation coefficient. D is the detachment function, composed of: $D1$, which describe the chronic detachment as controlled here by the friction velocity u_* (m s^{-1}) and the biomass B (g m^{-2}) and C_{det} ($\text{s m}^{-1} \text{day}^{-1}$) an empirical detachment coefficient; $D2$, describes the catastrophic loss or detachment during bed moving spate when friction velocity u_* is higher than a critical velocity u_{*crit} that leads to an important loss in epilithic matter correlated to the empirical coefficient K_{flood} ($\text{s m}^{-1} \text{day}^{-1}$); $D3$, describes the autogenic detachment, called also the self-generated detachment, a sizeable and sudden loss of epilithic matter due to a decrease of attached biomass resistance to floating and drifting, this occurs when biofilm became thicker and less cohesive under the effect of senescence and various maturation process of deeper algal layer. Self-generated detachment was assumed to be mainly triggered by the bacterial degradation of the biofilm

mat, which is strongly controlled by temperature, $D3$ was formulated as an increasing function of biomass of biofilm standing stock (thus proportional to $B-B_0$ and an empirical autogenic detachment coefficient C_{Auto} (cells⁻¹ m²)) and of the active bacterial density Bb (cells m⁻²) [Boulêtreau et al., 2006].

The active bacterial density Bb was described by a differential equation composed by a growth and a loss term:

$$\frac{dBb}{dt} = \left[\underbrace{\mu_{Bb} \exp(\beta_{Bb} (T - T_0))}_{G_{Bb}} - \underbrace{C'_{det} B}_{D_{Bb}} \right] Bb \quad (8)$$

The growth term G_{Bb} was expressed as an Arrhenius or Van't Hoff equation where μ_{Bb} (day⁻¹) is the maximum specific growth and β_{Bb} (°C⁻¹) coefficient of temperature and the loss term D_{Bb} was expressed as a detachment term related to the biofilm biomass loss. Other kind of loss (death, lysis) were included in μ_{Bb} [Boulêtreau et al., 2006]. The last term L_{Gr} in equation (6) represents the loss by grazing, it is considered equal to TFN_{Gr} (g AFDM m⁻²day⁻¹) the total food needs of the dominant biofilm grazers (see paragraph 2.2.3).

The differential equations (6), (7) and (8) were solved numerically by coding the fourth-order Runge-Kutta method in Fortran 90. Preliminary tests demonstrated that a time step fixed at 3 h was a good condition to reduce errors caused by numerical integration. Values of the input friction velocity u_* at each time step were obtained by linear interpolation of the measured data. We noted that in equation (6), inferred from the model of *Uehlinger et al.* [1996], colonization is not considered. We therefore decided to describe the colonization process by an initial condition for the biomass, adopting a numerical parameterization [Belkhadir et al., 1988; Capdeville et al., 1988] to determine the value of the initial epilithic biomass denoted

B_{init} . B_0 was set to 0, a parameter found unnecessary after check and omitted from the calibration. The initial value B_{init} was fixed in accordance with previous studies showing that epilithic bacterial densities represented on average $3 \cdot 10^{10}$ cells (g AFDM)⁻¹ [Lyautey *et al.*, 2003, 2005a, Boulêtreau *et al.*, 2006].

Two indices were used to test the performance of the model and the agreement between measured and simulated results: the χ^2 of conformity [Uehlinger *et al.*, 1996] given by:

$$\chi^2 = \sum_{i=1}^N \left(\frac{B(t_i) - B_{meas,i}}{ES_{meas,i}} \right)^2 \quad (9)$$

and the Nash-Sutcliffe coefficient of efficiency E [Lekfir *et al.*, 2006; Kliment *et al.*, 2007]:

$$E = 1 - \frac{\sum_{i=1}^N (B_{meas,i} - B(t_i))^2}{\sum_{i=1}^N (B_{meas,i} - \overline{B_{meas}})^2} \quad (10)$$

where $B_{meas,i}$ is the measured biomass and $B(t_i)$ the predicted biomass at time i , $ES_{meas,i}$ is the standard error in $B_{meas,i}$, $\overline{B_{meas}}$ is the average of all measured values and N is the number of measurements. Generally the model is deemed perfect when E is greater than 0.75, satisfactory when E is between 0.36 and 0.75 and unsatisfactory when E is smaller than 0.36 [Krause *et al.*, 2005].

3. Results and discussions

3. 1. Environmental variables and biomass dynamics

Active radiation (I) exhibited a typical seasonal cycle between an irradiance of 70 E m^{-2} in summer to 3 E m^{-2} in winter (Figure 1a). Water temperature described a parallel pattern,

varying between 25 °C in August and 4 °C in December (Figure 1b). During the measurement period (September 2008 to September 2009), the Garonne River exhibited stable hydrology in with a mean flow of 28 m³ s⁻¹ (minimum 19 m³ s⁻¹ to maximum 74 m³ s⁻¹) in the low water period from September 2008 to the end of October 2008 , a disturbed hydrological period in winter with a mean flow of 176 m³ s⁻¹ (maximum 814 m³ s⁻¹ to minimum 36 m³ s⁻¹) from November 2008 to June 2009 followed by another low water period from July to September 2009 with a mean flow of 52 m³ s⁻¹ (maximum 174 m³ s⁻¹ to minimum 18 m³ s⁻¹) (See figure 2a).

Epilithic biomass estimated using masses of AFDM per square meter exhibited a pattern with six successive peaks of biomass corresponding to six cycle of growth during the studied period (figure 2), the two firsts occurring in the period of autumn 2009 (in September 2008 and November 2008), followed by two peaks in winter (a peak in January and another in Mars 2009) and finally two peaks in summer (June and August 2009). Biomass (AFDM) reached maximums of 31.47±1.93 and 28.48±2.63 (gm⁻²) in autumn 2009, 58.33±4.32 and 55.42±3.80 (gm⁻²) in winter 2009 and maximums of 39.67±4.04 and 34.68±2.97 (gm⁻²) in the low flow period of summer 2009.

3.2. Algae and pigment and taxonomic composition

In accordance with later results (*Eulin & Le Cohu, 1998; Tessier et al., 2002; Améziane et al., 2003*), determination of % of Chl-a by type of algae (figure 3) shows that diatoms largely dominated the phytobenthic communities in the Garonne River over the whole study period (67–99%). However we denoted a non negligible presence of Cyanobacteria (16%) and green algae (6%) in November 2008, (12–16%) of Cyanobacteria and (2–4%) green algae between end of April and beginning of Jun 2009 and relative peaks of Cyanobacteria (27%) and green algae (7%) in July 2009 (figure 3).

Diatom species richness was relatively high, varying from 25 to 44 taxa (given for each sample at the bottom of each bar in Fig. 4). Among those taxa only 18 taxa unregistered a relative abundance values that exceeded 5% (Table1). The temporal dynamics of the 6 most abundant taxa (average relative abundance >5%) presented in figure 5 shows that *Achnantheidium minutissimum* (Kütz.) Czarnecki was the most dominant taxa with an average relative abundance of 14.94% and a peak of relative abundance equal to 56.80% registered in the sample A239 (22/09/09). *Achnantheidium biasolettianum* (Grun.) registered an average relative abundance of 7.97% and a peak equal to 48.60% in the sample A225 (15/06/09). *Melosira varians* Agardh with 6.59% as averaged relative abundance registered two peaks during the low flow periods (samples A205 (07/10/08) and A233 (12/08/09)) while *Cyclotella atomus* Hustedt with 6.50% as averaged relative abundance registered a pick of 31.99% only in the last low flow period (A237,08/09/2009). Finally, *Nitzschia dissipata* (Kut.) and *Nitzschia fonticola* Grunow (Averaged relative abundance=6.99 and 5.50% respectively) registered picks of relative abundance in the winter of the studied period (A210 (19/11/2008) and A213 (07/01/2009)).

3.3. Grazers

Most nematodes encountered during the study period were from the species *Chromadorina bioculata* (Schultze in Carus, 1857) and *Chromadorina viridis* (Linstow, 1876), detailed in Majdi *et al.* [2011]. These both species were classified as epistrate-feeders after Traunspurger [1997], so that they were strongly expected to feed on biofilm algae. Although being extremely abundant in the biofilm (in average 181859, but up to 613437 ind m⁻²), their low individual biomass rendered their grazing pressure $TFN_{gr} = 27$ (0.03–126) mgAFDM m⁻² d⁻¹ relatively low compared to that of Chironomidae $TFN_{gr} = 152$ (2–553) mgAFDM m⁻² d⁻¹, and Trichoptera larvae $TFN_{gr} = 131$ (4.5–394) mgAFDM m⁻² d⁻¹. Taken together, total TFN_{gr} was particularly high during summer peaking at 810 mgAFDM m⁻² d⁻¹ (17/08/2009). Another

important grazing period took place in October 2008 with TFN_{gr} peaking at $724 \text{ mgAFDM m}^{-2} \text{ d}^{-1}$ (15/10/2008) (see figure 6).

3.4. Hydrodynamic and boundary layer parameters

The grain size distribution established using the vertically oriented axis of cobbles follows a lognormal distribution and gives a value of the 84th percentile size $d_{84}=5.45 \text{ cm}$. In the sampling and measurement period, at the low flow period ($h_{min}=0.2\text{m}$) an estimation of u_* with the approximation of rectangular uniform flow from $u_* = \sqrt{g h S}$ gives a value of $Re_{*min}=8800>2000$ (the slope $S=0.1\%$). According to this, at highest regime, the value of $Re_* > Re_{*min} > 2000$. So equations (3) and (4) were used to estimate the friction velocity when the water depth h is much larger than the roughness height Δ ($h / \Delta \geq 15$), with the values of velocity at $z=0.4h$ ($U_{40\%}$) and $\Pi=0.2$ ($Re_*>2000$) [See Nezu and Nakagawa, 1993]. The data record of daily $U_{40\%}$ was estimated by interpolation and extrapolation in a polynomial correlation ($U_{40\%}=0.0001 Q^2 - 0.0024 Q + 0.1416$, $R^2=0.93$) between the weekly measured values of $U_{40\%}$ and the corresponding values of mean daily observed flow discharge.

In the period of low flows when the ratio h / Δ became less than 5, the values of mean daily velocities \bar{U} used in equation (5) to infer friction velocity was interpolated or extrapolated from a polynomial correlation between the calculated mean velocities from measured velocities and the corresponding mean daily discharge ($\bar{U} = 10^{-3} Q^2 + 31 \cdot 10^{-3} Q + 1549 \cdot 10^{-4}$, $R^2=0.91$). The frictions velocities obtained for the studied period is represented in figure (2 b).

3. 5. Model testing and evaluation

In a first simulation of the AFDM dynamics in the study site the model (equations 6, 7 and 8) was calibrated with the initial biomass value $B_{init} = 1 \text{ (g AFDM m}^{-2}\text{)}$ and by adjusting the

values of the eleven parameters (μ_{\max} , k_{inv} , β , k_I , C_{det} , K_{flood} , u_{*crit} , C_{auto} , μ_{Bb} , β_{Bb} and C'_{det}) in the range of values reported in the literature from field, laboratory, and modeling studies for phytoplanktonic and benthic algae [Auer and Canale, 1982; Borchardt, 1996; Uehlinger et al., 1996; Fothi, 2003; Lyautey et al., 2005a; 2005b; Labiod et al., 2007; Boulêtreau et al., 2006; 2008] to have simulated values with best agreement with the measured one (minimize the χ^2 and optimize E). The result of this first simulation (S1) is presented in figure 7 and the values of the empirical parameters used in this simulation were presented in Table 2. In (S1) the model simulated as well four on the six observed growth cycle, with a value of Nash-Sutcliffe coefficient of efficiency E equal to 0.51 which corresponds to a satisfactory simulation. However, two cycles of growth and detachment (surrounded in red in figure 7) of biofilm were not reproduced by the model. These two cycles correspond to a biofilm growth in the high hydraulics regimes of October to November 2008 and May to June 2009.

The analysis of the temporal dynamics of diatom taxa (Figure 8) classified according to their morphological type (Table 1) shows that the two cycle of growth that was not reproduced by the first simulation are characterized by the predominance of the fixed unicellular taxa type (FU). In fact, in the beginning of the second growth cycle which corresponds to the sample A209, 32.52% are fixed unicellular: 12% are *Achnantheidium biasolettianum*, 10.3 are *Achnantheidium minutissimum* and 8.07% are *Cocconeis placentula Ehrenberg*. In the fifth growth cycle 52.39 % in sample A225 and 52.66% in sample A229 are also fixed unicellular with a maximum of 48.06% of *Achnantheidium biasolettianum* in the sample A225 and a maximum of 18.6 % of *Cocconeis placentula var. lineata* in the sample A229. These fixed unicellular taxa are known to be firmly attached diatoms characteristic of very rapid water with a high resistance to hydrodynamics drag and shear [Wehr and Sheath, 2003]. By contrast, other registered taxa, for example the filamentous *Melosira* (25.85% in the first growth cycle, sample A205), the large free unicellular *Nitzschia dissipata* (17.8% in the third

growth cycle, sample A210) and the colonial *Gomphonema olivaceum* (14.73% in the fourth growth cycle, sample A221), *Cyclotella atomus Hustedt* (31.99% in the sixth growth cycle, sample A237) are more predisposed to shear and detachment [Wehr and Sheath, 2003, Tornés and Sabater, 2010].

Thus, taking account of these results and of the previous results of *Moulin et al.* [2008] and *Graba et al.* [2010, 2011] in the experimental flumes where it was observed that the dynamic and structure of epilithic biofilm and its resistance to detachment depends on the hydrodynamic condition in which it grows; the average values of friction velocities u_* (m s^{-1}) during the six periods of epilithic biofilm growth in the studied period were estimated. The values found varied from 0.021 m s^{-1} in the low flow period to 0.207 m s^{-1} in the high flow regime (See Table 3).

According to all these, the studied period was divided in six periods (noted P1.....P6), each period composed of a growth phase followed by a detachment phase (Table 4 and Figure 7). A second simulation (S2) was then performed with different values of the empirical parameters (k_{inv} , C_{det} , K_{flood} , u_{*crit} and C'_{det}) for each of the six periods. The result of this simulation is presented in Figure 9 and the corresponding values of the parameters in Table 4. With this simulation (S2), the two cycles of growth and detachment (surrounded on figure 7) were well reproduced with better values of the Nash-Sutcliffe coefficient of efficiency $E=0.89$ (>0.75) that corresponds to a perfect modeling and the χ^2 of conformity that decreased to 394.32, so this simulation has better agreement with measured AFDM than the simulation (S1).

Principal component analysis was performed for the values of the variables parameters found (k_{inv} , C_{det} , K_{flood} , u_{*crit} , C_{auto} and μ_{Bb}) and the six growth periods. This analysis distinguished 4 groups of individuals (growth periods) in a plane of axis explaining 55.60% of the variance for the first factor (k_{inv}) and 23.95% of the variance for the second factor (C_{det}) (Figure 10).

The first group composed of the growth cycles P1 and P6 that correspond to biofilm growing in a low flow period is characterized by an important loss by chronic detachment ($C_{det}=0.8 \text{ s m}^{-1} \text{ day}^{-1}$) due to a dominance in P1 of the filamentous *Melosira varians* Agardh (25.9%) while in P6 (32%) are *Cyclotella atomus* Hustedt that is known to grow in linear colonies. We can also notice in figure 8 and table 1 the persistence of the small and firmly fixed unicellular *Achnantheidium minutissimum* (Kütz.) at the end of these two growth cycles. In this group, values of the inverse half-saturation parameter k_{inv} ($\text{g}^{-1} \text{ m}^2$) that accounts for the limitation of biomass growth rate decreasing with increasing epilithic biofilm mat thickness, are very close ($k_{inv} = 0.52$ in P1 and $k_{inv} = 0.5$ in P2) since the maximum biomass unregistered ($31.47 \pm 1.93 \text{ g AFDM m}^{-2}$ in P1 and $34.68 \pm 2.97 \text{ g AFDM m}^{-2}$ in P6) are also close. Moreover, the filamentous and the linear colonies aspect of taxa that dominated give the same structure and aspect to the epilithic matter in these two periods. While catastrophic detachment does not occur in the individuals of this first group, autogenic detachment was important as bacterial activity was maximum in the relatively high temperature of autumn 2008 and summer 2009 (Figure1). Grazing reached a maximum in this first group with peak of grazing in October 2008 ($0.724 \text{ gAFDM m}^{-2} \text{ d}^{-1}$, 15/10/2008) and a summer peaking at $0.810 \text{ gAFDM m}^{-2} \text{ d}^{-1}$ (17/08/2009). Nevertheless, the biomass grazed daily represents only an average of 1% of the available biofilm with a maximum of 6% unregistered on 17/08/2009.

The second group composed of the individuals P2 and P3 which occur in the relatively high flow periods of November 2008 to January 2009, is characterized by the predominance of free unicellular taxa (50.45% in 19/11/2008, 53.37 % in 07/01/09 and 41.14% in 24/02/09). These free unicellular taxa composed mainly of *Nitzschia dissipata* (Kut.) Grunow, *Nitzschia fonticola* Grunow and *Navicula cryptotenella*, are large and fast-growing diatoms that maintain contact with various surfaces by means of a slit in the wall that is termed a raphe [Wehr and Sheath, 2003; Cardinal, 2011]. Chronic detachment is more significant with

$C_{det}=0.6 \text{ s m}^{-1} \text{ day}^{-1}$ in P2 and $C_{det}=0.7 \text{ s m}^{-1} \text{ day}^{-1}$ in P3. While autogenic detachment and grazing were negligible in these two growth cycles, floods occurring at the end of the individuals P2 and P3 caused an important catastrophic loss of biofilm. In fact, values of the critical friction velocities causing this catastrophic detachment are: $u_{*crit} = 0.45 \text{ m s}^{-1}$ in P2 and $u_{*crit} = 0.33 \text{ m s}^{-1}$ in P3, and values of the empirical coefficient of detachment are : $K_{flood} = 5 \text{ s m}^{-1} \text{ day}^{-1}$ in P2 and $K_{flood} = 1 \text{ s m}^{-1} \text{ day}^{-1}$ in P3. This means that even if biofilms that grows in these two period are dominated by the presence of the free unicellular taxa, biofilm growing in the period P2 (in average friction velocity of about $u_* = 0.124 \text{ m s}^{-1}$) is more resistant to shear stress that the one which grows in the period P3 characterized by a less extreme hydrodynamic conditions (average friction velocity of growing $u_* = 0.087 \text{ m s}^{-1}$). This can be explained by the increase in cyanobacteria abundance in the period P2 (as shown by the increase in % of cyano algae Chl-a in figure 3), that displays a higher resistance to scouring for the biofilm, forming cohesive mats as observed in the Llobregat River [Sabater *et al.*, 2003]. This is also in accordance with the previous results of Moulin *et al.* [2008] and Graba *et al.* [2011] in experimental flumes, where the resistance of biofilm to detachment has been found to be function of local hydrodynamics on the boundary layer where it was grown.

