
Analyse et synthèse des principaux acquis

L'objectif de ce travail était d'étudier le transport de bactéries dans un milieu poreux. La finalité étant d'améliorer les connaissances qui permettent d'anticiper les risques de contamination microbiologiques liées au déplacement de bactéries dans le sol. Un point clé est donc d'identifier les facteurs physicochimiques et les caractéristiques cellulaires favorables au transport. Ceci permettant alors d'identifier des souches à risque. Pour atteindre ces objectifs nous avons cherché à caractériser et modéliser les phénomènes d'attachement et de détachement des cellules sur différents milieux poreux pendant leur transport.

1.1. Les facteurs régissant le transport bactérien en milieu poreux

1.1.1. Les interactions physicochimiques

Le phénomène d'adhésion est un processus cinétique dont la vitesse dépend des caractères physicochimiques de la surface des cellules et du milieu poreux traversé. Les expérimentations du second chapitre ont mis en évidence deux types de propriétés physicochimiques expliquant l'adhésion bactérienne : l'hydrophobicité et la charge électrique.

Conforme aux prédictions de la théorie XDLVO, les souches présentant des surfaces cellulaires hydrophobes adhèrent le plus rapidement sur le sable. Les interactions hydrophobes entre le sable et ces souches sont attractives et par conséquent favorisent l'adhésion de ce type de cellules dans le minimum primaire. Mais la théorie XDLVO ne permet pas de faire des prédictions d'adhésion correctes pour les souches bactériennes avec une surface cellulaire hydrophile. Selon les calculs les répulsions hydrophiles devraient empêcher toute adhésion des cellules hydrophiles sur le sable. Contrairement à cette prédiction obtenue avec la théorie XDLVO les observations ont montré que les souches hydrophiles adhèrent aux grains de sables. Ce résultat remet en doute l'utilisation de la théorie XDLVO pour prédire l'adhésion de cellules à un matériau pendant le

transport. Cette remise en cause est d'autant plus important que beaucoup de cellules bactériennes ont une surface hydrophile. Il est probable que les répulsions hydrophiles évoquées ici (XDLVO) sont insuffisantes pour empêcher l'adhésion bactérienne. La déposition des cellules hydrophiles est donc due à des mécanismes autres que ceux pris en compte par la théorie XDLVO.

La grande majorité de cellules bactériennes présentent une charge globale de surface négative tout comme le sable ou d'autres sédiments. Les interactions électrostatiques entre bactéries et le sable sont donc répulsives. Il faut cependant distinguer deux types de conditions environnementales pour lesquels l'effet des interactions électrostatiques est très différent. Les conditions favorables à l'adhésion sont causées par une force ionique élevée qui réduit fortement la portée des répulsions électrostatiques. Les conditions non favorables à l'adhésion sont causées par une force ionique faible ce qui augmente la distance d'influence des répulsions électrostatiques et par conséquent empêche les cellules d'aller au contact des grains du milieu poreux. C'est précisément dans ces conditions que les expérimentation du chapitre 2 ont révélé une corrélation significative ($R^2 = 0.71$) entre la charge négative des souches bactériennes testées et la constante de temps pour la déposition. Autrement dit, plus une bactérie est chargée négativement plus l'adhésion sera retardée voir largement inhibée. Ce résultat montre donc que la propriété d'adhésion d'une souche bactérienne dépend de son potentiel zêta. A noter que la littérature mentionne également l'effet du pH sur les interactions électrostatiques. Néanmoins nous n'avons pas considéré ce facteur dans la mesure où la majorité des sols sont tamponnés entre 6 et 8.

La troisième force qui intervient dans les phénomènes d'adhésion sont les interactions Lifshitz-van der Waals. Les interactions Lifshitz-van der Waals ont la caractéristique d'être généralement attractives mais d'intensité relativement faibles par rapport aux interactions Lewis acide base ou électrostatiques (lorsqu'elles sont présentes). L'effet des interactions Lifshitz-van der Waals est fortement conditionné par la longueur de Debye comme l'attestent les résultats du troisième chapitre. Dans les conditions non favorables à l'adhésion, l'action des interactions Lifshitz-van der Waals est annulée par la barrière électrostatique. En revanche lorsque la portée des répulsions électrostatiques est

