

République Algérienne Démocratique et Populaire
Ministère de l'Enseignement Supérieur et de la recherche Scientifique
Ecole Nationale Polytechnique
Département d'hydraulique
Laboratoire de recherches des sciences de l'eau "LRS-Eau"



THESE
Présentée et soutenue par
GRABA Myriam

En vue de l'obtention du diplôme de Doctorat des Sciences en
Hydraulique

Titre

***Effet de la turbulence en proche paroi sur le détachement
chronique du biofilm épilithique : Etude par
expérimentation et modélisation***

Devant le jury composé de:

Grade	Nom	Prénom	Etablissement	
Professeur	KERBACHI	Rabah	E. N. Polytechnique d'Alger	Président
Professeur	KETTAB	Ahmed	E. N. Polytechnique d'Alger	Directeur de thèse
Professeur	BENRACHEDI	Khaled	Université de Boumerdès	Examineur
Professeur	MOILI	Aissa	Université de Bejaïa	Examineur
Maitre de conférences (A)	HOUMA BACHARIE	Fouzia	Ecole Nationale Supérieure des Sciences de la Mer et de l'Aménagement du Littoral	Examinatrice

ANNEE 2012

ملخص

'البيوفيلم epilithic' مجتمع معقد من الكائنات الدقيقة التي تنمو على حصى قيعان الأنهار. في هذه المذكرة، درست ديناميكية الكتلة الحيوية لهذا المجتمع و تفاعلها مع الجريان، عن طريق الجمع بين منهج تجريبي مع منهج تعادلي. أجريت التجربة لمدة 65 يوما في قناة تدفق اصطناعية ذات سطح مفتوح وقاع خشن، حيث تتدفق مياه نهر مصفية بقيمة ثابتة ودوران نصف مفتوح على النهر. لوصف تأثير الاضطراب بالقرب من الجدران على عملية الانفصال المزمّن في ديناميكية نمو 'البيوفيلم epilithic'، تم قياس الظروف الهيدروديناميكية المحلية بواسطة وبلرد لليزر جهاز لقياس السرعة وقد استمدت قيم العوامل قرب جدار الجريان من الكميات المضطربة المزوجة التوسط (في الزمان و). الفضاء بعدها، أجريت عملية محاكاة ديناميكية نمو 'البيوفيلم epilithic' باستخدام ثلاثة مختلفة صيغ لدالة الانفصال المزمّن بواسطة ثلاثة واصفات الهيدروديناميكية المحلية ألا و هي: التدفق، (Q) سرعة الاحتكاك (u_*) و رقم رينولدس الخشن (k^+) . أظهرت مقارنة المحاكاة نتائج مع المقاسة البيانات أن ديناميكية 'البيوفيلم epilithic' محاكاة أفضل باتخاذ رقم رينولدس الخشن (k^+) كمتغير مادي خارجي مؤثر على الانفصال المزمّن للكتلة الحيوية للبيوفيلم إذن. الخسارة في الكتلة الحيوية للبيوفيلم عن طريق الانفصال المزمّن ليس بصلة فقط مع الظروف الهيدروديناميكية، ولكن كذلك للتغير في شكل خشونة جدار الجريان الناجمة عن وجود 'البيوفيلم epilithic'. وهذا يشير إلى ضرورة الأخذ بالنظر بتغير شكل وحجم خشونة قيعان الأنهار في دراسة ووضع نماذج ديناميكية الكتلة الحيوية للبيوفيلم epilithic في المياه الجارية.

الكلمات الأساسية: البيوفيلم epilithic، جريان ذو سطح مفتوح، خشونة جدار الجريان، سرعة الاحتكاك، العوامل قرب جدار الجريان.

Agzul

Asaru imiddur apiliti (Biofilm épilithique, BE) d agraw yemxubbalen n tfekkiwin tunyidin i yettidiren yef yizemziyen yezgan ddaw waman n isaffen. Deg umahil n tezrawt-a, tirurda n tazeyt timiddurt n BE akked tiz-in-ines akked usmiri ttwazerwent s usdukkel n tarrayt n termit akked tin n yimḍanen. Tirmit tdum azal n 65 n wussan deg usmiri armagnu deg umizab ḥercawen anda aman n wasif yufafen ttazzalen s wanya imezgi deg uyawas azgenildi. Akken ad d-naf ticraḍ n warerkid deg uyrab i qerben yef wanya imezgi deg umhaz n BE, tignatin tihydrudimanin tandatin ttwaktalent s *Laser Doppler Anémométrie*, ma yella d isefkan n warerkid deg uyrab i qerben ttwasuddmen-d seg tsemktiwin ilan snat n tnammasin (deg wakud akked wadeg). Tin yur-s, nga tizeemanin timiḍanen n tirurda n tazeyt timidurt nerna nesseqdec kraḍ n tenfaliyin yemgarden i twuri n ttwakksa timezgit s Imendad n kraḍ n yigalamen n tmental n usmiri : tasmekta Q , tazza n uḥukku u_* akked umḍan n Reynolds ḥercawen k^+ . Tiserwas n yigmad n tzeemanin akked yisefkan yettwaktalen seknent-d dakken tirurda n BE tettwaktal ugar ma yella nerra amḍan n Reynolds ḥercawen d asefki afekkan asufellan n uḥras n twakksa timezgit. Dya d tidet isruhuyen deg tanga tapilitit s Imendad n umhaz n twakksa timezgit ur ttwaqnen ara kan yer tmental tihidumanin, ttwaqqnen ula yer usenfel deg talya n tiḥercawt i d-tefka tihawt n BE. I Imend n waya nezmer ad ninni i wid i rran ad qedcen deg temsalt-a, yiwid ad d rren azal meqqren i tiḥercawt n yedyayen deg lehṣab n unerni n "BE" deg ssafen yettazzalen.

Awalen igejdanen : asaru imiddur apiliti (BE), asmiri deg tjumma tilellit, tiḥercawt, tazza n uḥukku, tirurda n tazeyt timiddurt, isefkan irmezganen deg uyrab i qerben.

Résumé

Le 'biofilm épilithique' (BE) est une communauté complexe de micro-organismes qui se développe sur les galets des lits des rivières. Dans ce travail de thèse, la dynamique de la biomasse du (BE) et son interaction avec l'écoulement ont été étudiées en couplant une approche expérimentale avec une approche numérique. L'expérience a été conduite durant 65 jours dans un écoulement artificiel en canal rugueux à surface libre, où de l'eau de rivière filtrée circule à débit constant et en circuit semi ouvert. Afin de caractériser l'effet de la turbulence en proche paroi sur le processus de détachement chronique dans la dynamique du (BE), les conditions hydrodynamiques locales ont été mesurées par Laser Doppler Anémométrie et les paramètres turbulents en proche paroi ont été déduits à partir de quantités doublement moyennées (dans le temps et dans l'espace). Des simulations numériques de la dynamique de la biomasse du (BE) ont ensuite été entreprises en utilisant trois différentes formulations pour la fonction du détachement chronique, moyennant trois descripteurs des conditions d'écoulement : le débit Q , la vitesse de frottement u_* et le nombre de Reynolds rugueux k^+ . Les comparaisons des résultats des simulations avec les données mesurées ont montré que la dynamique du (BE) est mieux simulée en prenant le nombre de Reynolds rugueux comme variable physique externe de forçage du détachement chronique. En effet les pertes en matière épilithique par le processus du détachement chronique ne sont pas liées juste aux seules conditions hydrodynamiques, mais aussi au changement dans la forme des rugosités induit par la présence du (BE). Ceci suggère que les changements dans la forme et dimensions des rugosités dans les lits des cours d'eau doivent être prises en considération dans l'étude et la modélisation de la dynamique de croissance du (BE) dans les eaux courantes.

Mots clés: Biofilm Epilithique, écoulement à surface libre, rugosités, vitesse de frottement, dynamique de la biomasse, paramètres turbulents en proche paroi.

ABSTRACT

The biomass dynamics of the 'epilithic biofilm' (EB), a collective term for a complex micro-organism community that grows on gravel bed rivers, was investigated by coupling experimental and numerical approaches focusing on EB-flow interactions. The experiment was conducted during 65 days in an artificial rough open-channel flow, where filtered river water circulated at 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 then performed using three different models of chronic detachment based upon three different descriptors for the flow conditions: the discharge Q , the friction velocity u_* , and the 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 of forcing the chronic detachment. Indeed the loss of epilithic matter through the chronic detachment process is related not only to hydrodynamic conditions, but also to the change in bottom roughness. This suggests that changes in the behavior and dimensions of river bed roughness must be considered in checking the dynamics of epilithic biofilm in running waters.

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

REMERCIEMENTS

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

Je tiens tout d'abord à exprimer toute ma gratitude et ma reconnaissance à mon directeur de thèse, Monsieur **Ahmed KETTAB**, Professeur et Directeur du Laboratoire de recherches des Sciences de l'Eau "LRS-EAU" à l'Ecole Nationale Supérieure Polytechnique d'Alger, qui a constamment veillé, avec compétence et patience, à ce que cette thèse se déroule dans les meilleures conditions. Grâce à ses qualités humaines, il a su me faire confiance et m'accorder une liberté de travail sans lesquelles cette étude n'aurait pas pu être menée à terme. Qu'il soit assuré de ma profonde gratitude et je tiens à témoigner du plaisir que j'ai eu à travailler sous sa direction.

Que les membres du jury trouvent ici l'expression de ma sincère reconnaissance : le Professeur, **KERBACHI Rabah** (E. N. Polytechnique d'Alger), le Professeur, **BENRACHEDI Khaled** (Université de Boumerdès), le Professeur, **Moili Aissa** (Université de Bejaïa) et le Maître de conférences (A), **HOUMA BACHARIE Fouzia** (Ecole Nationale Supérieure des Sciences de la Mer et de l'Aménagement du Littoral).

Mes plus sincères remerciements s'adressent également à Monsieur **José Miguel SANCHEZ-PEREZ**, directeur de recherche CNRS au laboratoire d'Ecologie Fonctionnelle de Toulouse (ECOLAB UMR 5245 CNRS-UPS-INPT), pour avoir bien voulu accepter de m'accueillir au sein de son équipe et pour avoir veillé au bon déroulement de mon stage au sein de son équipe et à l'Institut de Mécanique des Fluides de Toulouse (IMFT, INPT, ENSEEIHT, UPS) où s'est déroulé l'expérience en canal. A cet effet, Je remercie également les responsables et le personnel de l'Institut de Mécanique des Fluides de Toulouse et à tous ceux qui ont participé à la mise en place et à la réalisation financière et technique de cette expérience en canal de laboratoire. J'exprime toute ma gratitude à Messieurs : **MM.**

Alexandre BEER, Yvan BERCOVITZ, Grégory DHOYE, Noël, DOLEZ, Olivier EIFF, Serge FONT et surtout à *Frédéric MOULIN* pour tout le temps qu'il m'a consacré et les conseils qu'il m'a prodigué.

Une spéciale pensée, et une grande reconnaissance pour *Sabine SAUVAGE* chargée de recherche CNRS à ECOLAB, pour m'avoir aidé par de précieux conseils au moment où j'en avais vraiment besoin. Par son légendaire enthousiasme, sa disponibilité et son dépassement, elle a toujours été là pour me remotiver et me soutenir dans les moments difficiles. L'expérience que j'ai acquise auprès d'elle a été très enrichissante, sur tous les plans notamment humain et scientifique.

Je remercie également et chaleureusement *Saâdia BENMAMAR*, Maître de Conférences à l'Ecole Nationale Supérieure Polytechnique d'Alger, de m'avoir toujours soutenue et encouragée à mener ce travail à terme.

J'exprime toute ma reconnaissance à Monsieur *Mustapha MAZA*, Maître de Conférences et Chef du Département d'Hydraulique à l'Université Abderrahmane Mira de Bejaia, mais aussi à mes collègues et amis *Samir HAMCHAOUI, Hamid SAOU, Ferhat MERAH et Ali BERREKSI* pour leurs encouragements, leur soutien moral pour me voir atteindre mon objectif.

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

Un grand merci à tous.

TABLE DES MATIERES

	Page
NOMENCLATURE ET ABREVIATIONS	1
LISTE DES FIGURES	5
LISTE DES TABLEAUX	7
INTRODUCTION	8
Chapitre 1 CONTEXTE GENERAL, PROBLEMATIQUE ET OBJECTIF	13
1.1 Définitions et généralités.....	13
1. 2 Dynamique temporelle et conditions de développement.....	16
1. 3 Etat de l’art de la modélisation de la dynamique du biofilm épilithique	20
1. 4 Interaction biofilm écoulement.....	26
1. 5 Problématique, objectif et démarche de l’étude.....	28
Chapitre 2 TURBULENCE EN EN PROCHE PAROI DANS UN ECOULEMENT A SURFACE LIBRE	31
2. 1 Introduction	31
2. 2 Les couches limites turbulentes.....	31
2. 2. 1 <i>Ecoulement sur fond lisse</i>	32
2. 2. 2 <i>Ecoulement sur fond rugueux</i>	33
2. 2. 2. a <i>Ecoulements à petite échelle de rugosité</i>	33
2. 2. 2. b <i>Ecoulements confinés à grande et moyenne échelle de rugosité</i>	37
2. 2. 3 <i>Ecoulements doublement moyennés dans l’espace et dans le temps</i>	38

Chapitre 3	METHODOLOGIE GENERALE	41
3.1	Introduction	41
3.2	Expérimentation en canal	42
3.2.1	<i>Description du dispositif expérimental</i>	42
3.2.2	<i>Déroulement de l'expérience</i>	48
3.2.2.1	<i>Phase d'ensemencement</i>	49
3.2.2.2	<i>Echantillonnage et conditionnement du biofilm</i>	49
3.2.2.3	<i>Mesures hydrodynamiques</i>	51
3.3	Présentation de la série temporelle disponible	57
3.4	Expérimentations numériques	58
3.4.1	<i>Développement du modèle</i>	58
3.4.2	<i>Résolution numérique</i>	59
3.4.3	<i>Valeurs initiales et calibrage des coefficients empiriques</i>	60
3.4.4	<i>Test des performances des modèles de simulations</i>	61
Chapitre 4	RESULTATS ET DISCUSSIONS	62
4.1	Introduction	62
4.2	Résultats de l'expérimentation de croissance du biofilm en canal	63
4.2.1	<i>Dynamique de la biomasse épilithique et composition algale dans le canal</i>	63
4.2.2	<i>Evolution des conditions physico-chimiques et nutritives de l'eau dans le canal</i>	68
4.2.3	<i>Résultats de suivi de l'hydrodynamique et des paramètres en proche paroi</i>	69
4.2.3.1	<i>Profils des vitesses longitudinales</i>	69
4.2.3.2	<i>Profils des tenseurs de Reynolds</i>	73

4.2.3.3 <i>Profils des urms</i>	75
4.2.3.4 <i>Paramètres hydrodynamiques en proche paroi</i>	76
4.3 Résultats des expérimentations numériques.....	77
4.3.1 Expérimentations numériques pour nos mesures expérimentales.....	77
4. 3. 1.1 <i>Valeurs des coefficients numériques et empiriques</i>	77
4. 3.1.2 <i>Comparaison des résultats des simulations avec les résultats de mesure</i>	78
4.3.2 Expérimentations numériques pour les données antérieures de <i>Labiod et al.</i> [79]	81
4. 3. 2.1 <i>Valeurs des coefficients numériques et empiriques</i>	81
4. 3.2.2 <i>Comparaison des résultats des simulations avec les résultats de mesure</i>	81
4.4 <i>Discussions</i>	84
CONCLUSION ET PERSPECTIVES	89
REFERENCES BIBLIOGRAPHIQUE	92
ANNEXE (PUBLICATIONS)	106

NOMENCLATURE ET ABREVIATIONS

A	: Constante de rugosité de la loi logarithmique	
EPS	: Substance polymérique extracellulaire	
B	: Biomasse épilithique	(g m ⁻²)
B_b	: Biomasse bactérienne active	(cellules m ⁻²)
Be	: Largeur au miroir	(cm ou m)
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 $i^{ème}$ 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 (MSSC ou Chl-a)	(g m ⁻²)
C	: Fonction de colonisation	(g m ⁻² jours ⁻¹)
C_{Auto}	: Coefficient empirique du détachement autogénique	(m ² Cellules ⁻¹ jours ⁻¹)
C_{det}	: Coefficient empirique du détachement chronique	(s m ⁻³ Jour ⁻¹)
C'_{det}	: Coefficient empirique du détachement chronique	(s m ⁻¹ Jour ⁻¹)
C''_{det}	: Coefficient empirique du détachement chronique	(Jour ⁻¹)
C_{detBb}	: Coefficient empirique de perte de la biomasse bactérienne	(g ⁻¹ m ² jour ⁻¹)
Chl-a	: Chlorophyll- <i>a</i>	(g m ⁻²)
C_k	: Constante empirique de la loi exponentielle des intensités turbulentes	
COND	: Conductivité	(μS cm ⁻¹)
d	: Hauteur de déplacement de l'origine de la loi log	(cm)
D	: Fonction de détachement de la biomasse épilithique	(g m ⁻² jours ⁻¹)
D_{Auto}	: Fonction de détachement autogénique de la biomasse épilithique	(g m ⁻² jours ⁻¹)
D_{Chron}	: Fonction de détachement chronique de la biomasse épilithique	(g m ⁻² jours ⁻¹)
D_{Cat}	: Fonction de détachement catastrophique de la biomasse épilithique	(g m ⁻² jours ⁻¹)
D_{Bb}	: Fonction de perte la biomasse bactérienne	(Cellules m ⁻² jours ⁻¹)
D_h	: Diamètre hydraulique	(cm où m)
D_u	: Constante empirique de la loi exponentielle des intensités turbulentes	
D_v	: Constante empirique de la loi exponentielle des intensités turbulentes	

D_w	: Constante empirique de la loi exponentielle des intensités turbulentes	
DO	: Teneur en oxygène dissout	(mg L ⁻¹ ou %)
E	: Coefficient d'efficacité de Nash-Sutcliffe	
ES	: Erreur standard sur les valeurs mesurées	
$ES_{meas,i}$: Erreur standard sur la $i^{ème}$ mesure	
F_r	: Nombre de Froude	
g	: Constante de gravité	(m s ⁻²)
G :	: Fonction de croissance de la biomasse épilithique	(g m ⁻² jours ⁻¹)
G_{Bb}	: Fonction de croissance de la biomasse bactérienne	(cellules m ⁻² jours ⁻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	(s m ⁻³ Jour ⁻¹)
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	
L	: Longueur caractéristique	(cm)
LDA	: Laser Doppler Anémométrie	
MSSC	: Matière sèche sans cendre	(g m ⁻²)
n	: Nombre d'acquisitions LDA par point de mesure	
N :	: Nombre de mesure biologique (MSSC ou Chl-a)	
NTU	: Unité Néphelométrique de turbidité (Nephelometric turbidity unit)	
Pe	: Le périmètre mouillé	(cm ou m)
PAR	: Photosynthetically active radiation	(μ E m ⁻² s ⁻¹)
Q	: Débit d'écoulement	(m ³ s ⁻¹)
Q_{crit}	: Débit critique d'arrachage du biofilm épilithique	(m ³ s ⁻¹)
Re	: Nombre de Reynolds	
s	: Surface d'un substrat	(m ²)
S	: Pente du canal	
Se	: Section mouillée	(cm ² ou m ²)
t	: Temps	(jours)
T	: Température	(°C)
T_0	: Température de référence = 20	(°C)

TURB	: Turbidité	(NTU)
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)
$\langle \overline{u'w'} \rangle_{xy}$: Tensions de cisaillement de Reynolds doublement moyennées	(cm ² s ⁻²)
<i>urms</i>	: 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)
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)

Symboles grecques

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)
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)
θ	: Angle du canal avec l'horizontal	(° ou Radian)
ρ	: Masse volumique de l'eau	(Kg/m ³)
Δ	: Hauteur des rugosités	(cm)
κ	: Constant universelle de Von Karma	
τ	: Tenseur des contraintes de Reynolds	(cm ² s ⁻² ou m ² s ⁻²)

Π : Paramètre de Coles

χ^2 : Indice de conformité

LISTE DES FIGURES

	Page
Fig.1.1 Observations du biofilm épilithique à l'échelle microscopique (a) et du galet (b).....	14
Fig.1.2 Courbe théorique de croissance du biofilm épilithique (d'après Biggs 1996).....	18
Fig.1.3 Dynamique des interactions biofilm écoulement.....	28
Fig.2.1 Couche limite en écoulement à surface libre sur fond rugueux	34
Fig.3.1 Schéma du dispositif expérimental	43
Fig.3.2 Photo annotée du canal et du matériel expérimental associé	43
Fig.3.3 Photo du système de pompage d'eau de Garonne	44
Fig.3.4 Photo du système de filtration de l'eau de Garonne	45
Fig.3.5 Photo d'une rugosité.....	48
Fig.3.6 Photographie et schéma de l'agencement des substrats dans le canal.....	48
Fig.3.7 Photos des faisceaux laser	52
Fig.3.8 Positions des profils verticaux A, B et C pour les mesures LDA et le calcul des valeurs doublement moyennées.....	53
Fig.3.9 Photo du dispositif laser.....	54
Fig.3.10 Schéma du dispositif laser.....	55
Fig.4.1 Photo des rugosités hémisphériques en phase de colonisation	63
Fig.4.2 Photos de l'évolution de la biomasse épilithique dans le canal à débit constant ($14.4 \text{ m}^3 \text{ s}^{-1}$) en comparaison avec la courbe théorique de <i>Biggs</i> , [1996].....	64
Fig.4.3 Evolution de la biomasse adimensionnée ($B/B_{max} \pm SE$) à différents jours de croissance du biofilm.....	66
Fig.4.4 Profils des vitesses longitudinales obtenue par mesure LDA avant ensemencement et 9, 16, 33, 38, and 61 jours après.	70
Fig.4.5 Profils des vitesses longitudinales doublement moyennées obtenus avant ensemencement, 9, 16, 33, 38, et 61 jours après.....	71
Fig.4.6 Profils des tenseurs de Reynolds doublement moyennés obtenus 33, 38, et 61 jours après ensemencement	73

Fig.4.7 Profils des u_{rms} ($\sqrt{\langle u^2 \rangle_{xy}}$) doublement moyennés obtenus avant ensemencement, 9, 16, 33, 38, et 61 jours après	75
Fig.4.8 Comparaison des valeurs de MSSC (g/m^2) mesurées avec les valeurs simulées à l'aide des trois formulations du détachement chronique	79
Fig.4.9 Comparaison des valeurs de la Chl-a (g/m^2) mesurées avec les valeurs simulées à l'aide des trois formulations du détachement chronique	80
Fig. 4. 10 Comparaison des valeurs de la Chl-a (g/m^2) mesurées dans l'expérience Run1 ($Q = 7,5 \text{ l s}^{-1}$) de <i>Labioud et al.</i> [79], avec les valeurs simulées à l'aide des trois formulations du détachement chronique : $D = C_{det} Q B$ ($R^2 = 0.88$), $D = C'_{det} u_* B$ ($R^2 = 0.92$), et $D = C''_{det} k^+ B$ ($R^2 = 0.99$).	82
Fig. 4. 11 Comparaison des valeurs de la Chl-a (g/m^2) mesurées dans l'expérience Run2 ($Q = 12 \text{ l s}^{-1}$) de <i>Labioud et al.</i> [79], avec les valeurs simulées à l'aide des trois formulations du détachement chronique : $D = C_{det} Q B$ ($R^2 = 0.70$), $D = C'_{det} u_* B$ ($R^2 = 0.77$), et $D = C''_{det} k^+ B$ ($R^2 = 0.83$).	82
Fig. 4. 12 Comparaison des valeurs de la Chl-a (g/m^2) mesurées dans l'expérience Run 3 ($Q = 19 \text{ l s}^{-1}$) de <i>Labioud et al.</i> [79], avec les valeurs simulées à l'aide des trois formulations du détachement chronique : $D = C_{det} Q B$ ($R^2 = 0.35$), $D = C'_{det} u_* B$ ($R^2 = 0.39$), et $D = C''_{det} k^+ B$ ($R^2 = 0.50$).	83
Fig.4.13 Photos du biofilm épilithique à 100% du taux maximum de croissance (a) dans notre expérience (b) <i>Nikora et al.</i> [2002].....	109

LISTE DES TABLEAUX

	Page
Tableau 3.1 Evolution de la biomasse (Chl-a, g m ²) des paramètres hydrodynamiques en proche paroi durant les trois expériences de croissance.....	58
Tableau 4.1 Dynamique de la biomasse épilithique dans le canal	65
Tableau 4.2 Abondances relatives (%) des diatomées à différentes phases de croissance du biofilm épilithique dans le canal à débit constant	67
Tableau 4.3 Caractéristiques physico-chimiques de l'écoulement dans le canal.....	68
Tableau 4.4 Chimie de l'eau dans le canal et dans la rivière	69
Tableau 4.5 Evolution des paramètres turbulents en proche parois durant les différentes phases de croissance du biofilm épilithique.....	76
Tableau 4.6 Valeurs de paramètres empiriques et numériques des simulations	78
Tableau 4.7 Valeurs des paramètres empiriques et numériques pour les simulations (Run1, Run2 et Run3) de croissance de la biomasse (Chl-a, mg m ⁻²)	81

INTRODUCTION

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 récemment par *Teissier et al.* [1] et *Baker & Vervier* [2] 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 [3, 4, 5, 6]. Pour ces cours d'eau à biomasse fixée, *Dahm*, [7] et *Vervier et al.*, [8] 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 [9, 10], dont le premier constituant (algues) est le composant dominant [11]. En tant que producteurs de biomasse [10, 12, 12, 13, 14, 15] et décomposeurs aussi [16, 17], les biofilms

épilithiques constituent un maillon vital du réseau trophique. Ils participent au fonctionnement hydro-écologique du cours d'eau [18], en particulier au niveau de la production de matière organique autochtone [10, 12], des transformations de l'azote [19] ou du fonctionnement des communautés benthiques [20]. 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 [21, 22, 23] 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 [1, 24, 25, 26, 27].

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 [28, 29, 30]. 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 [31, 32, 33], 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 [34]. 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 [35].

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 [27].

C'est dans ce cadre que nous nous intéressons dans ce travail, aux mécanismes qui structurent la dynamique spatio-temporelle du biofilm épilithique, plus particulièrement au mécanisme de détachement chronique du biofilm, avec pour objectif principal la détermination de la variable physique la plus pertinente pour décrire le rôle de l'hydrodynamique dans ce processus.

Afin de répondre à cet objectif, la démarche choisie dans ce travail, est la confrontation des résultats d'expérimentations en laboratoire avec des résultats obtenus par expérimentations numériques. Ainsi, nous avons commencé dans le chapitre 1 par un résumé du contexte général et l'état de la recherche sur l'étude de la dynamique du biofilm épilithique et de son interaction avec l'écoulement. Dans le chapitre 2 nous avons présenté un rappel de l'ensemble de la théorie concernant l'étude et modélisation des écoulements turbulents à surface libre sur fonds rugueux.

Dans le chapitre 3, l'ensemble des méthodologies relatives à l'expérimentation en laboratoire et aux expérimentations numériques entreprises sont détaillées. L'expérimentation en laboratoire est une expérimentation de croissance du biofilm conduite dans un canal biologique à débit constant situé à l'IMFT (Institut de Mécanique des Fluides de Toulouse). Le but de cette expérience est le suivi de l'évolution de la biomasse épilithique et des caractéristiques hydrodynamiques locales (turbulence, vitesse de frottement rugosité etc.) induite par la présence de cette biomasse durant un cycle de croissance du biofilm.

Nous avons présenté aussi dans ce même chapitre les modèles mathématiques et numériques utilisés pour la simulation de la dynamique du biofilm, dans un but de confrontation avec les résultats expérimentaux. Ces modèles développés à partir du modèle d'*Uehlinger et al.*, [36] ont été utilisés pour tester et comparer les résultats de simulation avec ces trois formulations de la fonction du détachement chronique. Ces formulations utilisent respectivement le débit d'écoulement Q , la vitesse de frottement u_* et la rugosité turbulente k^+ comme variables de forçage du détachement chronique.

L'ensemble des résultats de mesure en canal expérimental de l'IMFT et des résultats des simulations numériques obtenus ont été présentés et analysés dans le chapitre 4. Ces résultats ont été valorisés par des communications dans des séminaires internationaux [37, 38] et une publication dans la revue internationale *Water Resources Research* (facteur d'impact égale à 2, 737 en 2010 et 3,081 entre 2006 et 2010) [39].

Dans le chapitre 5, nous avons présenté les résultats de nouvelles simulations numériques entreprises pour la confrontation des trois formulations proposées pour la modélisation du processus de détachement chronique. Ces simulations ont été réalisées et appliquées sur de nouvelles données obtenues en conditions contrôlées et publiées antérieurement dans *Labioud et al.*[2007]. Les résultats présentés dans ce chapitre ont été

valorisés par une publication acceptée dans la revue internationale *Desalination and Water Treatment* (facteur d'impact égal à 0,752 en juin 2011) [40].

Enfin, ce manuscrit se termine par une conclusion générale qui rappelle les principaux résultats de ce travail, et les perspectives qu'ils permettent d'envisager.

CHAPITRE 1
CONTEXTE GENERAL,
PROBLEMATIQUE ET
OBJECTIF

CHAPITRE 1 CONTEXTE GENERAL, PROBLEMATIQUE ET OBJECTIF

1.1 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 enchevêtrés 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 [41, 42] (fig.1.1.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. [27].

La terminologie du mot biofilm associée en anglais aux mots *river* ou *lotic*, désigne un assemblage défini par *Wetzel* [9] comme une communauté microbienne complexe composée d'algues, de bactéries, de champignons, d'animaux et de débris organiques et

inorganiques. Ce type de biofilm qui se développe attachée à un substrat inorganique ou organique, vivant ou mort est traditionnellement et majoritairement désignée 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 [35]. 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'épixylon colonise le bois et l'épilithon colonise la pierre [42, 42].

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).