The third group composed of the individuals P4 is dominated by colonial diatoms (46.88% on 25/03/09, 34.81% on 20/04/09 and 21.87% in 15/06/09) that grow in a relatively fast flow (u_* during growth phases $=0.193 \text{ m s}^{-1}$), principally *Encyonema minutum* (Hilse in Rabh.) and *Gomphonema olivaceum* (Horn.), asymmetric species that form colonies within mucilaginous tubes. The chronic detachment was low in this group $C_{det}=0.2 \text{ s m}^{-1} \text{ day}^{-1}$, autogenic detachment and grazing negligible, while catastrophic detachment that occurs at the end of this individual caused an important loss of biofilm when friction velocity exceed the critical value of 0.35 m s^{-1} .

Finally, the last group composed of the individual P5 corresponds to a fast growth cycle that occurs at the end of the high flow regime of June 2009 (u_* during growth phases = 0.207 m s^{-1}). In this last individual 52.39 % on 15/06/09 and 52.66% on 13/07/09 are fixed unicellular with a maximum of 48.06% of *Achnanthydium biasolettianum* in the beginning of this growth cycle (15/06/09) and a maximum of 18.6 % of *Cocconeis placentula var. lineata* at the end (13/07/09). The small, fixed unicellular and firmly attached *Achnanthydium biasolettianum* is known to be physiologically more active than larger diatom cells due partly to their large surface to volume ratios. It dominated in very rapid water with a high resistance to hydrodynamics drag and shear [Wehr and Sheath, 2003]. Consequently loss by chronic detachment and the value of the inverse half-saturation parameter were very low ($C_{det}=0.15 \text{ s m}^{-1} \text{ day}^{-1}$ and $k_{inv}=0.15 \text{ g}^{-1} \text{ m}^2$) in this growth cycle.

There is no catastrophic loss in P5, while grazer pressure was important in P5 varying from a maximum of $0.65 \text{ gAFDM m}^{-2} \text{ d}^{-1}$ in the 06/07/2009 to $0.26 \text{ gAFDM m}^{-2} \text{ d}^{-1}$ in the 21/07/2009. But this relatively important grazing does not explain the important loss of biofilm biomass at the end of this cycle (from $39.67 \text{ g AFDM m}^{-2}$ on 29/06/2009 to 7.2 gAFDM m^{-2} on 21/07/2009). This important loss is supposed due to the autogenic detachment that occurred at the end of this cycle. So the coefficient of autogenic detachment was maximum in the individual P5 ($C_{auto}=3.00\text{E-}12 \text{ cells}^{-1} \text{ m}^2$).

Comparison of values of the autogenic detachment coefficients obtained in the six periods P1, P2... and P6 (table 4.) with the evolution of grazers pressure (figure 6) during the studied period, shows that this values are related to the grazing activity. In fact, the highest values of $C_{auto}(\text{cells}^{-1} \text{ m}^2)$ were obtained in P5, P1 and P6 that corresponds to the period when the grazing reached its picking (Figure 6). This supports the hypothesis that direct top-down control of biofilm by meiofauna grazing is not a primary regulating mechanism [Pinckney et

al., 2003]. Indeed grazers while crowding biofilms, likely play a secondary role by modifying the potential bottom-up controls of microalgae through alterations in their structure.

It has been already suggested that grazers activity (e.g. through bioturbation and grazing) could affect key biofilm processes: for instance, *Mathieu et al.* [2007] indicate that nematodes influence the oxygen turnover of artificial diatom biofilms, and *Sabater et al.* [2003] and *Gaudes et al.* [2006] highlight that meiofauna (mainly nematodes) can influence the release of unpleasant odorous metabolites (e.g. geosmin) by cyanobacterial biofilms, implying high economic relevance for fishing industry and drinking water production. Yet, our numerical results also strongly acquiesce that autogenic detachment process that were driven by bacterial activity is also enhanced by grazer's activity.

Conclusions:

Modeling epilithic biofilm with variable parameterization considering variation of the composition, structure and physical characteristics of the epilithic biofilm allows us to understand its temporal dynamics. For the first time, biofilm-dwelling invertebrate and their estimated grazing pressure were considered in this study to overcome some model limitations. Thus, an annual pattern (September 2008 to September 2009) of epilithic biofilm dynamics registered in the Garonne River was well reproduced.

Hydrodynamics through process of chronic and catastrophic detachment controls mainly the dynamic of epilithic biofilm in the high flow periods caused by heavy rainfall (occurring mainly between October and February) and a long annual flood period due to snow-melt (Mars to June). During the four growth cycles observed during these high period flow the dominant taxa were the firmly attached *Achnanthydium biasolettianum* (*Grun.*) *Achnanthydium minutissimum* (*Kütz.*), *Nitzschia dissipata* (*Kut.*) *Grunow*, *Nitzschia fonticola* *Grunow in Cleve et Möller*, *Encyonema minutum* (*Hilse in Rabh.*) and *Gomphonema olivaceum* (*Horn.*) *Brébisson*. Nevertheless, the resistance to detachment differ between these

cycles and the colonial *Encyonema minutum* (Hilse in Rabh.) and *Gomphonema olivaceum* (Horn.) Brébisson seems to have the highest resistance to detachment with the lowest value of the calibrated detachment coefficient.

During the low flow period that corresponds to highest temperature period and when picking of grazers pressure were unregistered, the dynamics of epilithic biofilm is regulated by autogenic detachment and grazer pressure. Calculated daily grazer pressure was found negligible (on average 1% of available biofilm is daily grazed) even at picking periods where the maximum biomass grazed represents only 6% of the available biofilm. However, grazer's activity seems to destabilize algal layers leading profound changes of the biofilm structure and resistance [Sabater *et al.*, 2003; Gaudes *et al.*, 2006; 2007]. This aspect could be integrated in future modelling improvements of biofilm growth processes.

Notations:

A	Log low roughness geometry constant
$AFDM$	Ash Free Dry Mass, $g\ m^{-2}$.
B	Biomass, $g\ m^{-2}$.
B_0	Minimal biomass that allows the epilithic biofilm community to recover, $g\ m^{-2}$.
Bb	Active bacterial density, $cells\ m^{-2}$.
B_{init}	Initial biomass, $g\ m^{-2}$.
$B_{meas,i}$	The measured biomass at time t_i , $g\ m^{-2}$.
$B(t_i)$	The predicted biomass at time t_i , $g\ m^{-2}$.
$\overline{B_{meas}}$	Average of all measured values, $g\ m^{-2}$.
C	Colonization function, $g\ m^{-2}\ day^{-1}$.
C_{det}	Biomass detachment coefficient, $s\ m^{-1}\ day^{-1}$.
C'_{det}	Bacterial detachment coefficient, $s\ m^{-3}\ day^{-1}$.
C_{auto}	Self-generated detachment coefficient, $Cells^{-1}\ m^2$.
Chl-a	Chlorophyll-a, $g\ m^{-2}$.
d	Displacement length, cm.
d_{84}	The grain size for which 84% of the bed is finer, cm
D	Detachment function, $g\ m^{-2}\ day^{-1}$.
DM	Dry Mass, $g\ m^{-2}$.
E	Nash-Sutcliffe coefficient of efficiency.
$ES_{meas,i}$	The standard error in $B_{meas,i}$, $g\ m^{-2}$.
G	Growth function, $g\ m^{-2}\ day^{-1}$.
I	Daily integrated light intensity, $E\ m^{-2}$.
K_{flood}	Biomass detachment coefficient of catastrophic $s\ m^{-1}\ day^{-1}$

K_I	Light half-saturation coefficient, $E\ m^{-2}$
k_{inv}	Inverse half-saturation constant, $g^{-1}m^{-2}$.
k_s	Nikuradse equivalent sand roughness, cm or m.
k^+	Roughness Reynolds number ($= u_* k_s / \nu$);
n	Number of acquisitions for a point of measurement by LDA.
N	the number of measurements of biofilm biomass.
P	Annual production of grazers ($mgDM\ m^{-2}$)
P_d	Daily production of grazers ($mgDM\ m^{-2}\ day^{-1}$)
Q	Flow discharge , $m^3\ s^{-1}$
SE	Standard Error in measured values, $g\ m^{-2}$.
t	The time, days.
T	The mean daily temperature, °C.
T_0	the reference temperature, =20°C.
TFN_{Gr}	The estimated total food needs of the biofilm grazers ($g\ m^{-2}day^{-1}$).
U, W	Instantaneous velocity in the longitudinal and vertical directions, $cm\ s^{-1}$.
\bar{U}, \bar{W}	Time-averaged velocity in the longitudinal and vertical directions, $cm\ s^{-1}$.
U_{moy}	The mean longitudinal velocity, $cm\ s^{-1}$.
$\langle \bar{U} \rangle_x$	X-double-averaged longitudinal velocity, $cm\ s^{-1}$.
u', w'	Root-mean-square value of longitudinal (urms) and vertical (wrms) velocity, $cm\ s^{-1}$.
$\langle \overline{u'w'} \rangle_x$	X-double-averaged turbulent shear stress, $cm^2\ s^{-2}$.
u_*	Friction velocity, $cm\ s^{-1}$ or $m\ s^{-1}$.
u_{*crit}	Critical value of friction velocity, $cm\ s^{-1}$ or $m\ s^{-1}$.
z	Distance from the bed, cm.

z_0	Roughness length, cm.
β	Coefficient of biomass temperature dependence, °C ⁻¹
β_{Bb}	Coefficient of bacterial temperature dependence, °C ⁻¹
μ_{\max}	Maximum specific biomass growth, day ⁻¹ .
μ_{Bb}	Maximum specific bacterial growth, day ⁻¹ .
ν	Water kinetic viscosity, 10 ⁻⁶ m ² s ⁻¹ .
Δ	Roughness height, cm.
κ	Von Karman's universal constant ($\kappa \approx 0.4$).
Π	Coles' wake strength parameter.
χ^2	Coefficient of model conformity.

REFERENCES

- Abramoff M. D., Magelhaes P. J. & Ram S. J. (2004) Image processing with ImageJ. *Biophotonics International*, 11, 36-42.
- Améziane T., Garabetian F., Dalger D., Sauvage S., Dauta A. & Capblancq J. (2002) Epilithic biomass in a large gravel bed river (the Garonne, France): a manifestation of eutrophication? *River Research and Applications*, 18, 343-354.
- Améziane T, Dauta A, Le Cohu R (2003) Origin and transport of phytoplankton in a large river: The Garonne, France. *Archiv für Hydrobiologie* 156:385-404.
- Andrassy I. (1956) Die Rauminhalts-und Gewichtsbestimmung der Fadenwürmer (Nematoden). *Acta Zoologica Hungaria*, 2, 1-15.
- Asaeda, T. and D. Hong Son (2000), Spatial structure and populations of a periphyton community: a model and verification, *Ecol. Model.*, 133, 195-207.
- Asaeda, T. and D. Hong Son (2001), A model of the development of a periphyton community resource and flow dynamics, *Ecol. Model.*, 137, 61-75.
- Auer M.T. and R.P. Canale (1982), Ecological studies and mathematical modelling of *Cladophora* in Lake Huron: 3. The dependence of growth rates on internal phosphorus pool size, *J. Great Lakes Res.*, (8), 93-99.
- Bathurst, J.C. (1985), Theoretical aspects of flow resistance, in gravel bed Rivers , edited by R. D. Hey , J. C. Bathurst and C. R. Thorne,83-108, John Wiley, New York.
- Belkhadir, R., B. Capdeville and H. Roques (1988), Fundamental descriptive study and modelization of biological film growth: -I. Fundamental descriptive study of biological film growth, *Wat.Res.*, 22(1),59-69.
- Berg M. B. (1995) Larval food and feeding behaviour. In *The Chironomidae: biology and ecology of non-biting midges* (ed. P. Armitage, P. S. Cranston & L. C. V. Pinder), pp. 136-168: Chapman & Hall, London, UK.
- Biggs, B. J. F. and R. A. Smith (2002), Taxonomic richness of stream benthic algae: effects of flood disturbance and nutrients, *Limnology and Oceanography*, 47: 1175-1186.
- Borchardt, M. A. (1996), Nutrients. In *Algal Ecology: Freshwater Benthic Ecosystems*, Stevenson RJ, Bothwell ML, Lowe RL , *Academic Press: San Diego*; 183-227.
- Boulêtreau, S., F. Garabetian, S. Sauvage and J.M. Sánchez-Pérez (2006), Assessing the importance of self-generated detachment process in river biofilm models, *Freshwater Biol.*, 51(5), 901–912, doi:10.1111/j.1365-2427.2006.01541.x.

- Boulêtreau, S., O. Izagirre, F. Garabetian, S. Sauvage, A. Elozegi and J.M. Sánchez-Pérez (2008), Identification of a minimal adequate model to describe the biomass dynamics of river epilithon, *River. Res. Applic.*, 24(1), 36-53, doi:10.1002/rra.1046.
- Bray, D. I. (1985), Flow resistance in gravel-bed rivers, In *Gravel-Bed Rivers*, edited by R.D. Hey, J. C. Bathurst and C. R. Thorne, 109-132, John Wiley, New York.
- Benke, A. C. (1979), A modification of the hynes method for estimating secondary production with particular significance for multivoltine population, *American Society of Limnology and Oceanography*, 24(1):168-171.
- Butkas K., Vadeboncoeur Y. & Vander Zanden M. (2011) Estimating benthic invertebrate production in lakes: a comparison of methods and scaling from individual taxa to the whole-lake level. *Aquatic Sciences*, 73, 153-169.
- Capdeville, B., R. Belkhadir and H. Roques (1988), Fundamental descriptive study and modelization of biological film growth:-I. A new concept of biological film growth modelization, *Wat.Res.*, 22(1), 71-77.
- Cardinale, B. J. (2011), Biodiversity improves water quality through niche partitioning. *Nature* 472(3741). 86–89. Doi: 10.1038/nature09904.
- Coles, D. (1956), The law of the wake in the turbulent boundary layer, *J. Fluid Mech.*, 1:191-226.
- Barlow, R. G., Cummings, D. G. & Gibb, S. W., 1997. Improved resolution of mono- and divinyl chlorophylls a and b and zeaxanthin and lutein in phytoplankton extracts using reverse phase C-8 HPLC. *Marine Ecology Progress Series* 161, 303-307.
- Descy, J. P. and A. Métens (1996), Biomass-pigment relationships in potamoplankton, *Journal of Plankton Research*, 18(9):1557-1566.
- Everitt, D.A., S.W. Wright, J.K. Volkman, D. P. Thomas and E. J. Lindstrom (1990). Phytoplankton community compositions in the western equatorial Pacific determined from chlorophyll and carotenoid pigment distributions. *Deep-Sea Res.* 37: 975-997.
- Eulin A, Le Cohu R (1998), Epilithic diatom communities during the colonization of artificial substrates in the River Garonne (France). Comparison with the natural communities. *Archiv für Hydrobiologie* 143:79-106.
- Flipo N, Even S, Poulin M, Tusseau-Vuillemin M-H, Améziane T, Dauta A (2004), Biogeochemical modelling at the river scale: plankton and periphyton dynamics. Grand Morin case study, France. *Ecological Modelling* 176:333-347.
- Ford, T.E. and M.A. Lock (1987), Epilithic metabolism of dissolved organic carbon in boreal forest rivers, *Fédération of European Microbiology Ecology*, 45:89-97.
- Fothi, A. (2003), Effets induits de la turbulence benthique sur les mécanismes de croissance du périphyton, Ph.D. Thesis., 143 pp., INP de Toulouse.
- Fuller, R.L., J.L. Roelofs and T.J. Frys (1986), The importance of algae to stream invertebrates, *J. N. Am. Benthol. Soc.*, 5:290-296.

- Gaudes A., Sabater S., Vilalta E. & Muñoz I. (2006) The nematode community in cyanobacterial biofilms in the river Llobregat, Spain. *Nematology*, 8, 909-919.
- Ghosh, M. and J.P. Gaur (1998), Current velocity and the establishment of stream algal periphyton communities, *Aquat. Bot.*, 60(1), 1-10.
- Graba, M., F. Y. Moulin, S. Boulêtreau, F. Garabétian, A. Kettab, O. Eiff, J. M. Sanchez-Pérez and S. Sauvage, 2010. Effect of near-bed turbulence on chronic detachment of epilithic biofilm in artificial rough, open channel flow: Experimental and modeling approaches. *Water Resources Research* 46, W11531. Doi:10.1029/2009WR008679.
- Graba Myriam, Sabine Sauvage, Frédéric Y. Moulin, Gemma Urrea, Sergi Sabater and José Miguel Sanchez-Pérez (2011), Interaction between local hydrodynamics and epilithic biofilm structure. Submitted to *Water Research*.
- Griffiths, G.A. (1981), Flow resistance in coarse gravel-bed rivers, *J. Hydraul.Div. Am. Soc. Civ. Eng.*, 107(HY7),899-918.
- Giere O. (2009) *Meiobenthology: the microscopic motile fauna of aquatic sediments*: Springer - Verlag, Berlin, Germany.
- Hall, R. O., G. E. Likens, and H. M. Malcom (2001), Trophic basis of invertebrate production in 2 streams at the Hubbard Brook Experimental Forest, *J. N. Am. Benthol. Soc.*, 20(3):432-447.
- Heip C., Huys R., Vincx M., Vanreusel A., Smol N., Herman R. & Herman P. M. J. (1990) Composition, distribution, biomass and production of North Sea meiofauna. *Netherlands Journal of Sea Research*, 26, 333-342.
- Horner, R.R. and E.B. Welch (1981), Stream periphyton development in relation to current velocity and nutrients, *Can. J. Fish. Aquat. Sci.*, 38(4), 449-457.
- Horner, R.R., E.B. Welch and R.B. Veenstra (1983), Development of nuisance periphytic algae in laboratory streams in relation to enrichment and velocity, In: *Periphyton of Freshwater Ecosystems*, pp. 121-164, Wetzel R.G. and W. Junk Publishers, The Hague.
- Hudon, C. and E. Bourget (1983), The effect of light on the vertical structure of epibenthic diatom communities, *Botanica Marina*, 26 : 317-330.
- Jackson, C.R., P.F. Churchill and Roden E (2001), Successional changes in bacterial assemblage structure during epilithic biofilm development. *Ecology* 82:555-566.
- Jackson, P.S.(1981), On the displacement height in the logarithmic velocity profile, *J. Fluid Mech.*, 111:15-25
- Johnson ,R.E., N.C. Tuchman and C.G. Peterson (1997), Changes in the vertical microdistribution of diatoms within a developing periphyton mat, *J. N. Am. Benthol. Soc.*, 16:503-519.