inférieure aux interactions Lifshitz-van der Waals (en conditions d'adhésion non favorable) il se forme une zone située à quelques nanomètres de la surface solide où l'énergie d'interaction est attractive. Cette zone d'énergie généralement très faible (quelques kT) est responsable de l'adhésion réversible dans le minimum secondaire. En effet les cellules bactériennes retenues par le minimum secondaire peuvent sortir de cette zone d'énergie à condition qu'une diminution de la force ionique soit suffisante pour augmenter la longueur de Debye et rendre les répulsions électrostatiques plus importantes que les interactions Lifshitz-van der Waals. Cet aspect réversible de l'adhésion dans le minimum secondaire a été démontré (chapitre 3) lors des expériences de transport dans le sable et les billes de verre avec *E. coli* PHL1314. Le phénomène peut aussi être observé au microscope confocal. Le résultat de ces expériences a révélé un autre aspect intéressant du minimum secondaire réversible. Pour chaque diminution de la force ionique une fraction de cellules retenues dans le minimum secondaire est décrochée. Cela signifie que chaque fraction de cellules décrochée était retenue par un minimum secondaire d'intensité énergétique différente. Ce résultat s'explique vraisemblablement par une hétérogénéité des caractères physicochimiques de surface pour des cellules pourtant issues d'une même culture. Une hétérogénéité de la surface des grains constituant le milieu poreux peut également expliquer ces observations.

En résumé, le transport bactérien est d'autant plus favorisé que les conditions de forces ioniques sont faibles. Il apparaît clairement que les interactions électrostatiques, conditionnées à la fois par la charge de surface des bactéries et du milieu poreux ainsi que par la force ionique de la solution, jouent un rôle majeur dans la possibilité d'adhésion et donc dans le déplacement bactérien dans un sol.

1.1.2. Le milieu poreux

Les résultats du chapitre 2, 3 et 4 ont permis de mettre en évidence des caractéristiques du milieu poreux qui influent sur le déplacement de bactéries à travers un sol. Et en particulier la compétition entre l'hydrodynamique et les interactions physicochimiques.

Le transport d'*E. coli* PHL1314 dans du sable et du verre n'a pas été influencé par la filtration comme l'attestent à la fois les observations au microscope confocal et les résultats en colonne (chapitre 3). Seules des bactéries exceptionnellement grandes comme les *Bacillus* sont susceptibles d'être retenue à cause de leur taille comme il a été observé dans les expériences du chapitre 2. En revanche les observations *in situ* du transport bactérien en milieu poreux (chapitre 3) ont attesté l'existence du blocage de cellules sur deux types de sites : (i) d'une part au niveau des aspérités définies par la topographie d'un grain, (ii) d'autre part au niveau des zones de contact entre grains là où le passage est réduit. Des grains de milieu poreux avec un aspect très irrégulier (comme le sable) présentent de nombreux sites que l'on peu assimiler à des pièges à bactéries comme l'attestent les observations au microscope confocal (chapitre 3). Les milieux poreux constitués de grains présentant ces caractéristiques sont donc moins favorables au transport bactérien.

Un autre point important à considérer dans un milieu poreux est la complexité de l'écoulement. En effet nombreux sont les travaux qui se limitent à l'étude de déplacement de bactéries dans des milieux poreux homogènes (billes de verre, sable). Le chapitre 4 présente des résultats de transport d'*E. coli* PHL1314 dans une série de matrices porales allant graduellement du système très homogène (billes de verre) au système hétérogène (sol non perturbé). La déposition des cellules bactérienne de la souche PHL1314 apparaît comme très dépendante de la force ionique dans les milieux homogènes (sable et billes de verre). Ce résultat est concordant avec ceux obtenus dans les chapitres 2 et 3 à savoir le rôle primordial des interactions électrostatiques dans les processus d'adhésion. En revanche le transport de la souche PHL1314 dans les colonnes de sol Poirson est nettement plus influencé par la taille des agrégats que par la force ionique. Les bactéries sont d'autant mieux transportées que la taille des agrégats est élevée. A noter que l'effet de la force ionique n'est pas nul mais moins marqué que dans les milieux homogènes. Il est probable que dans les milieux avec une large distribution de tailles de pores les chances de contact entre cellules et solide soient fortement réduit. Tout comme pour les milieux poreux simples il n'y a pas de filtration dans le sol Poirson. En effet les agrégats de sol sont constitués d'un réseau de petits pores dans lequel il pourrait y avoir filtration, mais dans les conditions expérimentales ces pores sont saturés en eau et donc la

