

<https://doi.org/10.21603/2074-9414-2026-3-2654>
<https://elibrary.ru/EWZRSM>

Обзорная статья
<https://fppt.ru>

Молекулярные механизмы микробной биоминерализации: роль белковых молекул



Е. Е. Бородина¹, Д. Е. Колпакова^{1,*}, А. В. Гордиенко²,
И. И. Плешивцев¹, К. В. Карчин¹

¹ Кемеровский государственный университет , Кемерово, Россия

² ООО «Азот-Агро», Кемерово, Россия

Поступила в редакцию: 01.06.2026

Принята после рецензирования: 17.07.2026

Принята к публикации: 01.09.2026

*e-mail: kolpakova1205@mail.ru

© Е. Е. Бородина, Д. Е. Колпакова, А. В. Гордиенко,

И. И. Плешивцев, К. В. Карчин, 2026



Аннотация.

Микробная биоминерализация представляет собой универсальный природный процесс образования и накопления неорганических минералов, играющий ключевую роль в биогеохимических циклах и в формировании биологических структур. Несмотря на значительный прогресс в изучении данного явления, молекулярные механизмы, опосредованные белковыми молекулами и внеклеточными полимерами, остаются недостаточно систематизированными. Цель исследования – обобщить и систематизировать имеющиеся данные о молекулярных механизмах микробной биоминерализации с акцентом на роль белковых молекул в нуклеации, росте и стабилизации минеральных фаз.

Объекты исследования – научные публикации (2000–2026 гг.) по молекулярным механизмам микробной биоминерализации, включая роль белков и внеклеточных полимеров в нуклеации и росте минеральных фаз. Источники отбирали в базах Scopus, ScienceDirect, Google Scholar, MDPI и PubMed с предпочтением работ последних 5–10 лет.

Установлено, что биоминерализация реализуется через внутриклеточные и внеклеточные механизмы. У магнитотактических бактерий внутриклеточное образование магнетита происходит в магнитосомах и включает формирование магнитосомной мембраны, поглощение железа, его транспорт в везикулу и кристаллизацию Fe_3O_4 . В этих процессах участвуют белки MamB, MamM, MamN и MamZ, связанные с транспортом железа; MamP, MamT, MamX и MamE, регулирующие окислительно-восстановительные реакции, а также MamC, MamD, MamF, MamG, Mmsb и MmsF, контролирующие размер и морфологию кристаллов. При внеклеточной биоминерализации клеточные поверхности и внеклеточные полимерные вещества служат центрами зарождения минералов, а кислые белки, карбоангидразы, флавопротеины и цитохромы с-типа участвуют в осаждении карбонатов, переносе электронов и восстановлении металлов.

Белковые молекулы рассматриваются как ключевые регуляторы микробной биоминерализации. Они обеспечивают транспорт ионов железа и кальция, поддержание pH, перенос электронов, восстановление металлов, зарождение кристаллов и контроль их формы, размера и полиморфной модификации. Описанные механизмы находят применение в разработке биомедицинских наноматериалов, биосенсоров, технологий очистки сточных вод и восстановления минеральных строительных материалов.

Ключевые слова. Биоминерализация, магнитосомы, магнетит, белки, биоминералы, микроорганизмы, магнитотактические бактерии, цианобактерии, грибы, дрожжи, микроводоросли

Финансирование. Работа выполнена в рамках государственного задания по теме «Исследование потенциала ростостимулирующих бактерий для повышения агрономической биофортификации пшеницы» (шифр FZSR-2024-0009).

Для цитирования: Бородина Е. Е., Колпакова Д. Е., Гордиенко А. В., Плешивцев И. И., Карчин К. В. Молекулярные механизмы микробной биоминерализации: роль белковых молекул. Техника и технология пищевых производств. 2026. Т. 56. № 3. С. 565–583. <https://doi.org/10.21603/2074-9414-2026-3-2654>

Molecular Mechanisms of Microbial Biomineralization: Protein Molecules



Ekaterina E. Borodina¹, Daria E. Kolpakova^{1,*},
Andrey V. Gordiyenko², Ivan I. Pleshivtsev¹,
Konstantin V. Karchin¹

¹ Kemerovo State University , Kemerovo, Russia

² Azot-Agro Ltd, Kemerovo, Russia

Received: 01.06.2026

Revised: 17.07.2026

Accepted: 01.09.2026

*e-mail: kolpakova1205@mail.ru

© E.E. Borodina, D.E. Kolpakova, A.V. Gordiyenko, I.I. Pleshivtsev,
K.V. Karchin, 2026



Abstract.

Microbial biomineralization is a ubiquitous natural process involving the formation and accumulation of inorganic minerals. It plays a crucial role in biogeochemical cycles and the development of biological structures. Despite recent progress in studying this phenomenon, the underlying molecular mechanisms mediated by proteins and extracellular polymers remain insufficiently systematized. This study reviews and synthesizes existing data on the molecular mechanisms of microbial biomineralization, with an emphasis on the role of proteins in the nucleation, growth, and stabilization of mineral phases.

The research material comprises peer-reviewed publications indexed in Scopus, ScienceDirect, Google Scholar, MDPI, and PubMed from 2000 to 2026. The literature search focused on the molecular mechanisms of microbial biomineralization, including the effects of proteins and extracellular polymers on mineral phase nucleation and growth.

Biomineralization occurs via both intracellular and extracellular pathways. In magnetotactic bacteria, intracellular magnetite formation takes place within magnetosomes; this process encompasses magnetosomal membrane development, iron uptake, intra-vesicular transport, and Fe₃O₄ crystallization. These processes involve specific proteins: MamB, MamM, MamH, and MamZ are responsible for iron transport; MamP, MamT, MamX, and MamE regulate redox reactions; while MamC, MamD, MamF, MamG, Mms6, and MmsF control crystal size and morphology. During extracellular biomineralization, cell surfaces and extracellular polymeric substances serve as mineral nucleation sites, whereas acidic proteins, carbonic anhydrases, flavoproteins, and c-type cytochromes participate in carbonate precipitation, electron transfer, and metal reduction.

Proteins serve as key regulators of microbial biomineralization by driving ion transport (iron and calcium), pH maintenance, electron transfer, metal reduction, and crystal nucleation, while also controlling crystal shape, size, and polymorphism. These mechanisms find practical application in biomedical nanomaterials, biosensors, wastewater treatment, and the restoration of mineral-based building materials.

Keywords. Biomineralization, magnetosomes, magnetite, proteins, biominerals, microorganisms, magnetotactic bacteria, cyanobacteria, fungi, yeasts, microalgae

Funding. The work was carried out within the framework of the state task on the topic «Research of the potential of growth-stimulating bacteria to increase the agronomic biofortification of wheat» (code FZSR-2024-0009).

For citation: Borodina EE, Kolpakova DE, Gordiyenko AV, Pleshivtsev II, Karchin KV. Molecular Mechanisms of Microbial Biomineralization: Protein Molecules. Food Processing: Techniques and Technology. 2026;56(3):565–583. (In Russ.) <https://doi.org/10.21603/2074-9414-2026-3-2654>

Введение

Металлы представляют собой важные компоненты для функционирования биологических систем, участвуя в биохимических процессах, которые необходимы для жизнедеятельности микроорганизмов [1, 2]. В настоящем обзоре основное внимание уделяется биоминерализации – процессу, посредством которого микроорганизмы генерируют и накапливают отложения неорганических минералов как внутри своих

клеток, так и во внеклеточной среде. Микробная биоминерализация – повсеместный природный процесс, охватывающий образование и накопление различных минералов – фосфатов, карбонатов, силикатов, сульфатов и соединения железа. В последние годы достигнут значительный прогресс в изучении роли различных видов микроорганизмов в биоминерализации, включая бактерии, цианобактерии, дрожжи, грибы и др. Бактерии играют важную роль в кальцификации,

а также в минерализации железа [3–5]. Цианобактерии, относящиеся к примитивным автотрофным нитевидным формам, являются основными агентами силицирования – процесса биоминерализации кремнезема. Штамм *Synechococcus* sp. демонстрирует значительный потенциал к бактериальному силицированию (осаждению аморфного кремнезема в перенасыщенных растворах кремниевой кислоты) при экстремальных значениях pH. Следует отметить, что *Synechococcus* spp. также участвуют в осаждении кальцита в щелочных условиях pH в присутствии ионов кальция [6, 7]. Грибы в основном участвуют в отложении органических кислот и комплексов металлов, например оксалатов металлов, фосфатов урана и др. [8]. Дрожжи также имеют ключевое значение в формировании сложных наночастиц, таких как теллурид кадмия, трикальций-фосфат и др., используя их в качестве биоматриц [9]. Различные виды микроводорослей – диатомовые водоросли, кокколитофориды и морские простейшие – могут способствовать биокальцификации и биосилицированию [10]. Каждая группа микроорганизмов использует собственный биохимический механизм для активного участия в биогеохимическом цикле и осаждении биоминералов в естественной и искусственной среде [11]. Цель исследования – обобщить и систематизировать имеющиеся данные о молекулярных механизмах микробной биоминерализации с акцентом на роль белковых молекул в этом процессе.

Объекты и методы исследования

Объектами исследования послужили научные публикации (2000–2026 гг.), отобранные по тематическому принципу, включая фундаментальные работы, заложившие теоретические основы направления, и современные исследования молекулярных механизмов минерализации, а также данные о роли белков, ферментов и внеклеточных полимерных веществ в нуклеации и росте минеральных фаз, отобранные из электронных библиотек Scopus, ScienceDirect, Google Scholar, MDPI и PubMed с приоритетом публикаций последних 5–10 лет.

Результаты и их обсуждение

Основные механизмы микробиологической биоминерализации. Микробиологическая биоминерализация – процесс образования и отложения микроорганизмами неорганических минералов, реализуемый двумя основными путями:

1. Биологически контролируемая биоминерализация характеризуется строго контролируемым процессом, который локализован в органеллах, либо на поверхности клетки. В этом случае клетки регулируют образование минерала, тем самым определяя его химический состав, морфологическую структуру, а также размер частиц.

2. Биологически индуцированная биоминерализация предполагает минимальный контроль над про-

цессом минерализации. Клетки напрямую не регулируют местоположение и механизм отложения минералов [12, 13].

Помимо этого, биоминерализацию подразделяют на внутриклеточную и внеклеточную. Биологически индуцированная биоминерализация обычно является результатом внеклеточной минерализации, которая возникает в результате пассивных клеточных механизмов. В этом случае минералы осаждаются на поверхности клеток, которые служат гетерогенными центрами зарождения. Отсутствие клеточного контроля приводит к образованию частиц с варьирующими размерами и неправильной морфологией [14]. Внутриклеточная биоминерализация, напротив, характеризуется высокой степенью регуляции и происходит в специализированных органеллах. Минерал формируется внутри клетки и впоследствии может транспортироваться на ее поверхность [15]. В данном процессе задействованы органеллы, содержащие белковые системы – переносчики ионов, ионные насосы и каналы, – которые регулируют поглощение ионов и их пассивную диффузию через биологические барьеры [16].

Магнитотактические бактерии являются примером микроорганизмов, осуществляющих внутриклеточную биоминерализацию. Они используют биологически контролируемый путь для образования магнитных биоминералов [17, 18]. Содержание железа в клетках магнитотактических бактерий колеблется от 3 у большинства бактерий до 10 % от сухого веса у *Magnetobacterium bavaricum*. Ионы железа поглощаются не в форме Fe(II), а в виде Fe(III), который образуется путем быстрого окисления из Fe(II) [19].

Механизм биологически контролируемой биоминерализации у данных микроорганизмов включает последовательность стадий, протекающих внутри магнитосом – специализированных фосфолипидных везикул, в которых осуществляется формирование видоспецифичных кристаллов магнетита: образование магнитосом; внутриклеточное поглощение железа; транспортировка железа в магнитосому; регулируемая минерализация кристаллов внутри магнитосомы [20].

Анализ генома магнитотактических бактерий выявил кластер оперонов, известный как «остров магнитосом», который участвует в процессе биоминерализации [21]. Эти опероны, включая *tamAB*, *tamXY*, *tamGFDC* и *tamS6*, контролируют формирование магнитосом и их выравнивание в стабильные наноструктуры. Современная модель формирования магнитосом представляет собой четырехэтапный процесс [22]. На первом этапе происходит инвагинация мембраны и формирование магнитосомного пузырька. Этот процесс контролируется различными белками, в частности MamB, MamI, MamL, MamQ и MamY. Данный этап предусматривает сортировку и локализацию белков биоминерализации внутри и на мембране магнитосом. На следующем этапе магнитосомы образуют цепочки, а их мембраны связываются с нитями MamK

посредством белка-линкера MamJ для создания более сильного дипольного момента, чем у монокристалла. Третий этап охватывает транспорт железа, окислительно-восстановительные реакции и образование зародышей [23].