- Kathol M., Fischer H. & Weitere M. (2011) Contribution of biofilm-dwelling consumers to pelagic–benthic coupling in a large river. *Freshwater biology*, no. doi: 10.1111/j.1365-2427.2010.02561.x.
- Kliment, Z., J. Kadlec and J. Langhammer (2007), Evaluation of suspended load changes using AnnAGNPS and SWAT semi-empirical erosion models, *Catena*(2008),doi:10.1016/j.catena.2007.11.005.
- Krause, P., D.P. Boyle, F. Base (2005), Comparison of different efficiency criteria for hydrological model assessment, *Adv. Geosci.*, 5,89-97.
- Labioud, C., R. Godillot and B. Caussade (2007), the relationship between stream periphyton Dynamics and near-bed turbulence in rough open-channel flow, *Ecol. Model.*, 209(2-4), 78-96, doi:10.1016/j.ecolmodel.2007.06.011.
- Ladd, T. I., R. M. Ventullo, P. M. Wallis and J.W. Costerton (1982), Heterotrophic bioactivity and degradation of labile and refractory compounds by groundwater and stream microbial populations, *Applied and Environmental Microbiology*,44:321-329.
- Laviale, M., J. Prygiel (2009), Stream periphyton accumulation response in field conditions: Effect of community development and seasonal changes, *J. Phicol.* ,45:1072-1082, doi:10.1111/j.1529-8817.2009.00747.x.
- Lekfir, A., T. Benkaci Ali and N. Dechemi (2006), Quantification du transport solide par la technique floue, application au barrage de Beni Amrane (Algérie), *Revue des Sciences de l'Eau*, 19(3) ,247-257.
- Lock MA, Wallace RR, Costerton JW, Ventullo RM, Charlton SE (1984) River epilithon: towards a structural-functional model. *OIKOS* 42:10-22.
- Lyautey E., Teissier S., Charcosset J.Y., Rols J.L. & Garabétian F. (2003) Bacterial diversity of epilithic biofilm assemblages of an anthropised river section, assessed by DGGE analysis of a 16S rDNA fragment. *Aquatic Microbial Ecology*, 33, 217–224.
- Lyautey E, Jackson CR, Cayrou J, Rols J-L, Garabétian F (2005a) Bacterial community succession in natural river biofilm assemblages. *Microbial Ecology* 50:589-601.
- Lyautey E, Lacoste B, Ten-Hage L, Rols JL, Garabétian F (2005b) Analysis of bacterial diversity in river biofilms using 16S rDNA PCR-DGGE: methodological settings and fingerprints interpretation. *Wat. Res.*, 39:380-388.
- Majdi N., Traunspurger W., Boyer S., Mialet B., Tackx M., Fernandez R., Gehner S., Ten-Hage L. & Buffan-Dubau E. (2011) Response of biofilm-dwelling nematodes to habitat changes in the Garonne River, France: influence of hydrodynamics and microalgal availability. *Hydrobiologia*, doi 10.1007/s10750-011-0781-6
- Mathieu M., Leflaive J., Ten-Hage L., de Wit R. & Buffan-Dubau E. (2007) Free-living nematodes affect oxygen turnover of artificial diatom biofilms. *Aquatic microbial ecology*, 49, 281-291.

- Mayer, M. S. and G. E. Likens (1987), The importance of algae in a shaded head water stream as a food of an abundant caddisfly (Trichoptera), *J. N. Am. Benthol. Soc.*,6:262-269.
- McCormick, P.V. and R. J. Stevenson (1994), Mechanisms of benthic algal succession in lotic environments, *Ecology*,72(5):1835-1848.
- McIntire, C. (1973), Periphyton dynamics in laboratory streams: a simulation model and its implications, *Ecol. Monogr.*, 34(3), 399–420.
- Momo, F. (1995), A new model for periphyton growth in running waters, *Hydrobiologia*, 299(3), 215-218.
- Moulin, F. Y., Y. Peltier, Y. Bercovitz, O. Eiff, A. Beer, C. Pen, S. Bouletreau, F. Garabetian, M. Sellali, J. Sanchez-Perez, S. Sauvage and D. Baque (2008), Experimental study of the interaction between a turbulent flow and a river biofilm growing on macrorugosities, *Advances in hydro-science and engineering* ,vol. VIII, pp. 1887-1896, ICHE-IAHR, Nagoya, Japan.
- Morgenroth, E. and P. A. Wilderer (2000), Influence of detachment mechanisms on competition in biofilms, *Wat. Res.*, 34(2):417-426.
- Miller, M. C., De Oliveria, P., & Gibeau, G. (1992). Epilithic diatom community response to years of PO₄- fertilization: Kuparuk River, Alaska (68°N Latitude). *Hydrobiologia*, 240, 103–119.
- Minshall, G.W. (1978), Autotrophy in stream ecosystems, *BioScience* 28:767-771.
- Mulholland, P.J, Steinman AD, Palumbo AV, Elwood JW (1991) Role of nutrient cycling and herbivory in regulating periphyton communities in laboratory streams. *Ecology* 72:966-982.
- Nezu, I. and H. Nakagawa (1993), *Turbulence in open-channel flows*, Balkema, Rotterdam, The Netherlands.
- Nikora, V., D. Goring, I. McEwan and G. Griffiths (2001), Spatially averaged open-channel flow over rough bed, *J. Hydraul. Eng.*, 127(2), 123-133.
- Paul, B. J. and H. C. Duthy (1989), Nutrient cycling in the epilithon of running waters, *Canadian Journal of Botany*,67:2302-2309.
- Peterson, C.G. (1987), Influences of flow regime on development and desiccation response of lotic diatom communities, *Ecology*,68(4):946-954.
- Peterson, C.G. (1996), Response of benthic algal communities to natural physical disturbance, In: Stevenson RJ, Bothwell ML, Lowe RL (eds), *Algal Ecology: Freshwater Benthic Ecosystems*. Academic Press, San Diego, pp. 375-403.
- Pfannkuche O. & Thiel H. (1988) Sample processing. In *Introduction to the study of meiofauna* (ed. R. P. Higgins & H. Thiel), pp. 134-145: Smithsonian Institution Press, Washington, DC, USA.

- Pinckney J. L., Carman K. R., Lumsden S. E. & Hymel S. N. (2003) Microalgal-meiofaunal trophic relationships in muddy intertidal estuarine sediments. *Aquatic microbial ecology*, 31, 99-108.
- Pitlick, J. (1992), Flow resistance under conditions of intense gravel transport, *Water Resour. Res.*, 28 (3), 891-903.
- Plante C. & Downing J. A. (1989) Production of freshwater invertebrate populations in lakes. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*, 46, 1489-1498.
- Pringle, C. M. (1990), Nutrient spatial heterogeneity: Effects on community structure, physiognomy, and diversity of stream algae, *Ecology*, 71(3):905-920.
- Sabater S., Vilalta E., Gaudes A., Guasch H., Munoz I. & Romani A. (2003) Ecological implications of mass growth of benthic cyanobacteria in rivers. *Aquatic microbial ecology*, 32, 175-184.
- Saravia, L., F. Momo and L. D. Boffi Lissin (1998), Modeling periphyton dynamics in running water, *Ecol. Model.*, 114(1), 35-47.
- Seath, R. G. and J. A. Hambrook (1988), Mechanical adaptations to flow in freshwater red algae, *J. Phycol.*, 24: 107-111.
- Sobczak, W.V. (1996), Epilithic bacterial responses to variations to algal biomass and labile organic dissolved carbon during biofilm colonization, *J. N. Am. Benthol. Soc.*, 15(2):143-154.
- Steemann-Nielsen E. (1975), Marine Photosynthesis with Special Emphasis on Ecological Aspects, Elsevier Oceanographic Series, 141 pp. Elsevier Scientific Publishing, Amsterdam.
- Steinman, A. D., and C. D. McIntire (1986), Effect of current velocity and light energy on the structure of periphyton assemblages in laboratory stream, *J. Phycol.*, 22: 352-361.
- Stevenson, R.J. (1983), Effects of currents and conditions simulating autogenically changing microhabitats on benthic diatom immigration, *Ecology*, 64, 1514-1524.
- Tilman, D. (1982), Resource competition and community structure. Princeton University Press, New Jersey, USA.
- Tornés E. and Sabater S., 2010. Variable discharge alters habitat suitability for benthic algae and cyanobacteria in a forested Mediterranean stream. *Marine and Freshwater Research* 61, 441-450.
- Traunspurger W. (1997) Bathymetric, seasonal and vertical distribution of feeding-types of nematodes in an oligotrophic lake. *Vie et milieu*, 47, 1-7.
- Uehlinger, U., H. Buhner and P. Reichert (1996), Periphyton dynamics in a floodprone prealpine river: evaluation of significant processes by modeling, *Freshwater Biol.*, 36, 249-263.

- Villeneuve, A., B. Montuelle and A. Bouchez (2010), Influence of slight differences in environmental conditions (light, hydrodynamics) on the structure and function of periphyton, *Aquat. Sci.*, 72:33-44, doi:10.1007/s00027-009-0108-0.
- Wehr, J. D and R. G. Sheath, 2003. *Freshwater Algae of North America*. Edited by: John D. Wehr and Robert G. Sheath, Academic Press. ISBN: 978-0-12-741550-5.
- Wetzel, R. G. (2001), *Limnology: Lake and River Ecosystems*, 3rd ed. Academic Press, San Diego, California, 850 pp.
- Wiberg, P. L. and J. D. Smith (1991), Velocity distribution and bed roughness in high-gradient streams, *Water Resour. Res.*, 27 (5), 825-838.
- Wilcock, P. (1996), Estimating local bed shear stress from velocity observations, *Water Resour. Res.*, 32 (11), 3361-3366.
- Winterbourn, M. J. (1990), Interactions among nutrients, algae and invertebrates in New Zealand mountain stream, *Freshwater Biol.*, 23: 463-474.
- Wright, S. W., S. W. Jeffrey, R. F. C. Mantoura, C. A. Llewellyn, T. Bjornland, D. Repeta & N. Welschmeyer, 1991. Improved HPLC method for the analysis of chlorophylls and carotenoids from marine phytoplankton. *Marine Ecology Progress Series* 77: 183–196.

Figure captions:

Figure 1. Seasonal changes in (a) light, (b) temperature from August 2008 to September 2009 in the study site.

Figure 2. Biofilm dynamics expressed as ash-free dry mass AFDM \pm SE (gm⁻²) with (a) Mean daily water discharge (m³ s⁻¹) variations and (b) Mean daily frictions velocities variations from September 2008 to September 2009 in the sampling site.

Figure 3. Algal composition variation calculated with the method described by Everitt et al. [1990] in term of % of Chl-a by type of algae, and nondimensionalized AFDM obtained by dividing the AFDM data by the maximum recorded in 15/01/2009 (58.33 \pm 4.32 gm⁻²).

Figure 4. Relative abundances of taxa and species richness for each simple.

Figure 5. Relative abundance (%) dynamics of taxa which exceeded 5 %.

Figure 6. Evolution of grazers pressure (Nematodes, Chironomidae and Trichoptera larvae) during the studied period (September 2008 to September 2009).

Figure 7. Result of the first simulation (S1): Comparison between measured AFDM (mean \pm SE) and simulated AFDM from September 2008 to September 2009 in the study site ($\chi^2=3172$ and $E=0.61$).

Figure 8. Temporal dynamics of Relative abundance (%) of taxa which exceeded 5 % classified according their morphological type (C: colonial, F: filamentous, FU: fixed unicellular, FrU: free unicellular).

Figure 9. Result of the second simulations (S2): Comparison between measured AFDM (mean \pm SE) and simulated AFDM from September 2008 to September 2009 in the study site ($\chi^2=486.35$ and $E=0.84$).

Figure 10. (a) Location of the individuals (growth period) in the factorial plane of principal component analysis (b) Projection of the variable parameters in the factorial plane of principal component analysis.

Tables:

Table 1. Relative abundance (%) of taxa which exceeded 5 % associated with morphological type (C: colonial, F: filamentous, FU: fixed unicellular, FrU: free unicellular).

		Samples codes and dates												
		A205	A206	A209	A210	A213	A217	A221	A223	A225	A229	A233	A237	A239
Taxa	Morphological type	7/10/08	15/10/08	12/11/08	19/11/08	7/1/09	24/2/09	25/3/09	20/4/09	15/6/09	13/7/09	12/8/09	8/9/09	22/9/09
<i>Achnanthydium biasolettianum</i> (Grun.)	FU	4.59	3.63	12	2.55	4.2	19.32	8.93	4.24	48.06	11.35	4.22	1.42	0.95
<i>Achnanthydium minutissimum</i> (Kütz)	FU	7	11.3	10.3	4.17	3.5	12.27	12.5	13.65	3.19	7.25	6.2	15.2	56.8
<i>Cocconeis pediculus</i> Ehrenberg	FU	3.14	4.31	2.2	0	0	0	0.22	0.47	0.23	4.35	7.69	2.13	1.91
<i>Cocconeis placentula</i> Ehrenberg	FU	9.18	10.7	8.07	0.93	0.93	0.23	0.22	0	0	0	3.47	0	0
<i>Cocconeis placentula</i> var. <i>euglypta</i> (Ehr.)	FU	0	0	0	0	0	0	0	0.24	0	11.1	4.96	6.4	2.86
<i>Cocconeis placentula</i> var. <i>lineata</i> (Ehr.)	FU	0	0	0	0	0	0	0	0.24	0.91	18.6	4.96	2.37	0
<i>Cyclotella atomus</i> Hustedt	C	1.93	0.23	0	0.23	0	0	0	0	0	0	17.4	32	15
<i>Cymbella cistula</i> (Ehrenberg) Kirchner	C	1.45	0.91	0	0.23	0.23	10.68	4.02	1.88	0.23	0	1.49	0.71	0.48
<i>Cymbella helvetica</i> Kutzing	C	0	0	0	0	6.06	0	0	1.41	0	0	0	0	0
<i>Diatoma moniliformis</i> Kutzing	C	0	0	0	0	0.93	1.14	12.3	6.35	0	0	0	0	0
<i>Diatoma vulgare</i> Bory	C	9.42	7.48	5.38	3.24	1.86	0.91	4.24	5.41	0.91	1.69	4.71	1.66	1.43
<i>Encyonema minutum</i> (Hilse in Rabh.)	C	1.69	5.44	5.38	6.71	10	1.14	11.6	13.4	9.34	4.11	0.25	0.95	1.19
<i>Gomphonema olivaceum</i> (Horn.) Brébisson	C	0	0.23	0	0.23	0.23	5.23	14.7	6.35	11.4	9.18	0	0	0
<i>Navicula cryptotenella</i> Lange-Bertalot	FrU	4.59	8.62	2.44	4.63	9.32	10.9	3.57	7.29	1.59	5.31	2.23	0	0
<i>Navicula tripunctata</i> (O.F.Müller)	FrU	4.59	8.39	10	6.94	3.03	2.05	1.79	6.35	0	1.21	0	0.71	0
<i>Nitzschia dissipata</i> (Kut.) Grunow	FrU	5.31	6.35	2.44	17.8	25.9	16.4	2.9	2.82	0.46	1.21	0	0.47	0.72
<i>Nitzschia fonticola</i> Grunow in Cleve et Möller	FrU	3.38	3.4	5.62	21.1	15.15	11.8	7.37	6.59	3.19	1.45	0	0.95	0.48
<i>Melosira varians</i> Agardh	F	25.9	7.48	13	7.41	1.17	0.23	1.56	4	2.51	5.07	0	0	0.95
	Tot C	14.49	14.29	10.76	10.64	19.33	19.1	46.88	34.81	21.87	14.98	23.82	35.31	18.14
	Total FU	23.91	29.94	32.52	7.65	8.63	31.82	21.87	18.84	52.39	52.66	31.5	27.49	62.52
	Tot FrU	17.87	26.76	20.52	50.45	53.37	41.14	15.63	23.05	5.24	9.18	2.23	2.13	1.2

Table 2. Values of the empirical parameters found in simulation S1.

μ_{max}	K_{inv}	β	k_I	C_{det}	u_{*crit}	K_{flood}	C_{auto}	μ_{Bb}	β_{Bb}	C'_{det}
1	0.9	-0.08	1	0.5	0.37	1.6	4.5 E-14	0.1	0.1	0.4

Table 3. Subdivision of the studied period following to friction velocity during growth phases

	P1	P2	P3	P4	P5	P6
Studied periods	15/08/2008 to 20/10/2008	21/10/2008 to 02/11/2008	03/12/2008 to 16/02/2009	17/02/2009 to 01/06/2009	02/06/2009 to 20/07/2009	21/07/2009 to 22/09/2009
Growth phase periods	01/09/2008 to 23/09/2008	29/10/2008 to 19/11/2008	03/12/2008 to 15/01/2009	17/02/2009 to 01/04/2009	02/06/2009 to 29/06/2009	21/07/2009 to 17/08/2009
u_* (m s ⁻¹) during growth phases	0.024	0.124	0.087	0.193	0.207	0.021

Table 4. Values of the empirical parameters found in simulation S2.