circulation se fait essentiellement par les pores inter agrégats. Il est toutefois possible que les bactéries entrent par diffusion dans ces petits pores, cependant le coefficient de diffusion des bactéries est très faible et la quantité de cellules qui y diffusent est donc négligeable. L'élution avancée des cellules de la souche PHL1314 par rapport au traceur (dont le coefficient de diffusion permet de diffuser dans tous les pores) dans les colonnes de sol Poirson soutiennent ce point (chapitre 4). Malgré l'absence de filtration et une porosité supérieure aux matrices de sable ou de verre, la déposition de la souche PHL1314 dans le sol Poirson est très supérieure à celle observée pour les milieux homogènes. La présence de sites favorable à l'adhésion dans un milieu hétérogène comme un sol permet d'expliquer ces résultats. Dans le cas du sol non saturé (expériences avec le sol non perturbé, chapitre 4) une partie du flux d'eau appliqué va participer à la saturation en eau des petits pores entraînant avec lui des bactéries. Donc la filtration et le piégeage dans de petits pores est probablement favorisée dans ce type de milieu poreux avec un hydrodynamique complexe. Ces points pourraient expliquer les faibles quantités de bactéries transportées dans le sol non perturbé (chapitre 4).

Au regard de ces résultats le transport bactérien est fortement dépendant des propriétés physicochimiques du sol et les écoulements qui y ont lieu. Pour des milieux homogènes ce sont les interactions électrostatiques qui dominent le transport. En revanche pour les milieux plus complexes les caractéristiques hydrodynamiques et porales sont plus déterminantes. Pour les sols non saturés l'hydrodynamique est différente de celle des matrices saturées induisant de nouveaux mécanismes dont la filtration et le piégeage par entraînement dans les petits pores. Ces résultats montrent la nécessité de prendre en compte le caractère hétérogène d'un sol pour comprendre le comportement de transport de bactéries.

1.2. Le phénomène de désorption des bactéries au cours du transport

Le mécanisme de déposition des bactéries dans un milieu poreux à lui tout seul ne permet pas de décrire les observations. En effet l'adsorption paraît comme partiellement réversible. Les expériences de transport dans tous les milieux poreux utilisées ont permis de constater qu'il existe deux types de désorption : La première peut être qualifiée de

rapide car correspondant à un décrochage de bactéries retenues très brièvement dans des zones de stagnation ou dans un minimum secondaire faible. Ce type de désorption est responsable de la sortie légèrement décalée de cellules par rapport au pic. L'absence de prise en compte de ce phénomène dans le modèle ne permet pas de reproduire correctement les courbes d'élutions observée. A noter que le pic de sortie correspond à la sortie de cellules qui n'ont pas eu d'interaction significative avec la phase solide ($\alpha = 0$). La seconde désorption est beaucoup plus lente et correspond à un décrochage très faible mais continu des bactéries initialement déposées. La quantité de bactéries décrochées ne concerne qu'une fraction de la population totale. Néanmoins nos expériences n'ont pas duré assez longtemps pour savoir si le phénomène perdure jusqu'à sortir la totalité des cellules retenues. Il faut cependant souligner que si ce décrochage continue invariablement au taux observé il faudrait plusieurs heures pour décrocher l'ensemble des bactéries. L'origine de ce décrochage lent et continu est mal connue. En revanche le facteur biologique peut être exclu car le même phénomène a été observé pour des colloïdes artificiels (Li *et al.* 2005). Une hétérogénéité de la population ne permet pas d'expliquer la sortie retardée de plusieurs volumes de pores de certaines cellules. L'hydrodynamique très complexe d'un milieu poreux pourrait peut-être expliquer le phénomène. Nous suggérons que la distribution anormale du temps de séjour des cellules d'une même souche dans un milieu poreux est le résultat d'un déséquilibre fluctuant entre forces Lifshitz-van der Waals et hydrodynamiques. Les équations pour calculer les forces hydrodynamiques utilisées dans cette étude se limitent au milieu poreux très simplifié et en 2D (chapitre 3). Malgré ces limites les résultats de ces calculs ont permis de comparer les forces hydrodynamiques avec les forces physicochimiques de la théorie XDLVO. Les forces hydrodynamiques sont très inférieures aux répulsions électrostatiques mais très légèrement supérieures au minimum secondaire. Il est possible que des fluctuations des lignes de courant au niveau des zones de remous causent momentanément des stagnations du flux ou des courants plus faibles. Le minimum secondaire d'un site donné est constant mais des fluctuations des lignes de courant pourraient modifier la balance entre forces Lifshitz-van der Waals et hydrodynamiques. Une cellule (ou colloïde) piégée dans un tel site sera retardée par rapport au reste de la population. Aussi de légères fluctuations des forces hydrodynamiques pourraient localement et temporairement provoquer ou empêcher l'adhésion dans le minimum secondaire. Suivant le nombre de fois où une