Ключевым вопросом в механизме биоминерализации магнетита выступает восстановление Fe(III) до Fe(II) в момент переноса через клеточные мембраны (наружную, цитоплазматическую и магнитосомную) перед попаданием в везикулы магнитосом. Ферриредуктаза, аналогичная той, что обнаружена у других микроорганизмов, у магнитотактических бактерий пока не выявлена. Однако у *Magnetospirillum magnetotacticum* выявлена растворимая цитоплазматическая ферриредуктаза (цитохром cd1) [24]. Данный фермент может восстанавливать поглощенное Fe(III) до Fe(II) для транспортировки в везикулы или, напротив, окислять Fe(II) до Fe(III) для обратного переноса Fe(II) в периплазму.

Железо поступает в магнитосомы, предположительно, при участии белков, подобных ферритину. Внутри везикул образуется ферригидрит ($\text{Fe}_2\text{O}_3 \times n\text{H}_2\text{O}$), который затем вступает в реакцию с Fe(II) с образованием кристаллических зародышей магнетита (Fe_3O_4). Белки MamB, MamE, MamH, MamM, MamN, MamO, MamP, MamT, MamX, MamZ и FtsZm

участвуют в этом процессе, поддерживая необходимую химическую среду, хотя их точные функции до конца не изучены. Заключительной стадией формирования магнитосом выступает кристаллизация, где белки MamC, MamD, MamF, MamG, MamR, MamS, Mms6 и MmsF регулируют размер и морфологию кристаллов магнетита [23].

A. Kovács et al. [25] провели анализ отдельных и неупорядоченных цепочек близко расположенных магнитосом (рис. 1). Просвечивающая электронная микроскопия (ПЭМ) продемонстрировала, что конфигурация цепочки может быть наиболее важным фактором, влияющим на направление магнитной индукции в кристаллах магнетита и вокруг них. Сильно вытянутые формы и различные направления кристаллографического удлинения, зарегистрированные у *Desulfovibrio magneticus*, свидетельствуют о том, что определяющим фактором направления магнитной индукции в близко расположенных магнитосомах является, как правило, взаимодействие между частицами, анизотропия формы и магнитокристаллическая анизотропия.

Магнитотактические бактерии проявляют высокую способность к биоминерализации и адаптации к различным условиям окружающей среды. Обычно они образуют в магнитосомах либо оксид железа, либо сульфид железа, содержащие кристаллы магнетита

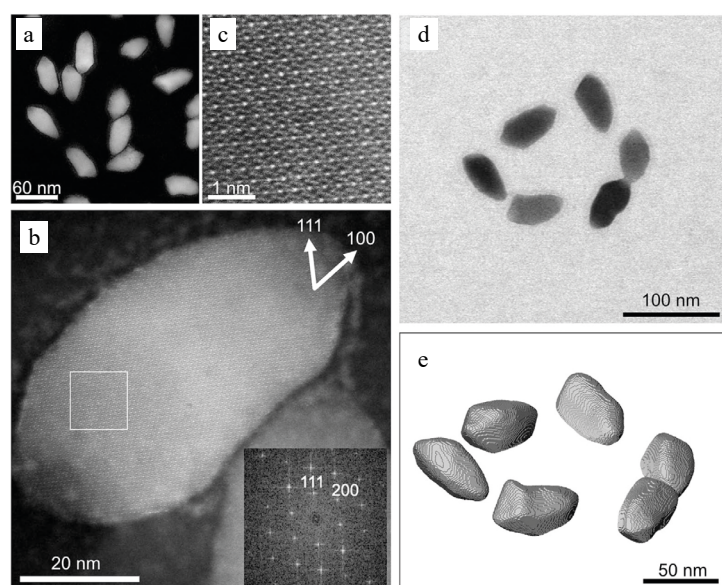


Рисунок 1. Структура и морфология магнетитовых магнитосом, выделенных из клеток *Desulfovibrio magneticus*

RS-1, по данным просвечивающей электронной микроскопии: а – рассеянные наночастицы магнетита; б – отдельная магнитосома и цифровая дифрактограмма (вставка), подтверждающая структуру магнетита и ось удлинения, параллельную $\langle 100 \rangle$; в – структура магнетита при атомном разрешении; д – BF-изображение кольца магнетитовых магнитосом, полученное из серии tilt-изображений; е – томографическая реконструкция наночастиц, выявляющая наличие граней [25]

Figure 1. Structure and morphology of magnetite magnetosomes isolated from *Desulfovibrio magneticus* RS-1 cells, obtained by transmission electron microscopy: a – scattered magnetite nanoparticles; b – an individual magnetosome and a digital diffractogram (inset) confirming the magnetite structure and the elongation axis parallel to $\langle 100 \rangle$; c – magnetite structure at atomic resolution; d – BF image of a ring of magnetite magnetosomes obtained from a series of tilt images; and e – tomographic reconstruction of nanoparticles, revealing the presence of facets [25]

или грейгита [26]. Некоторые другие бактерии также используют биологически контролируемую биоминерализацию для получения однородных кристаллических минералов. Например, *Rhodopseudomonas palustris* или *Escherichia coli* способны образовывать однородные кубические или гексагональные кристаллы сульфида кадмия [27]. Однако точные механизмы, управляющие этим процессом, до сих пор неизвестны. В то же время внутриклеточная бактериальная биоминерализация не всегда подвергается строгому контролю. Цианобактерии способны осаждать аморфные карбонатные отложения с нестандартной стехиометрией внутри клеток [28], тогда как *Rhodanobacter A2-61* – три типа кристаллических минералов, содержащих серебро или уран [29].

Внутриклеточная биоминерализация происходит также у эукариотических микроорганизмов. Этот процесс наблюдается у кокколитофоров – многочисленных одноклеточных морских водорослей, которые образуют кальцифицированные чешуйки в результате контролируемого внутриклеточного процесса. Внутриклеточный гомеостаз кальция динамически регулируется различными органеллами – эндоплазматическим ретикулумом, аппаратом Гольджи, вакуолями и лизосомами – посредством высвобождения и связывания ионов кальция [30]. Ацидокальцисомы – это специализированные кальцийсодержащие органеллы, обнаруженные у бактерий, простейших и млекопитающих; они рассматриваются как эволюционно наиболее древняя форма внутриклеточного депо кальция [31]. Среди микроводорослей ацидокальцисомы идентифицированы у ряда видов, включая модельную зеленую водоросль *Chlamydomonas reinhardtii* [32]. Характерной особенностью ацидокальцисом является высокая концентрация кальция, превышающая миллимолярные значения, что значительно выше, чем в других органеллах. Кроме того, ацидокальцисомы богаты фосфором, присутствующим в виде полифосфатов, и содержат другие одновалентные и двухвалентные катионы. А. Gal *et al.* [33] использовали модель кокколитофоров вида *Pleurochrysis carterae*, полученную с помощью клеточной криоскопии, для углубленного изучения внутриклеточных запасов кальция у подкласса *Calcihaptophycidae*. Используя cryoSXT и cryo-SEM/EDS, авторы выявили новый мембранный компартмент у кокколитофоров (*P. carterae*, *Emiliana huxleyi*), содержащий немембранные тельца, богатые кальцием и фосфором (рис. 2).

Динамическое распределение кальция в этом компартменте, вероятно, играет ключевую роль во внутриклеточной регуляции кальция и процессах биоминерализации. Сходный состав этих телец у обоих видов указывает на то, что данный механизм сохраняется у кокколитофоров. Отсутствие кальций-фосфатных телец (Ca-P-тельце) в более ранних цитологических исследованиях *P. carterae* может быть связано с артефактами, возникающими при подготовке препара-

тов [34]. В отличие от *Chlamydomonas reinhardtii*, где каждое Ca-P-тельце содержится в отдельной ацидокальцисоме, у *P. carterae* имеется несколько Ca-P-телец в пределах одного компартмента. *E. huxleyi* обычно содержит одно Ca-P-тельце в крупном компартменте [35]. Несмотря на различия в клеточной организации Ca-P-телец у этих видов, их минералогический состав схож. Эволюционно древний механизм концентрации и высвобождения кальция в Ca-P-тельцах предшествовал появлению кокколитофоров и впоследствии был адаптирован для кальцификации кокколитов у водорослей-гаптофитов [36, 37].

Внеклеточная биоминерализация – широко распространенный процесс, происходящий в результате изменения химического состава микросреды под влиянием микробного метаболизма [20]. Существует множество примеров внеклеточной биоминерализации, в т. ч. образование: оксида железа – микроорганизмами, окисляющими Fe(II) [38]; оксида марганца – микроорганизмами, окисляющими Mn(II) [39]; кальцита, вызванное щелочностью, создаваемой кислородным фотосинтезом [40]; гипса ($\text{CaSO}_4 \times 2\text{H}_2\text{O}$) – бактериями, окисляющими серу [41]; сульфида металла – бактериями, восстанавливающими сульфаты [42], а также отложением барита (BaSO_4) в толще океанской воды [43].

Внеклеточная биоминерализация может быть активной или пассивной. Активная биоминерализация включает прямое окислительно-восстановительное преобразование ионов, связанных с поверхностью бактерий, или образование минералов из ионов, высвобождаемых в процессе метаболизма. Пассивная биоминерализация основана на неспецифическом связывании катионов и участии окружающих анионов, что приводит к зарождению и росту минералов [14]. Для осуществления внеклеточной биоминерализации необходимо соблюдение ряда условий. Микроорганизмы, участвующие в этом процессе, нуждаются в достаточном количестве растворимых веществ. Например, сапрофитные бактерии и грибы выделяют органические (карбоновые кислоты) и неорганические кислоты (например соляную) для растворения неорганического фосфата и снижения pH среды [44]. Кислотность среды оказывает существенное влияние на связывание ионов, поскольку кислая среда препятствует этому процессу, тогда как нейтральная или щелочная, напротив, способствует. Для образования минеральных кристаллов необходимы центры зарождения. Как правило, поверхности бактериальных клеток и внеклеточных полимерных веществ служат физическим субстратом для осаждения минералов, обеспечивая точки зарождения и влияя на морфологию и состав кристаллов.

Роль белков в процессе биоминерализации. Процесс образования и отложения неорганических минералов под воздействием биологических систем регулируется на молекулярном уровне. Биомолекулы, вовлеченные в этот процесс, играют важную роль в зарождении, кристаллизации и регуляции размера

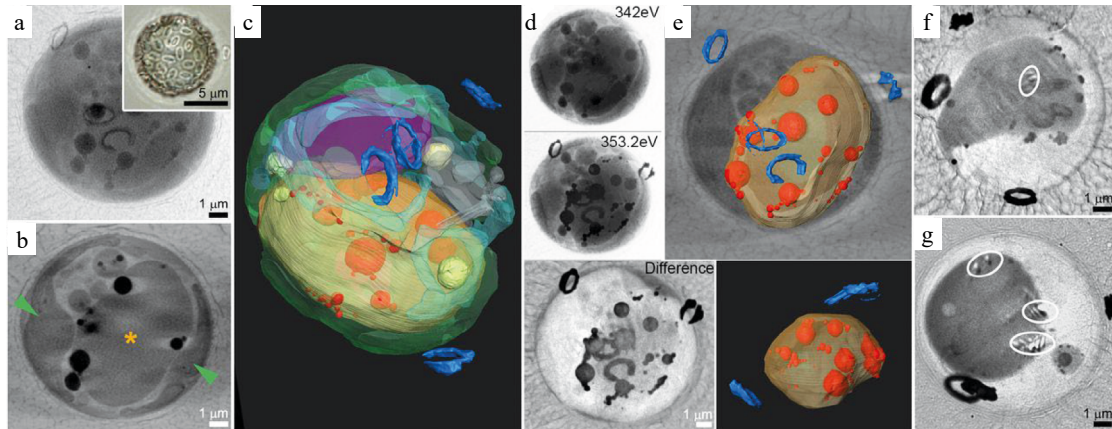


Рисунок 2. Криоснимки остеклованных клеток *Pleurochrysis carterae*, продуцирующих кокколиты: а – необработанное рентгеновское изображение клетки при наклоне 0° и энергии 520 эВ; вставка – световое микроскопическое изображение живой клетки со стенкой из кокколита; б – трехмерный срез реконструированного объема клетки, демонстрирующий хлоропласты (зеленые наконечники стрелок), крупный мембранный компартмент (*), несколько везикул и рентгенопоглощающие тельца (темные); с – поверхностное изображение сегментированных структур: хлоропласты показаны зеленым, ядро – фиолетовым, крупные вакуолеобразные структуры – коричневым, липидные тельца – желтым, везикулы – серым, кокколиты – синим; д – Са-спектромикроскопические изображения до края поглощения (342,0 эВ), на краю поглощения (353,2 эВ) и соответствующая разностная карта, демонстрирующая области с высоким содержанием Са; е – трехмерная сегментация кальцийсодержащих структур: кокколиты показаны синим, богатые Са-тельца – красным, компартмент, в котором они локализованы, – коричневым; на изображении, полученном под другим углом, видно, что богатые Са-тельца расположены в одном компартменте; ф, г – Са-карты cryoSXT клеток *Pleurochrysis carterae*, демонстрирующие высокую концентрацию Са в просвете вакуолеобразного компартмента и наличие лишь нескольких небольших богатых Са-телец; белые эллипсы обозначают артефакты прямого луча, неизбежные для образцов такой толщины [33]

