

ПЕРСПЕКТИВЫ И ПРОБЛЕМЫ ПРИМЕНЕНИЯ АЦИДОФИЛЬНЫХ БАКТЕРИЙ ACIDITHIOBACILLUS FERROOXIDANS В ДОБЫЧЕ ЦЕННЫХ МЕТАЛЛОВ МЕТОДОМ БИОВЫЩЕЛАЧИВАНИЯ

А.А. Ячкула

Институт биохимии и физиологии микроорганизмов им. Г.К. Скрыбина РАН,
Федеральный исследовательский центр «Пушкинский научно-исследовательский центр
биологических исследований Российской академии наук», Пушкино, Россия,
e-mail: a.yachkula@pbcras.ru

Аннотация: Обзор представляет опубликованные в научной литературе данные о применении в биовыщелачивании ценных металлов ацидофильных бактерий *Acidithiobacillus ferrooxidans*, перспективных с точки зрения практического использования, а также анализ проблем их использования. Биогеотехнологические методы пригодны для добычи ценных металлов из минерального сырья с низким содержанием ценных стратегически значимых металлов из бедных руд, отвалов пустой породы или твердых техногенных отходов. Биовыщелачивание с применением микроорганизмов как основных металловыщелачивающих агентов является альтернативой выплавке металлов в случае, когда рудные материалы содержат менее 1% целевых металлов, а также классическому выщелачиванию в отношении снижения техногенной нагрузки на территории добычи металлов. Применение строгих ацидофильных железо- и сероокисляющих ацидофилов *A. ferrooxidans* основано на известных подходах для переработки сульфидного минерального сырья (например, руд и концентратов, содержащих ценные металлы), способности бактерий к различным типам взаимодействия с минеральной поверхностью, ведущей к переходу металлов в продуктивный раствор. Перспективным направлением биогидрометаллургии является применение *A. ferrooxidans* для добычи металлов из низкосортного минерального сырья различного генеза. В обзоре рассмотрены вопросы устойчивости *A. ferrooxidans* к тяжелым металлам и изученность применения молекулярно-генетических манипуляций в отношении *A. ferrooxidans*. Приведенные материалы могут представлять интерес для специалистов в области микробиологии и биогидрометаллургии в отношении учета физиологических особенностей *A. ferrooxidans* для их более эффективного применения при переработке минерального сырья природного и техногенного происхождения.

Ключевые слова: биогидрометаллургия, биовыщелачивание, ценные металлы, стимуляция автотрофных ацидофилов, формат, ацидофильные бактерии, *Acidithiobacillus ferrooxidans*.

Благодарность: Работа подготовлена при поддержке Министерства науки и высшего образования РФ в рамках Государственного задания FMRM-2026-0020.

Для цитирования: Ячкула А. А. Перспективы и проблемы применения ацидофильных бактерий *Acidithiobacillus ferrooxidans* в добыче ценных металлов методом биовыщелачивания // Горный информационно-аналитический бюллетень. – 2026. – № 10. – С. 35–52. DOI: 10.25018/0236_1493_2026_10_0_35.

Prospects and problems of application of acidophilic bacteria *Acidithiobacillus ferrooxidans* in the extraction of precious metals by bioleaching

A.A. Yachkula

Skryabin Institute of Biochemistry and Physiology of Microorganisms,
Federal Research Center «Pushchino Scientific Center for Biological Research,
Russian Academy of Sciences», Pushchino, Russia, e-mail: a.yachkula@pbcas.ru

Abstract: The article reviews the published scientific information on application of acidophilic bacteria *Acidithiobacillus ferrooxidans*, promising for the practical application in bioleaching of precious metals, and analyzes problems connected with such application. Biogeotechnologies are suitable for recovery of precious metals from raw materials with low content of strategic metals, from low-grade ore, refuse heaps and solid waste dumps. Bioleaching using microorganisms as the main metal-leach agents is an alternative method of metal smelting, when ore contains less than 1% of target metals, and of classical leaching, as a method of anthropogenic load reduction in the metal production area. The use of strict iron- and sulfur-oxidizing acidophiles *A. ferrooxidans* is based on the known approaches to processing of sulfide mineral raw materials (for instances, ores and concentrates of precious metals), and on the ability of bacteria to interact differently with mineral surface, which leads to transition of metals to pregnant solutions. A promising area of biohydrometallurgy is the application of *A. ferrooxidans* in recovery of metals from low-grade minerals of different genesis. The review embraces the issues of tolerance of *A. ferrooxidans* to heavy metals and the degree of knowledge on molecular genetic manipulation relative to *A. ferrooxidans*. The discussed material can be interesting to specialists in the fields of microbiology and biohydrometallurgy, in terms of analyzing physiological characteristics of *A. ferrooxidans* for their enhanced efficiency in processing of natural and man-made mineral raw materials.

Key words: biohydrometallurgy, bioleaching, precious metals, stimulation of autotrophic acidophiles, formate, acidophilic bacteria.

Acknowledgements: This work was supported by the Ministry of Science and Higher Education of the Russian Federation under State Assignment FMRM-2026-0020.

For citation: Yachkula A. A. Prospects and problems of application of acidophilic bacteria *Acidithiobacillus ferrooxidans* in the extraction of precious metals by bioleaching. *MIAB. Mining Inf. Anal. Bull.* 2026;(10):35-52. [In Russ]. DOI: 10.25018/0236_1493_2026_10_0_35.