	μ_{max}	K_{inv}	β	k_l	C_{det}	u^*_{crit}	K_{flood}	C_{auto}	μ_{Bb}	β_{Bb}	C'_{det}
P1	1	0.52	-0.08	1	0.8	0	0	9.5 E-14	0.1	0.1	0.0025
P2	1	0.7	-0.08	1	0.6	0.45	5	1.00 E-14	0.1	0.1	0.0025
P3	1	1	-0.08	1	0.7	0.33	1	1.00 E-14	0.1	0.1	0.0025
P4	1	1	-0.08	1	0.2	0.35	0.2	2.00 E-14	0.1	0.1	0.0025
P5	1	0.15	-0.08	1	0.15	0	0	3.00E-12	0.1	0.1	0.0025
P6	1	0.50	-0.08	1	0.8	0	0	5.00 E-14	0.1	0.1	0.0025

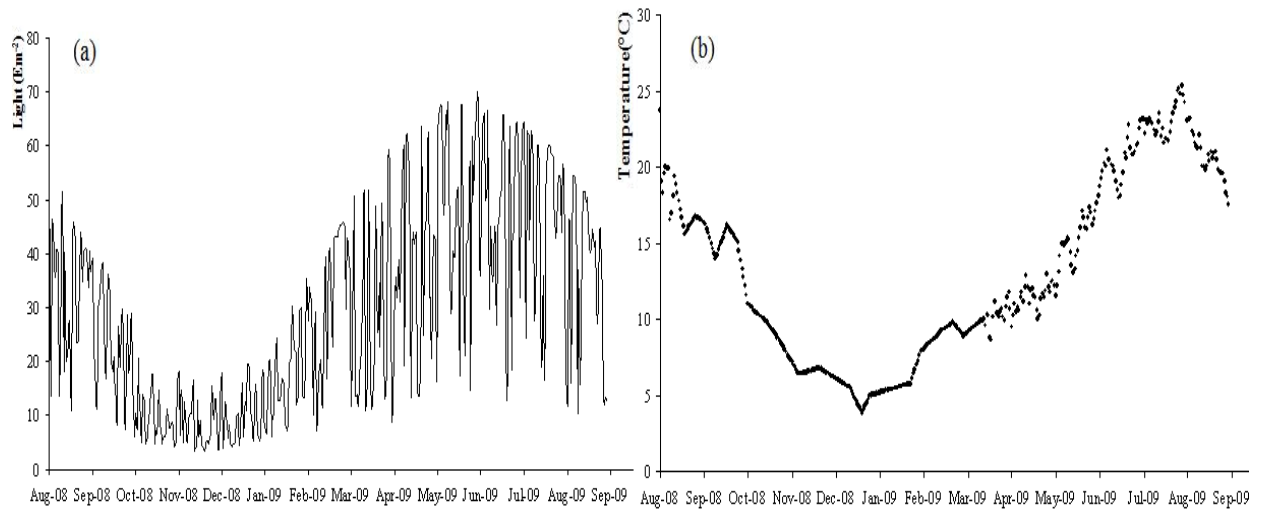


Figure 1. Seasonal changes in (a) light, (b) temperature from August 2008 to September 2009 in the study site.

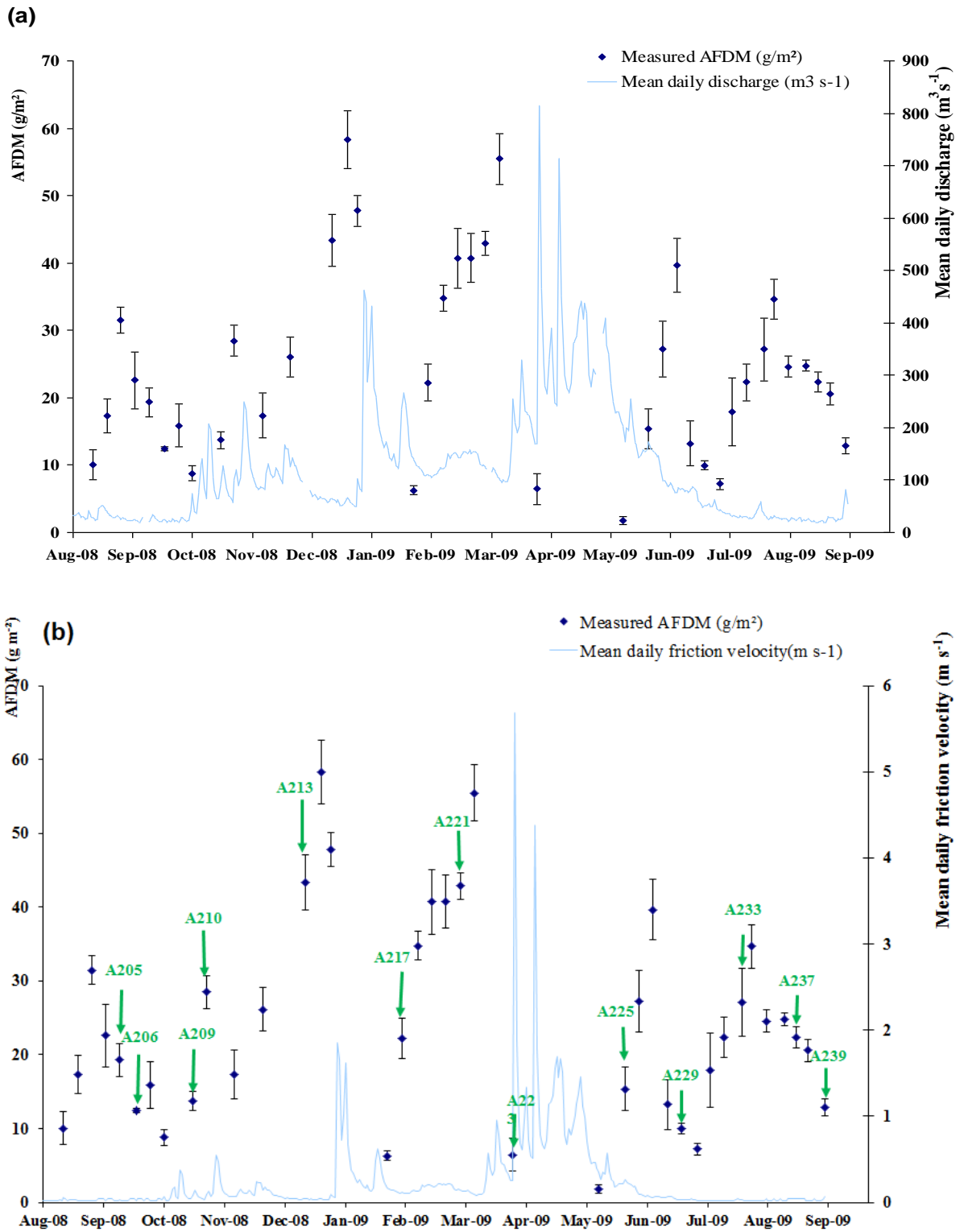


Figure 2. Biofilm dynamics expressed as ash-free dry mass $AFDM \pm SE$ (gm^{-2}) with (a) Mean daily water discharge ($m^3 s^{-1}$) variations and (b) Mean daily frictions velocities variations from September 2008 to September 2009 in the sampling site.

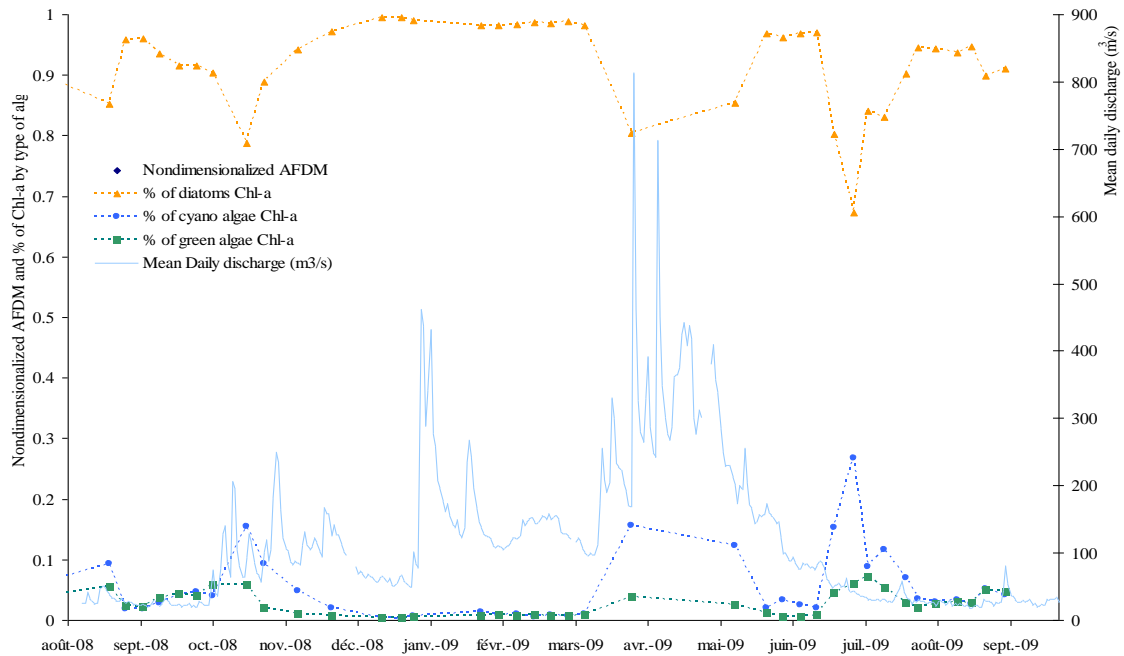


Figure 3. Algal composition variation calculated with the method described by Everitt et al. [1990] in term of % of Chl-a by type of algae, and nondimensionalized AFDM obtained by dividing the AFDM data by the maximum recorded in 15/01/2009 ($58.33 \pm 4.32 \text{ gm}^{-2}$).

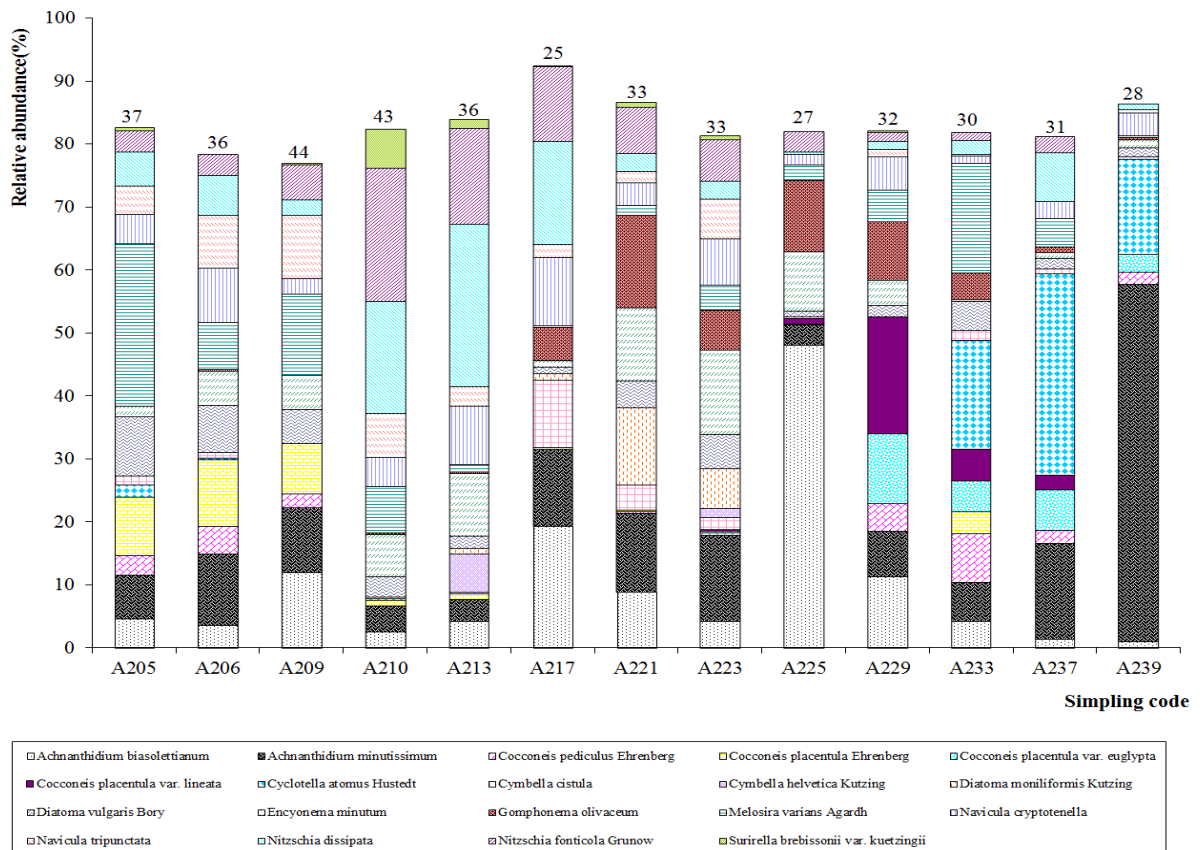


Figure 4. Relative abundances of taxa and species richness for each simple.

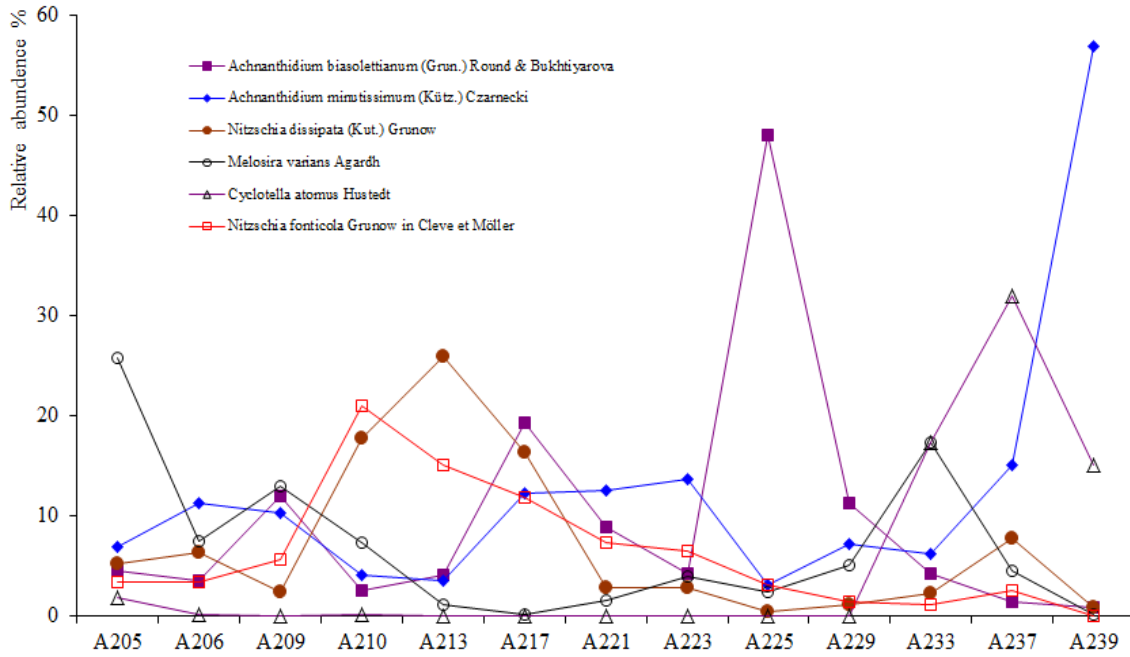


Figure 5. Relative abundance of taxa (%) dynamics of taxa which exceeded 5 %.

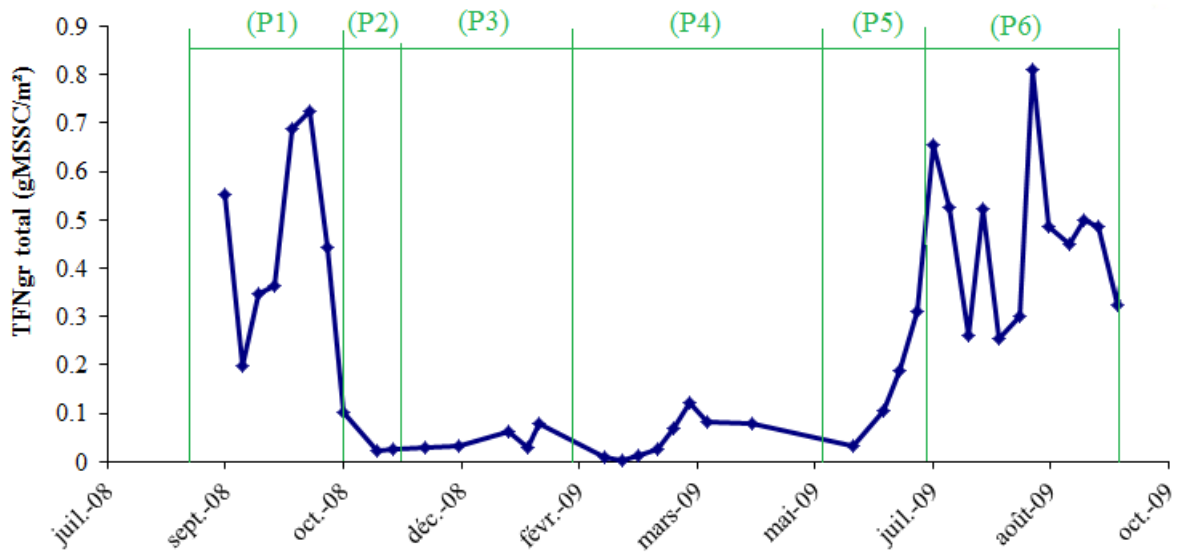


Figure 6. Evolution of the foods needs of the grazers (Nematodes, Chironomidae and Trichoptera larvae) during the studied period (September 2008 to September 2009).

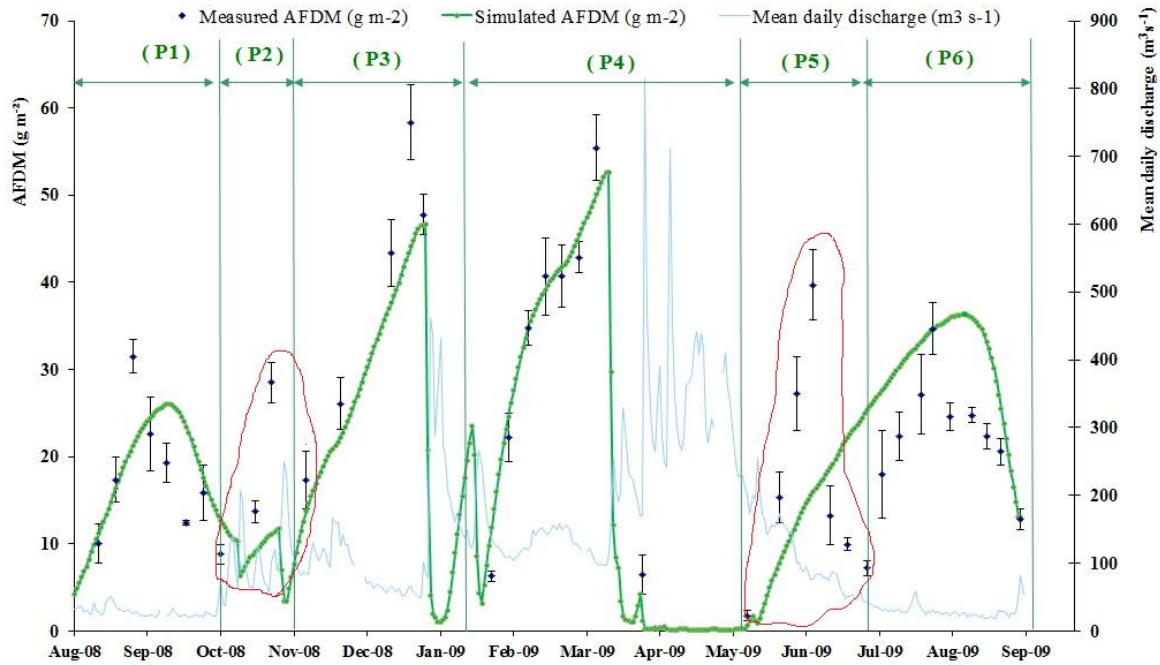


Figure 7. Result of the first simulation (S1): Comparison between measured AFDM (mean \pm SE) and simulated AFDM from September 2008 to September 2009 in the study site ($\chi^2=3172$ and $E=0.61$).