Figure 2. Cryo-images of vitrified *Pleurochrysis carterae* cells producing coccoliths: a – unprocessed X-ray image of a cell at a 0° tilt angle and 520 eV; inset – light microscopic image of a living cell with a coccolith wall; b – 3D slice of the reconstructed cell volume showing chloroplasts (green arrowheads), a large membrane compartment (*), several vesicles, and X-ray-absorbing bodies (dark); c – surface rendering of segmented structures: chloroplasts are shown in green, the nucleus in purple, large vacuole-like structures in brown, lipid bodies in yellow, vesicles in gray, and coccoliths in blue; d – Ca spectromicroscopic images below the absorption edge (342.0 eV), at the absorption edge (353.2 eV), and the corresponding difference map showing areas with high Ca content; e – 3D segmentation of calcium-containing structures: coccoliths are shown in blue, Ca-rich bodies in red, and the compartment in which they are localized in brown; the view from a different angle shows that the Ca-rich bodies are located within the same compartment; and f, g – cryoSXT Ca-maps of *Pleurochrysis carterae* cells demonstrating a high Ca concentration in the lumen of the vacuole-like compartment and the presence of only a few small Ca-rich bodies; white ellipses indicate direct-beam artifacts, which are unavoidable for samples of this thickness [33]

неорганических кристаллов [45–47]; среди них ключевое значение имеют белки [48]. Идентификация таких белков важна для воспроизведения биоминерализации *in vitro* в условиях, имитирующих *in vivo* [49].

Наиболее распространенным биоминералом, синтез которого управляется белками, является CaCO_3 [45, 48]. Соответственно, наиболее изучен процесс биоминерализации карбонатов, протекающий под воздействием фотолитоавтотрофов, в частности цианобактерий. Цианобактерии способны повышать pH внеклеточных растворов, не обладающих высокой буферной емкостью, что связано с их способностью связывать CO_2 с помощью рибулозо-1,5-бифосфаткарбоксилазы-оксигеназы после поглощения бикарбонат-ионов. Карбоангидразы – ферменты, катализирующие обратимую гидратацию CO_2 , – выполняют центральную функцию в регуляции pH и переработке неорганического

углерода. Они локализованы в микрокомпартаментах, ограниченных белковой оболочкой (карбоксисомами), где бикарбонат преобразуется в CO_2 . Это приводит к высвобождению гидроксильных ионов, которые буферизуются за счет импорта H^+ для регулирования внутриклеточного pH. В результате внеклеточный pH и, следовательно, насыщенность внеклеточного раствора повышаются по сравнению с карбонатными минеральными фазами [50]. Карбоангидразы – это металлоферменты, катализирующие обратимую гидратацию CO_2 . Таким образом, они участвуют в регуляции pH и переработке неорганического углерода. Эти ферменты интенсивно изучались в контексте улавливания и связывания CO_2 [51, 52]. Несмотря на их доказанную роль в кальцификации эукариот [53], их участие в бактериальном карбонатогенезе часто недооценивается [54].

Карбоангидразы широко распространены в царстве бактерий. Они принадлежат к трем семействам (α , β , γ), которые, по-видимому, произошли от γ -подобных предковых карбоангидраз [55–57]. Существует значительное структурное разнообразие карбоангидраз: они могут существовать в виде мономеров или полимеров, в сочетании с низким сходством последовательностей [57]. Клеточная локализация также разнообразна: некоторые карбоангидразы являются внутриклеточными, внутриядерными, другие – периплазматическими или внеклеточными [56].

Внеклеточные полимерные вещества вносят существенный вклад в биоминерализации, влияя на полиморфизм карбонатов [58]. Их состав по урановой кислоте, углеводам и белкам определяет, будет ли преобладать осаждение арагонита или кальцита. Небольшие кислые белки, содержащие остаток аспарагиновой кислоты, незаменимы в этом процессе. Предполагается, что эти белки взаимодействуют с поверхностью растущих кристаллов-предшественников карбоната кальция, ингибируя дальнейшую трансформацию в наиболее стабильный полиморф – кальцит [59]. Аналогичные результаты получены при изменении содержания ксантана и присутствия кислых аминокислот [60]. Недавние исследования [61] показали, что внеклеточные полимерные вещества, продуцируемые представителями вида *Bacillus subtilis*, богаты кислыми аминокислотами, такими как глутаминовая и аспарагиновая, и служат центрами зарождения карбонатных минеральных фаз. Высокомолекулярные кислые белки, выделяемые некоторыми бактериями, также влияют на отложение различных минеральных фаз, включая карбонаты [62].

Некоторые функциональные группы внеклеточных белков могут адсорбировать свободный $Sb(V)$ путем электростатического притяжения и хелатирования [63, 64]. Например, такой механизм отмечен у *D. vulgaris* Hildenborough, который дополнительно восстанавливал адсорбированный $Sb(V)$ до $Sb(III)$ во внеклеточных белках, образуя с серой и кислородом аморфные нанометровые осадки Sb_2S_3 и Sb_2O_3 соответственно [65, 66]. Установлено, что флавопротеины транспортируются из цитоплазмы во внеклеточный матрикс под действием $Sb(V)$, который служит окислительно-восстановительным челноком для переноса электронов из цитохромных сетей с-типа для восстановления внеклеточного $Sb(V)$ [67, 68].

Белки *B. brevis* обладают более высоким сродством к $Ag(I)$ для синтеза наночастиц серебра [69], что указывает на способность бактериальных белков стабилизировать металлические частицы, защищая их от ионов металлов. Внеклеточные белки другого микроорганизма – *D. vulgaris* Hildenborough [70] – обеспечивали адсорбцию Sb [71]. Некоторые микроорганизмы могут переносить электроны с внешних цитоплазматических мембран на внеклеточные металлы через сеть окислительно-восстановительных челноков и струк-

турных белков. Эти белки образуют «мост», соединяющий внутриклеточные метаболические процессы с окислительно-восстановительными реакциями внеклеточных адсорбированных металлов [72].

Внеклеточные белки (например флавопротеины) функционируют как диффузионные электронные челноки для переноса электронов. Таким образом, микроорганизмы разработали специализированные механизмы внеклеточного переноса электронов, опосредованные белками, для диссимиляционного восстановления металлов в богатых металлами средах [73]. Такие микроорганизмы используют мультигеновые цитохромы с-типа, расположенные в клеточной стенке, для диссимиляционного восстановления $Fe(III)$ [74]. *Shewanella* sp. выделяют флавины для облегчения переноса электронов из клеток во внеклеточные $Cr(VI)$ и $Fe(III)$ [75]. Примечательно, что в ходе исследования показана транспортировка флавопротеин из внутриклеточного пространства во внеклеточный матрикс путем неограниченной диффузии [76, 77], повышающая окислительно-восстановительный потенциал для увеличения скорости переноса электронов [78].

Это приводит к воспроизводимой и однородной морфологии кристаллов [79, 80]. С другой стороны, при биологически контролируемой минерализации поверхность бактериальных клеток и внеклеточно секретируемые органические полимерные вещества выполняют аналогичную функцию, что обеспечивает широкий спектр морфологий кристаллов карбоната кальция [81, 82]. Более того, обнаружено, что выбор органической матрицы также влияет на структурную и термическую стабильность биоминерала [83].

Современные исследования биоминерализации демонстрируют, что органические матрицы в местах кальцификации состоят преимущественно из белков и полисахаридов. У различных организмов, включая моллюсков, красные водоросли, кокколитофоров и фораминиферов [84], кальцифицирующие макромолекулы обогащены кислотными функциональными группами: белки содержат высокую долю карбоксиллированных аминокислот, а полисахариды характеризуются высокой степенью сульфатирования и карбоксиллирования [85, 86]. Преобладание карбоксилатных и сульфатных групп в местах минерализации указывает на их функциональную значимость в процессах зарождения и роста кристаллов. Предполагается, что заряженные белки играют активную регуляторную роль в минерализации, тогда как полисахариды, например хитин в раковинах моллюсков, образуют инертный структурный каркас. Однако молекулярные механизмы этих взаимодействий требуют дальнейшего изучения. А. J. Giuffrè *et al.* [87] отмечают, что локальное пересыщение определяет относительные скорости зарождения на заряженных и нейтральных подложках. Полученные результаты предполагают модель зарождения, основанную на непрерывности взаимодействий между подложкой и жидким кристаллом, регулируемых кислотными

и нейтральными доменами. Эта модель побуждает к переосмыслению роли нейтральных макромолекул в кальцификации, указывая на то, что их способность снижать энергетический барьер может быть важным и ранее недооцененным фактором [88].

Недавние исследования показали, что белки и полисахариды частично ответственны за полиморфную селективность [88–90]. Эти органические матрицы влияют на характер зарождения и морфологию кристаллов, чем и определяют полиморфную селективность. В результате образуются стабильные кристаллические структуры, которые в противном случае были бы термодинамически неблагоприятными [22, 79–81].

Бесконтактная и неразрушающая диагностика карбонатов, полученных в результате минерализации и представляющих интерес для материаловедения и промышленности, осуществляется оптическими методами с использованием количественных характеристик колебательных мод. Анализ колебательных спектров карбонатов позволяет прогнозировать и воспроизводить полные колебательные спектры кристаллических соединений и, основываясь на обычных спектральных зависимостях, предсказывать их особенности для твердых кристаллических растворов [91].

Одним из наиболее интересных аспектов микробиологической биоминерализации является способность контролировать морфологию и размер кристаллов биоминерала. Исследования биоминерализации у высших эукариот, таких как кости и раковины моллюсков, выявили роль органических фрагментов в зарождении и росте кристаллов [92]. Логично предположить, что биоорганические молекулы и биополимеры также являются важным компонентом биоминерализации микроорганизмов. Установлено, что различные белки, полисахариды и другие внеклеточные или внутриклеточные полимерные вещества фактически служат матрицей в процессе кристаллизации, обеспечивая необходимый контроль над их формой и морфологией [93]. Таким образом, современные исследования микробной биоминерализации в значительной степени сосредоточены на взаимодействии органических и неорганических поверхностей раздела при формировании кристаллической структуры.

В случае биологически контролируемой биоминерализации идентификация органических молекул, участвующих в формировании морфологии кристаллов, облегчается благодаря полному контролю клетки над каждой стадией синтеза. Бактериальная клетка вырабатывает специфические белки, единственной целью которых является контроль формы, размера и полиморфной модификации биоминерала. В ходе многолетних исследований в мембране магнитосомы идентифицированы различные белки, обеспечивающие кристаллизацию частиц магнетита. Например, по меньшей мере шесть белков, специфичных для магнитотактических бактерий, выполняют эту функцию. Эти белки, кодируемые оперонами *mmsb* и *tamGFDC*,

не являются основными в биоминерализации, однако, как установлено, они регулируют размер и морфологию магнетита. Удаление этих оперонов по отдельности или в комбинации значительно уменьшало размер частиц магнетита по сравнению со штаммами дикого типа [94, 95]. A. Arakaki *et al.* [79] показали, что контроль размера октаэдрических кристаллов магнетита обеспечивается белками MamC, MamD, MamG и Mmsb. Важно отметить, что эти гены не обнаружены у штаммов, синтезирующих кристаллы в форме пули. Предполагается, что эти белки взаимодействуют с поверхностью магнетита после совместной локализации в мембране магнитосом [22].

