
Le césium dans l'environnement

1.1. Caractéristique et origine du césium dans les sols

1.1.1. Caractéristiques chimiques et nucléaires du césium

Le césium (Cs) appartient, comme le lithium (Li), le sodium (Na), le potassium (K) et le rubidium (Rb), à la classe des métaux alcalins. Chimiquement, le Cs présente un seul degré d'oxydation correspondant au cation Cs^+ . Il possède 31 isotopes dont la masse atomique varie de 114 à 145 $g \cdot mol^{-1}$. Parmi eux, seul l'isotope 133 est stable. La période de décroissance radioactive est supérieure à l'année uniquement pour les isotopes 134 (2,2 ans), 135 ($2,9 \times 10^6$ ans) et 137 (30 ans). Le ^{137}Cs , émetteur β^- , donne naissance avec un rendement de 94,6 % au ^{137m}Ba de période 2,55 min et avec un rendement de 5,4 % au baryum 137 stable. Le ^{137m}Ba conduit au baryum 137 stable, avec une émission gamma (661,7 keV, rendement 85 %).

1.1.2. Origine naturelle du césium

Le Cs naturel (^{133}Cs) est présent dans l'écorce terrestre à raison de 1 - 5 $mg \cdot kg^{-1}$ (ATSDR, 2004; Wedepohl and Turekian, 1961). Il se présente sous forme oxydée (Cs_2O) dans un minerai, appelé pollucite ($(Cs,Na)[AlSi_2O_6] \cdot nH_2O$). Il existe également sous forme d'hydroxyde ($CsOH$), de carbonate, (Cs_2CO_3), de nitrate ($CsNO_3$) et de chlorure ($CsCl$). La plupart des composés formés à partir du Cs sont très solubles dans l'eau (ATSDR, 2004). Les autres isotopes du Cs n'existent pas à l'état naturel.

1.1.3. Origine anthropique du césium

ESSAIS D'ARMES NUCLEAIRES

Pendant la période 1945-1980, les essais nucléaires atmosphériques ont libéré dans l'environnement une quantité de ^{137}Cs estimée à 948 PBq, qui s'est peu à peu déposée à la surface de la planète. Les essais souterrains et sous-marins ont rejeté environ 200 PBq de ^{137}Cs (Agalesdes et al., 2000). Le dépôt cumulé qui en a résulté est évalué à 142 $kBq \cdot m^{-2}$ pour l'hémisphère nord et 35 $kBq \cdot m^{-2}$ pour l'hémisphère sud (UNSCEAR 2000).

REJETS DES INSTALLATIONS NUCLEAIRES EN FONCTIONNEMENT NORMAL

Le cœur d'un réacteur de 1300 mégawatts électrique (MWe) contient en fin de cycle environ 400 PBq de ^{137}Cs confinés à l'intérieur du combustible. En fonctionnement normal, une faible fraction de ce Cs se retrouve rejetée dans l'environnement. Lors du retraitement du combustible irradié, le ^{137}Cs est extrait avec les autres produits de fission. A titre d'exemple, dans sa "fiche radionucléide" de 2001 consacrée au ^{137}Cs , l'Institut de Protection et de

Sûreté Nucléaire (IPSN) (actuellement IRSN) donne une estimation de rejet annuel sous forme liquide de 1,3 GBq de ^{137}Cs pour un réacteur nucléaire de 1300 MWe et de 1,3 TBq pour l'usine de retraitement de la Hague en 1999. Les ^{134}Cs et ^{135}Cs sont également présents dans les rejets liquides et gazeux issus des différentes étapes de retraitement du combustible.

REJETS ACCIDENTELS

En 1957, les accidents de Kyshtym (Tcheliabinsk, Russie) et de Windscale (Royaume-Uni) ont entraîné des rejets en ^{137}Cs de respectivement 26,64 TBq (UNSCEAR 2000) et 22 TBq (Agalesdes et al., 2000). L'activité du ^{137}Cs émis dans l'environnement lors de l'accident de Tchernobyl est estimée à 85 PBq. Le dépôt a pu atteindre plusieurs MBq.m^{-2} à proximité du site, alors qu'en Europe occidentale, notamment en France, le dépôt était de l'ordre de quelques kBq.m^{-2} à quelques dizaines de kBq.m^{-2} . Plus récemment, lors de l'accident de Fukushima, jusqu'à 10 GBq.m^{-2} de ^{137}Cs ont été rejetés dans l'environnement.

1.2. Cas des sols de Fukushima

L'accident nucléaire de la centrale de Fukushima Daiichi, survenu le 11 mars 2011 à la suite d'un tremblement de terre suivi d'un tsunami, a entraîné la formation d'un nuage radioactif porté par les vents qui s'est déposé ensuite par lessivage (pluies) sur les sols et le couvert végétal, majoritairement vers le nord-ouest du Japon (Endo et al., 2012; Fujiwara et al., 2012; Morino et al., 2011). Ce nuage était principalement composé de ^{137}Cs et de ^{131}I à hauteur de $1,5 \times 10^{17}$ et $1,3 \times 10^{16}$ Bq, respectivement (Chino et al., 2011).

Les quelques mois qui ont suivi l'accident, différentes équipes de recherches ont mesuré la concentration en Cs dans les sols sur un périmètre allant jusqu'à 100 km autour de la centrale (Endo et al., 2012; Kato et al., 2012; Yoshida and Takahashi, 2012; MEXT, 2011a, b, c). Les activités mesurées atteignaient jusqu'à $1,0 \times 10^7$ Bq.m^{-2} pour le ^{137}Cs . Il a été montré que l'activité du ^{137}Cs décroît en fonction de la profondeur du sol. Les études montrent que 90 % de l'activité est mesurée sur les 5 premiers centimètres du sol et 70 % sur les 2 premiers centimètres du sol (Fujiwara et al., 2012; Kato et al., 2012; Matsunaga et al., 2013). Cette localisation superficielle est la même quelle que soit l'utilisation des sols - sols forestier, sols de prairies, sols agricoles - (Koarashi et al., 2012; Takahashi et al., 2015). Toutes ces études suggèrent un lien étroit entre la concentration en Cs dans l'horizon de surface du sol et la quantité d'argile et de matière organique des sols (Kato et al., 2012; Saito et al., 2014; Takahashi et al., 2015).

2. Comportement du césium dans les sols

Le Cs est connu pour être très peu mobile dans le sol (Cornell, 1993; Sawhney, 1972, 1970, 1969). Sa mobilité est régie par différents processus d'origine physico-chimique et biologique. Des paramètres comme la nature des substrats minéraux ou organique, la concentration en Cs, la présence d'ions compétiteurs, le pH, les conditions

d'oxydo-réduction, ainsi que la température, peuvent influencer directement ou indirectement cette mobilité (Cornell, 1993).

2.1. Phénomène d'adsorption-désorption

Le principal mécanisme qui permet d'expliquer la mobilisation du Cs dans les sols est le phénomène d'adsorption-désorption. L'adsorption est un phénomène de surface par lequel des molécules se fixent à l'interface sol/eau ou sol/air. La désorption est le phénomène inverse qui permet la libération des molécules adsorbées à la surface du solide. Selon les énergies de liaisons impliquées, l'adsorption peut être de deux types : l'adsorption physique ou l'adsorption chimique (Alloway, 1995; Kabata-Pendias and Pendias, 2001; McBride, 1989). Pour le Cs, seule l'adsorption chimique entre en jeu.

L'adsorption chimique, ou chimisorption, résulte d'une attraction spécifique de haute affinité. Cette adsorption met en jeu des liaisons chimiques fortes avec un échange d'électrons entre la surface du solide et les molécules adsorbées. Les propriétés du solide s'en trouvent modifiées. Les liaisons chimiques mises en jeu peuvent être de type ionique, covalente ou de coordination. Ce type de sorption peut être réversible et dépend du pH et des conditions physico-chimiques du milieu. Le Cs est concerné par des liaisons de type ionique en raison de son unique charge positive.