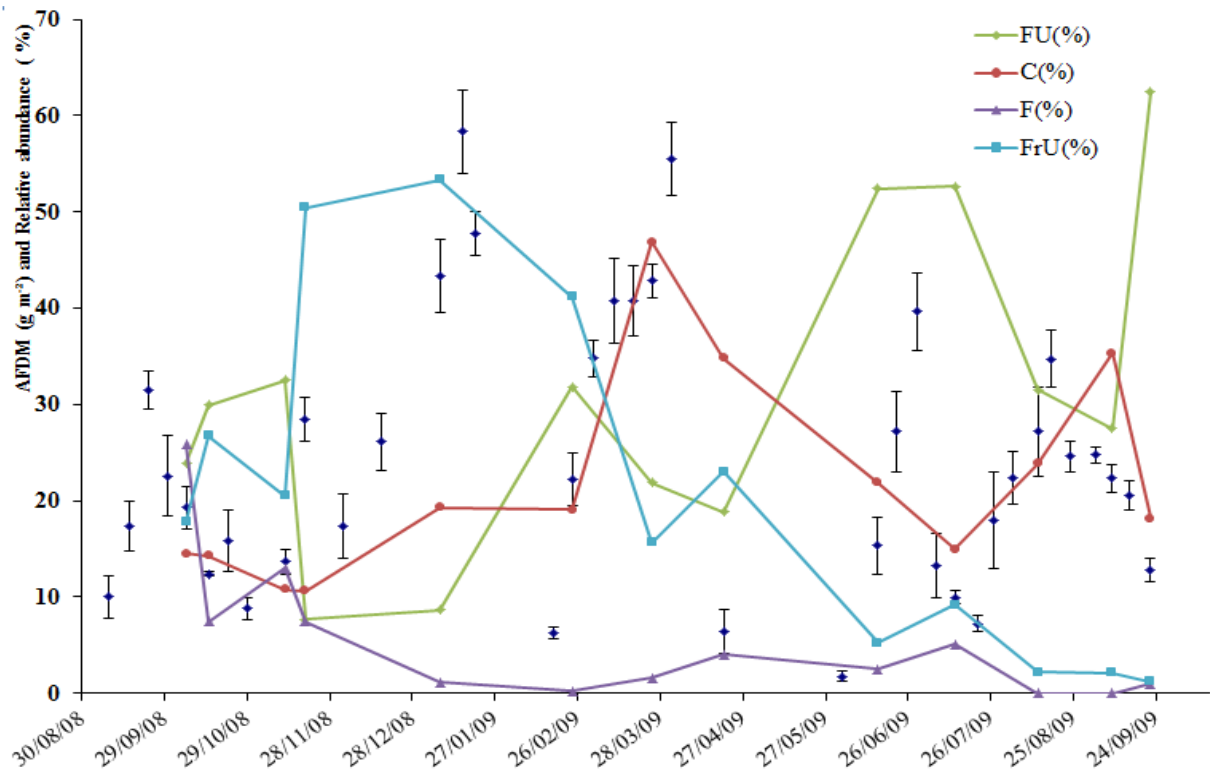


Figure 8. Temporal dynamics of Relative abundance (%) of taxa which exceeded 5% classified according to their morphological type (C: colonial, F: filamentous, FU: fixed unicellular, FrU: free unicellular).

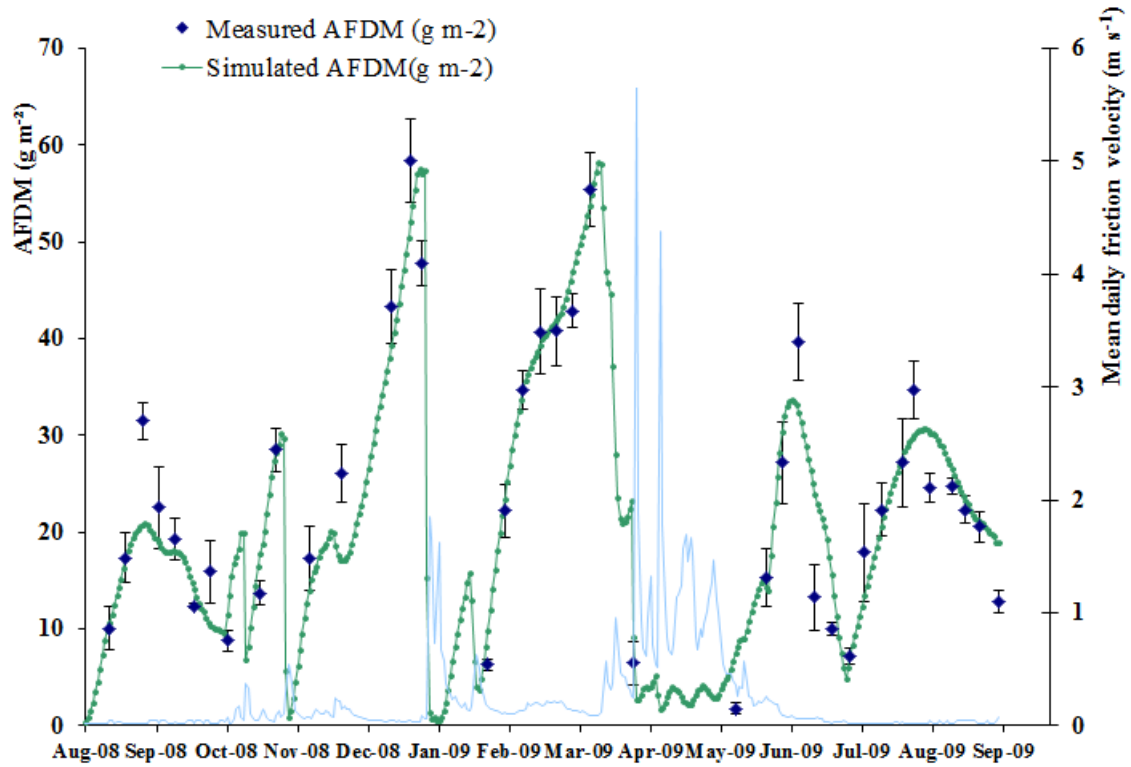


Figure 9. Result of the second simulations (S2): Comparison between measured AFDM (mean \pm SE) and simulated AFDM from September 2008 to September 2009 in the study site ($\chi^2=394.32$ and $E=0.89$).

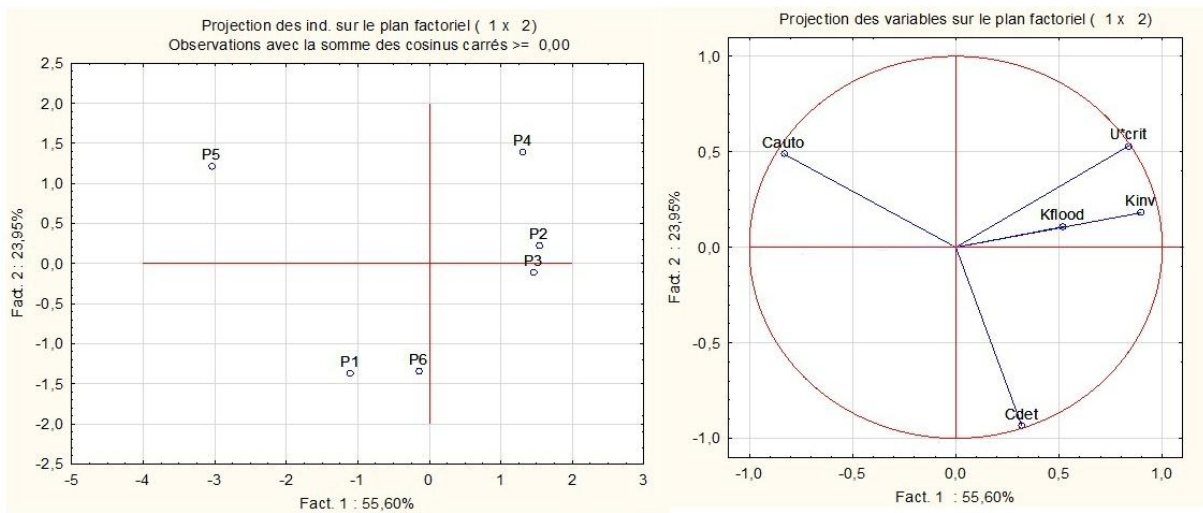


Figure 10. (a) Location of the individuals (growth period) in the factorial plane of principal component analysis (b) Projection of the variable parameters in the factorial plane of principal component analysis.

Chapitre VI

Conclusion générale et perspectives

VI. 1. Conclusion

Le travail présenté dans ce mémoire de thèse, s'inscrit dans la continuité des travaux effectués à Ecolab en collaboration avec l'Institut de mécanique des Fluides de Toulouse, en utilisant une approche pluridisciplinaire consacrée à l'affinement de la modélisation de la dynamique temporelle de la biomasse du biofilm épilithique. Il s'appuie sur des données expérimentales obtenues en conditions contrôlées et des données de mesures acquises *in situ* sur le fleuve Garonne, parallèlement à la réalisation de travaux de modélisation.

Ce travail apporte une nouvelle contribution à l'étude des mécanismes d'interaction entre le biofilm épilithique et les caractéristiques hydrodynamiques locales de l'écoulement. Ainsi, les analyses expérimentales et numériques effectuées ont permis de mieux comprendre l'influence de ces mécanismes, tant sur les processus qui se produisent à l'échelle de l'interface biofilm/colonne d'eau tel que le détachement chronique du biofilm, que sur les processus de sélection et de successions des espèces algales qui s'opèrent à l'échelle de l'écosystème. Ces processus de sélection et de successions algales sont une réponse et une adaptation aux changements des conditions biotiques et abiotiques dont l'hydrodynamique est l'une des plus importantes.

Dans un premier temps et pour mieux cerner et comprendre ces mécanismes d'interaction, nous nous sommes intéressés à l'effet du frottement et de la turbulence en proche paroi sur le processus de détachement chronique du biofilm épilithique. Ceci en comparant trois formulations pour décrire le processus de détachement chronique. Ces trois formulations qui sont respectivement fonction du débit Q , fonction de la vitesse de frottement u_* , et fonction du nombre de Reynolds rugueux k^+ ont été intégrées dans un modèle simple adapté de *Boulétreau et al.*, [2008]. Ce modèle décrit la dynamique de croissance du biofilm épilithique comme un équilibre entre une croissance phototrophique et une perte chronique dépendante de l'hydrodynamique.

L'application de ces trois formulations à la première série des données obtenues en conditions contrôlées dans le canal à vitesse constante a montré que la dynamique du biofilm épilithique est mieux reproduite en considérant comme variables externes de forçage du détachement chronique, les descripteurs de l'hydrodynamique locale et de la turbulence en

proche parois que sont la vitesse de frottement (u_*) et la rugosité turbulente (k^+). Néanmoins l'utilisation de la rugosité turbulente donne le meilleur résultat car ce descripteur tient compte non seulement de l'effet de l'hydrodynamique mais aussi de l'évolution de la forme et des dimensions du substratum en fonction de l'épaisseur et de la structure du biofilm qui le colonise, ces dernières étant assez bien décrites par la rugosité équivalente de Nikuradsé k_s .

Ces résultats sont en accord avec les précédents résultats obtenus par d'autres équipes, qui affirment que les phénomènes de transfert de flux tel que le transport de polluants dans les canopées urbaines [Bentham and Britter, 2003 et Hamlyn and Britter, 2005] et de nutriments dans les canopées aquatiques submergées [Nepf et al., 2007] ne sont pas tributaires d'un seul descripteur de la turbulence comme la vitesse de frottement u_* , mais nécessitent au moins deux descripteurs. Il s'agit dans le cas du processus de détachement chronique du biofilm épilithique, de la vitesse de frottement u_* et la rugosité équivalente de Nikuradze k_s . Ces deux paramètres sont intégrés dans le nombre rugueux k^+ choisi dans notre travail comme variable de forçage externe du détachement chronique de la biomasse épilithique.

Ces résultats mettent aussi en évidence la nécessité pour un affinement du modèle, d'une mise en œuvre d'autres travaux de recherche, prenant en compte le rôle de la turbulence, dans d'autres processus régissant la dynamique du biofilm épilithique tels que les phénomènes de transport des nutriments, de l'oxyde de carbone, de l'oxygène et de contaminants, entre la colonne d'eau et la matrice épilithique (sujet d'une nouvelle thèse en cours à l'Institut de Mécanique des Fluides de Toulouse).

Dans un second temps, nous avons procédé à l'analyse des résultats de croissance de biofilms obtenus dans le canal à trois différentes sections d'écoulement. Cette analyse montre que les caractéristiques de l'hydrodynamique locale, décrites par la vitesse de frottement, régissent la composition et la structure du biofilm épilithique. En effet, pour un même débit d'écoulement, nous avons observé que les biofilms obtenus en fin d'expérience sont moins denses et filamenteux dans les sections à vitesse de frottement plus intense. Aussi, des taxa ont montré un comportement préférentiel pour certains régimes dont les vitesses de frottements u_* varient de 0,010 à 0,012 m s⁻¹ pour *Fragilaria capucina* var. *mesolepta*, de 0,023 à 0,030 m s⁻¹ pour *Navicula atomus*, *N. capitatoradiata* et *Nitzschia frustulum* et de

0,033 à 0,050 m s⁻¹ pour *Amphora pediculus*, *Cymbella proxima*, *Fragilaria capucina* var. *vaucheriae* et *Surirella angusta*.

De plus, les résultats du test d'arrachage effectué en fin d'expérience de croissance montrent que la capacité de résistance des biofilms au détachement par une plus forte hydrodynamique est proportionnelle à la vitesse de frottement moyenne à laquelle le biofilm a été exposé pendant sa croissance. Ceci met en évidence le rôle de l'hydrodynamique locale dans le processus de détachement catastrophique associé aux crues et suggère l'amélioration du terme décrivant ce processus en considérant l'hydrodynamique locale de la même manière que pour le détachement chronique [Labioud *et al.*, 2007; Graba *et al.*, 2010].

Enfin, dans le but de transposer ces résultats *via* la modélisation sur des conditions *in situ*, nous avons testé le modèle sur six cycles de croissance et de perte de la biomasse épilithique enregistrés sur le site de l'Aouach (banc de galet sur la Garonne en amont de Toulouse, France) sur une période d'un an (Septembre 2008 à Septembre 2009).

De plus, pour mieux décrire les conditions hydrodynamiques locales *in situ*, nous avons utilisé la vitesse de frottement au lieu du débit d'écoulement dans le système d'équations développé par Uehlinger *et al.*, [1996] et avons implémenté un terme décrivant le processus de détachement autogénique proposé par [Boulêtreau *et al.*, 2006].

L'utilisation d'un jeu de paramètres variables qui tient compte de l'évolution de la composition et de la structure du biofilm épilithique nous a permis de reproduire les six cycles de croissance observés, ce qui n'était pas possible avec un jeu de paramètres constants.

La pression de broutage a été prise en considération dans notre travail de modélisation, à l'aide d'un terme décrivant les besoins en énergie estimés des plus importants consommateurs recensés du biofilm (les Nématodes et les larves de Chironomides et des Trichoptères). Cela nous a permis d'une part de surmonter les limites rencontrées dans les précédents travaux de modélisation qui ne tenaient pas compte de cet aspect, et d'autre part, de mettre en évidence le rôle particulier des invertébrés benthiques dans la dynamique de la biomasse épilithique.

Les expérimentations numériques faites sur l'année d'étude (Septembre 2008 à Septembre 2009), en conditions *in situ*, ont montré que l'hydrodynamique locale régit la

dynamique du biofilm épilithique à travers les processus de détachement chronique et catastrophique, durant les périodes de forte crues où les taxa dominants sont les diatomées fermement attachées (*Achnanthydium*, *Nitzschia*, *Encyonema* et *Gomphonema*). Néanmoins, la résistance au détachement par l'hydrodynamique de ces taxa diffère d'un cycle de croissance à un autre, en fonction de l'hydrodynamique locale subie durant la phase de croissance de chaque cycle.

Durant les périodes d'étiage, qui correspondent en général aux périodes de fortes températures et aux pics de pression de broutage, les taxa dominants sont les diatomées filamenteuses (*Melosira varians Agardh*) ainsi que les diatomées coloniales (*Cyclotella atomus Hustedt* et *Achnanthydium minutissimum*). La dynamique du biofilm épilithique est donc régulée par les processus de détachements chronique et autogénique ainsi que par le broutage. Toutefois, la pression de broutage par effet direct paraît négligeable (6% au maximum de biomasse épilithique consommée durant les pics de pressions de broutage) et l'activité des brouteurs semble jouer un rôle plutôt secondaire dans la dynamique du biofilm. En effet, les valeurs importantes des coefficients de détachement autogénique obtenues durant les périodes de forte pression de broutage suggèrent que les invertébrés aquatiques jouent un rôle important dans ce processus, ceci en déstabilisant la structuration des couches algales et en modifiant leurs capacités d'accrochage aux substrats par leur présence et des processus de bioturbation plus que par un broutage direct.

Aussi, dans ce même contexte, nos résultats numériques suggèrent que le processus de détachement autogénique qui se produit après de longues périodes d'étiage, est probablement aussi favorisé par une importante bioturbation causée par les invertébrés aquatiques dont l'activité est aussi régulée par la température.

