

Chapitre 2

Dégradation de la matière organique

L'étude de l'évolution de la qualité de l'eau dans les retenues amazoniennes est liée à la compréhension des processus de dégradation de la matière organique, ainsi que nous l'avons indiqué précédemment dans l'introduction. L'un des objectifs de notre travail étant la description de cette évolution à l'aide de la modélisation mathématique, nous nous sommes dirigés vers une analyse holistique des processus de dégradation et de leur relation avec le milieu aquatique.

En raison de l'importante charge en matière organique allochtone d'origine terrestre dans toutes les eaux amazoniennes, la description qui suit se focalise principalement sur la dégradation aquatique de cette matière organique. Les processus communs à d'autres types de matière organique seront généralisés. Nous incluons dans la matière organique d'origine terrestre la végétation de grande envergure (angiospermes) immergée lors de la mise en eau des retenues.

La dégradation de la matière organique d'origine terrestre est assez particulière en raison de sa complexité chimique et structurelle (différences entre les troncs, l'écorce, les branches et les feuilles). Il existe une action mécanique et une action biologique. L'action mécanique concerne l'immersion de la végétation, le lessivage des produits lysés dans l'eau ou bien lysés par l'action des pluies sur la partie aérienne de la végétation semi-immergée, la chute des feuilles, des branches et des troncs de cette partie aérienne (Annexe A), et la fragmentation physique.

L'action biologique est concomitante de l'action mécanique; en raison de la composition de la matière organique, l'action biologique passe par différentes étapes menées par plusieurs types de décomposeurs. En effet, nombreux sont les organismes en milieu aquatique qui agissent directement sur la matière organique. Les insectes, les nématodes et certains vertébrés peuvent incorporer la matière organique d'origine terrestre dans leur habitudes alimentaires et effectuer, par digestion et excrétion, une étape de la dégradation. La fragmentation mécanique de la surface du bois par les insectes représente une étape de la décomposition et agit indirectement sur la dégradation de la matière organique à l'intérieur du bois qui est alors disponible pour la colonisation de bactéries, ce qui accélère sa dégradation (Aumen *et al.*, 1983). Les champignons, qui ont un rôle prédominant dans la dégradation à l'air libre, gardent un rôle important dans

les milieux aquatiques (Kaushik & Hynes, 1971). Ils sont les premiers à coloniser la matière organique et à la décomposer en particules plus fines, ce qui facilite l'attaque bactérienne. Ils minéralisent également la matière organique et sont très efficaces dans la dégradation aérobie et anaérobie de la cellulose et de la lignine (Kaushik & Hynes, 1971) (Kirk & Shimada, 1985).

La dégradation est donc un processus continu d'actions de plusieurs types d'organismes sur la matière organique, formant une chaîne où les processus interagissent, se succèdent, ou se remplacent. Dans cet ensemble, les bactéries ont un rôle prépondérant (Gunnison *et al.*, 1985) car la multiplicité des espèces leur permet de dégrader la matière organique dans divers milieux, notamment en anaérobiose, qui est peu supportée par les autres organismes (Ruel & Barnoud, 1985) (Saunders, 1976). La dégradation de la matière organique est alors menée à terme principalement par l'action bactérienne. Pour cette raison, la description de la plupart des processus de dégradation se concentre sur l'action bactérienne, comme nous le verrons dans la suite de notre étude bibliographique.

2.1 L'autolyse et le lessivage

L'autolyse, également appelée respiration endogène, est un processus de lyse des composants cellulaires qui permet une production d'énergie et d'éléments pour la synthèse d'autres composants; elle se reproduit constamment dans les cellules par l'action des enzymes (hydrolyse et désamination, par exemple). Après la mort de l'organisme les enzymes demeurent en activité pendant quelques heures, et une partie du matériel cellulaire est ainsi décomposée.