2.2. Rôle des composants abiotiques des sols dans la mobilité du césium

Parmi les composants du sol, en raison de leurs caractéristiques chimiques, les micas et les minéraux argileux, contrairement aux oxydes, à la calcite ou aux silicates, sont connus pour adsorber spécifiquement et plus fortement le Cs. Ils sont très fortement impliqués dans le comportement du Cs dans les sols (Cornell, 1993; Komarneni, 1979; Sawhney, 1970).

2.2.1. Les argiles

Globalement, de par leurs caractéristiques chimiques (notamment leur électronégativité et leur structure en feuillets (phyllosilicates), les argiles possèdent une surface spécifique élevée, la capacité d'absorber de l'eau et donc de gonfler, et une capacité d'échange cationique (CEC). Ces caractéristiques influencent la rétention du Cs sur ces minéraux. En effet, l'électronégativité des argiles et la CEC influencent les processus d'échange cationique et donc la structure de l'argile et la nature des sites d'adsorption affectant la sorption du Cs (Jacobs and Tamura, 1960; Sawhney, 1970). Pour des concentrations élevées en Cs, l'adsorption sur l'argile se fait sur des sites présents à la surface. Ces sites sont non spécifiques au Cs et l'adsorption est fortement influencée par la teneur en cations majeurs dans l'eau et par la valeur de la CEC de l'argile. Par exemple, une montmorillonite qui possède une plus forte CEC

qu'une illite, adsorbe plus de Cs lorsqu'il est présent à forte concentration ($>10^{-3}$ mol.L⁻¹) (Bradbury and Baeyens, 2000; Cornell, 1993; Nakao et al., 2008; Sawhney, 1972, 1970).

Cependant, la situation est différente pour des concentrations en traces de Cs ($< 10^{-8}$ mol.L⁻¹). Dans ce cas, par exemple, l'illite adsorbe plus de Cs à partir d'une solution à faible concentration qu'une montmorillonite (Cornell, 1993). Cette différence de comportement s'explique par la présence de sites d'adsorption spécifiques à chaque type d'argile. L'illite contient des sites interfoliaires qui ont une forte spécificité pour le Cs alors que les montmorillonites possèdent de nombreux sites non spécifiques au Cs (Cornell, 1993; Nakao et al., 2008).

CAS PARTICULIER DE L'ILLITE

Parmi toutes les argiles présentes dans un sol, l'illite est connue pour influencer la mobilité du Cs grâce à la présence de sites spécifiques au Cs. Cette argile non gonflante de type 2:1, dont les interfeuilletts ont toujours la même épaisseur limitant ainsi les échanges ioniques et donc la désorption, est souvent utilisée pour étudier le processus d'adsorption et de désorption du Cs (Figure 1). Les expérimentations en laboratoire et les modélisations utilisant des illites saturées en Ba, Ca, Cs, K, Na ou Sr ont permis de définir des CECs de l'illite. Les valeurs obtenues varient entre 3,5 et 26 cmol.kg⁻¹ (Cornell, 1993; Poinssot et al., 1999; Sawhney, 1970). Compte tenu de ces variations, Bradbury et Baeyens, (2005) ont choisi une valeur de référence pour la CEC de 20 cmol.kg⁻¹ et recommandent que le Cs soit le cation utilisé pour l'indice de référence. Pour l'illite, la CEC se répartit sur plusieurs sites de fixation. Les sites principaux de fixation appelés « planar site » sont des sites d'échange non-spécifiques au Cs et correspondent à environ 80 % de la CEC totale de l'illite. L'illite est connue pour avoir en plus des sites d'échange non-spécifiques de surface, deux autres types de sites d'adsorption avec une sélectivité variable au Cs : i) des sites intermédiaires appelés site de type II correspondant à environ 20 % de la CEC totale et ii) des sites FES pour frayed edge sites correspondants à 0,25 % de la CEC (Fan et al., 2014; Jacobs and Tamura, 1960; Sawhney, 1970). Les sites FES ont une affinité particulièrement élevée pour le Cs (Sawhney, 1970; Staunton and Roubaud, 1997). Ces différences d'affinité impliquent que la proportion de Cs adsorbé sur les argiles diminue avec l'augmentation de concentration en Cs. En effet, une fois les sites FES (en faible proportion) saturés, l'affinité des autres sites étant plus faible, la quantité de Cs adsorbée n'augmente quasiment plus (Sawhney, 1972; Staunton and Roubaud, 1997). En outre, la nature des FES et des sites de type II est telle qu'ils sont principalement accessibles aux cations de faibles énergies d'hydratation – K⁺, Rb⁺, NH₄⁺. Ces cations concurrencent donc le Cs pour la sorption sur ces sites. Cette compétition chimique par échange ionique avec le Cs⁺ correspond à une mobilisation directe du Cs.

Des modèles sont utilisés pour calculer la rétention du Cs en concentration trace ($<10^{-8}$ mol.L⁻¹) dans des environnements variés (Cremers et al., 1988; Preter, 1990). Un autre modèle, le modèle GCS pour « generalized cesium sorption » a été développé pour calculer la sorption du Cs sur les roches riches en argile à de plus fortes concentrations (comme celles des déchets radioactifs) (Bradbury and Baeyens, 2000; Maes et al., 2008). Dans ce modèle, l'illite est l'unique phase de sorption et les seuls sites d'adsorption du Cs considérés sont les sites de type II et les sites de surface.

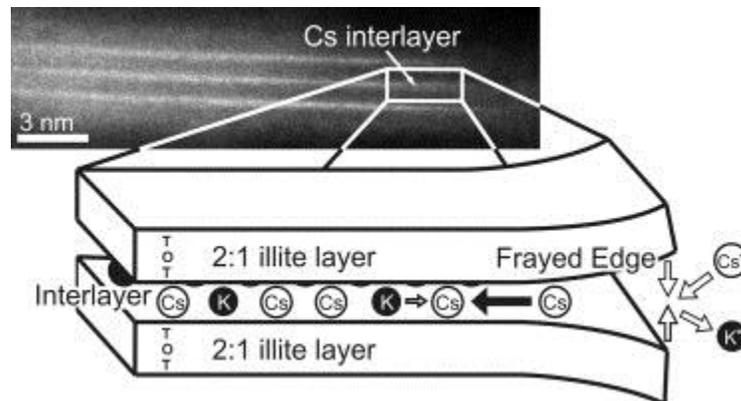


Figure 1 : Schéma d'une illite et de l'incorporation du Cs dans les espaces interfoliaires et les sites FES (Fuller et al., 2015)

2.2.2. La matière organique

Contrairement à l'adsorption sur les argiles, l'adsorption du Cs sur la matière organique, pourtant caractérisée elle aussi par une surface spécifique importante, est négligeable. La matière organique influe plutôt de manière indirecte sur la mobilité du Cs (Rigol et al., 2002). En effet, la présence de matière organique et plus spécifiquement d'acides humique et fulvique dans un sol diminue l'adsorption du Cs sur les argiles en masquant les sites de fixation du Cs (Dumat and Staunton, 1999; Dumat et al., 1997; Rigol et al., 2002). Ainsi l'augmentation du pourcentage de matière organique du sol réduit l'adsorption de Cs (Staunton, 2002). L'étude de Koarashi et al. (2012) réalisée à partir de sols forestiers riches en matière organique montre que le Cs est plus mobile que dans un sol en contenant moins. Ils suggèrent eux aussi que cela est dû au blocage des sites de fixation du Cs sur l'argile du sol par la matière organique. Fan et al. (2014), suggèrent que ce sont les molécules d'acide humique qui bloqueraient les sites FES et les sites de type II sur l'illite à l'adsorption du Cs.