VI. 2. Perspectives

Ce travail ouvre de nombreuses perspectives, aussi bien d'un point de vue méthodologique en vue de l'amélioration des paramètres hydrauliques qu'en termes de modélisation.

Concernant l'aspect méthodologique, il serait intéressant de développer un protocole et une méthodologie d'estimation de la vitesse de frottement et de la turbulence *in situ*,

notamment en période d'étiage, lorsque le rapport entre le tirant d'eau et les dimensions des rugosités devient faible. En effet durant cette période, l'écoulement transite en moyennes et grandes échelles de rugosité et les lois log et log déficitaire ne sont plus applicables. Dans notre étude et pour ces cas particuliers, nous avons utilisé une relation établie par *Wiberg and Smith* [1991] à l'aide de profils de vitesses moyennes mesurées dans neuf cours d'eau du Colorado avec des tailles de rugosités ayant une distribution qui suit une loi log normal. L'estimation de la vitesse de frottement *in situ* serait possible et simple à partir de la pente et du rayon hydraulique pour un écoulement uniforme (équation I-17). Cependant, la valeur de la vitesse de frottement déterminée à l'aide de cette méthode est plutôt une valeur globale et non une valeur locale, ce qui n'est pas très adapté pour l'étude de la turbulence en proche paroi et de son rôle dans les différents processus intervenant dans la dynamique de la biomasse épilithique. A cet effet, une campagne de mesures ADV (Acoustic Doppler Velocimetry) a été entreprise sur le site de l'Aouach en collaboration avec l'Institut de Mécanique des Fluides de Toulouse. L'analyse et le traitement des résultats de cette campagne permettraient une meilleure estimation de la rugosité du lit d'écoulement et des profils de vitesses sur le site ainsi que leurs évolutions en lien avec le développement de la biomasse épilithique. D'autres mesures *in situ* tels que des mesures de profils transversaux de l'écoulement sur le site de l'Aouach sont nécessaires pour améliorer la transposition sur le terrain.

En ce qui concerne l'aspect modélisation, pour un futur raffinement du modèle et afin de décrire au mieux la dynamique temporelle du biofilm épilithique dans les cours d'eau, il serait intéressant de tenir compte du rôle de la turbulence dans d'autres processus régissant cette dynamique tels que les phénomènes de transport (nutriments, oxyde de carbone, oxygène, sédiment et contaminants) entre la colonne d'eau et la matrice épilithique. Il faudrait aussi tenir compte en plus de l'effet du transport d'éléments dissous sur la dynamique temporelle du biofilm épilithique, de l'effet de l'abrasion par les éléments particuliers (sédiments et particules en suspension) transitant tout particulièrement en période de crues et responsables du charriage et de la remise en suspension d'importants volumes de particules solides de dimensions diverses. Aussi, nous paraît-il impératif d'intégrer, de décrire et de modéliser l'implication de la faune, notamment les invertébrées aquatiques plutôt par action indirecte sur le processus de détachement autogénique, que par action directe du broutage.

La maîtrise scientifique de la relation entre l'hydrodynamique en proche paroi et la composition des espèces algales dans les assemblages épilithiques étant encore aujourd'hui à l'état embryonnaire, il serait intéressant de développer des outils tels que des relations ou abaques définissant les préférences d'habitats hydrauliques des espèces algales. Ceci dans une perspective de prévision de l'effet de la régulation hydrodynamique sur ces assemblages épilithiques, leurs diversité et leur structure. Ces outils pourraient être élaborés pour le biofilm épilithique de l'hydrosystème fluvial de la Garonne, mais nécessiterait une bonne connaissance de son hydrographie et de ses caractéristiques hydrodynamiques (rugosités, relation hauteur/débit et/ou vitesse/débit). Dans cette perspective, des campagnes de mesure à plus grandes échelles temporelles et spatiales dans la Garonne, ainsi que des analyses statistiques de l'évolution de l'hydrodynamique et de la composition des populations épilithiques seraient impératives.

Enfin, **dans le contexte des changements climatiques**, Il serait aussi judicieux d'intégrer la modélisation de la dynamique de la biomasse épilithique dans un modèle hydro-biogéochimique plus global de l'hydrosystème fluvial, ceci afin de tenir compte du rôle primordial du compartiment biofilm épilithique en tant que producteur primaire et source de matière organique qui se complexe avec les contaminants et de son interaction avec les autres compartiments fonctionnels des hydrosystèmes fluviaux (Ex : zone d'écoulement, zone hyporhéique, sous-écoulement à l'interface nappe-rivière) par exemple en terme d'activation des processus de dénitrification. En effet, il serait circonspect de s'intéresser à l'influence du réchauffement et du changement des régimes hydrologiques (intensification des crues et des périodes de sécheresse) sur la diversité, la structure, la dynamique et les fonctions des biofilms des rivières. En effet, ces derniers représentent la source prédominante de matière organique dans les cours d'eau, notamment le carbone organique particulaire (COP), qui va se transformer dans la colonne d'eau en carbone organique dissous (COD). Le COP peut se complexifier avec divers contaminants comme les métaux et les pesticides, le COD peut activer les processus de dénitrification aux interfaces et ainsi être une source importante d'émission de gaz carbonique dans l'atmosphère. Aussi, il serait intéressant de travailler sur les conséquences induites par ces modifications sur le fonctionnement des compartiments adjacents et les niveaux trophiques supérieurs des biofilms. Une intégration du module biofilm épilithique à l'échelle de l'hydrosystème est à envisager à moyen terme pour étudier

sa dynamique et ses fonctions dans le contexte de ces changements. L'outil de modélisation à cet effet serait d'un grand intérêt, et l'intégration du module biofilm dans des modèles mécanistiques tel que MOHID (<http://www.mohid.com/>) ou semi-empiriques tel que SWAT (<http://swatmodel.tamu.edu/>) est à envisager puisque ces modèles incluent les processus de transport, d'érosion et de déposition qui sont importants dans la dynamique du biofilm aussi bien à l'échelle d'un tronçon que dans le réseau hydrographique à l'échelle du bassin versant.

Références bibliographiques

- Abdelsalam M.W. (1965) Flume study of the effect of concentration and size roughness element on flow in high-gradient natural channels. Utah State University, Logan, Utah 182 p.
- Abramoff M. D., P. J. Magelhaes, S. J. Ram (2004) Image processing with ImageJ. *Biophotonics International*, 11, 36-42.
- Améziane T. (2000) Développement des micro-organismes phytoplanctoniques et périphytiques en période d'étiage estival dans le fleuve Garonne. Thèse, Université Paul Sabatier - Toulouse 3, NB P.
- Améziane T., Garabetian F., Dalger D., Sauvage S., Dauta A. & Capblancq J. (2002) Epilithic biomass in a large gravel bed river (the Garonne, France): a manifestation of eutrophication? *River Research and Applications*, 18, 343-354.
- Améziane T, Dauta A, Le Cohu R (2003) Origin and transport of phytoplankton in a large river: The Garonne, France. *Archiv für Hydrobiologie* 156:385-404.
- Amoros C., G.E. Petts (1993) *Hydrosystèmes fluviaux*. Masson, collection d'écologie 24, 300 P.
- Andrassy I. (1956) Die Rauminhalts-und Gewichtsbestimmung der Fadenwürmer (Nematoden). *Acta Zoologica Hungaria*, 2, 1-15.
- Antoine S. E., K. Benson-Evans, (1982) The effect of current velocity on the rate of growth of benthic algal communities. *Internationale Revue der Gesamten Hydrobiologie* 67, 575-583.
- Asaeda T., D. Hong Son (2000) Spatial structure and populations of a periphyton community: a model and verification. *Ecological Modeling*, 133, 195-207.
- Asaeda T. , D. Hong Son (2001) A model of the development of a periphyton community resource and flow dynamics. *Ecological Modeling*, 137, 61-75.
- Auer M.T., R.P. Canale (1982) Ecological studies and mathematical modelling of *Cladophora* in Lake Huron: 3, The dependence of growth rates on internal phosphorus pool size. *Journal of Great Lakes Research*, (8), 93-99.

- Baker A.M., P. Vervier (2004) Hydrological variability, organic matter supply and denitrification in the Garonne River ecosystem. *Freshwater Biology*, 49, 181-190.
- Barlow R. G., D. G. Cummings, S. W. Gibb (1997) Improved resolution of mono-and divinyl chlorophylls a and b and zeaxanthin and lutein in phytoplankton extracts using reverse phase C-8 HPLC. *Marine Ecology Progress Series* 161, 303-307.
- Barnes E. A., M. E. Power, E. Foufoula-Georgiou, M. Hondzo, W. E. Dietrich (2007) Upscaling river biomass using dimensional analysis and hydrogeomorphic scaling. *Geophysical Research Letters* 34, L24S26. Doi:10.1029/2007GL031931.
- Bathurst J. C. (1978) Flow resistance of a large scale roughness. *Proceedings ASCE, Journal of the Hydraulics Division*, 104 (HY12), Pap. 14239, 1587-1603.
- Bathurst J. C. (1985) Theoretical aspects of flow resistance, in gravel bed Rivers . Edited by R. D. Hey , J. C. Bathurst and C. R. Thorne,83-108, John Wiley, New York.
- Battin T. J., L. A. Kaplan, J. D. Newbold , C. M. E. Hansen C.M.E. (2003) Contributions of microbial biofilms to ecosystem processes in stream ecosystems. *Nature*, 426(6965):439-442.
- Belkhadir R., B. Capdeville, H. Roques (1988) Fundamental descriptive study and modelization of biological film growth: -I. Fundamental descriptive study of biological film growth. *Water Research*, 22(1), 59-69.
- Benke A. C. (1979) A modification of the hynes method for estimatinf secondary production with particular significance for multivoltine population. *American Society of Limnology and Oceanography*, 24(1):168-171.
- Benmoussa M., A. Dauta, L. Labroue (1995) La dénitrification liée aux biodermes périphytiques du lit de la Garonne (France), Influences de la lumière et de la teneur en oxygène de l'eau. *Annal of Limnology* 31(2): 133-141.
- Bentham T. , R. Britter (2003) Spatially averaged flow over urban-like roughness. *Atmospheric Environment*, 37, 115-125.

- Berg M. B. (1995) Larval food and feeding behaviour. In *The Chironomidae: biology and ecology of non-biting midges* (ed. P. Armitage, P. S. Cranston & L. C. V. Pinder), pp. 136-168: Chapman & Hall, London, UK.
- Bercovitz Y. (2006) Etude des interactions entre la croissance d'un biofilm périphytique et la turbulence d'un écoulement en canal sur fond macro rugueux. Mémoire présenté pour l'obtention du diplôme d'ingénieur civil de l'ENGEES et du diplôme de Master Recherche Ingénierie et Technologie de l'ULP, IMFT, pp 88.
- Besemer K., G. Singer, I. Hodl, T. J. Battin (2009 a) Bacterial community composition of stream biofilms in spatially variable-flow environments. *Applied Environmental Microbiology*, 75: 7189–7195.
- Besemer K., I. Hodl, G. Singer, T. J. Battin (2009 b) Architectural differentiation reflects bacterial community structure in stream biofilms. *Multidisciplinary Journal of Microbial Ecology*, 3(11), 1318-1324.
- Biggs B.J.F., G.M. Price (1987) A survey of filamentous algal proliferations in New Zealand rivers. *New Zealand Journal of Marine and Freshwater Research*, 21:175-191.
- Biggs B.J.F., C.W Hickey (1994) Periphyton responses to a hydraulic gradient in a regulated river in New Zealand. *Freshwater Biology*, 32(1), 49–59.
- Biggs B.J.F. (1995) The contribution of flood disturbance, catchment geology and land use to the habitat template of periphyton in stream ecosystems. *Freshwater Biology* 33:419-438.
- Biggs B.J.F. (1996) Patterns in benthic algae of streams, In: Stevenson R.J., Bothwell M.L., Lowe R.L. (eds) *Algal ecology: freshwater benthic ecosystems*. Academic Press, San Diego, 31-56.
- Biggs B.J.F., D. G. Goring, V. I. Nikora (1998) Subsidy and stress responses of stream periphyton to gradients in water velocity as a function of community growth form. *Journal Of Phycology*, 34, 598–607.

- Biggs B.J.F. (2000) Eutrophication of streams and rivers: dissolved nutrient-chlorophyll relationships for benthic algae. *Journal of the North American Benthological Society*, 19(1):17-31.
- Biggs B.J.F., R. A. Smith (2002) Taxonomic richness of stream benthic algae: effects of flood disturbance and nutrient. *Limnology and Oceanography*, 47(4):1175-1186.
- Biggs B.J.F., V. I. Nikora, T. H. Snelder (2005) linking scales of flow variability to lotic ecosystem structure and function. *River Research and Applications*: (21): 283-298, doi: 10.1002/rra.847.
- Biggs B. J. F., V. I. Nikora, T. H. Snelder (2005) Linking scales of flow variability to lotic ecosystem structure and function. *River Research and Applications*, 21: 283-298.
- Blum J. L., (1957) The ecology of river algae. *The Botanical Review* 22 (5), 291–341, Doi: 10.1007/BF02872474.
- Bonvallet Garay S., S. Sauvage, P. Vervier (2001) Hydromorphological control on phosphorus in a large free-flowing gravel bed river: the Garonne River (France). *Regulated Rivers: Research and Management*, 17, 461-472.
- Borchardt, M. A. (1996), Nutrients. In *Algal Ecology: Freshwater Benthic Ecosystems*, Stevenson RJ, Bothwell ML, Lowe RL , *Academic Press: San Diego*; 183-227.
- Bothwell M.L. (1988) Phosphorus limited-growth dynamics of lotic periphytic diatom communities: areal biomass and cellular growth rate responses. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*, 46:1293-1301.
- Bothwell M.L., D. Sherbot, A.C. Roberge, R.J. Daley (1993) Influence of natural ultraviolet radiation on lotic periphytic diatom community growth, biomass accrual, and species composition: short-term versus long-term effects. *Journal of Phycology*, 29:24-35
- Boulêtreau S., F. Garabétian, S. Sauvage, J.M. Sánchez-Pérez (2006) Assessing the importance of a self-generated detachment process in river biofilm models. *Freshwater Biology*, 51:901-912.
- Boulêtreau S. (2007) Déterminisme des fonctions d'accrétion et de détachement du biofilm phototrophe en milieu naturel : études expérimentale et numérique des facteurs de

- contrôle de la biomasse en rivière. Thèse, Toulouse III, Université Paul Sabatier, P. 190.
- Boulêtreau S., O. Izagirre, F. Garabetian, S. Sauvage , A. Elosegi, J.M. Sánchez-Pérez (2008) Identification of a minimal adequate model to describe the biomass dynamics of river epilithon. *River Research and Applications*, 24(1), 36-53, doi:10.1002/rra.1046.
- Boulêtreau S., Sellali M., Elosegi A., Nicaise Y. V., Bercovitz Y., Moulin F., Eiff O., Sauvage S., Sánchez-Pérez J. M., F. Garabétian (2010) Temporal Dynamics of River Biofilm in Constant Flows: A Case Study in a Riverside Laboratory Flume. *International Review of Hydrobiology*, Doi: 10.1002/iroh.200911203.
- Bray D. I. (1982) Flow résistance in gravel-bed rivers. In : HEY, R. D. Bathurst, J.C. and Thorn C. R. (Eds.), *Gravel-bed rivers* , Wiley, J. J. and sons Ltd., 109-137.
- Bray D. I. (1985) Flow resistance in gravel-bed rivers . In *Gravel-Bed Rivers*, edited by R.D. Hey , J. C. Bathurst and C. R. Thorne , 109-132, John Wiley, New York.
- Buffan-Dubau E., K.R. Carman (2000) Extraction of benthic microalgal pigments for HPLC analyses. *Marine Ecology Progress Series*, 204:293–297.
- Burns A., D.S. Ryder (2001) Potential for biofilms as biological indicators in Australian riverine systems. *Ecological Management and Restoration* 2:53-64.
- Butkas K., Y. Vadeboncoeur, M. Vander Zanden (2011) Estimating benthic invertebrate production in lakes: a comparison of methods and scaling from individual taxa to the whole-lake level. *Aquatic Sciences* 73: 153-169.
- Capdeville B., R. Belkhadir, H. Roques (1988) Fundamental descriptive study and modelization of biological film growth: I. A new concept of biological film growth modelization,. *Water Research*, 22(1), 71-77.
- Cardinale B. J. (2011) Biodiversity improves water quality through niche partitioning. *Nature* 472(3741), 86–89. Doi: 10.1038/nature09904.
- Clarke K. R., R. N. Gorley (2005) Plymouth Routines in Multivariate Ecological Research (PRIMER). In. PRIMER-E Ltd, Plymouth.

- Cheng H., I.P. Castro (2002) Near wall flow over urban-like roughness. *Boundary Layer Meteorology*, 104(2), 229-259.
- Coles D. (1956) The law of the wake in the turbulent boundary layer. *Journal of Fluid Mechanics*, 1:191-226.
- Cole J. J., G. E., Likens, D. L. Strayer (1982) Photosynthetically produced dissolved organic carbon: an important carbon source for planktonic bacteria. *Limnology and Oceanography*, 27:1080-1090.
- Costantino M., P. Dubravka, M. Iran (2007) Double-Averaged Open-channel Flows with Small Relative Submergence. *Journal of Hydraulic Engineering*, 896-903.
- Costerton J. W., K. J. Cheng, G. G. Geesey, T. I. Ladd, J. C. Nickel, M. Dasgupta, T. J. Marrie (1987) Bacterial biofilms in nature and disease. *Annual Review of Microbiology*, 41:435-464.
- Dahm C. N., N. B. Grimm, P. Marmonier, H.M. Valett, P. Vervier (1998) Nutrient dynamics at the interface between surface waters and groundwaters. *Freshwater Biology*, 40:427-451.
- Davis J. A., L. A. Barmuta (1989) An ecologically useful classification of mean and near-bed flows in streams and rivers. *Freshwater Biology*, 21,271–82.
- DeAngelis D. L. , M. Loreau, D. Neergaard, P. J. Mulholland, E. R. Marzolf (1995) Modelling nutrient-periphyton dynamics in streams: the importance of transient storage zones. *Ecological Modelling*, 80:149-160.
- DeNicola D. M. (1996) Periphyton responses to temperature at different ecological levels. In: Stevenson RJ, Bothwell ML, Lowe RL (Eds), *Algal Ecology: Freshwater Benthic Ecosystems*, Academic Press, San Diego, pp. 149-181.
- Descy J. P., A. Mérens (1996) Biomass-pigment relationships in potamoplankton. *Journal of Plankton Research*, 18(9):1557-1566.
- Duff J.H., F.J. Triska, R.S. Oremland (1984) Denitrification associated with stream periphyton: chamber estimates from undisturbed communities. *Journal of the Environment Quality*, 13:514-518.