Ce matériel cellulaire, composants chimiques de faible poids moléculaire, est facilement dégagé après la mort des cellules, au moment où la paroi cellulaire ne présente plus de résistance à la sortie des composants capables de la traverser. Cela se fait plus facilement lorsqu'il existe une circulation d'eau; l'eau se transforme en agent physique du transfert des composants cellulaires vers le milieu. Ce transfert mené par l'eau est appelé lessivage.

Ensemble, l'autolyse et le lessivage, sont responsables de la perte d'environ 30% de la matière organique particulaire (par rapport au poids sec) dans les premiers jours de décomposition. Le Tableau 2.1 rassemble des essais réalisés sur différents types de matière organique dans le but de déterminer l'importance de l'autolyse et du lessivage dans le processus de décomposition. Les différences entre les résultats présentés dépendent des types de feuilles et des méthodes employées. Kaushik et Hynes (Kaushik & Hynes, 1971) ont utilisé l'eau douce, courante, en laboratoire; Lush et Hynes (Lush & Hynes, 1973) ont effectué une agitation mécanique pour accélérer le lessivage et n'ont pas stérilisé l'échantillon de feuilles permettant ainsi l'action conjuguée des bactéries; Harrison et Mann (Harrison & Mann, 1975) ont stérilisé l'échantillon, n'ont pas utilisé l'agitation, mais se sont servis de feuilles sèches; Polunin (Polunin, 1982) n'a pas présenté de précisions sur sa méthode.

Type de matière organique	% lessivé	Durée de l'essai (jours)	Référence
Feuilles (végétation tempérée)			(Kaushik & Hynes, 1971)
<i>Ulmus americana</i> L.	16	12	
<i>Alnus rugosa</i> S.	4,6	12	
<i>Acer Saccharum</i> M.	13,8	12	
<i>Quercus alba</i> L.	6,8	12	
<i>Fagus grandifolia</i> E.	5,6	12	
Feuilles (végétation tempérée)			(Lush & Hynes, 1973)
<i>Acer Saccharum</i> M.	36	3	
<i>Acer Saccharinum</i>	32	3	
Feuilles (macrophytes)			(Harrison & Mann, 1975)
<i>Zostera marine</i> L.	21	20	
Feuilles (macrophytes)			(Polunin, 1982)
<i>Phragmites australis</i>	12	4	

TAB. 2.1 - Pourcentage de perte de matière organique particulaire par rapport au poids sec initial.

Il est important de remarquer que l'autolyse et le lessivage sont uniquement responsables du transfert de la matière organique d'un état particulaire à un état dissous. Cela diminue évidemment le poids sec originel mais la matière organique n'est pas minéralisée (Foree & McCarty, 1970). En outre, l'échelle de temps de ces processus est très faible par rapport à l'échelle du temps de la dégradation de la végétation terrestre immergée.

2.2 Les processus de dégradation

Les processus de dégradation de la matière organique concernent tous les processus de décomposition, d'hydrolyse et de minéralisation au cours desquels le carbone augmente son nombre d'oxydation. Il s'agit de l'oxydation aérobie de la matière organique, de la dénitrification, de la réduction des sulfates, de la fermentation et de la méthanogénèse. Les quatre derniers processus, effectués en anaérobiose, sont détaillés dans l'annexe B.

Au cours de la dégradation, les composés de la matière organique sont dégagés vers le milieu. Parmi d'autres, on observe la formation de CO_2 , de NH_4^+ , de PO_4 , de H_2S et de CH_4 . Les composés réduits, en présence d'oxygène, sont oxydés (nitrification, oxydation des sulfures, oxydation du méthane). Cette oxydation joue un rôle important dans le bilan d'oxygène dissous; à titre illustratif, chaque gramme de N-NH_4^+ consomme 4,57g d'oxygène, chaque gramme de $\text{S-H}_2\text{S}$ consomme 2g d'oxygène, et chaque gramme de C-CH_4 consomme 5,3g d'oxygène. L'annexe B

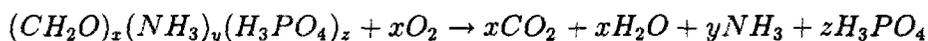
décrit les principales caractéristiques de ces processus d'oxydation.