Магнитотактические бактерии синтезируют специфические белки, кодируемые геном *mmsb* и опероном *tamGFDC*, которые служат матрицами для зарождения и роста кристаллов магнетита. Белки магнитосомной мембраны, а также мембраноспецифичные белки можно разделить на несколько групп в зависимости от их роли в процессах формирования магнитосом – инвагинации мембраны, сортировке белков, выравнивании цепей магнитосом, биоминерализации и контроле формы и размера минеральных кристаллов. Основные характеристики указанных белков приведены в таблице 1 (на основе данных S. Barber-Zucker *et al.* [22]).

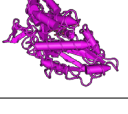
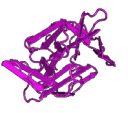
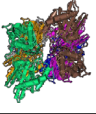
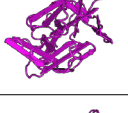
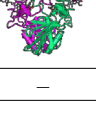
Одним из первых генов, связанных с организацией магнитосом, является актиноподобный *tamK* [96]. Динамическая АТФ-зависимая полимеризация белка MamK опосредует перемещение магнитосом из мест зарождения в их конечное положение в клетке [97]. У *Magnetospirillum* spp. адаптерный белок MamJ связывает мембрану магнитосомы с нитью белка MamK, регулируя динамику полимеризации и способствуя образованию цепи [98]. Интегральный мембранный белок MamY также участвует в расположении магнитосом у *Magnetospirillum* spp. и вибрионов, определяя линию формирования цепочки вдоль наиболее выпуклой части мембраны.

Образование минерала магнетита в компартменте магнитосомы требует контролируемого переноса ионов. MamB и MamM, представители семейства белков, способствующих диффузии катионов (CDF), обеспечивают импорт двухвалентного железа из цитоплазмы в просвет магнитосомы, используя движущую силу [102].

Транспорт ионов, необходимый для образования магнетита в магнитосомах, осуществляется несколькими белками. MamH и MamZ – гомологи белков MFS – являются предполагаемыми переносчиками железа; их совместное удаление критически ухудшает образование кристаллов [108]. MamO – гомолог транспортеров TauE – может быть вовлечен в транспорт ионов и / или активацию MamE [118]. Поддержание щелочной среды, необходимой для образования магнетита, осуществляется MamB, MamM [119] и, предположительно, MamN (гомологом антипортера Na^+/H^+), удаление которого приводит к образованию пустых

Таблица 1. Основные характеристики белков Mam и Mms [22]

Table 1. Key characteristics of Mam and Mms proteins [22]

Белок	Кодирующий оперон	Структура NCBI	Роль в образовании магетосом	Источник
Mam	<i>tamAB</i>		Сортировка белков	[99–101]
MamB	<i>tamAB</i>		Впячивание мембраны, транспорт железа	[102]
MamC	<i>tamGFDC</i>		Контроль размера и формы кристаллов	[103, 104]
MamD	<i>tamGFDC</i>	—	Контроль размера и формы кристаллов	[79]
MamE	<i>tamAB</i>		Сортировка белков, окислительно-восстановительный контроль	[105]
MamF	<i>tamGFDC</i>	—	Контроль размера кристаллов	[106]
MamG	<i>tamGFDC</i>	—	Контроль размера кристаллов	[107]
MamH	<i>tamAB</i>	—	Транспорт железа	[108]
MamI	<i>tamAB</i>	—	Инвагинация мембраны	[105]
MamJ	<i>tamAB</i>	—	Выравнивание магетосомы	[109]
MamK	<i>tamAB</i>		Выравнивание магетосомы	[110]
MamL	<i>tamAB</i>	—	Инвагинация мембраны	[105]
MamM	<i>tamAB</i>		Транспорт железа	[102]
MamN	<i>tamAB</i>	—	Контроль pH	[22]
MamO	<i>tamAB</i>		Зарождение кристаллов	[111]
MamP	<i>tamAB</i>		Окислительно-восстановительный контроль	[112]
MamQ	<i>tamAB</i>	—	Инвагинация мембраны	[22]
MamR	<i>tamAB</i>	—	Контроль размера и количества кристаллов	[22]
MamS	<i>tamAB</i>	—	Контроль размера и формы кристаллов	[22]
MamT	<i>tamAB</i>	—	Окислительно-восстановительный контроль	[113]
MamX	<i>tamXY</i>	—	Окислительно-восстановительный контроль	[108]
MamY	<i>tamXY</i>	—	Инвагинация мембраны	[114]
MamZ	<i>tamXY</i>	—	Транспорт железа, окислительно-восстановительный контроль	[108]
FtsZm	<i>tamXY</i>	—	Контроль размера и формы кристаллов, денитрификация	[115]
Mms6	<i>mms6</i>	—	Контроль размера и формы кристаллов	[116]
MmsF	<i>mms6</i>	—	Контроль размера и формы кристаллов	[117]

Примечание: «—» – в базе данных NCBI отсутствует изображение пространственной структуры соответствующего белка.

Note: “—” – the NCBI database does not contain an image of the spatial structure of the corresponding protein.

везикул [21]. Соотношение Fe(II):Fe(III) регулируется магнитохромами MamP, MamX, MamT и MamE, которые содержат гем с-типа [120]. MamP обладает активностью железooksидазы *in vitro* [121], а MamZ, в дополнение к своей транспортной функции, может проявлять активность железоредуктазы, аналогичную YedZ [108].

Белки Mms6 и Mms7, обладающие высоким сродством к Fe(II), вероятно, инициируют зарождение магнетита, увеличивая локальную концентрацию ионов железа [123]. Mms6 – наиболее распространенный белок в магнетосомах – играет ключевую роль в образовании ядер *in vivo* и *in vitro* [123, 124]. Предполагается, что множественные предядерные кластеры, образовавшиеся на С-конце Mms6, сливаются, образуя магнетитовое ядро, дальнейший рост которого происходит за счет агломерации этих кластеров на поверхности кристалла. Размер и форма кристаллов магнетита [125], определяющие магнитные свойства бактерий, контролируются белками семейства Mms. К ним относятся Mms5, Mms6, Mms7 (MamD) и Mms13 (MamC), которые локализованы в мембране магнитосом и регулируют рост кристаллов [79]. Их трансмембранные домены обеспечивают сортировку и самосборку, а гидрофильные кислые домены, обогащенные аминокислотами и обращенные к просвету магнитосом, связывают железо. Делеции генов *mms* изменяют размер и морфологию, но не количество кристаллов, что указывает на их роль в образовании кубооктаэдрических кристаллов, характерных для магнитотактических бактерий (МТВ). Каждый белок Mms специфически влияет на скорость роста определенных граней кристаллов. Mms6 также участвует в организации магнитосом, взаимодействуя с MamA и воздействуя на локализацию Mms5, Mms7 и Mms13 [124]. Белок MmsF необходим для созревания кристаллов, контролируя их рост после достижения размера около 25 нм [117].

Для изучения влияния органических матриц на рост кристаллов используется ряд аналитических методов. Спектроскопические методы *in situ* (рамановская и ИК-спектроскопия) позволяют отслеживать молекулярные взаимодействия в режиме реального времени, предоставляя информацию об изменениях в химическом окружении, молекулярной конформации и динамике адсорбции. Комбинация этих методов с методами визуализации *in situ* обеспечивает корреляцию молекулярных событий с морфологическими изменениями, что дает всестороннее понимание механизмов роста кристаллов [126, 127]. Микроскопия высокого разрешения (например атомно-силовая и сканирующая электронная микроскопия) служит для визуализации поверхности кристаллов на наноуровне [128, 129], что предоставляет возможно наблюдать динамику ступенчатого роста, дефекты поверхности и эффекты, связанные с органическими матрицами. Моделирование молекулярной динамики, дополненное экспериментальными методами, обеспечивает изучение динамики

молекулярных перестроек, диффузию растворенных веществ и эволюцию центров зарождения [130, 131]. Спектроскопия с временным разрешением (насосно-зондовая или флуоресцентная спектроскопия) дает возможность отслеживать изменения конформации молекул, связывание растворенных веществ и структурные перестройки [132, 133]. ЯМР-спектроскопия высокого разрешения предоставляет информацию о структурных и динамических свойствах органических матриц, благодаря чему идентифицируются молекулярные мотивы, конформационная динамика и межмолекулярные взаимодействия. Анализ химических сдвигов и констант связи в спектрах ядерного магнитного резонанса дает информацию о механизмах зарождения молекул [134]. За счет рентгеноструктурного анализа можно определить атомную структуру кристаллов, выявляя влияние органических матриц на упаковку, межмолекулярные расстояния и расположение растворенных веществ в кристаллической решетке. Сочетание дифракции рентгеновских лучей с другими методами исследования обеспечивает всестороннее понимание молекулярных процессов, происходящих во время нуклеации [130, 135]. Вычислительные методы, такие как молекулярная динамика, применимы для изучения биоминерализации на атомарном уровне. Однако точное моделирование роли воды в зарождении, особенно для заряженных частиц, затруднено из-за сложности учета водородных связей и перегруппировки гидроксильных групп фосфат-ионов. Метод *ab initio* MD, основанный на теории функционала плотности, обеспечивает более точное описание химических реакций, включая разрушение и образование связей, но он ограничен высокими вычислительными затратами. Межатомные потенциалы машинного обучения – многообещающий подход, сочетающий вычислительную эффективность классической молекулярной динамики с точностью, приближающейся к методу *ab initio* MD, открывая новые возможности для моделирования сложных процессов биоминерализации [136].

Изучение процесса зарождения *in situ* в условиях реакции является сложной задачей. Применение методов определения характеристик *in situ*, которые обеспечивают наблюдение за процессом зарождения в режиме реального времени, может предоставить важную информацию. Развитие методов спектроскопии и визуализации *in situ* откроет новые возможности для понимания процессов зарождения в сложных системах. Переход от изучения статических структур к изучению динамики зарождения считается актуальным направлением. Методы с высоким временным разрешением, такие как сверхбыстрая спектроскопия и рентгеновская кристаллография с временным разрешением, позволят выявить динамическую природу нуклеации, контролируемой органической матрицей.

Применение биоминерализации в промышленности. Магнитосомы и биоминералы, синтезируемые

магнитотактическими бактериями, обладают рядом преимуществ перед химически синтезированными наночастицами оксида железа, такими как простота диспергирования и функционализации. В биомедицинской промышленности магнитосомы и наночастицы магнетита используются в качестве контрастных веществ при магнитно-резонансной томографии, для гипертермической терапии опухолей, таргетной доставки лекарств, а также для обнаружения энтеротоксинов в упакованных пищевых продуктах, антигенов при диагностике гепатита В и в биосенсорах для детской диагностики в местах оказания медицинской помощи [137–144]. Недавние сообщения указывают на перспективность применения наночастиц магнетита в интеллектуальной доставке лекарств, лабораторной диагностике на чипе, магнитной биоразделке и таргетной терапии рака [145, 146]. Кроме того, их используют для удаления тяжелых металлов из сточных вод, генерации электроэнергии за счет электромагнитной индукции и иммобилизации ферментов для облегчения очистки от фосфорорганических соединений [146–148]. J. Shen *et al.* в исследовании [149] показали, что магнитотактические бактерии также рассматриваются в качестве модельных организмов в астробиологических исследованиях, т. к. они обладают высокой устойчивостью к радиации, иссушению, гипомангнитной и богатой металлами среде, а также к условиям микрогравитации. Минералы, которые получены с участием микроорганизмов, например карбонат кальция, активно используются не только в области медицины, но и в инженерной экологии – для стабилизации почв в сельском хозяйстве и мелиорации [150–155].

В последние годы в качестве перспективного метода защиты и восстановления разрушенных строительных конструкций и материалов предложена микробиологическая внеклеточная биоминерализация. Карбонатогенные бактерии, способные биоминерализовать карбонат кальция, используются для сохранения и реставрации объектов культурного наследия. Разрабатываются различные технологии, основанные на использовании макромолекул карбонатогенных микроорганизмов и стимуляции биоминерализации микробиоты, населяющей камень, с помощью питательных растворов [156–161]. Во всех этих стратегиях микробно-опосредованная биоминерализация является ключевым фактором укрепления и восстановления разрушенных строительных материалов. Несмотря на высокий коммерческий потенциал микробных биоминералов, их промышленное производство и широкое применение ограничены недостаточным пониманием механизмов их формирования и отсутствием эффективных подходов к их разработке. Поэтому детальное и всестороннее изучение молекулярных механизмов микробной биоминерализации является необходимым условием для разработки биотехнологических приложений [158–163].

Выводы

В статье представлен обзор современных знаний о механизмах биоминерализации – процесса, играющего важную роль в формировании как геологических отложений, так и биологических структур. Биоминерализация подразделяется на два основных типа по месту отложения минеральных фаз (внеклеточная и внутриклеточная), а также на два типа по степени участия живых организмов (биологически контролируемая и биологически индуцированная). Особое внимание уделяется роли белковых молекул в биоминерализации, осуществляемой микроорганизмами.

