

La carbonatogenèse bactérienne

Bacterial carbonatogenesis

S. CASTANIER, G. LE MÉTAYER-LEVREL
ET J.-P. PERTHUISOT

RÉSUMÉ – Les différentes voies de formation de carbonates sédimentaires sont présentées et analysées. Les données expérimentales et environnementales indiquent que la carbonatogenèse bactérienne hétérotrophe, avec ses différentes voies métaboliques, est un processus majeur et ubiquiste dans la formation des carbonates. Elles suggèrent en outre que c'est le processus quantitativement dominant et qu'ainsi l'essentiel du carbone des carbonates sédimentaires et diagénétiques est issu de matière organique initiale. Ces conceptions nouvelles posent un certain nombre de questions sur l'interprétation de certaines analyses isotopiques, comme sur celle des formations carbonatées azoïques. Elles replacent enfin la carbonatogenèse bactérienne au cœur des relations historiques entre l'atmosphère, la biosphère et la lithosphère.

Mots-clés : microbiogéologie, bactéries, carbonates, expériences, synthèse.

*

ABSTRACT – Several series of experiments in the laboratory as well as in natural conditions teach that the production of carbonate particles by heterotrophic bacteria follows different ways. The « **passive** » carbonatogenesis is generated by modifications of the medium that lead to the accumulation of carbonate and bicarbonate ions and to the precipitation of solid particles. It is induced by several metabolic pathways which are: i. the ammonification of amino-acids in aerobiosis; ii. the dissimilatory reduction of nitrates in microaerophily; iii. the dissimilatory reduction of sulfates in anaerobiosis. The « **active** » carbonatogenesis is independent of the mentioned metabolic pathways. The carbonate particles are produced by ionic exchanges through the cell membrane following still poorly known mechanisms. Bacterial (non methylo-trophic) methanogenesis and photosynthesis (by cyanobacteria) also may concur to the precipitation of carbonates (autotrophic carbonates). Carbonatogenesis is neither

restricted to particular taxonomic groups of bacteria nor to specific environments so that it has been an ubiquitous phenomenon since Precambrian times.

Carbonatogenesis appears to be the response of heterotrophic bacterial communities to an enrichment of the milieu in organic matter. After a phase of latency, there is an exponential increase of bacterial strengths together with the accumulation of metabolic end-products. These induce a pH increase and an accumulation of carbonate and hydrogenocarbonate ions in the medium. This phase ends into a steady state when most part of the initial enrichment is consumed. Particulate carbonatogenesis occurs during the exponential phase and ends more or less after the beginning of the steady state. The active carbonatogenesis seems to start first. It is followed by the passive one which induces the growth of initially produced particles.

The first solid products of bacterial carbonatogenesis are probably amorphous and appear on the surface of the bacterial bodies as patches or stripes that extend and coalesce until forming a rigid coating. In other cases solid particles are excreted from the cell. All these tiny particles, including more or less calcified cells, assemble into biomineral aggregates which often display «precrystalline» structures. These aggregates grow and form biocrystalline assemblages or build-ups which progressively display more crystalline structures with growth. In numerous cases the bacterial cells tend to arrange themselves into nearly crystalline structures and sometimes into fibroradial fabrics that could prefigure ooids.

The yield of heterotrophic bacterial carbonatogenesis and the amounts of solid carbonates production by bacteria are potentially very high as compared to autotrophic or chemical sedimentation from marine, paralic or continental waters. Furthermore, the bacterial processes are environmentally very ubiquitous; they just require organic matter enrichment. Besides, as far as biodetrital particles are concerned, one must observe that the carbonate shells and tests of organisms are built from their mitochondria (or chloroplasts) activity. These cellular organites are nowadays considered by number of biologists as endosymbiotic bacteria.

Thus, apart from (probably mythical) purely evaporitic and autotrophic ones, all Ca and/or Mg carbonates must be considered as from heterotrophic bacterial origin. By the way, the carbon of carbonates comes from primary organic matter.

Such considerations ask questions about some interpretations from isotopic data on carbonates.

Finally, bacterial heterotrophic carbonatogenesis appears as a fundamental phase in the relationships between atmosphere and lithosphere and in the geobiological evolution of Earth.

Key words : geomicrobiology, bacteria, carbonates, experiments, synthesis.

INTRODUCTION

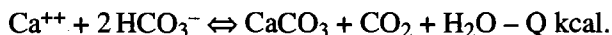
Très tôt dans sa carrière de chercheur, Jean-Charles Fontes a développé les analyses des isotopes (stables et radioactifs) aux carbonates sédimentaires, notamment aux plus récents, pour en tirer des enseignements d'ordre paléoclimatique et, parce qu'ils sont peu susceptibles d'avoir subi des transformations diagénetiques, d'ordre chronologique. Les interprétations des analyses isotopiques des carbonates dépendent évidemment de l'origine de leurs atomes constitutifs notamment du carbone. Plutôt que des isotopes eux mêmes, dont nous ne sommes pas spécialistes, c'est de cette origine que nous nous proposons de discuter ici à la lumière des nouveaux concepts qu'apporte l'étude de la carbonatogenèse bactérienne.

I. LES DIVERSES ORIGINES DES CARBONATES (DE Ca ET Mg)

Bien que l'origine des minéraux carbonatés soit l'objet d'une très abondante littérature, il nous paraît utile d'en faire ici une courte présentation. Les minéraux carbonatés les plus abondants dans la nature actuelle sont la calcite (plus ou moins magnésienne) et l'aragonite auxquels nous limiterons l'essentiel de notre propos. Leur formation résulte de plusieurs types de phénomènes.

A. Précipitation abiogénique

L'équilibre des hydrogénocarbonates est régi par la réaction globale bien connue :



La précipitation abiogénique se produit lorsque la solution vient à saturation, soit par évaporation, soit par abaissement de la pression de CO_2 (éventuellement par abaissement de la pression totale), soit par augmentation de la température (toutes choses égales d'ailleurs dans les trois cas). On peut y ajouter la cristallisation de glace à partir de la solution. On remarquera qu'à l'inverse d'autres solutions salines, le mélange de deux solutions saturées en carbonate donne dans tous les cas une solution sous-saturée, parce que le carbonate de calcium est le moins soluble des sels minéraux de calcium (Reijers et Hsü, 1986). Ceci implique, par exemple, que l'arrivée d'une eau continentale saturée dans la mer (elle aussi saturée) ne provoque aucun précipité de carbonate.

Quelque soit le processus abiogénique mis en jeu, **la production carbonatée est nécessairement limitée par la quantité d'ions carbonate et bicarbonate présents dans le milieu.**

B. Productions biogéniques

1. PRODUCTIONS MINÉRALES D'ANIMAUX OU DE VÉGÉTAUX (EUCARYOTES).

Il s'agit des coquilles, des tests, des carapaces, des spicules, etc. et de toutes les particules carbonatées issues de leur remaniement plus ou moins accentué. Ces éléments forment la **phase « biodétritique et nanobiodétritique »** des roches carbonatées.

2. **PRÉCIPITÉS SOUS L'EFFET DE LA PHOTOSYNTÈSE DES VÉGÉTAUX AQUATIQUES.** Celle-ci soustrait du CO_2 à l'eau du milieu (et à l'atmosphère) et déplace ainsi l'équilibre dans le sens de la précipitation du carbonate. C'est ainsi qu'on explique généralement la formation des tufs calcaires. Remarquons que cet effet est limité aux périodes d'ensoleillement, s'inverse la nuit et reste limité par la teneur du milieu en ions bicarbonate et carbonate. Le rôle fondamental de la photosynthèse reste la production primaire de biomasse.