La dégradation de la matière organique est un processus enzymatique. Dans une première étape, les enzymes extracellulaires des bactéries hétérotrophes effectuent l'hydrolyse de la matière organique de haut poids moléculaire (cellulose, protéines, lipides) qui sont transformés en glucose, acides aminés, acides gras, acide acétique etc. Ensuite, plusieurs étapes intermédiaires transforment ces composés de bas poids moléculaire en composés inorganiques (CO_2 , NH_4^+ , S^- , PO_4 etc.). Cette transformation est appelée minéralisation.

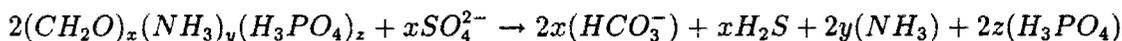
L'efficacité des bactéries

En milieu aérobie, les bactéries sont capables d'effectuer toutes les étapes et d'achever la minéralisation individuellement; par contre, les bactéries anaérobies effectuent une dégradation partielle en raison de leur spécificité quant à la source de carbone et au type d'accepteur d'électron. La matière organique intermédiaire produite par une bactérie anaérobie constitue le substrat pour une autre, et ainsi de suite, jusqu'à la minéralisation; c'est ce qu'on appelle la *chaîne anaérobie* (Gottschalk, 1979).

Par exemple, les protéines sont lysées par des enzymes extracellulaires en longues chaînes d'acides aminés qui subissent l'action d'autres enzymes pour se transformer en peptides et acides aminés libres, qui ensuite, par désamination¹ oxydative ou réductive, se transforment en ammonium. La dégradation aérobie convertit complètement les substrats complexes² en CO_2 et NH_3 :



En anaérobiose, seules les bactéries sulfato-réductrices sont capables de minéraliser la matière organique qui est convertie en bicarbonate selon la réaction:

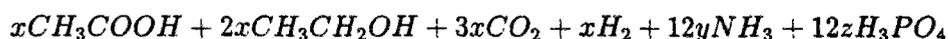


En ce qui concerne les autres réactions en anaérobiose (Annexe B), les substrats complexes sont lysés par étapes et la transformation ultime en CO_2 est effectuée par les méthanobactéries. La fermentation (réactions de Strickland par exemple) transforme les acides aminés en carboxyles et en ammoniac:



1. La désamination est le processus de séparation du radical azoté de la molécule d'amine

2. La composition x:y:z initiale est généralement prise selon le rapport C:N:P (carbone: azote: phosphore) établi pour le type de matière organique en dégradation, quoique ce rapport puisse être altéré dans le temps par une minéralisation sélective (Klump & Martens, 1983).



Ces carboxyles sont ensuite transformées en acides gras par une série de réactions fermentatives ou respiratoires (dans le cas où les sulfates ou les nitrates sont encore disponibles). Les méthanobactéries minéralisent ces acides en CO_2 et en CH_4 (Klump & Martens, 1983), (Schwartzbrod & Martin, 1985), (McInerney, 1988).

La dégradabilité de la matière organique

Toutes ces réactions d'oxydation de la matière organique produisent de l'énergie (Tableau 2.2); le bilan entre l'énergie consommée et produite permet la formation de 3 ATP en présence d'oxygène, et de 1 ou 2 ATP en son absence (Kruh, 1989).