Установлено, что белки выполняют следующие ключевые функции в процессе минерализации:

1. Перенос электронов. Внеклеточные белки, например флавопротеины, переносят электроны с цитоплазматических мембран на внеклеточные металлы. Этот механизм позволяет микроорганизмам использовать металлы в качестве конечных акцепторов электронов в процессе дыхания, что является необходимым условием их выживания в богатой металлами среде.

2. Контроль образования минералов. Бактериальные белки могут служить матрицами для зарождения и роста минеральных кристаллов, влияя на их морфологию, размер и полиморфную модификацию.

3. Защита минеральных частиц. Бактериальные белки способны формировать защитный слой на поверхности минеральных частиц, предотвращая их разрушение.

Таким образом, ключевым фактором в биоминерализации выступают внеклеточные белки, обеспечивающие микроорганизмам возможность контролировать формирование минеральных структур и использовать металлы в качестве источников энергии. Дальнейшие исследования механизмов, лежащих в основе этого процесса, могут привести к разработке новых биотехнологий и материалов с уникальными свойствами.

Критерии авторства

Авторы в равной степени участвовали в подготовке и написании статьи.

Конфликт интересов

Авторы заявляют об отсутствии потенциальных конфликтов интересов в отношении исследования, авторства и / или публикации данной статьи.

Contribution

All the authors contributed equally to the study and bear equal responsibility for the information published in this article.

Conflict of interest

The authors declared no potential conflict of interest regarding the research, authorship, and/or publication of this article.

Список литературы / References

1. Jing R, Kjellerup BV. Biogeochemical cycling of metals impacting by microbial mobilization and immobilization. *Journal of Environmental Sciences*. 2018;66:146–154. <https://doi.org/10.1016/j.jes.2017.04.035>
2. Chandrangsu P, Rensing C, Helmann JD. Metal homeostasis and resistance in bacteria. *Nature Reviews Microbiology*. 2017;15(6):338–350. <https://doi.org/10.1038/nrmicro.2017.15>.
3. Alshalif AF, Irwan JM, Othman N, Al-Gheethi AA, Shamsudin S. A systematic review on bio-sequestration of carbon dioxide in bio-concrete systems: A future direction. *European Journal of Environmental and Civil Engineering*. 2020;26(3):1209–1228. <https://doi.org/10.1080/19648189.2020.1713899>
4. Liu P, Zheng Y, Zhang R, Bai J, Zhu K, et al. Key gene networks that control magnetosome biomineralization in magnetotactic bacteria. *National Science Review*. 2023;10(1):nwac238. <https://doi.org/10.1093/nsr/nwac238>
5. Liu Y, Ali A, Su JF, Li K, Hu RZ, et al. Microbial-induced calcium carbonate precipitation: Influencing factors, nucleation pathways, and application in waste water remediation. *Science of the Total Environment*. 2023;860:160439. <https://doi.org/10.1016/j.scitotenv.2022.160439>
6. Sriaporn C, Komonjinda S, Awiphan S, Santitharangkun S, Banjongprasert C, et al. Mineralogical and microbial characterization of alkali hot spring microbial mats and deposits in Pong Duet Pa Pac hot spring, Northern Thailand. *Extremophiles*. 2024;28:29. <https://doi.org/10.1007/s00792-024-01343-5>
7. Yang G, Li F, Deng Z, Wang Y, Su Z, et al. Abnormal crystallization sequence of calcium carbonate in the presence of *Synechococcus* sp. PCC 7942. *Geomicrobiology Journal*. 2023;40(1):34–45. <https://doi.org/10.1080/01490451.2022.2100948>
8. Gadd GM. Fungal biomineralization. *Current Biology*. 2021;31(24):R1557–R1563. <https://doi.org/10.1016/j.cub.2021.10.041>
9. Ge J, Guo K, Huang Y, Morse PD, Zhang C, et al. Comparison of antagonistic effects of nanoparticle-selenium, selenium-enriched yeast and sodium selenite against cadmium-induced cardiotoxicity via AHR/CAR/PXR/Nrf2 pathways activation. *The Journal of Nutritional Biochemistry*. 2022;105:108992. <https://doi.org/10.1016/j.jnutbio.2022.108992>
10. Durak GM, Taylor AR, Walker CE, Probert I, Vargas C, et al. A role for diatom-like silicon transporters in calcifying coccolithophores. *Nature Communications*. 2016;7:10543. <https://doi.org/10.1038/ncomms10543>
11. Serazetdinova YuR, Borodina EE, Fotina NV, Naik A, Mudgal G, et al. Rhizobia as complex biofertilizers for wheat: Biological nitrogen fixation and plant growth promotion. *Foods and Raw Materials*. 2026;14(1):214–227. <https://doi.org/10.21603/2308-4057-2026-1-669>
12. Weiner S, Dove PM. An overview of biomineralization processes and the problem of the vital effect. *Reviews in Mineralogy and Geochemistry*. 2003;54(1):1–29. <https://doi.org/10.2113/0540001>
13. Seifan M, Berenjian A. Microbially induced calcium carbonate precipitation: A widespread phenomenon in the biological world. *Applied Microbiology and Biotechnology*. 2019;103:4693–4708. <https://doi.org/10.1007/s00253-019-09861-5>
14. Frankel RB, Bazylinski DA. Biologically induced mineralization by bacteria. *Reviews in Mineralogy and Geochemistry*. 2003;54(1):95–114. <https://doi.org/10.2113/0540095>
15. Lin W, Benzerara K, Faivre D, Pan Y. Intracellular biomineralization in bacteria. *Frontiers in Microbiology*. 2014;5:293. <https://doi.org/10.3389/fmicb.2014.00293>
16. Faivre D, Godec TU. From bacteria to mollusks: The principles underlying the biomineralization of iron oxide materials. *Angewandte Chemie International Edition*. 2015;54(16):4728–4747. <https://doi.org/10.1002/anie.201408900>
17. McCausland HC, Komeili A. Magnetic genes: Studying the genetics of biomineralization in magnetotactic bacteria. *PLOS Genetics*. 2020;16(2):e1008499. <https://doi.org/10.1371/journal.pgen.1008499>
18. Jacob JJ, Suthindhiran K. Magnetotactic bacteria and magnetosomes – scope and challenges. *Materials Science and Engineering: C*. 2016;68:919–928. <https://doi.org/10.1016/j.msec.2016.07.049>
19. Rodrigues AE. Isolation of magnetotactic bacteria from freshwater sources of Goa. *International Journal for Multi-disciplinary Research*. 2026;8(3):1–50.
20. Yan L, Da H, Zhang S, López VM, Wang W. Bacterial magnetosome and its potential application. *Microbiological Research*. 2017;203:19–28. <https://doi.org/10.1016/j.micres.2017.06.005>
21. Qin W, Wang C-y, Ma Y-x, Shen M-j, Li J, et al. Microbe-mediated extracellular and intracellular mineralization: Environmental, industrial, and biotechnological applications. *Advanced Materials*. 2020;32(22):1907833. <https://doi.org/10.1002/adma.201907833>
22. Komeili A. Molecular mechanisms of compartmentalization and biomineralization in magnetotactic bacteria. *FEMS Microbiology Reviews*. 2012;36(1):232–255. <https://doi.org/10.1111/j.1574-6976.2011.00315.x>
23. Barber-Zucker S, Keren-Khadmy N, Zarivach R. From invagination to navigation: The story of magnetosome-associated proteins in magnetotactic bacteria. *Protein Science*. 2015;25(2):338–351. <https://doi.org/10.1002/pro.2827>
24. Cypriano J, Castro J, Taveira I, Correa T, Acosta-Avalos D, et al. Magnetosome biomineralization by magnetotactic bacteria. In: Berenjian A, Seifan M, editors. *Methods in enzymology*. Springer International Publishing; 2021. pp. 135–167. https://doi.org/10.1007/978-3-030-80807-5_7

25. Kovács A, Pósfai M, Zingsem B, Li Z-A, Pekker P, *et al.* Influence of crystal shape and orientation on the magnetic microstructure of bullet-shaped magnetosomes synthesized by magnetotactic bacteria. *Geo-Bio Interfaces*. 2024;1:e1. <https://doi.org/10.1180/gbi.2024.3>
26. Jajan LH-G, Hosseini SN, Ghorbani M, Mousavi SF, Ghareyazie B, *et al.* Effects of environmental conditions on high-yield magnetosome production by *Magnetospirillum gryphiswaldense* MSR-1. *Iranian Biomedical Journal*. 2019;23(3): 209–219. <http://dx.doi.org/10.29252/ibj.23.3.209>
27. Sakpirom J, Kantachote D, Siripattanakul-Ratpukdi S, McEvoy J, Khan E. Simultaneous bioprecipitation of cadmium to cadmium sulfide nanoparticles and nitrogen fixation by *Rhodopseudomonas palustris* TN110. *Chemosphere*. 2019; 223:455–464. <https://doi.org/10.1016/j.chemosphere.2019.02.051>
28. Xing SF, Tian HF, Yan Z, Song C, Wang SG. Stability and biomineralization of cadmium sulfide nanoparticles biosynthesized by the bacterium *Rhodopseudomonas palustris* under light. *Journal of Hazardous Materials*. 2023;458:131937. <https://doi.org/10.1016/j.jhazmat.2023.131937>
29. Sousa T, Chung A-P, Pereira A, Piedade AP, Morais PV. Aerobic uranium immobilization by *Rhodanobacter* A2-61 through formation of intracellular uranium–phosphate complexes. *Metallomics*. 2013;5(4):390–397. <https://doi.org/10.1039/c3mt00052d>
30. Docampo R, Huang G. New insights into the role of acidocalcisomes in trypanosomatids. *Journal of Eukaryotic Microbiology*. 2022;69(6):e12899. <https://doi.org/10.1111/jeu.12899>
31. Docampo R, Souza W, Miranda K, Rohloff P, Moreno SN. Acidocalcisomes? Conserved from bacteria to man. *Nature Reviews Microbiology*. 2005;3:251–261. <https://doi.org/10.1038/nrmicro1097>
32. Ruiz FA, Marchesini N, Seufferheld M, Govindjee, Docampo R. The polyphosphate bodies of *Chlamydomonas reinhardtii* possess a proton-pumping pyrophosphatase and are similar to acidocalcisomes. *The Journal of Biological Chemistry*. 2001;276(49):46196–46203. <https://doi.org/10.1074/jbc.M105268200>
33. Gal A, Sorrentino A, Kahil K, Pereiro E, Faivre D, *et al.* Native-state imaging of calcifying and noncalcifying microalgae reveals similarities in their calcium storage organelles. *Proceedings of the National Academy of Sciences*. 2018; 115(43):11000–11005. <https://doi.org/10.1073/pnas.1804139115>
34. Marsh ME. Regulation of CaCO₃ formation in coccolithophores. *Comparative Biochemistry and Physiology Part B*. 2003;136(4):743–754. [https://doi.org/10.1016/s1096-4959\(03\)00180-5](https://doi.org/10.1016/s1096-4959(03)00180-5)
35. Sviben S, Gal A, Hood MA, Bertinetti L, Politi Y, *et al.* A vacuole-like compartment concentrates a disordered calcium phase in a key coccolithophorid alga. *Nature Communications*. 2016;7:11228. <https://doi.org/10.1038/ncomms11228>
36. Patel S, Docampo R. Acidic calcium stores open for business: expanding the potential for intracellular Ca²⁺ signaling. *Trends in Cell Biology*. 2010;20(5):277–286. <https://doi.org/10.1016/j.tcb.2010.02.003>
37. Vargas C, Aubry M-P, Probert I, Young JR. Origin and evolution of coccolithophores: From coastal hunters to oceanic farmers. In: Falkowski PG, Knoll AH, editors. *Evolution of primary producers in the sea*. New York: Academic Press; 2007. pp. 251–285. <https://doi.org/10.1016/B978-012370518-1/50013-8>
38. Bryce C, Blackwell N, Schmidt C, Otte J, Huang Y, *et al.* Microbial anaerobic Fe(II) oxidation – ecology, mechanisms and environmental implications. *Environmental Microbiology*. 2018;20(10):3462–3483. <https://doi.org/10.1111/1462-2920.14328>
39. Wright MH, Farooqui SM, White AR, Greene AC. Production of manganese oxide nanoparticles by *Shewanella* species. *Applied and Environmental Microbiology*. 2016;82(17):5402–5409. <https://doi.org/10.1128/AEM.00663-16>
40. Zhu T, Dittrich M. Carbonate precipitation through microbial activities in natural environment, and their potential in biotechnology: A review. *Frontiers in Bioengineering and Biotechnology*. 2016;4:4. <https://doi.org/10.3389/fbioe.2016.00004>
41. Harouaka K, Mansor M, Macalady JL, Fantle MS. Calcium isotopic fractionation in microbially mediated gypsum precipitates. *Geochimica et Cosmochimica Acta*. 2016;184:114–131. <https://doi.org/10.1016/j.gca.2016.03.003>
42. Thiel J, Byrne JM, Kappler A, Schink B, Pester M. Pyrite formation from FeS and H₂S is mediated through microbial redox activity. *Proceedings of the National Academy of Sciences*. 2019;116(14):6897–6902. <https://doi.org/10.1073/pnas.1814412116>
43. Martinez-Ruiz F, Jroundi F, Paytan A, Guerra-Tschuschke I, Mar Abad M, *et al.* Barium bioaccumulation by bacterial biofilms and implications for Ba cycling and use of Ba proxies. *Nature Communications*. 2018;9:1619. <https://doi.org/10.1038/s41467-018-04069-z>
44. Wei Y, Zhao Y, Shi M, Cao Z, Lu Q, *et al.* Effect of organic acids production and bacterial community on the possible mechanism of phosphorus solubilization during composting with enriched phosphate-solubilizing bacteria inoculation. *Bioresource Technology*. 2018;247:190–199. <https://doi.org/10.1016/j.biortech.2017.09.092>
45. Różycka M, Wojtas M, Jakób M, Stigloher C, Grzeszkowiak M, *et al.* Intrinsically disordered and pliable starmaker-like protein from medaka (*Oryzias latipes*) controls the formation of calcium carbonate crystals. *PLOS ONE* 2014;9(12):e114308. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0114308>
46. Addadi L, Weiner S, Geva M. On how proteins interact with crystals and their effect on crystal formation. *Zeitschrift für Kardiologie*. 2001;90:92–98. <https://doi.org/10.1007/s003920170049>

