# La culture des algues unicellulaires

# Une voie prometteuse de valorisation du CO<sub>2</sub>

Frank Haeseler et Denis Blanchet

Résumé Cet article vise à synthétiser les connaissances actuelles sur la physiologie de la photosynthèse de deux organismes considérés comme étant parmi les principaux acteurs de la production primaire océanique : les cyanobactéries et les coccolithophores. Ces deux micro-organismes représentent en outre des exemples intéressants de calcification mettant en œuvre des processus biologiques totalement différents : le développement des cyanobactéries est responsable d'une production implicite de calcite non structurée. tandis que les coccolithophores génèrent biologiquement des exosquelettes aux motifs spécifiques portés par leur génome. La calcification biologique, qu'elle soit induite par l'activité biologique (cyanobactéries) ou très contrôlée (formation d'un exosquelette chez les coccolithophores), est nécessairement liée au métabolisme cellulaire. Les stratégies de l'absorption du carbone et surtout du calcium développées par ces deux principaux types d'organismes sont différentes. Elles sont rapidement abordées dans cette synthèse ainsi que la possibilité d'utiliser ces capacités de fixation du dioxyde de carbone dans des procédés industriels visant à piéger du CO<sub>2</sub> sous forme minérale et sous forme organique, cette dernière étant propice à une valorisation énergétique industrielle, discutée en conclusion. Mots-clés Dioxyde de carbone, CO<sub>2</sub>, énergie, biomasse, calcification biologique, cyanobactéries,

Mots-cles Dioxyde de carbone, CO<sub>2</sub>, energie, biomasse, calcification biologique, cyanobacteries, coccolithophores.

### Abstract The culture of unicellular algae: a promising way to valorize CO<sub>2</sub>

The objective of this article is to synthesise present knowledge on photosynthesis physiology of two microorganisms considered as the main players in oceanic primary production: cyanobacteria and coccolithophores. These two microorganisms thus represent interesting examples of totally different biological calcification processes: the growth of cyanobacteria implicitly induces the production of non-structured calcite while the coccolithophores generate biologically calcite tests bearing species specific motives. The biological calcification, whether induced by the biological activity (cyanobacteria) or highly controlled (exoskeleton formation for coccolithophores), is necessarily linked to cellular metabolism. The strategies developed by these organisms to import carbon and calcium are very different and are presented in this review since they are key factors for industrial processes aiming at CO<sub>2</sub> capture and transformation in mineral and organic carbon. The organic carbon thus presents significant potential for renewable energy production which will be discussed in the conclusion.

Keywords Carbon dioxide, CO<sub>2</sub>, energy, biomass, biological calcification, cyanobacteria, coccolithophores.

# Les micro-organismes algaires et le cycle global du carbone dans les océans

Dans les océans, la fixation du carbone par le phytoplancton joue un rôle clé dans le cycle global du carbone. Néanmoins, les paramètres qui contrôlent la production primaire et son devenir dans la colonne d'eau<sup>(a)</sup> ne sont toujours pas bien compris.

Les organismes phytoplanctoniques représentent près de la moitié de l'activité de photosynthèse totale sur la planète, soit 45 à 50 milliards de tonnes de carbone par an [1].

# Production primaire et production de carbonates

Dans la colonne d'eau, la production primaire est réalisée par des organismes microscopiques rassemblés sous la dénomination de phytoplancton. Le phytoplancton est composé d'organismes autotrophes procaryotes ou eucaryotes – des cyanobactéries et des algues – et forme la base de la chaîne alimentaire des océans. Il se développe principalement dans une couche superficielle de 30 mètres, appelée la zone euphotique (zone où la lumière peut pénétrer dans l'eau de mer). Il est difficile de quantifier la production primaire phytoplanctonique car son activité est très variable (en longitude et en latitude). Celle-ci dépend fortement de paramètres comme l'intensité du soleil, la température de l'eau, les concentrations en éléments nutritifs<sup>(b)</sup>, etc.