cellule subirait ces fluctuations, la traversée du milieu poreux pourrait prendre plus ou moins de temps. Il n'existe à ce jour pas de moyens adéquats pour déterminer très précisément les lignes de courants dans un milieu poreux surtout si celui-ci est hétérogène. Toutefois, sans vouloir recourir à des modèles mécanistes très fin, il nous semble que l'hypothèse pourrait être testée avec un modèle faisant migrer un ensemble de bactéries sur un réseau de sites et en affectant à ces sites des forces de Lifshitz-van der Waals et des forces d'arrachement avec des lois de probabilité.

1.3. Modélisation.

Le modèle utilisé pour analyser les expériences est classiquement basé sur du transport convectif dispersif. Sa particularité est de prendre en compte l'existence de deux types de sites d'adsorption ; des sites qui échangent « rapidement » avec l'écoulement et des sites plus « lents » pour lesquels la constante de temps de détachement va être différente de celle de l'attachement. L'introduction de cette dualité nous est vite apparue comme incontournable, le modèle avec un seul type de site étant incapable de reproduire les observations.

Au final le modèle reproduit correctement le transport bactérien dans tous les milieux poreux testés y compris le sol non perturbé. Nous revenons plus loin dans la partie « Perspectives » sur les évolutions souhaitables de la modélisation.

2. Répercussion des acquis scientifique sur les pratiques d'épandage et d'irrigation avec eaux usées.

Les résultats du chapitre 5 ont révélé qu'une partie de la communauté bactérienne issue d'une boue de station d'épuration était capable de traverser un milieu poreux saturé. Ce résultat confirme les résultats du chapitre 2 : le transport en milieu poreux est loin d'être identique pour toutes les souches bactériennes. Le transport de coliformes fécaux a également été observé. Il y a donc un véritable risque de contamination des eaux souterraines ou de récréation par des bactéries fécales. Ce constat suggère un risque de santé publique lié à l'épandage de boues de stations d'épuration. Dans une moindre

mesure l'écosystème d'un sol peut être perturbé par l'apport de bactéries exogènes en grande quantité. Des études sont nécessaires pour étudier l'impact des apports de bactéries issues des stations d'épuration sur les écosystèmes du sol notamment sur le long terme.

Le recours croissant à l'utilisation des eaux usées à des fins d'irrigation de culture pose un risque de même nature que l'épandage des boues. En effet ces pratiques ont deux avantages : (i) « recyclage » de déchets encombrants et (ii) faire face aux déficits hydriques en agriculture. Les résultats de cette étude indiquent que des mesures de précautions peuvent être prises pour diminuer les risques :

- Contrôle microbiologique des déchets des stations d'épuration dans le but de déceler des souches à risques (bactéries pathogènes capable d'être transporté en milieu poreux). Les souches bactériennes avec une surface cellulaire hydrophile et négativement chargée sont le plus susceptibles de traverser un milieu poreux sur de longues distances. Ces souches doivent être considérées à risque car elles sont le plus aptes à atteindre une nappe phréatique. Les cellules présentant une surface hydrophobe et/ou peu chargée sont rapidement adsorbé sur le sol et présentent moins de risques.
- Etude des propriétés physicochimiques des sols pour déterminer sa capacité à limiter le transport bactérien.
- Localisation des points d'eau à protéger (nappes phréatiques peu profondes, cours d'eau ou lacs de récréation adjacents).
- Utilisation d'un modèle de prédiction de déplacement de bactéries dans un profil sol comme utilisé dans cet étude afin d'anticiper les situations à risques et de pouvoir évaluer la compétition entre processus de transport et de déposition.