2.2.3. Paramètres physico-chimiques influençant la mobilité du césium dans les sols

LE PH

Le Cs ne pouvant pas être hydrolysé ou former des complexes, il est présent sous la forme Cs^+ dans une large gamme de pH. Le pH du sol intervient, par conséquent, uniquement dans la mesure où il affecte les propriétés d'échange du substrat (Cornell, 1993). Différentes études ont montré qu'en fonction du minéral, la rétention du Cs était plus ou moins rapide. Dans le cas de l'argile utilisée, l'illite, la rétention du Cs est peu dépendante du pH, sur une gamme entre 4 et 10 (Wendling et al., 2004) qui correspond à celle de la plus grande majorité des sols.

LE POTENTIEL D'OXYDO-REDUCTION

Comme l'adsorption du Cs implique un échange d'ion, la rétention de cet élément devrait être affectée par une variation du potentiel d'oxydo-réduction. Mais comme pour le pH, il a été montré que le potentiel redox n'affectait pas l'adsorption du Cs (Lee et al., 2007) et donc sa mobilité. Il peut affecter la mobilité du Cs de la même façon que le pH, de manière indirecte en fonction du minéral retenant le Cs.

LA TEMPERATURE

Peu d'études portent sur l'effet de la température sur la mobilité du Cs. Et les résultats sont très variables. Pour le cas de l'illite, il a été montré qu'entre 20 et 80°C les propriétés de l'illite restent inchangées pour les sites de surface et de type II, mais que la sorption du Cs diminue d'un facteur 4 sur les FES à 80 °C (Chen et al., 2014a). Dans un sol où la température peut atteindre 50°C, les propriétés de l'illite resteront donc les mêmes qu'à 20°C.

LES AUTRES ELEMENTS CHIMIQUES

L'adsorption du Cs dépend surtout de la composition en autres cations puisque cette réaction d'adsorption est en réalité un échange d'ion. L'affinité relative du Cs dépend donc de la présence de cations compensateurs de charge. Ces cations sont, par ordre décroissant de compétition avec Cs^+ : $\text{K}^+ \gg \text{NH}_4^+ > \text{Rb}^+ > \text{Na}^+ > \text{Ca}^{2+}$. Cette affinité pour les sites d'adsorption très spécifiques (FES) de l'illite est largement déterminée par la petite sphère d'hydratation (sphère de molécule d'eau autour de l'atome), plus que par le rayon ionique de l'élément (Benedicto et al., 2014; Staunton and Roubaud, 1997).

2.3. Rôle des composants biotiques dans la mobilité du césium

Les différents paramètres physico-chimiques cités précédemment ainsi que les minéraux du sol peuvent être modifiés ou altérés par les microorganismes (et les plantes) présents dans (à la surface de) ces sols. En effet, les

bactéries, les champignons et les racines des plantes, jouent un rôle important dans le cycle biogéochimique des éléments minéraux (dont les radionucléides), grâce à des processus métaboliques directs comme la respiration microbienne, ou indirects en modifiant les conditions redox et le pH ambiant, en produisant des ligands ou des nouveaux biominéraux ou encore en modifiant la surface des minéraux. Ces interactions contrôlent leur mobilité et peuvent être à la base de méthodes de bioremédiation des environnements contaminés.

2.3.1. Rôle direct ou indirect des bactéries sur la mobilité du césium

De nombreuses bactéries sont capables de vivre en présence de radioactivité. En effet, lors de l'accident nucléaire de Tchernobyl, par exemple, une étude microbiologique des sols a montré que la diversité bactérienne n'était pas affectée (Chapon et al., 2012; Ragon et al., 2011). Dans le cas du césium, en plus de supporter la radioactivité, les bactéries peuvent également agir sur sa mobilité en l'immobilisant ou en le désorbant des minéraux du sol. Les propriétés chimiques du Cs impliquent que les réactions avec les microorganismes soient moins nombreuses qu'avec d'autres radionucléides (Avery, 1996). En effet, contrairement aux radionucléides comme le technétium (^{90}Tc), l'uranium (^{238}U), le neptunium (^{237}Np) et le plutonium (^{238}Pu , ^{239}Pu , ^{240}Pu et ^{241}Pu) dont la mobilité est influencée par leur spéciation en solution (réactions d'oxydo-réductions) elle-même influencée par les microorganismes, la mobilisation du Cs est limitée à des réactions d'échange cationique et de sorption/désorption (Brookshaw et al., 2012). La modification de la mobilité du Cs par les bactéries présentes dans l'environnement peut alors provenir d'une part de mécanismes directs par échange du Cs avec des ions compétiteurs qui entraînent la libération du Cs dans la solution du sol (Hinton et al., 2006), d'autre part des mécanismes indirectes par modification de la stabilité des minéraux sur lesquels le Cs est sorbé.

ROLE DIRECT DES BACTERIES SUR LA MOBILITE DU CESIUM

Ayant des propriétés similaires à celles du Cs, le K et NH_4^+ en sont des compétiteurs directs. Certains microorganismes du sol sont capables justement de produire des ions ammonium dans l'environnement à partir de l'urée notamment (Brookshaw et al., 2012). Ces ions ammonium libérés dans le sol pourront, par échange ionique, désorber le Cs des argiles du sol et le rendre ainsi mobile dans la solution du sol.

Des études ont toutefois montré que certaines bactéries sont capables d'immobiliser le Cs. En effet, Parekh et al. (2008) montrent que dans un sol contaminé autoclavé, 60 % de Cs en plus était mobilisé en solution par rapport à un sol non autoclavé. Les microorganismes du sol pourraient ainsi influencer l'immobilisation du Cs dans un sol sachant que l'autoclavage peut également modifier la matière organique et influencer la mobilité du Cs. L'immobilisation peut se faire par biosorption du Cs sur les parois des microorganismes ou sur les exopolysaccharides libérés dans le milieu par les microorganismes. La biosorption, dépendante du pH, est un mécanisme de fixation physico-chimique sur les parois de microorganismes vivants ou morts. Elle est passive car

seuls des processus d'interactions ioniques avec les groupements présents à la surface des parois bactériennes interviennent (Gabr et al., 2008; Volesky, 1990). Mao et al. (2011) montrent, par exemple, que l'exopolymère PFC02 produit par *P. fluorescens* C-2 permet de sorber du Cs de façon optimale à pH 8,0 par échange ionique présent en solution. Zhu et al. (2010) observent quant à eux que *P. alcaligenes* est capable de sorber également le Cs à partir d'une solution contaminée.

Une autre possibilité d'immobilisation est l'accumulation du Cs à l'intérieur des cellules bactériennes. La bioaccumulation est un mécanisme actif n'intervenant que chez des organismes vivants car il dépend du métabolisme de l'espèce considérée (Volesky, 1990). En effet, plusieurs microorganismes sont capables d'accumuler le Cs, i.e. *E. coli*, *A. variabilis*, *C. salina*, *Rhodococcus sp*, *K. palustris*, *Ochrobactrum spp.* and *M. luteus* (Avery and Tobin, 1993; Avery et al., 1992; Borst-Pauwels, 1993; Ivshina et al., 2013; Reed et al., 1981; Tišáková et al., 2013). Les voies de transfert influençant l'absorption du Cs par les bactéries sont les systèmes de transport de cations monovalents comme le potassium (Avery et al., 1992; Avery, 1996; Kuwahara et al., 2011). Le pH et la concentration en cation monovalent (autre que le Cs) influencent l'accumulation du Cs dans les cellules bactériennes (Avery et al., 1992). Parmi les nombreuses voies de transfert du potassium existantes au sein des membranes cellulaires microbiennes, le symport K^+/H^+ , nommé Kup, semble être le plus utilisé pour l'accumulation du Cs. En effet, une étude sur un mutant Kup-, et plus précisément de la protéine TrkD chez *E. coli*, a montré une nette diminution de l'accumulation du Cs dans la cellule (Bossemeyer et al., 1989). Cette protéine TrkD codant pour le fonctionnement du système Kup permet donc le passage du Cs à l'intérieur des cellules microbiennes.