La communauté du phytoplancton eucaryote constitue depuis toujours une « boîte noire » pour ce qui est de sa composition et de sa contribution dans la fixation du carbone pour les océans. Le phytoplancton des océans actuels est essentiellement constitué de cyanobactéries, de diatomées, de dinoflagellés et de coccolithophores. On distingue le phytoplancton de grande taille (> 2-5  $\mu$ m) et celui de petite taille (< 2  $\mu$ m), la somme des deux représentant moins de 1 % de la biomasse totale des mers.

Les cyanobactéries (également appelées algues bleuvertes), et particulièrement les représentants des genres *Prochlorococcus* et *Synechococcus*, correspondent au picophytoplancton (le plus petit du phytoplancton). Comme toutes les bactéries, les cyanobactéries sont des procaryotes, qui peuvent être distinguées des eucaryotes par l'absence d'un noyau et de mitochondries dans la cellule. Dans le cas des organismes photosynthétiques, les procaryotes se distinguent également des eucaryotes par l'absence de chloroplastes.

Les diatomées, des algues appartenant au phylum *Heterokontophyta*, produisent un exosquelette à base de silice. Les coccolithophores font partie du phylum *Haptophyta* et construisent un exosquelette calcaire dont les éléments constitutifs sont appelés coccolithes (*figure 1*).



Figure 1 - Le coccolithophore *Emiliania huxleyi* observé au microscope électronique à balayage.

Crédit photo : Alison R. Taylor, University of North Carolina Wilmington Microscopy Facility.

Ces producteurs primaires ne sont pas seulement responsables de la production de biomasse, et certains produisent également des carbonates (calcite et aragonite<sup>(C)</sup>) par formation d'exosquelettes, appelés tests calcaires, ou par la production de calcaire non structuré. Ces nombreuses espèces de micro-organismes capables de précipiter du CaCO<sub>3</sub> se rencontrent aussi bien dans les eaux douces

que dans les milieux marins. Les dépôts géologiques de carbonate tout au long de l'histoire de la Terre en sont une démonstration éclatante.

### Pompe biologique et exportation du carbone

La biomasse photosynthétique formée dans la zone euphotique va fortement évoluer dans la colonne d'eau. La transformation de la matière organique biogénique s'opère immédiatement après la mort des organismes vivants. La matière organique biogénique produite en surface (photosynthèse) est sensible à des processus d'oxydation, qu'ils soient biologiques ou chimiques. Cette altération est faite par une biomasse bactérienne hétérotrophe, qui colonise cette biomasse photosynthétique et qui va se développer à son dépend. Au final, sur la quantité de biomasse synthétisée dans la zone euphotique, une très faible partie atteint le fond marin et contribue, en échappant au recyclage, à l'enfouissement de matière organique dans le sédiment marin. Cette matière organique est pour partie associée à un carbone minéral issu lui aussi de l'assimilation du CO<sub>2</sub> par le biais des tests des organismes phytoplanctoniques siliceux ou à test calcaire. Ces biominéraux jouent le rôle de ballast (comme l'argile apportée de l'érosion terrestre), concourant à l'exportation de ce carbone organique et minéral synthétisé dans la zone euphotique vers le plancher océanique.

La production de biomasse et de carbonate dans la zone euphotique, puis l'exportation d'une partie de ces matériaux vers les eaux profondes ont un impact important sur la composition chimique de l'eau au sein de la colonne d'eau. Dans les eaux de surface, la concentration en carbonate est affectée par deux phénomènes opposés : elle augmente en raison de la photosynthèse et elle diminue en raison de la calcification biologique. Dans les eaux profondes, à la fois l'alcalinité totale et le carbone inorganique dissous augmentent par le biais de l'afflux de la biomasse provenant de la surface (exportation) et de sa minéralisation. Cette libération de  $CO_2$ contribue à augmenter l'acidification de l'eau en profondeur (océans profonds acides), contribuant de ce fait aussi à la dissolution d'une partie du carbonate de calcium exporté.