3. Perspectives

3.1. Quelques aspects méthodologiques

3.1.1. Caractérisation des bactéries

L'approche physicochimique (basée sur la théorie DLVO) utilisée pour caractériser les bactéries dans cette étude a laissé apparaître certaines limites. Un des principaux obstacles de cette approche concerne la caractérisation des composantes de la tension de surfaces des bactéries à l'aide de la mesure d'angles de contact. Outre sa difficulté de mise en œuvre, la méthode même soulève des questions. En effet il s'agit d'une mesure très globale (la mesure de l'angle de contact étant effectuée sur un ensemble de cellules) qui ne peut tenir compte ni des hétérogénéités de surface ni de l'hétérogénéité de la population. Une alternative pourrait être la caractérisation des interactions avec la microscopie à force atomique qui a récemment été appliquée à la microbiologie (Fang 2000). La technique permet une mesure très précise des interactions entre une cellule bactérienne et une pointe montée sur un micro levier. La pointe montée sur le micro levier correspond à la matière sur laquelle on veut étudier l'adhésion bactérienne. Cette technique a l'avantage de pouvoir déterminer le profil de forces lors de l'approche de la cellule vers un solide et lors du détachement, ce qui permet d'étudier les deux mécanismes. Par ailleurs la microscopie à force atomique a aussi été utilisée pour déterminer l'influence de certains exo polymères de la surface cellulaire des bactéries (Gomez-Suarez *et al.* 2002; Liu *et al.* 2007). En effet la caractérisation de la surface des bactéries comprend également l'analyse des polymères de surface et leur influence sur le comportement d'adhésion. La littérature montre qu'il existe à l'heure actuelle encore de nombreuses lacunes dans ce domaine et il est indispensable de réaliser des études approfondies sur le rôle des polymères de surface dans les processus d'adhésion.

Dans l'intérêt de mieux contrôler le devenir de bactéries pathogènes présentes dans les eaux usées on peut envisager de caractériser leurs surfaces afin d'identifier les souches à risque (voir § 2 chapitre 6). Quelles sont les souches pathogènes à risques ? Les résultats de notre étude indiquent qu'une bactérie est d'autant mieux transportée en milieu poreux que la cellule est petite, hydrophile et chargée négativement. Des analyses

microbiologiques périodiques permettront par exemple de vérifier l'absence de souches pathogènes présentant ces caractéristiques et d'utiliser les eaux usées en toute sécurité. L'utilisation de techniques de biologie moléculaire (RT PCR, FISH...) conçu pour détecter et dénombrer des souches à risque permettront de classer une eau usée en différentes catégories en fonction de sa qualité microbiologique. On peut aussi envisager de déterminer les caractéristiques cellulaires de certaines souches observées pendant cette étude (exemple : *Rhodococcus* sp.) afin d'expliquer leur comportement de transport par rapport à leurs propriétés physicochimiques de surface.

3.1.2. Conditions du transport dans des milieux poreux

L'ensemble des expériences de transport bactérien de cette étude a été réalisé sur des distances très courtes (15 à 30cm). Les colonnes courtes ont été choisies pour limiter la durée des expériences. L'utilisation de colonnes significativement plus longues pourrait révéler de nouveaux mécanismes ou permettre de vérifier certaines hypothèses. En particulier cela permettrait de vérifier les phénomènes d'exclusion qui n'apparaissent pas clairement sur les colonnes courtes. Une connaissance précise de ce phénomène est nécessaire pour des études de migration sur de longues distances. De plus, si on est en présence de population présentant des capacités d'adhésion distribuées, la circulation sur des colonnes longues pourrait permettre de vraiment appréhender et vérifier l'étendue des effets de cette hétérogénéité.

Il serait également à envisager d'allonger la durée des expériences de transport pour étudier les phénomènes de désorption dans le temps. En effet, nous avons observé systématiquement des phénomènes de désorption avec des cinétiques lentes. Quelle est la quantité de cellules déposées qui finit par se décrocher ? Nos durées d'observations ne sont pas suffisantes pour comprendre l'origine et la pérennité de ce mécanisme.

3.1.3. Que mesurer ?

Récemment plusieurs études ont utilisé le découpage de colonne pour localiser la déposition des bactéries dans le milieu poreux. Cette distribution de la déposition des cellules dans la colonne est essentielle pour vérifier la validité du modèle. Des courbes d'élution seules ne permettent pas d'affirmer que la déposition est bien simulée.

L'information apportée par les profils de déposition est aussi essentielle pour évaluer l'effet de l'hétérogénéité des propriétés des cellules. Il semble donc que toute future étude ne doive pas se contenter de courbes d'élution mais prévoir aussi la mesure du profil de déposition. Cela posera bien entendu des problèmes de mesure et en particulier comment récupérer les bactéries déposées ?

3.2. Nouvelles voies de recherche

En plus des points évoqués auparavant, il nous semble que les problèmes suivants sont particulièrement importants :

- effet de l'hétérogénéité des propriétés de surface
- effet de l'hétérogénéité du sol aussi bien d'un point de vue physico-chimie que hydrodynamique
- désorption des bactéries
- transport en milieux non saturés
- devenir sur le long terme de populations provenant d'eaux usées ou de boues.

