

La biocalcification bactérienne en milieu marin et ses applications

Julia Vincent^{1,2,*}, Béatrice Colin¹, Isabelle Lanneluc¹, Philippe Refait², René Sabot², Marc Jeannin², et Sophie Sablé¹

¹ LIENSs UMR 7266 CNRS La Rochelle Université, avenue M. Crépeau, 17000 La Rochelle, France

² LaSIE UMR 7356 CNRS La Rochelle Université, avenue M. Crépeau, 17000 La Rochelle, France

Reçu le 12 janvier 2023 / Accepté le 10 mars 2023

Résumé. La précipitation du carbonate de calcium (CaCO_3) biologiquement induite en milieu marin joue un rôle important dans le cycle biogéochimique du carbone. Cette biocalcification est gouvernée par quatre facteurs clés : le taux de carbone inorganique dissous dont dépend le taux de carbonates (CO_3^{2-}) dans le système, le taux d’ions calciques (Ca^{2+}), le pH et la disponibilité des sites de nucléation c’est-à-dire des zones de cristallisation primaire de la phase solide du minéral. Les bactéries impliquées dans la biocalcification marine vont alors agir sur un ou plusieurs de ces facteurs. Ce processus naturel, qui se produit dans divers contextes géologiques, peut être imité afin de développer un certain nombre de technologies permettant la séquestration des métaux lourds, la protection des métaux contre la corrosion, la restauration et le renforcement de matériaux préexistants et la consolidation de matériaux granulaires. Cette étude passe en revue les différentes activités métaboliques microbiennes menant à la précipitation du CaCO_3 ainsi que leurs applications potentielles en milieu marin.

Mots clés : biocalcification bactérienne / métabolismes bactériens / environnement marin / applications biotechnologiques

Abstract. Marine bacterial biocalcification and its applications. Biologically induced calcium carbonate (CaCO_3) precipitation in the marine environment plays an important role in the biogeochemical carbon cycle. This biocalcification is governed by four key factors: the level of dissolved inorganic carbon on which the level of carbonates (CO_3^{2-}) in the system depends, the level of calcium ions (Ca^{2+}), the pH and the availability of nucleation sites, i.e., areas of primary crystallisation of the mineral solid phase. The bacteria involved in marine biocalcification will then act on one or more of these factors. This natural process, which occurs in a variety of geological settings, can be mimicked to develop a number of technologies for the sequestration of heavy metals, the protection of metals against corrosion, the restoration and reinforcement of pre-existing materials and the consolidation of granular materials. This study reviews the different microbial metabolic activities leading to the precipitation of CaCO_3 and their potential applications in the marine environment.

Keywords: bacterial biocalcification / bacterial metabolisms / marine environment / biotechnology applications

1 Introduction

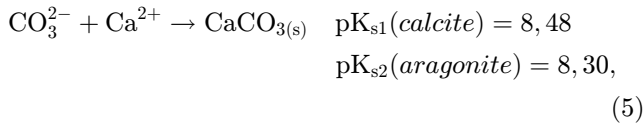
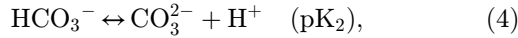
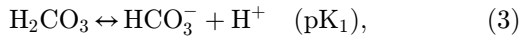
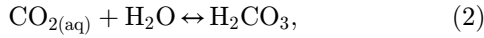
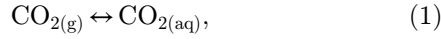
La biominéralisation est un processus conduisant à la précipitation de minéraux inorganiques par des organismes vivants, aussi bien des procaryotes que des eucaryotes [1–3]. Ce phénomène est couramment rencontré au sein de différents environnements (sol, eau douce, eau de mer). L’activité biologique des organismes impliqués dans la biominéralisation conduit à des biominéraux de composition variée tels que le carbonate de calcium (CaCO_3), le

sulfate de calcium ou gypse (CaSO_4), le disulfure de fer ou pyrite (FeS_2), le dioxyde de silicium ou quartz (SiO_2), le fluorure de calcium ou fluorite (CaF_2), ... [4]. Il a été estimé que 50 % de tous les biominéraux formés se composent de calcium, le plus abondant étant le carbonate de calcium (CaCO_3) [2]. Ce type de biominéralisation est appelé biocalcification ou précipitation de CaCO_3 favorisée biologiquement.

La précipitation de CaCO_3 dépend du pH et de la concentration en carbonates (CO_3^{2-}) qui font partie intégrante d’un équilibre dont les équations sont listées de (1)–(4) [5]. L’interaction entre les ions CO_3^{2-} et Ca^{2+} conduit ainsi à la formation de CaCO_3 sous différentes

* e-mail: julia.vincent1@univ-lr.fr

formes allotropiques telles que la calcite ou l'aragonite. Ces formes anhydres de CaCO_3 se différencient entre elles par leur structure cristallographique, leur procurant une morphologie et une constante de solubilité pK_s distinctes (Éq. (5)) [6].



La réaction d'équilibre (Éq. (1)) entre le dioxyde de carbone atmosphérique ($\text{CO}_{2(\text{g})}$) et le CO_2 dissous ($\text{CO}_{2(\text{aq})}$) stabilise l'équilibre des carbonates dans son ensemble. La réaction (2) a lieu mais sa constante d'équilibre K_0 est très basse et ne modifie pas les équilibres acido-basiques car l'acide carbonique H_2CO_3 est une espèce non chargée. C'est pourquoi, en règle générale, le CO_2 dissous et l'acide carbonique sont traités comme une seule et même espèce. L'acide carbonique H_2CO_3 , l'ion bicarbonate HCO_3^- et l'ion carbonate CO_3^{2-} vont évoluer dans un milieu en suivant les équations (3) et (4). Des valeurs différentes des constantes d'acidité (pK_1 et pK_2) sont retrouvées dans la littérature, et sont dépendantes du milieu considéré: en eau douce, $\text{pK}_1 = 6,68$ et $\text{pK}_2 = 10,33$ [7]; en eau de mer, $\text{pK}_1 = 6,1$ et $\text{pK}_2 = 9,3$ [8]. L'ensemble des équations de (1)–(5) correspond à ce que l'on appelle l'équilibre calco-carbonique. Une augmentation de pH va engendrer le déplacement de l'équilibre des carbonates (Éqs. (1)–(4)) favorisant ainsi la précipitation de CaCO_3 (Éq. (5)).

Les organismes impliqués dans la biocalcification vont alors agir sur un ou plusieurs facteurs: le taux de carbone inorganique dissous dont dépend le taux de carbonates (CO_3^{2-}), le taux d'ions calciques, le pH et la disponibilité des sites de nucléation c'est-à-dire des lieux de cristallisation primaire de la phase solide du minéral [2]. Cette activité des organismes vivants peut être directe ou indirecte [9,10]. Ainsi, la précipitation spécifique de CaCO_3 de façon contrôlée (MBC pour minéralisation biologique-ment contrôlée) se fait essentiellement chez les eucaryotes, qui contrôlent par leur métabolisme le site de nucléation, la composition, la localisation et la morphologie des biominéraux [11–13]. Les coraux [14,15] et les coccolithophoridés (eucaryotes unicellulaires planctoniques) [16,17] élaborent par exemple des exosquelettes calcifiés de façon contrôlée. Par ailleurs, la précipitation induite du CaCO_3 a lieu essentiellement chez les procaryotes et notamment chez les bactéries [2,4]. Dans la minéralisation biologiquement induite (MBI), les sous-produits métaboliques des bactéries interagissent avec les ions présents dans l'environnement cellulaire. La participation des cellules dans la composition,

la localisation et la nucléation des minéraux est alors limitée mais néanmoins nécessaire [2]. La matrice organique issue du vivant, constituée par exemple de substances polymériques extracellulaires (EPS pour extracellular polymeric substances) et d'acides aminés, est impliquée dans la biocalcification et va influencer la morphologie et la composition des cristaux par des interactions entre le minéral et la matière organique [18]. Le processus microbien de biocalcification fait ainsi intervenir des bactéries biocalcifiantes appartenant à différents taxons, impliquant différents métabolismes, et qui sont retrouvées dans des environnements variés tels que les sols calcaires, l'eau douce et l'eau de mer [2], [18–22].

L'étude des microorganismes biocalcifiants et de leur métabolisme influençant la précipitation de CaCO_3 ont permis d'ouvrir de nouvelles perspectives d'applications. La biocalcification pourrait favoriser la protection des structures métalliques contre la corrosion en milieu marin, en créant une barrière à la diffusion de l'oxygène, et augmenter leur longévité. La précipitation bactérienne de CaCO_3 permettrait également de séquestrer certaines molécules telles que les métaux lourds. De plus, ce processus de biocalcification pourrait être utilisé comme moyen de biocimentation pour le renforcement et la consolidation des sols et du sable [23–26] ou encore pour la réparation d'ouvrages en matériaux cimentaires (biocicatrisation de fissures par exemple) [27,28]. Enfin, la conception de nouveaux biomatériaux respectueux de l'environnement [2,29], notamment pour la consolidation du littoral [30,31], a une place prépondérante comme application directe de la biocalcification bactérienne.

2 Biocalcification chez les bactéries marines

Dans l'environnement marin, les structures calcaires rocheuses naturelles telles que les beachrocks et les stromatolithes sont formées naturellement sous l'action des microorganismes induisant une précipitation de CaCO_3 sur plusieurs centaines voire milliers d'années [32–34]. Les beachrocks ou grès de plage sont le résultat d'une lithification (processus de compactage et de cimentation) des sédiments littoraux (sables ou graviers) par un ciment carbonaté tel que l'aragonite ou la calcite magnésienne, en milieu intertidal [35]. De même, les stromatolithes sont des dépôts stratifiés de CaCO_3 qui résultent d'épisodes successifs d'accrétion et de lithification, de sédiments et de tapis microbiens (assemblages multicouches de microorganismes correspondant à des biofilms épais et ancrés sur un support) [34].

Les microorganismes biocalcifiants marins appartiennent en grande majorité au domaine des *Bacteria*. C'est pourquoi seule la biocalcification bactérienne est développée dans cette revue. Comme nous l'avons souligné plus haut, il semble que la biocalcification bactérienne n'ait pas de fonction aussi spécifique que celle rencontrée chez les macroorganismes (ossature, carapace, œufs, ...). Le CaCO_3 formé pourrait conférer des avantages sélectifs aux cyanobactéries en fournissant un bouclier protecteur contre l'exposition à une lumière intense, en offrant un moyen d'améliorer l'absorption des nutriments ou en

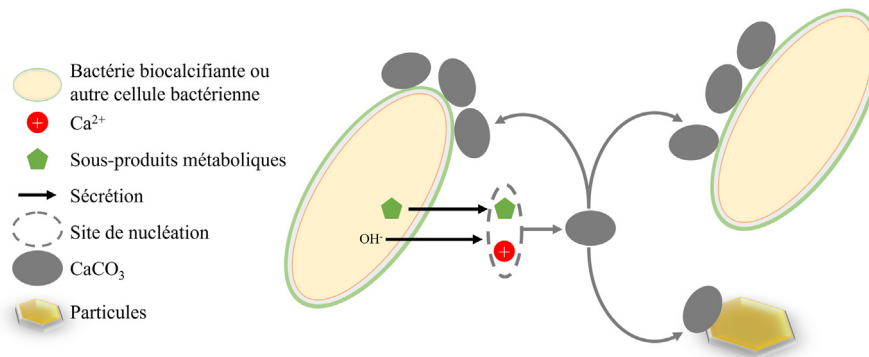


Fig. 1. Précipitation extracellulaire de CaCO_3 par interaction de sous-produits métaboliques bactériens et de composés inorganiques de l'environnement cellulaire. Schéma adapté de Weiner (2003) [4] et de Castro-Alonso et al. (2019) [2].

Fig 1. Extracellular precipitation of CaCO_3 by interaction of bacterial metabolic by-products and inorganic compounds from the cellular environment. Scheme adapted from Weiner (2003) [4] and Castro-Alonso et al. (2019) [2].

jouant le rôle de tampon contre l'augmentation du pH dans un environnement alcalin [36–38]. En cas de surconcentration intracellulaire en Ca^{2+} , la précipitation de CaCO_3 diminuerait la concentration de l'environnement de la cellule en Ca^{2+} et permettrait également à la bactérie de l'excréter afin d'éviter d'atteindre des niveaux toxiques de calcium intracellulaire [37]. La précipitation bactérienne de CaCO_3 est biologiquement induite et fait intervenir une ou plusieurs activités métaboliques [22,39].

2.1 Biocalcification bactérienne biologiquement induite

Le processus de précipitation de CaCO_3 biologiquement induit est le résultat d'interactions entre l'activité métabolique bactérienne et l'environnement (Fig. 1). Les sous-produits métaboliques des bactéries peuvent avoir plusieurs impacts sur la formation de CaCO_3 . Ils peuvent être de nature carbonatée, provoquer une augmentation locale du pH et/ou dégrader les EPS en libérant Ca^{2+} complexé [2,18]. En fonction de leur nature, ils entraînent une biocalcification biologiquement induite où le site de nucléation de CaCO_3 peut être à la surface de la cellule, au niveau des EPS ou encore intracellulaire.

Une précipitation intracellulaire de CaCO_3 a été observée chez certaines cyanobactéries [40–42] et chez la protéobactérie *Achromatium oxaliferum* [43]. La biocalcification extracellulaire reste néanmoins la plus couramment observée au sein des bactéries. En effet, la paroi bactérienne et les EPS, de par leur nature moléculaire, représentent un lieu préférentiel de nucléation de CaCO_3 [21,29,44–46]. Le processus extracellulaire de biocalcification a besoin de molécules organiques telles que des protéines, polysaccharides, glycoprotéines et protéoglycans, qui servent de support squelettique pour la cristallisation de CaCO_3 [47–49]. Les cristaux de CaCO_3 ainsi formés peuvent donc croître sur différents supports : la surface de la bactérie biocalcifiente, d'autres surfaces biologiques telles que d'autres cellules bactériennes présentes au sein du biofilm, et/ou des particules environnantes (Fig. 1) [4].

De plus, la source de calcium peut également provenir de la cellule elle-même. En effet, le calcium étant un messager secondaire important dans la signalisation cellulaire, il est crucial que les cellules puissent contrôler le flux de calcium entrant et sortant des cellules. Il a été rapporté que dans des conditions non favorables, les bactéries peuvent survivre en important du Ca^{2+} et le laisser s'accumuler à l'intérieur des cellules, conduisant à une expulsion massive de protons par transport passif via les antiports $\text{Ca}^{2+}/2\text{H}^+$. Par la suite, le calcium est exporté par transport actif via ces mêmes antiports $\text{Ca}^{2+}/2\text{H}^+$ [2]. La biocalcification pourrait donc être induite par ce processus de régulation calcique [50].