### Stratégies d'assimilation du carbone inorganique par les organismes phytoplanctoniques

La photosynthèse en milieu aquatique peut utiliser comme source de carbone les ions bicarbonate ( $HCO_3^{-}$ ) et le  $CO_2$ , le choix entre ces deux formes dépendant des conditions environnementales. Elle n'utilise jamais l'espèce carbonate ( $CO_3^{2^-}$ ). Quelle que soit l'espèce utilisée par l'organisme photosynthétique, l'enzyme clé de la photosynthèse – la ribulose 1,5-bisphosphate carboxylase/oxygénase, appelée RuBisCO – utilise uniquement la forme  $CO_2$ . Cette enzyme, hautement conservée au cours de l'évolution, a une faible affinité pour le  $CO_2$ .

Les algues eucaryotes et procaryotes ont développé diverses stratégies permettant de surmonter les contraintes pesant sur l'assimilation du carbone, dues aux faibles concentrations de  $CO_2$  dans l'eau de mer ( $\approx 10 \ \mu mol.L^{-1}$ ). Toutes ces stratégies ont un même objectif : augmenter la concentration de  $CO_2$  dans le voisinage de la RuBisCO. Les cyanobactéries disposent d'un mécanisme de concentration du  $CO_2$  (CCM, « carbon concentrating mechanism ») situé dans leur carboxysome et peuvent ainsi augmenter d'un

facteur 10 à 1 000 la concentration de  $CO_2$  à proximité de la RuBisCO. Les CCM présents dans les organismes phototrophes terrestres et aquatiques ont été bien étudiés [2-4]. Les algues eucaryotes ne possèdent pas de structure carboxysome et ont développé des stratégies différentes pour surmonter le facteur limitant que constituent les faibles concentrations en  $CO_2$  et saturer la RuBisCO, incluant le transport membranaire actif de  $HCO_3^-$  et/ou de  $CO_2$ .

#### Photosynthèse et calcification chez les cyanobactéries

Bien que la calcification par les cyanobactéries soit connue depuis longtemps, sa fonction physiologique est encore incertaine. Elle apparaît comme un processus non obligatoire, consécutif à l'activité photosynthétique, les cyanobactéries pouvant en effet se développer dans des environnements appauvris en calcium.

Lorsque l'ion HCO3<sup>-</sup> est prédominant, la conversion de HCO3<sup>-</sup> en CO2 dans le carboxysome se traduira par une production nette de OH<sup>-</sup> à l'intérieur de la cellule. Celui-ci est soit éliminé, soit neutralisé par des protons (H<sup>+</sup>) transportés du milieu extérieur par une pompe à protons<sup>(d)</sup>.Cette assimilation de l'ion bicarbonate conduit à une accumulation d'ions OH<sup>-</sup> à l'extérieur du micro-organisme et à une modification de l'équilibre carbonate/bicarbonate au profit de l'ion carbonate (CO32-). Cette surconcentration d'ions carbonate à proximité immédiate du complexe paroi-membrane génère ainsi des conditions favorables à la précipitation de carbonate de calcium. La surface de la membrane pourrait jouer un rôle dans l'initiation du processus de précipitation, en facilitant la nucléation [5], la croissance du carbonate de calcium se développant ensuite comme un processus chimique. La figure 2 présente des images de calcite produite dans une culture de cyanobactéries et la figure 3 montre le mécanisme conceptuel du processus d'assimilation des ions bicarbonate chez les cyanobactéries.