47. Boskey AL. Biomineralization: An overview. *Connective Tissue Research*. 2003;44(1):5–9. <https://doi.org/10.1080/03008200390152007>
48. Liu C, Xie L, Zhang R. Heterogeneous distribution of dye-labelled biomineralization proteins in calcite crystals. *Scientific Reports*. 2016;5:18338. <https://doi.org/10.1038/srep18338>
49. Niide T, Ozawa K, Nakazawa H, Oliveira D, Kasai H, et al. Organic crystal-binding peptides: Morphology control and one-pot formation of protein-displaying organic crystals. *Nanoscale*. 2015;47:20155–20163. <https://doi.org/10.1039/C5NR06471F>
50. Taylor AR, Brownlee C, Wheeler G. Coccolithophore cell biology: Chalking up progress. *Annual Review of Marine Science*. 2017;9:283–310. <https://doi.org/10.1146/annurev-marine-122414-034032>
51. Bose H, Satyanarayana T. Microbial carbonic anhydrases in biomimetic carbon sequestration for mitigating global warming: Prospects and perspectives. *Frontiers in Microbiology*. 2017;8:1615. <https://doi.org/10.3389/fmicb.2017.01615>
52. Effendi SSW, Ng I-S. The prospective and potential of carbonic anhydrase for carbon dioxide sequestration: A critical review. *Process Biochemistry*. 2019;87:55–65. <https://doi.org/10.1016/j.procbio.2019.08.018>
53. Roy NL, Jackson DJ, Marie B, Ramos-Silva P, Marin F. The evolution of metazoan α -carbonic anhydrases and their roles in calcium carbonate biomineralization. *Frontiers in Zoology*. 2014;11:75. <https://doi.org/10.1186/s12983-014-0075-8>
54. Achal V, Pan X. Characterization of urease and carbonic anhydrase producing bacteria and their role in calcite precipitation. *Current Microbiology*. 2010;62:894–902. <https://doi.org/10.1007/s00284-010-9801-4>
55. Smith KS, Ferry JG. Prokaryotic carbonic anhydrases. *FEMS Microbiology Reviews*. 2000;24(4):335–366. <https://doi.org/10.1111/j.1574-6976.2000.tb00546.x>
56. Capasso C, Supuran CT. An overview of the alpha-, beta- and gamma-carbonic anhydrases from *Bacteria*: Can bacterial carbonic anhydrases shed new light on evolution of bacteria? *Journal of Enzyme Inhibition and Medicinal Chemistry*. 2015;30(2):325–332. <https://doi.org/10.3109/14756366.2014.910202>
57. Supuran CT, Capasso C. New light on bacterial carbonic anhydrases phylogeny based on the analysis of signal peptide sequences. *Journal of Enzyme Inhibition and Medicinal Chemistry*. 2016;31(6):1254–1260. <https://doi.org/10.1080/14756366.2016.1201479>
58. Kawaguchi T, Decho AW. A laboratory investigation of cyanobacterial extracellular polymeric secretions (EPS) in influencing CaCO_3 polymorphism. *Journal of Crystal Growth*. 2002;240(1–2):230–235. [https://doi.org/10.1016/S0022-0248\(02\)00918-1](https://doi.org/10.1016/S0022-0248(02)00918-1)
59. Luo J, Kong F, Ma X. Role of aspartic acid in the synthesis of spherical vaterite by the $\text{Ca}(\text{OH})_2\text{-CO}_2$ Reaction. *Crystal Growth & Design*. 2016;16(2):728–736. <https://doi.org/10.1021/acs.cgd.5b01333>
60. Ercole C, Cacchio P, Botta AL, Centi V, Lepidi A. Bacterially induced mineralization of calcium carbonate: The role of exopolysaccharides and capsular polysaccharides. *Microscopy and Microanalysis*. 2007;13(1):42–50. <https://doi.org/10.1017/S1431927607070122>
61. Han Z, Wang J, Zhao H, Tucker ME, Zhao Y, et al. Mechanism of biomineralization induced by *Bacillus subtilis* J2 and characteristics of the biominerals. *Minerals*. 2019;9(4):218. <https://doi.org/10.3390/min9040218>
62. Borah BM, Singh AK, Ramesh A, Das G. Lactic acid bacterial extract as a biogenic mineral growth modifier. *Journal of Crystal Growth*. 2009;311(9):2664–2672. <https://doi.org/10.1016/j.jcrysgro.2009.02.015>
63. Yu H, Yan X, Weng W, Xu S, Xu G, et al. Extracellular proteins of *Desulfovibrio vulgaris* as electron shuttles and adsorbents during antimony biomineralization. *Journal of Hazardous Materials*. 2022;430:128475. <https://doi.org/10.1016/j.jhazmat.2021.127795>
64. Zhou L, Li A, Ma F, Yang J, Pi S, et al. Sb(V) reduced to Sb(III) and more easily adsorbed in the form of $\text{Sb}(\text{OH})_3$ by microbial extracellular polymeric substances and core-shell magnetic nanocomposites. *ACS Sustainable Chemistry & Engineering*. 2019;7(11):10135–10145. <https://doi.org/10.1021/acssuschemeng.9b01479>
65. Sun X, Kong T, Li F, Haggblom MM, Kolton M, et al. *Desulfurivibrio* spp. mediate sulfur-oxidation coupled to Sb(V) reduction, a novel biogeochemical process. *The ISME Journal*. 2022;16:1547–1556. <https://doi.org/10.1038/s41396-022-01201-2>
66. Zhuang F, Xiang X, Hu J, Xiong J, Zhang T, et al. Behavior and mechanisms of antimony precipitation from wastewater by sulfate-reducing bacteria *Desulfovibrio desulfuricans*. *Toxics*. 2025;13(1):17. <https://doi.org/10.3390/toxics13010017>
67. Okamoto A, Kalathil S, Deng X, Hashimoto K, Nakamura R, et al. Cell-secreted flavins bound to membrane cytochromes dictate electron transfer reactions to surfaces with diverse charge and pH. *Scientific Reports*. 2014;4:5628. <https://doi.org/10.1038/srep05628>
68. Kotloski NJ, Gralnick JA. Flavin electron shuttles dominate extracellular electron transfer by *Shewanella oneidensis*. *mBio*. 2013;4(1):e00553–12. <https://doi.org/10.1128/mbio.00553-12>
69. Clark ME, Edelmann RE, Duley ML, Wall JD, Fields MW. Biofilm formation in *Desulfovibrio vulgaris* Hildenborough is dependent upon protein filaments. *Environmental Microbiology*. 2007;9(11):2844–2854. <https://doi.org/10.1111/j.1462-2920.2007.01398.x>

70. Pham CTK, Sawada K, Soda S. Characterization of a moderately halotolerant antimony-removing *Desulfovibrio* sp. strain isolated from landfill leachate. *Water*. 2023;15(22):3872. <https://doi.org/10.3390/w15223872>
71. Shi L, Dong H, Reguera G, Beyenal H, Lu A, *et al.* Extracellular electron transfer mechanisms between microorganisms and minerals. *Nature Reviews Microbiology*. 2016;14:651–662. <https://doi.org/10.1038/nrmicro.2016.93>
72. Heidelberg JF, Seshadri R, Haveman SA, Hemme CL, Paulsen IT, *et al.* The genome sequence of the anaerobic, sulfate-reducing bacterium *Desulfovibrio vulgaris* Hildenborough. *Nature Biotechnology*. 2004;22:554–559. <https://doi.org/10.1038/nbt959>
73. Liu T, Luo X, Wu Y, Reinfelder JR, Yuan X, *et al.* Extracellular electron shuttling mediated by soluble c-type cytochromes produced by *Shewanella oneidensis* MR-1. *Environmental Science & Technology*. 2020;54(17):10577–10587. <https://doi.org/10.1021/acs.est.9b06868>
74. Carlson HK, Iavarone AT, Gorur A, Yeo BS, Tran R, *et al.* Surface multiheme c-type cytochromes from *Thermincola potens* and implications for respiratory metal reduction by Gram-positive bacteria. *Proceedings of the National Academy of Sciences*. 2011;109(5):1702–1707. <https://doi.org/10.1073/pnas.1112905109>
75. Dulay H, Tabares M, Kashefi K, Reguera JG. Cobalt resistance via detoxification and mineralization in the iron-reducing bacterium *Geobacter sulfurreducens*. *Frontiers in Microbiology*. 2020;11:600463. <https://doi.org/10.3389/fmicb.2020.600463>
76. Philipp L-A, Kneuer L, Windhorst C-M, Jautelat S, LE NQ, *et al.* Identification of factors limiting the efficiency of transplanting extracellular electron transfer chains in *Escherichia coli*. *Applied and Environmental Microbiology*. 2025;91(6):e0068525. <https://doi.org/10.1128/aem.00685-25>
77. Ozbakir HF, Anderson NT, Fan KC, Mukherjee A. Beyond the green fluorescent protein: Biomolecular reporters for anaerobic and deep-tissue imaging. *Bioconjugate Chemistry*. 2020;31(2):293–302. <https://doi.org/10.1021/acs.bioconjchem.9b00688>
78. Melton ED, Swanner ED, Behrens S, Schmidt C, Kappler A. The interplay of microbially mediated and abiotic reactions in the biogeochemical Fe cycle. *Nature Reviews Microbiology*. 2014;12:797–808. <https://doi.org/10.1038/nrmicro3347>
79. Arakaki A, Yamagishi A, Fukuyo A, Tanaka M, Matsunaga T. Co-ordinated functions of Mms proteins define the surface structure of cubo-octahedral magnetite crystals in magnetotactic bacteria. *Molecular Microbiology*. 2014;93(3):554–567. <https://doi.org/10.1111/mmi.12683>
80. Yamagishi A, Tanaka M, Lenders JJM, Thiesbrummel J, Sommerdijk NAJM, *et al.* Control of magnetite nanocrystal morphology in magnetotactic bacteria by regulation of *mms7* gene expression. *Scientific Reports*. 2016;6:29785. <https://doi.org/10.1038/srep29785>
81. Li H, Yao Q-Z, Wang F-P, Huang Y-R, Fu S-Q, *et al.* Insights into the formation mechanism of vaterite mediated by a deep-sea bacterium *Shewanella piezotolerans* WP3. *Geochimica et Cosmochimica Acta*. 2019;256:35–48. <https://doi.org/10.1016/j.gca.2018.06.011>
82. Wang Y-Y, Yao Q-Z, Li H, Zhou G-T, Sheng Y-M. Formation of vaterite mesocrystals in biomineral-like structures and implication for biomineralization. *Crystal Growth & Design*. 2015;15(4):1714–1725. <https://doi.org/10.1021/cg501707f>
83. Liu F, Shah DS, Gadd GM. Role of protein in fungal biomineralization of copper carbonate nanoparticles. *Current Biology*. 2021;31(2):358–368. <https://doi.org/10.1016/j.cub.2020.10.044>
84. Gilbert PUPA, Bergmann KD, Boekelheide N, Tambutté S, Mass T, *et al.* Biomineralization: Integrating mechanism and evolutionary history. *Science Advances*. 2022;8(10):eab19653. <https://doi.org/10.1126/sciadv.ab19653>
85. Lopez-Anido RN, Batzel GO, Ramirez G, Wang Y, Neal S, *et al.* The adult shell matrix protein repertoire of the marine snail *Crepidula* is dominated by conserved genes that are also expressed in larvae. *BMC Ecology and Evolution*. 2024;24:120. <https://doi.org/10.1186/s12862-024-02237-y>
86. Weiss IM, Schönlitzer V. The distribution of chitin in larval shells of the bivalve mollusk *Mytilus galloprovincialis*. *Journal of Structural Biology*. 2006;153(3):264–277. <https://doi.org/10.1016/j.jsb.2005.11.006>
87. Giuffrè AJ, Hamm LM, Han N, De Yoreo JJ, Dove PM. Polysaccharide chemistry regulates kinetics of calcite nucleation through competition of interfacial energies. *Proceedings of the National Academy of Sciences*. 2013;110(23):9261–9266. <https://doi.org/10.1073/pnas.1222162110>
88. Debnath A, Hazra C, Sen R. Insight into biomolecular interaction-based non-classical crystallization of bacterial biocement. *Applied Microbiology and Biotechnology*. 2023;107:6683–6701. <https://doi.org/10.1007/s00253-023-12736-5>
89. Liu R, Huang S, Zhang X, Song Y, He G, *et al.* Bio-mineralisation, characterization, and stability of calcium carbonate containing organic matter. *RSC Advances*. 2021;11(24):14415–14425. <https://doi.org/10.1039/d1ra00615k>
90. Khanjani M, Westenberg DJ, Kumar A, Ma H. Tuning polymorphs and morphology of microbially induced calcium carbonate: Controlling factors and underlying mechanisms. *ACS Omega*. 2021;6(18):11988–12003. <https://doi.org/10.1021/acsomega.1c00559>
91. Zhuravlev YuN, Atuchin VV. Comprehensive density functional theory studies of vibrational spectra of carbonates. *Nanomaterials*. 2020;10:2275. <https://doi.org/10.3390/nano10112275>