Réaction chimique simplifiée	Potentiel redox (mV)	Énergie libérée (ΔG°) (kJ/mol)
$6(CH_2O) + 6O_2 \rightarrow 6CO_2 + 6H_2O$	+810	-475
$6(CH_2O) + 12NO_3^- \rightarrow 12NO_2^- + 6CO_2 + 6H_2O$		
$6(CH_2O) + 8NO_2^- \rightarrow 4N_2 + 2CO_2 + 4CO_3^- + 6H_2O$	+750	-448
$CH_2O + 3CO_2 + H_2O + 2MnO_2 \rightarrow 2Mn^{2+} + 4HCO_3^-$	+550	-349
$CH_2O + 7CO_2 + 4Fe(OH)_3 \rightarrow 4Fe^{2+} + 8HCO_3^- + 3H_2O$	-100	-114
$2CH_2O + SO_4^{2-} + 3H_3O^+ \rightarrow 2HCO_3^- + 5H_2O + HS^-$	-220	-77
$(CH_3 - COOH) \rightarrow CH_4 + CO_2$		
$CO_2 + H_2 \rightarrow CH_4 + H_2O$	-250	-58

TAB. 2.2 - Réactions d'oxydation de la matière organique par type d'accepteur d'électron dans leur hiérarchie naturelle, le potentiel redox dans lequel elles se réalisent et l'énergie libérée par mole de matière organique. ΔG° , conditions standard, pH 7, 25° C.

Cependant, la quantité d'énergie nécessaire à la lyse des molécules varie en fonction des liaisons atomiques. Ainsi, les liaisons C-N et O-P exigent moins d'énergie pour leur lyse (72,8 et 85,1 kcal/mol) que les liaisons C-C (90,7 kcal/mol), le gain énergétique de la dégradation des composés azotés et phosphorés est alors plus important (Klump & Martens, 1983). Pour cette raison, ces composés sont les premiers à être dégradés et on observe une croissance du rapport C:N:P dans le temps (Wetzel, 1983), (Gunnison *et al.*, 1985), (Klump & Martens, 1983). En effet, dans l'océan il a été observé qu'en surface la matière organique avait un rapport C:N (carbone:azote) d'environ 10:1 alors que dans les sédiments ce rapport atteignait une valeur de 1000:1 (Legal, 1988).

Cette croissance du rapport C:N:P rend la matière organique moins intéressante au niveau énergétique et plus difficilement dégradable, c'est à dire que la vitesse de dégradation diminue (Ogura, 1975), (Legal, 1988), (Foree & McCarty, 1970), (Jewell & McCarty, 1971). On appelle

réfractaire cette matière organique, dont le rapport C:N:P est fort, mais, contrairement à la définition communément acceptée d'une matière non dégradable, la matière réfractaire est en réalité toujours soumise à une dégradation.

Les différentes vitesses

La vitesse de dégradation est également influencée par le changement d'un milieu aérobie en milieu anaérobie. La dégradation en anaérobiose est plus lente que celle en aérobie bien que la quantité de matière organique minéralisée puisse être équivalente. La dégradation par étapes, l'apport faible d'énergie qui compromet l'efficacité du métabolisme (Berner, 1971) et la limitation de l'action de certaines enzymes par le manque d'oxygène (Gunnison *et al.*, 1985) sont responsables de la diminution de la vitesse de dégradation en anaérobiose.

La succession de milieux et de population bactériennes

Au cours du passage d'une condition aérobie à une condition anaérobie, plusieurs accepteurs d'électron sont utilisés pour la dégradation de la matière organique. La quantité d'énergie libérée par la réaction d'oxydation de la matière organique dirige les priorités d'utilisation des accepteurs d'électrons. Dans les conditions où la concentration de l'accepteur d'électron n'est pas limitante, la séquence naturelle de dégradation de la matière organique est l'utilisation de l'oxygène dissous, suivi par les nitrates et les nitrites, le manganèse, le fer, les sulfates, et en dernier, lorsque tous les autres accepteurs sont épuisés, la méthanogénèse a lieu (Tableau 2.2) (Klump & Martens, 1983). Les conditions du milieu lorsque l'utilisation d'un accepteur d'électron est avantageuse peuvent être décrites par le potentiel redox.