# Photosynthèse et calcification chez les coccolithophores

Bien qu'il existe de nombreuses espèces de coccolithophores, la grande majorité des études porte sur la souche la



Figure 2 - La calcite produite dans une culture de cyanobactéries observée au microscope électronique à balayage. Crédit photo : IFPEN, thèse Li Lum, Séquestration biologique du carbone par les

cyanobactéries, 2010.

plus facile à cultiver en laboratoire : *Emiliania huxleyi*. Il ressort de ces études que la souche *Emiliania huxleyi* EH2 ne dispose pas d'un mécanisme efficace pour générer un important gradient de carbone inorganique entre le milieu extérieur et le cytosol ; en d'autres termes, cette souche n'accumule pas bien le carbone inorganique dans la cellule. Ce gradient est d'un à deux ordres de grandeurs plus faible que pour les cyanobactéries et significativement plus faible que pour les algues vertes [6]. Il en découle que l'activité photosynthétique d'*E. huxleyi* n'est pas maximale avec les concentrations actuelles en bicarbonate dans le milieu marin [7-15].

Le lien entre la photosynthèse et la calcification chez *E. huxleyi* a été suggéré dès 1964 [8]. Riding *et coll.* ont proposé un modèle de croissance utilisant l'ion  $HCO_3^-$  entrant dans le micro-organisme comme substrat pour la photosynthèse et la calcification [16]. L'équation globale confirmée par Sikes *et coll.* [17] :

$$2 \text{ HCO}_3^- + \text{Ca}^{2+} \rightarrow \text{CaCO}_3 + \text{H}_2\text{O} + \text{CO}_2$$





CA : anhydrase carbonique, EPS : substances exo-polymères, Rubisco : ribulose-1,5-diphosphate carboxylase/oxygénase.

sous-entend un couplage étroit entre la calcification et l'assimilation du carbone pour la synthèse de biomasse [18]. Des travaux plus récents ont toutefois réfuté ce modèle de croissance, les facteurs régulant les phases de calcification et de synthèse de biomasse étant plus complexes.

## Vers un procédé industriel combiné de production de biomasse et de carbonate pour une valorisation énergétique et la séquestration de CO<sub>2</sub>

#### Choix de l'organisme

Dans la mesure où la culture des eucaryotes à test est difficile à mettre en œuvre à l'échelle industrielle, que leurs taux de croissance sont plus faibles que ceux des cyanobactéries qui, de plus, présentent une meilleure tolérance aux variations de pH, ce sont ces organismes procaryotes qui ont été choisis comme organismes visant à tester la faisabilité d'un procédé industriel.

La conséquence de la croissance des cyanobactéries dans un volume réactionnel fini (batch) et sans calcium est une alcalinisation progressive du milieu par modification rapide du rapport  $HCO_3^{-7}/CO_3^{2^-}$ , comme le montre l'équation suivante qui représente le bilan carbone de la photosynthèse des cyanobactéries sur l'ion bicarbonate :

$$2 \text{ HCO}_3^- \rightarrow [\text{CO}_{2\text{biomasse}}] + \text{H}_2\text{O} + \text{CO}_3^{2^-}$$

Dans ces conditions, l'arrêt de la croissance est obtenu à l'épuisement de l'espèce bicarbonate. La moitié du carbone issu de l'ion bicarbonate est incorporée dans la biomasse et l'autre moitié est transformée en ion carbonate.

La présence de calcium dans ce milieu fermé vient modifier le rapport carbonate/bicarbonate en favorisant la précipitation de carbonate de calcium. En conséquence, un procédé associant ces deux potentialités biologique et chimique est attrayant puisqu'il concourt à capter le  $CO_2$ gazeux dans la biomasse et dans un carbonate de calcium.