La biocalcification bactérienne peut induire différentes formes de CaCO_3 . Le polymorphe de CaCO_3 le plus souvent rencontré est la calcite [20,51–53]. L'aragonite, quant à elle, est observée dans une moindre mesure ou lorsque certains paramètres sont modifiés [54]. Par exemple, l'aragonite a été obtenue après un enrichissement du milieu de culture en magnésium [55]. Le magnésium, très présent dans l'eau de mer, est un facteur important dans la précipitation de l'aragonite, que ce soit avec ou sans influence du vivant. Par ailleurs, certaines bactéries halophiles, comme les bactéries du genre *Halomonas*, peuvent induire la formation d'un composé hydraté de CaCO_3 , la monohydrocalcite [56]. Les substances organiques contenues dans la matrice des biofilms telles que les EPS et les résidus d'acides aminés ont un impact sur la nature polymorphique des biominéraux de CaCO_3 [57–59]. Par exemple, la calcite a été observée sous forme de sphère, de chou-fleur et d'haltère dans de nombreuses expériences de laboratoire en présence de différentes bactéries (Fig. 2) [1] dont certaines d'origine marine [31,61].

La croissance sphéroïdique, et non rhomboédrique, de la calcite a suscité beaucoup d'intérêt dans la recherche en minéralogie [51]. Cette croissance débiterait par des particules amorphes de CaCO_3 qui se déposent et s'agrègent en un noyau sphérique stable qui va se combiner avec des molécules organiques. Ce noyau agit alors comme le noyau de la croissance radiale sphéroïdique. Certains chercheurs ont alors suggéré l'existence d'un lien entre la

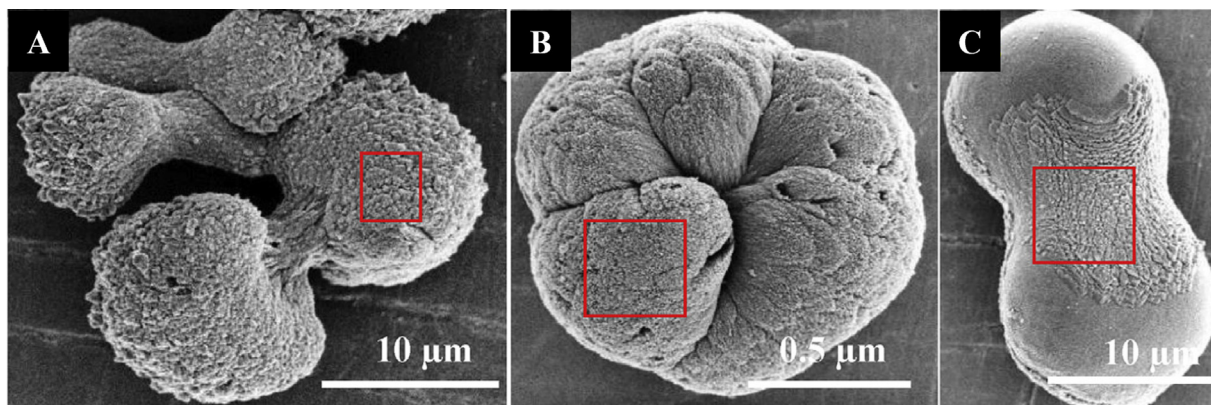


Fig. 2. Calcite biogénique observée en microscopie électronique à balayage. Sous l'influence des bactéries, la calcite peut être précipitée sous forme d'haltère (A), de chou-fleur (B) ou en forme allongée (C) [60].

Fig 2. Biogenic calcite observed by scanning electron microscopy. Under the influence of bacteria, calcite can be precipitated in the form of a dumbbell (A), cauliflower (B) or elongated form (C) [60].

morphologie cristalline observée et l'origine des minéraux de CaCO_3 [56]. Les formes sphéroïdales et en haltère de la calcite refléteraient une origine bactérienne et pourraient donc servir de biosignature dans la roche [60,62]. Néanmoins, il semblerait que des minéraux présentant de telles structures pourraient également être produits dans des conditions abiotiques [63].

2.2 Métabolismes des bactéries biocalcifiantes

L'activité des bactéries biocalcifiantes peut s'exprimer au travers d'une ou plusieurs voies métaboliques et agir sur certains facteurs clés de la biocalcification tels que le taux de carbone inorganique dissous dont dépend le taux de carbonates (CO_3^{2-}) (Éqs. (1)–(4)) et le pH du système [22,39,64]. Le tableau 1 regroupe les principales voies métaboliques identifiées chez les bactéries biocalcifiantes et les enzymes impliquées dans la biocalcification en lien avec leur impact sur ces facteurs clés de la précipitation du CaCO_3 . Ces voies métaboliques ont été mises en évidence aussi bien chez des bactéries terrestres que chez des bactéries marines.

La voie métabolique la plus étudiée et la plus performante concerne l'hydrolyse de l'urée [53,57]. La précipitation de CaCO_3 est 20 à 80 % plus importante par cette voie métabolique que par celle des autres voies métaboliques [65–67]. En milieu marin, l'urée est un sous-produit métabolique généré par la macrofaune, par des communautés planctoniques et par des bactéries hétérotrophes et est une source importante d'azote pour les producteurs primaires des écosystèmes marins [68]. L'urée pénètre également dans l'environnement marin par le biais des perturbations atmosphériques qui lessivent les côtes et sous cette forme, elle peut provenir de sources naturelles (macrofaune terrestre) et anthropiques (engrais, pesticides, industrie) [69]. L'hydrolyse de l'urée

est catalysée par l'uréase (urée-amidohydrolase, EC 3.5.1.5) dont la présence a été mise en évidence chez des bactéries hétérotrophes [46,70]. Parmi les bactéries uréolytiques, l'espèce la mieux décrite est *Sporosarcina pasteurii* (anciennement *Bacillus pasteurii* [71]). C'est une bactérie Gram positive, isolée à partir du sol, capable de produire des endospores [72]. *Sporosarcina pasteurii* est halotolérante et peut se multiplier dans un environnement alcalin (jusqu'à un pH de 11) [29,73,74]. Mortensen et al. ont évalué les effets de différents environnements sur la croissance de *Sporosarcina pasteurii* [75] et ont montré que la croissance de cette bactérie est possible aussi bien en milieu non salé qu'en eau de mer. Il semblerait que la salinité permette un meilleur taux de précipitation de par l'augmentation de la basicité et la disponibilité supérieure en cations. Il existe d'autres bactéries uréolytiques telles que *Bacillus sphaericus* [46,70], *Pararhodobacter* sp. SO1 [76], *Oceanobacillus profundus*, *Vibrio maritimus*, *Pseudalteromonas tetradonis* [77] et *Virgibacillus halodentificans* [61]. Ces bactéries uréolytiques pourraient jouer un rôle notamment dans la précipitation de CaCO_3 au sein des beachrocks [77].

L'uréase est une métalloenzyme qui catalyse l'hydrolyse de l'urée avec une vitesse de réaction 10^{14} fois supérieure à celle de la décomposition abiotique de l'urée [78,79]. Elle est pH-dépendante avec une activité optimale pour des valeurs de pH comprises entre 8,3 et 9,0 [80]. L'hydrolyse de l'urée ($\text{CO}(\text{NH}_2)_2$), catalysée par l'uréase, produit du carbamate (NH_2COOH) et de l'ammoniac (NH_3) (Éq. (6)), desquels découle un enchaînement de réactions qui aboutit à la production d'ammonium NH_4^+ , d'ions OH^- et d'ions carbonate CO_3^{2-} (Éqs. (7)–(9)) [25,78,81]. L'hydrolyse enzymatique de l'urée permet ainsi d'augmenter à la fois la concentration en carbonates et le pH, favorisant d'autant plus la précipitation du CaCO_3 .

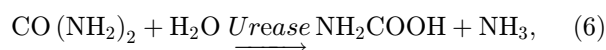
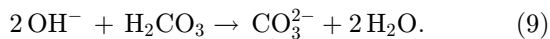
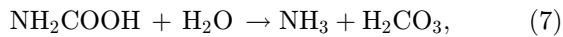


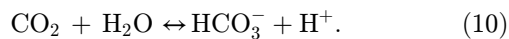
Tableau 1. Voies métaboliques et enzymes impliquées dans la biocalcification bactérienne ainsi que leur influence sur les paramètres de précipitation de CaCO_3 .**Table 1.** Metabolic pathways and enzymes involved in bacterial biocalcification and their influence on CaCO_3 precipitation parameters.

Métabolismes utilisés	Bactéries impliquées	Enzymes impliquées	Paramètres de précipitation du CaCO_3
Hydrolyse de l'urée	Bactéries uréolytiques	Uréase intracellulaire et extracellulaire	$\uparrow[\text{CO}_3^{2-}]$ $\uparrow\text{pH}$
Interconversion du CO_2 en HCO_3^-	Cyanobactéries Bactéries hétérotrophes	Anhydrase carbonique intracellulaire et extracellulaire	$\uparrow[\text{CO}_3^{2-}]$
Oxydation d'acides organiques	Bactéries hétérotrophes	Enzymes liées à la respiration cellulaire	$\uparrow[\text{CO}_2]$ et $\uparrow[\text{CO}_3^{2-}]$ si pH alcalin
Oxydation du méthane	Bactéries méthanotrophes	Inconnues	$\uparrow[\text{CO}_2]$ et $\uparrow[\text{CO}_3^{2-}]$ si pH alcalin
Réduction des sulfates	Bactéries sulfato-réductrices	Inconnues	$\uparrow[\text{CO}_3^{2-}]$ $\uparrow\text{pH}$
Dénitrification	Bactéries dénitrifiantes autotrophes et hétérotrophes	Nitrate réductase Nitrite réductase Oxyde nitrique réductase Oxyde nitreux réductase	$\uparrow[\text{CO}_3^{2-}]$ $\uparrow\text{pH}$
Ammonification des acides aminés	Bactéries hétérotrophes impliquées dans la minéralisation de molécules organiques	Acides aminés oxydases (extracellulaire) Hydrolases et lyases (intracellulaire)	$\uparrow\text{pH}$

↑ : augmentation

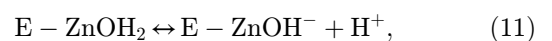


Les bactéries biocalcifiantes peuvent induire la précipitation de CaCO_3 en impliquant également d'autres voies métaboliques telles que l'interconversion de CO_2 en bicarbonate (HCO_3^-) par l'anhydrase carbonique (carbonate déshydratase, EC 4.2.1.1) (Éq. (10)) [82].



Beaucoup d'espèces bactériennes possèdent une anhydrase carbonique ; celle-ci a en effet été identifiée dans des espèces à la fois d'eau douce et marines, avec différents types trophiques, aussi bien en conditions aérobies que anaérobies [83]. La biocalcification impliquant l'anhydrase carbonique a été essentiellement étudiée chez des bactéries photosynthétiques [41,50,84–86] ou hétérotrophes pour leur capacité à séquestrer CO_2 sous la forme de CaCO_3 [87–89]. La contribution des bactéries photosynthétiques, telles que les cyanobactéries, à la précipitation et à la

sédimentation de CaCO_3 , via l'anhydrase carbonique, est importante et joue un rôle majeur dans les formations géologiques notamment dans la formation des stromatolites [41,50,90,91]. Kamennaya et al. ont répertorié les principales cyanobactéries qui précipitent CaCO_3 , montrant ainsi que le genre *Synechococcus* est le plus représenté [85]. Une grande diversité de bactéries hétérotrophes synthétise également une anhydrase carbonique. Néanmoins, le processus de biocalcification impliquant cette enzyme ainsi que son rôle physiologique ont été peu explorés chez les bactéries hétérotrophes marines par rapport aux cyanobactéries. Des travaux récents ont permis de montrer l'implication potentielle de l'anhydrase carbonique dans la formation de CaCO_3 chez plusieurs bactéries hétérotrophes marines du genre *Pseudoalteromonas*, *Pseudidiomarina*, *Epibacterium*, *Virgibacillus*, *Planococcus*, et *Bhargavaea* [61]. En 2020, Zheng et al. ont proposé un modèle fonctionnel de l'enzyme chez une bactérie non-marine, *Bacillus mucilaginosus*, dans le cadre de la biocalcification, à partir de la croissance cellulaire jusqu'à la formation de CaCO_3 [92]. Les étapes enzymatiques de biocalcification sont les suivantes :



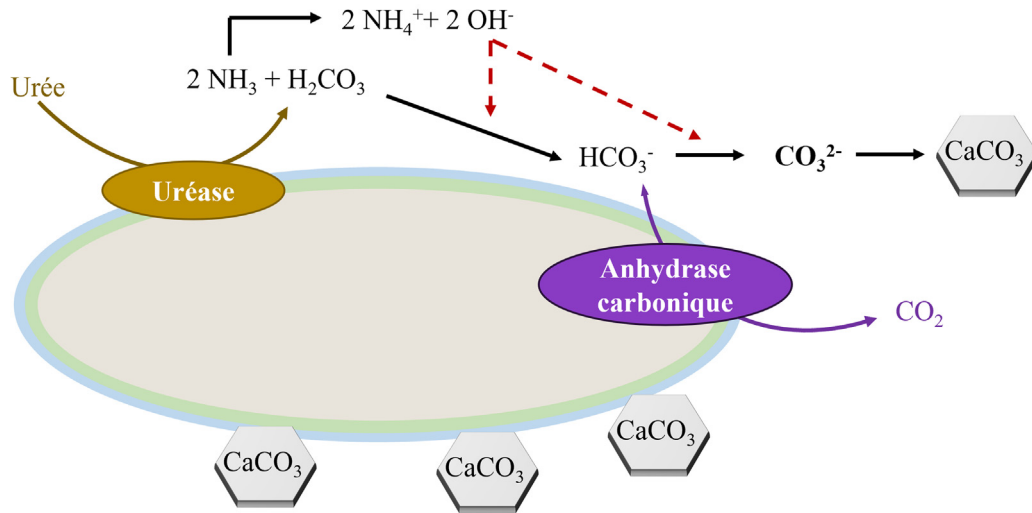
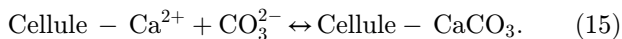
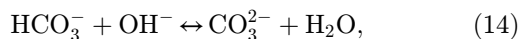
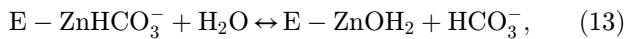
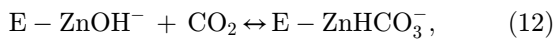


Fig. 3. Biocalcification induite par une synergie entre l'uréase et l'anhydrase carbonique chez les bactéries hétérotrophes.