La population de bactéries varie selon le type d'accepteur d'électron employé. Ces populations se remplacent au fur et à mesure que les conditions du milieu ne sont plus adéquates à leur survie; le déclin d'activité d'une population permet l'établissement d'une autre (Colberg, 1988).

2.3 Le milieu et les limitations

Plusieurs facteurs interviennent dans la dégradation de la matière organique. Les populations bactériennes sont sensibles à la température, au pH, à la concentration de nutriments et d'oxygène dissous, aux prédateurs, à la compétition intra et inter espèces, et à la disponibilité des substrats (matière organique, nitrites, sulfates, gaz carbonique).

L'oxygène est, parmi ces facteurs, déterminant des deux différents types d'environnement: aérobie et anaérobie, et en conséquence coordonne le changement de la population active. La population qui s'installe a besoin d'un délai pour atteindre une activité *exponentielle* (Monod, 1949) ce qui peut retarder la dégradation de la matière organique. Cependant, pour les microorganismes hétérotrophes en milieu naturel, ce temps d'adaptation peut se limiter à quelques secondes ou minutes (Rai, 1979).

La concentration d'oxygène est limitante pour le déroulement des processus en anaérobiose; le Tableau 2.2 indique dans quel potentiel redox les réactions ont lieu. Cependant, la plupart des organismes anaérobies sont résistants à l'environnement temporairement oxygéné. La dénitrification peut avoir lieu lorsque la concentration d'oxygène est environ $7\mu\text{M}^3$ (Seitzinger, 1988; Gayle *et al.*, 1989), et les bactéries sulfato-réductrices reprennent sans dégâts leur activité anaérobie après une exposition à l'oxygène de plusieurs heures (Widdel, 1988).

La température est un facteur important influant sur les cinétiques biologiques. La relation entre la vitesse du processus et la température de l'eau est classiquement représentée par une exponentielle. En général on considère que chaque augmentation de 10°C représente un doublement de la vitesse du processus (Klump & Martens, 1983). Dans un environnement naturel, la dégradation est inhibée à des températures de l'ordre de 3°C (Golterman, 1975). Le Tableau 2.3 indique les températures optimales pour les processus de dégradation et quelques intervalles de température dans lesquels les bactéries développent leur croissance.

Processus biologique	Température optimale ($^\circ\text{C}$) (intervalle)	pH optimal (intervalle)	Référence
Dénitrification	variable (5 - 85)	7,5 (7 - 8,5)	(1)
Réduction des sulfates	28 (20 - 85)	7 (6 - 9)	(2)
Méthanogénèse	35 (4 - 100)	7,0 (5 - 9)	(3)
Nitrification	28 (15 - 35)	8,0 -	(4)
Oxydation du méthane	25 variable	- -	(5)

TAB. 2.3 - Quelques processus de dégradation et d'oxydation et les valeurs correspondantes de température et pH optimaux ainsi que les intervalles où la croissance bactérienne a été observée. (1) (Schwartzbrod et Martin, 1985), (Martin, 1979); (2) (Widdel, 1988); (3) (Oremland, 1988), (Foree et McCarty, 1970); (4) (Kaplan, 1983); (5) (Rudd et Hamilton, 1975).

L'influence du pH sur les cinétiques varie selon le processus biologique. En général, les extrêmes acides et alcalins sont peu supportés par les bactéries; un pH inférieur à 3,0 est suffisant pour supprimer l'activité bactérienne (Foree & McCarty, 1970). Le Tableau 2.3 présente des valeurs optimales et quelques intervalles où la croissance est maintenue.