A trop forte dose, le Cs devient toxique puisque, bien qu'il possède les mêmes propriétés physico-chimiques que le potassium, il n'a pas de rôle dans le métabolisme microbien (Avery, 1996). La toxicité provient alors du manque de potassium. Le sodium peut inhiber l'effet toxique du Cs sur la croissance microbienne (Avery et al., 1992).

Cette capacité d'immobilisation du Cs par biosorption et/ou bioaccumulation n'est pas systématique chez les bactéries. En effet, des bactéries telles que *Pseudomonas fluorescens*, *Pseudomonas aeruginosa* ou *Thiobacillus intermedius* ne sorbent et n'accumulent pas le Cs, et à faible concentration (inférieure à 10 mmol.L⁻¹ de Cs) leur croissance n'est pas modifiée (Appanna et al., 1996; Tomioka et al., 1992).

ROLE INDIRECTE DES BACTERIES SUR LA MOBILITE DU CESIUM

Une autre possibilité de mobiliser le Cs est de modifier la stabilité de minéraux sur lesquels le Cs est sorbé, par altération minérale (Brookshaw et al., 2012; Cornell, 1993; Mapelli et al., 2012). L'altération minérale est le fait de phénomènes de dissolution ou d'altération sous l'action de métabolites bactériens : c'est la bioaltération (Hailiang Dong et al., 2009; Gadd, 2010; Uroz et al., 2009; Wendling et al., 2005a, 2005b). En effet, au cours de leur croissance, les bactéries peuvent utiliser les minéraux comme source d'énergie, e.g. accepteur d'électrons ou pour

leur besoin nutritionnel (Ehrlich, 1996). Elles libèrent alors dans l'environnement des métabolites tels que les sidérophores et les acides organiques qui peuvent avoir des effets sur les minéraux du sol. Ces différents métabolites sont capables d'altérer chimiquement par dissolution les minéraux contenant le polluant et ainsi déstructurer les minéraux et libérer le Cs. Les différents acides organiques et chélateurs libérés par les bactéries dans l'environnement ont ainsi une triple action sur l'altération des minéraux : i) ils adhèrent aux surfaces des minéraux et en extraient des nutriments par transfert d'électrons, ii) ils cassent les liaisons O-O, et iii) ils chélatent les ions dans la solution en accélérant indirectement la dissolution du minéral par déséquilibre électrique (Uroz et al., 2009). Ce mécanisme de bioaltération est influencé par le degré de cristallinité des minéraux et leur structure moléculaire mais également par les paramètres physico-chimiques (pH, température) favorisant le développement bactérien (Mapelli et al., 2012).

Concernant les argiles, leur bio-altération est essentiellement due à la réduction ou à la complexation du fer structural (Hailiang Dong et al., 2009). L'argile la plus étudiée en termes d'altération est la smectite seule ou en mélange avec l'illite ou la kaolinite. Il a été montré que parmi tous les minéraux étudiés, la smectite était la plus bio-altérable (plus rapidement et de façon plus étendue : 1 à 55 % avec une moyenne de 26 %), alors que l'illite est la moins altérable (de 1 à 25 %) (Hailiang Dong et al., 2009).

L'altération des argiles par des microorganismes peut produire un minéral secondaire, c'est la biominéralisation. Une smectite, par exemple, en présence de *Schewanella oneidensis* est altérée en illite et donne un mélange illite-smectite visible au microscope électronique à transmission (Kim et al., 2004). C'est également le cas pour des silicates qui peuvent être altérés en dolomite (Sanz-Montero and Rodríguez-Aranda, 2009).

Cette interaction bactérie-minéraux influence largement la biogéochimie des sols, et son implication dans la mobilisation des polluants, notamment les métaux est largement étudiée (Dong and Lu, 2012; Gadd, 2010; Uroz et al., 2009).

Les sidérophores

Les sidérophores sont des chélatants organiques ayant une très forte affinité pour le fer. La constante d'affinité du complexe Fe-sidérophores est de l'ordre de 10^{23} à 10^{52} M^{-1} selon la nature chimique des sidérophores (Clarke et al., 1987; Hernlem et al., 1999). Cette affinité est bien plus importante que celle déterminée pour l'EDTA (10^{20} M^{-1}) (Nowack et al., 2001) ou les acides organiques de faible poids moléculaire tel que l'acide oxalique ($10^{7.5} \text{ M}^{-1}$) (Perrin, 1979). Ils sont synthétisés par les bactéries, les champignons et les plantes en conditions aérobies pour séquestrer et transporter le Fe sous forme de complexe jusqu'à la cellule (Hider and Kong, 2010). Le fer une fois complexé dans le sol peut alors traverser les membranes cellulaires via des récepteurs membranaires. Le complexe est dissocié à l'intérieur de la cellule sans aucune modification chimique du sidérophore (Braud et al., 2009; Clarke et al., 1987; Yeterian et al., 2010). Leur production est régulée par la concentration en Fe du sol ($< 10 \mu\text{mol.L}^{-1}$)

mais également la nature et la concentration en C et N, le taux de phosphate, le pH, le taux d'aération, la présence d'éléments traces (Mn, Mo, Zn), la température (O'Sullivan and O'Gara, 1992) et la composition du sol, notamment la teneur en argiles (Neubauer et al., 2000). Actuellement, plus de 500 sidérophores de structures différentes, dont la taille varie entre 200 et 2000 Da, ont été décrits (Boukhalfa and Crumbliss, 2002). Ils sont classés en trois groupes selon les groupements fonctionnels utilisés pour complexer le fer : les hydroxamates, les catécholates et les carboxylates (Baakza et al., 2004; Miethke and Marahiel, 2007; Raymond et Dertz, 2004) (Figure 2). Les hydroxamates ont une constante d'affinité avec le fer (10^{30} M^{-1}) moins importante que celle des catécholates et hydroxamates (10^{40} M^{-1}) (Ahmed and Holmström, 2014). Ces groupes bidentés, comportant deux sites de fixation et peuvent être présents en double ou triple dans un même sidérophore ; c'est pourquoi un sidérophore peut être bi-, tétra- ou hexadentés.

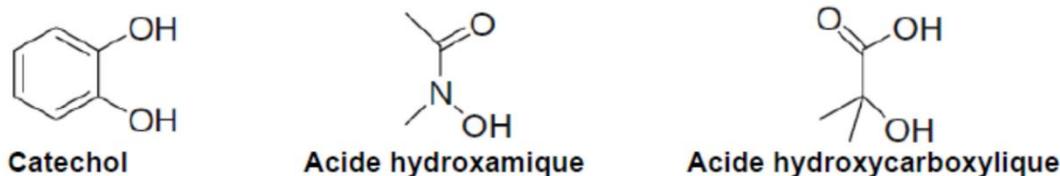


Figure 2 : Les différents groupements responsable de la fixation du fer (ou autres métaux) (Raymond et Dertz., 2004)

Leur concentration dans la rhizosphère peut atteindre 10^{-7} à 10^{-8} M (Powell et al., 1980) et il a été montré que *Pseudomonas sp* pouvait produire jusqu'à 875 mg de sidérophore par gramme de biomasse dans un milieu sans fer (Bossier et al., 1988).