- Dufrène M., P. Legendre (1997) Species assemblages and indicator species: the need for a flexible asymmetrical approach. *Ecological Monographs* 67, 345–366.
- Elosegi A, J. Pozo (1998) Epilithic biomass and metabolism in a north Iberian stream. *Aquatic Sciences* 60:1-16.
- Eulin A. (1997) Les communautés de diatomées épilithiques de la Garonne. Thèse, Université Paul Sabatier, Toulouse, 248 pp.
- Eulin A, Le Cohu R (1998) Epilithic diatom communities during the colonization of artificial substrates in the River Garonne (France). Comparison with the natural communities. *Archiv für Hydrobiologie* 143:79-106.
- Even S., M. Poulin, J. Garnier, G. Billen, P.C. Servais, C. Chesterikoff, M. Coste (1998) River ecosystem modelling: application of the PROSE model to the Seine river (France). *Hydrobiologia* 373-374:27-45.
- Everitt D.A., S.W. Wright, J.K. Volkman, D. P. Thomas, E. J. Lindstrom (1990) Phytoplankton community compositions in the western equatorial Pacific determined from chlorophyll and carotenoid pigment distributions. *Deep Sea Research*, 37: 975-997.
- Feminella J. W., C. P. Hawkins (1995) Interactions between stream herbivores and periphyton: a quantitative analysis of past experiments. *Journal of the North American Benthological Society*, 14:465-509.
- Flinders C. A., D. D. Hart (2009) Effects of pulsed flow on nuisance periphyton growths in river: a mesocosm study. *River research and applications* 25, 1320–1330.
- Flipo N., S. Even, M. Poulin, M.H. Tusseau-Vuillemin, T. Ameziane, A. Dauta (2004) Biogeochemical modelling at the river scale: plankton and periphyton dynamics.
- Ford T. E., M. A. Lock (1987) Epilithic metabolism of dissolved organic carbon in boreal forest rivers. *Fédération of European Microbiology Ecology*, 45:89-97.
- Fothi A. (2003) Effets induits de la turbulence benthique sur les mécanismes de croissance du périphyton, Ph.D. Thesis. , 143 pp., INP de Toulouse.

- Fovet O., G. Belaud, X. Litrico, S. Charpentier, C. Bertrand, P. Dollet, C. Hugodot (2011) A model for fixed algae management in open channels using flushing flows. *River Research and Applications*, Doi: 10.1002/rra.1495.
- Fuller R.L., J.L. Roelofs, T.J. Fry (1986) The importance of algae to stream invertebrates. *Journal of the North American Benthological Society*, 5:290-296.
- Gaudes A., S. Sabater, E. Vilalta, I. Muñoz (2006) The nematode community in cyanobacterial biofilms in the river Llobregat, Spain. *Nematology*, 8, 909-919.
- Ghosh M., J.P. Gaur (1998) Current velocity and the establishment of stream algal periphyton communities. *Aquatic Botany* 60(1), 1-10.
- Giere O. (2009) *Meiobenthology: The microscopic motile fauna of aquatic sediments*: Springer – Verlag. Berlin, Germany.
- Godillot R., B. Caussade, T. Améziane, J. Capblancq (2001) Interplay between turbulence and periphyton in rough open-channel flow. *Journal of Hydraulic Research* 39:227-239.
- Graba M., F. Y. Moulin, S. Boulêtreau, F. Garabétian, A. Kettab, O. Eiff, J. M. Sanchez-Pérez, S. Sauvage (2010) Effect of near-bed turbulence on chronic detachment of epilithic biofilm in artificial rough, open channel flow: Experimental and modeling approaches. *Water Resources Research* 46, W11531. Doi:10.1029/2009WR008679.
- Griffiths G. A. (1981) Flow resistance in coarse gravel-bed rivers. *American Society of Civil Engineers Proceedings Journal Hydraulics Division*, 107(HY7), 899-918.
- Hall R. O., G. E. Likens, H. M. Malcom (2001) Trophic basis of invertebrate production in 2 streams at the Hubbard Brook Experimental Forest. *Journal of the North American Benthological Society*, 20: 432-447.
- Hamlyn D., R. Britter (2005) A numerical study of the flow field and exchange processes within a canopy of urban-like roughness. *Atmospheric Environment*, 39, 3243-3254.
- Heip C., R. Huys, M. Vincx, A. Vanreusel, N. Smol, R. Herman, P. M. J. Herman (1990) Composition, distribution, biomass and production of North Sea meiofauna. *Netherlands Journal of Sea Research*, 26, 333-342.

- Herbich J.B., S. Shults (1964) Large-scale roughness in open channel flow. Proceedings ASCE of the Hydraulics Division, 90 (HY6), Pap. 4145, 203-230.
- Hondzo M., H. Wang (2002) Effects of turbulence on growth and metabolism of periphyton in a laboratory flume. *Water Resources Research*, 38(12), 1277, Doi:10.1029/2002WR001409.
- Horner R.R., E.B. Welch (1981) Stream periphyton development in relation to current velocity and nutrients. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* 38(4), 449–457.
- Horner R.R., E.B. Welch, R.B. Veenstra (1983) Development of nuisance periphytic algae in laboratory streams in relation to enrichment and velocity. In: *Periphyton of Freshwater Ecosystems*, pp. 121–164, Wetzel R.G. and W. Junk Publishers, The Hague.
- Horner R.R., E.B. Welch, S. Jacoby (1990) Response of periphyton to changes in current velocity and, suspended sediment and phosphorus concentration. *Freshwater Biology*, 24:215–232.
- Hudon C., E. Bourget (1983) The effect of light on the vertical structure of epibenthic diatom communities. *Botanica Marina*, 26 : 317-330.
- Izagirre O., A. Elosegi (2005) Environmental control of seasonal and inter-annual variations of periphytic biomass in a North Iberian stream. *International Journal of Limnology* 41:35-46.
- Jackson C.R., P.F. Churchill, E. Roden (2001) Successional changes in bacterial assemblage structure during epilithic biofilm development. *Ecology*, 82:555-566.
- Jackson P.S. (1981) On the displacement height in the logarithmic velocity profile. *Journal of Fluid Mechanics*, 111:15-25
- Jeffrey S.W., R. F. C. Mantoura, S. W. Wright (1997) *Phytoplankton pigments in oceanography*. 661 pp. UNESCO, Paris.
- Johnson R.E., N.C. Tuchman, C.G. Peterson (1997) Changes in the vertical microdistribution of diatoms within a developing periphyton mat. *Journal of the North American Benthological Society*, 16:503-519.

- Jowett I. G., J. Richardson, B. J. F. Biggs, C. W. Hickey, Quinn J. M. (1991) Microhabitat preferences of benthic invertebrates and the development of generalized *Deleatidium* spp. Habitat suitability curves, applied to four New Zealand Rivers. *New Zealand Journal of Marine and Freshwater Research* 25, 187–199.
- Kathol M., Fischer H. & Weitere M. (2011) Contribution of biofilm-dwelling consumers to pelagic–benthic coupling in a large river. *Freshwater biology*. Doi: 10.1111/j.1365-2427.2010.02561.x.
- Kayaba Y., T. Minagawa (2008) Effecte of geomorphic and hydraulic conditions on primary production in midstream segment. *Advances in hydro-science and engineering* ,vol. VIII, pp. 1887-1896, ICHE-IAHR, Nagoya, Japan.
- Kliment Z., J. Kadlec, J. Langhammer (2007) Evaluation of suspended load changes using AnnAGNPS and SWAT semi-empirical erosion models. *Catena*, doi:10.1016/j.catena.2007.11.005.
- Knight D.W., MacDonald J.A. (1979) Hydraulic résistance of an artificial strip roughness, *ASCE Proceedings. Journal of the hydraulics Division*, 105 (HY6), Pap. 14636, 675-690.
- Kolkwitz R, K. Marsson (1909) Ökologie der tierischen Saprobien. Beiträge zur Lehre von des biologischen Gewässerbeurteilung. *Internationale revue der gesamten Hydrobiologie und Hydrographie* 1:126-152.
- Krause P., D.P. Boyle, F. Base (2005) Comparison of different efficiency criteria for hydrological model assessment. *Advances in Geosciences*, 5, 89-97.
- Labiod C., R. Godillot, B. Caussade (2007) The relationship between stream periphyton Dynamics and near-bed turbulence in rough open-channel flow. *Ecological Modeling*, 209(2-4), 78-96, doi:10.1016/j.ecolmodel.2007.06.011.
- Ladd T. I., R. M. Ventullo, P. M. Wallis, J.W. Costerton (1982) Heterotrophic bioactivity and degradation of labile an refractory compounds by groundwater and stream microbial populations. *Applied and Environmental Microbiology*, 44:321-329.

- Larinier M., J. Chorda (1995) Prise en compte de la migration du poisson lors de la conception des ouvrages de rétablissement des écoulements naturels dans les aménagements routiers ou autoroutiers. CEMAGREF, CSP, INPT et GHAPPE, Toulouse, France, 11 p.
- Laviale M., J. Prygiel (2009) Stream periphyton accumulation response in field conditions: Effect of community development and seasonal changes. *Journal of Phycology*, 45:1072-1082, doi:10.1111/j.1529-8817.2009.00747.x.
- Lecointe C, Coste M, Prygiel J (1993) 'OMNIDIA' software for taxonomy, calculation of diatom indices and inventories management. *Hydrobiologia* 269/270:509-513.
- Leflaive J., S. Boulêtreau, E. Buffan-Dubau, L. Ten-Hage1 (2008) Temporal patterns in epilithic biofilm-relation with a putative allelopathic activity. *Archiv für Hydrobiologie* 173(2), 121–134, doi: 10.1127/1863-9135/2008/0173-0121.
- Lekfir A., T. Benkaci Ali, N. Dechemi (2006) Quantification du transport solide par la technique floue, application au barrage de Beni Amrane (Algérie). *Revue des Sciences de l'Eau*, 19(3) ,247-257.
- Lock M.A., P. John (1979) The effect of flow patterns on uptake of phosphorus on river periphyton. *Limnology and Oceanography*, 24:376–83.
- Lock M. A., R. R. Wallace, J. W. Costerton, R. M. Ventullo, S. E. Charlton (1984) River epilithon: towards a structural-functional model. *Oikos*, 42:10-22.
- Lock M.A. (1993) Attached microbial communities in rivers. In: Ford TE (ed) *Aquatic microbiology - an ecological approach*. Blackwell Scientific Publications, Oxford, United Kingdom, 113-138.
- Lopez F., M. Garcia (1998) Open-channel flow through simulated vegetation: Suspended sediment transport modeling. *Water Resources Research*, 34(9), 2341–2352.
- Lopez F., M. Garcia (2001) Mean flow and turbulence structure of open-channel flow through nonemergent vegetation. *Journal of Hydraulic Engineering*, 127(5), 392–402.

- Lyautey E., S. Teissier, J.Y. Charcosset, J.L. Rols, F. Garabétian (2003) Bacterial diversity of epilithic biofilm assemblages of an anthropised river section, assessed by DGGE analysis of a 16S rDNA fragment. *Aquatic Microbial Ecology*, 33, 217–224.
- Lyautey E., C. R. Jackson, J. Cayrou, J.L. Rols, F. Garabétian (2005a) Bacterial community succession in natural river biofilm assemblages. *Microbial Ecology*, 50:589-601.
- Lyautey E., B. Lacoste, L. Ten-Hage, J.L. Rols, F. Garabétian (2005b) Analysis of bacterial diversity in river biofilms using 16S rDNA PCR-DGGE: methodological settings and fingerprints interpretation. *Water Research*, 39:380-388.
- Majdi N., W. Traunspurger, S. Boyer, B. Mialet, M. Tackx, R. Fernandez, S. Gehner, L. Ten-Hage, E. Buffan-Dubau (2011) Response of biofilm-dwelling nematodes to habitat changes in the Garonne River, France: influence of hydrodynamics and microalgal availability. *Hydrobiologia*, doi : 10.1007/s10750-011-0781-6.
- Mathieu M., J. Leflaive, L. Ten-Hage, R. Wit, E. Buffan-Dubau (2007) Free-living nematodes affect oxygen turnover of artificial diatom biofilms. *Aquatic Microbial Ecology*, 49, 281-291.
- Martínez De Fabricius A. L., N. Maidana, N. Gómez, S. Sabater (2003) Distribution patterns of benthic diatoms in a Pampean river exposed to seasonal floods: the Cuarto River (Argentina). *Biodiversity and Conservation*, 12(12), 2443–2454, doi: 10.1023/A:1025857715437.
- Mayer M. S., G. E. Likens (1987) The importance of algae in a shaded head water stream as a food of an abundant caddisfly (Trichoptera). *Journal of the North American Benthological Society*, 6:262-269.
- McIntire C.D. (1966) Some effects of current velocity on periphyton communities in laboratory streams. *Hydrobiologia*, 27, 559-570.
- McIntire C.D. (1973) Periphyton dynamics in laboratory streams: a simulation model and its implications. *Ecological Monographs*, 34:399-420.

- McLean S., V.I. Nikora (2006) Characteristics of turbulent unidirectional flow over rough beds: Double averaging perspective with particular focus on sand dunes and gravel bed. *Water Resources Research*, 42(10), doi:10.1029/2005WR004708.
- Morgenroth E., P. A. Wilderer (2000) Influence of detachment mechanisms on competition in biofilms. *Water Research*, 34(2):417-426.
- Miller M. C., P. De Oliveria, G. Gibeau (1992) Epilithic diatom community response to years of PO₄- fertilization: Kuparuk River, Alaska (68°N Latitude). *Hydrobiologia*, 240, 103–119.
- Mignot E., E. Barthelemy, D. Hurther (2009) Double-averaging analysis and local flow characterization of near-bed turbulence in gravel-bed channel flows. *Journal of Fluid Mechanics*, 618, 279–303, doi:10.1017/S0022112008004643.
- Minshall G.W. (1978) Autotrophy in stream ecosystems. *BioScience*, 28:767-771.
- Momo F. (1995) A new model for periphyton growth in running waters. *Hydrobiologia*, 299(3), 215-218.
- Morgenroth E., P. A. Wilderer (2000) Influence of detachment mechanisms on competition in biofilms. *Water Research*, 34(2):417-426.
- Moulin F. Y., Y. Peltier, Y. Bercovitz, O. Eiff, A. Beer, C. Pen, S. Bouletreau, F. Garabetian, M. Sellali, J. Sanchez-Perez, S. Sauvage, D. Baque (2008a) Experimental study of the interaction between a turbulent flow and a river biofilm growing on macrorugosities. *Advances in Hydro-Science and Engineering*, vol. VIII, pp. 1887-1896, ICHE-IAHR, Nagoya, Japan.
- Moulin F. Y., K. Mülleners, C. Bourg, S. Cazin (2008b) Experimental study of the impact of biogenic macrorugosities on the benthic boundary layer. *Advances in Hydro-Science and Engineering*, vol. VIII, pp. 736-745, ICHE-IAHR, Nagoya, Japan.
- Mulholland P. J., A. D. Steinman, A.V. Palumbo, J. W. Elwood (1991) Role of nutrient cycling and herbivory in regulating periphyton communities in laboratory streams. *Ecology*, (72):966-982.

- Mulholland P. J. (1992) Regulation of nutrient concentrations in temperate forest stream: roles of upland, riparian, and instream processes. *Limnology and Oceanography*, 37:1512-1526.
- Mülleners K. (2006) Experimental study of a turbulent layer flow above a bed of shells. Rapport de stage IMFT, TU Eindhoven, 131p.
- Nezu I., H. Nakagawa (1993) *Turbulence in open-channel flows*, Balkema, Rotterdam. The Netherlands.
- Navarro E., H. Guasch, S. Sabater (2002) Use of microbenthic algal communities in ecotoxicological tests for the assessment of water quality: the Ter river case study. *Journal of Applied Phycology*, 14:41-48.
- Nepf H., M. Ghisalberti, B. White, E. Murphy (2007) Retention time and dispersion associated with submerged aquatic canopies. *Water Resources Research*, 43(4), doi: 10.1029/2006WR005362
- Nielsen T. S., W. H. Funk, H. L. Gibbons, R. M. Duffner (1984) A comparison of periphyton growth on artificial and natural substrates in the upper Spokane River. *Northwest Science*, 58:243-248.
- Nikora V., D. Goring, B. Biggs (1997) On stream periphyton-turbulence interactions. *The New Zealand Journal of Marine and Freshwater Research*, 31(4), 435–448.
- Nikora V., D. Goring, B. Biggs (1998) A simple model of stream periphyton-flow interactions. *Oikos*, 81 (3), 607–611.
- Nikora V., D. Goring, I. McEwan, G. Griffiths (2001) Spatially averaged open-channel flow over rough bed. *Journal of Hydraulic Engineering*, 127(2), 123-133.
- Nikora V., D. Goring, B. Biggs (2002) Some observations of the effects of micro-organisms growing on the bed of an open channel on the turbulence properties. *The Journal of Fluid Mechanics*, 450, 317–341.
- Nikora, V., I. McEwan, S. McLean, S. Coleman, D. Pokrajac, R. Walters (2007a) Double averaging concept for rough-Bed Open-Channel and overland flows: theoretical

- background. *Journal of Hydraulic Engineering*, 133(8), 873-883, doi:10.1061/(ASCE)0733-9429(2007)133:8(873).
- Nikora V., S. McLean, S. Coleman, D. Pokrajac, I. McEwan, L. Campbell, J. Aberle, D. Clunie, K. Kol (2007b) Double-averaging concept for rough-bed open-channel and overland flows: applications background. *Journal of Hydraulic Engineering*, 133(8), 884-895, doi:10.1061/(ASCE)0733-9429(2007)133:8(884).
- Paul B. J., H. C. Duthy (1989) Nutrient cycling in the epilithon of running waters. *Canadian Journal of Botany*, 67:2302-2309.
- Peltier Y. (2007) Etude de l'influence de l'hydrodynamique sur le développement d'un biofilm épilithique. Rapport de stage de troisième année hydraulique et mécanique des fluides, ENSEEIHT-IMFT-ECOLAB, pp 30.
- Pen C. (2008) Croissance d'un biofilm de rivière : structuration par hydrodynamique et couplage écoulement-structure. Rapport de stage de Master 2 recherche, IMFT, PP 27.
- Peters L., H. Hillebrand, W. Traunspurger (2007) Spatial variation of grazer effects on epilithic meiofauna and algae. *Journal of the North American Benthological Society* 26(1):78-91. doi: 10.1899/0887-3593(2007)26[78:SVOGEO]2.0.CO;2.
- Peterson C.G. (1987) Influences of flow regime on development and desiccation response of lotic diatom communities. *Ecology*, 68(4):946-954.
- Peterson, C.G. (1996) Response of benthic algal communities to natural physical disturbance. In: Stevenson RJ, Bothwell ML, Lowe RL (eds), *Algal Ecology: Freshwater Benthic Ecosystems*, Academic Press, San Diego, pp. 375-403.
- Pfannkuche O., H. Thiel (1988) Sample processing. In *Introduction to the study of meiofauna* (ed. R. P. Higgins & H. Thiel), pp. 134-145: Smithsonian Institution Press, Washington, DC, USA.
- Pinckney J. L., K. R. Carman, S. E. Lumsden, S. N. Hymel (2003) Microalgal-meiofaunal trophic relationships in muddy intertidal estuarine sediments. *Aquatic Microbial Ecology*, 31, 99-108.