92. Evans JS. “Tuning in” to mollusk shell nacre- and prismatic-associated protein terminal sequences. Implications for biomineralization and the construction of high performance inorganic–organic composites. *Chemical Reviews*. 2008;108(11):4455–4462. <https://doi.org/10.1021/cr078251e>
93. Arias JL, Fernández MS. Polysaccharides and proteoglycans in calcium carbonate-based biomineralization. *Chemical Reviews*. 2008;108(11):4475–4482. <https://doi.org/10.1021/cr078269p>
94. Lohße A, Borg S, Raschdorf O, Kolinko I, Tompa E, et al. Genetic dissection of the *mamAB* and *mms6* operons reveals a gene set essential for magnetosome biogenesis in *Magnetospirillum gryphiswaldense*. *Journal of Bacteriology*. 2014;196(14):2658–2669. <https://doi.org/10.1128/JB.01716-14>
95. Tanaka M, Mazuyama E, Arakaki A, Matsunaga T. MMS6 protein regulates crystal morphology during nano-sized magnetite biomineralization *in vivo*. *Journal of Biological Chemistry*. 2011;286(8):6386–6392. <https://doi.org/10.1074/jbc.M110.183434>
96. Komeili A, Li Z, Newman DK, Jensen GJ. Magnetosomes are cell membrane invaginations organized by the actin-like protein MamK. *Science*. 2006;311(5758):242–245. <https://doi.org/10.1126/science.1123231>
97. Ozyamak E, Kollman J, Agard DA, Komeili A. The Bacterial actin MamK: *In vitro* assembly behavior and filament architecture. *Journal of Biological Chemistry*. 2013;288(6):4265–4277. <https://doi.org/10.1074/jbc.M112.417030>
98. Draper O, Byrne ME, Li Z, Keyhani S, Barrozo JC, et al. MamK, a bacterial actin, forms dynamic filaments *in vivo* that are regulated by the acidic proteins MamJ and LimJ. *Molecular Microbiology*. 2011;82(2):342–354. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2958.2011.07815.x>
99. Komeili A, Vali H, Beveridge TJ, Newman DK. Magnetosome vesicles are present before magnetite formation, and MamA is required for their activation. *Proceedings of the National Academy of Sciences*. 2004;101(11):3839–3844. <https://doi.org/10.1073/pnas.0400391101>
100. Zeytuni N, Ozyamak E, Ben-Harush K, Davidov G, Levin M, et al. Self-recognition mechanism of MamA, a magnetosome-associated TPR-containing protein, promotes complex assembly. *Proceedings of the National Academy of Sciences*. 2011;108(33):E480–E487. <https://doi.org/10.1073/pnas.1103367108>
101. Yamamoto D, Taoka A, Uchihashi T, Sasaki H, Watanabe H, et al. Visualization and structural analysis of the bacterial magnetic organelle magnetosome using atomic force microscopy. *Proceedings of the National Academy of Sciences*. 2010;107:9382–9387. <https://doi.org/10.1073/pnas.1001870107>
102. Uebe R, Junge K, Henn V, Poxleitner G, Katzmann E, et al. The cation diffusion facilitator proteins MamB and MamM of *Magnetospirillum gryphiswaldense* have distinct and complex functions, and are involved in magnetite biomineralization and magnetosome membrane assembly. *Molecular Microbiology*. 2011;82(4):818–835. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2958.2011.07863.x>
103. Scheffel A, Gärdes A, Grünberg K, Wanner G, Schüler D. The major magnetosome proteins MamGFDC are not essential for magnetite biomineralization in *Magnetospirillum gryphiswaldense* but regulate the size of magnetosome crystals. *Journal of Bacteriology*. 2008;190(1):377–386. <https://doi.org/10.1128/JB.01371-07>
104. Valverde-Tercedor C, Montalbán-López M, Perez-Gonzalez T, Sanchez-Quesada MS, Prozorov T, et al. Size control of *in vitro* synthesized magnetite crystals by the MamC protein of *Magnetococcus marinus* strain MC-1. *Applied Microbiology and Biotechnology*. 2015;99(12):5109–5121. <https://doi.org/10.1007/s00253-014-6326-y>
105. Murat D, Quinlan A, Vali H, Komeili A. Comprehensive genetic dissection of the magnetosome gene island reveals the step-wise assembly of a prokaryotic organelle. *Proceedings of the National Academy of Sciences*. 2010;107(12):5593–5598. <https://doi.org/10.1073/pnas.0914439107>
106. Rawlings AE, Bramble JP, Walker R, Bain J, Galloway JM, et al. Self-assembled MmsF proteinosomes control magnetite nanoparticle formation *in vitro*. *Proceedings of the National Academy of Sciences*. 2014;111(45):16094–16099. <https://doi.org/10.1073/pnas.1409256111>
107. Lang C, Schüler D. Expression of green fluorescent protein fused to magnetosome proteins in microaerophilic magnetotactic bacteria. *Applied and Environmental Microbiology*. 2008;74(15):4944–4953. <https://doi.org/10.1128/AEM.00231-08>
108. Raschdorf O, Müller FD, Pósfai M, Plitzko JM, Schüler D. The magnetosome proteins MamX, MamZ and MamH are involved in redox control of magnetite biomineralization in *Magnetospirillum gryphiswaldense*. *Molecular Microbiology*. 2013;89(5):872–886. <https://doi.org/10.1111/mmi.12317>
109. Carillo MA, Bennet M, Faivre D. Interaction of proteins associated with the magnetosome assembly in magnetotactic bacteria as revealed by two-hybrid two-photon excitation fluorescence lifetime imaging microscopy forster resonance energy transfer. *The Journal of Physical Chemistry B*. 2013;117(47):14642–14648. <https://doi.org/10.1021/jp4086987>
110. Sonkaria S, Fuentes G, Verma C, Narang R, Khare V, et al. Insight into the assembly properties and functional organisation of the magnetotactic bacterial actin-like homolog, MamK. *PLoS One*. 2012;7(5):e34189. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0034189>
111. Guo FF, Yang W, Jiang W, Geng S, Peng T, et al. Magnetosomes eliminate intracellular reactive oxygen species in *Magnetospirillum gryphiswaldense* MSR-1. *Environmental Microbiology*. 2012;14(7):1722–1729. <https://doi.org/10.1111/j.1462-2920.2012.02707.x>

112. Jones SR, Wilson TD, Brown ME, Rahn-Lee L, Yu Y, *et al.* Genetic and biochemical investigations of the role of MamP in redox control of iron biomineralization in *Magnetospirillum magneticum*. *Proceedings of the National Academy of Sciences*. 2015;112(13):3904–3909. <https://doi.org/10.1073/pnas.1417614112>
113. Siponen MI, Adryanczyk G, Ginet N, Arnoux P, Pignol D. Magnetochrome: a c-type cytochrome domain specific to magnetotactic bacteria. *Biochemical Society Transactions*. 2012;40:1319–1323. <https://doi.org/10.1042/BST20120104>
114. Tanaka M, Okamura Y, Arakaki A, Tanaka T, Takeyama H, *et al.* Origin of magnetosome membrane: Proteomic analysis of magnetosome membrane and comparison with cytoplasmic membrane. *Proteomics*. 2006;6(19):5234–5237. <https://doi.org/10.1002/pmic.200500887>
115. Ding Y, Li J, Liu J, Yang J, Jiang W, *et al.* Deletion of the *ftsZ*-like gene results in the production of superparamagnetic magnetite magnetosomes in *Magnetospirillum gryphiswaldense*. *Journal of Bacteriology*. 2010;192(4):1097–1105. <https://doi.org/10.1128/JB.01292-09>
116. Amemiya Y, Arakaki A, Staniland SS, Tanaka T, Matsunaga T. Controlled formation of magnetite crystal by partial oxidation of ferrous hydroxide in the presence of recombinant magnetotactic bacterial protein Mms6. *Biomaterials*. 2007;28(35):5381–5389. <https://doi.org/10.1016/j.biomaterials.2007.07.051>
117. Murat D, Falahati V, Bertinetti L, Csencsits R, Körnig A, *et al.* The magnetosome membrane protein, MmsF, is a major regulator of magnetite biomineralization in *Magnetospirillum magneticum* AMB-1. *Molecular Microbiology*. 2012;85(4):684–699. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2958.2012.08132.x>
118. Hershey DM, Ren X, Melnyk RA, Browne PJ, Ozyamak E, *et al.* MamO is a repurposed serine protease that promotes magnetite biomineralization through direct transition metal binding in magnetotactic bacteria. *PLOS Biology*. 2016;14(3):e1002402. <https://doi.org/10.1371/journal.pbio.1002402>
119. Uebe R, Schüler D. Magnetosome biogenesis in magnetotactic bacteria. *Nature Reviews Microbiology*. 2016;14:621–637. <https://doi.org/10.1038/nrmicro.2016.99>
120. Li Y. Redox control of magnetosome biomineralization. *Journal of Oceanology and Limnology*. 2021;39:2070–2081. <https://doi.org/10.1007/s00343-021-0422-5>
121. Siponen MI, Legrand P, Widdrat M, Jones SR, Zhang WJ, *et al.* Structural insight into magnetochrome-mediated magnetite biomineralization. *Nature*. 2013;502:681–684. <https://doi.org/10.1038/nature12573>
122. Nudelman H, Lee YZ, Hung YL, Kolusheva S, Upcher A, *et al.* Understanding the biomineralization role of magnetite-interacting components (MICs) from magnetotactic bacteria. *Frontiers in Microbiology*. 2018;9:2480. <https://doi.org/10.3389/fmicb.2018.02480>
123. Raschdorf O, Bonn F, Zeytuni N, Zarivach R, Becher D, *et al.* A quantitative assessment of the membrane-integral sub-proteome of a bacterial magnetic organelle. *Journal of Proteomics*. 2018;172:89–99. <https://doi.org/10.1016/j.jprot.2017.10.007>
124. Staniland SS, Rawlings AE. Crystallizing the function of the magnetosome membrane mineralization protein Mms6. *Biochemical Society Transactions*. 2016;44(3):883–890. <https://doi.org/10.1042/BST20160057>
125. Müller FD, Schüler D, Pfeiffer D. A compass to boost navigation: Cell biology of bacterial magnetotaxis. *Journal of Bacteriology*. 2020;202(21):e00398–20. <https://doi.org/10.1128/JB.00398-20>
126. Urquidi O, Brazard J, LeMessurier N, Simine L, Adachi TBM. *In situ* optical spectroscopy of crystallization: One crystal nucleation at a time. *Proceedings of the National Academy of Sciences*. 2022;119(16):e2122990119. <https://doi.org/10.1073/pnas.2122990119>
127. Zhang F, Min H, Zhang Y, Kuang Z, Wang J, *et al.* Vapor-assisted in situ recrystallization for efficient tin-based perovskite light-emitting diodes. *Advanced Materials*. 2022;34(37):e2203180. <https://doi.org/10.1002/adma.202203180>
128. Liu Y, Zou G, She J, Deng B, Yang H. Nanoscale physical parameters of source rocks identified by atomic force microscopy: A review. *Geological Journal*. 2022;57(10):4345–4356. <https://doi.org/10.1002/gj.4548>
129. Kosareva EK, Pivkina AN, Muravyev NV. Atomic force microscopy in energetic materials research: A review. *Energetic Materials Frontiers*. 2022;3(4):290–302. <https://doi.org/10.1016/j.enmf.2022.05.004>
130. Gebauer D, Gale JD, Cölfen H. Crystal nucleation and growth of inorganic ionic materials from aqueous solution: Selected recent developments, and implications. *Small*. 2022;18(28):2107735. <https://doi.org/10.1002/smll.202107735>
131. Gavezzotti A, Presti LL, Rizzato S. Molecular dynamics simulation of organic materials: Structure, potentials and the MiCMoS computer platform. *CrystEngComm*. 2022;5:922–930. <https://doi.org/10.1039/D1CE01360B>
132. Lüttig J, Mueller S, Malý P, Krich JJ, Brixner T. Higher-order multidimensional and pump–probe spectroscopies. *The Journal of Physical Chemistry Letters*. 2023;14(33):7556–7573. <https://doi.org/10.1021/acs.jpclett.3c01694>
133. Tikhonov DS, Blech A, Leibscher M, Greenman L, Schnell M, *et al.* Pump-probe spectroscopy of chiral vibrational dynamics. *Science Advances*. 2022;8(49):eade0311. <https://doi.org/10.1126/sciadv.ade0311>
134. Ueda K, Yamamoto N, Higashi K, Moribe K. NMR-based mechanistic study of crystal nucleation inhibition in a supersaturated drug solution by polyvinylpyrrolidone. *Crystal Growth and Design*. 2022;22(5):3235–3244. <https://doi.org/10.1021/acs.cgd.2c00084>