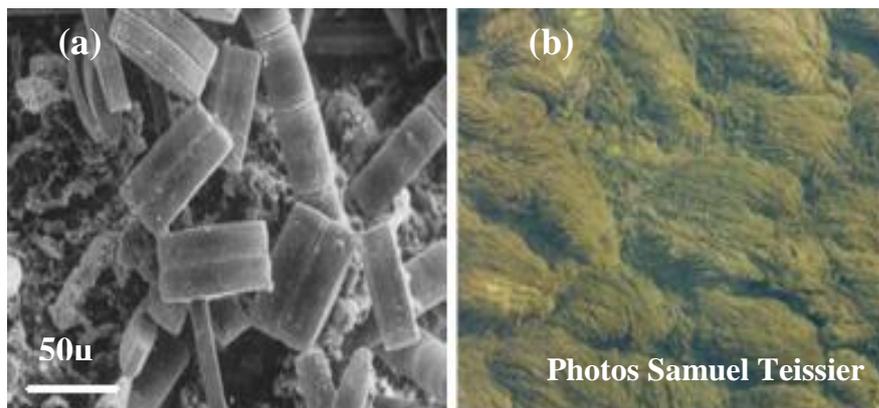


Fig.1.1 Observations du biofilm épilithique à l'échelle microscopique (a) et du galet (b).

Cet assemblage constitué d'algues (vertes, bleues ou de type diatomée), de bactéries, de champignons et d'invertébrés [9, 10], est étudié particulièrement pour son important rôle de producteur de biomasse [10, 13, 43, 44, 45, 46, 47] et de décomposeur de matières organiques et inorganiques [16, 17], 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 [48]. Les autotrophes comme les hétérotrophes du biofilm épilithique utilisent l'azote et le phosphore de l'eau. Les premiers pour construire leur propre biomasse [49], les seconds lorsqu'ils dégradent la matière organique dont les rapports C/N et C/P sont élevés [50]. 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 [19, 51, 52].

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 [18, 53], 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 [54] permettent un recyclage efficace du carbone apporté par la photosynthèse au sein de la communauté [10].

Ainsi, le faible temps de génération des organismes qui le composent, ses propriétés bioaccumulatrices, sa complexité structurelle (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 [55]. Moins sensible à un pic de contamination qu'à un niveau moyen, le biofilm peut avoir un rôle intégrateur de bioaccumulation, 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.*, [56].

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) [57]. 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 [57].

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 du biofilm épilithique. Ces indices renseignent sur la capacité des communautés diatomiques à détecter les variations du pH de l'eau [58], de sa salinité [59], de son niveau nutritif [60] et de sa concentration en phosphore total [61]. Ils sont, pour la plupart, inspirés de l'indice de Saprobie de *Kolkwitz & Marssovaon* [62].

1. 2 Dynamique temporelle et conditions de développement

Le biofilm épilithique se développe dans les cours d'eau à faible courant et peu turbide. La dynamique temporelle de croissance et les principaux facteurs biotiques et abiotiques

contrôlant le développement des biofilms de rivières tels que l'intensité lumineuse, la disponibilité des éléments nutritifs, l'influence de la vitesse du courant, la forme, la nature du substrat colonisé et l'impact du broutage ont été décrits et analysés dans des travaux antérieurs [26, 63, 64, 65, 66, 67, 68, 69, 70, 71]. Le pH, la salinité, la turbidité, la température, l'abrasion, ou encore la présence de composés toxiques dans l'eau, constituent aussi des facteurs abiotiques des plus importants. Leurs effets dépendent de la tolérance et des conditions optimales de développement de chaque espèce. Parmi les facteurs biotiques, on peut citer le broutage, l'allélopathie, la lyse virale et la compétition interspécifique [65].

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 [64, 65].

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* [72] qui représente cette dynamique par une courbe théorique en deux phases (fig.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, aux détachements chronique et /ou autogénique, au parasitisme et /ou au broutage.

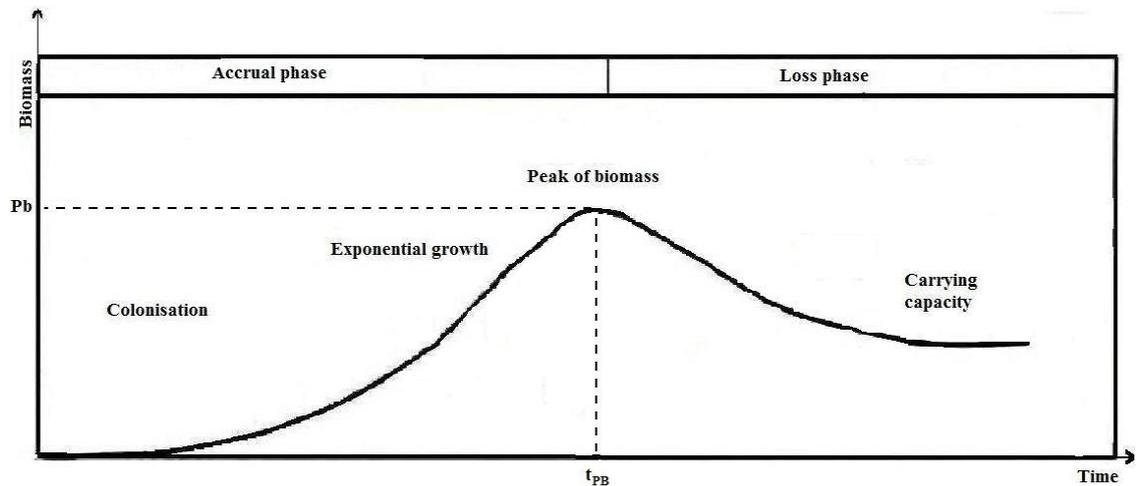


Fig.1.2 Courbe théorique de croissance du biofilm épilithique (d'après Biggs [72]).

En milieu naturel cette évolution est très rarement observée, car le processus de croissance est le plus souvent interrompu par des perturbations hydrodynamiques, notamment des vitesses élevées des courants et/ou l'instabilité des substrats, le phénomène d'abrasion, à l'origine des pertes brutales de la biomasse (détachements catastrophiques). 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 [73]. A long terme aussi le régime des perturbations hydrologiques est le principal facteur de structuration temporelle de la biomasse. Ainsi, *Biggs* [72] distingue à long terme trois patrons de dynamiques temporelles de la biomasse :

- 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.* [74, 75], *Teissier et al.* [19] et de *Boulêtreau et al.* [26, 27, 63] 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 [76].

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 importantes [24, 26, 74, 75].

Ainsi, à l'aide d'une approche numérique appliqué sur plusieurs séries de données in situ récoltées sur la Garonne et dans l'Agüera (Rivière du Nord de l'Espagne), *Boulêtreau* [26, 27] 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 instantané 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.

1. 3 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 [77, 78], alors que d'autres plus simples [36, 43, 79, 80, 81, 82, 83] 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 [36, 82, 83], mais aussi dans des écoulements artificiels [43].

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*, [69] et *Horner et al.*, [70] les processus de colonisation et de croissance ne sont pas modélisés séparément. Dans le modèle de *Momo* [71] le processus de détachement est inclus dans la colonisation. Pour le processus de broutage, il n'est généralement pas pris en considération [79, 80, 81, 82] sauf dans le modèle de *Kayaba and Minagawa*, [83] et dans celui de *Uehlinger et al.* [36] 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.* [84] ont étudié le rôle du biofilm vis-à-vis de l'azote, *Flipo et al.* [85] ont développé un modèle de biofilm qu'ils ont intégré au modèle ProSe de *Even et al.*, [86] afin d'évaluer sa contribution sur les flux de carbone et *Fovet et al.*[87] ont développé un modèle pour simuler dans des canaux d'irrigation, le détachement et le transport d'algues provoqué par des chasses hydrauliques,.

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.*, [80] 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.*, [81], 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.*, [82], 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* [83] modélisent la croissance G en fonction de la vitesse de frottement par une formulation basée sur le modèle de *Michaelis-Menten*, 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.*[36] qui a été le plus fréquemment utilisé pour étudier et décrire la dynamique de la biomasse du biofilm épilithique dans des écoulements naturels [26, 36, 27, 63,] et artificiels [88, 89]. Ce modèle qui a été appliqué avec succès par *Uehlinger et al.*[36] 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* [43] 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 naturel.

Ce modèle s'écrit [36] :

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

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

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} (jours^{-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} ($\text{s m}^{-3} \text{ Jours}^{-1}$) est un coefficient empirique de détachement chronique.

- $D_{Cat} = -k_{cat}(Q).(B - B_0)$, 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} ($\text{m}^3 \text{ s}^{-1}$) qui cause un important arrachage du biofilm. k_{cat} ($\text{s m}^{-3} \text{ Jours}^{-1}$) est le coefficient empirique du détachement catastrophique.

Ce modèle a été appliqué par *Boulêtreau et al.* [26] 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'étiage. 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 $^{-1} \text{ m}^2$) 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} :

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

Où T ($^{\circ}\text{C}$) est la température de l'eau et T_0 une température de référence (fixée égale à 20°C). La croissance G_{Bb} (cellules $\text{m}^{-2} \text{ jour}^{-1}$) est assujettie à une limitation par la température selon une loi d'Arrhenius ou Van't Hoff (paramètres β_{Bb} ($^{\circ}\text{C}^{-1}$) et T_0 ($^{\circ}\text{C}$)). Le terme de perte D_{Bb} (cellules $\text{m}^{-2} \text{ jour}^{-1}$) avec le paramètre de détachement $C_{det Bb}$ ($\text{g}^{-1} \text{ m}^2 \text{ jour}^{-1}$), 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} (jours⁻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 [36, 72]. Par contre, durant les longues périodes d'étiage 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 [26].

Le niveau de complexité de ce modèle a été par ailleurs testé par *Boulêtreau et al.*, [63] à l'aide de la méthode du critère d'information d'Akaike (AIC), ceci afin de déterminer le modèle le plus simple qui serai 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 :

$$\frac{dB}{dt} = G + D = \underbrace{\mu_{\max} B}_{G1} \underbrace{\frac{1}{1 + k_{inv} B}}_{G2} - \underbrace{C_{det} Q(B - B_0)}_{DChron1} \quad (I.5)$$

1. 4 Interaction biofilm écoulement

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 importants puisqu'elle est considérée comme l'agent principal responsable des perturbations naturelles [28, 29, 30], et aussi parce qu'elle peut affecter la dynamique de la biomasse du biofilm à travers deux processus fondamentaux.

D'une part, elle peut contrôler l'épaisseur de la couche limite diffusive laminaire qui cause une résistance du transfert de matière vers et à partir des cellules composant le biofilm [31, 33]. D'autre part, la croissance de la vitesse d'écoulement induit une croissance des forces de cisaillement et de frottement exercées sur les communautés composant le biofilm et affecte ainsi leurs capacités à s'accrocher et à ne pas se détacher du lit de la rivière [34, 47].

Plusieurs études ont été menées pour comprendre l'effet de l'hydrodynamique sur la production de la biomasse épilithique et sur sa structure par des suivis dans des cours d'eau naturels et dans des canaux artificiels [72, 80, 88, 89, 90, 91, 92, 93, 94]. Ainsi, les études menées par *Horner and Welch* [80], *McIntire* [94], *Reisen and Spencer* [95] et *Stevenson*, [96] 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* [97], *Reiter* [28] and *Ghosh and Gaur* [90].

A travers des travaux d'observations et de mesures menés dans des canaux naturels et artificiels à vitesses d'écoulement variables, *Biggs et al.*, [98] ont constaté qu'il existe des seuils de vitesses critiques au-dessous desquels la croissance du biofilm est proportionnelle à la vitesse (c'est-à-dire la vitesse stimule la croissance), et en dessus desquels la biomasse décroît (la vitesse devient un facteur limitant). Ils ont aussi constaté que les valeurs de ces

seuils de vitesse dépendent de la structure et de la composition du biofilm. Dans les cas des biofilms avec une structure compacte et dense, ces seuils de vitesses enregistrés sont beaucoup plus importants que dans les cas où les biofilms sont aérés et filamenteux.

Les travaux expérimentaux de *Ghosh and Gaur* [90] ont aussi montré qu'il existe une compétition interspécifique dans l'assemblage épilithique régi principalement par la vitesse du courant. Alors que *Biggs and Smith* [99] 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 [100, 101, 102, 103] ont montré que la vitesse de frottement u_* qui mesure la force de cisaillement appliquée 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* [34] ont observé dans les conditions de 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 [88, 106, 107]. Ces travaux ont conclu que la présence du biofilm induit une importante variation dans l'intensité de la turbulence et des tensions de cisaillement de Reynolds dans la zone benthique. Aussi, cette variation dépend du régime hydrodynamique, de la rugosité initiale du substrat de colonisation et de la structure du biofilm, c'est à dire de sa composition taxonomique.

Les résultats de ces études ont 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 feedback par lequel le développement du biofilm affecte

l'hydrodynamique locale dans son environnement. Ces interactions peuvent être résumées par le schéma synoptique suivant :

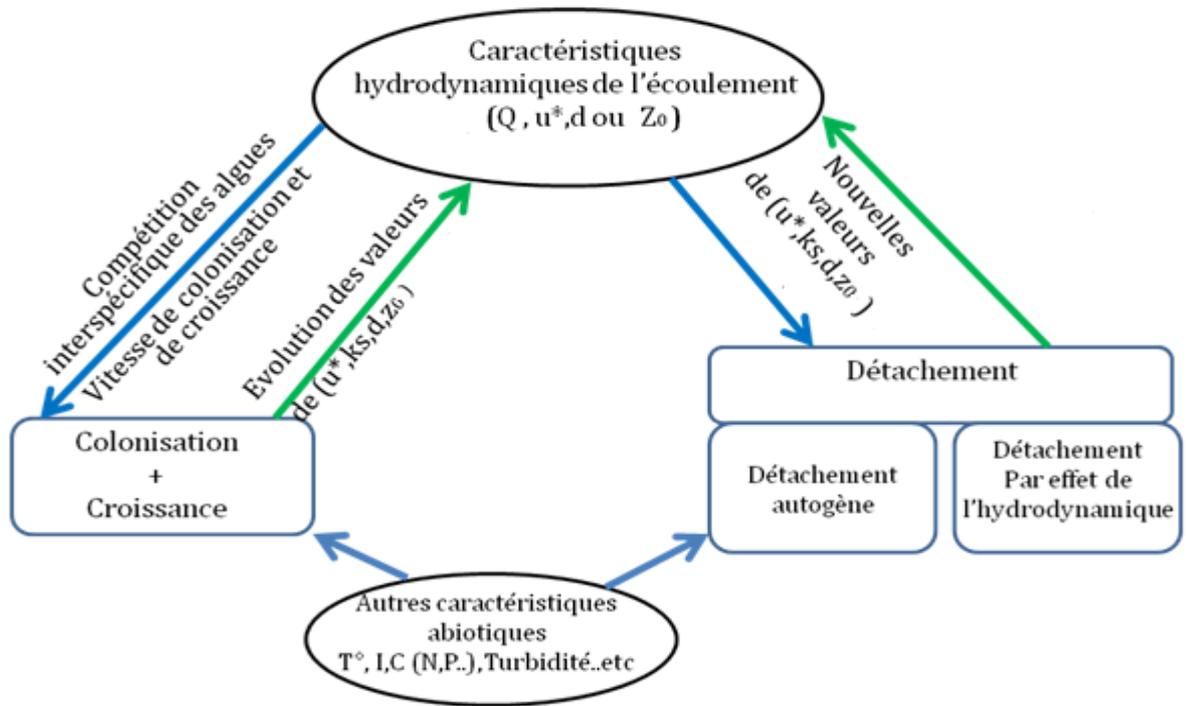


Fig.1.3 Dynamique des interactions biofilm écoulement.

1. 5 Problématique, objectif et démarche de l'étude

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 [26, 28, 34, 63, 36, 82, 91, 93, 96, 105].

On sait aussi que rétroactivement, la présence du biofilm, son âge et sa structure modifient les caractéristiques hydrodynamiques locales de l'écoulement telles que la rugosité de fond et la vitesse de frottement [88, 89, 104, 105, 106].

Néanmoins, l'analyse de la littérature scientifique sur ce sujet nous a permis de constater que l'hydrodynamique de l'écoulement était pratiquement toujours caractérisée par des paramètres relevant davantage de l'hydraulique classique que de la mécanique des fluides. En effet, la prise en compte de l'hydrodynamique dans la modélisation de la croissance du biofilm se fait au travers des paramètres hydrodynamiques moyens, à savoir le débit [36] ou la vitesse. Dans ce dernier cas, la définition de la vitesse 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 total d'écoulement [34], à 7 mm au-dessus des substrats [108] ou à une profondeur non précisée [80, 81, 82, 109].

Aussi, des études menées récemment [88, 89, 104, 105, 106, 107] 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 compte dans la modélisation de la dynamique de croissance du biofilm nécessitent donc l'utilisation de paramètres décrivant les processus turbulents au lieu de paramètres globaux ou intégrés sur la profondeur. En d'autres termes, les échelles spatiotemporelles 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. Notons que *Uehlinger et al.*, [36] suggéraient déjà à leurs époque, 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* [43].

Dans ce contexte, *Fothi* [88] 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.*, [36]. D'un autre côté, *Labioud et al.* [89] 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 obtenus dans un canal de laboratoire à ciel ouvert aux résultats d'expérimentations numériques, ont montré que ces modèles avaient donné de meilleurs résultats que le modèle d'*Uehlinger et al.*, [36]. Néanmoins, d'autres données expérimentales sont nécessaires pour vérifier la pertinence de la vitesse de frottement u_* seule ou de la rugosité turbulente k^+ pour décrire le détachement chronique du biofilm épilithique.

Les objectifs de ce travail consistent à :

- L'étude de l'interaction entre la structure et la dynamique du biofilm durant ses différentes phases de croissance, avec les caractéristiques hydrodynamiques locales de l'écoulement.
- La définition du meilleur descripteur de l'hydrodynamique locale (vitesses de frottement, rugosité turbulente) à utiliser comme variable de forçage du détachement chronique dans la modélisation de la dynamique du biofilm épilithique.

Afin de répondre à ces objectifs, la démarche adoptée dans ce travail, est l'étude par expérimentation au laboratoire et par expérimentations numériques.

CHAPITRE 2

ÉCOULEMENTS A SURFACE LIBRE ET TURBULENCE - ÉLÉMENTS FONDAMENTAUX

CHAPITRE 2 TURBULENCE EN EN PROCHE PAROI DANS UN ÉCOULEMENT A SURFACE LIBRE

2. 1 Introduction

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 chapitre l'ensemble de la théorie hydrodynamique permettant de décrire cette zone.

2. 2 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 [110, 111]. Pour les écoulements à surface libre cette couche croît et s'étend jusqu'à la surface de l'écoulement, son épaisseur est égale donc à la profondeur de l'écoulement h [110].

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 :

$$U^+ = \frac{\bar{U}}{u_*} \quad \text{et} \quad z^+ = \frac{z}{z_*} \quad (2.1)$$

Où z est la distance par rapport au lit.

2. 2. 1 *Écoulement 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 ($z < 0.2 h$) [110] :

- 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:

$$U^+ = z^+ \quad (2.2)$$

- 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 logarithmiques 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 :

$$U^+ = \frac{1}{\kappa} \ln(z^+) + A \quad (2.3)$$

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 [110].

2.2.2 Ecoulement sur fond rugueux

Bathurst [110] et *Nikora et al.* [110] 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

2.2.2.a Ecoulements 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 [110] :

$$k^+ = \frac{u_* \cdot k_s}{\nu} \quad (2.4)$$

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:

- **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 [114].

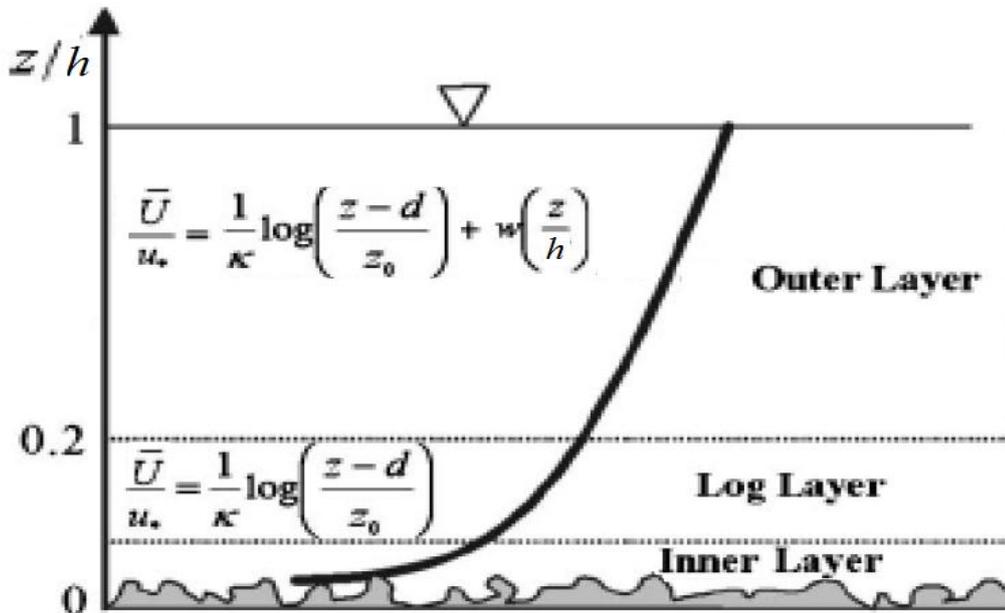


Figure 2. 1 Couche limite avec surface libre [114].

- **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 :

$$\frac{\bar{U}}{u_*} = \frac{1}{\kappa} \ln\left(\frac{z-d}{k_S}\right) + A = \frac{1}{\kappa} \ln\left(\frac{z-d}{z_0}\right) \quad (2.5)$$

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 [110].

- **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*, [110] comme suit :

$$\frac{U}{u_*} = \frac{1}{\kappa} \ln\left(\frac{z-d}{k_S}\right) + A + w\left(\frac{z}{h}\right) \quad (2.6)$$

$w(z/h)$ est la fonction déficitaire qui estime la déviation par rapport à la loi log standard du profil des vitesses dans la couche externe ($z/h > 0.2$):

$$w\left(\frac{z}{h}\right) = \frac{2\Pi}{\kappa} \sin^2\left(\frac{\pi z}{2h}\right) \quad (2.7)$$

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 [110].

Intensité turbulente

Pour l'estimation des intensités turbulentes dans la couche limite des écoulements à surface libre sur fond rugueux, *Nezu and Nakagawa* [110] proposent les relations semi-théoriques suivantes :

$$\frac{\sqrt{u'^2}}{u_*} = D_u \exp\left(-C_k \frac{z}{H-d}\right) \quad (2.8)$$

$$\frac{\sqrt{v'^2}}{u_*} = D_v \exp\left(-C_k \frac{z}{H-d}\right) \quad (2.9)$$

$$\frac{\sqrt{w'^2}}{u_*} = D_w \exp\left(-C_k \frac{z}{H-d}\right) \quad (2.10)$$

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*, [110]:

- 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 :

$$u_* = \sqrt{g R S} \quad (2.11)$$

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 2.5 ou 2.6) ;
- 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 :

$$u_* = \sqrt{\frac{\tau}{\rho}} = \lim_{z \rightarrow d} \sqrt{\overline{(u'w')^2}} \quad (2.12)$$

- A partir de la distribution de \overline{U} et de l'équation (2.2), dans la mesure où la couche visqueuse existe et les mesures y sont possibles.

2.2.2. b Ecoulements 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 [115].

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 [115].

Dans les études menées pour la compréhension et la modélisation des écoulements à grande et moyenne échelles de rugosité [116, 117, 118, 119, 120, 121, 122], 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.

2.2.3 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* [123, 124], *Nikora et al.* [125] et *Mignot et al.* [126] 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 [107, 127,128, 129, 130] qui apparaissent dans la formule de la loi log sous la forme :

$$\frac{\langle U \rangle_{xy}}{u_*} = \frac{1}{\kappa} \ln\left(\frac{z-d}{k_S}\right) + A = \frac{1}{\kappa} \ln\left(\frac{z-d}{z_0}\right) \quad (2.13)$$

En appliquant ce nouveau concept les équations (2.6), (2.8), (2.9), (2.10) et (2.12) deviennent :

$$\frac{\langle U \rangle_{xy}}{u_*} = \frac{1}{\kappa} \ln\left(\frac{z-d}{k_S}\right) + A + w\left(\frac{z}{h}\right) \quad (2.14)$$

$$\frac{\sqrt{\langle u' \rangle_{xy}^2}}{u_*} = D_u \exp\left(-C_k \frac{z}{H-d}\right) \quad (2.15)$$

$$\frac{\sqrt{\langle v' \rangle_{xy}^2}}{u_*} = D_v \exp\left(-C_k \frac{z}{H-d}\right) \quad (2.16)$$

$$\frac{\sqrt{\langle w' \rangle_{xy}^2}}{u_*} = D_w \exp\left(-C_k \frac{z}{H-d}\right) \quad (2.17)$$

$$u_* = \sqrt{\frac{\tau}{\rho}} = \lim_{z \rightarrow d} \sqrt{\langle u' w' \rangle_{xy}} \quad (2.18)$$

CHAPITRE 3

METHODOLOGIE GENERALE

CHAPITRE 3 METHODOLOGIE GENERALE

3. 1 Introduction

Afin de répondre aux objectifs fixés dans ce travail, la démarche choisie est l'étude par expérimentation au laboratoire et par expérimentations numériques.

L'expérimentation au laboratoire a été réalisée le cadre du projet EC2CO «ECosphère COntinentale». Elle a été effectuée dans un canal biologique situé à l'IMFT, dans le cadre d'un travail partenarial de recherche entre l'Institut de Mécanique des Fluides de Toulouse (IMFT) et le Laboratoire d'Ecologie Fonctionnelle et Environnement EcoLab). L'objectif était de suivre l'évolution de la biomasse épilithique et des caractéristiques hydrodynamiques locales (turbulence, vitesse de frottement rugosité etc) induite par la présence de cette biomasse durant un cycle entier de croissance du biofilm. Le paragraphe 3. 2 de ce chapitre, détaille la description du dispositif expérimental, des étapes de déroulement de l'expérience et des protocoles d'échantillonnages et d'analyses réalisés pour l'acquisition de l'ensemble des séries de données sur l'évolution de la biomasse et l'hydrodynamique locale dans le canal, ainsi que les procédures de traitement de ces données hydrodynamiques.

Les expérimentations numériques ont été conduites en utilisant les résultats des mesures des paramètres hydrodynamiques en proche paroi et de la biomasse du biofilm épilithique obtenus dans notre canal expérimental, ainsi que d'autres résultats antérieurs de mesures de biomasse et de l'hydrodynamique obtenus en conditions contrôlées et publiées par *Labiou et al.*, [89].

Dans le paragraphe 3.3 de ce chapitre, nous avons présenté un résumé des conditions de l'expérimentation de *Labioud et al.*, [89] et l'ensemble des résultats nécessaires pour nos expérimentations numériques.

Le paragraphe 3.4. présente les sous modèles choisis et la procédure adoptée pour estimer les paramètres empiriques et numériques utilisés lors des différentes expérimentations numériques. L'ensemble des méthodologies utilisées pour générer des données supplémentaires nécessaires aux expérimentations numériques sont aussi présenté dans ce paragraphe.

3.2 Expérimentation en canal

3.2.1 Description du dispositif expérimental

Le canal utilisé est un canal à surface libre, légèrement incliné (10^{-3}), de 11 m de longueur, 50 cm de largeur et 20 cm de hauteur, avec un fond recouvert de substrats hémisphériques (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 [88, 104].

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 photo numérique avec une résolution de 2000x1312 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.

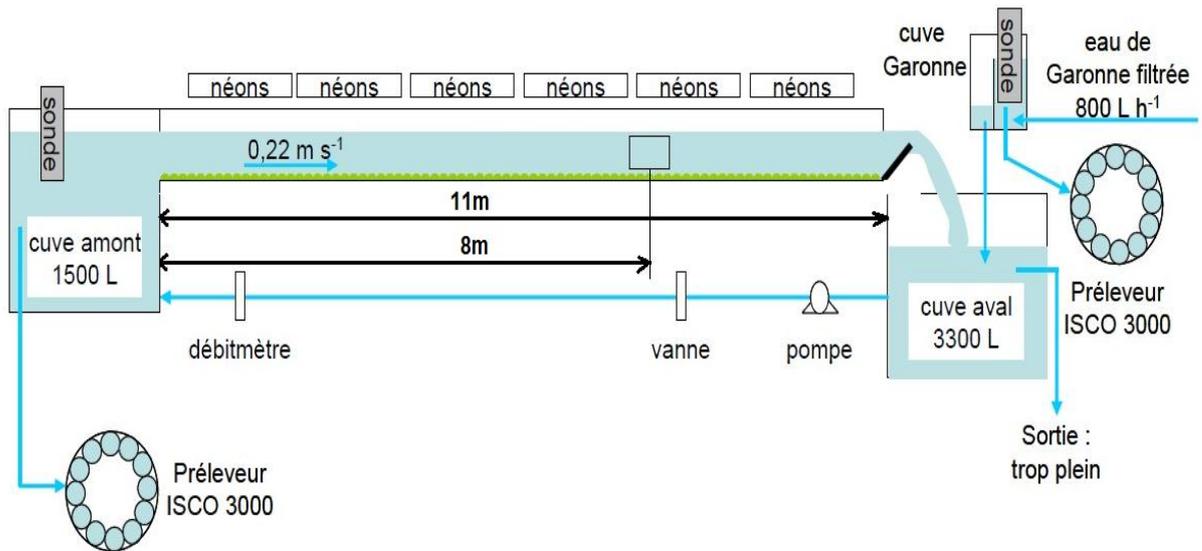


Fig. 3. 1 Schéma du dispositif expérimental.