Les sidérophores des *Pseudomonas fluorescents*

Les bactéries appartenant au genre *Pseudomonas* ont été isolées dans de nombreux habitats tels que les sols, les sédiments, les végétaux ainsi que les eaux douces et marines (O'Sullivan and O'Gara, 1992). Il apparaît comme l'un des taxons bactériens les plus importants du sol (Garbeva et al., 2004), où les populations indigènes de *Pseudomonas fluorescents* sont très fréquentes (Latour et al., 1999). Ce genre possède des rôles clés dans les sols en tant qu'agent de biocontrôle (O'Sullivan and O'Gara, 1992) mais aussi dans la stimulation de la croissance végétale ainsi qu'en bioremédiation (Garbeva et al., 2004). Comme leur nom l'indique, les *Pseudomonas fluorescent* grâce à la production de la pyoverdine, un sidérophore très étudié qui donne cette couleur jaune-vert (Meyer, 2000). En plus de la pyoverdine, ils produisent différents types de sidérophores : la pyochéline, la

pseudomonine, l'acide pyridine-2,6-dithiocarboxylique, la quinolobactine, la corrugatine et la nocardamine (Budzikiewicz, 1997; Cornelis and Matthijs, 2002).

La pyoverdine est une molécule complexe (1500 Da) composée de trois parties : i) un composé dihydroxyquinoline formant le chromophore fluorescent (en vert). Ce chromophore possède un atome d'azote chargé positivement; ii) une chaîne latérale reliée au groupement amine du chromophore contenant un acide carboxylique ou amide selon l'espèce (en bleu) et iii) une chaîne peptidique de longueur variable liée au groupement carboxylique du chromophore par un groupement amide (en noir) (Cezard et al., 2015; Meyer, 2000; Visca et al., 2007) (Figure 3). Les groupes hydroxamate et catécholate lui confèrent un pouvoir de complexation élevé (elle atteint $10^{30.8} \text{ M}^{-1}$ pour le fer) (Albrecht-Gary et al., 1994). Près de 100 pyoverdines différentes sont aujourd'hui décrites (Cezard et al., 2015; Meyer et al., 2008).

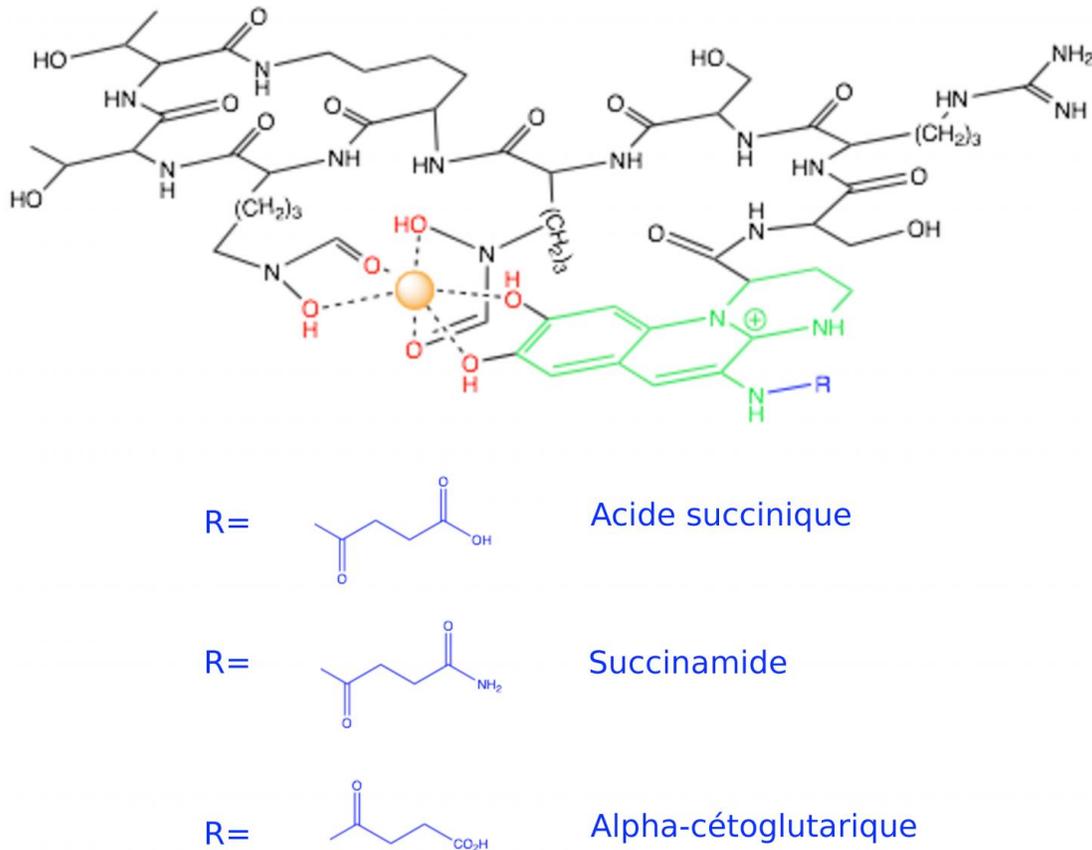


Figure 3 : Structure de la pyoverdine synthétisée par *P. aeruginosa* (*Pseudomonas* la plus étudiée). Le chromophore est représenté en vert et la chaîne peptidique de 8 acides aminés, en noir. La chaîne peptidique de *P. fluorescens* ATCC 17400, bactérie utilisée dans cette étude, est composée de ces éléments : Q-DAla-DLys-Gly-Gly-OHAsp-DGln/Dab-Ser-DAla-cOHO_{rn}. Les atomes impliqués dans la liaison du fer (sphère orange) sont représentés en rouge. En bleu, sont représentées les différentes chaînes latérales possibles.

Tableau 1. Bactéries capables d'altérer des minéraux

Genre bactérien	Mécanismes impliqués	Minéral solubilisé	Références
<i>Arthrobacter</i>	synthèse de sidérophores production d'acide	hornblende	(Kalinowski et al., 2000)
<i>Azospirillum</i>	gluconique	phosphate	(Rodriguez et al., 2004)
<i>Azotobacter</i>	production d'acide dihydroxybenzoïque et synthèse de sidérophores	pyrite, glauconite, olivine, limonite, hématite	(Hameeda et al., 2006)
<i>Geobacter</i>	réduction du fer ferrique production d'acide	oxyde de fer	(Childers et al., 2002)
<i>Rhanella</i>	gluconique	hydroxyapatite	(Kim et al., 1998)
<i>Streptomyces</i>	Synthèse de sidérophores	hornblende phosphate olivine	(Liermann et al., 2000) (Hameeda et al., 2006) (Torres et al., 2014)
<i>Pseudomonas</i>	Production d'acide gluconique Synthèse de sidérophores	montmorillonite vermiculite smectite kaolinite olivine	(Kuhn et al., 2013) (Müller, 2009) (Claire Ferret et al., 2014) (Maurice et al., 2001) (Torres et al., 2014)
<i>Shewanella</i>	Synthèse de sidérophores	minéraux argileux smectite	(Esnault et al., 2013) (Perdrial et al., 2009)
<i>Enterobacter</i>	Production d'exsudats	illite	(Wendling et al., 2005b)
<i>Ralstonia</i>	Production d'exsudats	illite	(Wendling et al., 2005b)
<i>Bacillus</i>	Production d'acide oxalique, d'acide tartrique Production d'exsudats	illite, biotite et feldspath illite	(Sheng and He, 2006) (Sheng et al., 2008) (Wendling et al., 2005b)