3.2.1. La problématique de l'hétérogénéité des populations

L'hétérogénéité d'une population bactérienne peut être à l'origine de comportements de transport différents des cellules d'une même souche. La distribution en sous populations de bactéries d'une même culture concernant la charge de surface (potentiel zêta) a déjà été observée (van der Mei *et al.*, 2001 ; Dong *et al.* 2002). Par ailleurs, la prise en compte dans des modèles d'une distribution du coefficient d'efficacité d'interception α conduit à des circulations très différentes de celles prédites en ayant un α unique. Les travaux dans ce domaine sont essentiellement théoriques (Dong *et al.*, 2002). La question qui se pose est alors : comment relier des variations de propriétés de surface des cellules au coefficient α ? A ce jour les tentatives ont été assez infructueuses. Si comme le laisse penser les modèles, une distribution de α est à l'origine de déplacements bien plus importants que prédit avec un α unique, il faut absolument pouvoir relier la distribution de α à une ou des distributions des propriétés de surface des

cellules. Il y a là, à notre avis, un réel challenge qui par ailleurs va nécessiter des techniques pour caractériser l'hétérogénéité des populations. Le paramètre dont la mesure de distribution semble le plus accessible est le potentiel zêta des bactéries. Relier la distribution du potentiel zêta d'une population cellulaire à une distribution de α pourrait être une première étape pour résoudre la problématique liée à l'hétérogénéité des populations bactériennes.

3.2.2. Milieux hétérogènes

La plus part des travaux sur le déplacement de bactéries ou de colloïdes se font sur des matériaux homogènes. Or, le transport bactérien en milieu homogène et en milieu hétérogène peut être très différent comme indiqué par nos résultats. Le rôle de l'hétérogénéité des sols dans le comportement de transport de bactéries est encore mal défini même si les résultats de cette étude et d'autres indiquent que l'hydrodynamique peut être un facteur déterminant. Comment les mécanismes de déposition ou de détachement sont-ils influencés par les écoulements qui ont lieu dans un sol ? Il nous semble qu'une piste à explorer est : quel est le poids de l'hydrodynamique forcément très complexe qui a lieu dans des milieux poreux (on peut imaginer des fluctuations des lignes courants, des fluctuations des force d'arrachement, etc...) sur les processus de détachement ? Comment prendre en compte l'hétérogénéité des phases solides présentes ? La quantification des sites favorable à la déposition (charges positives, culs de sac...) et défavorable à la déposition (charges négatives, écoulements préférentiels...) permettront une meilleure caractérisation des milieux hétérogènes.

3.2.3. L'origine du phénomène de la désorption lente des bactéries

La littérature est riche en travaux portant sur la déposition. Il semble que le problème du détachement a reçu beaucoup moins d'attention. Par exemple, alors qu'on dispose de relations pour évaluer la déposition en fonction de paramètres liés aux cellules, au milieu et à l'écoulement ; on n'a rien de similaire pour le détachement.

Les expériences de transport bactérien en colonnes ont permis de constater qu'il existe une désorption lente et continue de cellules bactériennes déposées dans les milieux poreux. D'autres on fait le même constat et indiquent ne pas trouver de lien entre un

paramètre cinétique rendant compte du phénomène et les paramètres caractérisant leurs milieux et leur cellules. Le où les mécanismes à l'origine de cette désorption sont inconnus et pourtant, dans une perspective de protection des ressources en eau, il semble bien nécessaire d'évaluer non seulement la capacité de rétention, mais aussi les causes de mise en circulation de bactéries préalablement retenues. Des analyses à échelle du pore serait peut-être à envisager pour caractériser les forces possibles à ces échelles. De plus la combinaison avec des modèles soit mécanistes, soit plus empiriques pourraient permettre de tester des hypothèses comme par exemple celle formulée dans le paragraphe 1.2 ci-dessus. Plus généralement, il nous semble que les efforts de modélisation pourraient porter sur la prise en compte des hétérogénéités qu'elles soient d'origine physique, chimiques ou liées aux populations microbiennes.

3.2.4. Transport en milieux non saturés

Bien que les conditions saturées existent (nappe, sols engorgés) les conditions non saturées de loin les plus fréquentes pour les sols cultivés et les milieux naturels. Les études de transport en conditions non saturées sont très rares (Fuller *et al.* 2000). Il semble nécessaire d'étendre l'étude du transport bactérien à des conditions plus proches de la réalité ; c'est-à-dire un milieu non saturé avec des alternances dans les flux hydriques. Le passage à de telles conditions soulève bien entendu de nombreux problèmes expérimentaux et en particulier le suivi dans le milieu de souches cibles ainsi que la connaissance de la dynamique des ces populations. On peut penser que dans ce domaine les techniques de la biologie moléculaire (FISH, RT PCR, etc...) permettront des avancées

L'étape ultime serait l'étude au champ des répercussions sur l'environnement et la santé publique de la pratique d'épandage d'effluents provenant de stations d'épuration. Dans ce cas aussi, les outils de la biologie moléculaire seront essentiels pour suivre dans le temps et dans l'espace les populations microbiennes.