Fig 3. Biocalcification induced by synergy between urease and carbonic anhydrase in heterotrophic bacteria.



Les bactéries produisent l'anhydrase carbonique nommée E-ZnOH₂ au cours de leur croissance. Une molécule d'eau se complexe avec l'ion Zn²⁺ du site actif de l'enzyme, induisant une déprotonation de la molécule d'eau pour former la forme active de l'enzyme (Éq. (11)). En raison de la forte nucléophilie de la forme active de l'enzyme, une molécule CO₂ peut se lier à l'enzyme (Éq. (12)). En présence d'une molécule d'eau, l'enzyme se régénère et revient à sa forme initiale en libérant un ion HCO₃⁻ (Éq. (13)). Dans une solution alcaline, HCO₃⁻ réagit avec OH⁻ pour produire CO₃²⁻ et H₂O (Éq. (14)). En parallèle, les ions Ca²⁺ libres peuvent s'adsorber à la surface des bactéries qui sont chargées négativement, ce qui fournit les sites de nucléation pour CaCO₃ (Éq. (15)).

À la différence des cyanobactéries, les bactéries hétérotrophes n'induisent pas toutes une alcalinisation du microenvironnement de la cellule. C'est pourquoi il est supposé que l'anhydrase carbonique peut agir en synergie avec d'autres systèmes enzymatiques tels que l'uréase (Fig. 3) [60,93,94]. En effet, l'hydrolyse de l'urée par l'uréase fournit une source de carbonates et une augmentation locale du pH. L'anhydrase carbonique, par hydratation de CO₂, permet de fournir une plus grande quantité de carbonates. Ainsi, les conditions alcalines fournies par la voie uréolytique permettraient la conversion des carbonates CO₃²⁻ qui précipiteraient en CaCO₃ en présence de Ca²⁺, provenant à la fois de la cellule et de l'environnement. Comme expliqué précédemment, le site

de nucléation peut se situer au niveau de la matrice organique suivant sa composition moléculaire ou au niveau de la paroi bactérienne qui par sa charge négative globale favorise l'adsorption des ions Ca²⁺ (Fig. 3).

Sur la base de cette synergie entre l'uréase et l'anhydrase carbonique, la combinaison de plusieurs métabolismes intra- et inter-individus devrait permettre un meilleur rendement de production en CaCO₃ [61].

D'autres voies métaboliques peuvent également être impliquées dans la biocalcification bactérienne (Tab. 1). Néanmoins, jusqu'à présent, ces métabolismes n'ont pas, ou très peu, été explorés dans la biocalcification induite par les bactéries marines. De façon générale, l'augmentation du taux de carbonates peut se faire par consommation d'acides organiques comme source d'énergie et de carbone (respiration cellulaire) [21], par oxydation du méthane [95], par réduction des sulfates [96,97] et par réduction des nitrates [98]. Certains de ces métabolismes sont également capables d'induire une augmentation du pH comme l'activité des bactéries dénitrifiantes [98,99] et des bactéries sulfato-réductrices [100]. Ces différentes bactéries étant présentes dans l'environnement, il est envisageable qu'elles puissent réaliser la biocalcification en milieu marin également.

3 Applications de la biocalcification bactérienne en environnement marin

Ces dernières années, les bactéries biocalcifiantes ont été largement étudiées pour des applications dans de multiples domaines de l'ingénierie, notamment la géotechnique, la construction et l'ingénierie environnementale, où elles sont utilisées comme moyen de biocimentation pour le renforcement et la consolidation des sols et des côtes ou encore pour la réparation de matériaux préexistants par l'amélioration des propriétés physico-chimiques et/ou par la biocicatrisation des fissures. Ces procédés offrent une alternative « verte » aux procédés existants. La biocalcification est également

Tableau 2. Principales applications utilisant la biocalcification microbienne et voies métaboliques impliquées. AC : anhydrase carbonique.

Table 2. *Principal applications using microbial biocalcification and metabolic pathways involved.*
CA: carbonic anhydrase.

Applications	Voies métaboliques impliquées	Références
Protection contre la corrosion	Dénitrification	[98]
	Hydrolyse de l'urée	[101,102]
	Oxydation du méthane	[103]
	Synergie entre l'hydrolyse de l'urée et l'AC	[104]
Séquestration de composés toxiques	Hydrolyse de l'urée	[25,105–111]
	Réduction des sulfates	[112,113]
Renforcement et réparation de matériaux préexistants	Hydrolyse de l'urée	[46,67,114–117]
	Oxydation d'acides organiques	[27,118–127]
	Ammonification des acides aminés	[128,129]
	AC – Photosynthèse	[28,130]
	Dénitrification	[98,131]
Cohésion de matériaux granulaires	Hydrolyse de l'urée	[23,26,30,31,73,114,132–144]
	Réduction des sulfates	[145,146]
	AC – Photosynthèse	[147]

explorée pour la protection des structures métalliques contre la corrosion et pour la séquestration de composés toxiques comme les métaux lourds. Les principales perspectives d'applications des bactéries biocalcifiantes sont regroupées dans le [tableau 2](#).

3.1 Lutte contre la corrosion des métaux en environnement marin

Tout matériau métallique non noble qui entre en contact avec l'eau de mer se corrode suivant un processus physico-chimique [148]. La présence de microorganismes à la surface d'un métal ou au sein de la couche de rouille peut causer ou accélérer le processus de corrosion [149–151]. L'inhibition de la corrosion par les processus microbiens semble possible grâce à la formation sur la surface métallique d'un dépôt minéral et notamment un dépôt à base de CaCO_3 [103,104,152]. Ainsi, cette couche minérale agit comme une barrière physique entravant le transport de

l'oxygène dissous du milieu vers la surface du métal ou d'une couche d'oxyde conducteur comme la magnétite pouvant se former à l'interface métal/dépôt par exemple et inhibe/ralentit le processus de corrosion. En effet, l'oxygène est un des « moteurs » du processus de corrosion puisque sa réduction à la surface du métal vient consommer les électrons fournis par l'oxydation des atomes métalliques. Kip et al. ont étudié les microorganismes retrouvés à la surface de palplanches où une couche minérale avait ralenti le processus de corrosion [103]. Il s'avère que la majorité des bactéries présentes étaient des méthanotrophes et que celles-ci avaient induit une précipitation minérale de CaCO_3 qui a recouvert la surface des palplanches, les protégeant ainsi d'une détérioration par l'environnement marin [103]. Plus récemment, Guo et al. ont étudié la formation d'un biofilm à la surface d'un acier comprenant *Pseudoalteromonas lipolytica* associé à *Bacillus subtilis* ou *Pseudomonas aeruginosa* [104]. Par synergie des voies métaboliques, impliquant l'hydrolyse de l'urée et

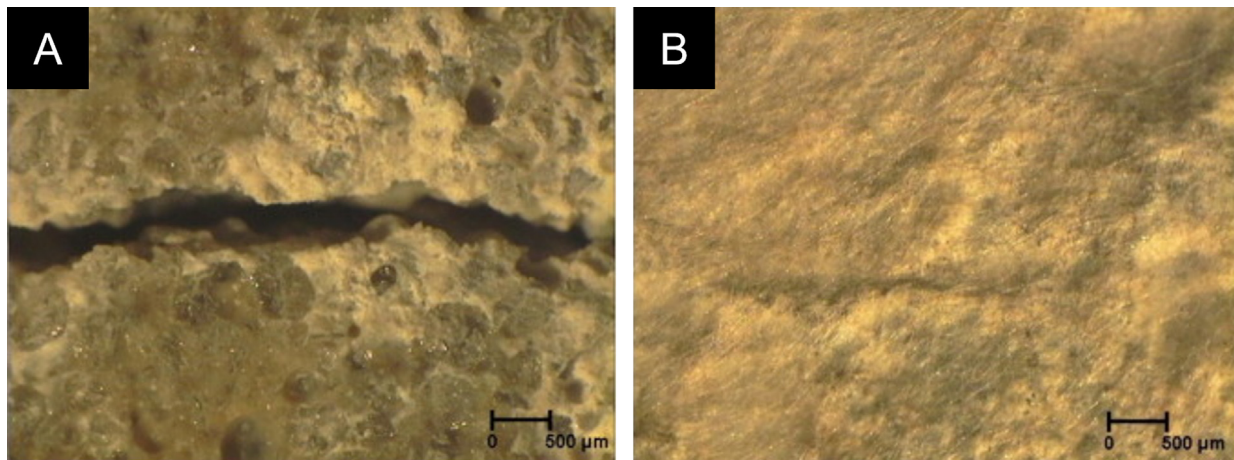


Fig. 4. Surface du mortier avant (A) et après (B) le traitement d'exo-biocatrisation [27].

Fig 4. Mortar surface before (A) and after (B) the exo-biocatrisation treatment [27].

l'anhydrase carbonique, ces trois bactéries marines biocalcifiantes ont produit un film protecteur (vis-à-vis de la corrosion) grâce à la formation de calcite au sein du biofilm [104].

3.2 Séquestration de polluants

La biocalcification bactérienne peut également être utilisée pour séquestrer des molécules toxiques tels que des métaux lourds. Par exemple, les ions CO_3^{2-} produits sous l'action des bactéries uréolytiques, peuvent immobiliser/séquestrer par précipitation les ions métalliques tels que Cu^{2+} , Pb^{2+} , Zn^{2+} et Cd^{2+} dans le milieu environnant [105–108]. Pendant la phase de précipitation de la calcite, le cadmium peut être incorporé par substitution et ainsi être immobilisé [153,154]. Très peu d'études ont été réalisées en milieu marin. Néanmoins, Bai et al. ont étudié la relation entre la biocalcification induite par hydrolyse de l'urée et la séquestration du plomb [109]. Par l'activité uréolytique de la bactérie halophile *Exiguobacterium* sp. JBHLT-3, le plomb présent à une concentration de 1 mM dans une solution saline (12 g.L^{-1}) a été incorporé à 89 % dans le carbonate de calcium (calcite) biologiquement induit [109]. La biocalcification a donc un effet positif dans la remédiation des environnements salins contaminés par des métaux lourds.

3.3 Renforcement et réparation de matériaux préexistants

La biocalcification bactérienne peut être utilisée pour réparer, renforcer des matériaux préexistants, tels que des monuments en pierre et des matériaux de construction (béton), afin d'améliorer leur durabilité [22,118–120]. La fissuration est l'une des principales causes de détérioration du béton. Elle facilite l'entrée de produits chimiques et peut entraîner la perte des propriétés physico-mécaniques et de durabilité des structures en béton en milieu marin [155]. La réparation des fissures peut se faire en appliquant les

bactéries biocalcifiantes par injection ou aspersion dans les fissures [121]. D'autres méthodes s'orientent autour de l'imprégnation des fissures par une suspension de bactéries avec ou sans immobilisation [27,46,114,115]. Lors et al. ont ainsi immergé pendant quatre mois en laboratoire des échantillons de mortier préalablement fissuré dans une suspension bactérienne contenant *Bacillus pseudofirmus*, ce qui a permis une réparation de la fissure grâce à la précipitation interne de CaCO_3 (Fig. 4) [27].

La biocalcification peut également être utilisée en tant que traitement préventif, comme par exemple, la biodéposition [116,117,122]. En utilisant *Bacillus sphaericus* comme bactérie biocalcifiante, les auteurs ont réalisé un traitement de surface de matériaux cimentaires (mortier de ciment de Portland) avec différentes porosités. Les échantillons de mortier ont été immergés pendant 24 h dans une culture de *B. sphaericus* puis transférés pendant trois jours dans un milieu contenant une source de calcium induisant la biocalcification. Ce traitement de biodéposition a ainsi entraîné une augmentation de la résistance mécanique des échantillons de mortier [116,117]. Il existe également l'auto-biocatrisation des matériaux cimentaires qui consiste à incorporer des bactéries spécifiques de la cicatrisation dans la matrice du béton afin de prévenir la formation des fissures [22,67,123–126]. L'entrée de l'eau dans une fissure et la diffusion de nutriments créent un environnement favorable au développement bactérien. La croissance bactérienne est alors activée et permet à la biocalcification de se produire et de réparer le matériau endommagé [22,125]. Une autre technique consiste à encapsuler des spores de bactéries biocalcifiantes dans de l'alginate de calcium pour l'auto-guérison des structures en béton en milieu marin dans les zones climatiques froides [127]. Les travaux de Palin et al. ont démontré que lorsque de l'eau de mer a pénétré dans le béton placé en environnement marin après une fragilisation de celui-ci, cela a induit une augmentation du pH au niveau de la fissure et un gonflement de l'encapsulation [127]. Ce gonflement a permis de libérer à la fois les spores bactériennes et l'alginate de calcium comme précurseur

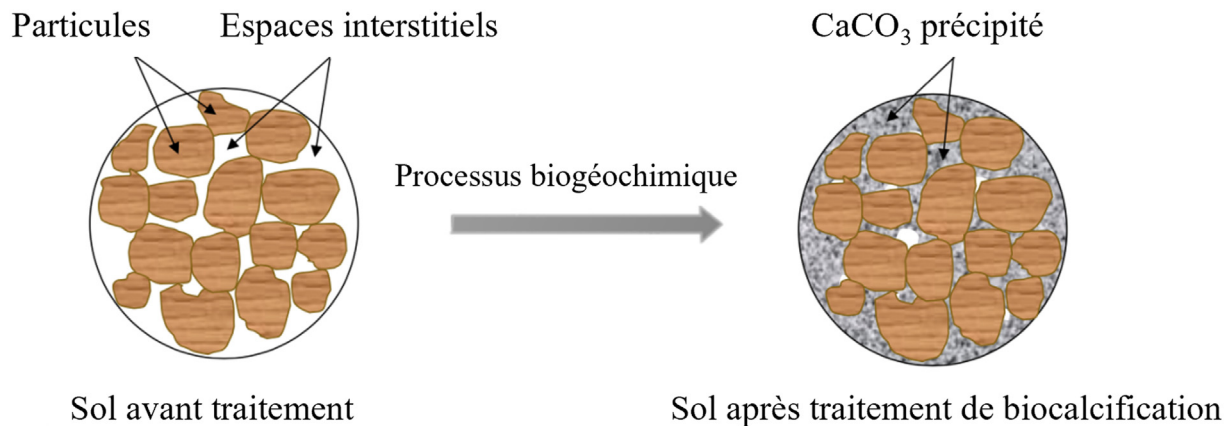


Fig. 5. Schéma de la précipitation de CaCO_3 par biocalcification dans l'espace intergranulaire d'un sol, adapté de Rahman et al. (2020) [159].