La limitation par les nutriments est courante dans les processus biologiques. L'assimi-

3. L'unité M signifie mol/l et $1\mu\text{M}$ d'oxygène dissous vaut 0,032 mg/l.

lation des sels dissous représente une source importante de nutriments pour les bactéries car la matière organique dégradée (rapport C:N fort) ne satisfait pas souvent les besoins cellulaires; la biomasse bactérienne, exigeante en azote et phosphore, a un rapport C:N:P relativement fixe de 45:9:1 (Goldman *et al.*, 1985). Les nutriments qui n'ont pas pu être obtenus lors de la minéralisation de la matière organique devront être assimilés dans l'eau. Ainsi, la concentration de nutriments peut limiter la croissance bactérienne et donc la dégradation de la matière organique (Kauslik & Hynes, 1971), (Polunin, 1982), (Harrison & Mann, 1975).

Certains composés, substrats pour un groupe de bactéries, peuvent être toxiques pour d'autres. Ainsi, les sulfures à une concentration de $0,9\mu\text{M}$ peuvent empêcher la nitrification; bien que la nitrification ait été observée en présence de plus de $3\mu\text{M}$ de sulfures (Kaplan, 1983). Les sulfates inhibent l'activité des méthanobactéries en raison de la compétition avec les sulfato-réductrices (Capone & Kiene, 1988) et par un probable effet toxique des sulfures produits lors de la sulfato-réduction (Foree & McCarty, 1970).

2.4 Les vitesses des processus

La bibliographie concernant les vitesses de dégradation de la matière organique d'origine terrestre dans un environnement aquatique est relativement restreinte. Des essais sur des feuilles de macrophytes et des feuilles de végétation de régions tempérées peuvent montrer les variations existantes dans la dégradation de ce type de matière organique et l'ordre de grandeur des vitesses. Nous présentons ensuite des vitesses calculées selon une cinétique de premier ordre à partir de données expérimentales de laboratoire ou d'études sur le site.

Les mesures des vitesses des processus biologiques peuvent varier considérablement selon le type de procédé employé, le type de substrat et de bactéries utilisé, les conditions physiques etc. Les vitesses calculées à partir d'essais en laboratoire, en état stationnaire, sont difficilement transposables à la description dynamique d'un processus (Ohgaki & Wantawin, 1989), et encore plus lorsqu'on considère les variations sur la colonne d'eau et dans le temps (Hall, 1982), (Ward *et al.*, 1982), (Takahashi *et al.*, 1982). Les informations présentées visent à donner non seulement des ordres de grandeur des vitesses des processus et de leur évolution dans le temps, mais aussi d'aider la compréhension et à la formalisation de leur cinétique. Dans l'annexe B, avec la description des processus d'oxydation comme la réduction des sulfates, la dénitrification, la nitrification et l'oxydation du méthane, nous avons également rassemblé quelques informations sur les vitesses de ces processus.

2.4.1 Les vitesses de dégradation de la matière organique

Les essais de dégradation de la matière organique, sur site ou bien en laboratoire, portent

généralement sur la mesure de disparition de la matière organique (évolution du poids sec avec le temps, de la DCO, du COD, du COT etc.). Lorsqu'il s'agit d'une dégradation en aérobie, la vitesse calculée à partir de ces données représente bien le processus de minéralisation qui a lieu en une seule étape. Cependant, lors d'une dégradation en anaérobie, où plusieurs types de bactéries interagissent en effectuant des processus différents en plusieurs étapes, les mesures représentent la minéralisation globale de la matière organique; ainsi, elles ne permettent pas de mettre en évidence ces différents processus.

Les études les plus fréquents sur la dégradation de la matière organique ont utilisé la matière phytoplantonique. Ces résultats nous seront utiles pour vérifier les variations existantes entre les vitesses de dégradation de types différents de matière organique. Nous montrerons ici deux exemples de vitesse de dégradation concernant des conditions d'oxygénation différentes (Tableau 2.4). Ce tableau montre que la vitesse de dégradation en anaérobie peut atteindre des valeurs de 10 à 2 fois inférieures à la dégradation en aérobie.