Le fer complexé par les sidérophores du sol provient de la solution du sol où il est présent sous forme libre à 10^{-17} M (Gram, 1996) ou alors des minéraux constitutifs des sols. Il a en effet été montré que les bactéries étaient capables de complexer, *via* des sidérophores, le fer provenant directement des minéraux comme de la hornblende, des feldspaths, des hydroxydes de fer, des silicates d'aluminium ou encore des oxydes de manganèse (Tableau 1) et ainsi d'altérer les minéraux (Kraemer, 2004). Des auteurs ont par ailleurs étudié directement l'effet des sidérophores purifiés comme la pyoverdine ou la pyocheline et des sidérophores commerciaux comme les trihydroxamates : *i.e.* DFOB (desferrioxamine-B), DFOD (desferrioxamine-D), DFOM (desferrioxamine mesylate) ou encore des monohydroxamates comme AAH (acide acéto-hydroxamique) sur l'altération des minéraux (Tableau 2). Ces sidérophores se comportent de la même façon que la pyoverdine en complexant le fer des minéraux mais avec des constantes d'affinité plus faibles que la pyoverdine (pyoverdine : 10^{32} M⁻¹ ; DFOB : $10^{30,5}$ M⁻¹ ; AAH : $10^{28,3}$ M⁻¹ ; pyocheline : 10^5 M⁻¹) (Braud et al., 2009a; Cezard et al., 2015; Hider and Kong, 2010)

Les sidérophores appliqués à la bioremédiation

En plus du fer, les sidérophores sont capables de complexer d'autres métaux divalents comme Pb, Cu, Zn, Cd, Ni ou des divalents et trivalents comme Mn, Co et Al ainsi que des actinides comme Th, U et Pu avec une affinité toujours plus faible que celle pour le Fe (Braud et al., 2009b; Claire Ferret et al., 2014; Meyer et al., 2002; Peterson et al., 2004; Schalk et al., 2011). Cette capacité à complexer les métaux et donc à influencer leur mobilité est utilisée pour la bioremédiation des sols contaminés par les métaux par une action directe en complexant le métal à éliminer ou par une action indirecte en complexant des métaux constitutifs de minéraux conduisant à leur altération et à l'élimination indirecte du métal à éliminer. La pyoverdine et la pyocheline, des sidérophores de *Pseudomonas aeruginosa*, sont connus pour complexer une large gamme de métaux, *i.e.* Ag, Al, Cd, Co, Cr, Cu, Eu, Ga, Hg, Mn, Ni, Pb, Sn, Tb, Tl et Zn (Braud et al., 2009a, 2009b; C. Ferret et al., 2014a; Schalk et al., 2011). La pyoverdine a des constantes de stabilité plus élevées pour les métaux trivalents alors que la pyocheline complexe plus spécifiquement les ions divalents. Des sidérophores ont également joué un rôle important dans la mobilisation de métaux à partir de déchets de mine ou de sols contaminés. Plusieurs métaux (*i.e.* Fe, Ni et Co) ont été mobilisés à partir de déchets d'une ancienne mine d'uranium en présence de sidérophores produits par *P. fluorescens* (Edberg et al., 2010). La mobilisation du Fe est directe par complexation alors que celle de Ni et Co peut être entraînée par d'autres exsudats bactériens ou par altération du minerais. Il a été démontré que les sidérophores produits par *Agrobacterium radiobacter* permettaient de rendre plus biodisponible de manière indirecte environ 54 % de l'As à partir d'un sol contaminé par des métaux (Wang et al., 2011). Récemment, il a également été constaté que les pyoverdines pouvaient mobiliser indirectement U(VI) et d'autres métaux à partir de déchets de mines d'uranium (Behrends et al., 2012).

Tableau 2 : Sidérophores impliqués dans l'altération de minéraux

Sidérophores impliqué	Concentration en sidérophore	Minéral altéré	Métal dissous	Référence
DFOD	535 $\mu\text{mol.L}^{-1}$	Smectite	Fe et Al	(Haack et al., 2008)
	150 $\mu\text{mol.L}^{-1}$	Goethite		(Kraemer et al., 1999)
AAH	10 mmol.L^{-1}	Goethite	Fe et Al	(Holmén and Casey, 1996)
	496 $\mu\text{mol.L}^{-1}$	Smectite		(Haack et al., 2008)
	501 $\mu\text{mol.L}^{-1}$			
	50-240 $\mu\text{mol.L}^{-1}$			(Haack et al., 2008)
DFOB	1 $\mu\text{mol.m}^{-2}$	Smectite		(Kuhn et al., 2013)
	150 $\mu\text{mol.L}^{-1}$	Montmorillonite	Fe	(Simanova, 2011)
	40 $\mu\text{mol.L}^{-1}$	Goethite		(Kraemer et al., 1999)
	80 $\mu\text{mol.L}^{-1}$		Pb	(Carrasco et al., 2008)
	50 $\mu\text{mol.L}^{-1}$	Hornblende		(Reichard et al., 2007)
	24 et 120 $\mu\text{mol.L}^{-1}$			(Liermann et al., 2000)
	240 $\mu\text{mol.L}^{-1}$	Kaolinite	Zn, Pb, Cd	(Rosenberg and Maurice, 2003)
	150 $\mu\text{mol.L}^{-1}$	Zéolite	Fe, Al, Si, V, Ga, As, Sb, Mn	(Karimzadeh et al., 2013)
	250 $\mu\text{mol.L}^{-1}$	Roche volcanique		(Casentini and Pettine, 2010)
	Ferrichrome	40 $\mu\text{mol.L}^{-1}$	Goethite	Fe
Biscaberine	13 $\mu\text{mol.L}^{-1}$	Ferrihydrite	Fe	(Yoshida et al., 2002)
Pseudobactine	240 $\mu\text{mol.L}^{-1}$	Hématite		(Hersman et al., 1995)
Biscaberine	13 $\mu\text{mol.L}^{-1}$	Goethite	Fe	(Yoshida et al., 2002)
DFOM	50 $\mu\text{mol.g}^{-1}$	Sol	Fe et Al	(Illmer, 2006)
Pyoverdine	250 $\mu\text{mol.L}^{-1}$	Smectite	Fe et Al	(Ferret et al., 2014)
Pyochelin	250 $\mu\text{mol.L}^{-1}$	Smectite	Fe	(Ferret et al., 2014)

Concernant le Cs, il est connu pour avoir une affinité quasi nulle avec les chélateurs : i.e. la constante d'affinité du Cs avec l'EDTA et le NTA est de $10^{1.3}$ and $10^{0.85}$ respectivement (Reinoso-Maset et al., 2013; Smith et al., 2003). Aucune étude n'a encore montré le rôle indirect des sidérophores spécifiquement sur la libération de Cs. Wendling et al. (2005b) ont montré que des exsudats de *Enterobacter*, *Ralstonia* et *Bacillus* ajoutés à une illite dopée en Cs permettaient une désorption du Cs, mais dans cette étude, la composition des exsudats bactériens est inconnue et le rôle spécifique des sidérophores n'est pas déterminé.