3. **LES CARBONATES FONGIQUES.** Les champignons sont souvent présents dans les cristaux de carbonates, notamment dans les formations karstiques, mais, si leur rôle architectural et de production de matière organique semble évident, leur rôle direct dans la carbonatogenèse ne semble pas avéré.

4. **LES CARBONATES BACTÉRIENS.** Le monde bactérien (dans son acception ancienne) est susceptible d'effectuer la carbonatogenèse en utilisant diverses voies métaboliques. C'est là une propriété connue depuis bien longtemps même si elle fut souvent l'objet de nombreuses controverses (Drew 1910a et b, 1914 ; Berkeley, 1919 ; Kellerman, 1915 ; Lipmann, 1924 ; Mollish, 1924 ; Nadson, 1928).

a. **EN AUTOTROPHIE.** L'autotrophie est effectuée par les bactéries qui tirent leur carbone cellulaire du CO_2 gazeux ou dissous qui lui-même a une origine complexe : atmosphère, respiration, fermentation.

Trois grand groupes de bactéries interviennent :

Les **bactéries méthanogènes non méthylotrophes** qui se rattachent au monde des archéobactéries. Travaillant strictement en **anaérobiose**, elles produisent du CH_4 à partir de CO_2 et de H_2 qu'elles puisent dans leur environnement (Marty, 1983). La méthanogenèse méthylotrophe aboutit aussi à la production de CH_4 mais c'est une voie hétérotrophe indépendante du CO_2 (Marty et Garcin, 1987).

Les **bactéries photosynthétiques dites « anoxygéniques »**, qu'il vaudrait mieux appeler « anoxygénogènes » car elles effectuent une photosynthèse sans production d'oxygène que l'on pourrait qualifier d'ancestrale ou de primitive. Il s'agit des bactéries photosynthétiques vertes ou pourpres, sulfureuses ou non. Les bactéries sulfureuses ont besoin d' H_2S (généralement issu, dans la

nature actuelle, de processus bactériens hétérotrophes anaérobies) qu'elles oxydent en soufre (extra- ou intra-cellulaire). Ces bactéries vivent en **anaérobiose** ou en **microaérophilie** et utilisent principalement les radiations de longueur d'onde 850-1000 nm (bactéries pourpres) et 735-755 nm (bactéries vertes) (Pfennig et Trüper, 1989). Ces bactéries ont évidemment leur activité maximale le jour mais peuvent en avoir pendant les nuits chaudes. Elles possèdent des pigments photosynthétiques particuliers : les bactériochlorophylles.

Les **cyanobactéries** dites « oxygéniques », qu'il vaudrait mieux appeler « oxygénogènes » car elles effectuent une photosynthèse avec production d'oxygène en utilisant principalement les radiations de longueur d'onde 650-685 nm. Elles se différencient des précédentes par la possession de chlorophylle a (Castenholz et Waterbury, 1989).

b. EN HÉTÉROTROPHIE. Les bactéries hétérotrophes tirent leur carbone cellulaire du carbone organique issu initialement de la production primaire.

Toutes les bactéries hétérotrophes n'ont pas la faculté de fabriquer du carbonate solide mais celles qui l'ont effectuent soit une précipitation dite passive, soit une précipitation dite active, soit les deux (Castanier, 1984, 1987 ; Castanier *et al.* 1984, 1986 ; Le Métayer-Levrel, 1993).

1. La précipitation passive

Elle est engendrée par une production d'ions carbonate et hydrogénocarbonate (respiration) qui s'accumulent dans le milieu et ne se produit qu'avec une augmentation du pH.

Elle met en jeu diverses voies métaboliques.

L'ammonification des acides aminés a comme produit final essentiellement NH_4^+ dont la libération dans le milieu en provoque la basification. Cette voie ne fonctionne qu'en présence d'oxygène (**aérobiose**) et de matière organique. Les « espèces » bactériennes capables d'utiliser cette voie métabolique sont très nombreuses.

La réduction dissimilatrice des nitrates produit des composés azotés réduits et aboutit au même résultat. Cette voie fonctionne en présence de matière organique et de nitrate, et lorsque la tension d'oxygène est faible mais non nulle (**microaérophilie**). Les bactéries qui l'effectuent sont aérobies, anaérobies facultatives.

La réduction dissimilatrice des sulfates (sulfato-réduction) ne fonctionne qu'en **anaérobiose** et en présence de matière organique et de sulfate. C'est elle qui, par exemple, est à la base de la formation du gisement de huntite ($\text{CaMg}_3(\text{CO}_3)_4$) et de magnésite de la Sebkh el Melah (Tunisie) (Perthuisot *et al.*, 1990). Elle est l'apanage d'un groupe particulier d'archéobactéries, les bactéries sulfato-réductrices qui sont tuées par l'oxygène. Le produit final

est S^{2-} , qui, en absence de Fe, se combine à H_3O^+ pour donner de l' H_2S qui se dégage en provoquant une basification du milieu.

2. La précipitation active

Elle est indépendante des voies métaboliques décrites ci-dessus et met en jeu essentiellement des phénomènes d'échanges membranaires par le biais des pompes à calcium et magnésium. Ces processus, encore mal connus, n'ont été mis en évidence que chez des bactéries hétérotrophes aérobies (Castanier, 1987) mais il n'est pas exclu qu'ils puissent exister chez les anaérobies.

Il est important de souligner que, hormis en ce qui concerne la sulfato-réduction, on trouve ces processus dans la plupart des groupes taxonomiques de bactéries hétérotrophes et que la carbonatogenèse n'est pas limitée à des familles ou des groupes particuliers de bactéries (Castanier, 1987). Elle caractérise plutôt certaines souches que des espèces (au sens microbiologique du terme et non de son acception linnéenne).

Des considérations précédentes il ressort que les bactéries susceptibles d'effectuer la carbonatogenèse sont :

- 1) taxonomiquement diversifiées ;
- 2) présentes dans presque tous les environnements (sédimentaires et diagénétiques).

La carbonatogenèse bactérienne dépend essentiellement de :

- 1) la disponibilité en CO_2 (autotrophie) ;
- 2) la disponibilité en matière organique (hétérotrophie).

La carbonatogenèse bactérienne autotrophe est restreinte à des environnements très particuliers (zones très confinées du domaine paralytique, lacs salés) et peu nombreux dans la nature actuelle, ou à des fractions des peuplements autotrophes (ex. : nanoplancton cyanobactérien).

La carbonatogenèse hétérotrophe est ubiquiste. La diversité des voies métaboliques mises en jeu et la diversité des espèces bactériennes susceptibles de les utiliser impliquent que la carbonatogenèse bactérienne hétérotrophe est un phénomène très général sur notre planète, à la fois dans l'espace et dans le temps puisque la plupart des groupes de bactéries existent au moins depuis 1,7 à 2 milliards d'années, c'est-à-dire depuis le Protérozoïque inférieur (Schopf *et al.*, 1983). En effet, qu'il y ait de l'oxygène ou pas, ou qu'il soit en concentration très faible, aucune de ces situations n'entrave la carbonatogenèse.

La présence d'eau, fondamentale pour l'activité des bactéries, est aussi une condition importante. Elle assure aussi le flux de nutriments et d'éléments vitaux (matière organique, oxygène, calcium, magnésium, etc.). Cependant, la présence d'eau peut n'être qu'épisodique car toutes les bactéries peuvent

subsister plus ou moins longtemps en état de vie ralentie. En outre, pour un petit nombre de genres, il existe des formes de résistance (spores) qui peuvent persister très longtemps en absence d'eau.