Fig 5. Schematic of CaCO_3 precipitation by biocalcification in the intergranular space of a soil, adapted from Rahman et al. (2020) [159].

pour la précipitation de minéraux calciques. Après six jours d'immersion, une croûte de biominéraux a été formée autour des cellules bactériennes ainsi que des microcapsules restantes, résultant en un biocomposite calcite-alginate permettant ainsi l'auto-guérison du béton [127].

3.4 Renforcement et consolidation de substrats granulaires

Les activités climatiques telles que les raz-de-marée, les vents forts et les variations du transport de sédiments conduisent à une érosion importante des côtes et endommagent fortement les infrastructures côtières, perturbant ainsi la morphologie des traits de côte [156,157]. Des méthodes de traitement utilisant les bactéries biocalcifiantes sont proposées pour la consolidation des sols [132,133,158], pour la création de biomatériaux [20,31,134] ou encore pour limiter l'érosion du littoral [30,60] avec une empreinte carbone minimale. CaCO_3 peut jouer le rôle de « ciment » en créant des ponts entre les grains et apporter une cohésion à un matériau granulaire initialement meuble, tout en augmentant la résistance du matériau formé (Fig. 5) [135,158]. Les bactéries et les réactifs sont mélangés au matériau granulaire, pulvérisés sur une surface ou injectés ensemble à grande vitesse ou sous pression [23]. Un procédé innovant de renforcement des sols in situ, par biocimentation, est ainsi proposé par la société Soletanche Bachy au travers de son brevet Biocalcis® [26,136]. Ce traitement consiste à injecter une suspension bactérienne et une solution de cimentation sans pression. En utilisant la souche bactérienne *Sporosarcina pasteurii*, différents tests d'injection à l'échelle 1:1 dans différents types et configurations de sol ont été réalisés pour améliorer l'uniformité du traitement et renforcer la réponse érosive/hydraulique des sols instables et mal nivelés [132].

En laboratoire, des systèmes en colonne ont été utilisés afin d'optimiser l'agglomération d'un matériau granulaire, en l'occurrence le sable. Avec un système en colonne de 5 m

de long, fermé hermétiquement, l'injection optimisée de bactéries uréolytiques (*Sporosarcina pasteurii*) et du milieu de culture, enrichi en urée et en calcium, s'est faite de haut en bas en continu avec un débit faible de 350 mL.h^{-1} pendant environ 9 jours [133]. La précipitation de CaCO_3 a été évaluée sur toute la longueur de la colonne avec un gradient de concentration plus important en haut (zone d'entrée des produits). De nombreuses stratégies ont été développées pour la conception par biocalcification de biomatériaux en utilisant majoritairement un système en colonne (biocimentation en colonne pour la formation de « bio-briques ») et la souche uréolytique *Sporosarcina pasteurii* [31,73,120,133]. Certaines études ont impliqué un pré-traitement qui consiste à mélanger les bactéries et le sable pendant quelques heures avant l'installation en colonne [31,73,137]. Le sable est ainsi saturé avec une suspension bactérienne pendant 4 h, ce qui permet une meilleure adhésion des bactéries sur la silice et donc une meilleure homogénéité du système. Ce mélange est ensuite placé dans une colonne où une solution dite de cimentation est injectée de bas en haut pour une meilleure homogénéisation avec un débit et une durée de traitement variables selon les études (en continu ou en fractionné pendant environ 1 mois). La solution de cimentation dépourvue de bactéries contient des éléments nutritifs à faible concentration ($0,5 \text{ g.L}^{-1}$ de bouillon nutritif), ainsi que les éléments nécessaires à la précipitation de CaCO_3 , à savoir CaCl_2 et urée dont la concentration varie en fonction des études [31,73,134]. Dans ces études, des agglomérats sablo-calcaire ont été obtenus (Fig. 6A). Des ponts calcaires induits biologiquement ont provoqué une cohésion solide entre les grains du substrat (Fig. 6B). Cette cohésion a été évaluée à travers la mesure de la résistance mécanique du matériau obtenu avec des valeurs de 0,9 MPa [73,139], 1,1 MPa [139], 2,2 MPa [134], et jusqu'à 4,2 MPa [31]. Ces valeurs obtenues après seulement 1 mois sont intéressantes mais restent inférieures aux mesures faites sur des roches sablo-calcaires sans induction biologique mais vieilles de plusieurs centaines de milliers d'années, qui sont

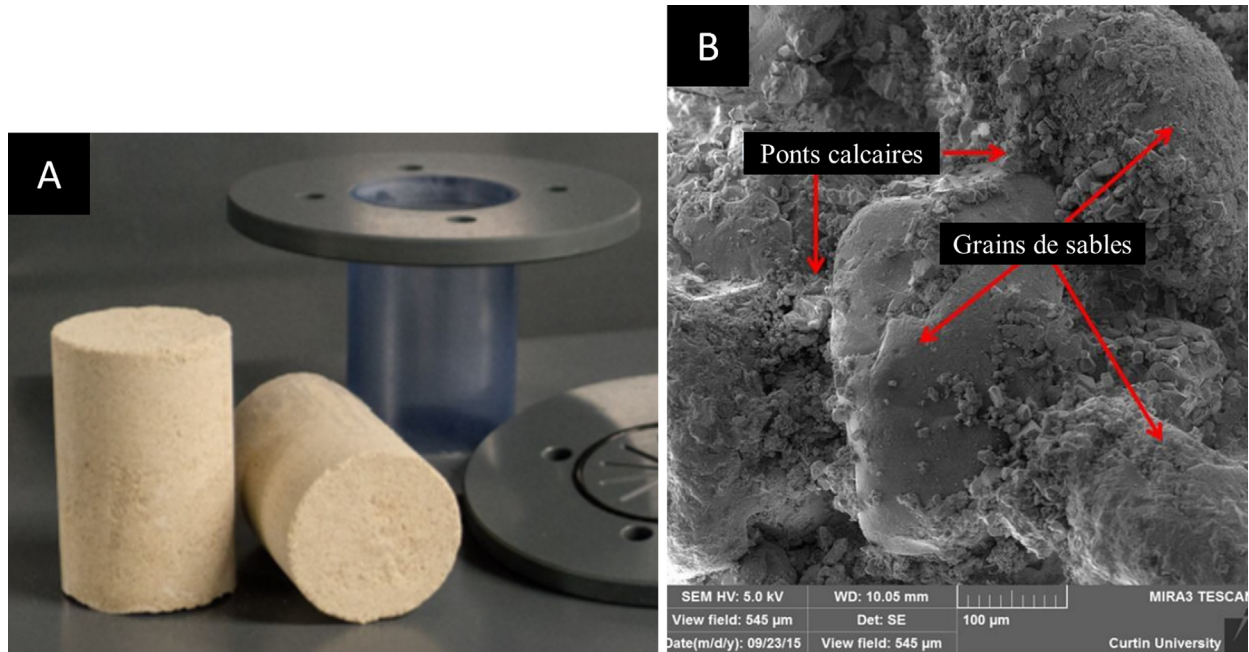


Fig. 6. Formation de bio-briques via un système en colonne (A) [73]. Images MEB de bio-briques où les ponts calcaires issus de la biocalcification sont visibles (B) [138].

Fig 6. Bio-brick formation using a column system (A) [73]. SEM images of bio-bricks where calcareous bridges from biocalcification are visible (B) [138].

de l'ordre de 20 à 60 MPa pour du grès côtier [160]. Les biomatériaux ainsi formés sont actuellement étudiés pour leur faible coût de production et leurs aspects écologiques [31,73,134,137,138,140–142].

La majorité de ces travaux a été réalisée en condition non marine. Néanmoins, des souches marines uréolytiques des genres *Pseudoalteromonas* sp. et *Virgibacillus* sp. ont été utilisées dans la biocimentation de substrats sableux en colonne pour développer une stratégie innovante et durable de protection contre l'érosion côtière [30]. Ces souches bactériennes ont été testées dans des cylindres mesurant 7 cm de hauteur sur 2,5 cm de diamètre, dans lesquelles une solution de cimentation contenant de l'urée (30 g.L^{-1}), CaCl_2 ($55,5 \text{ g.L}^{-1}$), du bouillon nutritif (3 g.L^{-1}), NaHCO_3 ($2,12 \text{ g.L}^{-1}$) et NH_4Cl (10 g.L^{-1}) était injectée une fois par jour pendant 21 jours. Dans cette étude, des agglomérats solidifiés ont été obtenus avec succès en présentant une résistance à la compression mécanique de 0,8 MPa pour *Pseudoalteromonas* sp. et de 2 MPa pour *Virgibacillus* sp. [30].

3.5 Biocalcification bactérienne couplée à la polarisation cathodique

La polarisation cathodique est la méthode électrochimique la plus utilisée pour protéger de la corrosion les métaux exposés à un environnement agressif tel que l'eau de mer [148,161]. Ce procédé est utilisé pour protéger les infrastructures portuaires, les navires, les plateformes pétrolières ou parfois les structures en béton armé. La conséquence de cette protection est alors la formation d'un

dépôt minéral calcomagnésien à la surface du métal (par électrolyse de l'eau de mer) à partir du calcium et du magnésium naturellement présents dans l'eau de mer [162,163]. Une adaptation innovante de ces techniques de protection cathodique des métaux en milieu marin consiste à utiliser cette propriété pour former volontairement un agglomérat minéral calcomagnésien et favoriser ainsi le maintien en place du sable des plages ou, dans d'autres cas, améliorer l'ancrage des enrochements servant de digues ou de brise-lames [162]. Ce procédé consiste à former en grand volume, par polarisation cathodique d'une grille métallique, le dépôt calcomagnésien (DC) à la surface du métal polarisé. Un support métallique (jouant le rôle de la cathode), enfoui dans les sédiments marins au niveau de la zone à consolider, est relié à un générateur délivrant une faible densité de courant électrique, le générateur étant également relié à une anode inerte permettant ainsi le bouclage du circuit électrique (Fig. 7a). Le DC formé peut alors faire office de liant naturel entre les sédiments, sable, coquillages, galets, conduisant à des structures solides poreuses très résistantes et donnant une grande cohésion à l'ensemble de la structure (Fig. 7b et 7c) [164–166]. En effet, ces agglomérats calcomagnésiens présentent une porosité d'environ 25 % et possèdent une résistance mécanique en compression proche de celle d'un matériau cimentaire (mortier ou béton à base de ciment hydraulique). Ils sont comparables aux structures minérales formées naturellement dans l'environnement telles que les beachrocks. De plus, l'impact sur l'environnement de ce procédé est faible (peu ou pas de matériaux d'apport), voire positif puisqu'il pourrait permettre également l'utilisation de certaines roches calcaires locales ne nécessitant pas ou

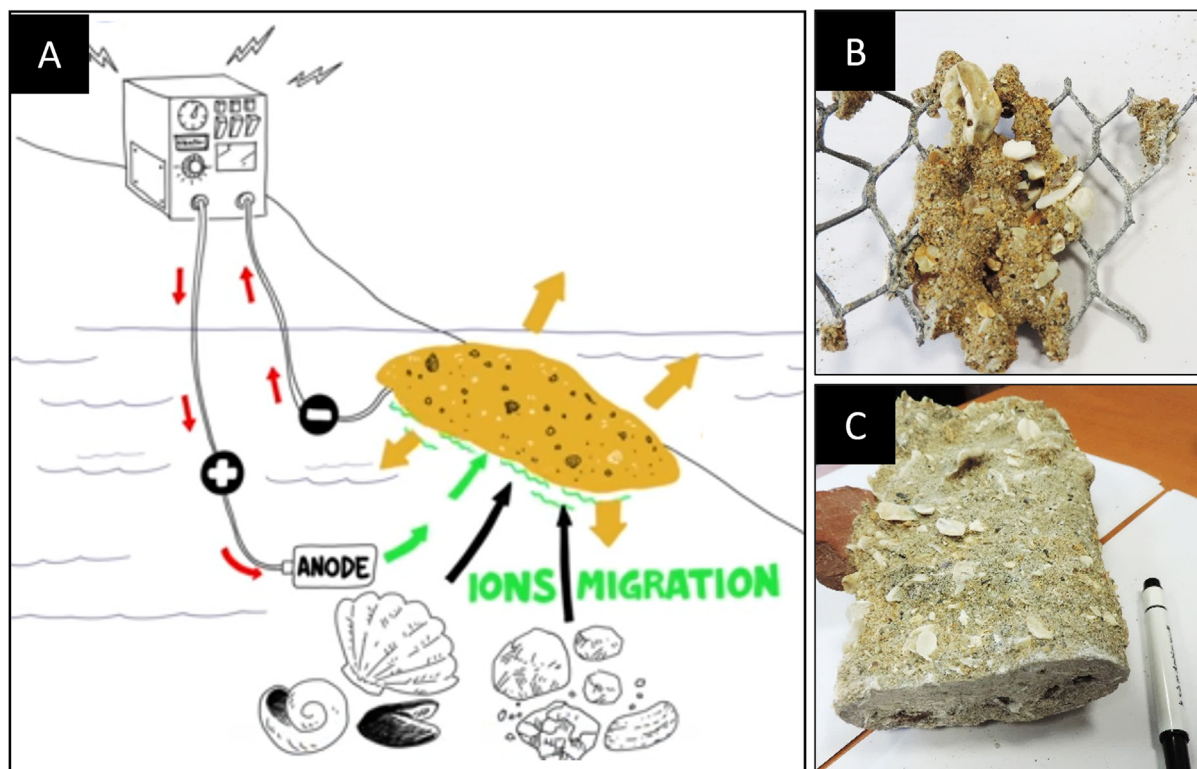


Fig. 7. Formation d'agglomérat minéral liant les sédiments entre eux par polarisation cathodique en milieu marin (A) avec des agglomérats obtenus après 1 mois (B) et 12 mois de polarisation (C) [164]. Le processus schématisé en A consiste à polariser cathodiquement une grille métallique ensevelie dans des sédiments marins (les flèches rouges représentent le courant électrique permettant la polarisation cathodique). Le dépôt calcomagnésien va ainsi précipiter à la surface du support métallique sous l'action de cette polarisation et par migration des ions calciques et magnésiens présents dans l'eau de mer (flèches vertes). Ce dépôt va croître avec le temps (flèches oranges) et va également cimenter les coquillages et les sédiments marins entre eux (flèches noires). Après 1 mois de polarisation (B), le dépôt calcomagnésien formé ne recouvre pas totalement la grille métallique alors qu'après 12 mois de polarisation (C), le support métallique est entièrement recouvert de dépôt calcomagnésien.