135. Carpenter B, Talosig A, Rose B, Palma GD, Patterson J. Understanding and controlling the nucleation and growth of metal-organic frameworks. *Chemical Society Reviews*. 2023;52:6918–6937. <https://doi.org/10.1039/D3CS00312D>
136. Wang J, Wang X, Xu D. Machine learning insights into calcium phosphate nucleation and aggregation. *Acta Biomaterialia*. 2025;195:547–558. <https://doi.org/10.1016/j.actbio.2025.02.036>
137. Mannucci S, Tambalo S, Conti G, Ghin L, Milanese A, et al. Magnetosomes extracted from *Magnetospirillum gryphiswaldense* as theranostic agents in an experimental model of glioblastoma. *Contrast Media & Molecular Imaging*. 2018;2018:2198703. <https://doi.org/10.1155/2018/2198703>
138. Wang X, Wang JG, Geng YY, Wang JJ, Zhang XM, et al. An enhanced anti-tumor effect of apoptin-cccropin B on human hepatoma cells by using bacterial magnetic particle gene delivery system. *Biochemical and Biophysical Research Communications*. 2018;496(2):719–725. <https://doi.org/10.1016/j.bbrc.2018.01.108>
139. Xiang Z, Yang X, Xu J, Lai W, Wang Z, et al. Tumor detection using magnetosome nanoparticles functionalized with a newly screened EGFR/HER2 targeting peptide. *Biomaterials*. 2017;115:53–64. <https://doi.org/10.1016/j.biomaterials.2016.11.022>
140. Song N, Li Q, Zhou Y, Sun G, Pan L, et al. Carbonate biomineralization differentially induced by two psychrophilic *Pseudomonas psychrophila* strains isolated from an alpine travertine landform. *RSC Advances*. 2021;11(21):12885–12892. <https://doi.org/10.1039/d1ra00578b>
141. Nadeem M, Khan R, Shah N, Bangash IR, Abbasi BH, et al. A review of microbial mediated iron nanoparticles (IONPs) and its biomedical applications. *Nanomaterials*. 2022;12(1):130. <https://doi.org/10.3390/nano12010130>
142. Gandarias L, Kimber RL, Ona-Nguema G. Environmental, biomedical, and industrial applications of biogenic magnetite nanoparticles. *Elements*. 2023;19(4):228–233. <https://doi.org/10.2138/gselements.19.4.228>
143. Dudchenko N, Pawar S, Perelshtein I, Fixler D. Magnetite-based biosensors and molecular logic gates: From magnetite synthesis to application. *Biosensors*. 2023;13(3):304. <https://doi.org/10.3390/bios13030304>
144. Kurczewska J, Dobosz B. Recent progress and challenges regarding magnetite-based nanoparticles for targeted drug delivery. *Applied Sciences*. 2024;14(3):1132. <https://doi.org/10.3390/app14031132>
145. Kotakadi SM, Borelli DPR, Nannepaga JS. Therapeutic applications of magnetotactic bacteria and magnetosomes: A review emphasizing on the cancer treatment. *Frontiers in Bioengineering and Biotechnology*. 2022;10:789016. <https://doi.org/10.3389/fbioe.2022.789016>
146. Ren G, Zhou X, Long R, Xie M, Kankala RK, et al. Biomedical applications of magnetosomes: State of the art and perspectives. *Bioactive Materials*. 2023;28:27–49. <https://doi.org/10.1016/j.bioactmat.2023.04.025>
147. Mittmann E, Mickoleit F, Maier DS, Stäbler SY, Klein MA, et al. A magnetosome-based platform for flow biocatalysis. *ACS Applied Materials & Interfaces*. 2022;14(19):22138–22150. <https://doi.org/10.1021/acsami.2c03337>
148. Smit BA, Zy EV, Joubert JJ, Meyer W, Prévéral S, et al. Magnetotactic bacteria used to generate electricity based on Faraday's law of electromagnetic induction. *Letters in Applied Microbiology*. 2018;66(5):362–367. <https://doi.org/10.1111/lam.12862>
149. Shen J, Paterson GA, Wang Y, Kirschvink JL, Pan Y, et al. Renaissance for magnetotactic bacteria in astrobiology. *The ISME Journal*. 2023;17(10):1526–1534. <https://doi.org/10.1038/s41396-023-01495-w>
150. Fadia P, Tyagi S, Bhagat S, Nair A, Panchal P, et al. Calcium carbonate nano- and microparticles: Synthesis methods and biological applications. *3 Biotech*. 2021;11(11):457. <https://doi.org/10.1007/s13205-021-02995-2>
151. Nasser AA, Sorour NM, Saafan MA, Abbas RN. Microbially-Induced-Calcite-Precipitation (MICP): A biotechnological approach to enhance the durability of concrete using *Bacillus pasteurii* and *Bacillus sphaericus*. *Heliyon*. 2022;8(7):e09879. <https://doi.org/10.1016/j.heliyon.2022.e09879>
152. Wang Y, Konstantinou C, Tang S, Chen H. Applications of microbial-induced carbonate precipitation: A state-of-the-art review. *Biogeotechnics*. 2023;1(1):100008. <https://doi.org/10.1016/j.bgtech.2023.100008>
153. Wang Z, Su J, Ali A, Gao Z, Zhang R, et al. Microbially induced calcium precipitation driven by denitrification: Performance, metabolites, and molecular mechanisms. *The Journal of Environmental Management*. 2023;338:117826. <https://doi.org/10.1016/j.jenvman.2023.117826>
154. Колпакова Д. Е., Серазетдинова Ю. Р., Фотина Н. В., Заушинцева А. В., Асякина Л. К. и др. Микробная биофортификация злаковых культур: перспективы и текущее развитие. *Техника и технология пищевых производств*. 2024. Т. 54. № 2. С. 191–211. [Kolpakova DE, Serazetdinova YuR, Fotina NV, Zaushintsena AV, Asyakina LK, et al. Microbial bio-fortification of grain crops: Current state and prospects. *Food Processing: Techniques and Technology*. 2024;54(2):191–211. (In Russ.)] <https://doi.org/10.21603/2074-9414-2024-2-2500>.
155. Асякина Л. К., Дышлюк Л. С., Просеков А. Ю. Мировой опыт в области рекультивации посттехногенных ландшафтов. *Техника и технология пищевых производств*. 2021. Т. 51. № 4. С. 805–818. [Asyakina LK, Dyshlyuk LS, Prosekov AYU. Reclamation of post-technological landscapes: International experience. *Food Processing: Techniques and Technology*. 2021;51(4):805–818. (In Russ.)] <https://doi.org/10.21603/2074-9414-2021-4-805-818>
156. Tiano P, Cantisani E, Sutherland I, Paget JM. Biomediated reinforcement of weathered calcareous stones. *Journal of Cultural Heritage*. 2006;7(1):49–55. <https://doi.org/10.1016/j.culher.2005.10.003>

157. Barabesi C, Galizzi A, Mastromei G, Rossi M, Tamburini E, *et al.* *Bacillus subtilis* gene cluster involved in calcium carbonate biomineralization. *Journal of Bacteriology*. 2007;189(1):228–235. <https://doi.org/10.1128/JB.01450-06>
158. Jroundi F, Gómez-Suaga P, Jimenez-Lopez C, González-Muñoz MT, Fernandez-Vivas MA. Stone-isolated carbonatogenic bacteria as inoculants in bioconsolidation treatments for historical limestone. *Science of the Total Environment*. 2012;425:89–98. <https://doi.org/10.1016/j.scitotenv.2012.02.059>
159. Jroundi F, Gonzalez-Muñoz MT, Sterflinger K, Piñar G. Molecular tools for monitoring the ecological sustainability of a stone bio-consolidation treatment at the Royal chapel, Granada. *PLOS One*. 2015;10(7):e0132465. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0132465>
160. Jroundi F, Schiro M, Ruiz-Agudo E, Elert K, Martín-Sánchez I, *et al.* Protection and consolidation of stone heritage by self-inoculation with indigenous carbonatogenic bacterial communities. *Nature Communications*. 2017;8:279. <https://doi.org/10.1038/s41467-017-00372-3>
161. Yoosathaporn S, Tiangburanatham P, Bovonsombut S, Chaipanich A, Pathom-Aree W. A cost effective cultivation medium for biocalcification of *Bacillus pasteurii* KCTC 3558 and its effect on cement cubes properties. *Microbiological Research*. 2016;186–187:132–138. <https://doi.org/10.1016/j.micres.2016.03.01>
162. Rodriguez-Navarro C, Jroundi F, Schiro M, Ruiz-Agudo E, González-Muñoz MT. Influence of substrate mineralogy on bacterial mineralization of calcium carbonate: Implications for stone conservation. *Applied and Environmental Microbiology*. 2012;78(11):4017–4029. <https://doi.org/10.1128/AEM.07044-11>
163. Jroundi F, Fernández-Vivas A, Rodriguez-Navarro C, Bedmar EJ, González-Muñoz MT. Bioconservation of deteriorated monumental calcarenite stone and identification of bacteria with carbonatogenic activity. *Microbial Ecology*. 2010;60:39–54. <https://doi.org/10.1007/s00248-010-9665-y>

Дополнительная информация об авторах / Additional information about the authors

Бородина Екатерина Евгеньевна / Ekaterina E. Borodina ORCID 0000-0001-6362-7589; eLIBRARY SPIN 9708-9200
Колпакова Дарья Евгеньевна / Daria E. Kolpakova ORCID 0000-0002-8508-3372; eLIBRARY SPIN 5576-4258
Гордиенко Андрей Владимирович / Andrey V. Gordiyenko eLIBRARY SPIN 4209-7793
Плешивцев Иван Игоревич / Ivan I. Pleshivtsev ORCID 0009-0006-4085-4045; eLIBRARY SPIN 5774-4748
Карчин Константин Валерьевич / Konstantin V. Karchin eLIBRARY SPIN 5466-2670