En définitive, la plupart des environnements superficiels de la Terre sont susceptibles d'abriter des populations de bactéries carbonatogènes. C'est évident pour l'ensemble des environnements aquatiques mais aussi pour les sols où la production de calcite bactérienne est un phénomène général (Boquet *et al.*, 1973). On évoquera encore les milieux extrêmes, par exemple, les dunes des pays désertiques à la surface desquelles les bactéries carbonatogènes édifient des croûtes protectrices (Castanier *et al.*, 1989a) ou encore les encroûtements carbonatés, zonaires ou massifs, des pays sub-arides.

La précipitation de carbonates calco-alcalins requiert bien entendu la présence dans le milieu d'ions Ca^{++} ou Mg^{++} ou d'autres cations divalents. Ainsi, une étude microbiologique et sédimentologique du Lac Logipi (Kenya) a permis de montrer que ce lac alcalin, comme sans doute bon nombre de lacs du même type géochimique, doit sa richesse en carbonate dissous à la présence de très abondantes populations de bactéries carbonatogènes (jusqu'à 6.10^8 par ml) dans les eaux comme dans les vases sédimentaires. Cependant, les eaux du lac sont dépourvues d'ions Ca^{++} et Mg^{++} qui restent piégés dans les carbonates pédogénétiques diffus du bassin versant. Il en résulte que la sédimentation dans le lac reste essentiellement zéolithique jusqu'à ce que l'évaporation permette la précipitation de croûtes superficielles de carbonates alcalins, dont le trona ($\text{Na}_2\text{CO}_3, \text{NaHCO}_3, 2\text{H}_2\text{O}$). Dans ce cas, le trona est certes une évaporite mais deux de ses ions constitutifs, le carbonate et le bicarbonate, sont d'origine bactérienne : on peut alors le qualifier de bio-évaporite (Castanier *et al.*, 1993).

II. LA PRODUCTION EXPÉRIMENTALE DE PARTICULES CARBONATÉES PAR LES BACTÉRIES HÉTÉROTROPHES

Le présent propos n'est pas de décrire dans le détail toutes les expériences effectuées au laboratoire mais bien plutôt d'en présenter une synthèse.

A. Les phases de la carbonatogenèse bactérienne en hétérotrophie

Le stimulateur le plus important de la carbonatogenèse bactérienne est la matière organique tant pour une précipitation active que pour une précipitation passive. Dans les expériences avec culture monospécifique, une seule voie métabolique de la précipitation passive est stimulée mais elle peut s'ajouter à la précipitation active. En revanche pour les cultures plurispécifiques plusieurs voies peuvent être mises en jeu dans la mesure où elles sont compatibles avec les conditions microenvironnementales.

1. Expériences en batch avec cultures monospécifiques (Fig. 1)

Les expériences de cultures monospécifiques en batch (c'est-à-dire avec un apport unique de nourriture en début de culture) sont menées pendant 24 h. L'apport massif de matière organique déclenche, après une phase de latence (phase I), la multiplication, d'abord exponentielle puis ralentissante, des bactéries (phase II). Cette phase correspond à l'incorporation massive du carbone de la nourriture métabolisée dans la matière vivante. Elle est suivie d'une phase stationnaire (phase III) où les effectifs bactériens restent constants, l'apparition de nouvelles cellules compensant les disparitions.

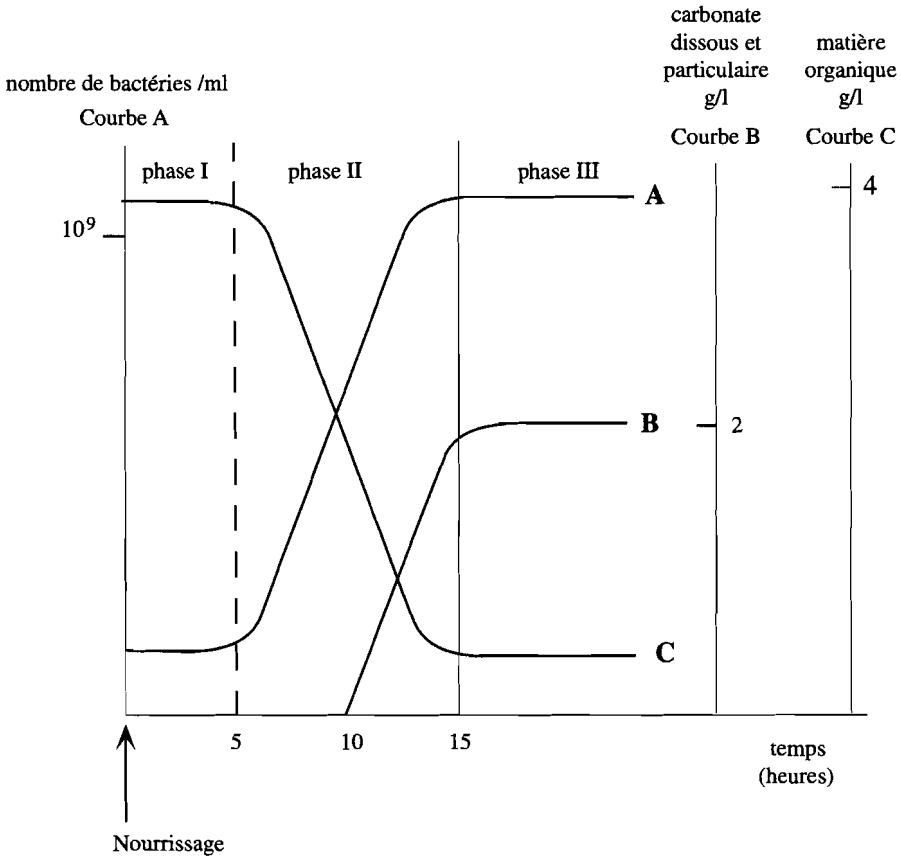


FIGURE 1.

Évolution des effectifs bactériens (A), des teneurs en carbonate (B) et en matière organique nutritive (C) au cours d'une expérience de production de carbonate par une souche pure cultivée en batch.

Evolution of bacterial strength (A), carbonate (B) and nutritional organic matter (C) contents of the medium in an experiment on bacterial carbonatogenesis by a pure strain grown in batch.

La production de carbonates (sous forme dissoute et particulaire) débute au cours de la phase exponentielle de croissance et peut durer éventuellement, pour certaines espèces, jusqu'au début de la phase stationnaire (Le Métayer-Levrel, 1993). Au cours de cette période de carbonatogenèse, le carbone de la nourriture métabolisée sert de moins en moins à la croissance de la biomasse bactérienne et il est de plus en plus minéralisé et rejeté dans le milieu sous forme de carbonate dissous ou particulaire.

La carbonatogenèse apparaît comme la réponse obligatoire de la population bactérienne carbonatogène à un apport en excès de matière organique assimilable. Les expériences montrent que cette réponse est d'autant plus forte que le milieu initial est riche en matière organique et comporte des effectifs bactériens élevés ($> 10^6$ bactéries par ml), ce qui va souvent de pair. Dans les environnements pauvres en effectifs bactériens ($< 10^3$ bactéries par ml), l'apport de matière organique sera totalement et uniquement utilisé pour augmenter ceux-ci.