Fig 7. Agglomerate formation by cathodic polarisation in the marine environment (A) with agglomerates obtained after 1 month (B) and 12 months of polarisation (C) [164]. The process shown in A consists of cathodically polarising a metal grid embedded in marine sediments (the red arrows represent the electric current allowing cathodic polarisation). The calcareous deposit will then precipitate on the surface of the metal support under the action of this polarisation and by migration of the calcium and magnesium ions present in the sea water (green arrows). This deposit will grow with time (orange arrows) and will also cement the shells and marine sediments together (black arrows). After 1 month of polarisation (B), the calcareous deposit formed does not completely cover the metal grid, whereas after 12 months of polarisation (C), the metal support is completely covered with calcareous deposit.

très peu de transport pour la construction de digues mais aussi permettre le recyclage de certains déchets anthropiques (déchets inertes du BTP riches en carbonate de calcium) [166]. La formation de ces éco-matériaux représente donc une solution alternative très prometteuse pour réduire localement l'érosion des côtes océaniques et protéger le littoral [164,165]. L'entreprise Seacure (anciennement Géocorail) exploite actuellement ce procédé de formation d'éco-matériau par électrochimie (brevet Geocorail®), pour concevoir et commercialiser des solutions innovantes et personnalisées pour protéger les ouvrages du littoral (<http://www.geocorail.com>).

En complément des études approfondies du point de vue physico-chimique menées depuis plusieurs années pour maîtriser la formation de ces agglomérats calcomagnésiens, les processus biologiques, susceptibles d'intervenir également dans leur formation, et la microflore associée à ces

agglomérats, sont actuellement étudiés [31,60,167]. Quatorze souches bactériennes marines biocalcifiantes ont été ainsi isolées à partir de DC formé in situ par polarisation cathodique et de son environnement proche en milieu marin – port des Minimes de La Rochelle – façade atlantique [31,60]. La majorité des isolats étaient des bactéries assez éloignées phylogénétiquement avec une prédominance de *Pseudoalteromonas* sp. Certaines souches telles que *Pseudidiomarina maritima*, *Epibacterium mobile* et *Planococcus maritimus* ont été décrites pour la première fois dans ce travail pour leur capacité biocalcifiente [31,60]. Ces bactéries sont capables d'induire la précipitation de calcite magnésienne ($\text{Ca}_{1-x}\text{Mg}_x\text{CO}_3$) majoritairement sous forme d'halères. L'enzyme anhydrase carbonique a été détectée chez l'ensemble des quatorze souches et six d'entre elles présentent également une activité uréase, suggérant une synergie entre ces voies métaboliques pour la

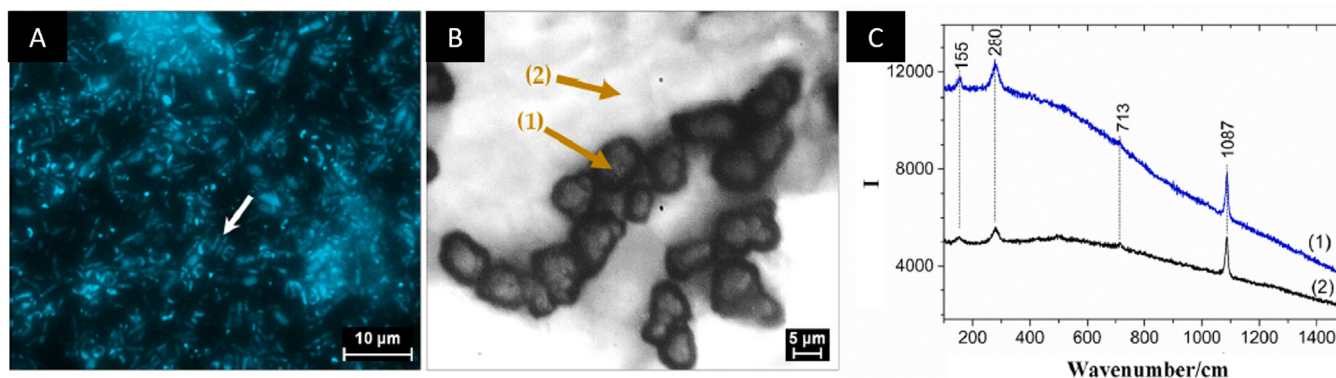


Fig. 8. Présence de bactéries biocalcifiantes et de matière organique dans le dépôt calcomagnésien (DC) [167]. (A) Présence de bactéries marquées au DAPI dans le DC formé à $-100 \mu\text{A}/\text{cm}^2$ (flèche blanche) observée par microscopie à fluorescence ; (B) Image du DC obtenu à $-100 \mu\text{A}/\text{cm}^2$ avec *Pseudoalteromonas* CD10 en microscopie μ -Raman ; (C) Spectres Raman du DC dans les zones (1) et (2) indiquées par les flèches marron-orangées en B et correspondant à la calcite magnésienne.

Fig 8. Presence of biocalcifying bacteria and organic matter in the calcareous deposit (CD) [167]. (A) Presence of DAPI-labelled bacteria in the CD formed at $-100 \mu\text{A}/\text{cm}^2$ (white arrow) observed by fluorescence microscopy; (B) Image of the CD obtained at $-100 \mu\text{A}/\text{cm}^2$ with *Pseudoalteromonas* CD10 by μ -Raman microscopy; (C) Raman spectra of the CD in areas (1) and (2) indicated by the brown-orange arrows in B and corresponding to the magnesian calcite.

biocalcification. Ces travaux ont permis également de démontrer que les DC formés par polarisation cathodique en milieu marin à différents temps de polarisation (de 2,5 mois à 1 an) ont été colonisés par des microorganismes procaryotes et eucaryotes, avec une augmentation de la richesse en espèces bactériennes et eucaryotes au cours du temps [168]. Les genres bactériens *Bacillus* et *Pseudoalteromonas*, connus pour renfermer des espèces biocalcifiantes [30,152,169,170] ont été détectés au sein de certains échantillons de DC, renforçant ainsi l'idée que ces structures minérales alcalines peuvent héberger des bactéries hétérotrophes biocalcifiantes [168].

La mise en place d'un procédé combinant l'activité des bactéries marines biocalcifiantes et leur capacité de biocimentation avec la polarisation cathodique permettrait d'envisager la protection des côtes contre l'érosion [31,60,167]. L'objectif serait de favoriser l'accélération de la formation de ces agglomérats sablo-calcaire en milieu marin en associant les procédés électrochimique et microbiologique. En effet, le processus électrochimique peut prendre entre 2 et 5 ans pour générer un agglomérat calcomagnésien de plusieurs dizaines de centimètres [164], alors que le processus biologique de formation des beachrocks se déroule sur plusieurs dizaines, voire centaines d'années [171,172]. Cependant, la consolidation de substrats granulaires par biocalcification en laboratoire peut se faire en quelques jours [73,139,140,143]. Par l'association des processus électrochimique et microbiologique, il serait ainsi possible de réaliser des brises-houles limitant l'énergie destructive des vagues ou de renforcer contre l'érosion aussi bien les structures créées par l'Homme (digues, perrés, ...) que les structures naturelles (falaises, dunes, plages de sable, ...). Un des points clés est de savoir si le couplage entre l'électrochimie et la biocalcification bactérienne est possible. Le comportement de certaines bactéries marines biocalcifiantes a été évalué dans diverses conditions de polarisation cathodique

(différents courants appliqués) [167]. Aucune altération de la croissance bactérienne n'a été induite dans des milieux de culture solides et liquides en présence d'un courant cathodique imposé. La croissance des souches *Virgibacillus halodenitrificans* CD6 et *Pseudoalteromonas* CD10 et leur production de CaCO_3 ont été possibles y compris pour des densités de courant cathodique imposé allant jusqu'à $-600 \mu\text{A}/\text{cm}^2$, suggérant que la polarisation cathodique ne serait pas nocive pour ces bactéries et donc également pour les autres bactéries de l'environnement marin. En revanche, les bactéries biocalcifiantes ont adhéré au DC formé sur la cathode (Fig. 8a) et influencé la formation de ce dépôt minéral (formé électrochimiquement) en modifiant sa composition : au lieu de la brucite $\text{Mg}(\text{OH})_2$ et de l'aragonite (composition du DC en condition abiotique), le principal composé formé en présence des bactéries et de la polarisation cathodique était la calcite magnésienne (Fig. 8b et 8c), même avec la forte densité de courant de $-600 \mu\text{A}/\text{cm}^2$. Ces résultats confirment l'association de bactéries et de matière organique (substances polymériques sécrétées par les bactéries) avec le dépôt calcaire par formation d'une couche composite dépôt calcaire/biofilm bactérien.

Ces résultats ouvrent des perspectives intéressantes pour combiner de manière synergique les bactéries biocalcifiantes et la polarisation cathodique pour la conception d'éco-matériaux qui pourraient être utilisés pour renforcer les structures maritimes.

4 Conclusion

En milieu marin, le processus bactérien de biocalcification est très efficace. Il fait intervenir différents métabolismes de bactéries appartenant à différents taxons. La biocalcification bactérienne offre ainsi des perspectives innovantes et très prometteuse pour le développement d'un certain nombre de technologies, notamment dans l'ingénierie

environnementale. Bien qu'initialement mises en œuvre dans des environnements non salés, nous avons montré dans cette revue les applications possibles dans des conditions marines. Il est donc envisageable de transposer des techniques telles que la consolidation de substrat granulaire et la conception de biomatériaux au milieu marin et ainsi d'apporter un intérêt majeur dans divers domaines d'application tels que la protection des côtes face aux risques d'érosion.

Conflits d'intérêts

Tous les auteurs certifient qu'ils n'ont aucun conflit d'intérêt financier en rapport avec cet article.

Remerciements. Ce travail a été réalisé grâce aux financements obtenus par Le Programme d'Investissement d'Avenir La Rochelle Territoire Zéro Carbone (LRTZC) et les programmes CNRS PEPS 2020 et EC2CO Microbiome 2021–2022.

Références

1. Z. Han, J. Wang, H. Zhao, et al., Mechanism of biomineralization induced by *Bacillus subtilis* J2 and characteristics of the biominerals, *Minerals* **9**(4), 218 (2019), <https://doi.org/10.3390/min9040218>
2. M.J. Castro-Alonso, L.E. Montañez-Hernandez, M.A. Sanchez-Muñoz, et al., Microbially induced calcium carbonate precipitation (MICP) and its potential in bioconcrete: microbiological and molecular concepts, *Front. Mater.* **6**, 126 (2019), <https://doi.org/10.3389/fmats.2019.00126>
3. W.A. Hamilton, Microbially influenced corrosion as a model system for the study of metal microbe interactions: a unifying electron transfer hypothesis, *Biofouling* **19**, 65–76 (2003), <https://doi.org/10.1080/0892701021000041078>
4. S. Weiner, An overview of biomineralization processes and the problem of the vital effect, *Rev. Miner. Geochem.* **54**(1), 1–29 (2003), <https://doi.org/10.2113/0540001>
5. G. Nehrke, Calcite precipitation from aqueous solution: transformation from vaterite and role of solution stoichiometry, [s.n.], S.I., 2007
6. J.W. Morse, R.S. Arvidson, A. Lüttge, Calcium carbonate formation and dissolution, *Chem. Rev.* **107**(2), 342–381 (2007), <https://doi.org/10.1021/cr050358j>
7. P.S.J.V. Cappellen, P.R. van der Linde, G. Nehrke, Calcite precipitation from aqueous solution: transformation from vaterite and role of solution stoichiometry, 1998 [En ligne], Disponible sur : <https://www.narcis.nl/research/RecordID/OND1303813> (consulté le 9/6/2021)
8. W. Stumm, J.J. Morgan, Aquatic chemistry: chemical equilibria and rates in natural waters, John Wiley & Sons, 2012
9. I. Cojan, M. Renard, Sédimentologie: licence 3, Master, Capes, agrégation, 2021
10. H.A. Lowenstam, S. Weiner, On biomineralization, Oxford University Press, Oxford, New York, 1989
11. G. Falini, S. Albeck, S. Weiner, et al., Control of aragonite or calcite polymorphism by mollusk shell macromolecules, *Science* **271**(5245), 67–69 (1996), <https://doi.org/10.1126/science.271.5245.67>
12. G. Falini, S. Fermani, S. Goffredo, Coral biomineralization: a focus on intra-skeletal organic matrix and calcification, *Semin. Cell Dev. Biol.* **46**, 17–26 (2015), <https://doi.org/10.1016/j.semedb.2015.09.005>
13. M. Rousseau, E. Lopez, A. Couté, et al., Sheet nacre growth mechanism: a Voronoi model, *J. Struct. Biol.* **149**(2), 149–157 (2005), <https://doi.org/10.1016/j.jsb.2004.09.005>
14. S. Tambutti, M. Holcomb, C. Ferrier-Pagès, et al., Coral biomineralization: from the gene to the environment, *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.* **408**(1), 58–78 (2011), <https://doi.org/10.1016/j.jembe.2011.07.026>
15. K.L. Barott, A.A. Venn, A.B. Thies, et al., Regulation of coral calcification by the acid-base sensing enzyme soluble adenylyl cyclase, *Biochem. Biophys. Res. Commun.* **525**(3), 576–580 (2020), <https://doi.org/10.1016/j.bbrc.2020.02.115>
16. M.E. Marsh, Regulation of CaCO₃ formation in coccolithophores, *Comp. Biochem. Physiol. Part B: Biochem. Mol. Biol.* **136**(4), 743–754 (2003), [https://doi.org/10.1016/S1096-4959\(03\)00180-5](https://doi.org/10.1016/S1096-4959(03)00180-5)
17. Y.-W. Liu, S.D. Rokitta, B. Rost, et al., Constraints on coccolithophores under ocean acidification obtained from boron and carbon geochemical approaches, *Geochim. Cosmochim. Acta* **315**, 317–332 (2021), <https://doi.org/10.1016/j.gca.2021.09.025>
18. C. Dupraz, R.P. Reid, O. Braissant, et al., Processes of carbonate precipitation in modern microbial mats, *Earth-Sci. Rev.* **96**(3), 141–162 (2009), <https://doi.org/10.1016/j.earscirev.2008.10.005>
19. S. Castanier, G. Le Métayer-Levrel, J.-P. Perthuisot, Carbonates precipitation and limestone genesis - The microbiogeologist point of view, *Sediment. Geol.* **126**, 9–23 (1999), [https://doi.org/10.1016/S0037-0738\(99\)00028-7](https://doi.org/10.1016/S0037-0738(99)00028-7)
20. S. Mondal, A. Dey Ghosh, Review on microbial induced calcite precipitation mechanisms leading to bacterial selection for microbial concrete, *Constr. Build. Mater.* **225**, 67–75 (2019), <https://doi.org/10.1016/j.conbuildmat.2019.07.122>
21. M. Seifan, A. Berenjian, Microbially induced calcium carbonate precipitation: a widespread phenomenon in the biological world, *Appl. Microbiol. Biotechnol.* **103**(12), 4693–4708 (2019), <https://doi.org/10.1007/s00253-019-09861-5>
22. M. Nodehi, T. Ozbakkaloglu, A. Gholampour, A systematic review of bacteria-based self-healing concrete: biomineralization, mechanical, and durability properties, *J. Build. Eng.* **49**, 104038 (2022), <https://doi.org/10.1016/j.jobe.2022.104038>
23. L. Cheng, R. Cord-Ruwisch, In situ soil cementation with ureolytic bacteria by surface percolation, *Ecol. Eng.* **42**, 64–72 (2012), <https://doi.org/10.1016/j.ecoleng.2012.01.013>
24. N.K. Dhami, W.R. Alsubhi, E. Watkin, et al., Bacterial community dynamics and biocement formation during stimulation and augmentation: implications for soil consolidation, *Front. Microbiol.* **8**, 1267 (2017), <https://doi.org/10.3389/fmicb.2017.01267>
25. B. Krajewska, Urease-aided calcium carbonate mineralization for engineering applications: a review, *J. Adv. Res.* **13**, 59–67 (2018), <https://doi.org/10.1016/j.jare.2017.10.009>
26. A. Esnault-Filet, I. Gutjahr, L. Sapin, et al., BIOCALCIS®, le renforcement des sols par cimentation biologique, Sols & Fondations, 100–105 (2017), [En ligne], Disponible sur : <https://api.soletanche-bachy.com/wp-content/uploads/2019/05/Travaux-933-Biocalcis.pdf>
27. C. Lors, J. Ducasse-Lapeyresse, R. Gagné, et al., Microbiologically induced calcium carbonate precipitation to repair microcracks remaining after autogenous healing of mortars, *Constr. Build. Mater.* **141**, 461–469 (2017), <https://doi.org/10.1016/j.conbuildmat.2017.03.026>