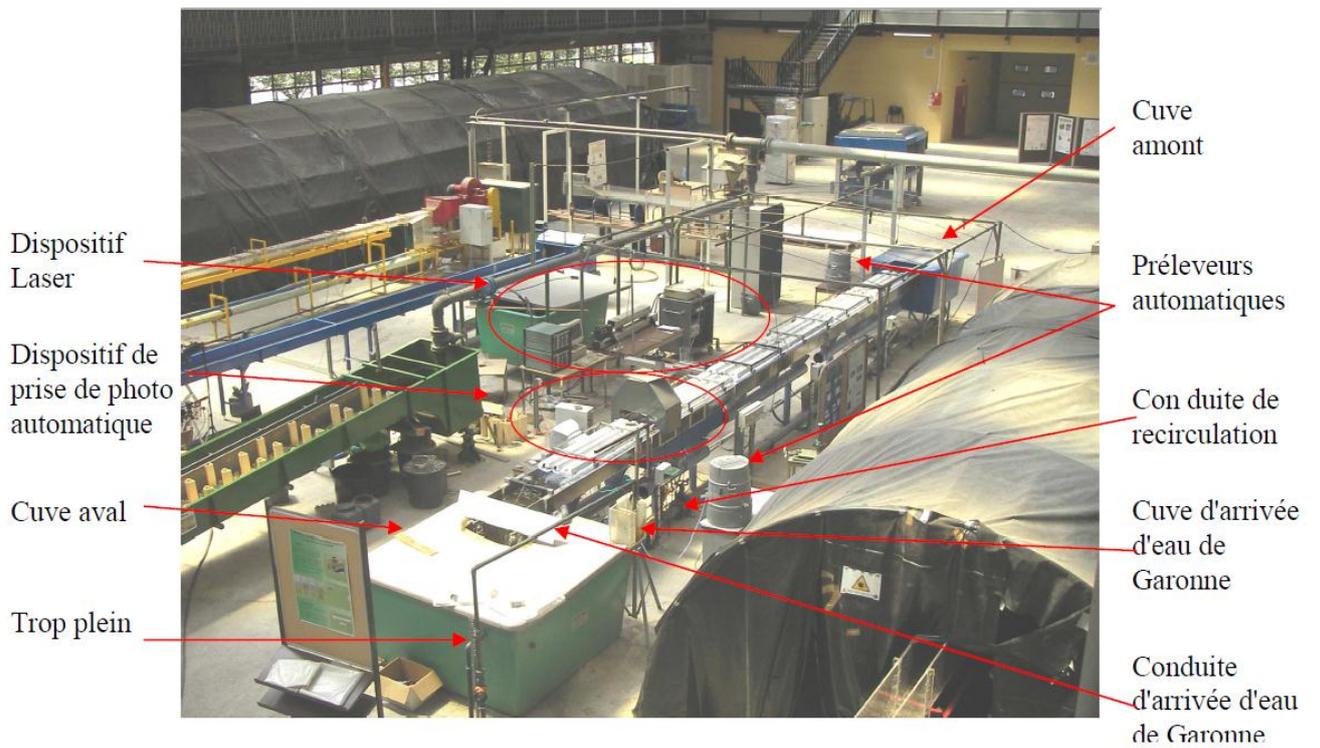


Fig. 3. 2 Photo annotée du canal et du matériel expérimental associé.

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 (fig. 3. 3.). Puis un second pompage (Pompe submergée Omega 10-160-4, Smedegard, Denmark), alimente la cuve amont (1500 L) à partir de la cuve avale 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.

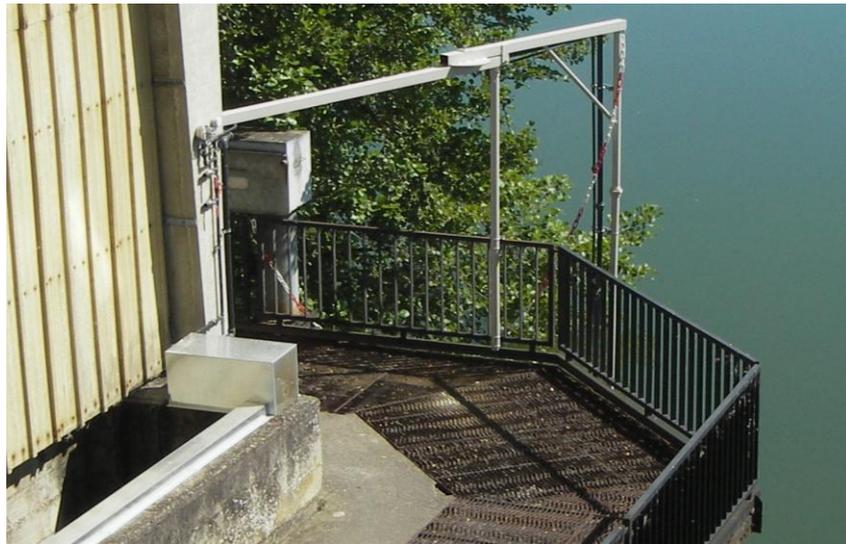


Fig. 3. 3 Photo du système de pompage d'eau de Garonne (pompe protégée des intempéries par la boîte métallique en bas à gauche de la photo).

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 $10 \mu\text{m}$ (fig. 3. 4.).



Fig. 3. 4 Photo du système de filtration de l'eau de Garonne.

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*, [96] et *Stevenson & Peterson* [131], 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.* [104] 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 μm 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.* [132]. 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'éclairage 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 hémisphériques recouvrant le fond du canal sont de 37 mm de diamètre, 20 mm de hauteur et 0,065 m² de surface, ils sont en résine polyuréthane et lestés avec du sable pour ne pas être emportés par le courant (fig. 3. 5.). 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 [133].



Fig. 3. 5 Photo d'une rugosité.

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 (fig.3.6).

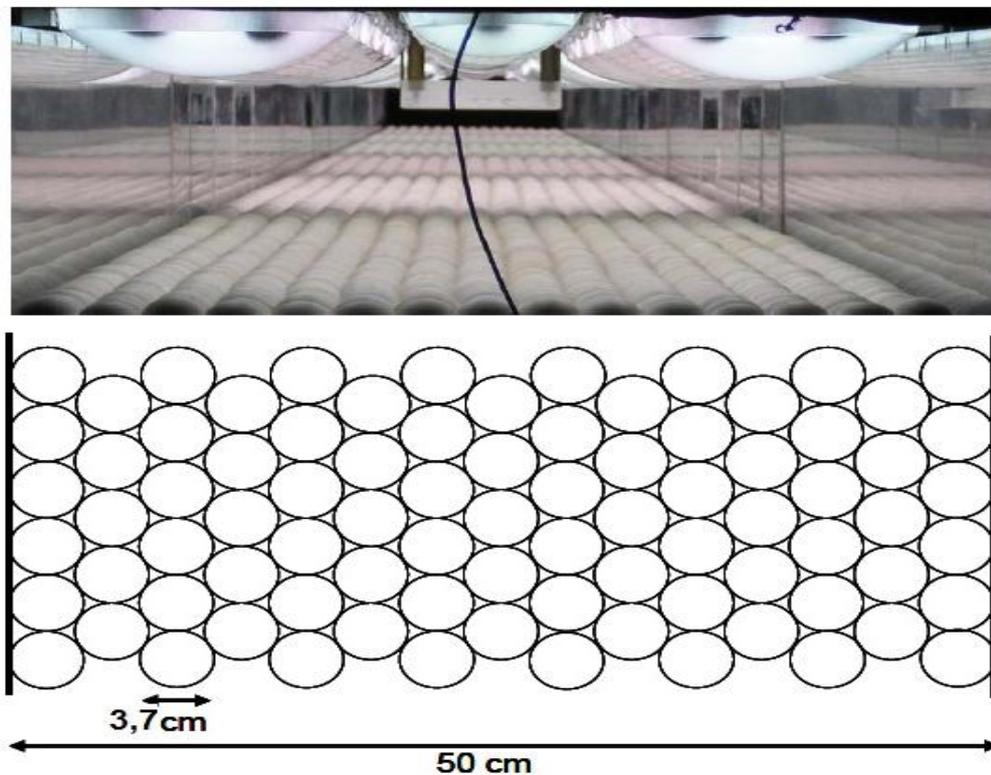


Fig. 3. 6 Photographie et schéma de l'agencement des substrats dans le canal.

3. 2. 2 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.

3. 2. 2. 1 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.

3. 2. 2. 2 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 chacune sont prélevées, centrifugées (12000 g, 20 min, 4 °C) puis stockées 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 en compte lors des prélèvements suivants.

Chlorophylle a

La biomasse chlorophyllienne contenue dans les deux aliquotes stockées à -80°C, est mesurée au spectrophotomètre à partir des équations trichromatiques [134] 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.

MSSC et MS

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 m^2). 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 [135], 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.

3. 2. 2. 3 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 3. 1.). 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, uniforme, 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 (fig. 3. 1. et 3. 7.). 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 3. 7.). Ce dispositif est placé sur un support fixe dans le sens longitudinal et mobile dans les deux autres directions

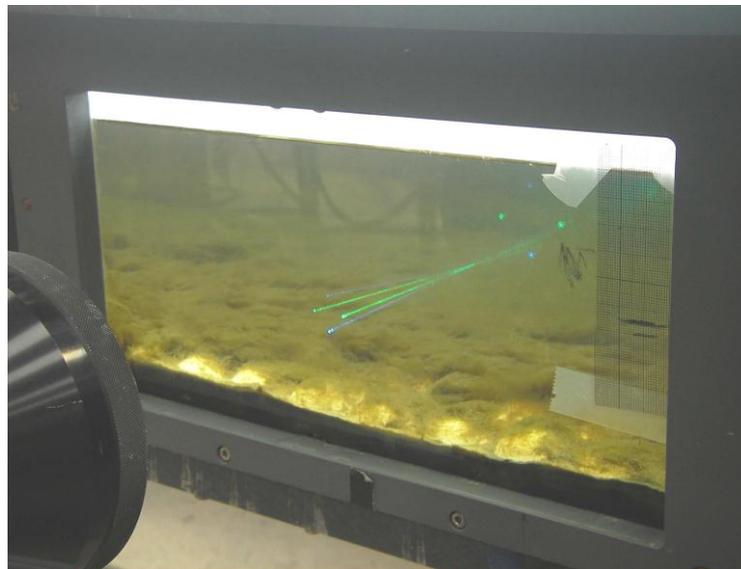


Fig. 3. 7 Photos des faisceaux laser.

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 (fig. 3. 8.). L'origine $z = 0$ correspond au fond du lit du canal sans les hémisphères.

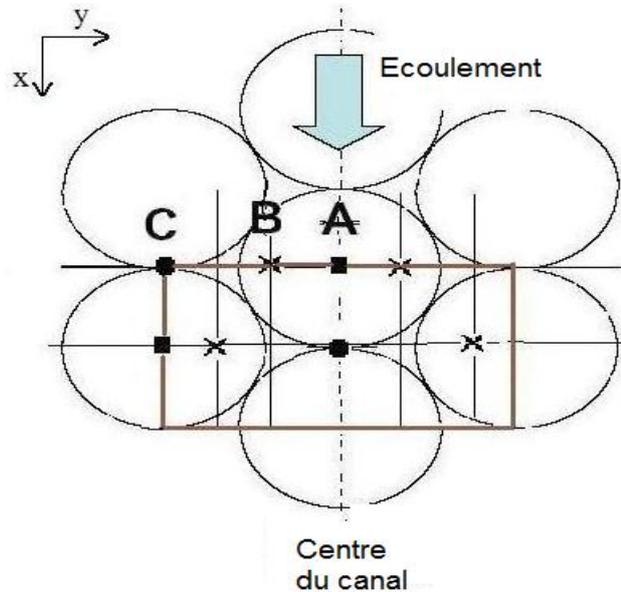


Fig. 3. 8 Positions des profils verticaux A, B et C pour les mesures LDA et le calcul des valeurs doublement moyennées ($\langle \text{Valeurs} \rangle_{xy} = (2 \text{ Valeurs en A} + 4 \text{ Valeurs en B} + 2 \text{ Valeurs en C})/8 = (\text{Valeur en A} + 2 \text{ Valeurs en B} + \text{Valeurs en C})/4$).

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 (fig. 3. 9.).



Fig. 3. 9 Photo du dispositif laser.

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 1.5×10^4) 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 les 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

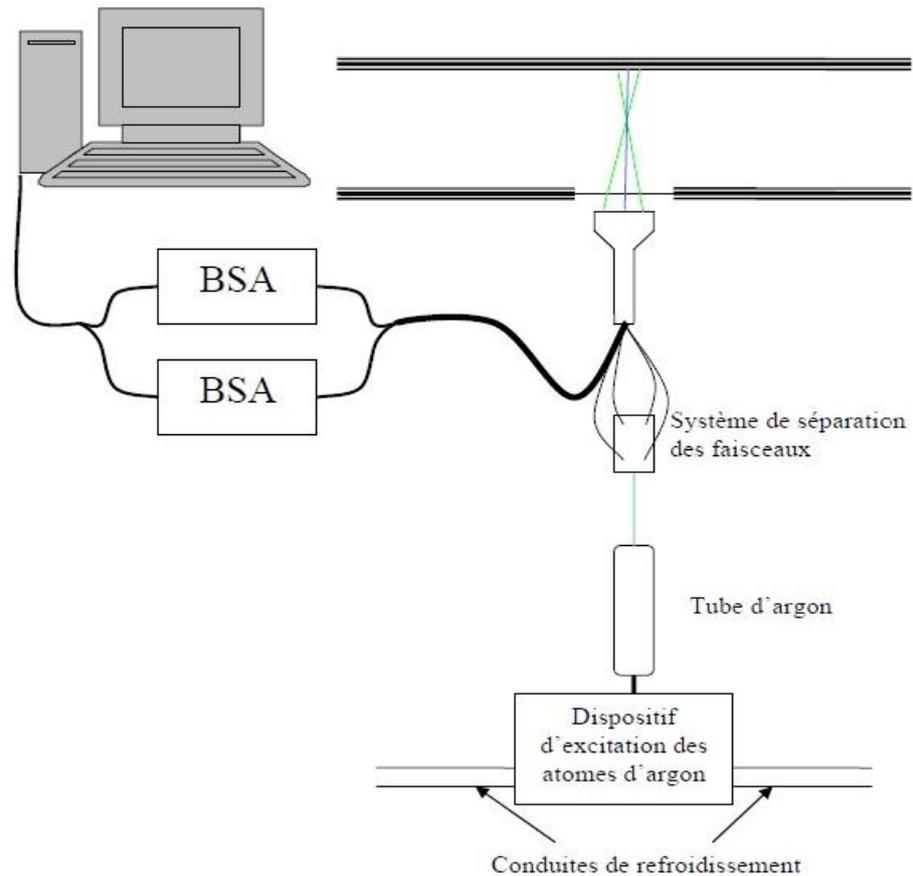


Fig. 3. 10 Schéma du dispositif laser.

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 $\langle \bar{u'w'} \rangle_{xy}$ 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 déterminé à partir des quantités turbulentes doublement moyennées (dans le temps et dans l'espace) obtenues. Cela en suivant la méthode de *Cheng and Castro* [136] quand les valeurs des tensions de cisaillements turbulentes (tenseur de Reynolds) doublement moyennées étaient disponibles en utilisant l'équation (2.18). Sinon, nous avons suivi la méthode de *Labioud et al.* [89] 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 $D_u = 2.3$ [110].

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 2.13), 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 $z=A$ et la limite supérieure de la zone logarithmique ($z=0.2H$) [137].

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 $k^+ = u_* k_s / \nu$ [110].

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.

3.3 Présentation de la série temporelle disponible

La série temporelle disponible a été obtenue antérieurement par *Labioud et al.*, [89] lors de trois expériences de croissance du biofilm et de suivi de l'évolution de la biomasse et de l'hydrodynamique locale. Ces expériences de mesure notées respectivement Run1, Run2 et Run3 ont été conduites dans le même canal expérimental de l'IMFT, sur un fond rugueux composé de tuiles en PVC de 10 mm de diamètre rangées l'une à côté de l'autre, perpendiculairement aux parois du canal [89].

Les débits d'écoulement maintenus constants pour chaque expérience, étaient de 7,5 l s⁻¹ dans la première, de 12 l s⁻¹ dans la seconde et de 19 l s⁻¹ dans troisième avec des vitesses moyenne d'écoulement égale respectivement à 0,23 m s⁻¹, 0,30 m s⁻¹ et 0,35 m s⁻¹. Les conditions de luminosité, de température et de concentration en nutriment étaient stables est similaires dans les trois expériences de croissance [89].

Les composantes de la vitesse ont été mesurées par Laser Doppler Anémométrie (LDA). Les valeurs de la vitesse de frottement u_* ont été calculées à partir des fluctuations turbulentes dans les directions longitudinale et verticale. Les valeurs de la rugosité équivalente de grain de Nikuradsé k_s ont été déterminées par une approximation classique aux moindres carrés du profil de la vitesse longitudinale qui suit une loi log dans la zone logarithmique. Ensuite, le nombre de Reynolds rugueux k^+ est déterminé à partir de la formule $k^+ = u_* k_s / \nu$ (Voir *Labioud et al.*, [89] pour plus de détails sur les méthodes et procédures).

Les valeurs de la biomasse Chlorophylliennes et des paramètres hydrodynamiques locales (u_* et k^+) reprises de *Labioud et al.*, [89] et utilisées dans nos simulations numériques sont présentées dans le tableau 3. 1.

Tableau 3. 1 Evolution de la biomasse (Chl-a, $g\ m^{-2}$) des paramètres hydrodynamiques en proche parois durant les trois expériences de croissance [89].

Expériences	Jour	Chl-a ($g\ m^{-2}$)	$u_*(m\ s^{-1})$	$k_s(mm)$	k^+
Run1	0	0	0,0130	0,15	1,95
	8	-	0,0160	1,56	24,96
	12	37,62	0,0165	2,73	45,04
	19	109,70	0,0172	3,26	56,07
	26	93,28	0,0210	5,71	119,91
Run 2	0	0	0,0198	1,77	35,04
	6	11,65	0,0192	1,82	34,94
	12	65,93	0,0190	1,58	30,02
	21	49,26	0,0288	8,33	239,90
	26	52,82	0,0300	8,00	240,00
Run 3	0	0	0,0220	1,45	31,90
	8	20,241	0,0247	2,23	55,08
	13	54,03	0,0272	2,39	65,01
	27	132,8	0,0299	4,68	139,93
	33	23,95	-	-	-

3. 4 Expérimentations numériques

3. 4. 1 Développement du modèle

Les expérimentations numériques que nous avons menées ont pour but de tester la pertinence des trois descripteurs de l'hydrodynamique locale (débit, vitesse de frottement et le Reynolds turbulent) comme variables de forçage du détachement chronique.

Ainsi, pour la simulation de la dynamique du biofilm en condition contrôlées, 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.*, [63]. Nous avons donc utilisé les sous modèles correspondants à la forme de l'équation suivante :

$$\frac{dB}{dt} = \mu_{\max} B \frac{1}{1 + k_{inv} B} + D_{Chron} \quad (3.1)$$

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

$$D_{Chron} = d_1 = -C_{det} Q(B - B_0) \quad (3.2)$$

$$D_{Chron} = d_2 = -C'_{det} u_* (B - B_0) \quad (3.3)$$

$$D_{Chron} = d_3 = -C''_{det} k^+ (B - B_0) \quad (3.4)$$

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} ($s m^{-3} Jours^{-1}$), C'_{det} ($s m^{-1} Jours^{-1}$) and C''_{det} ($Jours^{-1}$) des coefficients empiriques de détachement.

3. 4. 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 [63].

Le pas de temps de calcul est le jour [36], 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.

3. 4. 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.*, [138] et *Capdeville et al.*, [139] pour définir les valeurs initiales de la biomasse épilithique notée B_{init} et de la biomasse bactérienne notée B_{binit} .

Pour calibrer les trois modèles et avoir un meilleur ajustement avec les valeurs mesurées (MSSC et Chl-a) en conditions contrôlées, 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 [26, 27, 63, 36, 140, 141]. 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.

3. 4. 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 [36] est donné par:

$$\chi^2 = \sum_{i=1}^N \left(\frac{B(t_i) - B_{meas,i}}{ES_{meas,i}} \right)^2 \quad (3.5)$$

et le coefficient d'efficacité (coefficient of efficiency) de Nash-Sutcliffe E [142,143]:

$$E = 1 - \frac{\sum_{i=1}^N (B_{meas,i} - B(t_i))^2}{\sum_{i=1}^N (B_{meas,i} - \overline{B_{meas}})^2} \quad (3.6)$$

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 [144].

CHAPITRE 4

RESULTATS ET DISCUSSIONS

CHAPITRE 4 RESULTATS ET DISCUSSIONS

4.1 Introduction

L'expérimentation en canal nous a permis d'obtenir des séries de mesures de suivi de la dynamique de la biomasse épilithique et de l'évolution des caractéristiques hydrodynamique de la zone en proche paroi dans des conditions environnementales contrôlées (débit, luminosité etc.). Le suivi de la biomasse a été réalisé par la mesure du poids de la matière sèche sans cendre (MSSC) et de la chlorophylle a (Chl-a) par unité de surface, ainsi qu'à l'aide des photos numériques prises durant les différentes phases de croissance du biofilm. L'évolution de l'hydrodynamique locale est caractérisée par le suivi de la variation des valeurs de la rugosité équivalente de Nikuradzé k_s , de la hauteur de déplacement de la couche limite d , de la vitesse de frottement u_* et du nombre de Reynolds rugueux k^+ . L'ensemble des résultats obtenus est présenté dans le paragraphe (4.1) de ce chapitre.

Dans le deuxième paragraphe de ce chapitre, nous présentons les résultats des simulations numériques avec les trois formulations présentées dans le chapitre précédent et proposées pour la modélisation du détachement chronique. La série des mesures des paramètres hydrodynamique en proche paroi (u_* et k^+) ont été utilisées comme variables d'entrées des modèles de simulation. Les valeurs des différents paramètres empiriques et numériques retenus sont aussi reportées dans ce paragraphe et les séries de biomasse générées (MSSC et Chl-a) sont comparées aux séries mesurées durant l'expérimentation en canal.

Le troisième paragraphe de ce chapitre est consacré aux résultats d'une autre confrontation des trois formulations du détachement chronique à l'aide de la série de données antérieures de *Labiod et al.*, [89]. Nous avons présenté aussi dans ce paragraphe l'ensemble des paramètres empiriques et numériques trouvées pour ces nouvelles simulations.

4.2 Résultats de l'expérimentation de croissance du biofilm en canal

4.2.1 Dynamique de la biomasse épilithique et composition algale dans le canal

Durant les trois premières semaines d'ensemencement, une colonisation régulière et homogène est observée au-dessus des rugosités hémisphériques qui recouvrent le fond du canal. Les premiers points de colonisation sont situés initialement sur deux points frontaux à l'écoulement en amont de chaque hémisphère, suivis de la formation d'une ligne courbée entre ces deux points (fig.4.1 et fig.4.2 (a)).

Cette observation conforte l'idée de la dépendance de la colonisation dans la structure de l'écoulement dans la zone proche des rugosités, tel que ça a été indiqué par *Labiod et al.* [89] qui par des simulations numériques préliminaires de la turbulence en proche paroi autour de rugosités hémisphériques ont trouvé que ces points correspondaient aux points avec un minimum de cisaillement.



Fig.4.1 Photo des rugosités hémisphériques en phase de colonisation

Ce jeune biofilm épilithique couvre ensuite la totalité de la surface des rugosités hémisphériques exposées à la lumière incluant aussi les vides entre ces rugosités (fig.4.2(b)).

Durant les cinq semaines suivantes, le biofilm enregistre une croissance rapide avec formation de filaments plus au moins longs (fig.4.2(c)), ce qui correspond à la phase « Exponential growth » dans la courbe théorique de *Biggs*, [72]. A partir de la septième semaine, le biofilm commence à se détacher des substrats et comme on peut le voir sur la fig.4.2(d), les premiers détachements sur les rugosités arrivent aux endroits où le biofilm a poussé en premier c'est-à-dire dans les creux entre les rugosités, alors que les filaments en surface continuent à résister.

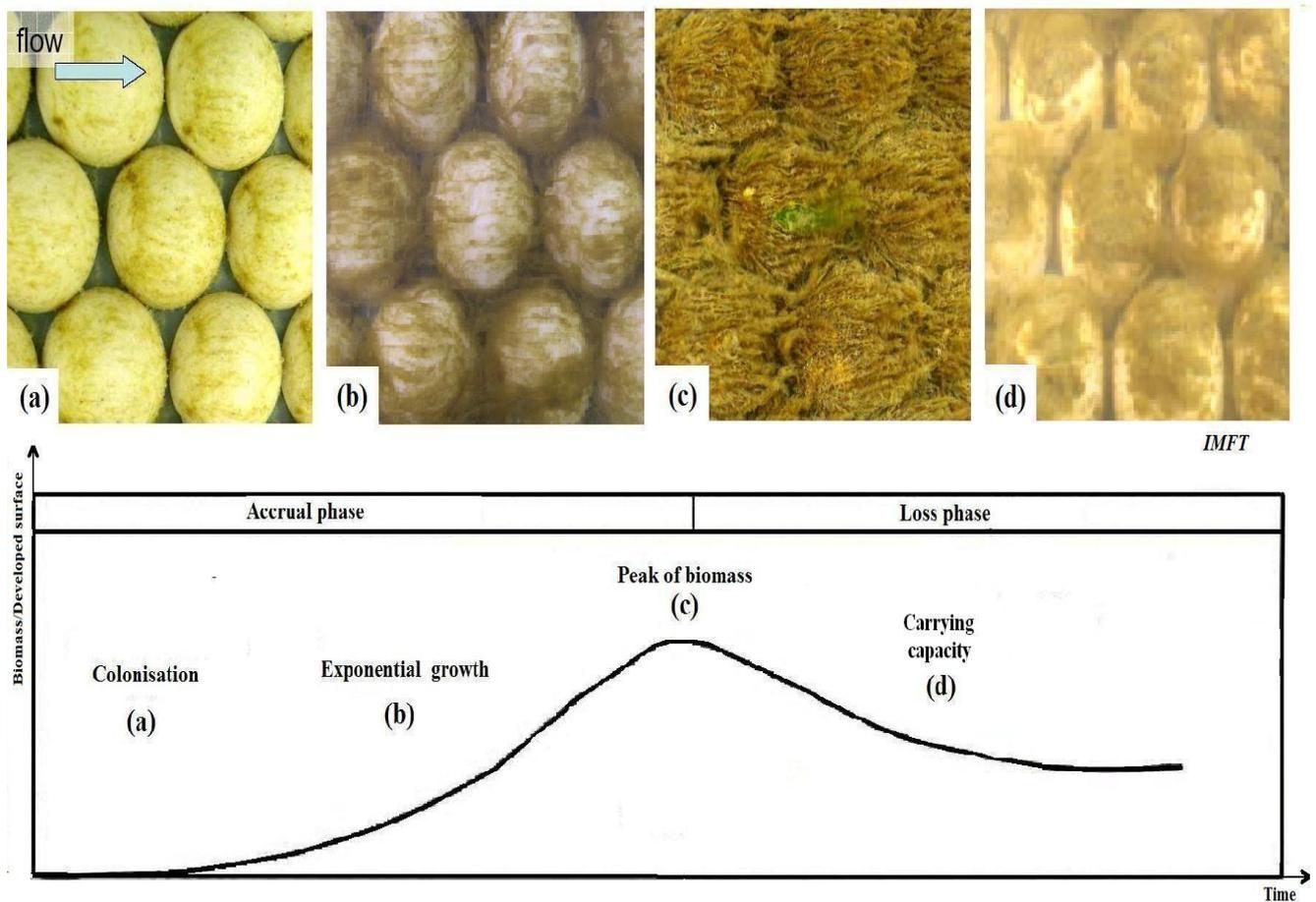


Fig.4.2 Photos de l'évolution de la biomasse épilithique dans le canal en comparaison avec la courbe théorique de *Biggs*, [72]: (a) 7 jours après ensemencement, (b) 14 jours après ensemencement, (c) 30 jours après ensemencement, (d) 52 jours après ensemencement.

Les valeurs de la MSSC et de la Chl-a en (g m^{-2}) mesurées durant les différentes phases de croissance du biofilm dans le canal sont présentées dans le tableau (4.1) avec les valeurs correspondantes de l'erreur standard pour chaque mesure.

Tableau 4.1 Dynamique de la biomasse épilithique dans le canal (moyenne \pm Erreur standard) exprimée en matière sèche sans cendre en (MSSC, g m^{-2}) et en chlorophylle *a* (Chl-a, g m^{-2})

Temps après ensemencement (Jours)	Biomasse MSSC (g m^{-2})	Erreur Standard (g m^{-2})	Biomasse Chl-a (g m^{-2})	Erreur Standard (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

Ces valeurs sont représentées dans la fig.4.3 en termes de nombres adimensionnés sous la forme (B/B_{\max}) avec B la valeur de MSSC ou de Chl-a mesuré et B_{\max} le maximum atteint qui est égal à $32,8 \pm 3,4 \text{ g m}^{-2}$ pour la MSSC et $0,487 \pm 0,041 \text{ g m}^{-2}$ pour la Chl-a.

Ainsi, durant les trois premières semaines correspondant à la phase d'ensemencement, la MSSC augmente pour atteindre la valeur $10,5 \pm 0,4 \text{ g m}^{-2}$, qui représente $32,2 \pm 1,23\%$ de la valeur max atteinte (voir fig.4.3). Le taux de croissance du biofilm s'accélère ensuite durant les trois semaines suivantes pour atteindre $100 \pm 10,5\%$ de la valeur maximum atteinte et ceci au bout de 44 jours après ensemencement du biofilm.

S'en suit après, une période de perte où le processus de détachement prédomine sur la croissance menant à une diminution de $33,9 \pm 10,7\%$ de la MSSC qui atteint la valeur ($21,7 \pm 3,5 \text{ g m}^{-2}$) à la fin de l'expérience.

Pour la Chl-a, $33,7 \pm 5,85\%$ de la valeur maximum mesurée correspondant à ($0,164 \pm 0,028 \text{ g m}^{-2}$) est atteinte au 30^{ème} jour après ensemencement. Le pic, équivalent à $100 \pm 8,47\%$ est atteint au 51^{ème} jour après ensemencement et la phase de perte qui le suit cause une diminution de $14,8 \pm 10,4\%$ de la valeur maximum ($0,415 \pm 0,051 \text{ g m}^{-2}$) durant les deux dernières semaines.