2. *Expériences avec apports successifs en cultures monospécifiques* (Fig. 2)

Le principe de l'expérimentation est d'effectuer un apport de matière organique chaque fois que la population bactérienne entre en phase stationnaire. Ces apports périodiques (généralement répartis sur une période de 10 jours) déclenchent les premières fois une petite remontée des effectifs jusqu'à un maximum correspondant à une stabilisation de ceux-ci aux alentours de 10^{10} à 10^{11} bactéries par ml. Ainsi, ces apports successifs contribuent à augmenter la durée globale de la phase de carbonatogenèse et à accroître les effectifs bactériens. La résultante est une intensification de la carbonatogenèse globale.

Ces conditions expérimentales, hormis la monospécificité, se rapprochent des conditions environnementales naturelles. Des apports périodiques de nourriture entraînent obligatoirement une intensification de la carbonatogenèse bactérienne quelles que soient les caractéristiques de l'environnement initial. La réponse carbonatogène des environnements initialement pauvres (en matière organique et en bactéries) ne surviendra qu'après une phase d'enrichissement, dans la mesure où la répétition des apports est suffisante.

3. *Cas de cultures de populations plurispécifiques*

(en laboratoire et/ou en milieu naturel).

Dans tous les cas étudiés expérimentalement, la carbonatogenèse apparaît là encore comme la réponse des populations bactériennes à un apport de nutriments (Castanier, 1987). On assiste en général dans un premier temps à une croissance très rapide des effectifs bactériens hétérotrophes. Cette phase correspond à l'utilisation des substrats métabolisables principalement pour l'augmentation des effectifs bactériens. Au sein de ceux-ci, ce sont les souches à

Effectifs bactériens
nombre de cellules par ml

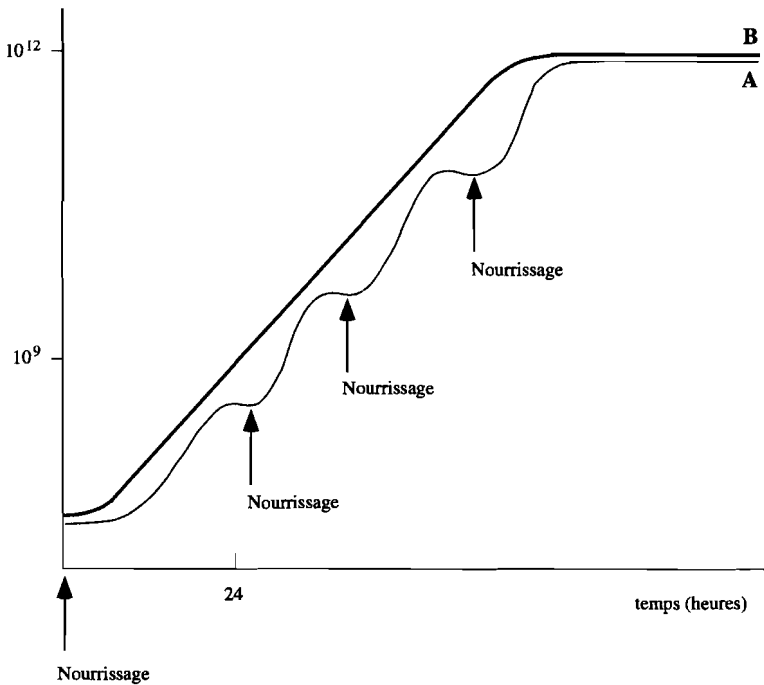


FIGURE 2.

Évolution des effectifs bactériens au cours d'une expérience de production de carbonate par une souche pure avec nourrissages successifs.

A : Courbe expérimentale ; B : Courbe théorique.

Evolution of bacterial strength in an experiment on bacterial carbonatogenesis by a pure strain with sequential feeding.

A : Experimental curve ; B : Theoretical curve.

division rapide qui sont favorisées et qui vont constituer la part dominante de la population dont le comportement devient ainsi identique à celui d'une population monospécifique.

Dans tous les cas, la phase exponentielle se traduit par une production dans le milieu **d'ions carbonates et hydrogénocarbonates** que l'on doit considérer comme les **produits de la minéralisation du carbone organique**.

L'étude des produits solides au MEB aux cours des différentes phases suggère que la carbonatogenèse active intervient la première. La précipitation passive s'enchaîne ensuite en réponse aux modifications subies par le milieu sous l'effet de l'accumulation des produits terminaux du métabolisme. Elle se traduit par le grossissement des particules carbonatées préalablement initiées par la précipitation active.

B. Les productions solides de la carbonatogenèse hétérotrophe

Il est possible d'observer au MEB les produits de la carbonatogenèse en les récupérant, soit au fond des réacteurs soit sur la surface de lames de verre plongées à l'intérieur de ceux-ci (Castanier, 1987).

1. Les premiers produits

Les produits minéraux (généralement calcitiques ou amorphes, beaucoup plus rarement aragonitiques) de la phase initiale de la carbonatogenèse semblent habituellement le fait de la précipitation active : ils sont liés aux corps bactériens eux-mêmes et se présentent d'abord comme des dépôts en forme d'aréoles ou en bandes à la surface de la cellule. La calcification gagne ensuite la totalité de la surface de celle-ci pour former un « cocon » rigide (Pl. I, A à H). À ce stade, la cellule peut encore communiquer avec l'extérieur et/ou avec d'autres cellules du même clone grâce à la présence de pores qui traversent la paroi du cocon (Pl. I, H). Ainsi sont maintenus les échanges gazeux et nutritionnels nécessaires à la vie de la cellule.

Plus ou moins simultanément apparaissent souvent des particules manifestement éjectées des corps bactériens que nous appelons « excréats ». Ces excréats, d'une taille habituelle de 0,1 μm à 1 μm semblent provenir soit de la membrane cellulaire soit de l'intérieur même de la cellule (Pl. I, C à F). Il semble que pour certaines espèces de bactéries, ces phénomènes ne soient pas limités aux corps bactériens individuels et que certains « cocons » de grande taille puisse contenir des essaims bactériens organisés (métaprocaryotes) (Castanier *et al.*, 1994).

Ces productions localisées sur la cellule traduisent l'activité intense de groupes d'ionophores (transporteurs membranaires spécifiques pour les ions).

Dans certaines expériences, notamment celles destinées à produire de la dolomite en milieu enrichi en magnésium (Castanier *et al.*, 1990 a), les premiers produits de la carbonatogenèse bactérienne, calco-magnésiens, se sont révélés amorphes en diffractométrie X (Castanier *et al.*, 1988 ; Perthuisot *et al.*, 1990). Il est vraisemblable, mais non démontré, que même les carbonates calciques de la carbonatogenèse précoce, formés en absence de magnésium, soient eux aussi amorphes : ils ont exactement le même aspect nanoscopique. Cependant il arrive que certains corps bactériens (appartenant à des espèces particulières ?) puissent évoluer rapidement en cristaux de carbonate, prenant alors une allure géométrique (bio-cristal) (Pl. I, E, I).

2. Les structures et assemblages bio-cristallins

La deuxième phase de la carbonatogenèse, passive pour l'essentiel, se traduit par la constitution d'agrégats, que l'on peut qualifier de « bio-minéraux », constitués de corps bactériens calcifiés éventuellement associés à des

excrétats et à des particules minérales informes enveloppées dans un film organique. À ce stade d'évolution des agrégats, on peut souvent y reconnaître déjà une architecture ordonnée de type cristallin ou plutôt « précristallin ». À partir de ces agrégats d'une taille de quelques microns, s'édifient des assemblages « bio-cristallins » dans lesquels l'arrangement des corps bactériens joue d'abord un rôle architectural prépondérant. Par la suite ceux-ci sont intégrés de plus en plus passivement aux édifices cristallins qui acquièrent progressivement leurs formes caractéristiques abiotiques (Pl. II, A à C).