28. T. Zhu, C. Paulo, M.L. Merroun, et al., Potential application of biomineralization by *synechococcus* PCC8806 for concrete restoration, *Ecol. Eng.* **82**, 459–468 (2015), <https://doi.org/10.1016/j.ecoleng.2015.05.017>
29. P. Anbu, C.-H. Kang, Y.-J. Shin, et al., Formations of calcium carbonate minerals by bacteria and its multiple applications, *SpringerPlus* **5**(1), 250 (2016), <https://doi.org/10.1186/s40064-016-1869-2>
30. M. Imran, S. Kimura, K. Nakashima, et al., Feasibility study of native ureolytic bacteria for biocementation towards coastal erosion protection by MICP method, *Appl. Sci.* **9**(20), 4462 (2019), <https://doi.org/10.3390/app9204462>
31. J. Vincent, R. Sabot, I. Lanneluc, et al., Biomineralization of calcium carbonate by marine bacterial strains isolated from calcareous deposits, *Matériaux & Techniques* **108**(3), 302 (2020), <https://doi.org/10.1051/mattech/2020027>
32. T. Danjo, S. Kawasaki, Characteristics of beachrocks: a review, *Geotech. Geol. Eng.* **32**(2), 215–246 (2014), <https://doi.org/10.1007/s10706-013-9712-9>
33. X.-Y. Zhang, Y. Li, F.-L. Sun, et al., Insights into microbially mediated cementation in modern beachrock in the Xisha Islands, South China Sea, *Palaeogeogr. Palaeoclimatol. Palaeoecol.* **592**, 110904 (2022), <https://doi.org/10.1016/j.palaeo.2022.110904>
34. C. Dupraz, P.T. Visscher, Microbial lithification in marine stromatolites and hypersaline mats, *Trends Microbiol.* **13**(9), 429–438 (2005), <https://doi.org/10.1016/j.tim.2005.07.008>
35. U. Neumeier, Le rôle de l'activité microbienne dans la cimentation précoce des beachrocks (sédiments intertidaux), *Terre & Environnement* **12**, 1–183 (1998)
36. M. Merz-Preiß, Calcification in Cyanobacteria, in: R.E. Riding, S.M. Awramik (Eds.), *Microbial sediments*, Springer Berlin Heidelberg, Berlin, Heidelberg, 2000, pp. 50–56, https://doi.org/10.1007/978-3-662-04036-2_7
37. L.J. Stal, Cyanobacterial mats and Stromatolites, in: B.A. Whitton (Ed.), *Ecology of Cyanobacteria II*, Springer Netherlands, Dordrecht, 2012, pp. 65–125, https://doi.org/10.1007/978-94-007-3855-3_4
38. T.A. McConnaughey, J.F. Whelan, Calcification generates protons for nutrient and bicarbonate uptake, *Earth-Sci. Rev.* **42**(1), 95–117 (1997), [https://doi.org/10.1016/S0012-8252\(96\)00036-0](https://doi.org/10.1016/S0012-8252(96)00036-0)
39. T. Zhu, M. Dittrich, Carbonate precipitation through microbial activities in natural environment, and their potential in biotechnology: a review, *Front. Bioeng. Biotechnol.* **4**, (2016), <https://doi.org/10.3389/fbioe.2016.00004>
40. N. Cam, T. Georgelin, M. Jaber, et al., In vitro synthesis of amorphous Mg-, Ca-, Sr- and Ba-carbonates: what do we learn about intracellular calcification by cyanobacteria?, *Geochim. Cosmochim. Acta* **161**, 36–49 (2015), <https://doi.org/10.1016/j.gca.2015.04.003>
41. K. Benzerara, F. Skouri-Panet, J. Li, et al., Intracellular Ca-carbonate biomineralization is widespread in cyanobacteria, *Proc. Nat. Acad. Sci.* **111**(30), 10933–10938 (2014), <https://doi.org/10.1073/pnas.1403510111>
42. E. Couradeau, K. Benzerara, E. Gerard, et al., An early-branching microbialite Cyanobacterium forms intracellular carbonates, *Science* **336**(6080), 459–462 (2012), <https://doi.org/10.1126/science.1216171>
43. I.M. Head, N.D. Gray, H.-D. Babenzien, et al., Uncultured giant sulfur bacteria of the genus *Achromatium*, *FEMS Microbiol. Ecol.* **33**(3), 171–180 (2000), <https://doi.org/10.1111/j.1574-6941.2000.tb00739.x>
44. V. Achal, A. Mukherjee, D. Kumari, et al., Biomineralization for sustainable construction – A review of processes and applications, *Earth-Sci. Rev.* **148**, 1–17 (2015), <https://doi.org/10.1016/j.earscirev.2015.05.008>
45. I.A. Bundeleva, L.S. Shirokova, P. Bénéthet, et al., Zeta potential of anoxygenic phototrophic bacteria and Ca adsorption at the cell surface: possible implications for cell protection from CaCO₃ precipitation in alkaline solutions, *J. Coll. Interface Sci.* **360**(1), 100–109 (2011), <https://doi.org/10.1016/j.jcis.2011.04.033>
46. K. Van Tittelboom, N. De Belie, W. De Muynck, et al., Use of bacteria to repair cracks in concrete, *Cem. Concr. Res.* **40**(1), 157–166 (2010), <https://doi.org/10.1016/j.cemconres.2009.08.025>
47. G. Fu, S. Valiyaveetil, B. Wopenka, et al., CaCO₃ Biomineralization: acidic 8-kDa proteins isolated from aragonitic abalone shell nacre can specifically modify calcite crystal morphology, *Biomacromolecules* **6**(3), 1289–1298 (2005), <https://doi.org/10.1021/bm049314v>
48. S. Ghosh, M. Biswas, B.D. Chattopadhyay, et al., Microbial activity on the microstructure of bacteria modified mortar, *Cem. Concr. Compos.* **31**(2), 93–98 (2009), <https://doi.org/10.1016/j.cemconcomp.2009.01.001>
49. K. Sarayu, N.R. Iyer, A.R. Murthy, Exploration on the biotechnological aspect of the ureolytic bacteria for the production of the cementitious materials – a review, *Appl. Biochem. Biotechnol.* **172**(5), 2308–2323 (2014), <https://doi.org/10.1007/s12010-013-0686-0>
50. C. Jansson, T. Northen, Calcifying cyanobacteria – The potential of biomineralization for carbon capture and storage, *Curr. Opin. Biotechnol.* **21**(3), 365–371 (2010), <https://doi.org/10.1016/j.copbio.2010.03.017>
51. C. Zhang, J. Lv, F. Li, et al., Nucleation and growth of mg-calcite spherulites induced by the bacterium *Curvibacter lanceolatus* strain HJ-1, *Microsc. Microanal.* **23**(6), 1189–1196 (2017), <https://doi.org/10.1017/S1431927617012715>
52. A. Ruzsnyák, D.M. Akob, S. Nietzsche, et al., Calcite biomineralization by bacterial isolates from the recently discovered pristine karstic herrenberg cave, *Appl. Environ. Microbiol.* **78**(4), 1157–1167 (2012), <https://doi.org/10.1128/AEM06568-11>
53. K.A. Gebru, T.G. Kidanemariam, H.K. Gebretinsae, Biocement production using microbially induced calcite precipitation (MICP) method: a review, *Chem. Eng. Sci.* **238**, 116610 (2021), <https://doi.org/10.1016/j.ces.2021.116610>
54. M. Obst, J.J. Dynes, J.R. Lawrence, et al., Precipitation of amorphous CaCO₃ (aragonite-like) by cyanobacteria: a STXM study of the influence of EPS on the nucleation process, *Geochim. Cosmochim. Acta* **73**(14), 4180–4198 (2009), <https://doi.org/10.1016/j.gca.2009.04.013>
55. N. Nassif, N. Gehrke, N. Pinna, et al., Synthesis of stable aragonite superstructures by a biomimetic crystallization pathway, *Angewandte Chemie (Int. ed. in English)* **44**, 6004–9 (2005), <https://doi.org/10.1002/anie.200500081>
56. J. Pan, H. Zhao, M.E. Tucker, et al., Biomineralization of Monohydrocalcite induced by the Halophile *Halomonas smyrnensis* WMS-3, *Minerals* **9**(10), 632 (2019), <https://doi.org/10.3390/min9100632>
57. V. Achal, X. Pan, N. Özyurt, Improved strength and durability of fly ash-amended concrete by microbial calcite precipitation, *Ecol. Eng.* **37**(4), 554–559 (2011), <https://doi.org/10.1016/j.ecoleng.2010.11.009>

58. J. Tourney, B.T. Ngwenya, Bacterial extracellular polymeric substances (EPS) mediate CaCO_3 morphology and polymorphism, *Chem. Geol.* **262**(3), 138–146 (2009), <https://doi.org/10.1016/j.chemgeo.2009.01.006>
59. A. Xie, Y. Shen, X. Li, et al., The role of Mg^{2+} and Mg^{2+} /amino acid in controlling polymorph and morphology of calcium carbonate crystal, *Mater. Chem. Phys.* **101**(1), 87–92 (2007), <https://doi.org/10.1016/j.matchemphys.2006.02.019>
60. H. Yan, Z. Han, H. Zhao, et al., The bio-precipitation of calcium and magnesium ions by free and immobilized *Lysinibacillus fusiformis* DB1-3 in the wastewater, *J. Clean. Prod.* **252**, 119826 (2020), <https://doi.org/10.1016/j.jclepro.2019.119826>
61. J. Vincent, B. Colin, I. Lanneluc, et al., New biocalcifying marine bacterial strains isolated from calcareous deposits and immediate surroundings, *Microorganisms* **10**(1), 76 (2022), <https://doi.org/10.3390/microorganisms10010076>
62. C. Buczynski, H.S. Chafetz, Habit of bacterially induced precipitates of calcium carbonate and the influence of medium viscosity on mineralogy, *J. Sediment. Res.* **61**, 226–233 (1991), <https://doi.org/10.1306/D42676DB-2B26-11D7-8648000102C1865D>
63. M. Sánchez-Román, J.A. McKenzie, A. de Luca Rebello Wagener, et al., Presence of sulfate does not inhibit low-temperature dolomite precipitation, *Earth Planet. Sci. Lett.* **285**(1–2), 131–139 (2009), <https://doi.org/10.1016/j.epsl.2009.06.003>
64. F. Hammes, W. Verstraete, Key roles of pH and calcium metabolism in microbial carbonate precipitation, *Rev. Environ. Sci. Biotechnol.* **1**(1), 3–7 (2002), <https://doi.org/10.1023/A:1015135629155>
65. V. Achal, A. Mukherjee, P.C. Basu, et al., Lactose mother liquor as an alternative nutrient source for microbial concrete production by *Sporosarcina pasteurii*, *J. Ind. Microbiol. Biotechnol.* **36**(3), 433–438 (2009), <https://doi.org/10.1007/s10295-008-0514-7>
66. V. Achal, A. Mukherjee, M.S. Reddy, Original research: biocalcification by *Sporosarcina pasteurii* using corn steep liquor as the nutrient source, *Ind. Biotechnol.* **6**(3), 170–174 (2010), <https://doi.org/10.1089/ind.2010.6.170>
67. J.Y. Wang, H. Soens, W. Verstraete, et al., Self-healing concrete by use of microencapsulated bacterial spores, *Cem. Concr. Res.* **56**, 139–152 (2014), <https://doi.org/10.1016/j.cemconres.2013.11.009>
68. C.M. Solomon, J.L. Collier, G.M. Berg, et al., Role of urea in microbial metabolism in aquatic systems: a biochemical and molecular review, *Aquat. Microb. Ecol.* **59**(1), 67–88 (2010), <https://doi.org/10.3354/ame01390>
69. K.A. Mace, N. Kubilay, R.A. Duce, Organic nitrogen in rain and aerosol in the eastern Mediterranean atmosphere: an association with atmospheric dust, *J. Geophys. Res.: Atmos.* **108**(D10), (2003), <https://doi.org/10.1029/2002JD002997>
70. J. Dick, W. De Windt, B. De Graef, et al., Bio-deposition of a calcium carbonate layer on degraded limestone by *Bacillus* species, *Biodegradation* **17**(4), 357–367 (2006), <https://doi.org/10.1007/s10532-005-9006-x>
71. J.T. Dejong, K. Soga, E. Kavazanjian, et al., Biogeochemical processes and geotechnical applications: progress, opportunities and challenges, *Géotechnique* **63**(4), 287–301 (2013), <https://doi.org/10.1680/geot.SIP13.P.017>
72. T. Gibson, An investigation of the *Bacillus pasteurii* group, *J. Bacteriol.* **29**(5), 491–502 (1935), [En ligne], Disponible sur : <https://www.ncbi.nlm.nih.gov/pmc/articles/PMC543616/> (consulté le 12/1/2022)
73. J. Henze, D.G. Randall, Microbial induced calcium carbonate precipitation at elevated pH values (> 11) using *Sporosarcina pasteurii*, *J. Environ. Chem. Eng.* **6**(4), 5008–5013 (2018), <https://doi.org/10.1016/j.jece.2018.07.046>
74. M. Sarmast, M.H. Farpoor, M. Sarcheshmehpoor, et al., Micromorphological and biocalcification effects of *Sporosarcina pasteurii* and *Sporosarcina ureae* in sandy soil columns, *J. Agric. Sci. Technol.* **16**(3), 681–693 (2014), [En ligne], Disponible sur : <https://iranjournals.nlai.ir/handle/123456789/589722> (consulté le 13/1/2022)
75. B.M. Mortensen, M.J. Haber, J.T. DeJong, et al., Effects of environmental factors on microbial induced calcium carbonate precipitation, *J. Appl. Microbiol.* **111**(2), 338–349 (2011), <https://doi.org/10.1111/j.1365-2672.2011.05065.x>
76. T. Danjo, S. Kawasaki, Microbially induced sand cementation method using *Pararhodobacter* sp. strain SO1, inspired by Beachrock formation mechanism, *Mater. Trans.* **57**(3), 428–437 (2016), <https://doi.org/10.2320/matertrans.M-M2015842>
77. L.R. Daryono, K. Nakashima, S. Kawasaki, et al., Sediment characteristics of Beachrock: a baseline investigation based on microbial induced carbonate precipitation at Krakal-Sadranan Beach, Yogyakarta, Indonesia, *Appl. Sci.* **10**(2), 520 (2020), <https://doi.org/10.3390/app10020520>
78. K. Kappaun, A.R. Piovesan, C.R. Carlini, et al., Ureases: historical aspects, catalytic, and non-catalytic properties – A review, *J. Adv. Res.* **13**, 3–17 (2018), <https://doi.org/10.1016/j.jare.2018.05.010>
79. B. Krajewska, Ureases I. Functional, catalytic and kinetic properties: a review, *J. Mol. Catal. B: Enzym.* **59**(1), 9–21 (2009), <https://doi.org/10.1016/j.molcatb.2009.01.003>
80. S. Stocks-Fischer, J.K. Galinat, S.S. Bang, Microbiological precipitation of CaCO_3 , *Soil Biol. Biochem.* **31**, 1563–1571 (1999), [https://doi.org/10.1016/S0038-0717\(99\)00082-6](https://doi.org/10.1016/S0038-0717(99)00082-6)
81. H.L.T. Mobley, M.D. Island, R.P. Hausinger, Molecular biology of microbial ureases, *Microbiol. Rev.* **59**(3), 451–480 (1995), <https://doi.org/10.1128/mmbr.59.3.451-480.1995>
82. J.N. Priya, M.K. Nan, Effect of carbonic anhydrase and urease on bacterial calcium carbonate precipitation, *Int. J. Pharm. Bio. Sci.* **8**(3), (2017), <https://doi.org/10.22376/ijpbs.2017.8.3.b609-614>
83. K.S. Smith, C. Jakubzik, T.S. Whittam, et al., Carbonic anhydrase is an ancient enzyme widespread in prokaryotes, *Proc. Nat. Acad. Sci. USA* **96**(26), 15184–15189 (1999), <https://doi.org/10.1073/pnas.96.26.15184>
84. R. Riding, Cyanobacterial calcification, carbon dioxide concentrating mechanisms, and Proterozoic-Cambrian changes in atmospheric composition, *Geobiology* **4**(4), 299–316 (2006), <https://doi.org/10.1111/j.1472-4669.2006.00087.x>
85. N. Kamennaya, C. Ajo-Franklin, T. Northen, et al., Cyanobacteria as biocatalysts for carbonate mineralization, *Minerals* **2**(4), 338–364 (2012), <https://doi.org/10.3390/min2040338>
86. H. Xu, X. Peng, S. Bai, et al., Precipitation of calcium carbonate mineral induced by viral lysis of cyanobacteria: evidence from laboratory experiments, *Biogeosciences* **16**(4), 949–960 (2019), <https://doi.org/10.5194/bg-16-949-2019>