Références Bibliographiques

Références Bibliographiques

A

- (1997). Response to congress on use of decentralized wastewater treatment systems. US Environmental Protection Agency. Washington, DC.
- Absolom, D. R., Lamberti, F. V., Policova, Z., Zingg, W., van Oss, C. J., Neumann, A. W., (1983).** Surface thermodynamics of bacterial adhesion. *Applied and Environmental Microbiology* 46(1):90-97.
- Abu-Lail, N. I., Camesano, T. A., (2003).** Role of lipopolysaccharides in the adhesion, retention, and transport of *Escherichia coli* JM109. *Environmental Science and Technology* 37(10):2173-2183.
- Alami, Y., Achouak, W., Marol, C., Heulin, T., (2000).** Rhizosphere soil aggregation and plant growth promotion of sunflowers by an exopolysaccharide-producing *Rhizobium* sp strain isolated from sunflower roots. *Applied and Environmental Microbiology* 66(8):3393-3398.
- Amarger, N., (2002).** Genetically modified bacteria in agriculture. *Biochimie* 84(11):1061-1072.
- Artz, R. R. E., Townend, J., Brown, K., Towers, W., Killham, K., (2005).** Soil macropores and compaction control the leaching potential of *Escherichia coli* O157 : H7. *Environmental Microbiology* 7(2):241-248.
- Ausland, G., Stevik, T. K., Hanssen, J. F., Kohler, J. C., Jenssen, P. D., (2002).** Intermittent filtration of wastewater - removal of fecal coliforms and fecal streptococci. *Water Research* 36(14):3507-3516.

B

- Barton, J. W., Ford, R. M., (1995).** Determination of Effective Transport-Coefficients for Bacterial Migration in Sand Columns. *Applied and Environmental Microbiology* 61(9):3329-3335.

- Barton, J. W., Ford, R. M., (1997).** Mathematical model for characterization of bacterial migration through sand cores. *Biotechnology and Bioengineering* 53(5):487-496.
- Becker, M. W., Collins, S. A., Metge, D. W., Harvey, R. W., Shapiro, A. M., (2004).** Effect of cell physicochemical characteristics and motility on bacterial transport in groundwater. *Journal of Contaminant Hydrology* 69(3-4):195-213.
- Bengtsson, G., Lindqvist, R., (1995).** Transport of Soil Bacteria Controlled by Density-Dependent Sorption Kinetics. *water Resources research* 31(5):1247-1256.
- Bergendahl, J., Grasso, D., (2000).** Prediction of colloid detachment in a model porous media: hydrodynamics. *Chemical Engineering Science* 55(9):1523-1532.
- Bertrand, R., Roig B. , (2007).** Evaluation of enrichment-free PCR-based detection on the *rfbE* gene of *Escherichia coli* O157 - Application to municipal wastewater. *Water Research* 41:1280-1286.
- Bhattacharjee, S., Chen, J. Y., Elimelech, M., (2000).** DLVO interaction energy between spheroidal particles and a fiat surface. *Colloids and Surfaces a-Physicochemical and Engineering Aspects* 165(1-3):143-156.
- Bhattacharjee, S., Elimelech, M., Borkovec, M., (1998).** DLVO interaction between colloidal particles: Beyond Derjaguin's approximation. *Croatica Chemica Acta* 71(4):883-903.
- Bhattacharjee, S., Ko, C. H., Elimelech, M., (1998).** DLVO interaction between rough surfaces. *Langmuir* 14(12):3365-3375.
- Bhattacharjee, S., Ryan, J. N., Elimelech, M., (2002).** Virus transport in physically and geochemically heterogeneous subsurface porous media. *Journal of Contaminant Hydrology* 57(3-4):161-187.
- Blanchard, D. C., and Syzdek, L.D., (1972).** Concentration of bacteria in jet drops from bursting bubbles. *Journal of Geophysic Research* 77:5087-5099.
- Bolster, C. H., Mills, A. L., Hornberger, G. M., Herman, J. S., (1999).** Spatial distribution of deposited bacteria following miscible displacement experiments in intact cores. *water Resources research* 35(6):1797-1807.