On notera que, dans ces assemblages, les bactéries s'organisent spontanément en réseaux « bio-cristallins » avec des angles plus ou moins constants, en général compris entre 60° et 90°, c'est-à-dire entre le rhombe et le rectangle, ou encore entre les angles de la maille de calcite et ceux de la maille d'aragonite (Pl. I, D). Ainsi, il semble que les populations bactériennes s'adaptent mal aux contraintes cristallographiques des carbonates et qu'elles tendent à maintenir leur propre architecture aussi longtemps qu'elles le peuvent.

On observe aussi des assemblages arbusculaires ou radiaires (Pl. II, E, F), ces derniers pouvant donner naissance à des ooïdes (Castanier *et al.*, 1989b). On notera enfin la fréquence des faces pentagonales des cristaux de calcite et, même si cela n'a aucun rapport *a priori*, il nous plaît de rapprocher ce fait de la structure des tests d'échinodermes et de la forme des entroques.

C. Les données quantitatives sur la carbonatogenèse bactérienne hétérotrophe

La production de carbonates solides dépend essentiellement de la souche ou de la population bactérienne considérées, des conditions environnementales (température, salinité, etc.), de la qualité et de la quantité des nutriments disponibles, et du temps.

À ce jour, parmi les expérimentations effectuées au Service de Microbiogéologie du Laboratoire de Biogéologie de l'Université de Nantes, le record de productivité a été obtenu avec une souche de *Bacillus* sp. sur un milieu de Castanier (1984). On a obtenu **2,4 grammes de carbonate solide (calcite) par litre et par jour** pour un apport de matière organique au réacteur de **4 grammes de matière organique par litre et par jour**, soit un rendement un peu supérieur à 0,5 (poids de carbonate de calcium produit / poids de matière organique fournie). Cette production correspond à environ 880 kg de carbonate par m³ et par an soit, en prenant une densité de 2,7 pour la calcite, une couche de calcaire compact d'environ 32 cm d'épaisseur sur 1 m². Ce chiffre représente la totalité du carbonate de calcium dissous dans une colonne d'eau de mer (normale, actuelle) de 1 m² de section et de 3700 m de hauteur. La précipitation de 32 cm de calcaire sous l'effet de l'évaporation impliquerait

que la fraction d'eau évaporée en un an soit d'environ 70 % du volume initial, soit près de 2600 m.

La production primaire des zones côtières marines, par exemple en Méditerranée, est estimée entre 10 et 400 g de carbone organique par m² et par an pour le phytoplancton et entre 15 et 800 g de carbone organique par m² et par an pour les macrophytes (Frisoni, 1984). Ces chiffres situent la production de matière organique totale schématiquement entre environ 20 et 2 500 grammes par m² et par an. Plus généralement, on peut considérer que la production totale de matière organique depuis les environnements océaniques, vers les environnements côtiers, récifaux puis paraliques varie entre 20 et 10 000 grammes par m² et par an (Basson *et al.*, 1977 ; Allen *et al.*, 1979). Dans de telles conditions, en admettant que toute la matière organique soit métabolisable par les bactéries et en adoptant un rendement de la carbonatogenèse bactérienne de l'ordre de 0,5 (poids de carbonate de calcium produit / poids de matière organique fournie), on peut estimer la sédimentation de carbonate potentielle correspondante entre 10 et 5 000 g par m² et par an, soit une épaisseur de calcaire compact comprise entre environ 0,4 µm et 2 mm.

On doit évidemment s'interroger sur la proportion de la matière organique accumulée dans un environnement donné (sédiment, sol) qui est métabolisable (biodégradable) par les consortiums bactériens de cet environnement et donc susceptible d'être minéralisée en carbonates. En fait, à terme, si les conditions physiques le permettent et si les espèces bactériennes adéquates sont présentes, la totalité de la matière organique peut-être métabolisée et, si certaines souches sont carbonatogènes, minéralisée en carbonates. En effet, toutes les molécules de la matière vivante sont biodégradables et, par ailleurs, les populations bactériennes qui se développent en se nourrissant d'un substrat donné, même à dégradation lente, servent aussi de nourriture aux autres populations.

Ainsi, dans les conditions naturelles, la carbonatogenèse bactérienne hétérotrophe est susceptible de déposer, en 1 million d'années, de 0,4 m (dans les environnements océaniques généralement très pauvres) à 2 000 m de calcaire pur (dans les systèmes paraliques les plus productifs).

Les chiffres précédents ne sont évidemment qu'indicatifs car le rendement de la carbonatogenèse hétérotrophe dépend des conditions du milieu et des souches impliquées. Mais, joints à l'ubiquité des bactéries carbonatogènes, ils impliquent que la **carbonatogenèse bactérienne** est, dans la constitution des formations calcaires dites « azoïques » (c'est-à-dire dépourvues de restes d'organismes visibles), **un processus beaucoup plus probable que la précipitation chimique ou que la précipitation biogénique autotrophe** nécessairement limitées par la teneur du milieu en ions carbonate et bicarbonate. La première requiert, en effet, les conditions très particulières des environnements évaporitiques ou pré-évaporitiques. Dans ces derniers, la production

de matière organique est en général très élevée (Busson et Perthuisot, 1986 ; Perthuisot, 1980, 1989). Ainsi, même dans ce type d'environnement, la part de la précipitation purement chimique des carbonates calco-alcalins ne peut être qu'infime vis-à-vis de la part de la carbonatogenèse bactérienne hétérotrophe. La seconde, limitée par les mêmes facteurs, est surtout productrice de matière organique, susceptible d'être ensuite minéralisée en carbonates. Par exemple, dans les édifices stromatolithiques (*s.l.*), les cyanobactéries cumulent plusieurs fonctions : structuration de l'édifice, nourrissage des populations bactériennes carbonatogènes associées et, accessoirement, production autotrophe de carbonate.

III. L'ORIGINE DU CARBONE DES CARBONATES

De l'ensemble des considérations évoquées ci-dessus il est possible de classer par importance les capacités des différents processus qui concourent à la carbonatogenèse (calco-alcaline) dans la nature actuelle.

La capacité carbonatogénétique de l'**évaporation** (et des autres processus abiotiques) est limitée par la teneur du milieu en ions carbonate et bicarbonate (faible en domaine marin ou paralique) donc en général **faible**.

La capacité carbonatogénétique de l'**autotrophie** (bactérienne et végétale) est limitée par la disponibilité du CO₂ et la teneur du milieu en ions carbonate et bicarbonate.

Il existe cependant, dans la nature actuelle, des environnements riches en ions carbonate et bicarbonate, où les processus ci-dessus sont susceptibles de provoquer une forte précipitation carbonatée. On évoquera par exemple les lacs alcalins des régions équatoriales et tropicales. Rappelons que dans bien des cas, les carbonates dissous sont d'origine bactérienne (*cf. supra*).

La capacité carbonatogénétique de l'**hétérotrophie** bactérienne n'est limitée que par le rendement des souches et la quantité de matière organique disponible ; elle est donc **variable mais potentiellement très forte**.

Un grand nombre de calcaires sont des calcaires coquilliers (au sens large) biodétritiques ou construits. L'origine nano-biodétritique de beaucoup de matrices micritiques ne fait guère de doute et, selon les anciennes conceptions du monde vivant, on ne pourrait attribuer à ces formations une origine bactérienne.