D'un point de vue technologique, il y a deux alternatives à un procédé industriel : soit utiliser la pompe naturelle à  $CO_2$ atmosphérique que constitue l'alcalinisation du milieu due à l'assimilation biologique d'ions  $HCO_3^-$ , soit, pour des questions de cinétique de transfert, injecter du  $CO_2$  plus concentré (fumées d'usines...) dans le milieu de culture. Dans ce type de procédé, la culture des cyanobactéries est donc menée sur un système aqueux carbonaté (comprenant des ions  $CO_3^{2^-}$  et  $HCO_3^-$  dont les proportions respectives traduisent la valeur du pH), en présence de calcium, avec une régulation de pH faite par l'apport de  $CO_2$ .

### Possibilité de valorisation énergétique

La bibliographie montre que la biomasse des cyanobactéries est relativement pauvre en acides gras et donc peu adaptée à une valorisation sous forme d'esters méthyliques d'acides gras. Cependant, la présence de teneurs relativement importantes de sucres pourrait permettre de les valoriser par une fermentation alcoolique (alcool pouvant servir d'additif aux essences). Par ailleurs, la récupération de cette biomasse suivie d'un traitement thermique par pyrolyse pourrait permettre d'obtenir une huile dont la qualité ouvrirait la voie à une gazéification suivie d'une synthèse Fischer-Tropsch.

Ces trois approches nécessitent toutes une séparation préalable de la biomasse du milieu de culture et un séchage. De telles étapes seraient consommatrices d'énergie et donc couteuses. C'est pourquoi la valorisation de la biomasse par un processus biologique de méthanisation est proposée<sup>(e)</sup>. La transformation biologique en méthane de la biomasse algaire est considérée comme une voie prometteuse. Elle a été examinée à la fois sur la biomasse entière et sur la fraction résiduelle après extraction des lipides. Pour une biomasse contenant moins de 40 % de lipides, la méthanisation directe de la totalité de la biomasse se révèle plus favorable du point de vue énergétique que la succession des étapes d'extraction des lipides (valorisée sous forme d'esters méthyliques dans du biodiesel) suivies de la méthanisation des résidus (figure 4). Par ailleurs, la biomasse de la microflore méthanogène, résidu du procédé, présente également l'avantage de pouvoir être utilisée directement comme fertilisant, compte tenu de sa teneur élevée en azote. Ce procédé a fait l'objet d'un brevet déposé par IFP Énergies nouvelles [19].



Figure 4 - Dispositif de production de biomasse et de calcite intégré à un procédé de valorisation énergétique (ici de la digestion anaérobie en vue de produire du méthane).

### Dimensionnement et estimation du rendement d'un procédé intégré

Si l'on considère une culture de cyanobactéries mise en œuvre en batch sur un système carbonate, avec un pH régulé par apport de  $CO_2$  (avec par exemple de l'eau de mer comme milieu de départ ayant une teneur en hydrogénocarbonate de 1 818  $\mu$ M, en carbonate de 450  $\mu$ M et en calcium de 10 300  $\mu$ M, et dont le pH est régulé entre 9,5 et 10), sur la base d'une productivité de l'ordre de 13,5 mM de C biomasse et de 1,6 mM de C CaCO<sub>3</sub>/L de photobioréacteur/an (50 cycles de production), le bilan a minima annualisé pour une installation de 1 hectare avec 50 cm de profondeur est de 76,7 tonnes de biomasse et 40,2 tonnes de CaCO<sub>3</sub>.

Pour une composition élémentaire connue de biomasse  $C_4H_{7,13}O_{2,04}N_{0,66}$ , il est possible de prédire la production de  $CO_2$  et de méthane au cours d'une valorisation énergétique par méthanogenèse en utilisant la formule suivante :

$$C_{a}H_{b}O_{c}N_{d} + \frac{4a-b-2c+3d}{4}H_{2}O \rightarrow$$

$$\frac{a+b-2c-3d}{2}CH_{4} + 4(a-b+2c+3d)CO_{2} + dNH_{3}$$

Ces valeurs sont des extrapolations de données expérimentales obtenues en laboratoire et doivent être considérées comme des valeurs maximales. Il conviendra de les réévaluer dans un contexte industriel.