- Bolster, C. H., Mills, A.L., Hornberger, G., Herman, J., (2000).** Effect of intra-population variability on the long-distance transport of bacteria. *Journal of ground water* 38:370-375.
- Bos, R., Busscher, H. J., (1999).** Role of acid-base interactions on the adhesion of oral streptococci and actinomyces to hexadecane and chloroform - influence of divalent cations and comparison between free energies of partitioning and free energies obtained by extended DLVO analysis. *Colloids and Surfaces B-Biointerfaces* 14(1-4):169-177.
- Bos, R., van der Mei, H. C., Busscher, H. J., (1999).** Physico-chemistry of initial microbial adhesive interactions - its mechanisms and methods for study. *Fems Microbiology Reviews* 23(2):179-230.
- Bradford, S. A., Bettahar, M., (2005).** Straining, attachment, and detachment of *Cryptosporidium* oocysts in saturated porous media. *Journal of Environmental Quality* 34(2):469-478.
- Bradford, S. A., Bettahar, M., (2006).** Concentration dependent transport of colloids in saturated porous media. *Journal of Contaminant Hydrology* 82(1-2):99-117.
- Bradford, S. A., Simunek, J., Bettahar, M., Tadassa, Y. F., van Genuchten, M. T., Yates, S. R., (2005).** Straining of colloids at textural interfaces. *water Resources research* 41(10).
- Bradford, S. A., Simunek, J., Bettahar, M., Van Genuchten, M. T., Yates, S. R., (2003).** Modeling colloid attachment, straining, and exclusion in saturated porous media. *Environmental Science & Technology* 37(10):2242-2250.
- Bradford, S. A., Simunek, J., Bettahar, M., van Genuchten, M. T., Yates, S. R., (2006).** Significance of straining in colloid deposition: Evidence and implications. *water Resources research* 42(12):Art. No. W12S15.
- Bradford, S. A., Simunek, J., Walker, S. L., (2006).** Transport and straining of E-coli O157 : H7 in saturated porous media. *water Resources research* 42(12).
- Bradford, S. A., Yates, S. R., Bettahar, M., Simunek, J., (2002).** Physical factors affecting the transport and fate of colloids in saturated porous media. *water Resources research* 38(12):Art. No. 1327.

- Brouwer, H., (1984).** Ground water pollution microbiology. In: C.P., B. G. a. G., editor. Element of soil science and ground water hydrology. New York: Wiley. p 9-38.
- Brown, D. G., Abramson, A., (2006).** Collision efficiency distribution of a bacterial suspension flowing through porous media and implications for field-scale transport. *Water Research* 40(8):1591-1598.
- Brown, D. G., Stencel, J. R., Jaffe, P. R., (2002).** Effects of porous media preparation on bacteria transport through laboratory columns. *Water Research* 36(1):105-114.
- Bullitt, E., Makowski, L., (1998).** Bacterial adhesion pili are heterologous assemblies of similar subunits. *Biophysical Journal* 74(1):623-632.
- Busscher, H. J., Weerkamp, A. H., van der Mei, H. C., van Pelt, A. W., de Jong, H. P., Arends, J., (1984).** Measurement of the surface free energy of bacterial cell surfaces and its relevance for adhesion. *Appl Environ Microbiol* 48(5):980-983.
- Busscher, H. J., Weerkamp, A.H., van der Mei, H.C., van Pelt, A.W.J., de Jong, H.P. and, Arends J., (1984).** Measurement of the Surface Free Energy of Bacterial Cell Surfaces and its Relevance for Adhesion. *Applied and Environmental Microbiology* 48(5):980-983.

C

- Cail, T. L., Hochella, M. F., (2005).** The effects of solution chemistry on the sticking efficiencies of viable *Enterococcus faecalis*: An atomic force microscopy and modeling study. *Geochimica Et Cosmochimica Acta* 69(12):2959-2969.
- Camesano, T. A., Logan, B. E., (1998).** Influence of fluid velocity and cell concentration on the transport of motile and nonmotile bacteria in porous media. *Environmental Science & Technology* 32(11):1699-1708.
- Camper, A. K., Hayes, J. T., Sturman, P. J., Jones, W. L., Cunningham, A. B., (1993).** Effects of Motility and Adsorption Rate Coefficient on Transport of Bacteria through Saturated Porous-Media. *Applied and Environmental Microbiology* 59(10):3455-3462.