- Pringle C. M. (1990) Nutrient spatial heterogeneity: Effects on community structure, physiognomy, and diversity of stream algae. *Ecology*, 71(3):905-920.
- Plante C., J. A. Downing (1989) Production of freshwater invertebrate populations in lakes. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*, 46, 1489-1498.
- Poff N.L., N.J. Voelz, J.V. Ward (1990) Algal colonization under four experimentally-controlled current regimes in a high mountain stream. *Journal of the North American Benthological Society*, 9(4):619-629.
- Poulickova A., M. Duchoslav, M. Dokulil (2004) Littoral diatom assemblages as bioindicators of lake trophic status: a case study from prealpine lakes in Austria. *European Journal of Phycology*, 39:143-152.
- Power, M. E., A. J. Stewart, (1987) Disturbance and recovery of an algal assemblage following flooding in a Oklahoma stream. *American Midland Naturalist*, 117: 333-345.
- Pitlick J. (1992) Flow resistance under conditions of intense gravel transport. *Water Resources Research*, 28 (3), 891-903.
- Prygiel J., L. Leveque, R. Iserentant (1996) New practical diatom index for the assessment of water quality in monitoring networks. *Revue des Sciences de l'eau*, 9(1),97-113.
- Rhea D.T., D.D. Harper, A.M. Farag, W.G. Brumbaugh (2006) Biomonitoring in the Boulder River watershed, Montana, USA: Metal concentrations in biofilm and macroinvertebrates, and relations with macroinvertebrate assemblage. *Environmental Monitoring and Assessment*, 115(1-3) : 381-393.
- Reisen, W. K., D.J. Spencer (1970) Succession and current demand relationships of diatoms on artificial substrates in Prater's Creek, South Carolina. *Journal of Phycology*, 6, 117-121.
- Reiter M.A. (1986) Interactions between the hydrodynamics of flowing water and development of a benthic algal community. *Journal of Freshwater Ecology*, 3(4), 511-517.

- Reiter M.A. (1989a) Development of benthic algal assemblages subjected to differing near-substrate hydrodynamic regimes. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*, 46, 1375–1382.
- Reiter M. A. (1989b) The effect of a developing algal assemblage on the hydrodynamics near substrates of different size. *Archiv für Hydrobiologie*, 115 (2), 221–244.
- Reynolds C.S., J.P. Descy, J. Padisak (1994) Are phytoplankton dynamics in rivers so different from those in shallow lakes?. *Hydrobiologia*, 289(1-3):1-7.
- Riber H.H., R.G. Wetzel (1987) Boundary-layer and internal diffusion effects on phosphorus fluxes in lake periphyton. *Limnology and Oceanography*, 32:1181-1194.
- Richard S. (1996) Etude des caractéristiques des écoulements au dessus de macro rugosités, Aide au dimensionnement des rivières de contournement. Rapport Cemagref/ Ecole Nationale du Génie de l'Eau et de l'Environnement de Strasbourg.
- Sabater S., H. Guasch, A. Romani, I. Munoz (2002) The effect of biological factors on the efficiency of river biofilms in improving water quality. *Hydrobiologia*, 469:149-156.
- Sabater S., E. Vilalta, A. Gaudes, H. Guasch, I. Munoz, A. Romani (2003) Ecological implications of mass growth of benthic cyanobacteria in rivers. *Aquatic Microbial Ecology*, 32, 175-184.
- Sánchez-Pérez J.M., I. Antiguiedad, I. Arrate, C. García-Linares, I. Morell (2003 a) The influence of nitrate leaching through unsaturated soil on groundwater pollution in an agricultural area of the basque country. *The Science of the Total Environment*, 317, 173-187.
- Sánchez-Pérez J-M., C. Bouey, S. Sauvage, S. I. Teissier, Antiguiedad, P. Vervier (2003 b) A standardized method for measuring in situ denitrification in shallow aquifers : Numerical validation and measurements in riparian wetlands. *Hydrological Earth System Science*, 7 (1): 87-96.
- Saravia, L., F. Momo, L. D. Boffi Lissin (1998) Modeling periphyton dynamics in running water. *Ecological Modeling*, 114(1), 35-47.

- Seath R. G., J. A. Hambrook (1988) Mechanical adaptations to flow in freshwater red algae. *Journal of Phycology*, 24: 107-111.
- Shlichting H. (1968) *Boundary layer Theory*. New York.
- Silvester N.R., M.A. Sleigh (1985) The forces on microorganisms at surfaces in flowing water. *Freshwater Biology*, 15, 433–448.
- Singer G., K. Besemer, P. Schmitt-Kopplin, I. Hodl, T. J. Battin (2010) Physical Heterogeneity Increases Biofilm Resource Use and Its Molecular Diversity in Stream Mesocosms. *PLoS ONE* 5(4): e9988. doi:10.1371/journal.pone.0009988.
- Sinsabaugh R.L., D. Repert, T. Weiland, S.W. Golladay, A.E. Linkins (1991) Exoenzyme accumulation in epilithic biofilms. *Hydrobiologia*, 222(1):29-37.
- Sobczak W.V. (1996) Epilithic bacterial responses to variations to algal biomass and labile organic dissolved carbon during biofilm colonization. *Journal of the North American Benthological Society*, 15(2):143-154.
- Steemann-Nielsen E. (1975) *Marine Photosynthesis with Special Emphasis on Ecological Aspects*. Elsevier Oceanographic Series, 141 pp. Elsevier Scientific Publishing, Amsterdam.
- Steinman, A. D., C. D. McIntire (1986) Effect of current velocity and light energy on the structure of periphyton assemblages in laboratory stream. *Journal of Phycology*, 22: 352-361.
- Stevenson R. J. (1983) Effects of currents and conditions simulating autogenically changing microhabitats on benthic diatom immigration. *Ecology*, 64, 1514–1524.
- Stevenson R. J., C. G. Peterson (1991) Emigration and immigration can be important determinants of benthic diatom assemblages in streams. *Freshwater Biology*, 26:279-294.

- Stevenson R.J. (1996) An introduction to algal ecology in freshwater benthic habitats. In: Stevenson R.J., Bothwell M.L. & Lowe R.L. (eds) *Algal ecology: freshwater benthic ecosystems*, Academic Press San Diego, 3-30.
- Stevenson R.J. (1997) Scale-dependant determinants and consequences of benthic algal heterogeneity. *Journal of the North American Benthological Society*, 16:248-262.
- Thomas S.A., J.D. Newbold, M.T. Monaghan, G.W. Minshall, T. Georgian, C.E. Cushing (2001) The influence of particle size on seston deposition in streams. *Freshwater Biology*, 46:1415-1424.
- Teissier S. (2001) Bilan des transformations de l'azote en rivière. Développement méthodologique de la mesure des flux d'interface et applications (Sédiments, biofilms épilithiques de la Garonne). Thèse de Doctorat, Université de Toulouse III – Paul Sabatier, P. 192.
- Teissier S., F. Garabétian, M. Torre, D. Dalger, L. Labroue (2002) Impact of an urban centre on the nitrogen cycle processes of epilithic biofilms during a summer low-water period. *River Research and Applications*, 18: 21-30.
- Teissier S., M. Torre, F. Delmas, F. Garabétian (2007) Detailing biogeochemical N budgets in riverine epilithic biofilms. *Journal of the North American Benthological Society*, 26(2):178-190.
- Tilman D. (1982), *Resource competition and community structure*. Princeton University Press, New Jersey, USA.
- Tornés E., S. Sabater (2010) Variable discharge alters habitat suitability for benthic algae and cyanobacteria in a forested Mediterranean stream. *Marine and Freshwater Research*, 61, 441–450.
- Traunspurger W. (1997) Bathymetric, seasonal and vertical distribution of feeding-types of nematodes in an oligotrophic lake. *Vie et Milieu*, 47, 1-7.
- Uehlinger, U., H. Bührer, P. Reichert (1996) Periphyton dynamics in a flood-prone pre-alpine river: evaluation of significant processes by modelling. *Freshwater Biology*, 36, 249–263.

- Uehlinger, U., B. Kawecka, C.T. Robinson (2003) Effects of experimental floods on periphyton and stream metabolism below a high dam in the Swiss Alps (River Spöl). *Aquatic Sciences*, 199–209, doi: 10.1007/s00027-003-0664-7.
- Van Dam H., A. Mertens, J. Sinkeldam (1994) A coded checklist and ecological indicator values of freshwater diatoms from the Netherlands. *Netherlands Journal of Aquatic Ecology*, 28:117-133.
- Veres A. J., R. Pienitz, J.P. Smol (1995) Lake water salinity and periphytic diatom succession in three subarctic lakes, Yukon territory. *Canada's Arctic*, 48:63-70.
- Vervier P., S. Bonvallet-Garay, S. Sauvage, H. Maurice Valett, J. M. Sanchez-Perez (2009) Influence of the hyporheic zone on the phosphorus dynamics of a large gravel-bed river, Garonne River, France. *Hydrological Processes*, 23, 1801–1812, doi: 10.1002/hyp.7319.
- Villeneuve A., B. Montuelle, A. Bouchez (2010) Influence of slight differences in environmental conditions (light, hydrodynamics) on the structure and function of periphyton. *Aquatic Science*, 72:33-44, doi:10.1007/s00027-009-0108-0.
- Warnick S.L., H.L.Bell (1969) The acute toxicity of some heavy metals to different species of aquatic insects. *Journal of Water Pollution Control Federation*, 41(2): 280-284.
- Wehr, J. D, R. G. Sheath (2003) *Freshwater Algae of North America*. Edited by: John D. Wehr and Robert G. Sheath, Academic Press. ISBN: 978-0-12-741550-5.
- Weng P., J.M. Sánchez-Pérez, S. Sauvage, P. Vervier, F. Giraud (2003) Assessment of the quantitative and qualitative buffer function of an alluvial wetland : Hydrological modelling of a large floodplain (Garonne River, France). *Hydrological Processes*, 17, 2375-2393.
- Wetzel R.G. (1983) Opening remarks. In: Wetzel RG (ed), *Periphyton of freshwater ecosystems*. Dr W. Junk Publishers, Boston.
- Wetzel, R. G. (2001) *Limnology: Lake and River Ecosystems*, 3rd ed. Academic Press, San Diego, California, 850 pp.

- Whithford L.J., G.J. Shumacher (1961) Effects of current on mineral uptake and respiration by a freshwater alga. *Limnology and oceanography*, 6, 423-425.
- Wiberg P. L., J. D. Smith (1991) Velocity distribution and bed roughness in high-gradient streams. *Water Resources Research*, 27 (5), 825-838.
- Wilcock, P. (1996) Estimating local bed shear stress from velocity observations. *Water Resources Research*, 32 (11), 3361-3366.
- Williams K.A., D.W.J. Green, D. Pascoe (1985) Studies on the acute toxicity of pollutants to freshwater macroinvertebrates. 1: Cadmium. *Archiv für Hydrobiologie*, 102(4): 461-471.
- Winterbourn, M. J. (1990) Interactions among nutrients, algae and invertebrates in New Zealand mountain stream. *Freshwater Biology*, 23: 463-474.
- Wright S. W., S. W. Jeffrey, R. F. C. Mantoura, C. A. Llewellyn, T. Bjornland, D. Repeta, N. Welschmeyer (1991) Improved HPLC method for the analysis of chlorophylls and carotenoids from marine phytoplankton. *Marine Ecology Progress Series* 77: 183–196.
- Young W. J. (1992) Clarification of the criteria used to identify near-bed flow regimes. *Freshwater Biology*, 28, 383-391.

Mots clés : Biofilm épilithique, dynamique temporelle, hydrodynamique locale, détachement, composition algale et modélisation.

Résumé

Les interactions entre l'hydrodynamique locale, la structure et la dynamique temporelle du biofilm épilithique ont été étudiées par analyse et modélisation de séries temporelles de biomasse et de la composition algale sur trois séries de données obtenues en canaux expérimentaux et *in situ*. Deux séries temporelles ont été obtenues dans des conditions contrôlées à l'Institut de Mécanique des Fluides de Toulouse: la première dans un canal à vitesse constante d'écoulement, et la seconde dans un canal à trois sections avec trois vitesses d'écoulement incluant un test d'arrachage du biofilm en fin d'expérience. La dernière série temporelle a été collectée sur un banc de galet de la Garonne (France) en amont de Toulouse durant la période de Septembre 2008 à Septembre 2009.

Trois formulations décrivant le processus de détachement chronique du biofilm ont été confrontées à la première série de données. Ces trois formulations sont respectivement fonction du débit Q , de la vitesse de frottement u_* et du nombre de Reynolds rugueux k^+ . Elles sont intégrées dans un modèle simple décrivant la dynamique de croissance du biofilm épilithique comme un équilibre entre une croissance phototrophique et une perte chronique dépendante de l'hydrodynamique. Les résultats d'application de ces trois formulations à la première série de données obtenues en canal, ont montré que la dynamique du biofilm épilithique est mieux reproduite en considérant comme variables externes de forçage du détachement chronique, des descripteurs de l'hydrodynamique locale et de la turbulence en proche parois que sont la vitesse de frottement (u_*) et la rugosité turbulente (k^+). Néanmoins l'utilisation de la rugosité turbulente donne le meilleur résultat car ce descripteur tient compte non seulement de l'effet de l'hydrodynamique mais aussi de l'évolution de la forme et des dimensions du substratum qui est fonction de l'épaisseur et de la structure du biofilm qui le colonise.

L'analyse de la série temporelle obtenue dans le canal à trois vitesses d'écoulement a révélé que la structure du biofilm, sa composition algale et sa résistance au détachement catastrophique étaient fortement conditionnées par les caractéristiques hydrodynamiques locales subies pendant la période de croissance. Ceci met en évidence l'importance de la prise en compte du rôle de cette hydrodynamique locale dans la modélisation du processus de détachement catastrophique associé aux crues, et plus généralement, son rôle dans les différents processus régissant la dynamique temporelle du biofilm épilithique.

En tenant compte des résultats obtenus dans les expérimentations et modélisations des interactions biofilm/écoulement dans les canaux expérimentaux précédemment décrites, une nouvelle approche est utilisée pour la modélisation de la série temporelle obtenue *in situ*. Cette approche tient compte de l'effet des interactions hydrodynamiques locales/structure et composition du biofilm sur sa dynamique temporelle et de la pression de broutage par les invertébrés aquatiques. Cette nouvelle approche permet ainsi de reproduire tous les cycles de croissance et de détachement du biofilm observés *in situ* en prenant en compte l'effet de la température, de l'intensité lumineuse, des différents processus de détachement (chronique, catastrophique et autogénique) ainsi que la perte par broutage. L'action par broutage direct semble être négligeable face à l'action indirecte des invertébrés liée à leurs déplacements qui déstructurent les couches algo-bactériennes et modifient les capacités d'accrochage du biofilm au substrat.

Abstract

Interactions between local hydrodynamics and epilithic biofilm structure and temporal dynamics have been investigated through analyses and modeling of temporal data of biomass, algal composition and local hydrodynamics evolution obtained in experimental channels and in situ. Two of the used temporal data were obtained in controlled conditions at the Institut de Mécanique des Fluids de Toulouse: the first one in a channel with constant flow velocity, and the second in a channel with three sections and three different flow velocities including a test of detachment of the epilithic biomass at the end of the experiment. The last temporal data was collected on a bench of pebble of the Garonne (France) upstream to Toulouse during period from September, 2008 till September, 2009.

Three formulations of biomass chronic detachment that integrated successively the discharge Q , the friction velocity u_* and the roughness Reynolds number $k^+ = u_* k_s / \nu$ (ν =water kinematic viscosity) as descriptors of flow conditions have been confronted to the first series of data. These formulations were integrated into a simple model describing the dynamics of growth of epilithic biomass as a balance between phototrophic growth and a chronic loss dependent on the hydrodynamics. The results of application of these three formulations to the first series of data showed that the dynamics of the epilithic biomass is better reproduced by considering as external variable of forcing the chronic detachment, the friction velocity (u_*) and the turbulent roughness (k^+) that are descriptors of local hydrodynamics and turbulence in the near bed region. Nevertheless the use of the turbulent roughness gives the best result because this descriptor takes into account not only the effect of the hydrodynamics but also the evolution of the shape and the dimensions of the substratum according to the thickness and the structure of the biofilm which colonizes it.

The analysis of the temporal series obtained in the channel with three flow velocities revealed that the structure, the algal composition and its resistance in the catastrophic detachment of the epilithic biomass were strongly conditioned by the local hydrodynamics endured during the period of growth. This brings to light the importance and the role of this local hydrodynamics in modeling the catastrophic detachment process associated with the floods and more generally its role in the various processes governing the temporal dynamics of epilithic biomass.

Considering the previously described results obtained in the experiments and the in the modeling of the biofilm / flow interactions in the experimental channels, a new approach was used for modeling the in situ temporal series. This approach takes into account the effect of the interactions between local hydrodynamics /structure and composition of the biofilm on its temporal dynamics and the grazing pressure of the aquatic invertebrates.

This new approach allows reproducing all the growth and detachment cycles of epilithic biofilm observed in situ. This, by considering the effects of temperature, luminous intensity, various detachment processes (chronic, catastrophic and autogenic), as well as the loss by grazing pressure. This last one seems to be unimportant in front of the indirect action of the invertebrates related to their movements which disintegrate the algal-bacterial layers and modify their capacities of to hang on the substrata.