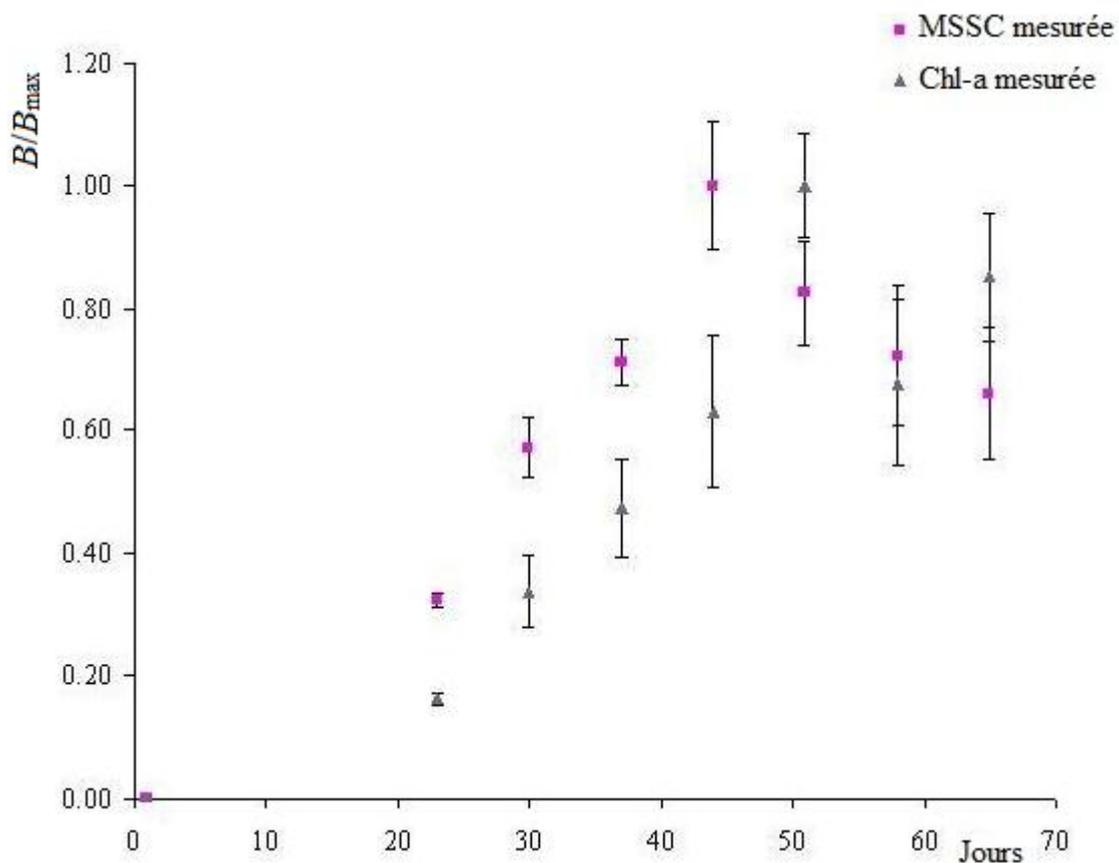


Fig.4.3 Evolution de la biomasse adimensionnée ($B/B_{max} \pm SE$) à différents jours de croissance du biofilm.

La richesse en espèces algales est relativement faible, variant de 9 à 21 taxa (tableau 4.2). La communauté algale est dominée par les diatomées qui représentent 98-100% de l'abondance totale. Deux espèces dominent fortement la communauté algale : *Fragilaria capucina* Desmazieres var. *vaucheriae* (Kütz) Lange-Bertalot qui représente 46-64% et *Encyonema minutum* Hilse ex. Rabenhorst avec 18-37% du total de la communauté. A part ces deux espèces, seule l'espèce *Diatoma vulgare* Bory 1824 a atteint une abondance relative supérieure à 5%. On note aussi que la transition théorique diatomées Chlorophycées [47] n'a pas été observée même à la fin de l'expérience.

Tableau 4.2 Abondances relatives (%) des diatomées à différentes phases de croissance du biofilm épilithique dans le canal à débit constant.

Diatomées	Temps après ensemencement (Jours)				
	23	44	51	58	65
	Abondance relative (%)				
<i>Achnantheidium minutissimum</i> (Kütz.) Czarnecki	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>Gomphoneis 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

4.2.2 Evolution des conditions physico-chimiques et nutritives de l'eau dans le canal

A part la turbidité, l'environnement physico chimique dans le canal est resté relativement stable. La conductivité, l'oxygène dissous et le PH (moyenne \pm ES) ont très peu varié l'expérience avec un coefficient de variation CV très faible (tableau 4.3(a)). La température a varié un peu plus largement durant l'expérience allant de 7,16 à 18,72 °C mais avec un CV inférieur 25%. Pour la concentration en turbidité, la moyenne dans le canal était de 2,54 NTU, elle a atteint des valeurs max de 9.6 puis 13.08 NTU aux 57^{ème} et 65^{ème} jours de l'expérience suite à un épisode de crue dans la Garonne où la turbidité avait atteint les 83,45NTU au 57^{ème} jour après ensemencement.

Tableau 4.3 Caractéristiques physico-chimiques de l'écoulement dans le canal

Variable Unité	COND $\mu\text{S cm}^{-1}$	DO mg L^{-1}	DO %	PH	T (°C)	TURB NTU
Moyenne	0,21	11,4	106	8,6	12 ,6	2,54
SD	0,03	1,0	3	0,1	3,11	2,66
Min	0,05	9,51	97	8,7	7,16	0,63
Max	0,25	13,1	111	8,4	18,72	13,08
CV	16	9	3	2	24	105

Les variations des concentrations en nitrate, nitrite et ammonium montrent les mêmes tendances dans le canal et dans la Garonne (tableau 4.4). Les variations des concentrations en silicates et phosphate sont plus importantes dans le canal que dans la rivière, alors que la variation de la concentration en Chl-a suit la tendance opposée. Les concentrations moyennes en Chl-a dans le canal sont à peu près 1,5 fois plus importantes dans le canal que dans la Garonne suggérant une importante production dans le canal par le biofilm épilithique. Aussi, les concentrations moyennes en ammonium, phosphore, silicate et phosphore total sont et 1,7,

2,1, 2,5 fois moins importante dans le canal suggérant une consommation et absorption par le biofilm dans le canal.

Tableau 4.4 Chimie de l'eau dans le canal et dans la rivière

Variable	Chl-a ($\mu\text{g L}^{-1}$)		NO ₃ (mg L^{-1})		NO ₂ (mg L^{-1})		NH ₄ (mg L^{-1})		PO ₄ (mg L^{-1})		Si (mg L^{-1})	
	C	R	C	R	C	R	C	R	C	R	C	R
Moyenne	3,9	2,5	1,135	1,200	0,007	0,011	0,017	0,029	0,003	0,007	1,434	3,564
SD	2,4	2,3	0,357	0,400	0,002	0,003	0,009	0,015	0,002	0,003	0,973	1,560
Min	0,2	0,5	0,668	0,800	0,004	0,006	0,002	0,008	0,001	0,003	0,148	1,345
Max	9,1	7,1	1,968	2,000	0,011	0,016	0,036	0,066	0,010	0,013	3,074	5,919
CV	60	95	32	29	35	23	54	50	66	47	68	44

* C : Dans le canal

* R : Dans la rivière

4.2.3 Résultats de suivi de l'hydrodynamique et des paramètres en proche paroi

4.2.3.1 Profils des vitesses longitudinales

La fig.4.4 montre les profils des vitesses longitudinales \bar{U} obtenus aux points A, B et C, ainsi que le profil doublement moyenné $\langle \bar{U} \rangle_{xy}$ calculé à partir des mesures LDA effectuées sur le lit du canal couvert avec les rugosités artificielles avant ensemencement (rugosités nues) et durant les différentes phases de croissances du biofilm. On peut constater sur cette figure ainsi que sur la fig.4.5 où seuls les profils doublement moyennés sont présentés, que la croissance du biofilm induit une accélération de l'écoulement associé à un ajustement de l'écoulement permettant le passage du débit imposé dans le canal.

Comme la hauteur d'eau est maintenue constante dans notre expérience, cet ajustement est principalement dû à la réduction de la surface de la section transversale

disponible pour le passage de l'écoulement du fait de la présence et de l'augmentation de l'épaisseur de biofilm épilithique sur le lit du canal.

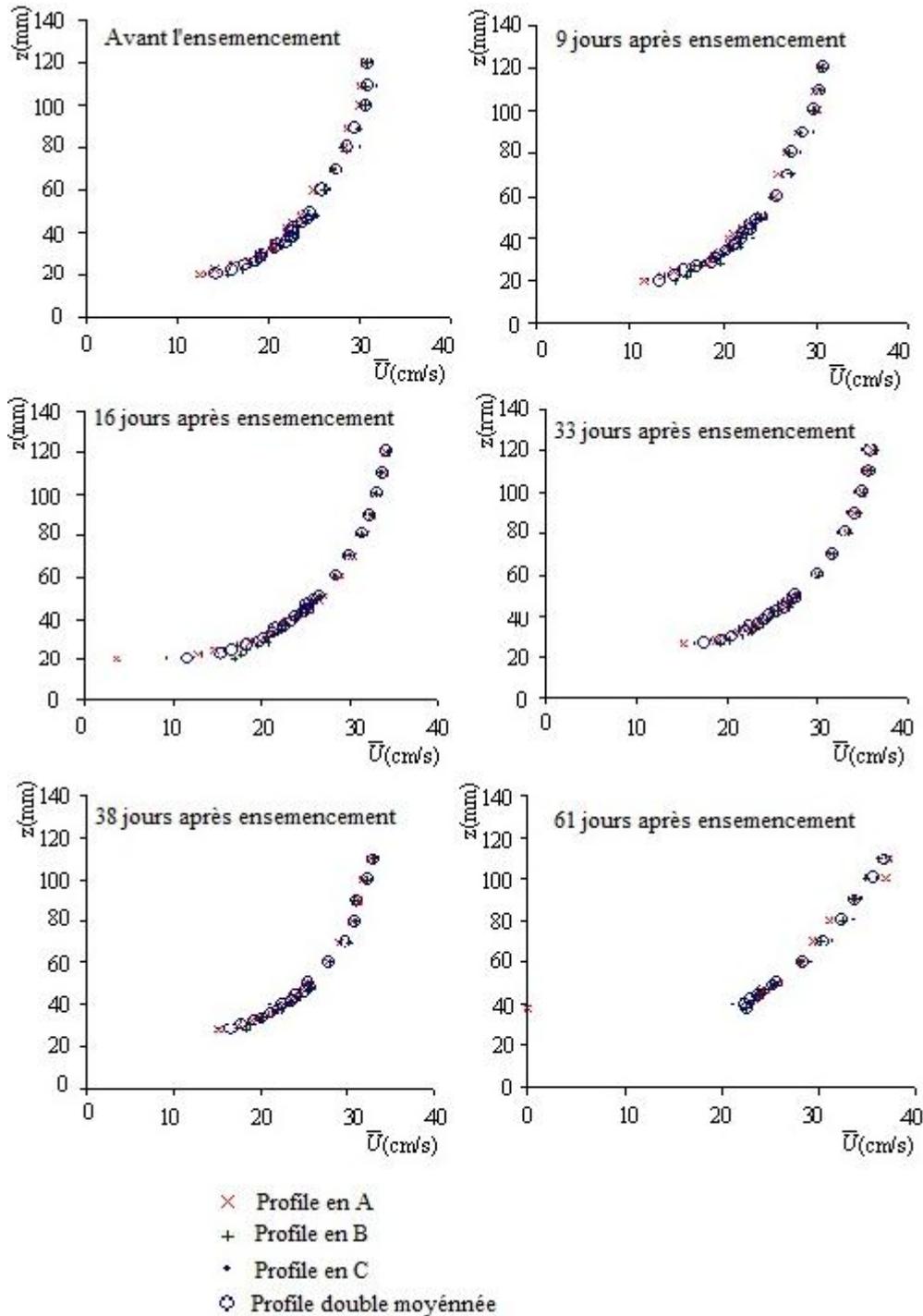


Fig.4.4 Profils des vitesses longitudinales obtenus par mesure LDA avant ensemencement et 9, 16, 33, 38, and 61 jours après.

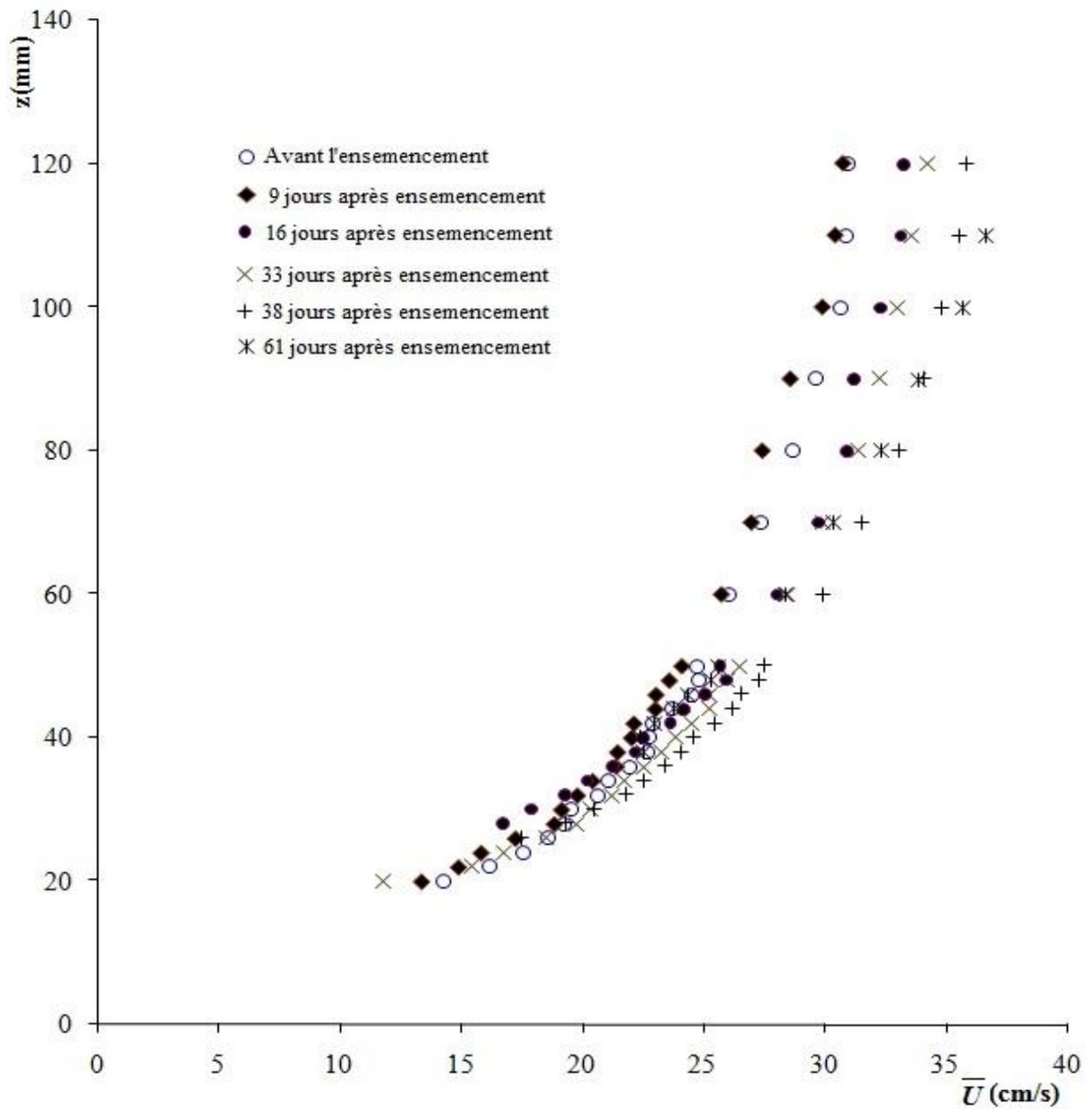


Fig.4.5 Profils des vitesses longitudinales doublement moyennées obtenus avant ensemencement, 9, 16, 33, 38, et 61 jours après.

On constate aussi de la fig.4.5 que l'augmentation de la vitesse longitudinale est significative et visible (sur le profil doublement moyenné) dans la partie supérieure de l'écoulement à partir du 16^{ème} jour après ensemencement, mais seulement à partir des 33^{ème} et 38^{ème} jours dans la partie basse. En effet, au 16^{ème} jour après ensemencement, la présence de matière épilithique diminue légèrement la hauteur d'écoulement mais n'altère pas la forme

des rugosités (fig.4.2(b)), qui reste plus au moins hémisphérique et produit une trainée de sillage dans l'écoulement qui bloque l'écoulement dans la région en proche paroi.

C'est l'augmentation de l'épaisseur du biofilm, spécialement dans les espaces entre les rugosités hémisphériques (fig.4.2(c)), qui provoque un réel changement dans la topographie des rugosités produisant une paroi moins rugueuse associée à une trainée moins importante donc un passage plus rapide de l'écoulement près du fond dans la zone en proche paroi. Une graduelle convergence des trois profils en A, B et C peut aussi être observée dans la fig.4.4 comme conséquence de cette homogénéisation spatiale induite par la présence du biofilm entre et en dessus des rugosités hémisphériques.

La même tendance, c'est-à-dire une accélération de l'écoulement dans la partie supérieure du profil ($z > 60$) persiste même au 61^{ème} jour après ensemencement, c'est-à-dire durant la phase de détachement, alors qu'une diminution des valeurs des vitesses est enregistrée pour le même profil pour des hauteurs ($z < 60$). Ceci s'explique par le fait que durant cette phase, le détachement s'est produit en premier, principalement sur les surfaces se trouvant entre les hémisphères et dans les parties inférieures des hémisphères. Aussi, cette phase correspond au développement de longs filaments dans la partie supérieure des hémisphères (fig. 4.2(d)). Cette nouvelle structuration de la zone en proche paroi a induit une résistance à l'écoulement près du fond mais une accélération en surface (fig. 4.5, profil 61 jours après ensemencement) vu la persistance d'une épaisseur de biofilm réduisant toujours la section d'écoulement.

Notons aussi que le développement de ces longs filaments a perturbé l'acquisition des données, et l'a rendue impossible en dessous de la hauteur $z = 40$ mm.

4.2.3.2 Profils des tenseurs de Reynolds

Comme nous l'avons spécifié au paragraphe (3.1.2.3. Mesures hydrodynamiques) du chapitre précédent, quelques 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 et donc l'impossibilité d'estimer les valeurs du tenseur de Reynolds $\overline{u'w'}$.

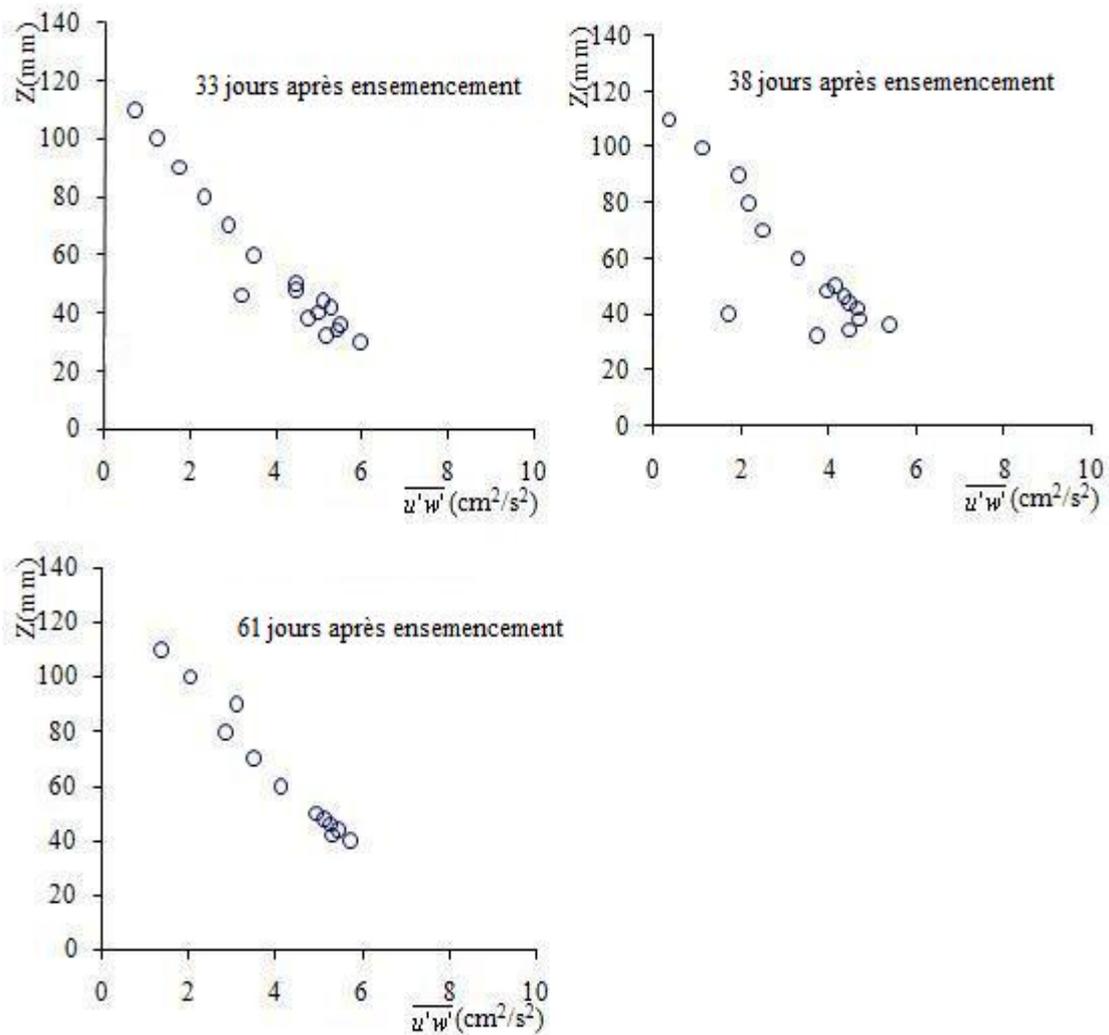


Fig.4.6 Profils des tenseurs de Reynolds doublement moyennés obtenus 33, 38, et 61 jours après ensemencement

Les trois seuls profils doublement moyennés $\langle \overline{u'w'} \rangle_{xy}$ obtenus par mesures LDA et présentés en fig.4.6 paraissent clairement avoir une forme linéaire avec des valeurs nuls à la surface de l'écoulement. Ceci est en accord avec les travaux de *Nezu and Nakagawa*, [110] dans des écoulements en canal à surface libre sans circulation secondaire ; Mais aussi avec les résultats obtenus précédemment par *Labioud et al.* [89] et *Godillot et al.*, [104] dans ce même canal.

La diminution des valeurs des tensions de cisaillement dans la partie inférieure des profils dans la fig. 4.6 est due à la présence des filaments et des rugosités. En effet, cette diminution est toujours observée près des canopées où les forces de trainées des rugosités compensent les tensions de cisaillement et les font chuter à des valeurs proches de zéro comme il a été observé par *Mignot et al.*, [126] pour des lits en gravier et par *Moulin et al.*, [130] pour des coquilles de mollusque.

Les variations dans les tensions de cisaillement observées ici sont très faibles par rapport aux variations enregistrées par *Labioud et al.* [89] et *Godillot et al.* [104] dans leurs études dans ce même canal. Néanmoins, il est important de noter que de plus petits substrats ont été utilisés dans leurs expériences (rondins et billes avec des rayons de 5 et 8 mm respectivement), pour des conditions en proche paroi passant d'écoulement en régime lisse à intermédiaire puis à pleinement rugueux dans la même expérience. Ceci est très différent de notre expérience où les caractéristiques de la turbulence en proche paroi sont pleinement rugueuses depuis le début de l'expérience (rugosités nues), du fait des grandes dimensions des hémisphères utilisés et du débit imposé.

4.2.3.3 Profils des u_{rms}

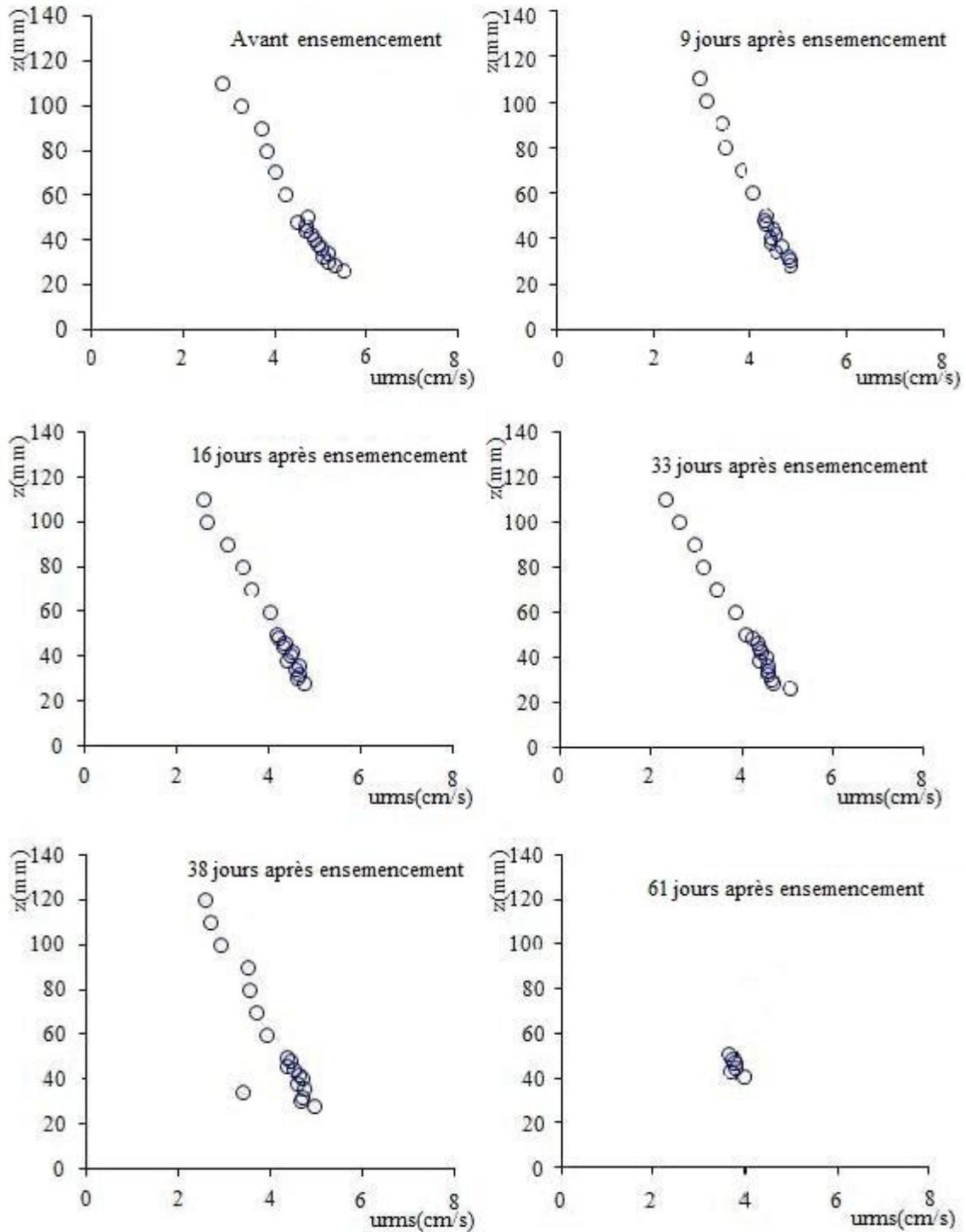


Fig.4.7 Profils des u_{rms} ($\sqrt{\langle u^2 \rangle_{xy}}$) doublement moyennés obtenus avant ensemencement, 9, 16, 33, 38, et 61 jours après

En accord avec les variations dans les profils des tensions de Reynolds doublement moyennées $\langle \overline{u'w'} \rangle_{xy}$, les profils doublement moyennés des u_{rms} ($\sqrt{\langle \overline{u^2} \rangle_{xy}}$) présentés dans la fig. 4.7 sont restés assez similaires et suivent une forme exponentielle tel que prévu et discuté par *Nezu and Nakagawa* [110]. Ces profils sont utilisés dans ce travail pour estimer la vitesse de frottement u_* , quand les profils de tensions de Reynolds ne sont pas disponibles.

4.2.3.4 Paramètres hydrodynamiques en proche paroi

Les valeurs de paramètres hydrodynamiques en proche paroi déduits à partir des mesures LDA avant ensemencement et à différentes phases de croissance du biofilm dans le canal sont données dans le tableau 4.5. Les valeurs de l'erreur standard pour le calcul de la vitesse de frottement sont inférieures à $0,0005 \text{ ms}^{-1}$ et n'ont donc pas été reportées sur le tableau, alors que les erreurs dans l'estimation de la longueur des rugosités z_0 , la hauteur de déplacement d et la Rugosité équivalente de Nikuradsé k_s y sont présentées.

Le tableau 4.5 montre que la croissance du biofilm épilithique dans le canal induit une diminution des valeurs de la Rugosité de grain de Nikuradsé k_s (cm), donc un lissage hydraulique du fond du canal.

Tableau 4.5 Evolution des paramètres turbulents en proche paroi durant les différentes phases de croissance du biofilm épilithique

Temps après ensemencement (Jours)	Vitesse de frottement u_* (ms^{-1})	Longueur de rugosité z_0 (cm)	Rugosité équivalente k_s (cm)	Hauteur de déplacement d (cm)	Nombre de Reynolds rugueux k^+
0	0,028	0,109±0,005	3,27±0,15	1,11±0,03	915
9	0,025	0,064±0,003	1,92±0,10	1,41±0,05	480
16	0,024	0,047±0,001	1,41±0,04	1,64±0,09	338
33	0,024	0,032±0,001	0,96±0,02	1,99±0,03	230
38	0,023	0,028±0,001	0,84±0,04	2,26±0,18	193
61	0,025	0,033±0,002	0,99±0,06	2,68±0,30	247

La valeur de la longueur de rugosité $z_0=0,108$ cm en début d'expérience avant le développement du biofilm, est très proche des valeurs 0,115 et 0,122 cm trouvées par *Nikora et al.* [105] dans des expériences avec des rugosités hémisphériques de 21 mm de hauteur et 60 mm de largeur. Néanmoins, nous avons observé une diminution de la longueur de rugosité avec le développement du biofilm, alors que *Nikora et al.* [105] ont observé 16-21% d'augmentation lorsque le biofilm atteint son taux maximum de croissance au 18^{ème} jour de croissance dans leurs expériences. Les conditions énergétiques des écoulements dans leurs expériences (vitesse de frottements u_* entre 6,5 and 7,7 cm s⁻¹ comparées à des valeurs autour de 2,5 cm s⁻¹ dans notre expérience), associées à une possible carence en nutriment et en lumière ont pu conduire à des formations de biofilm épilithique de structures complètement différentes de celles observées dans notre expérience.