### Conclusion

En comparaison de ces ordres de grandeur, il convient de noter que la production de biomasse algaire eucaryote est donnée pour être de l'ordre de 40 tonnes par hectare (poids sec), donc des valeurs représentant la moitié du potentiel des cyanobactéries. Par ailleurs, le procédé présenté ici, avec les paramètres de conduite du photoréacteur envisagés, s'accompagne d'une séquestration de 40,2 tonnes de calcite par an.

Ces données montrent donc les potentiels énergétique et environnemental prometteurs de ce procédé. Avant un déploiement industriel, une étape à l'échelle pilote semble s'imposer afin d'évaluer les contraintes techniques susceptibles de se poser dans une culture bactérienne massive sur de l'eau de mer et de valider ces chiffres.

### **Notes**

- (a) La *colonne d'eau* correspond à la hauteur d'eau entre le plancher sédimentaire et la surface.
- (b) Comme pour tous les organismes vivants, les organismes photosynthétiques sont composés de carbone, d'hydrogène et d'oxygène (trois éléments provenant du CO<sub>2</sub> et de l'eau impliqués dans le processus de photosynthèse), mais ils sont également composés d'azote, de phosphore et de soufre en proportions non négligeables; ces éléments sont qualifiés de nutritifs car leur carence empêche la production de biomasse et limite par voie de conséquence la photosynthèse.
- (c) La calcite et l'aragonite sont deux formes de carbonate de calcium qui diffèrent de par leur structure cristallographique, respectivement trigonale et orthorhombique.
- (d) Le système de « pompe à protons » permet un transfert de molécules/ ions contre un gradient de concentration. Il est opéré par des protéines transmenbranaires et consomme de l'ATP.
- (e) La méthanisation est le processus biologique de transformation d'un carbone organique en CO<sub>2</sub> et en méthane. Il a lieu dans de très nombreux environnements naturels comme les rizières, les tubes digestifs des termites, les panses des ruminants, les sédiments aquatiques, et de façon générale dans la plupart des décompositions d'organismes vivants... Ce processus est également mis à profit pour réduire l'empreinte environnementale de nombreuses activités anthropiques comme le traitement des boues de stations d'épuration, la valorisation énergétique des déchets ménagers, la dépollution des sites contaminés ; dans ce contexte industriel, il peut servir de procédé de production d'énergie.

### **Références**

- [1] Falkowski P.G., Barber R.T., Smetacek V., Biogeochemical controls and feedbacks on ocean primary production, *Science*, **1998**, *281*, p. 200.
- [2] Giordano M., Beardall J., Raven J.A., CO<sub>2</sub> concentrating mechanism in algae: mechanisms, environmental modulation, and evolution, *Annu. Rev. Plant Biol.*, **2005**, *56*, p. 99.