Les acides organiques

Les bactéries sont également capables de synthétiser des acides organiques tels que l'acide citrique, oxalique, lactique, gluconique, formique et succinique (Gadd, 2004; Vyas and Gulati, 2009). Ou encore des acides forts tels que l'acide hydrocyanique. C'est le cas par exemple de *Pseudomonas fluorescens* qui peut produire plusieurs acides organiques – à des concentrations allant jusqu'à 14 mg.mL^{-1} d'acides organiques total - dont l'acide citrique, gluconique ou encore l'acide formique (Vyas and Gulati, 2009) et de l'acide hydrocyanique (Gadd, 2000). Ces acides sont capables, comme les sidérophores d'altérer un minéral en acidifiant le milieu, en solubilisant le K, Al, Fe et Si contenus dans ces minéraux (Tableau 3). Ces acides ont aussi des propriétés complexantes mais bien plus faibles que celles des sidérophores. La constante d'affinité du fer avec l'acide oxalique et l'acide citrique est de 10^8 et 10^{12} respectivement (Perrin, 1979), et varie en fonction du minéral et des autres composés présents. Lorsque les sidérophores et les acides organiques sont présents dans le même milieu, alors l'altération est plus importante. Par exemple, l'acide oxalique seul n'a pas d'effet sur la dissolution de la goethite mais associé à un sidérophore (DFOB) le minéral peut être dissout de façon plus importante qu'en présence du DFOB seul (Simanova, 2011). Cette altération peut être utilisée en bioremédiation car elle déstructure le minéral et peut solubiliser les polluants initialement sorbés. Il a par exemple été montré que l'acide citrique et l'acide oxalique permettaient une solubilisation d'aluminium et une désorption indirecte du Cs (Wendling et al., 2005a, 2005b, 2004). Chiang et al. (2011) montrent également que le Cs peut être mobilisé indirectement à partir d'un sol contaminé par différents acides organiques par ordre décroissant d'efficacité : acide citrique > tartrique > oxalique > succinique > acétique. Ils suggèrent que les H^+ protonnent les groupes hydroxyles (OH et OH_2) et les atomes d'oxygène présents à la surface des minéraux du sol et que cette protonation permet aux acides organiques de former des complexes avec des cations tels que Al et Fe, ce qui libère le Cs et le Si du sol.

Tableau 3 : Acides organiques impliqués dans l'altération de minéraux

Acides organiques impliqués	Concentration en acide	Minéral altéré	Références
	20 mmol.L ⁻¹	Sol contaminé en Cs	(Chiang et al., 2011)
Acide citrique	500 µmol.L ⁻¹	Goethite	(Reichard et al., 2007)
	25, 50, 100, 250, 500 mmol.L ⁻¹	Kaolinite, illite, montmorillonite	(Kong et al., 2014)
	50 et 100 µmol.L ⁻¹	Goethite	(Reichard et al., 2007)
	200 µmol.L ⁻¹		(Cervini-Silva and Sposito, 2002)
Acide oxalique	20 mmol.L ⁻¹	Sol	(Chiang et al., 2011)
	3 mmol.L ⁻¹	Hématite	(Hersman et al., 1995)
	25, 50, 100, 250, 500 mmol.L ⁻¹	Kaolinite, illite, montmorillonite	(Kong et al., 2014)
Acide malique	750 µmol.L ⁻¹	Goethite	(Reichard et al., 2007)
Acide succinique	20 mmol.L ⁻¹	Sol	(Chiang et al., 2011)
Acide tartrique	20 mmol.L ⁻¹	Sol	(Chiang et al., 2011)
Acide acétique	20 mmol.L ⁻¹	Sol	(Chiang et al., 2011)
Acide ascorbique	2 mmol.L ⁻¹	Hématite	(Hersman et al., 1995)

Les biofilms bactériens

Classiquement les bactéries forment un biofilm à la surface des minéraux qui facilite l'altération du minéral (Brookshaw et al., 2012; Gorbushina, 2007), en améliorant le contact entre bactéries et minéraux. Ces biofilms sont des « matrices hétérogènes de micro-organismes maintenus ensemble et étroitement liés à des surfaces sous-jacentes par des exopolysaccharides (EPS) » (Rosenberg, 1989). Ces biofilms peuvent être constitués de bactéries uniquement mais également de racines et d'hyphes de champignons (Singh et al., 2006). C'est un microenvironnement dans lequel des gradients physico-chimiques se créent (pH, teneur en oxygène...) (Flemming and Wingender, 2010) par la production de métabolites, comme les acides organiques et les sidérophores et en raison des contraintes de diffusion qui concourent à la création de ces gradients. Ces modifications physico-chimiques entraînent l'altération des substrats comme les minéraux argileux, les silicates, les phosphates, les carbonates ou les oxy-hydroxydes de fer (Gorbushina, 2007; Grant et al., 2012; Seiffert et al., 2014). Il est cependant difficile de séparer les effets d'une biodégradation physique de ceux d'une biodégradation chimique au sein d'un biofilm.

S'ils sont capables d'altérer les minéraux, les biofilms sont également impliqués dans la bioremédiation des polluants. Les bactéries du biofilm peuvent dégrader les polluants organiques (Edwards and Kjellerup, 2013), et immobiliser les métaux et les radionucléides (Barkay and Schaefer, 2001). En effet, les EPS et les autres biopolymères produits dans les biofilms présentent d'excellentes propriétés de liaison avec les métaux, avec divers degrés de spécificité et d'affinité. Les cations sont liés au biopolymères bactériens par interaction électrostatique avec des groupes fonctionnels chargés négativement tels que les acides uroniques, les groupes phosphoryles associés aux composants de la membrane ou des groupes carboxyliques d'acides aminés. Certains polymères extracellulaires qui entourent les cellules sont également capables de chélater certains métaux et de les lier à la surface cellulaire. Le biofilm a donc un très fort pouvoir d'immobilisation par biosorption des métaux (Gadd, 2001; Pal and Paul, 2008).

2.3.2. Rôle des plantes sur la mobilité du césium

Comme les bactéries, les plantes sont capables de produire des exsudats par leurs racines en réponse à un stress ou une toxicité dans l'environnement proche des racines. Ces exsudats racinaires sont composés d'acides organiques (e.g. acide citrique, oxalique, malate, succinate...) et de phytosidérophores qui, par le même mécanisme que pour ceux des bactéries (voir paragraphe 2.3.1), pourront avoir un effet sur les composants du sol et sur certains métaux (Rajkumar et al., 2010, 2009). En effet, les phytosidérophores ont une forte affinité pour plusieurs métaux (e.g. Cd, Ni, Pb, Sn, AsO₄, AsO₂, Mn, Co, Cu, Fe) et en revanche se lient très faiblement à Al et Cr (Ruggiero et al., 1999). Les études réalisées avec des sols contaminés ou non ont montré que les phytosidérophores sont plus efficaces dans la mobilisation de Fe, Cu, Zn, Ni et Cd du sol que des chélateurs synthétiques ou des sidérophores microbiens

(Awad and Römheld, 2000; G. Singh et al., 2008). De la même façon que pour les sidérophores bactériens, aucun lien n'a encore été montré entre les phytosidérophores et le Cs. Le Cs peut tout de même être prélevé par la plante sous forme de cation présent uniquement dans la solution du sol bien qu'il n'ait aucun rôle nutritif connu pour celle-ci. A trop forte concentration en solution, le Cs peut même devenir toxique pour les plantes en bloquant la nutrition en potassium (Marschner, 2011; White and Broadley, 2000). Aucune différence d'absorption par les plantes n'a encore été montrée entre les différents isotopes du Cs (radioactifs ou non) (Avery, 1996).

ABSORPTION DU CESIUM PAR LES PLANTES

L'étude des mécanismes d'absorption du Cs par les plantes date des années 40 (Collander, 1941) où les voies de transfert du Cs du sol vers les racines des plantes étaient déjà proposées comme étant identiques à celles du potassium. Mais les deux éléments sont encore une fois en compétition. En effet, l'accumulation du Cs dans la plante diminue avec l'augmentation du potassium extracellulaire (Cline and Hungate, 1960; Nishita et al., 1962; Smolders et al., 1996). Des études caractérisant les interactions entre le K, NH_4^+ et le Cs, montrent que l'absorption du Cs par les plantes diminue de façon plus importante en présence de K que de NH_4^+ (Shaw et al., 1992). L'absorption du Cs est également inhibée par les cations divalents ($\text{Ba}^{2+} > \text{Mg}^{2+} \geq \text{Ca}^{2+}$) (Handley and Overstreet, 1961; Smolders et al., 1996).