4.3 Résultats des expérimentations numériques

4.3.1 Expérimentations numériques pour nos mesures expérimentales

4.3.1.1 Valeurs des coefficients numériques et empiriques

Les valeurs des coefficients empiriques et numériques retenues pour les simulations finales sont résumées dans le tableau 4.6. Ces valeurs dépendent des conditions spécifiques de notre expérience en termes de disponibilité des nutriments, luminosité, température, intensité turbulente, la vitesse de frottement et composition algale. Elles ne peuvent pas donc être généralisées à d'autres conditions de croissance de biofilm. Néanmoins, les valeurs de C_{det} trouvées convergent vers les valeurs trouvées par *Uehlinger et al.* [36] pour la simulation de la dynamique de la Chl-a (44×10^{-6} to 149×10^{-3} s m⁻³ jour⁻¹) dans le River Necker (cours d'eau préalpin suisse) et par *Boulêtreau et al.* [26, 63] pour la simulation de la dynamique de

la MSSC (16×10^{-4} to 8×10^{-2} s m⁻³ jour⁻¹) dans la Garonne(Toulouse). Les valeurs de C_{det}'' retenues sont dans la gamme reporté par *Fothi* [88] (0 to 67×10^{-4} jour⁻¹ pour la simulation de la MSSC et 7×10^{-4} to 4×10^{-3} jour⁻¹ pour la simulation de la Chl-a) dans leur expérience en canal. Pour C_{det}' nos valeurs trouvées sont en dehors de l'intervalle des valeurs trouvées par *Labioud et al.* [89] pour la simulation de la dynamique de la Chl-a (2×10^{-3} to 4×10^{-3} s m⁻¹ jour⁻¹) dans leur canal expérimental et nous n'avons pas trouvé de valeurs de C_{det}' associées à la simulation de la MSSC dans la littérature.

Tableau 4.6 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

4. 3. 1. 2 Comparaison des résultats des simulations avec les résultats de mesure

Pour tester la pertinence de trois formulations de la fonction du détachement chronique, les résultats de simulations à l'aide de l'équation 1.9 pour ces trois formulations ont été comparés aux valeurs de biomasse mesurées en termes de MSSC (g m⁻²) et Chl-a (g m⁻²) durant l'expérience (voir fig.4.9 et fig.4.10).

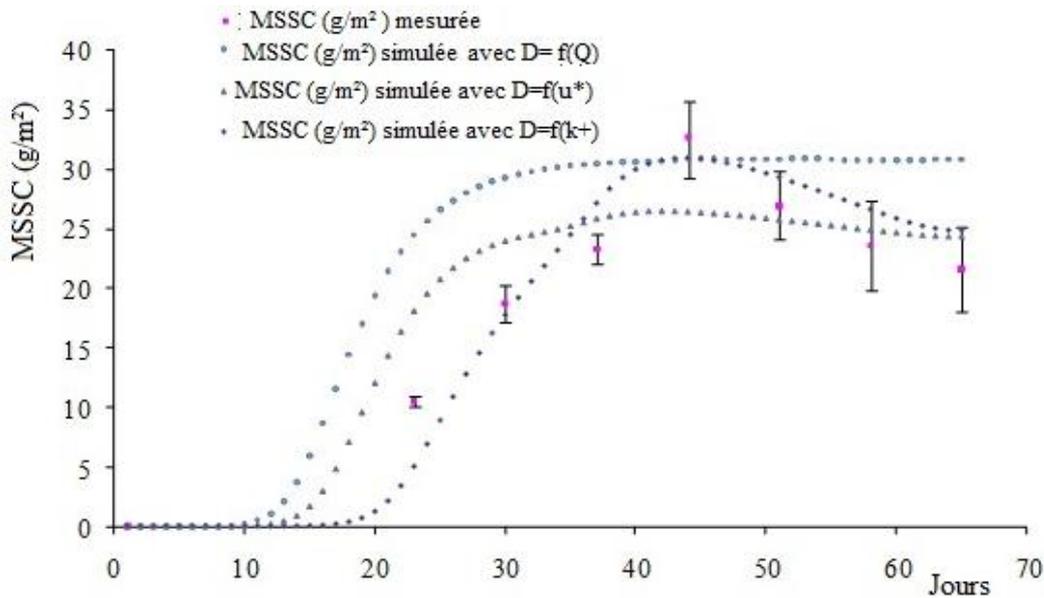


Fig.4.8 Comparaison des valeurs de MSSC (g/m^2) mesurées avec les valeurs simulées à l'aide des trois formulations du détachement chronique : $D = C_{det} Q B$ ($\chi^2 = 1182$, $E=0,34$), $D = C'_{det} u_* B$ ($\chi^2 = 555$, $E=0,63$), et $D = C''_{det} k^+ B$ ($\chi^2 = 18$, $E=0,81$).

Comme on peut le voir sur la fig.4.9, la simulation de la MSSC (g m^{-2}) avec une fonction de détachement en fonction du débit Q surestime les valeurs mesurées en phase de croissance. Alors que le pic simulé ($30,9 \text{ g m}^{-2}$) pour le jour 43 est proche de la valeur mesurée ($32,8 \pm 3,4 \text{ g m}^{-2}$) atteinte après 42 jours de croissance, les pertes dans la phase de décroissance ne sont pas du tout reproduites par le modèle. Ainsi avec cette fonction, la MSSC se stabilise à une valeur constante correspondant au pic atteint. La valeur du coefficient d'efficacité de Nash-Sutcliffe $E=0,35$ indique que la simulation est insatisfaisante ($E < 0,36$).

Les valeurs simulées avec la vitesse de frottement 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 simulés ($26,5$ pour le jour 41 après ensemencement) s'écarte de la valeur mesurée.

On peut aussi constater dans la fig. 4.10 que le troisième modèle, qui utilise le nombre de Reynolds k^+ 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 aussi supérieure à la valeur trouvée pour la simulation avec la vitesse de frottement. Ceci est confirmé par la décroissance de la valeur 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 aussi dans la fig. 4.10, où les résultats de simulation de la Chl-a (g m^{-2}) sont représentés en comparaison avec les valeurs mesurées, même si les simulations ne sont pas aussi bonnes que pour la MSSC. 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 $D = C''_{det} k^+ B$.

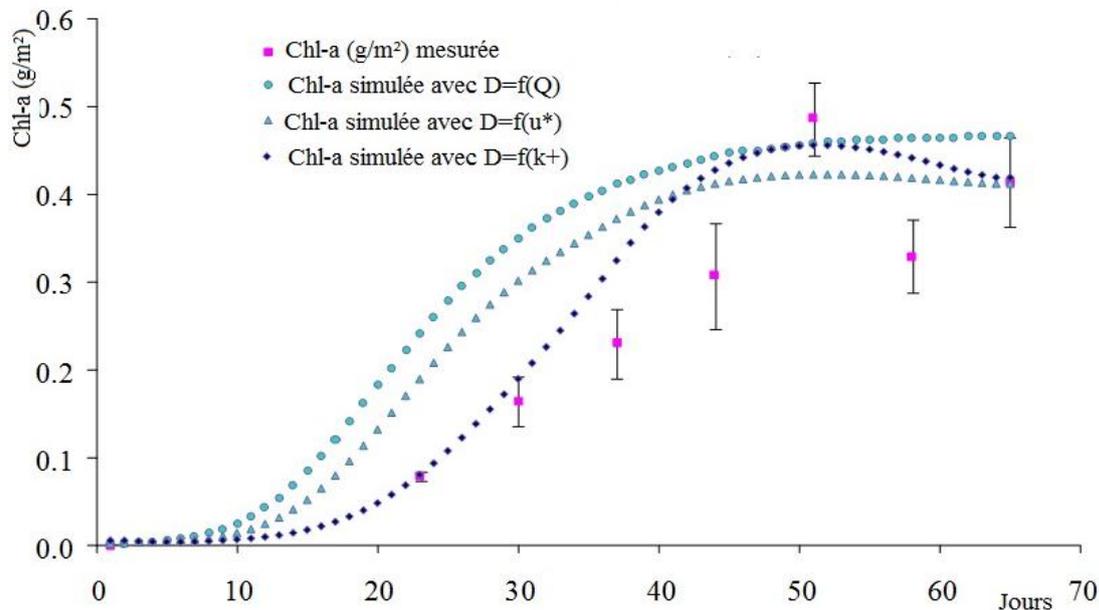


Fig. 4.9 Comparaison des valeurs de la Chl-a (g/m^2) mesurées avec les valeurs simulées à l'aide des trois formulations du détachement chronique : $D = C_{det} Q B$ ($\chi^2 = 1297$, $E = 0,35$), $D = C'_{det} u_* B$ ($\chi^2 = 371$, $E = 0,82$), et $D = C''_{det} k^+ B$ ($\chi^2 = 198$, $E = 0,91$).

4.3.2 Expérimentations numériques pour les données antérieures de *Labioud et al.* [89]

4.3.2.1 Valeurs des coefficients numériques et empiriques

Les valeurs des coefficients empiriques et numériques retenues pour les simulations des résultats des trois expérimentations sont résumées dans le tableau 4.7. Ces convergent aussi vers les valeurs disponibles dans la littérature [26, 36, 63, 88]

Tableau 4.7 Valeurs des paramètres empiriques et numériques pour les simulations (Run1, Run2 et Run3) de croissance de la biomasse (Chl-a, mg m⁻²).

Paramètres	Run1	Run2	Run3
B_{init} (g m ⁻²)	10 ⁻³	10 ⁻²	10 ⁻¹
μ_{max} (days ⁻¹)	1,1	1,1	0,7
k_{inv} (g ⁻¹ m ²)	0,05	0,07	0,03
C_{det} (s m ⁻³ days ⁻¹)	17	5	7
C'_{det} (s m ⁻¹ days ⁻¹)	8	7	6
C''_{det} (days ⁻¹)	0,0024	0,001	0,002

4.3.2.2 Comparaison des résultats des simulations avec les résultats de mesure

Pour tester la pertinence de trois formulations de la fonction du détachement chronique, les résultats de simulations à l'aide des équations (3.1, 3.2, 3.3 et 3.4) pour chaque expérimentation (Run1, Run2 et Run3) ont été comparés aux valeurs de biomasse mesurées (Chl-a, g m⁻²) reprises de *Labioud et al.* [89] (voir fig.4.9 et fig.4.10). Pour tester la performance de la modélisation pour ces nouvelles simulations, les valeurs de l'erreur standard pour chaque mesure de de biomasse étant non disponible, il nous a été impossible de calculer les coefficients d'efficacité de Nash-Sutcliffe E et l'indice de conformité χ^2 , nous avons donc utiliser le coefficient de corrélation R^2 .

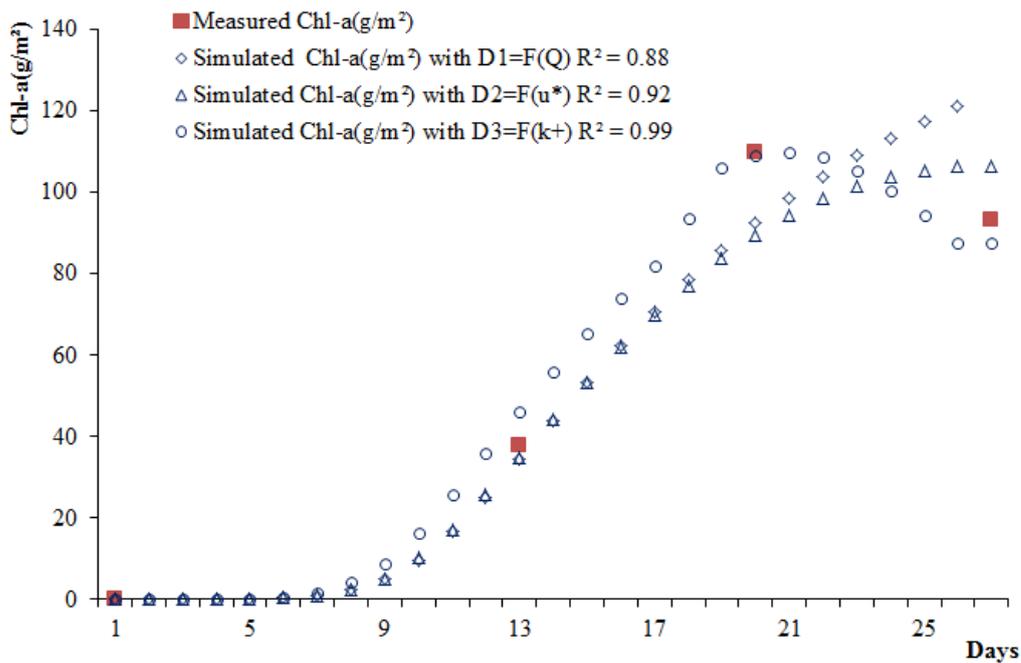


Fig.4.10 Comparaison des valeurs de la Chl-a (g/m^2) mesurées dans l'expérience Run1 ($Q = 7,5 \text{ l s}^{-1}$) de Labiod *et al.* [89], avec les valeurs simulées à l'aide des trois formulations du détachement chronique : $D = C_{det} Q B$ ($R^2 = 0,88$), $D = C'_{det} u_* B$ ($R^2 = 0,92$), et $D = C''_{det} k^+ B$ ($R^2 = 0,99$).

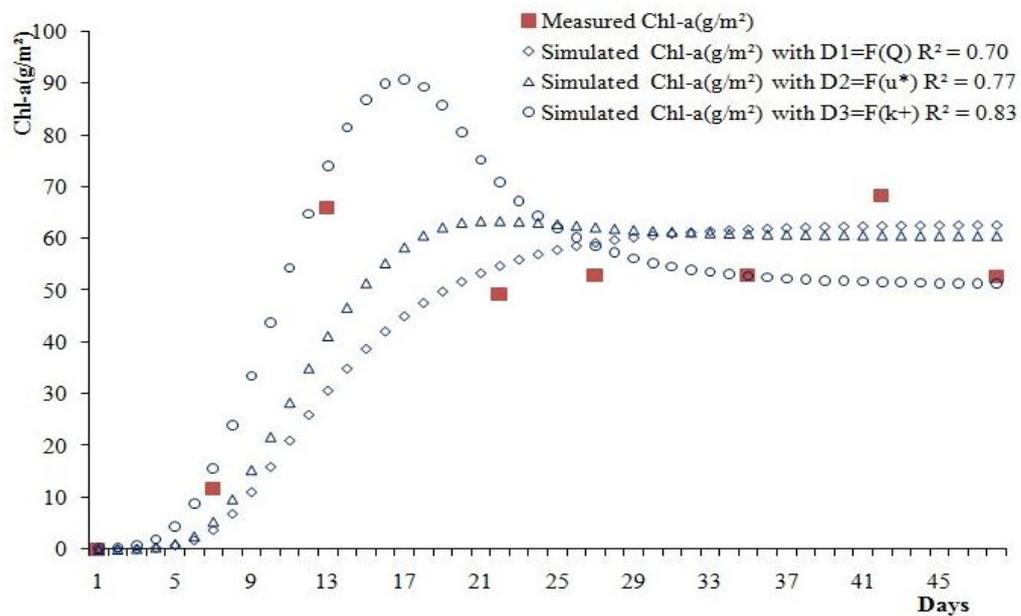


Fig. 4. 11 Comparaison des valeurs de la Chl-a (g/m^2) mesurées dans l'expérience Run2 ($Q = 12 \text{ l s}^{-1}$) de Labiod *et al.* [89], avec les valeurs simulées à l'aide des trois formulations du détachement chronique : $D = C_{det} Q B$ ($R^2 = 0,70$), $D = C'_{det} u_* B$ ($R^2 = 0,77$), et $D = C''_{det} k^+ B$ ($R^2 = 0,83$).

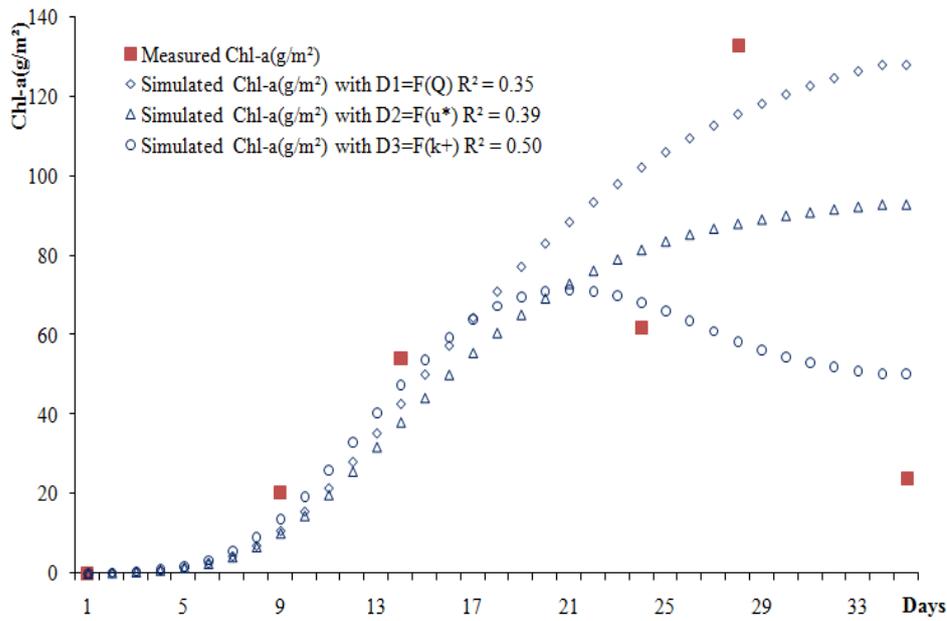


Fig.4.12 Comparaison des valeurs de la Chl-a (g/m^2) mesurées dans l'expérience Run 3 ($Q = 19 \text{ l s}^{-1}$) de *Labioud et al.* [89], avec les valeurs simulées à l'aide des trois formulations du détachement chronique : $D = C_{det} Q B$ ($R^2 = 0,35$), $D = C'_{det} u_* B$ ($R^2 = 0,39$), et $D = C''_{det} k^+ B$ ($R^2 = 0,50$).

Les valeurs des coefficients de corrélation comme on peut le constater dans les figures (4.10, 4.11 et 4.12) sont plus importants dans les simulations utilisant la vitesse de frottement, et le sont encore plus importants pour les simulations utilisant le Reynolds rugueux k^+ comme variables de forçage du détachement chronique ($R^2 = 0,99$ pour Run1, $R^2 = 0,83$ pour Run2 and $R^2 = 0,50$ pour Run3).

Contrairement aux valeurs des paramètres hydrodynamiques en proche paroi présentées ci-dessus, les valeurs trouvées dans les expériences de *Labioud et al.* [89] (tableau 3.1) montrent que la tendance globale observée est que la présence et la croissance de la biomasse épilithique augmentent la rugosité de l'écoulement par un accroissement des valeurs de la vitesse de frottement u_* , de la rugosité équivalente k_s et donc du Reynolds rugueux k^+ .

Ainsi, les expérimentations numériques de ce travail ont été entreprises à l'aide de résultats d'évolution de l'hydrodynamique locale non concordants, un lissage de l'écoulement dans le cas de notre expérience de croissance et une augmentation de la rugosité hydraulique dans le cas des expériences de *Labioud et al.* [89]. Elles ont néanmoins aboutit aux mêmes résultats; la rugosité turbulente paraît être le meilleur descripteur de l'hydrodynamique locale à utiliser comme variable externe de forçage du processus de détachement chronique du biofilm épilithique.

4.4 Discussions

La différence de structure principale qu'on peut constater des photos prises dans les expériences de *Nikora et al.* [105] et dans la nôtre (fig. 4.13), est que dans leurs expériences le biofilm s'est localisé sur le sommet des rugosités sous forme de « toupets », alors que dans notre expérience le biofilm s'est développé aussi et en premier en remplissant les espaces disponibles entre les rugosités.

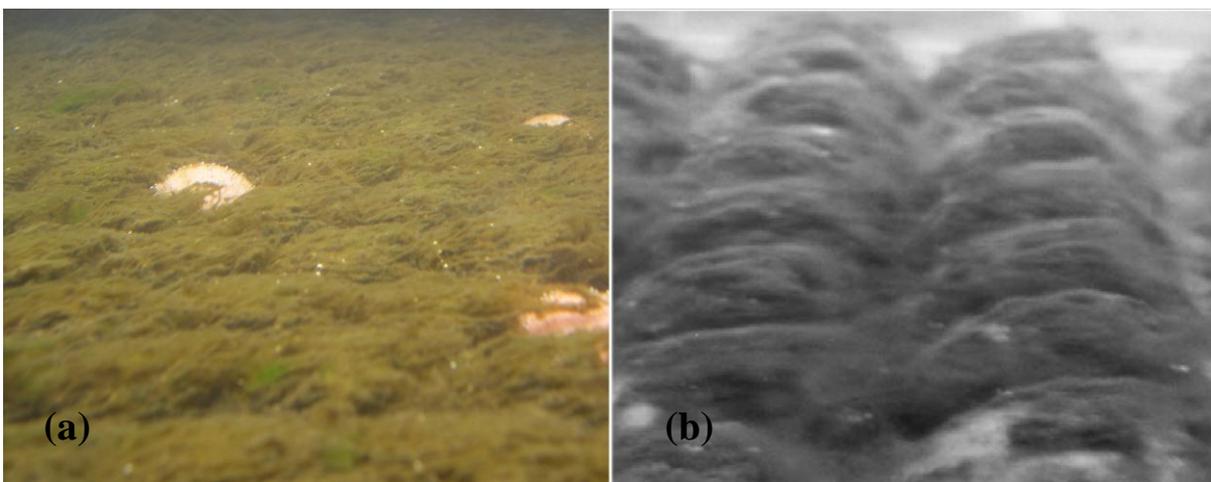


Fig. 4.13 Photos du biofilm épilithique à 100% du taux maximum de croissance **(a)** dans notre expérience **(b)** *Nikora et al.* [105].

En conséquence, les toupets au-dessus des hémisphères augmentent la hauteur apparente des rugosités, induisant une plus grande trainée de sillage et une croissance de z_0 pour *Nikora et al.* [105], alors que dans notre cas la trainée est affaiblie par le développement du biofilm entre les rugosités

Les valeurs de la rugosité équivalente k_s trouvées par *Labioud et al.* [89] à la fin de leur expérience varie entre 4,7 et 11,43 mm, et nos dernières valeurs trouvées (8,4 mm à 38 jours et 9,9 mm à 61 jours) sont rangées dans cet intervalle. Ceci peut indiquer que lorsque le biofilm épilithique est bien développé, la surface formée par le biofilm est très similaire à celle qui s'est formée durant les expériences de *Labioud et al.* [89], au moins d'un point de vue hydraulique. Dans notre cas, l'espace disponible entre les rugosités est rempli, contrairement à ce qui s'est produit dans les expériences de *Nikora et al.* [105]. Ce remplissage ainsi que l'épaississement du biofilm épilithique sont aussi la cause du changement de la valeur de la hauteur de déplacement d , qui augmente graduellement de 1,11 cm à 2,7 cm.

Si la valeur de k_s était restée constante, l'accélération de l'écoulement et le déplacement de l'origine des profils des vitesses longitudinales d'une hauteur d aurait induit une croissance de la vitesse de frottement u_* . Dans notre expérience, la diminution de k_s compense l'accélération de l'écoulement ce qui induit un très faible changement dans les profils des tensions de Reynolds et des u_{rms} , et donc une petite diminution de la vitesse de frottement (tableau 4.5) et contrairement à ce qui se passe dans l'expérience de *Labioud et al.* [89].

Il est à noter aussi que dans ce travail, les effets de la matière algale sur la surface des rugosités sont considérés être un peu similaires à ceux de rugosités rigides. Cependant, l'universalité de la turbulence au-dessus de surfaces rugueuses complexes est une issue litigieuse d'investigations actuellement. Par exemple, pour l'étude de l'interaction entre le

vent et des tiges élastiques représentatives de champs de récolte, il a été observé des processus d'instabilité fréquentiel produisant des vortex de type Kelvin-Helmoltz bien définis, similaires à ceux produits par des ondes de vibration (voir *Py et al.*, [145]). Le même mécanisme est observé pour des murs dissipateurs d'énergie interagissant avec des couches limites turbulentes [146].

Néanmoins, de grandes modifications des caractéristiques de la turbulence dues à la présence du biofilm n'ont pas été reportées dans l'étude détaillée de *Nikora et al.* [105] et dans notre étude. En plus, de telles modifications n'éliminent pas la rugosité turbulente k_s comme descripteur de la turbulence, puisque une loi log est encore trouvée pour les profils des vitesses longitudinales doublement moyennées. Cependant, la relation entre la valeur trouvée pour k_s et la géométrie des rugosités est clairement non triviale, du fait des contributions des sillages à côté des hémisphères, des bulles d'air (tension de pression) et aussi des couches visqueuses le long des filaments (tensions visqueuses) aux quantités turbulentes doublement moyennées, et donc à la forme des profils des tensions de Reynolds. Ainsi, les valeurs de k_s et la de la vitesse de frottement u_* , extraites des mesures doublement moyennées au-dessus des canopées restent des bons descripteurs du comportement de la turbulence au-dessus de rugosités de formes et dimensions évolutives.

Dans la littérature, différentes formulations sont proposées pour modéliser le détachement. Certains auteurs, ont utilisé des expressions empiriques, *Horner et al.* [80] proposent the terme $D=KV^\theta$, où V (cm s^{-1}) est la vitesse moyenne d'écoulement et θ est un coefficient empirique de loi de puissance. D'autres auteurs utilisent des termes associés à certaines hypothèses concernant le processus physique du détachement, par exemple *Saravia et al.* [82] proposent le terme $d_t B_t (V_t - V_m)^2$, où V_m (m s^{-1}) est la vitesse moyenne d'écoulement durant la croissance du biofilm, V_t (m s^{-1}) la vitesse moyenne courante, B_t (mg m^{-2}) la

biomasse et d_t ($s^2 m^{-2}$) un coefficient de détachement, ici la loi de puissance au carré relie le détachement à un excès d'énergie cinétique.

Dans notre étude, nous avons proposé pour le détachement chronique, un terme proportionnel à $k_s u_*$, une forme qui est étroitement liée à un paramétrage simple du flux vertical de masse Φ_v de la canopée vers la couche externe dans un écoulement turbulent en dessous de rugosités. Pour des écoulements au-dessus de canopées urbaines *Bentham and Britter* [147] et *Hamlyn and Britter* [148] ont introduit le concept de vitesse d'échange U_E pour décrire ce flux vertical de masse comme $\Phi_v = U_E(C_c - C_{ref})$, où C_{ref} et C_c sont les concentrations en dessus et dans la canopée, respectivement. Ces auteurs ont montré que U_E est proportionnel à la vitesse de frottement u_* , avec un facteur qui dépend de la différence dans la vitesse entre la canopée et l'écoulement en dessus, c'est-à-dire quelque chose qui est directement relié à longueur de rugosité z_0 , où d'une manière équivalente, à la rugosité équivalente de Nikuradze k_s . Si on considère la partie du biofilm qui est en contact direct avec l'écoulement est qui est susceptible de se détacher, sa concentration C_c sera proportionnelle à la quantité de biomasse totale disponible B et beaucoup plus importante que la concentration dans la couche externe de l'écoulement (i.e., $C_c - C_{ref} \approx B$).

D'après *Bentham and Britter* [147], le flux vertical de biomasse entre la canopée et l'écoulement en dessus peut s'écrire $\Phi_v = f(k_s) u_* B$, où $f(k_s)$ est une fonction de la hauteur des rugosités en accord avec le terme de détachement proposé dans notre étude. En d'autres termes, le détachement chronique peut être vu comme une extraction permanente par les tensions hydrodynamiques de la partie de la biomasse épilithique disponible au détachement (vivante ou morte) dans la canopée composée des hémisphères et de la biomasse épilithique qui s'y développe.

Cette paramétrisation est aussi soutenue par une bonne concordance avec le modèle de *Nepf et al.* [149] développé pour les canopées aquatiques submergées, où le flux vertical de masse entre la zone supérieure de la canopée et l'écoulement en dessus est décrit par : $\Phi_v = k_e / \delta_e$, avec $k_e = 0,19 u^* (C_d a h)^{0,13}$ et $\delta_e = 0,23 h / (C_d a h)$ paramètre obtenu expérimentalement, donnant une expression $\Phi_v = 0,8 u^* (C_d a h)^{1,13}$, où C_d est le paramètre de trainée pour les tiges de plante et a leurs densité. Puisque $C_d a h$ est proportionnel à k_s pour des canopées éparses, $0,8 (C_d a h)^{1,13}$ peut être considérée comme la fonction $f(k_s)$ discutée ci-dessus. L'équation proposée, proportionnelle à k_s est alors en bon accord avec les travaux de *Nepf et al.* [149] et leurs loi de puissance avec le coefficient 1,13.

CONCLUSION GÉNÉRALE

CONCLUSION GENERALE ET PERSPECTIVES

L'objectif principal de ce travail de thèse, est de tester la pertinence de trois formulations pour la fonction du détachement chronique du biofilm épilithique à travers des simulations numériques à l'aide de modèles simplifiés adaptés du modèle d'*Uehlinger et al.* [36]. Ainsi, une expérimentation de croissance du biofilm épilithique a été conduite dans un canal de laboratoire recouvert de rugosités hémisphériques, où l'eau circule à débit constant et en circuit semi ouvert sur la Garonne afin de bénéficier des conditions d'eau naturelle et limiter les risques de carences en nutriment durant la croissance du biofilm. Le but était de suivre la croissance de la matière épilithique et l'évolution des paramètres de l'hydrodynamique en proche paroi induite par cette croissance. Ce travail expérimental fortement multidisciplinaire a nécessité un important travail bibliographique de façon à ce que le canal expérimental permette le développement d'un bioderme épilithique, mais aussi pour la réalisation de mesures tant biologique (quantité de MSSC et de Chl-a par unité de surface) qu'hydrodynamique (profils de vitesse longitudinale, d'intensité turbulente etc...).

Le schéma de la dynamique de croissance du biofilm observé dans le canal (une phase de 7 semaines de croissance suivie d'une phase de deux semaines de perte) est similaire à ceux enregistrés *in situ* [26, 27, 63] et en accord avec la courbe théorique décrite par *Biggs* [39]. Les valeurs des pics de biomasse épilithique en terme de MSSC et Clh-a et le temps nécessaire pour les atteindre sont comparables aux valeurs mesurées sur la Garonne [26, 27, 63]. Les diatomées ont dominées la composition algale dans le canal en accord avec la composition benthique algale de la Garonne, néanmoins la richesse en espèce algale est 5 fois moins importante que dans la Garonne en la même période [67].