Pourtant, on observera que des bactéries sont susceptibles d'intervenir directement dans la fabrication de certaines parties des coquilles : c'est le cas par exemple pour les pellicules de nacre que les huîtres développent à la surface interne de leur coquille pour en obturer les perforations (Castanier *et al.* 1990 b). Lorsque l'on considère les coquilles ou les tests (externes ou interne) des

animaux et végétaux, il est clair que leur formation est due à l'activité des organites du métabolisme cellulaire de certains groupes de cellules spécialisées, c'est-à-dire des **mitochondries**. Même si la controverse n'est pas close, ces organites cellulaires sont aujourd'hui considérées par bon nombre de cytologistes comme des **bactéries endosymbiotes** obligatoires (Gray, 1983 ; Margulis, 1971 ; Uzzell et Spolsky, 1974, Prescott *et al.*, 1990). De même la photosynthèse des eucaryotes est assurée par des **chloroplastes**, qui sont eux aussi considérés comme des **bactéries endosymbiotes** obligatoires (Margulis, 1968)). Il en irait de même pour les autres organites des cellules eucaryotes (Margulis, 1981 ; Margulis et Sagan, 1989 ; Margulis *et al.*, 1978, 1979).

Si cette théorie est valide – et les arguments cytologiques et biochimiques développés à son appui sont très forts – on doit considérer que la quasi-totalité des carbonates est d'origine bactérienne. En fonction des arguments quantitatifs développés plus haut, elle résulte **pour l'essentiel**, indirectement de la **production de matière organique par autotrophie**, et directement de l'**activité des bactéries carbonatogènes hétérotrophes**. L'évaporation apparaît comme jouant un rôle mineur dans la carbonatogenèse.

Le **carbone des carbonates** sédimentaires et diagénétiques provient donc pour l'essentiel du **carbone de la matière organique** initialement issue de l'autotrophie. Leur oxygène est issu pour une partie (sans doute variable) des **radicaux carboxyle** de la matière organique initiale.

CONCLUSIONS

Des considérations présentées ci-dessus il ressort que, si l'on admet que les plastes et mitochondries des cellules eucaryotes sont des bactéries endosymbiotes, une bonne partie des formations calcaires doit être considérée comme d'origine bactérienne et ceci n'est pas sans incidence sur leur interprétation. Nous en prendrons quelques exemples.

Dans cette contribution à un ouvrage à la mémoire de Jean-Charles Fontes, où l'amitié et le souvenir ont leur sa place, il n'est guère concevable de passer sous silence son domaine de recherches : les isotopes. Les conceptions énoncées ci-dessus, si elles sont valides, ne sont sans doute pas sans incidence sur l'interprétation des mesures isotopiques effectuées sur les carbonates du domaine « supergène ». Nous n'évoquons que la mesure des âges au ^{14}C . Nonobstant les problèmes éventuels de fractionnement isotopique, de la photosynthèse à la minéralisation, l'âge ^{14}C d'un carbonate sédimentaire d'origine bactérienne est au mieux l'âge « moyen » de la matière organique originelle et non pas nécessairement l'âge du minéral carbonaté. Il y aurait sans doute beaucoup à apprendre de la conjonction d'études microbiogéologiques de production de carbonates et d'analyses isotopiques.

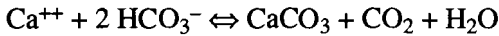
Les vitesses de dépôt des calcaires bactériens sont potentiellement si élevées, qu'il convient de s'interroger sur la signification, en terme de durée, des bancs et des joints de stratification des formations sédimentaires calcaires « azoïques ». Il est possible que dans bien des cas les bancs se déposent très rapidement et que l'essentiel du temps correspondant au dépôt de la formation toute entière soit représenté par les joints de stratification. Par ailleurs, à partir des observations en laboratoire, on imagine assez bien la consistance que doit avoir un sédiment micritique bactérien en cours de formation : il s'agit d'une vase mucilageuse à la fois consistante et fluente. Une telle consistance favorise évidemment les écoulements en masse même sur de très faibles pentes. À cet égard, nous évoquons, parmi beaucoup d'autres, l'exemple du Tithonique (calcaire « azoïque » typique) de la région de Digne, remarquable par ses bancs slumpés. Beaucoup d'inconnues demeurent quant à la genèse des carbonates riches en magnésium. Dans la nature actuelle en tous cas, l'origine bactérienne de certains d'entre eux ne fait guère de doute.

La genèse des formations dolomitiques et magnésitiques fossiles, largement dominantes surtout dans les temps les plus anciens, doit sans doute être envisagée en termes environnementaux : évolution de la pression partielle du CO_2 atmosphérique, et donc de l'importance des environnements anaérobies ; évolution de la chimie des systèmes marins et paraliques ; adaptation des populations bactériennes à ces conditions (importance, par exemple, de la sulfato-réduction). Un énorme travail reste à faire, tant dans l'expérimentation que dans l'observation des objets fossiles à toutes les échelles.

Il semble que certaines séquences d'élaboration de structures bio-minérales calcaires soient caractéristiques des voies métaboliques empruntées par les bactéries carbonatogènes (Castanier, 1987). Il y a là une voie qui pourrait déboucher sur une diagnose paléo-environnementale des formations « azoïques », dans la mesure où les structures syngénétiques nanoscopiques peuvent y être préservées.

La carbonatogenèse bactérienne est une des voies de la minéralisation de la matière organique et fait ainsi office de phénomène épurateur dans les environnements où celle-ci s'accumule. C'est ainsi un agent efficace de limitation des « pollutions » organiques anthropiques ou non. Elle apparaît aussi comme une phase fondamentale de l'évolution biogéologique de notre planète : celle de l'incorporation à la lithosphère du carbone atmosphérique, après sa capture par les maillons autotrophes de la biosphère. Ainsi, l'augmentation de la sédimentation carbonatée au cours des temps géologiques pourrait traduire l'augmentation de la masse de la biosphère. La carbonatogenèse bactérienne hétérotrophe est antagoniste de l'autotrophie de la biosphère dans la mesure où, tout en incorporant du carbone à la lithosphère elle tend à libérer du CO_2

dans l'atmosphère. En effet, soit l'équation chimique simplifiée de l'équilibre des carbonates :



En appliquant cette équation à la carbonatogenèse bactérienne, on voit que des deux atomes de carbone du bicarbonate, issus de la matière organique consommée par les bactéries, l'un rejoint la lithosphère, l'autre l'atmosphère. Ainsi, d'une certaine manière, les bactéries carbonatogènes tentent de recréer un environnement riche en CO_2 , c'est-à-dire les conditions environnementales de leur apparition sur la planète.