Condition d'oxygénation (Durée de l'expérience)	Vitesse de dégradation (jour ⁻¹)	Référence
Aérobie (300 jours)	0,01 - 0,06 (0,15)	(Jewell & McCarty, 1971)
Anaérobie (200 jours)	0,011 - 0,032	(Foree & McCarty, 1970)

TAB. 2.4 - *Vitesses de dégradation de la matière organique phytoplantonique labile (matière organique de dégradation facile) en aérobie et en anaérobie calculées à partir des données de DCO à 20° C. La valeur entre parenthèses pour la vitesse en aérobie correspond à des cultures d'algues jeunes (< 20 jours); les autres valeurs correspondent à des cultures de même âge (29-54 jours).*

Le Tableau 2.5 montre les vitesses de dégradation de la matière organique dissoute (plusieurs origines) en aérobie. Ces résultats nous permettent d'observer l'évolution de la cinétique selon le changement du rapport C:N au cours du temps. Les vitesses des 5 premiers jours sont équivalentes à celles de la dégradation de la matière labile phytoplantonique du Tableau 2.4, ce qui indique que ces matières sont, sur l'aspect de la cinétique de dégradation, équivalentes. Les 40 jours suivants correspondent à la dégradation de la partie non labile de la matière organique. Les différences de vitesse entre la dégradation de ces deux types de matière organique atteignent un ordre de grandeur.

Les vitesses présentées dans le Tableau 2.6 et le Tableau 2.7 ont été calculées selon une cinétique de premier ordre en utilisant les données des essais de dégradation de divers types de macrophytes et de feuilles d'arbres.

Le Tableau 2.6 montre les différences de vitesses de dégradation pour deux phases de l'expérience avec des macrophytes amazoniens. La première phase, comprenant les premiers jours

de dégradation⁴, présente des vitesses plus importantes que la deuxième phase qui correspond à la suite de la dégradation de la matière organique employée dans la première phase. Vraisemblablement, le changement de la composition de la matière organique (augmentation du rapport C:N:P) au cours de la dégradation correspond à une diminution de vitesse ainsi qu'il était apparu dans les résultats du Tableau 2.5.

Durée de l'expérience	Vitesse de dégradation (jour ⁻¹)	Référence
5 premiers jours	0,01 - 0,095	(Ogura, 1975)
40 jours suivants	0,001 - 0,009	(Ogura, 1975)

TAB. 2.5 - Vitesses de dégradation de la matière organique dissoute de l'eau de mer côtière (Baies de Sagami et de Tokyo, Japon). Mesures de DCO à 20° C et conditions d'oxygénation assurées.

Macrophytes	Vitesse de dégradation (jour ⁻¹)		Observations
	(14 premiers jours)	(324 jours suivants)	
<i>Paspalum repens</i>	0,059	0,0074	(1)
<i>Eichhornia crassipes</i>	0,054	0,0051	
<i>Scirpus cubensis</i>	0,049	0,0087	
<i>Salvinia</i>	0,029	0,0062	
		(491 jours)	
<i>Phragmites australis</i>		0,0033	(2)
	(avec autolyse)	(sans autolyse)	
<i>Zostera marina</i> L.	0,0082	0,006	(3)

TAB. 2.6 - Vitesses de dégradation aérobie de premier ordre de feuilles de macrophytes. (1) Feuilles séchées et coupées immergées dans un lac de várzea à 35° C en aérobiose (Howard-Williams et Junk, 1977). (2) Feuilles et tiges séchées immergées dans un étang à Wicken Fen Nature Reserve - UK à 16° C environ en aérobiose; la vitesse a été calculée après la période d'autolyse (Polunin, 1982). (3) Feuilles fraîches immergées dans des bouteilles d'eau salée à 20° C en laboratoire sans contrôle d'oxygénation; les données utilisées concernent des échantillons stériles et non stériles (Harrison et Mann, 1975).