En ce qui concerne les mesures des paramètres hydrodynamiques, nous avons utilisé L'Anémométrie Laser-Doppler, une technique de mesure qui présente l'intérêt indéniable d'être non intrusive, pour la mesure des composantes hydrodynamiques moyenne et fluctuantes et pour comparer nos résultats avec les résultats précédemment obtenu par *Fothi* [88], *Labioud et al.* [89], *Godillot et al.*, [104] et *Nikora et al.* [105] à l'aide de cet outil de mesure. Nous avons tout d'abord réalisé des mesures en l'absence du biofilm puis durant les différentes phases de sa croissance. Les résultats de ces mesures par Laser Doppler Anémométrie ont montré que la présence et la croissance de la matière épilithique affecte les caractéristiques hydrodynamiques, par une accélération de l'écoulement moyen et par un changement des intensités turbulentes et des forces de cisaillement spécialement dans la zone en proche paroi à l'interface biofilm-écoulement. Ces variations ont été quantifiées par l'estimation des valeurs de la vitesse de frottement, de la rugosité équivalente de Nikuradsé et du nombre de Reynolds turbulent qui ont nettement diminué durant la phase de croissance du biofilm. Cette diminution des valeurs des paramètres hydrauliques en proche paroi est caractéristique d'un lissage hydraulique de l'écoulement et de la rugosité du canal avec le développement du biofilm.

La comparaison des résultats des simulations numériques avec les mesures biologiques a révélé que la dynamique du biofilm épilithique est mieux reproduite en prenant le nombre de Reynolds turbulent comme variable externe de forçage du détachement chronique. Ce résultat soutient l'hypothèse selon laquelle le phénomène de transport de flux de masse dans la zone en proche paroi, [147, 148, 149] entre la canopée et l'écoulement en dessus ne sont pas tributaire d'un seul descripteur de la turbulence comme la vitesse de frottement u_* , mais nécessite au moins deux descripteurs, ici la vitesse de frottement et la rugosité équivalente de Nikuradze k_s . La valeur de cette dernière et son évolution dépendent de la forme et des dimensions initiales du substratum, mais aussi de l'épaisseur et de la

structure du biofilm qui le colonise. Ce résultat suggère aussi que la forme et les dimensions des rugosités du lit du cours d'eau ainsi que les changements qui s'y opèrent avec le développement du biofilm, doivent être prises en considération dans l'étude et la modélisation de la dynamique de croissance du biofilm épilithique dans les eaux courantes.

Il est important de souligner que la turbulence et les forces de cisaillement ne contrôlent pas seulement le processus de détachement chronique du biofilm épilithique mais a une grande influence sur le processus de colonisation, de compétition intra- spécifique entre les algues, ainsi que sur les processus de transferts de nutriments, oxyde de carbone et de l'oxygène de la couche externe vers le biofilm et vis versa.

Ainsi, pour terminer, voici quelques voies de recherche à privilégier dans la perspective de futures améliorations et raffinement du modèle dans le but d'application au milieu naturel :

- Développer des techniques de mesures de l'écoulement à la surface du biofilm ainsi que la concentration des nutriments en dessus et dans le biofilm, afin d'appréhender le phénomène de diffusion et de le corrélérer avec la vitesse de frottement.
- Tenir compte des autres processus liés aux transports et dépôt des Algues et des sédiments et aussi du processus d'érosion par l'effet des sédiments.
- Etudier le comportement biologique des espèces qui constitue le biofilm (compétition entre les espèces, adoption d'un aspect dense ou aéré, filamenteux ou non filamenteux....), vis-à-vis des conditions hydrodynamiques et physicochimiques ambiantes, afin de rendre le modèle prédictif.

RÉFÉRENCES

BIBLIOGRAPHIQUES

REFERENCES

- [1] 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.
- [2] Baker, A.M. and P. Vervier (2004), hydrological variability, organic matter supply and denitrification in the Garonne River ecosystem, *Freshwater Biology*, 49,181-190.
- [3] Sánchez Pérez J.M. and M. Trémolière (2003), Changes in groundwater chemistry as a consequence of suppression of floods: The case of the Rhin flood plain, *Journal of Hydrobiology*, 270: 89-104.
- [4] Sánchez Pérez J.M. , P. Vervier, F. Garabetian, S. Sauvage ,M. Loubet, J.L. Rols, T. Bariag and P. Weng (2003), Nitrogen dynamics in the shallow groundwater of riparian wetland zone of the Garonne, southwestern France: Nitrate inputs, Bacterial densities, organic matter supply and denitrification measurements, *Hydrology and Earth System Sciences*, 7(1): 97-107.
- [5] Weng P, Sánchez-Pérez JM, Sauvage S, Vervier P, Giraud F. (2003), Hydrological modelling to characterise the riparian wetland of a large alluvial river (Garonne River, France), *Hydrological Processes* : 17: 2375-2392.
- [6] Bonvallet Garay (2003), Rôle du sous écoulement et du complexe périphyton/sédiments dans la transformation biogéochimique du phosphore dans un hydrosystème à biomasse fixée: le modèle Garonne. *Thèse, Toulouse III – Université Paul Sabatier*.
- [7] Dahm CN, Grimm NB, Marmonier P, Valett HM, Vervier P. (1998), Nutrient dynamics at the interface between surface waters and groundwaters, *Freshwater Biology* 40(3): 427-451.
- [8] 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.

- [9] Wetzel R.G. (1983), Opening remarks. In: Wetzel RG (ed) *Periphyton of freshwater ecosystems*, Dr W. Junk Publishers, Boston
- [10] Lock M.A., Wallace R.R., Costerton J.W., Ventullo R.M., Charlton S.E. (1984), River epilithon: towards a structural-functional model, *OIKOS* : 42:10-22.
- [11] Peterson CG (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
- [12] Minshall G.W. (1978), Autotrophy in stream ecosystems, *BioScience*, 28:767-771.
- [13] 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.
- [14] 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.
- [15] Winterbourn, M. J. (1990), Interactions among nutrients, algae and invertebrates in New Zealand mountain stream, *Freshwater Biol.*, 23: 463-474.
- [16] 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.
- [17] 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.
- [18] Battin TJ, Kaplan LA, Newbold JD, Hansen CME (2003), Contributions of microbial biofilms to ecosystem processes in stream ecosystems, *Nature* : 426:439-442.
- [19] Teissier S., Torre M., Delmas F. and Garabétian F. (2007), Detailing biogeochemical N budgets in riverine epilithic biofilms, *Journal of the North American Benthological Society*, 2007, 26(2):178–190.

- [20] Feminella JW, Hawkins CP (1995), Interactions between stream herbivores and periphyton: a quantitative analysis of past experiments, *Journal of the North American Benthological Society*, 14:465-509
- [21] Warnick, S. L., and H. L. Bell (1969), The acute toxicity of some heavy metals to different species of aquatic insects. *Journal Of Water Pollution Control Federation*, 41, 280.
- [22] 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.
- [23] 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.
- [24] 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.
- [25] 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.
- [26] 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.
- [27] 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. 199.
- [28] 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.

- [29] 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.
- [30] 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.
- [31] Whithford 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.
- [32] Lock M.A., P. John (1979), The effect of flow patterns on uptake of phosphorus on river periphyton, *Limnology and Oceanography*, 24:376–83.
- [33] Riber H.H. and Wetzel R.G. (1987), Boundary layer and internal diffusion effects on phosphorus fluxes in lake periphyton , *Limnology and Oceanography*, 32(6):1181-1194.
- [34] 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.
- [35] Reynolds C.S., Descy J.P., Padisak J. (1994), Are phytoplankton dynamics in rivers so different from those in shallow lakes, *Hydrobiologia* : 289:1-7.
- [36] Uehlinger, U., H. Buhner and P. Reichert (1996), Periphyton dynamics in a floodprone pre-alpine river: evaluation of significant processes by modeling, *Freshwater Biology*, 36: 249-263.
- [37] 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 Resource Research*, 46, W11531. Doi:10.1029/2009WR008679.
- [38] Graba M., F. Y. Moulin, S. Boulêtreau, F. Garabétian , A. Kettab , O. Eiff, J. M. Sanchez-Pérez, S. Sauvage (2010), Dynamics of the epilithic biofilm biomass in interaction with a rough flow: Experimental and modeling approaches, 5^{ème} conférence internationale sur: les ressources en eau dans le bassin méditerranéen (*WATMED 5*), 26-28 Mai 2010, Lille (France).
- [39] Graba M., F. Y. Moulin, O. Eiff, S. Boulêtreau, J. M. Sanchez-Pérez, S. Sauvage, F. Garabétian , A. Kettab , (2010), Turbulence and chronic detachment of epilithic biofilm

in artificial rough channel flow, 6ème Symposium international sur l'hydraulique environnementale (*ISEH*) 23-25 juin 2010: Athènes, Grèce.

- [40] Graba M., A. Kettab , S. Sauvage, J. M. Sanchez-Pérez (2011), On modeling chronic detachment of periphyton in artificial rough, open channel flow, Publication en revision pour apparition dans *Desalination and Water treatment*.
- [41] Costerton J.W., Cheng K.J., Geesey G.G., Ladd TI, Nickel J.C., Dasgupta M., Marrie T.J. (1987), Bacterial biofilms in nature and disease. *Annual Review of Microbiology* ,41: 435-464.
- [42] Lock M.A. (1993), Attached microbial communities in rivers, In: Ford TE (ed) Aquatic microbiology - an ecological approach, Blackwell Scientific Publications, Oxford, United Kingdom, pp. 113-138
- [43] McIntire, C. (1973), Periphyton dynamics in laboratory streams: a simulation model and its implications, *Ecological Monograph*, 34(3), 399–420.
- [44] Minshall, G.W. (1978), Autotrophy in stream ecosystems, *BioScience*, 28:767-771.
- [45] 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.
- [46] Mulholland PJ, Steinman AD, Palumbo AV, Elwood JW (1991), Role of nutrient cycling and herbivory in regulating periphyton communities in laboratory streams, *Ecology*, 72:966-982
- [47] Stevenson, R.J. (1996), An introduction to algal ecology in freshwater benthic habitats. In: Stevenson RJ, Bothwell ML, Lowe RL (eds), *Algal ecology: freshwater benthic ecosystems*. Academic Press San Diego, pp. 3-30.
- [48] Cole J.J., Likens G.E., Strayer D.L. (1982), Photosynthetically produced dissolved organic carbon: an important carbon source for planktonic bacteria, *Limnology and Oceanography*, 27:1080-1090.
- [49] Bothwell M.L., Lowe R.L. (1988), *Algal ecology: freshwater benthic ecosystems*, Academic Press, San Diego, pp 341-373

- [50] 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.
- [51] Duff J.H., Triska F.J., Oremland R.S. (1984), Denitrification associated with stream periphyton: chamber estimates from undisrupted communities, *Journal of the Environment Quality*, 13:514-518.
- [52] Sabater S., Guasch H., Romani A., Munoz I. (2002), The effect of biological factors on the efficiency of river biofilms in improving water quality, *Hydrobiologia*, 469:149-156.
- [53] Thomas S.A., Newbold J.D., Monaghan M.T., Minshall G.W., Georgian T., Cushing C.E. (2001), The influence of particle size on seston deposition in streams, *Freshwater Biology*, 46:1415-1424.
- [54] Sinsabaugh R.L., Repert D., Weiland T., Golladay S.W., Linkins A.E. (1991), Exoenzyme accumulation in epilithic biofilms, *Hydrobiologia*, 222:29-37.
- [55] Burns A., Ryder D.S. (2001), Potential for biofilms as biological indicators in Australian riverine systems, *Ecological Management and Restoration*, 2:53-64.
- [56] Navarro E., Guasch H., Sabater S. (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.
- [57] 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.
- [58] Van Dam H., Mertens A., Sinkeldam J. (1994), A coded checklist and ecological indicator values of freshwater diatoms from the Netherlands, *Netherlands Journal of Aquatic Ecology*, 28:117-133.
- [59] Veres A.J., Pienitz R., Smol J.P. (1995), Lake water salinity and periphytic diatom succession in three subarctic lakes, Yukon territory, Canada, *Arctic*, 48:63-70.
- [60] Lecointe C., Coste M., Prygiel J. (1993), 'OMNIDIA' software for taxonomy, calculation of diatom indices and inventories management, *Hydrobiologia*, 269/270:509-513.

- [61] Poulickova A., Duchoslav M., Dokulil M. (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.
- [62] Kolkwitz R., Marsson K. (1909), Ökologie der tierischen Saprobien. Beiträge zur Lehre von der biologischen Gewässerbeurteilung, *Internationale revue der gesamten Hydrobiologie und Hydrographie*, 1:126-152.
- [63] Boulêtreau, S., O. Izagirre, F. Garabetian, S. Sauvage, A. Elosegi 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.
- [64] Biggs B.J.F., Thomsen H.A. (1995), Disturbance in stream periphyton by perturbations in shear stress: time to structural failure and difference in community resistance, *Journal of Phycology*, 31:233-241.
- [65] Stevenson R.J. (1997), Scale-dependant determinants and consequences of benthic algal heterogeneity, *Journal of the North American Benthological Society*, 16:248-262.
- [66] Benmoussa M., A. Dauta et L. Labroue (1995), Denitrification associated with periphytic biofilms in the Garonne river (France), Variations related to light and water oxygen, *International Journal of Limnology*, 31 (1995) 133-141.
- [67] Eulin, A. and R. Le Cohu, (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.
- [68] Elosegi A. and Pozo J., (1998), épilithic biomass and metabolism in a north Iberian stream, *Aquatic science*, 60:1-16.
- [69] Améziane T. (2000), Développement des micro-organismes phytoplanctoniques et périphytiques en période d'étiage estival dans le fleuve Garonne *Thèse, Toulouse III – Université Paul Sabatier*.

- [70] Izagirre O. and Elozegi A. (2005), Environmental control of seasonal and inter-annual variations of periphytic biomass in a North Iberian stream, *International Journal of Limnology*, 41(1),35-46, DOI: 10.1051/limn/2005004
- [71] Boulêtreau S., Sellali M., Elozegi A., Nicaise Y., Bercovitz Y., F. Moulin, O. Eiff, Sauvage S., Sánchez-Pérez J. M. and Garabétian F. (2010), Temporal Dynamics of River Biofilm in Constant Flows: A Case Study in a Riverside Laboratory Flume, *International Revue of Hydrobiology*, 95 (2): 156–170, DOI: 10.1002/iroh.200911203.
- [72] Biggs, B.J.F. (1996), Patterns in benthic algae of streams, In: *Algal Ecology: Freshwater Benthic Ecosystems*, Academic Press, Orlando, 31-56.
- [73] Peterson C.G., Stevenson R.J. (1992), Resistance and resilience of lotic algal communities: importance of disturbance timing and current, *Ecology*, 73:1445-1461.
- [74] 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.
- [75] 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.
- [76] 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.
- [77] Asaeda, T. and D. Hong Son (2000), Spatial structure and populations of a periphyton community: a model and verification, *Ecological Modeling*, 133, 195-207.
- [78] Asaeda, T. and D. Hong Son (2001), A model of the development of a periphyton community resource and flow dynamics, *Ecological Modeling*, 137, 61-75.
- [79] 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.

- [80] 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.
- [81] Momo, F. (1995), A new model for periphyton growth in running waters, *Hydrobiologia*: 299(3), 215-218.
- [82] Saravia, L., F. Momo and L. D. Boffi Lissin (1998), Modeling periphyton dynamics in running water, *Ecological Modeling*, 114(1), 35-47.
- [83] Kayaba Y., T. Minagawa (2008), Effect 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.
- [84] DeAngelis D.L., Loreau M., Neergaard D., Mulholland P.J., Marzolf E.R. (1995), Modelling nutrient-periphyton dynamics in streams: the importance of transient storage zones, *Ecological Modeling*, 80:149-160.
- [85] Flipo, N., S. Even, M. Poulin, M.H. Tusseau-Vuillemin, T. Ameziane and A. Dauta (2004), Biogeochemical modelling at the river scale: plankton and periphyton dynamics. Grand Morin case study, France, *Ecological Modeling*, 176(3-4), 333-347, doi:10.1016/j.ecolmodel.2004.01.012.
- [86] Even S., Poulin M., Garnier J., Billen G., Servais P.C., Chesterikoff C., Coste M. (1998), River ecosystem modelling: application of the PROSE model to the Seine river (France), *Hydrobiologia*, 373-374:27-45.
- [87] 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.
- [88] Fothi, A. (2003), Effets induits de la turbulence benthique sur les mécanismes de croissance du périphyton, *Thèse de Doctorat INP de Toulouse*, 143 pp.
- [89] Labiod, C., R. Godillot and 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.

- [90] Ghosh, M. and J.P. Gaur (1998), Current velocity and the establishment of stream algal periphyton communities, *Aquatic Botany*, 60(1), 1-10.
- [91] 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 Science*, 65 (2003) 199–209, DOI 10.1007/s00027-003-0664-7.
- [92] Besemer, K., G. Singer, I. Hödl and T. J. Battin, (2009), Bacterial community composition of stream biofilms in spatially variable-flow environments, *Applied Environmental Microbiology*, **75**: 7189–7195.
- [93] 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.
- [94] McIntire, C.D. (1966), Some effects of current velocity on periphyton communities in laboratory streams, *Hydrobiologia*, 27: 559-570.
- [95] 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.
- [96] Stevenson, R.J. (1983), Effects of currents and conditions simulating autogenically changing microhabitats on benthic diatom immigration, *Ecology*, 64, 1514–1524.
- [97] Antoine, S. E. and K. Benson-Evans (1982), The effect of current velocity on the rate of growth of benthic algal communities, *International Revue. Of Gesamten Hydrobiologie*, 67: 575-583.
- [98] Biggs B. J. F., Goring D. G., and Nikora V. I. (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.
- [99] 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.
- [100] Reiter, M.A. (1989), Development of benthic algal assemblages subjected to differing near substrate hydrodynamic regimes, *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*, 46, 1375–1382.

- [101] Reiter, M. A. (1989), The effect of a developing algal assemblage on the hydrodynamics near substrates of different size, *Archiv für Hydrobiologie*, 115 (2), 221–244.
- [102] Nikora, V., D. Goring, and B. Biggs (1997), On stream periphyton-turbulence interactions, *New Zealand Journal of Marine & Freshwater Research*, 31(4), 435–448.
- [103] Nikora, V., D. Goring and B. Biggs (1998), A simple model of stream periphyton-flow interactions, *Oikos*, 81 (3), 607–611.
- [104] 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.
- [105] 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, *Journal of Fluid Mechanics* , 450, 317-341.
- [106] 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.
- [107] 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.
- [108] Poff N. L., Voelz N.J. et Ward J.V. (1990), Algal colonization under four experimentally-controlled current regimes in a high mountain stream, *Journal of the North American Benthological Society*, 9(4):303-318.
- [109] Horner, R. R., E. B. Welch, M. R. Seeley and J. M. Jacoby, (1990), Responses of periphyton to changes in current velocity, suspended sediment and phosphorus concentration, *Freshwater Biology*, 24: 215–232.

- [110] Nezu, I., and H. Nakagawa (1993), *Turbulence in open-channel flows*, Balkema, Rotterdam, The Netherlands.
- [111] Shlichting H. and Gersten K. (2000), *Boundary layer theory*, 8th ed, Springer-Verlag Berlin, Heidelberg.
- [112] 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.
- [113] 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.
- [114] Costantino M., P. Dubravka, M. Iran (2007), Double-Averaged Open-channel Flows with Small Relative Submergence, *Journal of Hydraulics Engineering*, 896-903.
- [115] 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.
- [116] Herbich J.B. and Shults S. (1964), Large-scale roughness in open channel flow, *Proceedings ASCE of the Hydraulics Division*, 90 (HY6), Pap. 4145, 203-230.
- [117] 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.
- [118] Bathurst, J.C. (1978), Flow resistance of a large scale roughness, *Proceedings ASCE, Journal of the Hydraulics Division*, 104 (HY12), Pap. 14239, 1587-1603.
- [119] Knight D.W. and MacDonald J.A. (1979), Hydraulic résistance of an artificial strip roughness, *Proceeding ASCE, Journal of the hydraulics Division*, 105 (HY6), Pap. 14636, 675-690.
- [120] 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.
- [121] Wiberg, P. L. and J. D. Smith (1991), Velocity distribution and bed roughness in high-gradient streams, *Water Resources Research*, 27 (5), 825-838.

- [122] Larinier M. and Chorda J. (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.
- [123] Lopez, F., and M. Garcia (1998), Open-channel flow through simulated vegetation: Suspended sediment transport modeling, *Water Resources Research*, 34(9), 2341–2352.
- [124] Lopez, F., and M. Garcia (2001), Mean flow and turbulence structure of open-channel flow through nonemergent vegetation, *Journal of Hydraulics Engineering*, 127(5), 392–402.
- [125] 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, *Journal of Fluid Mechanics*, 450, 317-341.
- [126] Mignot, E., E. Barthelemy and 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.
- [127] 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 Resources Research*, 42(10), doi:10.1029/2005WR004708.
- [128] 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 Hydraulics Engineering*, 133(8), 873-883, doi:10.1061/(ASCE)0733-9429(2007)133:8(873).
- [129] 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 Hydraulics Engineering*, 133(8), 884-895, doi:10.1061/(ASCE)0733-9429(2007)133:8(884).
- [130] Moulin, F. Y., K. Mülleners, C. Bourg and S. Cazin (2008b), Experimental study of the impact of biogenic macrorugosities on the benthic boundary layer, vol, VIII, pp. 736-745, ICHE-IAHR, Nagoya, Japan.

- [131] Stevenson RJ, Peterson CG (1991), Emigration and immigration can be important determinants of benthic diatom assemblages in streams, *Freshwater Biology*, 26:279-294.
- [132] 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, *Journal of Phycology*, 29(1), 24-35.
- [133] 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.
- [134] Jeffrey, S. W., R. F. C. Mantoura and S. W. Wright (1997), *Phytoplankton pigments in oceanography*, 661 pp., Paris.
- [135] American Public Health Association (APHA) (1992), *Standard Methods for the Examination of Water and Wastewater*, 18th edn. APHA, Washington, DC.
- [136] Cheng, H. and I.P. Castro (2002), Near wall flow over urban-like roughness, *BoundaryLayer Meteorology*, 104(2), 229-259.
- [137] Wilcock, P. (1996), Estimating local bed shear stress from velocity observations, *Water Resources Research*, 32 (11), 3361-3366.
- [138] 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 Research*, 22(1),59-69.
- [139] 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 Research*, 22(1), 71-77.
- [140] 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, *Journal of Great Lakes Research*, (8), 93-99.
- [141] Borchardt, M. A. (1996), Nutrients. In *Algal Ecology: Freshwater Benthic Ecosystems*, Stevenson RJ, Bothwell ML, Lowe RL, *Academic Press: San Diego*; 183-227.

- [142] 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.
- [143] Kliment, Z., J. Kadlec and 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.
- [144] Krause, P., D.P. Boyle, F. Base (2005), Comparison of different efficiency criteria for hydrological model assessment, *Advances in Geosciences*, 5, 89-97.
- [145] Py, C., E. de Langre and B., Moulia (2006), A frequency lock-in mechanism in the interaction between wind and crop canopies, *Journal of Fluid Mechanics*, 568, 425–449, doi: 10.1017/S0022112006002667.
- [146] Xu, S., D. Rempfer, and J. Lumley (2003), Turbulence over a compliant surface: Numerical simulation and analysis, *Journal of Fluid Mechanics*, 478, 11–34, doi: 10.1017/S0022112002003324.
- [147] Bentham T. and R. Britter (2003), Spatially averaged flow over urban-like roughness, *Atmospheric Environment*, 37, 115-125.
- [148] Hamlyn D. and 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.
- [149] Nepf, H., M. Ghisalberti, B. White and E. Murphy (2007), Retention time and dispersion associated with submerged aquatic canopies, *Water Resources Research*, 43(4), doi: 10.1029/2006WR005362.

ANNEXE

(PUBLICATIONS)

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

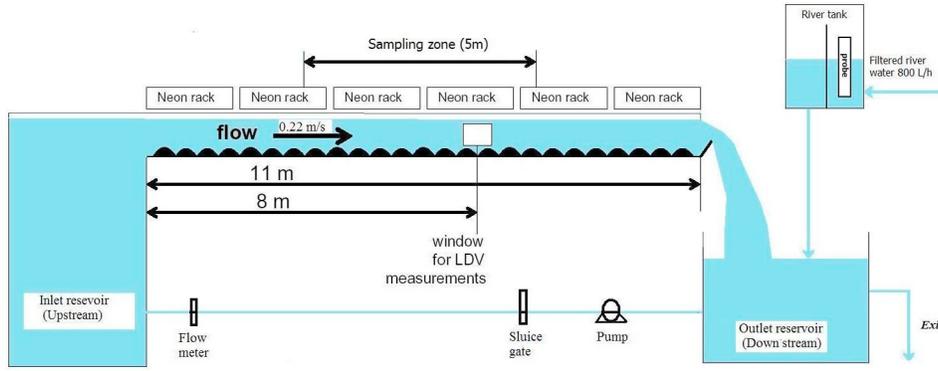


Figure 1. Longitudinal view of the experimental flume.

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) in the channel bottom, ensuring photosynthetic activity saturation [Bothwell et al., 1993].

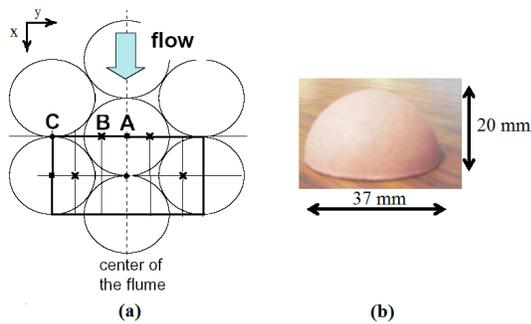


Figure 2. (a) Positions of the vertical profiles A, B, and C for LDA measurements and double-averaging ($\langle \text{Values} \rangle_{xy} = (2 \text{ Values in A} + 4 \text{ Values in B} + 2 \text{ Values in C})/8 = (\text{Values in A} + 2 \text{ Values in B} + \text{Values in C})/4$). (b) Photograph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

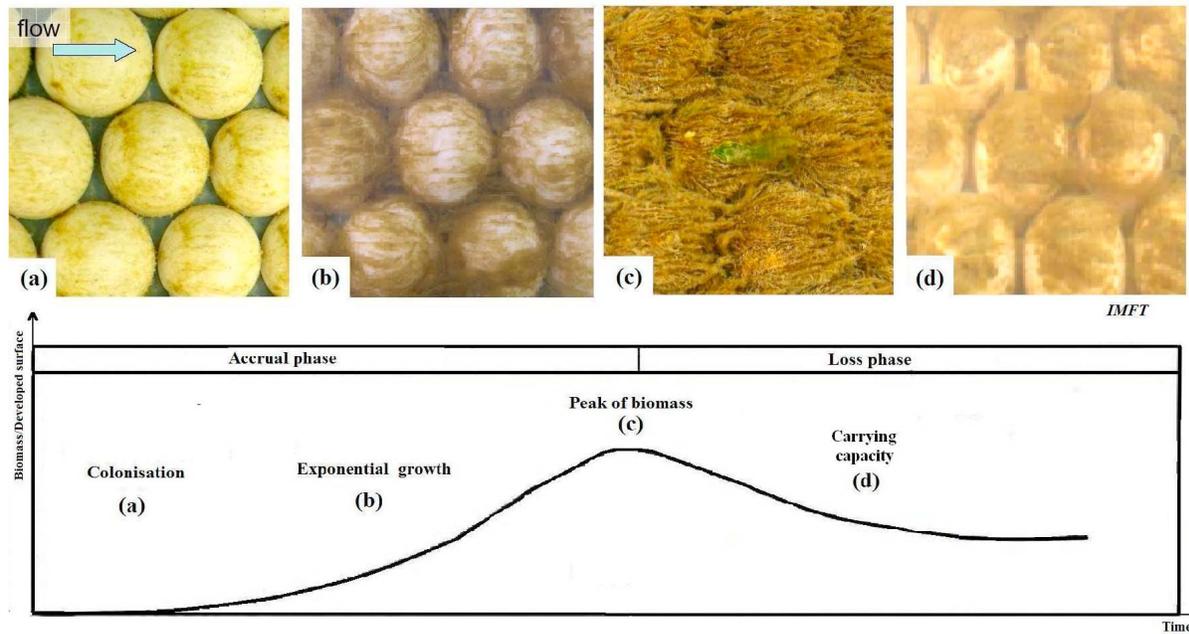


Figure 3. Biomass dynamics phases during constant discharge ($14.4 \text{ m}^3 \text{ s}^{-1}$) in comparison with an idealized benthic algal accrual curve [Biggs, 1996]: (a) 7 days after inoculum, (b) 14 days after inoculum, (c) 30 days after inoculum, (d) 52 days after inoculum.

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>Achnanthydium 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

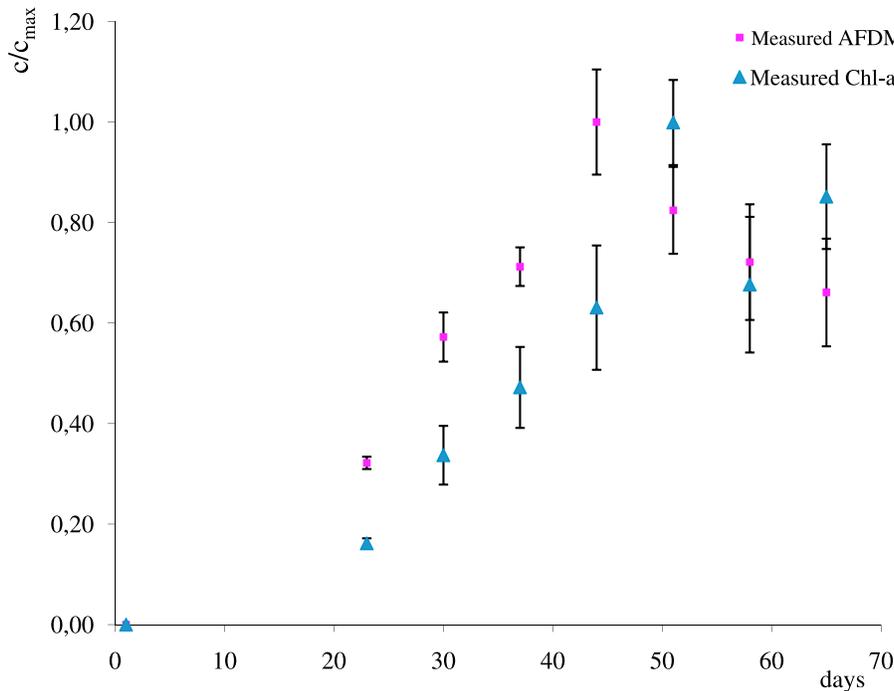
^aAsh-free dry mass.^bChlorophyll-*a*.