RÉFÉRENCES

- ALLEN (G. P.), LAURIER (D.), THOUVENIN (J.), 1979. « Étude sédimentologique du delta de la Mahakam ». *Notes et Mémoires CFP*, 15 : 156 p.
- BASSON (P. W.), BURCHARD (J. E.), HARDY (J. T.), PRICE (A. R. G.), 1977. *Marine life and environments of Saudi Arabia*. Dharan, Aramco, 284 p.
- BERKELEY (C.), 1919. A study of marine bacteria. Straits of Georgia B.C. *Proc. Trans. R. Soc. Can, Ottawa section*, 5 (13) : 15-43.
- BOQUET (E.), BORONAT (A.), RAMOS-COMENZANA (A.), 1973. « Production of calcite (calcium carbonate) crystals by soil bacteria is a general phenomenon ». *Nature*, 246 : 527-529.
- BUSSON (G.), PERTHUISOT (J.-P.), 1986. « La synthèse des données ». *In Les séries à évaporites en exploration pétrolière, I - Méthodes géologiques*, Paris, Technip, 8 : 165-217.
- CASTANIER (S.), 1984. *Étude de l'évolution quantitative et qualitative des populations bactériennes précipitant le carbonate dans différents cas artificiels de confinement réalisés à partir d'eau et de sédiments lagunaires méditerranéens*. Thèse 3^e cycle, univ. Aix-Marseille II, 131 p.
- CASTANIER (S.), 1987. *Microbiogéologie : Processus et modalités de la carbonatogenèse bactérienne*. Thèse Doct. État, univ. Nantes, 541 p.
- CASTANIER (S.), MAURIN (A.), BIANCHI (A.), 1984. « Participation bactérienne à la précipitation du carbonate ». *C.R. Acad. Sc.*, 299 : 1333-1336
- CASTANIER (S.), MAURIN (A.), BIANCHI (A.), 1986. « Évolution des populations bactériennes précipitant le carbonate, avec ou sans alcalinisation du milieu, dans différents cas artificiels de confinement expérimental, d'eau et de sédiment lagunaires méditerranéens ». *In Actes du Deuxième colloque international de Bactériologie Marine*, IFREMER, 3 : 147-157.
- CASTANIER (S.), MAURIN (A.), PERTHUISOT (J.-P.), 1988. « Les Cugnites : carbonates amorphes de Ca et Mg, précurseurs possibles de la dolomite ». *C. R. Acad. Sci.*, 306 (II) : 1231-35.

- CASTANIER (S.), BERNET-ROLLANDE (M.-C.), MAURIN (A.), 1989a. « Microbial fixation of dunes, powers and weaknesses ». *In Past and Future evolution of deserts* actes du colloque IGPM, Cassis : 37.
- CASTANIER (S.), MAURIN (A.), PERTHUISOT (J.-P.), 1989b. « Production microbienne expérimentale de corpuscules carbonatés sphéroïdaux à structure fibro-radiale. Réflexions sur la définition des ooïdes ». *Bull. Soc. Géol. Fr.*, (8), V : 589-95.
- CASTANIER (S.), MAURIN (A.), PERTHUISOT (J.-P.), 1990a. « A trial to get microbial dolomite in freshwater ». *Geobios*, 23 (1) : 121-128.
- CASTANIER (S.), LE VOT (B.), PERTHUISOT (J.-P.), 1990b. *Les relations lithosphère-biosphère. Évolution biogéologique de la Terre*. Rennes, CRDP, 37 p.
- CASTANIER (S.), BERNET-ROLLANDE (M.-C.), MAURIN (A.), PERTHUISOT (J.-P.), 1993. « Effects of microbial activity on the hydrochemistry and sedimentology of Lake Logipi, Kenya ». *Hydrobiologia*, 267 : 99-112.
- CASTANIER (S.), PERTHUISOT (J.-P.), MAURIN (A.) GÈZE (V.) CAMOIN (G.), 1994. « Colonies bactériennes organisées actuelles. Quelques réflexions sur l'évolution des procaryotes ». *Geobios*, 27 (6) : 645-657.
- CASTENHOLZ (R.W.) et WATERBURY (J.B.), 1989. « Oxygenic Photosynthetic Bacteria » in STALEY (J.T.), BRYANT (M.P.), PFENNIG (N.), HOLT (J.G.), éd. : *BERGEY'S manual of systematic bacteriology*, Baltimore, Hong Kong, London, Sydney, Williams & Wilkins, III : 1710-1746.
- DREW (G. H.), 1910a. « The action of some denitrifying bacteria in tropical and temperate seas, and the bacterial precipitation of calcium carbonate in the sea ». *Journ. Mar. Biol. Assoc.*, IX : 142-155.
- DREW (G. H.), 1910b. « On the precipitation of calcium carbonate in the sea by marine bacteria, and on the action of denitrifying bacteria in tropical and temperate seas ». *Journ. Mar. Biol. Assoc.*, IX : 479-523.
- DREW (G.H.), 1914. « On the precipitation of calcium carbonate in the sea by marine bacteria, and on the action of denitrifying bacteria in tropical and temperate seas ». *Publs. Carnegie Inst. Wash.* 182 : Papers from Dept. Mar. Biol., 5 : 1-45.
- FRISONI (G.-F.), 1984. *Contribution à l'étude du phytoplancton dans le domaine paralique*. Thèse Ingénieur-docteur, univ. Montpellier, 171 p.
- GRAY (M.W.), 1983. « The bacterial ancestry of plastids and mitochondria ». *BioScience*, 33 (11) : 693-699.
- KELLERMAN (K. F.), 1915. « Relation of bacteria to deposition of calcium carbonate ». *Geol. Soc. Amer. Bull.*, 26 : p. 58.
- LE MÉTAYER-LEVREL (G.), 1993. *Biominéralisation de surfaces : application à la protection des pierres de taille*. Dipl. Rech. Univ., univ. Nantes, 154 p.

- LIPMANN (C. B.), 1924. « Further studies on marine bacteria with special reference to the Drew hypothesis on CaCO_3 precipitation in the sea ». *Carnegie Inst. Washington Publ.*, 391, 26 : 231-248.
- MARGULIS (L.), 1968. « Evolutionary criteria in Thallophytes : a radical alternative ». *Science*, 161, 1020-1022.
- MARGULIS (L.), 1971. « Symbiosis and evolution ». *Scientific American*, 225 (2) : 49-57.
- MARGULIS (L.), 1981. *Symbiosis in cell evolution*. San Francisco, W.H. Freeman and C^o, 456 p.
- MARGULIS (L.), SAGAN (D.), 1989. *L'univers bactériel*. Paris, Albin Michel, 333 p.
- MARGULIS (L.), TO (L.P.), CHASE (D.), 1978. « Microtubules in prokaryotes ». *Science*, 200 : 118-1124.
- MARGULIS (L.), CHASE (D.), TO (L.P.), 1979. « Possible evolutionary significance of spirochaetes ». *Proc. Roy. Soc. London*, B, 204 : 189-198.
- MARTY (D.), 1983. *Cellulolyse et méthanogenèse dans les sédiments marins*. Thèse Doct. État, univ. Aix-Marseille I, 156 p.
- MARTY (D. G.), GARCIN (J. E.), 1987. « Présence de bactéries méthanogènes méthylotrophes dans les sédiments profonds du Déroit de Makassar (Indonésie) ». *Oceanologica Acta*, 10 : 249-253.
- MOLLISH (H.), 1924. « Uber kalkbacterien und ausere kalkfallende pilze ». *Zentralblatt Bakteriol.*, II, 65 : 130-139
- NADSON (G. A.), 1928. « Beitrag zur Kenntnis der bakterigenen Kalkablagungen ». *Arch. Hydrologie*, 19 : 154-164.
- PERTHUISOT (J.-P.) 1980. « Sites et processus de la formation d'évaporites dans la nature actuelle ». *Bull. Centre Rech. Elf-Aquitaine*, Pau, 4, 1 : 207-233.
- PERTHUISOT (J.-P.), 1989. « Recent evaporites » in SONNENFELD P. and PERTHUISOT J.-P. : *Brines and evaporites*. Washington, 28th Int. Geol. Congress, Short Course in Geology (3) : 65-126.
- PERTHUISOT (J.-P.), CASTANIER (S.) MAURIN (A.), 1990. « La huntite ($\text{CaMg}_3(\text{CO}_3)_4$) de la Sebkha el Melah (Zarzis, Tunisie). Un exemple de microbiodiagenèse carbonatogène ». *Bull. Soc. Géol. Fr.*, Paris, (8), VI, 4 : 657-666.
- PFENNIG (N.), TRÜPER (H.G.), 1989. « Anoxygenic Phototrophic Bacteria ». In STALEY (J.T.), BRYANT (M.P.), PFENNIG (N.), HOLT (J.G.), éd. : *BERGEY'S manual of systematic bacteriology*. Baltimore, Hong Kong, London, Sydney, Williams & Wilkins, III : 1635-1709.
- PRESCOTT (L.M.), HARLEY (J.P.), KLEIN (D.A.), 1990. *Microbiology*. Dubuque, Wm. C. Brown Publishers, 883 p.
- REIJERS (T.J.A.), HSÜ (K.J.), 1986. *Manual of carbonate sedimentology. A lexicographical approach*. London, Academic Press, 302 p.