Le Cs, s'il est présent en forte concentration dans la solution du sol, peut également être toxique pour la plante. La toxicité du Cs, qui peut se traduire par une nécrose des feuilles et des racines des plantes (Cline and Hungate, 1960; Kordan, 1987), est due à sa compétition avec les cations cités ci-dessus (K^+ , NH_4^+ , Ca^{2+}) qui sont des éléments essentiels au bon développement des plantes et plus particulièrement avec le potassium. En effet, plusieurs études ont montré qu'à trop forte concentration, le Cs inhibe l'activité d'enzymes activées par le potassium (Avery, 1996) ainsi que les chaînes principales de transport nutritif du potassium des membranes plasmiques des cellules végétales. Une concentration excessive en Cs dans la rhizosphère pourrait donc induire un manque de potassium dans les plantes. La croissance d'un certain nombre d'espèces végétales, comme le haricot, la tomate, *Arabidopsis* et le riz, sont inhibées pour des concentrations en Cs dans la rhizosphère supérieure à $200 \mu\text{mol.L}^{-1}$ (Cline and Hungate, 1960; Kordan, 1987; White and Broadley, 2000).

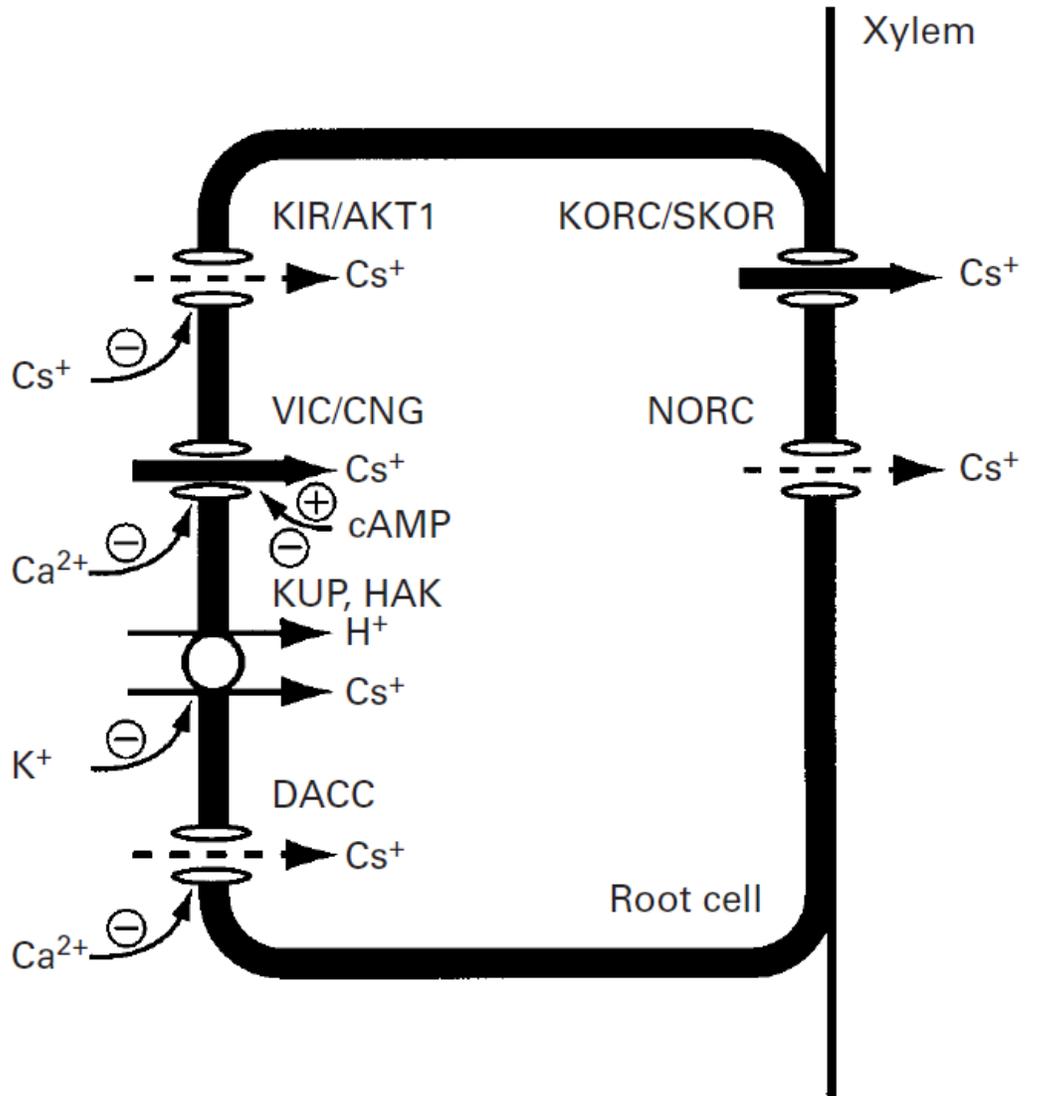


Figure 4 : Schéma des mécanismes de transport du Cs à travers la membrane plasmique des cellules racinaires. La contribution relative de chaque mécanisme réalisée à partir d'un modèle par White et Broadley est matérialisée par la largeur des flèches. L (White and Broadley, 2000)

MECANISMES MOLECULAIRES IMPLIQUES DANS L'ABSORPTION DU CESIUM PAR LES RACINES

Parmi les nombreuses voies de transfert du potassium du sol vers les cellules racinaires, des études ont montré que le Cs était capable d'en emprunter plusieurs (Figure 4):

- Les canaux VIC (Voltage-insensitive cation) présents dans la membrane plasmique des cellules racinaires des céréales (White, 1999). Cette voie de transport est indépendante de la concentration en Cs en solution mais est inhibée par la présence de Ca^{2+} (White, 2000). La modélisation faite par White and Broadley (2000) et une expérience sur *Arabidopsis* par Broadley et al. (2001) montrent que les canaux VIC sont la principale entrée du Cs dans les cellules racinaires et qu'elle est inhibée par une forte concentration en potassium dans la solution du sol ;
- La famille des transporteurs HAK/KUP (high affinity K^+ transporter) est largement étudiée sur la plante de référence, *Arabidopsis* depuis plusieurs années. Ce symport K^+/H^+ permet au Cs de traverser la membrane racinaire (Alemán et al., 2014; White and Broadley, 2000). Ce transport est également inhibé par une augmentation de la concentration en potassium de la solution du sol (White and Broadley, 2000) ;
- Les canaux KIR (Inward-rectifying potassium) présents dans la membrane plasmique des cellules racinaires, peuvent être codés par plusieurs gènes (AKT1, KAT1, AtKC1 et SKT1) en fonction de la plante (*Arabidopsis thaliana*, *Brassica napus*, Tomato) (Dreyer et al., 1997; Lagarde et al., 1996; Nakamura, 1995; Zimmermann et al., 1998). Cette voie de transport du Cs est inhibée lorsque la concentration en potassium est faible et que celle en Cs est forte dans la solution du sol. Par contre, lorsque la concentration en potassium est de l'ordre du milli-molaire dans la solution du sol, ce transport est favorisé (White and Broadley, 2000) ;
- Les canaux perméables au calcium (DACC pour depolarization-activated Ca^{2+} channels) sont également perméables au Cs (White, 1998; White, 2000, 1999, 1997). Ils sont également sensibles à la concentration en Ca^{2+} dans la solution du sol et excluent le Cs dès 1 mM de Ca^{2+} dans la solution du sol. Cette voie de transport n'est pas la voie d'absorption principale du Cs (White and Broadley, 2000).

TRANSLOCATION

Une fois dans la racine, le Cs peut être transloqué vers les parties aériennes en passant dans le xylème de la plante. De la même façon que pour l'absorption, le Cs emprunte les voies de transfert du potassium et principalement les canaux KORC (K^+ -selective outward-rectifying potassium channels) qui sont spécifiques au potassium contrairement au NORC (nonspecific outward-rectifying channels) (Maathuis and Sanders, 1996) (Figure 4).