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; Labiod 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 Labiod et al.

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

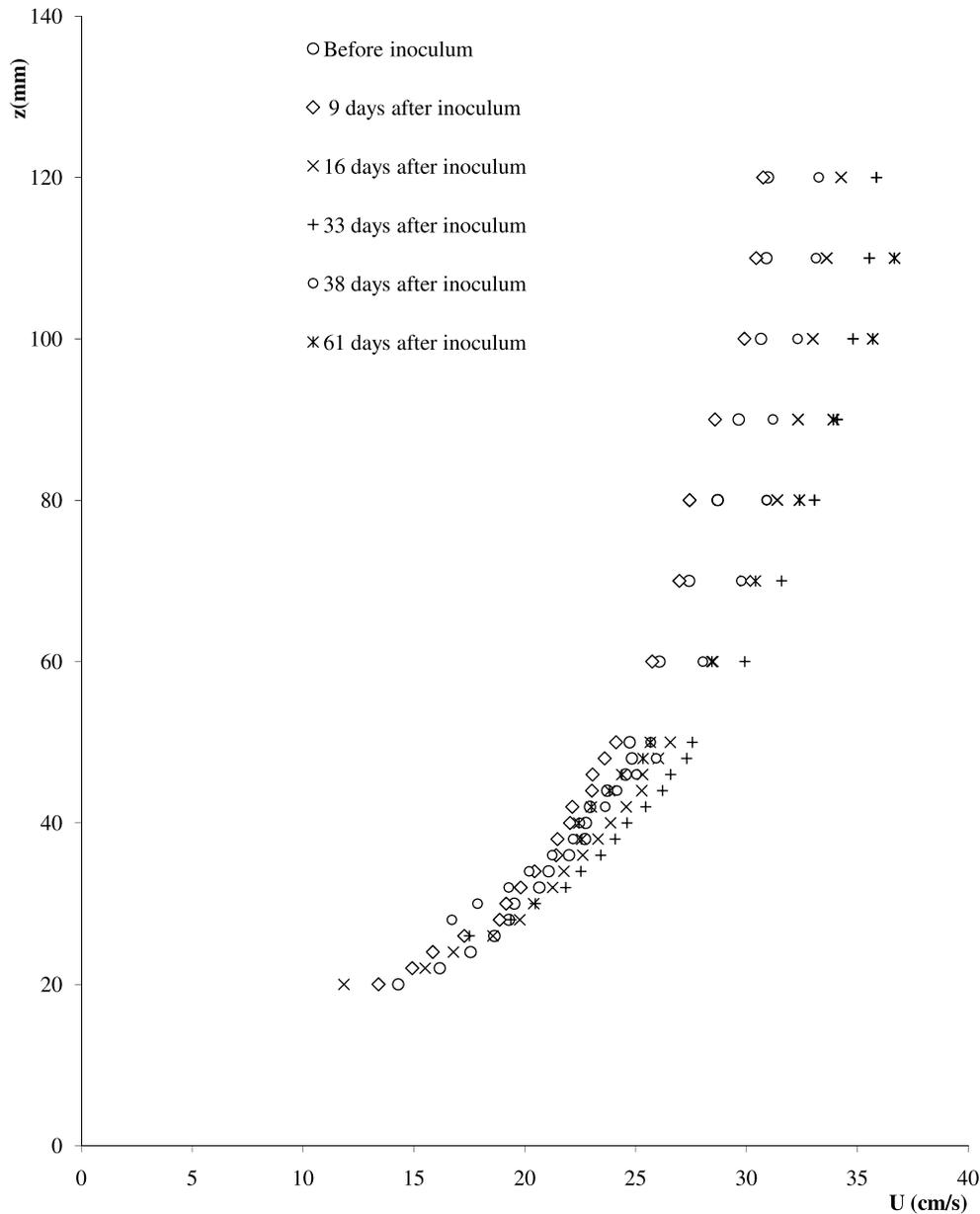


Figure 5. Double-averaged velocity profiles in the longitudinal direction obtained by LDA measurements before inoculum and 9, 16, 33, 38, and 61 days after inoculum.

[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),

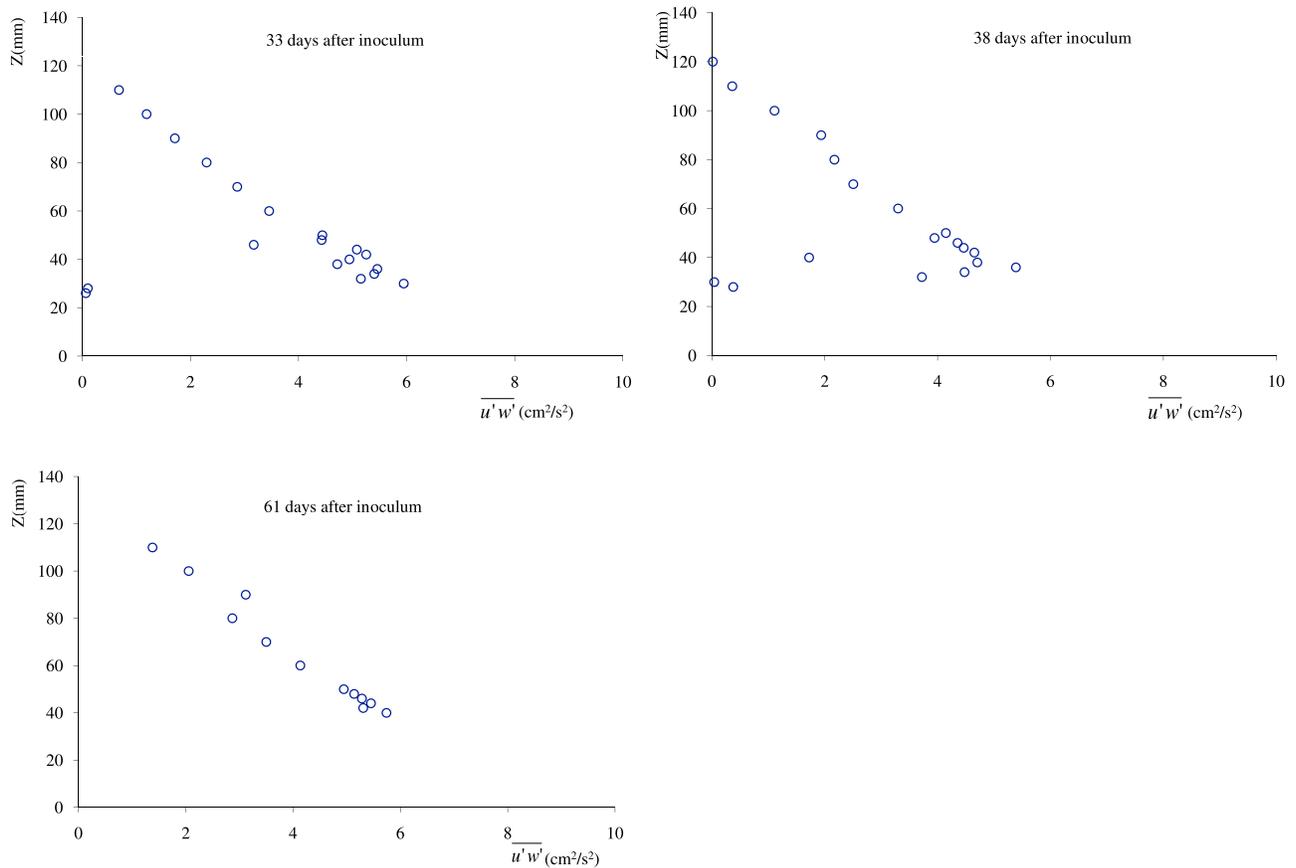


Figure 6. Double-averaged turbulent shear stress $\langle \overline{u'w'} \rangle_{xy}$ profiles in the longitudinal direction obtained by LDA measurements before inoculum and 33, 38, and 61 days after inoculum.

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

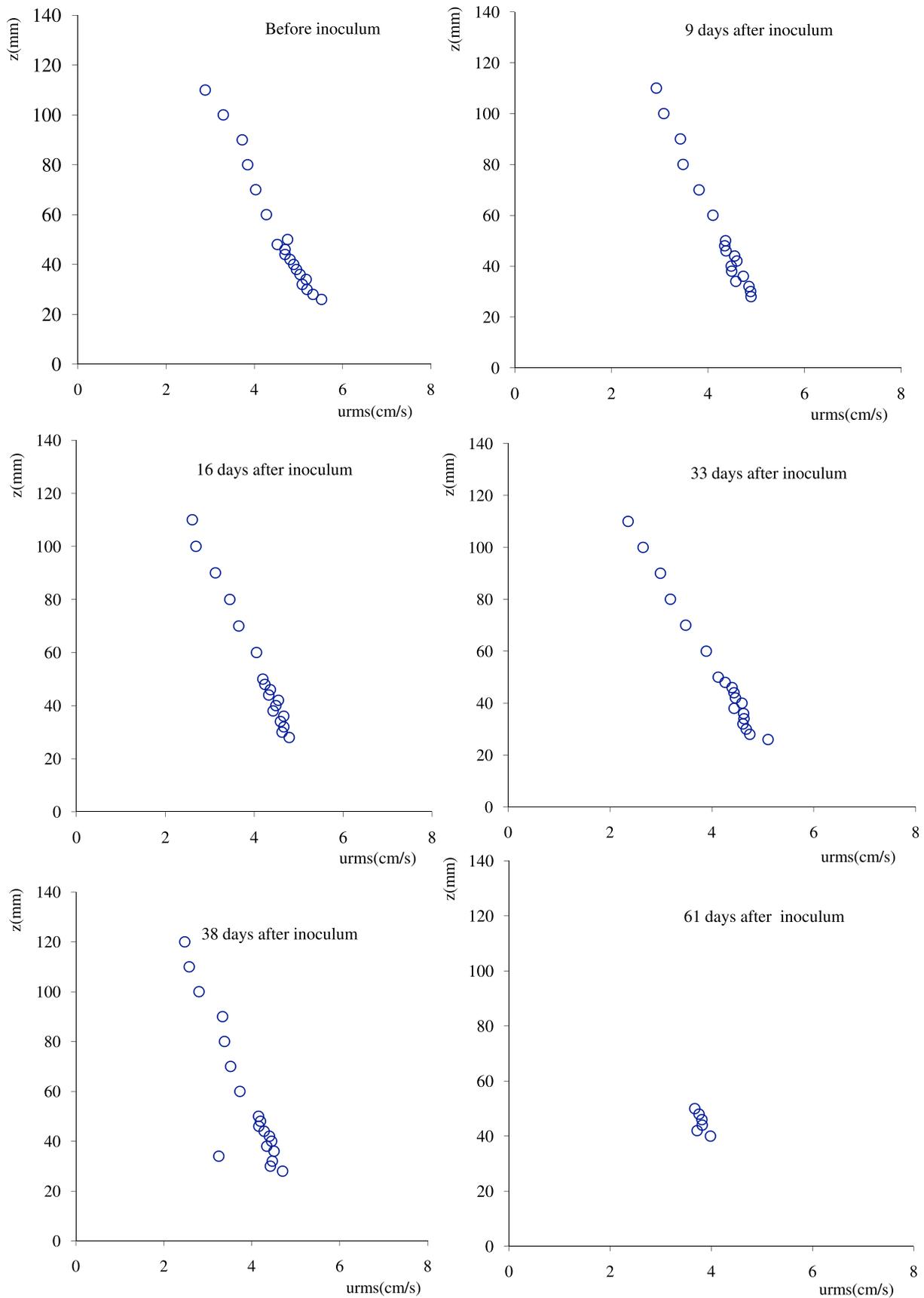


Figure 7. Double-averaged u_{rms} profiles obtained by LDA measurements before inoculum and 9, 16, 33, 38, and 61 days after inoculum.

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

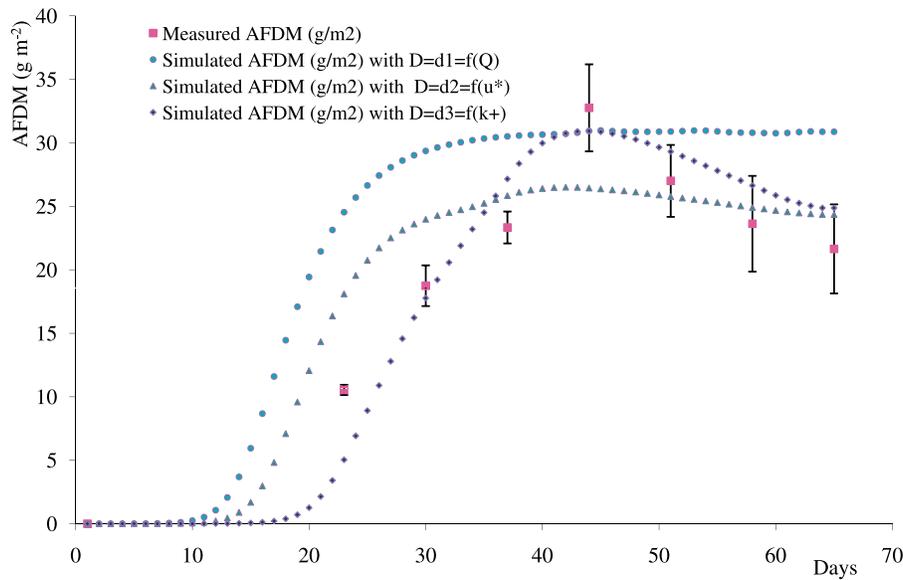


Figure 8. Comparison of measured AFDM (g m^{-2}) and simulated values with the three equations (5), (6), and (7) for detachment, $D: d_1 = C_{\text{det}}Q B$ ($\chi^2 = 1297, E = 0.35$), $d_2 = C'_{\text{det}}u_*B$ ($\chi^2 = 371, E = 0.82$), and $d_3 = C''_{\text{det}}k^+ B$ ($\chi^2 = 198, E = 0.91$); 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,

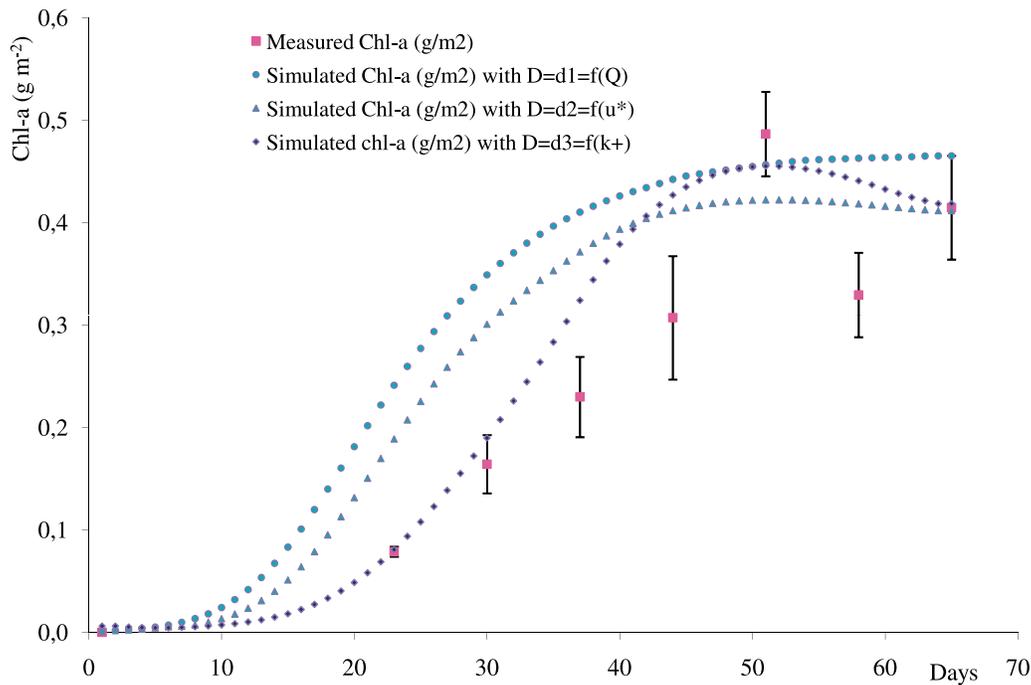


Figure 9. Comparison of measured Chl-a (g m^{-2}) and simulated values with the three equations (5), (6), and (7) for detachment, $D: d_1 = C_{\text{det}}Q B$ ($\chi^2 = 1182, E = 0.34$), $d_2 = C'_{\text{det}}u_*B$ ($\chi^2 = 555, E = 0.63$), and $d_3 = C''_{\text{det}}k^+ B$ ($\chi^2 = 18, E = 0.81$); 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 $d1 = C_{det}Q/B$; $\chi^2 = 371$ for $d2 = C'_{det}u_*B$; and $\chi^2 = 198$ for $d3 = C''_{det}k^+B$. 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 $d1 = C_{det}Q/B$; $E = 0.63$ (satisfactory) and $\chi^2 = 555$ for $d2 = C'_{det}u_*B$; and $E = 0.81$ (perfect) and $\chi^2 = 18$ for $d3 = C''_{det}k^+B$.

[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 $\Phi_v = U_E(C_c - C_{ref})$, 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., $C_c - C_{ref} \approx B$). 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.
 Borhardt, 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.
 Hondzo, 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.
 Labiod, 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. Mouliia (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.

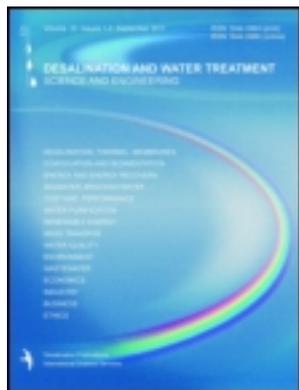
M. Graba and A. Kettab, Laboratoire des Sciences de l'Eau, Ecole Nationale Polytechnique, 10 Ave. Hassen Badi, El Harrach, Alger 16200, Algeria.

This article was downloaded by: [MYRIAM GRABA]

On: 03 April 2012, At: 12:20

Publisher: Taylor & Francis

Informa Ltd Registered in England and Wales Registered Number: 1072954 Registered office: Mortimer House, 37-41 Mortimer Street, London W1T 3JH, UK



Desalination and Water Treatment

Publication details, including instructions for authors and subscription information:

<http://www.tandfonline.com/loi/tdwt20>

On modeling chronic detachment of periphyton in artificial rough, open channel flow

Myriam Graba^{a b c}, Ahmed Kettab^a, Sabine Sauvage^{b c} & José Miguel Sanchez-Pérez^{b c}

^a Ecole Nationale Polytechnique/Laboratoire des Sciences de l'Eau, 10 Avenue Hassen Badi, El Harrach, Alger., Algeria Phone: Tel. +213 (0) 7 70 51 92 38/+33 (0) 6 62 35 38 71 Fax: Tel. +213 (0) 7 70 51 92 38/+33 (0) 6 62 35 38 71

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

^c CNRS; EcoLab, 31326, Castanet, Tolosan, France

Available online: 29 Mar 2012

To cite this article: Myriam Graba, Ahmed Kettab, Sabine Sauvage & José Miguel Sanchez-Pérez (2012): On modeling chronic detachment of periphyton in artificial rough, open channel flow, *Desalination and Water Treatment*, 41:1-3, 79-87

To link to this article: <http://dx.doi.org/10.1080/19443994.2012.664681>

PLEASE SCROLL DOWN FOR ARTICLE

Full terms and conditions of use: <http://www.tandfonline.com/page/terms-and-conditions>

This article may be used for research, teaching, and private study purposes. Any substantial or systematic reproduction, redistribution, reselling, loan, sub-licensing, systematic supply, or distribution in any form to anyone is expressly forbidden.

The publisher does not give any warranty express or implied or make any representation that the contents will be complete or accurate or up to date. The accuracy of any instructions, formulae, and drug doses should be independently verified with primary sources. The publisher shall not be liable for any loss, actions, claims, proceedings, demand, or costs or damages whatsoever or howsoever caused arising directly or indirectly in connection with or arising out of the use of this material.



On modeling chronic detachment of periphyton in artificial rough, open channel flow

Myriam Graba^{a,b,c,*}, Ahmed Kettab^a, Sabine Sauvage^{b,c}, José Miguel Sanchez-Pérez^{b,c}

^aEcole Nationale Polytechnique/Laboratoire des Sciences de l'Eau, 10 Avenue Hassen Badi, El Harrach, Alger.,
Algerie

Tel. +213 (0) 7 70 51 92 38/+33 (0) 6 62 35 38 71; Fax: +213 (0) 34 21 51 05; email: myriam.graba@univ-tlse3.fr

^bUniversité de Toulouse; INP, UPS; EcoLab (Laboratoire d'Ecologie Fonctionnelle et Environnement),

Avenue de l'Agrobiopôle, 31326, Castanet Tolosane, France

^cCNRS; EcoLab, 31326, Castanet, Tolosan, France

Received 13 April 2011; Accepted 15 January 2012

ABSTRACT

Periphyton communities, which are native to river beds, serve as a functional indicator of river health but remain one of the least-studied communities despite the significant increase in the examination of aquatic microbial communities in recent years. In this study, we tested the relevance of three formulations of the chronic detachment term in a simple model for the biomass dynamics of periphyton. Numerical simulations of the periphyton biomass dynamics were performed by using three different descriptors for the flow conditions: the discharge Q , the friction velocity u_{*r} , and the roughness Reynolds number $k^+ = u_* k_s / \nu$ (where ν is water kinetic viscosity and k_s is the Nikuradse equivalent sand roughness). Comparisons of numerical simulation results with experimental data from literature revealed chronic detachment to be better simulated by taking the roughness Reynolds number as the external variable of detachment. These results support the idea that transport phenomena that occur in the near-bed layer, e.g. chronic detachment of periphyton matter or vertical transport of nutrients and pollutants in submerged aquatic canopies, are not related to a single turbulence descriptor such as the friction velocity u_* . Its description requires at least two descriptors, here the friction velocity u_* and the Nikuradse equivalent sand roughness k_s , which depend on the initial form and dimensions of the colonized substratum, and its changes owing to the thickness, resistance, and composition of the epilithic matter.

Keywords: Periphyton; Open-channel flow; Roughness; Friction velocity; Biomass dynamics; Turbulent boundary layer

1. Introduction

A number of recent studies show that the near-bed hydraulic habitat influences many biological processes which determine the function of the benthic communities in streams [1–3]. Among these communities,

periphyton is arguably one of the most important components of stream ecosystems. Periphyton, which grows on the river bed, is composed mainly of algae, bacteria, and fungi, is often the dominant source of energy for higher trophic levels [4–8] and is the habitat for other organisms. Rivers characterized by long periods of hydrological stability interrupted by floods and droughts enhance growth and proliferation of

*Corresponding author.

periphyton and filamentous algae [9]. Excessive periphyton causes many problems such as degradation of ecosystem structure [2] and esthetic values [9], degradation of water quality (e.g. fluctuations in dissolved oxygen and pH) [10], and clogging of management structures [11]. Most severe cases occur under high nutrient loadings, which may originate from areas of nutrient-rich rocks, intensive agricultural development, and/or nutrient-rich waste discharges [2]. Thus, for better management of fluvial ecosystems dominated by fixed biomass in the near-bed region, the periphyton dynamics should be considered in numerical modeling of biogeochemical transfer.

The short-term temporal dynamics of the periphyton biomass results from the balance between the processes of accretion (immigration/colonization and proliferation of cells) and of loss (death and/or emigration of cells also called chronic detachment). The state of the knowledge relative to these dynamics was conceptualized by the work of Biggs [2] that represents these dynamics by a theoretical curve in two phases (Fig. 1). Accrual through immigration/colonization and growth dominates early in the “accrual phase”, but then there is a shift to dominance of loss processes through death, emigration, sloughing, and grazing later in the “loss phase” [2].

Flow is an important factor involved in the periphyton dynamics process, it has a stimulatory effect on algal metabolism and nutrient uptakes [9,12–14] and therefore on growth process. Also, the drag forces and the shear stress exerted by the flow of water over the periphyton community influence colonization and detachment process by affecting their ability to hold station or to attach the river bed [15–18].

Conversely, periphyton can modify local hydrodynamic characteristics such as the Nikuradse equivalent sand roughness k_s , which estimates the bed roughness height, the friction velocity u_* , which measures the

drag of the flow at the bottom [19], and then the roughness Reynolds number $k^+ = u_* k_s / \nu$ (where ν is water kinetic viscosity), a descriptor of the hydraulic roughness of the flow. Reiter [20,21] and Nikora et al. [22,23] found that friction velocity u_* increased with the growth of the periphyton, and hence increased the bed roughness. In contrast, Biggs and Hickey [24] observed that periphyton decreased the bed roughness.

The contradiction in conclusions of these earlier studies demonstrates the complexity of flow–periphyton interactions and has motivated further research in the past decade [14,25–29]. These latter studies show that the presence of the periphyton induces a clear variation in turbulence intensity and Reynolds shear stress in the benthic zone (interfacial region between the periphyton and the flow). Hence, the representation of the biomass dynamics of periphyton requires local parameters associated with the turbulent processes (such as the Reynolds number) instead of vertically integrated quantities such as flow discharge (Uehlinger et al. [16]) or mean longitudinal velocity (Saravia et al. [15], Horner and Welch [30] and Horner et al. [31]).

Thus, to improve periphyton biomass dynamics modeling, and particularly modeling the chronic detachment which is a process of continual biomass loss (emigration or export) generated by the drag exerted by the flow on cells near the substratum surface [32], Fothi [27] suggested replacing the flow discharge Q with the roughness Reynolds number k^+ in the model of Uehlinger et al. [16]. However, Labiod et al. [28] adopted an intermediate step by taking the friction velocity u_* as external physical parameter for the chronic detachment. First evaluations of these models [27,28] gave better results than the early model of Uehlinger et al. [16]. Recently, we tested [33] these two formulations of the chronic detachment

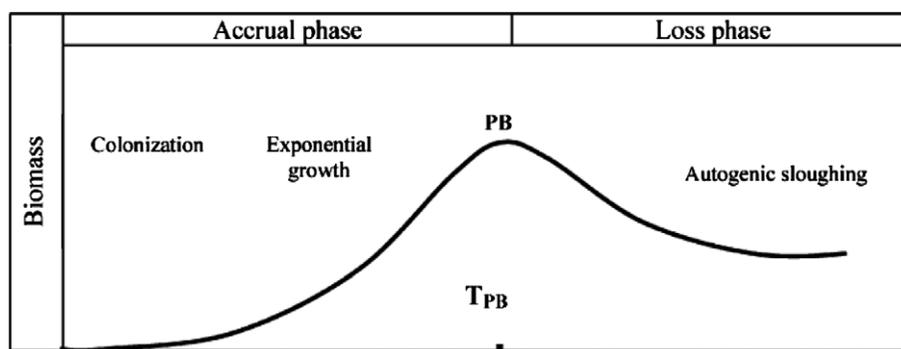


Fig. 1. An idealized benthic algal accrual curve with different phases shown. PB (peak of biomass) is the maximum accrual cycle biomass and TPB is the time to PB from commencement of colonization [2].

through numerical simulations and compared them with the data from laboratory experiments obtained in open-channel flow. We found that chronic detachment seems to be best simulated by taking the roughness Reynolds number as the external physical variable for forcing the chronic detachment. However, additional testing and experimental data are required to confirm or contradict the relevance of k^+ or u_* alone. Hence, in the present study, data of biomass (Chl-a) and hydrodynamics (Q , u_* and k_s) measurements presented in Labiod et al. [28] were taken back and used in new simulations and confrontations of the relevance of the friction velocity u_* or the roughness Reynolds number k^+ as the external physical variable for forcing the chronic detachment process.

2. Method

2.1. Model development

Among the models developed to reproduce the dynamics of periphyton [34–36,38], that of Uehlinger et al. [16] has been the most frequently used for natural or artificial river flows [17,18,27,28]. The level of complexity of this model was investigated by Boulétreau et al. [18], using the Akaike Information Criterion (AIC) to determine the minimum adequate parameter set required to describe the biomass dynamics. They 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 (chronic detachment), and that ignored light, temperature, nutrient influences, and catastrophic or/and autogenic detachment terms. This simplified model reads:

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

where B (g/m^2) is the periphyton biomass, t (days) is the time, μ_{\max} (days^{-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} ($\text{s}/\text{m}^3 \text{days}^{-1}$) is an empirical detachment coefficient, and Q (m^3/s) 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 periphyton mat thickness, due to limitations in light and nutrient concentration in the inner layers of the periphyton. D is the chronic detachment

function, which is controlled here by the flow discharge Q and the biomass B and does not take into account grazing or catastrophic loss of biomass due to bed movement. These two latter processes were assumed to be negligible or nonexistent in laboratory experiments [28,33].

2.2. Chronic detachment functions formulation

As discussed previously, the detachment equation, with a global hydrodynamic parameter Q (m^3/s) [16], cannot realistically describe a phenomenon such as the detachment that occurs on the bed where the periphyton grows. However, the function of chronic detachment can be described in a more pertinent equation, by taking as external physical variables local hydrodynamic characteristics, such as the friction velocity u_* or the roughness Reynolds number $k^+ = u_* k_s / \nu$, where ν is water kinetic viscosity and k_s is the Nikuradse equivalent sand roughness.

Thus, three models can be inferred from Eq. (1), with three formulations (D_1 , D_2 , and D_3) for the chronic detachment function D as follows:

$$D_1 = C_{\text{det}} QB \quad (2)$$

$$D_2 = C'_{\text{det}} u_* B \quad (3)$$

$$D_3 = C''_{\text{det}} k^+ B \quad (4)$$

where Q (m^3/s) is the discharge flow, u_* (m/s) is the friction velocity, k^+ ($=u_* k_s / \nu$) is the dimensionless roughness Reynolds number, and C_{det} ($\text{s}/\text{m}^3 \text{days}^{-1}$), C'_{det} ($\text{s}/\text{m} \text{days}^{-1}$), and C''_{det} (days^{-1}) are detachment coefficients that represent respectively the daily detached biomass per surface unit (mg/m^2) for each unity of discharge, friction velocity, and roughness Reynolds number.

According to the considerations above and with the knowledge that the factors of light, temperature, nutrient availability, and grazers were controlled in the experimental flumes, the models that we tested all read:

$$\frac{dB}{dt} = G - D \quad (5)$$

with the growth function $G = \mu_{\max} B \frac{1}{1 + k_{\text{inv}} B}$ and three equations (D_1 , D_2 , and D_3) for the chronic detachment function D .