- [3] Price G.D., Badger M.R., Woodger F.J., Long B.M., Advances in understanding the cyanobacterial CO<sub>2</sub>-concentrating-mechanism (CCM): functional components, Ci transporters, diversity, genetic regulation and prospects for engineering into plants, *J. Exp. Bot.*, **2008**, *59*, p. 1441.
  [4] Roberts K., Granum E., Leegood R.C., Raven J.A., C3 and C4 pathways
- [4] Roberts K., Granum E., Leegood R.C., Raven J.A., C3 and C4 pathways of photosynthetic carbon assimilation in marine diatoms are under genetic, not environmental, control, *Plant Physiol.*, **2007**, *145*, p. 230.
- [5] Obst M., Wehrli B., Dittrich M., CaCO<sub>3</sub> nucleation by cyanobacteria: laboratory evidence for a passive, surface-induced mechanism, *Geobiology*, **2009**, 7, p. 324.
- [6] Tsuzuki M., Miyachi S., Transport and fixation of inorganic carbon in photosynthesis of cyanobacteria and green algae, *Bot. Mag. Tokyo*, **1990**, *Special issue 2*, p. 43.
- [7] Herfort L., Thake B., Roberts J., Acquisition and use of bicarbonate by *Emiliania huxleyi*, *New Phytol.*, **2002**, *156*, p. 427.
- [8] Paasche E., A tracer study of the inorganic carbon uptake during coccolith formation and photosynthesis in the coccolithophorid *Coccolithus huxleyi*, *Physiol. Plant.*, **1964**, *Suppl. 3*, p. 1.
   [9] Nielsen M.V., Photosynthetic characteristics of the coccolithophorid
- [9] Nielsen M.V., Photosynthetic characteristics of the coccolithophorid *Emiliania huxleyi* (Prymnesiophyceae) exposed to elevated concentrations of dissolved inorganic carbon, *J. Phycol.*, **1995**, *31*, p. 715.
- [10] Riebesell U., Zondervan I., Rost B., Tortell P.D., Zeebe R.E., Morel F.M.M., Reduced calcification of marine plankton in response to increased atmospheric CO<sub>2</sub>, *Nature*, **2000**, *407*, p. 364.
- [11] Berry L., Taylor A.R., Lucken U., Ryan K.P., Brownlee C., Calcification and inorganic carbon acquisition in coccolithophores, *Funct. Plant Biol.*, 2002, 29, p. 289.
- [12] Zondervan I., Rost B., Riebesell U., Effect of CO<sub>2</sub> concentration on the PIC/POC ratio in the coccolithophore *Emiliania huxleyi* grown under lightlimiting conditions and different daylengths, *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.*, 2002, 272, p. 55.
- [13] Rost B., Riebesell U., Burkhardt S., Sultemeyer D., Carbon acquisition of bloom-forming marine phytoplankton, *Limnol. Oceanogr.*, 2003, 48, p. 55.
- [14] Leonardos N., Geider R.J., Elevated atmospheric carbon dioxide increases organic carbon fixation by *Emiliania huxleyi* (Haptophyta), under nutrient-limited high-light conditions, *J. Phycol.*, **2005**, *41*, p. 1196.
- [15] Iglesias-Rodriguez M.D., Halloran P.R., Rickaby R.E.M., Hall I.R., Colmenero-Hidalgo E., Gittins J.R., Green D.R.H., Tyrrell T., Gibbs S.J., von Dassow P., Rehm E., Armbrust E.V., Boessenkool K.P., Phytoplankton calcification in a high-CO<sub>2</sub> world, *Science*, **2008**, *320*, p. 336.
- [16] Riding R., Cyanobacterial calcification, carbon dioxide concentrating mechanisms, and proterozoic-cambrian changes in atmospheric composition, *Geobiology*, **2006**, *4*, p. 299.
- [17] Sikes C.S., Roer R.D., Wilbur K.M., Photosynthesis and coccolith formation: Inorganic carbon sources and net inorganic reaction of deposition, *Limnol. Oceanogr.*, **1980**, *25*, p. 248.
- [18] Buitenhuis E.T., de Baar H.J.W., Veldhuis M.J.W., Photosynthesis and calcification by *Emiliania huxleyi* (Prymnesiophyceae) as a function of inorganic carbon species, *J. Phycol.*, **1999**, 35, p. 949.
- [19] Blanchet D., Haeseler F., Li L., Dromart G., Oger P., Procédé intégré de production de calcite et de biomasse par des cyanobactéries, Brevet déposé à l'INPI le 28 octobre 2010 sous le numéro 10/04.248.



F. Heaseler

Frank Haeseler est chef du département de géochimie et **Denis Blanchet** (*auteur correspondant*) est ingénieur chez IFP Énergies nouvelles\*.

IFP Énergies nouvelles, 1 et 4 avenue de

Bois Préau, F-92852 Rueil Malmaison.

Courriel : denis.blanchet@ifpen.fr



D. Blanchet