87. I.M. Power, A.L. Harrison, G.M. Dipple, et al., Carbon sequestration via carbonic anhydrase facilitated magnesium carbonate precipitation, *Int. J. Greenhouse Gas Contr.* **16**, 145–155 (2013), <https://doi.org/10.1016/j.ijggc.2013.03.011>
88. S.S.W. Effendi, I.-S. Ng, The prospective and potential of carbonic anhydrase for carbon dioxide sequestration: a critical review, *Process Biochem.* (2019), <https://doi.org/10.1016/j.procbio.2019.08.018>
89. R. Ramanan, K. Kannan, S.D. Sivanesan, et al., Bio-sequestration of carbon dioxide using carbonic anhydrase enzyme purified from *Citrobacter freundii*, *World J. Microbiol. Biotechnol.* **25**(6), 981–987 (2009), <https://doi.org/10.1007/s11274-009-9975-8>
90. I.M. Power, S.A. Wilson, J.M. Thom, et al., Biologically induced mineralization of dypingite by cyanobacteria from an alkaline wetland near Atlin, British Columbia, Canada, *Geochem. Trans.* **8**(1), 13 (2007), <https://doi.org/10.1186/1467-4866-8-13>
91. R.P. Reid, Stromatolites, in: D. Hopley (Éd.), *Encyclopedia of modern coral reefs: structure, form and process*, Springer Netherlands, Dordrecht, 2011, pp. 1045–1051, https://doi.org/10.1007/978-90-481-2639-2_152
92. T. Zheng, C. Qian, Influencing factors and formation mechanism of CaCO_3 precipitation induced by microbial carbonic anhydrase, *Process Biochem.* **91**, 271–281 (2020), <https://doi.org/10.1016/j.procbio.2019.12.018>
93. I. Park, R. Hausinger, Requirement of carbon dioxide for in vitro assembly of the urease nickel metallocenter, *Science* **267**(5201), 1156–1158 (1995), <https://doi.org/10.1126/science.7855593>
94. D. Zhuang, H. Yan, M.E. Tucker, et al., Calcite precipitation induced by *Bacillus cereus* MRR2 cultured at different Ca^{2+} concentrations: further insights into biotic and abiotic calcite, *Chem. Geol.* **500**, 64–87 (2018), <https://doi.org/10.1016/j.chemgeo.2018.09.018>
95. G. Ganendra, W. De Muynck, A. Ho, et al., Formate oxidation-driven calcium carbonate precipitation by *Methylocystis parvus* OBBP, *Appl. Environ. Microbiol.* **80**(15), 4659–4667 (2014), <https://doi.org/10.1128/AEM01349-14>
96. B. Perito, G. Mastromei, Molecular basis of bacterial calcium carbonate precipitation, in: W.E.G. Müller (Éd.), *Molecular biomineralization*, vol. 52, Springer Berlin Heidelberg, Berlin, Heidelberg, 2011, pp. 113–139, https://doi.org/10.1007/978-3-642-21230-7_5
97. V.G. Paul, D.J. Wronkiewicz, M.R. Mormile, Impact of elevated CO_2 concentrations on carbonate mineral precipitation ability of sulfate-reducing bacteria and implications for CO_2 sequestration, *Appl. Geochem.* **78**, 250–271 (2017), <https://doi.org/10.1016/j.apgeochem.2017.01.010>
98. Y.Ç. Ersan, H. Verbruggen, I. De Graeve, et al., Nitrate reducing CaCO_3 precipitating bacteria survive in mortar and inhibit steel corrosion, *Cem. Concr. Res.* **83**, 19–30 (2016), <https://doi.org/10.1016/j.cemconres.2016.01.009>
99. J. Holló, L. Czakó, Nitrate removal from drinking water in a fluidized-bed biological denitrification bioreactor, *Acta Biotechnol.* **7**(5), 417–423 (1987), <https://doi.org/10.1002/abio.370070509>
100. K.L. Gallagher, T.J. Kading, O. Braissant, et al., Inside the alkalinity engine: the role of electron donors in the organomineralization potential of sulfate-reducing bacteria, *Geobiology* **10**(6), 518–530 (2012), <https://doi.org/10.1111/j.1472-4669.2012.00342.x>
101. Z. Guo, S. Pan, T. Liu, et al., *Bacillus subtilis* inhibits vibrio natriegens-induced corrosion via biomineralization in seawater, *Front. Microbiol.* **10**, 1111 (2019), <https://doi.org/10.3389/fmicb.2019.01111>
102. T. Liu, Z. Guo, Z. Zeng, et al., Marine bacteria provide lasting anticorrosion activity for steel via biofilm-induced mineralization, *ACS Appl. Mater. Interf.* **10**(46), 40317–40327 (2018), <https://doi.org/10.1021/acsami.8b14991>
103. N. Kip, S. Jansen, M.F.A. Leite, et al., Methanogens predominate in natural corrosion protective layers on metal sheet piles, *Sci. Rep.* **7**(1), 11899 (2017), <https://doi.org/10.1038/s41598-017-11244-7>
104. N. Guo, Y. Wang, X. Hui, et al., Marine bacteria inhibit corrosion of steel via synergistic biomineralization, *J. Mater. Sci. Technol.* **66**, 82–90 (2021), <https://doi.org/10.1016/j.jmst.2020.03.089>
105. C.-H. Kang, S.-H. Han, Y. Shin, et al., Bioremediation of Cd by microbially induced calcite precipitation, *Appl. Biochem. Biotechnol.* **172**(4), 1929–1937 (2014), <https://doi.org/10.1007/s12010-013-0626-z>
106. S. Qiao, G. Zeng, X. Wang, et al., Multiple heavy metals immobilization based on microbially induced carbonate precipitation by ureolytic bacteria and the precipitation patterns exploration, *Chemosphere* **274**, 129661 (2021), <https://doi.org/10.1016/j.chemosphere.2021.129661>
107. M. Wang, S. Wu, Y. Yang, et al., Microbial induced carbonate precipitation and its application for immobilization of heavy metals: a review, *Res. Environ. Sci.* **31**, 206–214 (2018), <https://doi.org/10.13198/j.issn.1001-6929.2017.03.55>
108. X. Zhao, M. Wang, H. Wang, et al., Study on the remediation of Cd pollution by the biomineralization of urease-producing bacteria, *Int. J. Environ. Res. Public Health* **16**(2), (2019), <https://doi.org/10.3390/ijerph16020268>
109. H. Bai, D. Liu, W. Zheng, et al., Microbially-induced calcium carbonate precipitation by a halophilic ureolytic bacterium and its potential for remediation of heavy metal-contaminated saline environments, *Int. Biodeterior. Biodegrad.* **165**, 105311 (2021), <https://doi.org/10.1016/j.ibiod.2021.105311>
110. G. Cuaxinque-Flores, J.L. Aguirre-Noyola, G. Hernández-Flores, et al., Bioimmobilization of toxic metals by precipitation of carbonates using *Sporosarcina luteola*: an in vitro study and application to sulfide-bearing tailings, *Sci. Total Environ.* **724**, 138124 (2020), <https://doi.org/10.1016/j.scitotenv.2020.138124>
111. L. Fang, Q. Niu, L. Cheng, et al., Ca-mediated alleviation of Cd^{2+} induced toxicity and improved Cd^{2+} biomineralization by *Sporosarcina pasteurii*, *Sci. Total Environ.* **787**, 147627 (2021), <https://doi.org/10.1016/j.scitotenv.2021.147627>
112. F. Cappitelli, E. Zanardini, G. Ranalli, et al., Improved methodology for bioremoval of black crusts on historical stone artworks by use of sulfate-reducing bacteria, *Appl. Environ. Microbiol.* **72**(5), 3733–3737 (2006), <https://doi.org/10.1128/AEM.72.5.3733-3737.2006>
113. G. Ranalli, M. Chiavarini, V. Guidetti, et al., The use of microorganisms for the removal of sulphates on artistic stoneworks, *Int. Biodeterior. Biodegrad.* **40**(2–4), 255–261 (1997), [https://doi.org/10.1016/S0964-8305\(97\)00054-1](https://doi.org/10.1016/S0964-8305(97)00054-1)
114. S.A. Abo-El-Enin, A.H. Ali, F.N. Talkhan, et al., Utilization of microbial induced calcite precipitation for sand consolidation and mortar crack remediation, *HBRC J.* **8**(3), 185–192 (2012), <https://doi.org/10.1016/j.hbrj.2013.02.001>