Les vitesses de dégradation de feuilles de macrophytes sont, pour les deux périodes de calcul, moins importantes que les vitesses de dégradation de la matière phytoplanctonique, ce qui

4. La pente de la courbe de perte de poids sec présentée par les auteurs était nettement plus forte pendant ces premiers jours ce qui nous a induit à effectuer le partage en deux phases distinctes.

indique une différence dans la composition de ces deux matières ou bien des limitations du processus de dégradation en raison des conditions du milieu. La vitesse calculée pour les *Phragmites australis*, après avoir exclu une période initiale de décomposition (23 - 72 jours), est de même ordre que celle des macrophytes amazoniennes.

Végétation terrestre (Feuilles)	Vitesse de dégradation (jour^{-1})	Observations
<i>Salix</i> spp.	0,0060	(1)
<i>Acer pseudoplatanus</i> L.	0,0020	
<i>Quercus robur</i> L.	0,0019	
<i>Ulmus americana</i> L.	0,005	(2)
<i>Fagus grandifolia</i> EEhrh.	0,003	
<i>Alnus rugosa</i>	0,002	
<i>Buchenavia ochroprumna</i>	0,007	(3)
<i>Eschweilera coreacea</i>	0,0055	
Litière fraîche (lac)	0,003	
Litière fraîche (rivière)	0,0013	

TAB. 2.7 - Vitesses de dégradation de premier ordre de feuilles et de litière de végétation terrestre. (1) Feuilles séchées (65°C), immergées dans les eaux de la Tamise en aérobiose (Mathews et Kowalski, 1969). (2) Feuilles séchées à l'air et soumises à un lessivage préalable de 4 jours, immergées dans des bouteilles avec l'eau du fleuve Speed (UK) à 22°C en laboratoire (Kaushik et Hynes, 1971). (3) Feuilles séchées (60°C), immergées dans les eaux d'une rivière (Tarumã Mirím, l'eau noire). La litière n'a pas été séchée mais était composée d'un mélange de feuilles mortes (moins de 4 semaines). Dans un cas la litière a été immergé dans les eaux du lac Janauari (várzea), dans l'autre dans les eaux du Tarumã Mirím (Irmiler et Furch, 1980).

Les résultats des essais avec la *Zostera marina* L. présentés dans le tableau 2.6 montrent les différences de vitesses avec et sans autolyse. En effet, les essais où la dégradation est mesurée par différence de poids sec, ou les essais qui utilisent uniquement des mesures sur la matière particulaire, risquent d'inclure dans leurs résultats l'effet d'autolyse, qui ne minéralise pas la matière organique mais la transforme en matière dissoute. Les vitesses ainsi calculées sont majorées et entraînent une erreur lorsqu'on les utilise pour représenter tout le processus de dégradation.

Dans ce document nous avons pris le soin d'indiquer uniquement les essais au cours desquels l'échantillon de matière organique (feuilles, macrophytes etc.) a été préalablement séché (four à $60 - 65^{\circ}\text{C}$) ou soumis à un lessivage préalable.

Le Tableau 2.7 montre les vitesses de dégradation de feuilles et de litière d'origine terrestre. Les cinétiques varient beaucoup selon les espèces et le milieu, comme le montre l'essai sur la

litière en eau noire (rivière) et en eau blanche (lac), où la vitesse est d'environ 2 fois plus forte.

Les plus importantes amplitudes ont été observées entre les vitesses de dégradation de la matière labile (dégradation des premiers jours) et celles de la matière non labile (dégradation des derniers jours), la matière phytoplanctonique appartenant au premier groupe. Les variations entre les vitesses de dégradation d'espèces végétales différentes sont fortes mais dépassent rarement un ordre de grandeur et sont équivalentes à la différence trouvée entre les dégradations en aérobie et en anaérobie. Nous avons également observé que les variations des vitesses, provoquées par les conditions du milieu, peuvent être significatives.