SCHOPF (J.W.), HAYES (J.M.), WALTER (M.R.), 1983. « Evolution of Earth's earliest ecosystems : recent progress and unsolved problems ». In SCHOPF (W.J.), éd. : *Earth's earliest biosphere. Its origin and evolution*. Princeton University Press, 15 : 361-384.

UZZELL (T.), SPOLSKY (C.), 1974. « Mitochondria and plastids as endosymbionts : a revival of special creation ? » *American Scientist*, 62 : 334-343.

Planche I. Micrographies MEB : Premiers produits solides de la carbonatogenèse (colonies bactériennes développées sur lames de verre ou sur filtre (C et D)). A : Aréoles carbonatées à la surface de corps bactériens de diverses espèces ; B : Bandes carbonatées à la surface de bâtonnets ; C : Bâtonnets partiellement carbonatés (bosses plus opaques) et accumulation d'excrétats ; D : Bâtonnets et coques partiellement carbonatés et accumulation d'excrétats ; E : Excrétats, coques et bâtonnets plus ou moins calcifiés ; F : Bâtonnets encoconnés entourés d'excrétats, coques partiellement calcifiées en cours de division ; G : Bactéries encoconnées. La préparation a fracturé un cocon dont l'ouverture béante souligne la rigidité ; H : Une éraflure dans le recouvrement de bactéries encoconnées permet d'observer les pores à leurs extrémités et des accumulations intracytoplasmiques ; I : agrégats biominéraux et bactéries calcifiées à forme cristalline. ►

Plate I. SEM micrographies : First solid products of carbonatogenesis (bacterial colonies developed on glass slides or filters (C & D)). A : Carbonate areolas at the surface bacterial bodies belonging to different species ; B : Carbonate stripes at the surface of rods ; C : Partially calcified rods (opaque bumps) and excretates accumulation ; D : Partially calcified rods and cocci and excretates accumulation ; E : Excretates, more or less calcified cocci and rods ; F : Cocooned rods surrounded by excretates and partially calcified cocci in division ; G : Cocooned bacteria. One of the cocoons was fractured during sample preparation. Its wide opening suggests the rigidity of the cocoon ; H : The bacterial cover of the slide was scratched and the turned over bacteria display their terminal pores, a broken cocoon let appear intracellular accumulations ; I : Biomineral aggregates and calcified bacteria with crystalline outlines.

Planche I.

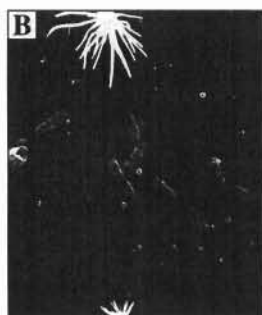
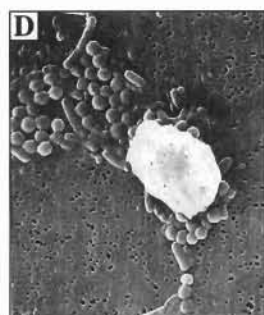
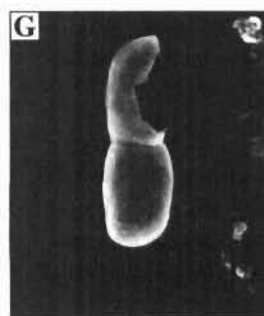
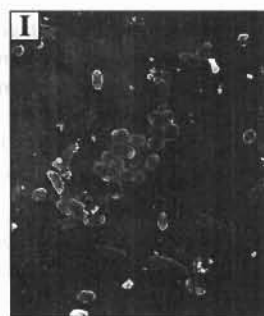
5 μm 5 μm 1 μm 1 μm 5 μm 2 μm 2 μm 4 μm 5 μm

Planche II.

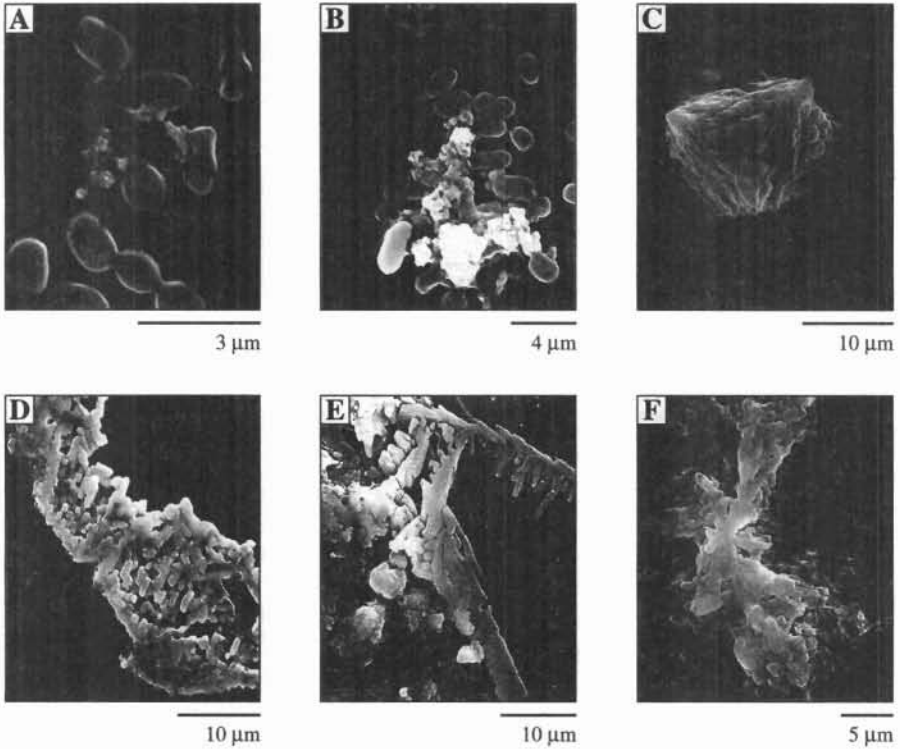


Planche II. Assemblages bactériens carbonatés (développés sur lames de verre). A et B : Assemblages biominéraux peu développés (immatures). Noter l'arrangement des divers objets en systèmes grossièrement triangulaires ; C : Particule biocristalline compacte de section triangulaire ayant poussé à partir des colonies bactériennes développées sur la lame ; D : Arrangement quasi-cristallin de bâtonnets calcifiés ; E : Développement arbusculaire de colonies bactériennes calcifiées ; F : Structure radiaire d'un assemblage biominéral bien développé.

Plate II. Bacterial carbonate assemblages developed on glass slides. A & B : Immature biomineral assemblages. Note the arrangement of objects into triangular systems ; C : Compact biocrystalline particle of triangular shape grown up from the bacterial colonies developed on the slide ; D : Quasi-crystalline arrangement of calcified rods ; E : Arborescent development of calcified bacteria ; F : Radial structure of a well developed biomineral assemblage.