2.3. Numerical model description

The differential Eq. (5) for each of the three chronic detachment equations (D_1 , D_2 , and D_3) was solved

numerically by coding the fourth-order Runge–Kutta method in Fortran 90. We noted that in this equation inferred from the model of Uehlinger et al. [16], colonization is not considered. We therefore decided to describe the colonization process by an initial condition for the biomass, adopting a numerical parameterization [39,40] to determine the value of the initial epilithic biomass denoted B_{init} . Preliminary tests demonstrated that a time step fixed at 3 h was a good condition to reduce errors caused by numerical integration.

3. Application

The numerical models with the three formulations for the chronic detachment parameter have been applied to the results of an experimental study conducted by Labiod et al. [28]. This study measured the periphyton density evolution (in time) using Chl-a concentration by surface unity (g/m^2) and the evolution of the local flow descriptors (u_* and k_s) during periphyton growth in three experiments (Run1, Run2, and Run3). The experiments were conducted in an open-channel flow with rough bed “PVC rods (diameter 10 mm) arranged side by side and perpendicular to the side walls of the channel, representing 2-D roughness” [28]. Discharge was maintained constant during the experiments (7.51/s in Run1, 121/s in Run2, and 191/s in Run3 [28]) and light, temperature, and concentrations of nutrients were stable and similar in the flume for the three experimental runs. The velocity components were measured using a Laser Doppler Anemometer (LDA). Values of u_* have been calculated using the root mean square (RMS) values of the velocity fluctuations in the longitudinal and vertical directions. While values of k_s were deduced from a classical least-square fitting of longitudinal velocity profiles in the inner region that satisfy a log low distribution (see Labiod et al. [28] for more details on procedures). Then, values of k^+ have been calculated from the formulation $k^+ = u_* k_s / \nu$, where ν is water kinetic viscosity, u_* is the friction velocity, and k_s is the Nikuradse equivalent sand roughness.

For our numerical simulations, values of the input data (friction velocity u_* and roughness Reynolds number k^+) at each time step (1 day) were obtained by linear interpolation of the three experimental data-sets presented in Labiod et al. [28] and are reproduced in Table 1.

To calibrate the models for each run, we started by adjusting the values of the maximum specific growth μ_{max} (days^{-1}), the inverse half-saturation constant k_{inv}

Table 1

Evolution of the near-bed parameters on the flume during the three runs [27]

Run	Day	u_* (m s^{-1})	k_s (mm)	k^+
Run1	0	0.0130	0.15	1.95
	8	0.0160	1.56	24.96
	12	0.0165	2.73	45.04
	19	0.0172	3.26	56.07
	26	0.0210	5.71	119.91
Run2	0	0.0198	1.77	35.04
	6	0.0192	1.82	34.94
	12	0.0190	1.58	30.02
	21	0.0288	8.33	239.90
	26	0.0300	8.00	240.00
Run3	0	0.0220	1.45	31.90
	8	0.0247	2.23	55.08
	13	0.0272	2.39	65.01
	27	0.0299	4.68	139.93

Table 2

Numerical and empirical parameter values used for biomass (Chl-a, mg/m^2) growth simulations

Parameters	Run1	Run2	Run3
B_{init} (g/m^2)	10^{-3}	10^{-2}	10^{-1}
μ_{max} (days^{-1})	1.1	1.1	0.7
k_{inv} ($\text{g}^{-1} \text{m}^2$)	0.05	0.07	0.03
C_{det} ($\text{s}/\text{m}^3 \text{days}^{-1}$)	17	5	7
C'_{det} ($\text{s}/\text{m} \text{days}^{-1}$)	8	7	6
C''_{det} (days^{-1})	0.0024	0.001	0.002

($\text{g}^{-1} \text{m}^2$), 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 [16,18,41,42], this, to have the best correlation between the measurements and the simulations on the complete simulation period. Then, for each run, and for each of the three chronic detachment formulations, the parameters C_{det} , C'_{det} , and C''_{det} were chosen to have also the best fit between the simulated and the measured values (Table 2).

4. Results and discussion

4.1. Model testing and evaluation

The results of the simulations with the three detachment formulations (D1, D2, and D3) were compared with the three experimental data-sets. In order to determine the empirical and numerical parameters of the simulation, we looked at the parameters that

gave the best simulations (using the coefficient of correlation R^2) of the changes in Chl-a for each of the three runs and of the three formulations of the chronic detachment term. The values retained for the final simulations (Run1, Run2, and Run3) and for the comparisons are summarized in Table 2. These values, which are dependent on the specific conditions of the 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 periphyton.

Calibration of initial biomass gives different values for each of the three runs (see Table 2). Thus, as we adopted a numerical parameterization to describe the colonization process by an initial condition (see Section 2.2. Numerical model description), B_{init} represents also the colonization process. So, while knowing that the values 7.51/s in Run1, 121/s in Run2, and 191/s in Run3 [28], the values of the initial biomass found for each run ($B_{init}=10^{-3} \text{ g m}^{-2}$ in Run1, $B_{init}=10^{-2} \text{ g m}^{-2}$ in Run2 and $B_{init}=10^{-1} \text{ g m}^{-2}$ in Run3) are in accordance with the recent results of Godillot et al. [25] and Moulin et al. [29], who observed “that the higher flows regimes delayed the colonization process”. For the chronic detachment that is the focus of this study, periphyton 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 fast flow and slow flow [29]. However, we can note that the order of magnitude of the detachment coefficients we found is the same for the three runs, especially for models D2 and D3 (see Table 2).

As can be seen in Figs. 2–4, simulations with a detachment function based on discharge Q as proposed by Uehlinger et al. [16] or friction velocity do not reproduce the decrease of biomass after initial growth. In fact, simulation with the discharge gives faithful peak reproductions before stabilization around plateau, as can be clearly seen in Figs. 3 and 4. The same observations can be made in the three figures (2, 3, and 4), for simulations with u_* as external physical variable for forcing chronic detachment. Nevertheless, the values of the peaks reached with this formulation are closer to those measured than those obtained with the discharge Q as external physical variable for forcing chronic detachment.

Even if we can see in Fig. 3, a little decrease in biomass between the peak reached on day 20 and the stabilization that occurred from day 35, simulations with the third formulation (roughness Reynolds number k^+) are the ones that reproduce well the decrease of periphytic biomass in the loss phase (Figs. 2–4).

Values of the correlation coefficient as can be seen in figures (2, 3, and 4) are greater with simulations

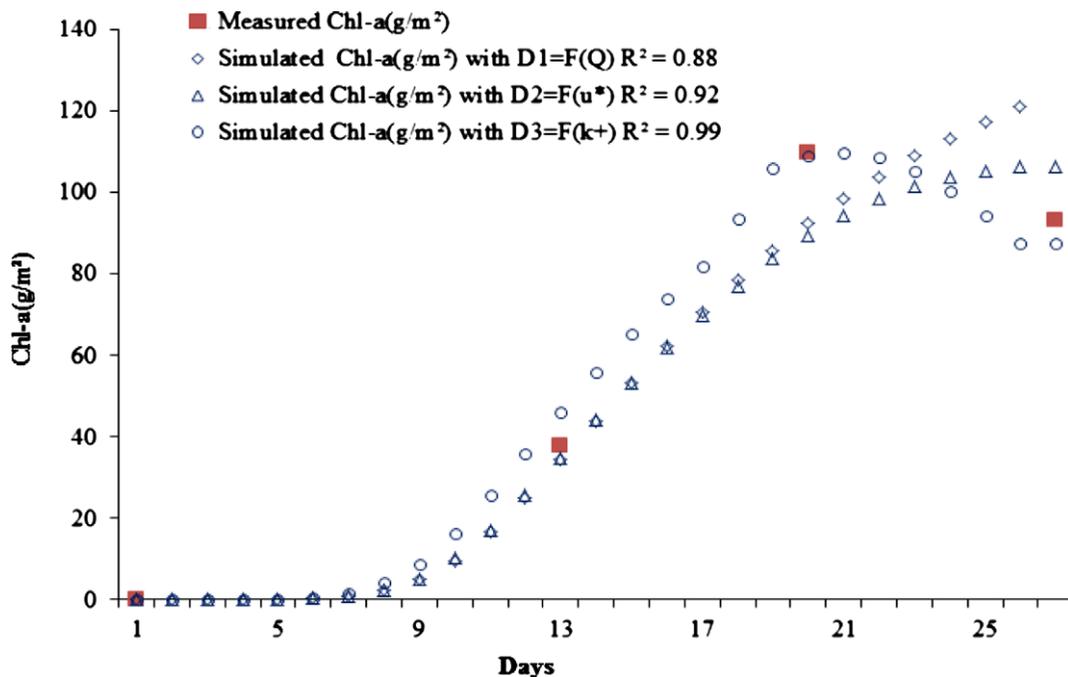


Fig. 2. Comparison of measured Chl-a (g/m^2) and simulated values (Run1, $Q=7.51/\text{s}$) with the three equations (D1, D2, and D3) for detachment: $D1 = C_{det}QB$ ($R^2=0.88$), $D2 = C'_{det}u_*B$ ($R^2=0.92$), and $D3 = C''_{det}k^+B$ ($R^2=0.99$).

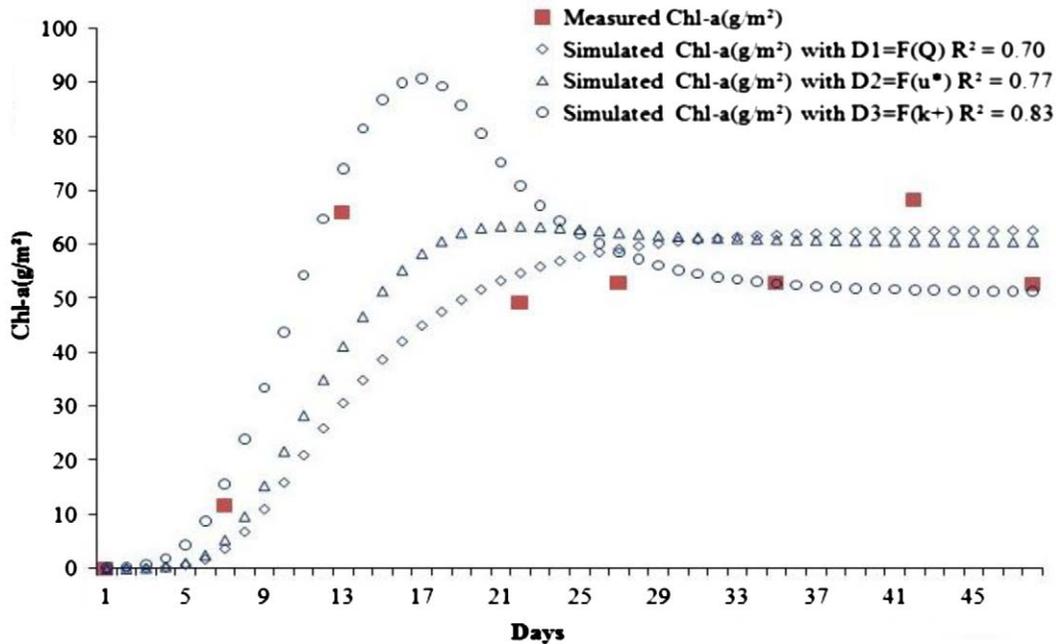


Fig. 3. Comparison of measured Chl-a (g/m^2) and simulated values (Run2, $Q=121/\text{s}$) with the three equations ($D1$, $D2$, and $D3$) for detachment: $D1 = C_{\text{det}}QB$ ($R^2=0.70$), $D2 = C'_{\text{det}}u_*B$ ($R^2=0.77$), and $D3 = C''_{\text{det}}k^+B$ ($R^2=0.83$).

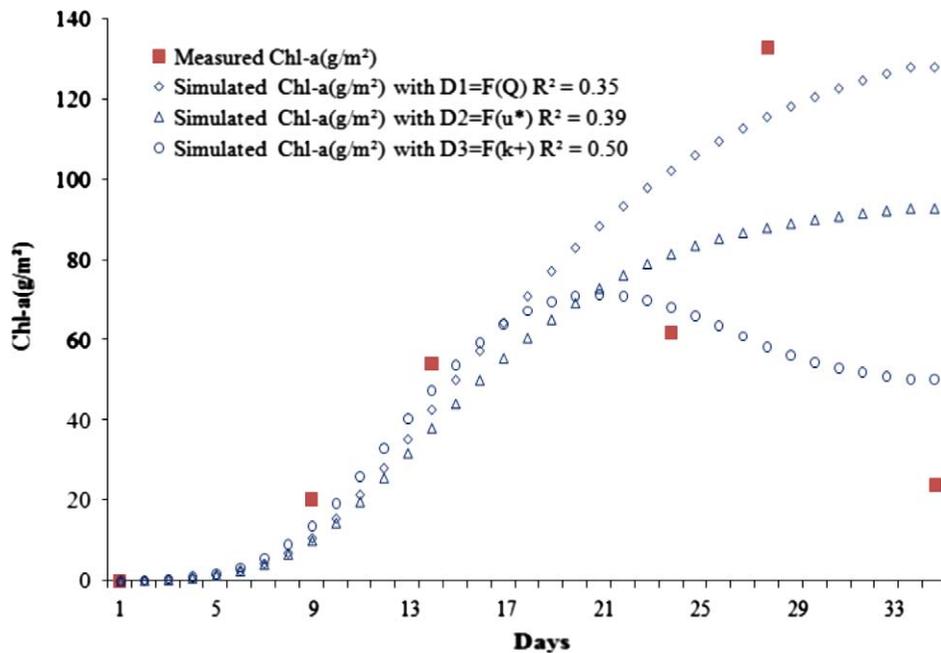


Fig. 4. Comparison of measured Chl-a (g/m^2) and simulated values (Run3, $Q=191/\text{s}$) with the three equations ($D1$, $D2$, and $D3$) for detachment: $D1 = C_{\text{det}}QB$ ($R^2=0.35$), $D2 = C'_{\text{det}}u_*B$ ($R^2=0.39$), and $D3 = C''_{\text{det}}k^+B$ ($R^2=0.50$).

using friction velocity u_* and greater yet using roughness Reynolds number k^+ as external physical variables for forcing chronic detachment ($R^2=0.99$ for Run1, $R^2=0.83$ for Run2 and $R^2=0.50$ for Run3).

Similarly, Graba et al. [33] using other experimental data concluded that the dynamics of epilithic matter and more generally, periphytic matter is better

simulated by taking the roughness Reynolds number k^+ as the external variable of the detachment.

Values of the boundary layer parameters given in Table 1 show that the global tendency in Labiod et al. [28] experiments is that the periphytic biofilm induced an increase in the friction velocity u_* , the Nikuradse equivalent roughness height k_s , and then the roughness Reynolds Number k^+ . Nevertheless, in Run2, the roughness knows a phase of smoothing with a decrease of friction velocity u_* and Roughness Reynolds Number k^+ in the two first weeks (see Table 1). Whereas, in Graba et al. [33] experimental results, we observed a smoothing with a decrease in k_s as periphytic matter developed.

The main structural difference in the development of the roughness can be inferred from photographs taken in these two experimental studies. In Labiod et al. [28], the available space in the hollows between the PVC rods (diameter 10 mm) was negligible, so in the beginning of experiment, the periphytic matter covered all the surface of the rods in contact with the flow. This was followed by a development of long and flexible filaments and colonial algae that significantly increased the amount of surface area and completely changed the initial spatial wavelength prescribed by the PVC rods, inducing an important increase in shear stress, roughness height, and friction velocity [28].

In the case of Graba et al. [33], growth occurred between the artificial cobbles (20 mm high and 37 mm wide) and gradually filled the available space without any effect of nutrient depletion near the bottom. Thus the drag was declined by the presence of periphytic matter between the cobbles, leading to a decrease in shear stress, roughness height, and friction velocity [33].

Hence, the numerical investigations on chronic detachment of periphytic matter, using two contrasting transitions of roughness and friction velocity: smoothing in the case of Graba et al. [33], and increasing of friction velocity and roughness height in the case of Labiod et al. [28], show the same results. The roughness Reynolds number k^+ seems to be the best external physical variable for forcing the chronic detachment process.

In fact, loss of periphytic matter was related not only to local flow conditions, but also to the shape and dimension of the substrate roughness and its variations depending on the amount of the biofilm matter present and its form, which was well described by the Nikuradse equivalent sand roughness k_s .

These results also agree with Douglas [43] who recognized that different sizes of stones supported different densities, dynamics, and species of periphytic

matter even for similar nutrient conditions, and that the biomass and species composition of periphytic communities are strongly influenced by substratum–current interactions [43]. Thus, the size of the substratum and its evolution are well described in the formulation we used by means of the equivalent sand roughness k_s , and the substratum–current interactions are described by roughness Reynolds number k^+ .

These results are also confirmed by studies of flows over submerged canopies (aquatic vegetation) which conclude that the shear layer at the top of a submerged canopy generates coherent vortices that control the exchange between the canopy and the overflowing fluid [44,45]. Thus, the exchange phenomena that occur in the near-bed layer, e.g. vertical transport of nutrients and pollutants in submerged aquatic canopies [45], vertical flux over urban canopies [46,47], and chronic detachment of periphytic biofilm [33], are not related to a single turbulence descriptor such as the friction velocity u_* , but require at least two descriptors, the friction velocity u_* and the Nikuradse equivalent sand roughness k_s here in the case of chronic detachment of periphyton.

Many different formulations have been proposed in the literature to model the detachment process. Horner et al. [31] proposed a formulation with an empirical power law, while Saravia et al. [15] proposed a term with a square power law relating the detachment to an excess of kinetic energy. In the present study, we used a term proportional to $k_s u_*$, a form that is closely related to the concept of exchange velocity U_E introduced by Hamlyn and Britter [46] and Bentham and Britter [47] to describe vertical mass flux from the canopy layer to the external flow in turbulent boundary layers over roughness. Those authors showed experimentally and numerically 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, i.e. something indirectly related to the Nikuradse equivalent sand roughness height k_s . 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.

5. Conclusions

The present investigation is a contribution to improve the periphyton chronic detachment process modeling. Thus, hydrodynamic and biological measurements from Labiod et al. [28] were used to test the relevance of three formulations for the chronic detachment term in simulating the dynamics of periphyton

growth with a simplified model adapted from Uehlinger et al. [16]. 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 depends on the amount of the periphyton matter present and its form, and which was well described by the Nikuradse equivalent sand roughness k_s .

These results support the improvement of Fothi [27] and Graba et al. [33] in modeling epilithic biomass dynamics with the equation of Uehlinger [16]. This, by substituting the flow discharge with friction velocity or roughness Reynolds number k^+ , as external physical variable for forcing the chronic detachment process. This result sheds a new light on the role of the local hydrodynamics in the catastrophic detachment process associated with floods, and it suggests improving the term describing this process in the same way by considering local hydrodynamics variables rather than flow in the predictive equation of Uehlinger [16].

It is important to underline that turbulence not only controls the detachment process, but also has a strong influence on growth process and biochemical fluxes through the transfer rates of nutrients, or carbon dioxide and oxygen, from the outer layer to inside the periphytic matter. Thus, the influence of turbulence on growth processes could be incorporated into future refinements of the model allowing further consideration on the evolution of turbulence intensities and velocity profiles on the different layers in and above the periphytic biofilm (roughness layer, logarithmic layer, and outer layer).

Notations

A	— log low roughness geometries constant
B	— biomass, g/m^2
B_{init}	— initial biomass, g/m^2
C	— colonization function, $\text{g}/\text{m}^2 \text{ days}^{-1}$
C_{det} , C'_{det} and C''_{det}	— empirical detachment coefficients, $\text{s}/\text{m}^3 \text{ days}^{-1}$, $\text{s}/\text{m} \text{ days}^{-1}$, and days^{-1} , respectively
$\text{Chl-}a$	— chlorophyll- a , g/m^2
D	— detachment function, $\text{g}/\text{m}^2 \text{ days}^{-1}$
G	— growth function, $\text{g}/\text{m}^2 \text{ days}^{-1}$
k_{inv}	— inverse half-saturation constant, $\text{g}^{-1} \text{m}^{-2}$
k_s	— Nikuradse equivalent sand roughness, cm
k^+	— roughness Reynolds number ($=u_*k_s/\nu$)

u_*	— friction velocity, cm/s^1 or m/s
μ_{max}	— maximum specific growth, days^{-1}
ν	— water kinetic viscosity, $10^{-6} \text{m}^2 \text{s}^{-1}$

References

- [1] B.J.F. Biggs, H.A. Thomsen, Disturbance of stream periphyton by perturbations in shear stress: Link to structural failure and differences in community resistance, *J. Phycol.* 31 (1995) 233–241.
- [2] B.J.F. Biggs, Patterns in benthic algae of streams, in: R.J. Stevenson, M.L. Bothwell, R.L. Lowe (Eds), *Algal Ecology: Freshwater Benthic Ecosystems*, Academic Press, San Diego, CA, pp. 31–56, 1996.
- [3] D. Hart, C. M. Finelli, Physical–biological coupling in streams: The pervasive effects of flow on benthic organisms, *Annu. Rev. Ecol. Syst.* 30 (1999) 363–395.
- [4] G.W. Minshall, Autotrophy in stream ecosystems, *Bioscience* 28 (1978) 767–771.
- [5] M.A. Lock, R.R. Wallace, J.W. Costerton, R.M. Ventullo, S.E. Charlton, River epilithon: Towards a structural-functional model, *Oikos* 42 (1984) 10–22.
- [6] R.L. Fuller, J.L. Roelofs, T.J. Frys, The importance of algae to stream invertebrates, *J. N. Am. Benthol. Soc.* 5 (1986) 290–296.
- [7] M.S. Mayer, G.E. Likens, The importance of algae in a shaded head water stream as a food of an abundant caddisfly (Trichoptera), *J. N. Am. Benthol. Soc.* 6 (1987) 262–269.
- [8] M.J. Winterbourn, Interactions among nutrients, algae and invertebrates in New Zealand mountain stream, *Freshwater Biol.* 23 (1990) 463–474.
- [9] B.J.F. Biggs, G.M. Price, A survey of filamentous algal proliferations in New Zealand rivers, *New Zeal. J. Mar. Fresh.* 21 (1987) 175–191.
- [10] D.F. Turner, G.J. Pelletier, B. Kasper, Dissolved oxygen and pH modeling of a periphyton dominated, nutrient enriched river, *J. Environ. Eng.* 135(8) (2009) 645–652.
- [11] M. Bessenasse, A. Kettab, A. Paquier, P. Ramez, G. Gale, Simulation numérique de la sédimentation dans les retenues de barrages: cas de la retenue de Zardezas, Algérie, *Rev. Sci. Eau* 16 (2003) 103–122.
- [12] R.J. Stevenson, Effects of currents and conditions simulating autogenically changing microhabitats on benthic diatom immigration, *Ecology* 64 (1983) 1514–1524.
- [13] M.A. Reiter, Interactions between the hydrodynamics of flowing water and development of a benthic algal community, *J. Fresh. Ecol.* 3(4) (1986) 511–517.
- [14] M. Hondzo, H. Wang, Effects of turbulence on growth and metabolism of periphyton in a laboratory flume, *Water Resour. Res.* 38(12) (2002) 1277, doi: 10.1029/2002WR001409.
- [15] L. Saravia, F. Momo, L.D. Boffi Lissin, Modelling periphyton dynamics in running water, *Ecol. Model.* 114(1) (1998) 35–47.
- [16] Ú. Uehlinger, H. Bührer, P. Reichert, Periphyton dynamics in a floodprone prealpine river: Evaluation of significant processes by modelling, *Freshwater Biol.* 36 (1996) 249–263.
- [17] S. Boulétreau, F. Garabetian, S. Sauvage, J.M. Sánchez-Pérez, Assessing the importance of self-generated detachment process in river biofilm models, *Freshwater Biol.* 51(5) (2006) 901–912, doi: 10.1111/j.1365-2427.2006.01541.x.
- [18] S. Boulétreau, O. Izagirre, F. Garabetian, S. Sauvage, A. Elo-segi, J.M. Sánchez-Pérez, Identification of a minimal adequate model to describe the biomass dynamics of river epilithon, *River. Res. Applic.* 24(1) (2008) 36–53, doi: 10.1002/rra.1046.
- [19] I. Nezu and H. Nakagawa, *Turbulence in open-channel flows*, Balkema, Rotterdam, 1993.
- [20] M.A. Reiter, Development of benthic algal assemblages subjected to differing near-substrate hydrodynamic regimes, *Can. J. Fish. Aquat. Sci.* 46 (1989a) 1375–1382.

- [21] M.A. Reiter, The effect of a developing algal assemblage on the hydrodynamics near substrates of different size, *Arch. Hydrobiol.* 115(2) (1989b) 221–244.
- [22] V. Nikora, D. Goring, B. Biggs, On stream periphyton–turbulence interactions, *New Zeal. J. Marine Freshwater Res.* 31(4) (1997) 435–448.
- [23] V. Nikora, D. Goring, B. Biggs, A simple model of stream periphyton–flow interactions, *Oikos* 81(3) (1998) 607–611.
- [24] B.J.F. Biggs, C.W. Hickey, Periphyton responses to a hydraulic gradient in a regulated river in New Zealand, *Freshwater Biol.* 32(1) (1994) 49–59.
- [25] R. Godillot, T. Ameziane, B. Caussade, J. Capblanc, Interplay between turbulence and periphyton in rough open-channel flow, *J. Hydraul. Res.* 39(3) (2001) 227–239.
- [26] V. Nikora, D. Goring, B. Biggs, Some observations of the effects of micro-organisms growing on the bed of an open channel on the turbulence properties, *J. Fluid Mech.* 450 (2002) 317–341.
- [27] A. Fothi, Effets induits de la turbulence benthique sur les mécanismes de croissance du périphyton, Ph.D. Thesis., 143 pp., INP de Toulouse, 2003.
- [28] C. Labiod, R. Godillot, B. Caussade, The relationship between stream periphyton. Dynamics and near-bed turbulence in rough open-channel flow, *Ecol. Model.* 209(2–4) (2007) 78–96, doi: 10.1016/j.ecolmodel.2007.06.011.
- [29] F.Y. Moulin, Y. Peltier, Y. Bercovitz, O. Eiff, A. Beer, C. Pen, S. Bouletreau, F. Garabétian, M. Sellali, J. Sanchez-Perez, S. Sauvage, D. Baque, Experimental study of the interaction between a turbulent flow and a river biofilm growing on macrorugosities, *Advances in hydro-science and engineering*, (VIII), ICHE-IAHR, Nagoya, Japan, 2008, pp. 1887–1896.
- [30] R.R. Horner, E.B. Welch, Stream periphyton development in relation to current velocity and nutrients, *Can. J. Fish. Aquat. Sci.* 38(4) (1981) 449–457.
- [31] R.R. Horner, E.B. Welch and R.B. Veenstra, Development of nuisance periphytic algae in laboratory streams in relation to enrichment and velocity, in: R.G. Wetzel (Ed.), *Periphyton of Freshwater Ecosystems*, W. Junk Publishers, The Hague, pp. 121–164, 1983.
- [32] R.J. Stevenson, An introduction to algal ecology in freshwater benthic habitats, in: R.J. Stevenson, M.L. Bothwell, Lowe RL. (Eds), *Algal Ecology: Freshwater Benthic Ecosystems*, Academic Press, San Diego, CA, pp. 3–30, 1996.
- [33] M. Graba, F.Y. Moulin, S. Bouletreau, F. Garabétian, A. Kettab, O. Eiff, J.M. Sanchez-Pérez, S. Sauvage, Effect of near-bed turbulence on chronic detachment of epilithic biofilm in artificial rough, open channel flow: Experimental and modeling approaches, *Water Resour. Res.* 46 (2010) W11531, doi: 10.1029/2009WR008679.
- [34] N. Flipo, S. Even, M. Poulin, M.H. Tusseau-Vuillemin, T. Ameziane, A. Dauta, Biogeochemical modelling at the river scale: Plankton and periphyton dynamics. Grand Morin case study, France, *Ecol. Model.* 176(3–4) (2004) 333–347, doi: 10.1016/j.ecolmodel.2004.01.012.
- [35] C. McIntire, Periphyton dynamics in laboratory streams: A simulation model and its implications, *Ecol. Monogr.* 34(3) (1973) 399–420.
- [36] F. Momo, A new model for periphyton growth in running waters, *Hydrobiologia* 299(3) (1995) 215–218.
- [37] T. Asaeda, D. Hong Son, Spatial structure and populations of a periphyton community: A model and verification, *Ecol. Model.* 133 (2000) 195–207.
- [38] T. Asaeda, D. Hong Son, A model of the development of a periphyton community resource and flow dynamics, *Ecol. Model.* 137 (2001) 61–75.
- [39] R. Belkhadir, B. Capdeville, H. Roques, Fundamental descriptive study and modelization of biological film growth:-I. Fundamental descriptive study of biological film growth, *Water Res.* 22(1) (1988) 59–69.
- [40] B. Capdeville, R. Belkhadir, H. Roques, Fundamental descriptive study and modelization of biological film growth:-I. A new concept of biological film growth modelization, *Water Res.* 22(1) (1988) 71–77.
- [41] M.T. Auer, R.P. Canale, 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 (1982) 93–99.
- [42] M.A. Borchardt, Nutrients, in: R.J. Stevenson, M.L. Bothwell, Lowe RL. (Eds), *Algal Ecology: Freshwater Benthic Ecosystems*, Academic Press, San Diego, CA, pp. 183–227, 1996.
- [43] B. Douglas, The ecology of the attached diatoms and other algae in a small stony stream, *J. Ecol.* 45 (1958) 295–322.
- [44] A. Cattaneo, T. Kerimian, M. Roberge, J. Marty, Periphyton distribution and abundance on substrata of different size along a gradient of stream trophy, *Hydrobiologia* 354 (1997) 101–110.
- [45] H. Nepf, M. Ghisalberti, B. White, E. Murphy, Retention time and dispersion associated with submerged aquatic canopies, *Water Resour. Res.* 43(4) (2007) 55–66, doi: 10.1029/2006WR005362.
- [46] D. Hamlyn, R. Britter, A numerical study of the flow field and exchange processes within a canopy of urban-like roughness, *Atmos. Environ.* 39 (2005) 3243–3254.
- [47] T. Bentham, R. Britter, Spatially averaged flow over urban-like roughness, *Atmos. Environ.* 37 (2003) 115–125.