115. S.S. Bang, J.K. Galinat, V. Ramakrishnan, Calcite precipitation induced by polyurethane-immobilized *Bacillus pasteurii*, *Enzym. Microb. Technol.* **28**(4-5), 404–409 (2001), [https://doi.org/10.1016/S0141-0229\(00\)00348-3](https://doi.org/10.1016/S0141-0229(00)00348-3)
116. W. De Muynck, D. Debrouwer, N. De Belie, et al., Bacterial carbonate precipitation improves the durability of cementitious materials, *Cem. Concr. Res.* **38**(7), 1005–1014 (2008), <https://doi.org/10.1016/j.cemconres.2008.03.005>
117. W. De Muynck, S. Leuridan, D. Van Loo, et al., Influence of pore structure on the effectiveness of a biogenic carbonate surface treatment for limestone conservation, *Appl. Environ. Microbiol.* **77**(19), 6808–6820 (2011), <https://doi.org/10.1128/AEM00219-11>
118. V. Achal, A. Mukherjee, S. Goyal, et al., Corrosion prevention of reinforced concrete with microbial calcite precipitation, *ACI Mater. J.* **109**, 157–164 (2012)
119. B. Perito, M. Marvasi, C. Barabesi, et al., A *Bacillus subtilis* cell fraction (BCF) inducing calcium carbonate precipitation: biotechnological perspectives for monumental stone reinforcement, *J. Cult. Herit.* **15**(4), 345–351 (2014), <https://doi.org/10.1016/j.culher.2013.10.001>
120. I. Feurgard, C. Lors, R. Gagné, et al., Mise au point d'une suspension bactérienne épaissie pour l'exobiocitricisation de matériaux cimentaires fissurés, *Matériaux & Techniques* **104**(5), 505 (2016), <https://doi.org/10.1051/mattech/2016031>
121. C. Lors, D. Damidot, L. Petit, et al., Bioprecipitation of a calcium carbonate–Biofilm composite on the surface of concrete for the maintenance of nuclear reactor enclosures, *Constr. Build. Mater.* **237**, 117618 (2020), <https://doi.org/10.1016/j.conbuildmat.2019.117618>
122. J. Xu, W. Yao, Z. Jiang, Non-ureolytic bacterial carbonate precipitation as a surface treatment strategy on cementitious materials, *J. Mater. Civil Eng.* **26**(5), 983–991 (2014), [https://doi.org/10.1061/\(ASCE\)MT.1943-5533.0000906](https://doi.org/10.1061/(ASCE)MT.1943-5533.0000906)
123. V. Wiktor, H.M. Jonkers, Quantification of crack-healing in novel bacteria-based self-healing concrete, *Cem. Concr. Compos.* **33**(7), 763–770 (2011), <https://doi.org/10.1016/j.cemconcomp.2011.03.012>
124. M.B.E. Khan, L. Shen, D. Dias-da-Costa, Self-healing behaviour of bio-concrete in submerged and tidal marine environments, *Constr. Build. Mater.* **277**, 122332 (2021), <https://doi.org/10.1016/j.conbuildmat.2021.122332>
125. H.M. Jonkers, A. Thijssen, G. Muyzer, et al., Application of bacteria as self-healing agent for the development of sustainable concrete, *Ecol. Eng.* **36**(2), 230–235 (2010), <https://doi.org/10.1016/j.ecoleng.2008.12.036>
126. J. Zhang, Y. Liu, T. Feng, et al., Immobilizing bacteria in expanded perlite for the crack self-healing in concrete, *Constr. Build. Mater.* **148**, 610–617 (2017), <https://doi.org/10.1016/j.conbuildmat.2017.05.021>
127. D. Palin, V. Wiktor, H.M. Jonkers, A bacteria-based bead for possible self-healing marine concrete applications, *Smart Mater. Struct.* **25**(8), 084008 (2016), <https://doi.org/10.1088/0964-1726/25/8/084008>
128. C. Rodriguez-Navarro, M. Rodriguez-Gallego, K. Ben Chekroun, et al., Conservation of ornamental stone by *Myxococcus xanthus*-induced carbonate biomineralization, *AEM* **69**(4), 2182–2193 (2003), <https://doi.org/10.1128/AEM.69.4.2182-2193.2003>
129. C. Jimenez-Lopez, C. Rodriguez-Navarro, G. Piñar, et al., Consolidation of degraded ornamental porous limestone stone by calcium carbonate precipitation induced by the microbiota inhabiting the stone, *Chemosphere* **68**(10), 1929–1936 (2007), <https://doi.org/10.1016/j.chemosphere.2007.02.044>
130. M.A.G.D. Gutiérrez-Padilla, A. Bielefeldt, S. Ovtchinnikov, et al., Biogenic sulfuric acid attack on different types of commercially produced concrete sewer pipes, *Cem. Concr. Res.* **40**(2), 293–301 (2010), <https://doi.org/10.1016/j.cemconres.2009.10.002>
131. Y.Ç. Ersan, F.B. Da Silva, N. Boon, et al., Screening of bacteria and concrete compatible protection materials, *Constr. Build. Mater.* **88**, 196–203 (2015), <https://doi.org/10.1016/j.conbuildmat.2015.04.027>
132. F.Z. Haouzi, A. Esnault-Filet, B. Courcelles, Optimisation of microbially induced calcite precipitation protocol against erosion, *Environ. Geotech.* (2021), <https://doi.org/10.1680/jenge.19.00083>
133. V.S. Whiffin, L.A. van Paassen, M.P. Harkes, Microbial carbonate precipitation as a soil improvement technique, *Geomicrobiol. J.* **24**(5), 417–423 (2007), <https://doi.org/10.1080/01490450701436505>
134. D. Bernardi, J.T. DeJong, B.M. Montoya, et al., Bio-bricks: biologically cemented sandstone bricks, *Constr. Build. Mater.* **55**, 462–469 (2014), <https://doi.org/10.1016/j.conbuildmat.2014.01.019>
135. A. Mousa, H. Nahazanan, Properties of biomineralization process in various types of soil and their limitations, Department of Civil Engineering Faculty of Engineering, University Putra Malaysia, Serdang, Selangor, Malaysia, *IJEAT* **9**(1), 4261–4268 (2019), <https://doi.org/10.35940/ijeat.A1756.109119>
136. A. Esnault Filet, I. Gutjahr, A. Garandet, et al., BOREAL, Bio-reinforcement of embankments by biocalcification, *E3S Web Conf.* **195**, (2020), <https://doi.org/10.1051/e3sconf/202019505001>
137. Y. Al-Salloum, S. Hadi, H. Abbas, et al., Bio-induction and bioremediation of cementitious composites using microbial mineral precipitation—A review, *Constr. Build. Mater.* **154**, 857–876 (2017), <https://doi.org/10.1016/j.conbuildmat.2017.07.203>
138. D. Mujah, M.A. Shahin, L. Cheng, State-of-the-art review of biocementation by microbially induced calcite precipitation (MICP) for soil stabilization, *Geomicrobiol. J.* **34**(6), 524–537 (2017), <https://doi.org/10.1080/01490451.2016.1225866>
139. S.G. Choi, J. Chu, R.C. Brown, et al., Sustainable biocement production via microbially induced calcium carbonate precipitation: use of limestone and acetic acid derived from pyrolysis of lignocellulosic biomass, *ACS Sustain. Chem. Eng.* **5**(8), 7449–7449 (2017), <https://doi.org/10.1021/acssuschemeng.7b02137>
140. D.J. Bernardi, Biologically cemented sandstone bricks, University of California, Davis, 2012
141. D. Mujah, M.A. Shahin, L. Cheng, et al., Experimental and analytical study on geomechanical behavior of biocemented sand, *Int. J. Geomech.* **21**(8), 04021126 (2021), [https://doi.org/10.1061/\(ASCE\)GM.1943-5622.0002105](https://doi.org/10.1061/(ASCE)GM.1943-5622.0002105)
142. L. Cheng, M.A. Shahin, D. Mujah, Influence of key environmental conditions on microbially induced cementation for soil stabilization, *J. Geotech. Geoenviron. Eng.* **143**(1), 04016083 (2017), [https://doi.org/10.1061/\(ASCE\)GT.1943-5606.0001586](https://doi.org/10.1061/(ASCE)GT.1943-5606.0001586)

143. S.E. Lambert, D.G. Randall, Manufacturing bio-bricks using microbial induced calcium carbonate precipitation and human urine, *Water Res.* **160**, 158–166 (2019), <https://doi.org/10.1016/j.watres.2019.05.069>
144. R. Siddique, V. Nanda, Kunal, et al., Influence of bacteria on compressive strength and permeation properties of concrete made with cement baghouse filter dust, *Constr. Build. Mater.* **106**, 461–469 (2016), <https://doi.org/10.1016/j.conbuildmat.2015.12.112>
145. A.F. Alshalif, J.M. Irwan, N. Othman, et al., Isolation of sulphate reduction bacteria (SRB) to improve compressive strength and water penetration of bio-concrete, *MATEC Web Conf.* **47**, 01016 (2016), <https://doi.org/10.1051/mateconf/20164701016>
146. T. Tambunan, M.I. Juki, N. Othman, Mechanical properties of sulphate reduction bacteria on the durability of concrete in chloride condition, *MATEC Web Conf.* **258**, 01024 (2019), <https://doi.org/10.1051/mateconf/201925801024>
147. C.M. Heveran, S.L. Williams, J. Qiu, et al., Biomineralization and successive regeneration of engineered living building materials, *Matter* **2**(2), 481–494 (2020), <https://doi.org/10.1016/j.matt.2019.11.016>
148. J. Creus, R. Sabot, P. Refait, Corrosion et protection des métaux en milieu marin, Ref: TIP140WEB – Bioprocédés (2013), <https://www.techniques.ingenieur.fr/base-documentaire/42834210-ressources-marines-et-biotechnologies-bleues/download/cor620/corrosion-et-protection-des-metallux-en-milieu-marin.html> (consulté le 18/4/2018)
149. M. Urquidi-Macdonald, D.D. Macdonald, Modeling mechanisms in biocorrosion, *Understanding biocorrosion*, Woodhead Publishing, Oxford, 2014, pp. 243–277, <https://doi.org/10.1533/9781782421252.2.243>
150. H. Venzlaff, D. Enning, J. Srinivasan, et al., Accelerated cathodic reaction in microbial corrosion of iron due to direct electron uptake by sulfate-reducing bacteria, *Corros. Sci.* **66**, 88–96 (2013), <https://doi.org/10.1016/j.corsci.2012.09.006>
151. S.N. Victoria, A. Sharma, R. Manivannan, Metal corrosion induced by microbial activity – Mechanism and control options, *J. Indian Chem. Soc.* **98**(6), 100083 (2021), <https://doi.org/10.1016/j.jics.2021.100083>
152. Z. Guo, X. Hui, Q. Zhao, et al., Pigmented *Pseudoalteromonas piscicida* exhibited dual effects on steel corrosion: inhibition of uniform corrosion and induction of pitting corrosion, *Corros. Sci.* **190**, 109687 (2021), <https://doi.org/10.1016/j.corsci.2021.109687>
153. J.A. Davis, C.C. Fuller, A.D. Cook, A model for trace metal sorption processes at the calcite surface: adsorption of Cd^{2+} and subsequent solid solution formation, *Geochim. Cosmochim. Acta* **51**(6), 1477–1490 (1987), [https://doi.org/10.1016/0016-7037\(87\)90330-9](https://doi.org/10.1016/0016-7037(87)90330-9)
154. D. Kumari, X.-Y. Qian, X. Pan, et al., Microbially-induced carbonate precipitation for immobilization of toxic metals, *Adv. Appl. Microbiol.* (Elsevier) **94**, 79–108 (2016), <https://doi.org/10.1016/bs.aambs.2015.12.002>
155. F. Du, Z. Jin, W. She, et al., Chloride ions migration and induced reinforcement corrosion in concrete with cracks: a comparative study of current acceleration and natural marine exposure, *Constr. Build. Mater.* **263**, 120099 (2020), <https://doi.org/10.1016/j.conbuildmat.2020.120099>
156. A. Mocaer, E. Guillou, O. Chouinard, The social construction of coastal risks in two different cultural contexts: a study of marine erosion and flooding in France and Canada, *Int. J. Disaster Risk Reduct.* **66**, 102635 (2021), <https://doi.org/10.1016/j.ijdrr.2021.102635>
157. H. Mohr, S. Draper, D.J. White, et al., The influence of permeability on the erosion rate of fine-grained marine sediments, *Coast. Eng.* **140**, 124–135 (2018), <https://doi.org/10.1016/j.coastaleng.2018.04.013>
158. M.S. Ashraf, S.B. Azahar, N.Z. Yusof, Soil improvement using MICP and biopolymers: a review, *IOP Conf. Ser.: Mater. Sci. Eng.* **226**, 012058 (2017), <https://doi.org/10.1088/1757-899X/226/1/012058>
159. M.M. Rahman, R.N. Hora, I. Ahenkorah, et al., State-of-the-art review of microbial-induced calcite precipitation and its sustainability in engineering applications, *Sustainability* **12**(15), 6281 (2020), <https://doi.org/10.3390/su12156281>
160. H. Sakiyama, H. Matsubara, Physical, chemical, and biological investigation of an unconformity between limestone and sandstone in a coastal area: Iriomote Island case study, *CATENA* **171**, 136–144 (2018), <https://doi.org/10.1016/j.catena.2018.07.013>
161. K. Akamine, I. Kashiki, Corrosion protection of steel by calcareous electrodeposition in seawater (Part 2): Mechanism of growth, *Zairyo to Kankyo, Corros. Eng.* **51**, 496–501 (2002), <https://doi.org/10.3323/jcorr1991.51.496>
162. C. Carré, A. Zanibellato, M. Jeannin, et al., Electrochemical calcareous deposition in seawater. A review, *Environ. Chem. Lett.* **18**(4), 1193–1208 (2020), <https://doi.org/10.1007/s10311-020-01002-z>
163. C. Rousseau, F. Baraud, L. Leleyter, et al., Calcareous deposit formed under cathodic protection in the presence of natural marine sediments: a 12 month experiment, *Corros. Sci.* **52**(6), 2206–2218 (2010), <https://doi.org/10.1016/j.corsci.2010.02.047>
164. C. Carré, A. Zanibellato, N. Achgare, et al., Electrochemical limestone synthesis in seawater binds metal grids and sediments for coastal protection, *Environ. Chem. Lett.* **18**(5), 1685–1692 (2020), <https://doi.org/10.1007/s10311-020-01019-4>
165. A. Zanibellato, Synthèse et études physico-chimiques d'un agglomérat calcomagnésien formé sur acier en milieu marin : un éco-matériau pour la protection du littoral, PhD thesis, Université de La Rochelle, 2016, [En ligne], Disponible sur : <https://tel.archives-ouvertes.fr/tel-01661402/document> (consulté le 13/3/2019).
166. L. Oksri-Nelfia, P.-Y. Mahieux, O. Amiri, et al., Reuse of recycled crushed concrete fines as mineral addition in cementitious materials, *Mater. Struct.* **49**(8), 3239–3251 (2016), <https://doi.org/10.1617/s11527-015-0716-1>
167. B. Colin, J. Vincent, L. Kozirowski, et al., Calcareous deposit formation under cathodic polarization and marine biocalcifying bacterial activity, *Bioelectrochemistry* **148**, 108271 (2022), <https://doi.org/10.1016/j.bioelechem.2022.108271>
168. J. Vincent, Biocalcification bactérienne couplée à la polarisation cathodique en milieu marin afin de consolider les ouvrages du littoral, PhD thesis, La Rochelle Université, 2022
169. N.K. Dhami, Biomineralization of calcium carbonate polymorphs by the bacterial strains isolated from calcareous sites, *J. Microbiol. Biotechnol.* **23**(5), 707–714 (2013), <https://doi.org/10.4014/jmb.1212.11087>
170. F.M. Helmi, H.R. Elmitwalli, S.M. Elnagdy, et al., Calcium carbonate precipitation induced by ureolytic bacteria *Bacillus licheniformis*, *Ecol. Eng.* **90**, 367–371 (2016), <https://doi.org/10.1016/j.ecoleng.2016.01.044>

171. A. Chivas, J. Chappell, H. Polach, et al., Radiocarbon evidence for the timing and rate of Island development, beach-rock formation and phosphatization at Lady Elliot Island, Queensland, Australia, *Mar. Geol.* **69**(3), 273–287 (1986), [https://doi.org/10.1016/0025-3227\(86\)90043-5](https://doi.org/10.1016/0025-3227(86)90043-5)
172. M.I. Voudoukas, A.F. Velegrakis, T.A. Plomaritis, Beachrock occurrence, characteristics, formation mechanisms and impacts, *Earth-Sci. Rev.* **85**(1), 23–46 (2007), <https://doi.org/10.1016/j.earscirev.2007.07.002>

Citation de l'article : Julia Vincent, Béatrice Colin, Isabelle Lanneluc, Philippe Refait, René Sabot, Marc Jeannin, Sophie Sablé, La biocalcification bactérienne en milieu marin et ses applications, *Matériaux & Techniques* **110**, 606 (2022)