Введение

В условиях глобального дефицита ценных и редкоземельных металлов, необходимых для развития высокотехнологичных отраслей промышленности, а также ужесточения природоохранных требований к горнодобывающим предприятиям разработка экологически безопасных и устойчивых методов добычи становится критически важной задачей [1, 2]. Традиционные пиро- и гидроме-

таллургические методы применимы к рудам с содержанием металлов от 1% и выше. Классические методы добычи металлов характеризуются высокой энергоемкостью и образованием в ходе процесса обработки руд токсичных выбросов в атмосферу в виде газов и пыли, накоплением техногенных шламов, растворов, твердых отходов добычи металлов, содержащих остаточные количества целевых металлов, тяжелые ме-

таллы, токсичные элементы, которые представляют серьезную экологическую угрозу загрязнения почвы, воды, воздуха. Эти проблемы обуславливают актуальность поиска альтернативных подходов для переработки образующихся отходов и для полноты извлечения металлов [2].

Биовыщелачивание с использованием ацидофильных микроорганизмов, таких как *A. ferrooxidans*, представляет собой «зеленую» технологию, способную обеспечить экологически более безопасное извлечение металлов из низкосортных руд и техногенных отходов. Процесс позволяет минимизировать антропогенное воздействие на окружающую среду на местах добычи [3]. Особое значение биовыщелачивание приобретает в контексте переработки отвальных пород и хвостов обогащения, накопленных в результате многолетней деятельности горнодобывающих комплексов. Применение *A. ferrooxidans* для извлечения остаточных металлов с их содержанием от 1% на тонну и ниже из таких материалов не только способствует решению проблемы утилизации промышленных и техногенных отходов, но и позволяет вовлечь в хозяйственный оборот дополнительные ресурсы. Современные исследования демонстрируют растущий интерес к биотехнологиям в горном деле, что отражено в публикациях по устойчивому развитию минерально-сырьевого сектора. Таким образом, предложенная технология соответствует принципам безотходного производства в экономике [4, с. 12].

Несмотря на значительный потенциал биовыщелачивания, его промышленное внедрение сталкивается с серьезными проблемами, связанными с ограниченной эффективностью процесса в реальных климатических условиях нашей страны. Ключевым барьером для внедрения кучного выщелачивания яв-

ляется низкая скорость окисления сульфидных минералов, в частности золотосодержащих арсенопиритных и медных халькопиритных отвалов, штаммами *A. ferrooxidans* при среднегодовых температурах ниже 10 °С, что существенно замедляет извлечение целевых металлов, особенно из комплексного минерального сырья, а налаживание биовыщелачивания в реакторах (чанового биовыщелачивания) считается дорогостоящим и ориентированным на отсроченную окупаемость. В условиях растущего мирового спроса на медь горнодобывающая промышленность все чаще сталкивается с необходимостью переработки низкосортных руд, вскрышных пород и отходов от текущих горных работ. Экономически целесообразное извлечение меди из низкосортных руд требует недорогих методов переработки, таких как подземное, отвальное и кучное выщелачивание. Кучное биовыщелачивание низкосортных сульфидов меди — на сегодняшний день развивающаяся технология, которая успешно применяется для извлечения меди из вторичных сульфидных минералов, таких как халькоцит, на ряде предприятий по всему миру. Однако кучное биовыщелачивание сульфида меди из халькопирита еще не внедрено в коммерческом масштабе [5]. Выщелачивающие бактерии чувствительны к составу сырья, зачастую присутствие незначительных концентраций токсичных элементов может ингибировать активность бактерий, что приводит к неполному растворению ценных целевых компонентов и снижению общей рентабельности технологии. Дополнительные сложности возникают из-за необходимости поддержания строгих параметров процесса, таких как температура, кислотность и аэрация, в промышленных масштабах. Колебания pH, неизбежные при переработке неоднородного сырья, негативно влияют на жизнеспособность

бактериальных культур, а проектирование и внедрение биореакторов для крупнотоннажного производства остается сложной и капиталоемкой инженерной задачей [6]. Эти технологические и климатические ограничения в совокупности с неполной изученностью микробных сообществ в реальных условиях биоценозов на местах биовыщелачивания сдерживают широкое распространение технологии, несмотря на ее экологические преимущества.

Целью этой обзорной статьи является анализ современных достижений и проблем в области применения ацидофильных штаммов *A. ferrooxidans* для биовыщелачивания ценных металлов. На основе обобщения последних научных данных предлагается оценка перспектив и проблем технологии для осмысления возможностей преодоления существующих барьеров и для помощи в дальнейшем развитии «зеленых» технологий и внедрении этих методов в промышленность.

Биологические основы выщелачивания.

Механизмы окисления железа и серы бактериями *Acidithiobacillus ferrooxidans*

A. ferrooxidans является одним из ключевых микроорганизмов, играющих важную роль в процессах биовыщелачивания, обладает способностью к окислению двухвалентного железа (Fe^{2+}) до трехвалентного (Fe^{3+}), и этот процесс является центральным для энергетического метаболизма этой бактерии не только в сульфидных рудах, но во всех видах твердого железосодержащего сырья, включая в перспективе техногенные отходы (лом, шлаки). В электронно-транспортной цепи задействованы различные белковые комплексы, включая цитохромы и специфические железозакисляющие белки, которые последо-

вательно передают электроны, обеспечивая энергией бактериальные клетки. Окисление Fe^{2+} начинается на внешней мембране бактерии, где электроны с Fe^{2+} переносятся на цитоплазматическую мембрану через периплазматические цитохромы и медьсодержащие белки [7], а затем поступают в дыхательную цепь, где используются для восстановления кислорода до воды. Образующийся Fe^{3+} выступает в качестве мощного окислителя сульфидных минералов, инициируя их растворение.

Помимо окисления железа, *A. ferrooxidans* способен использовать для получения энергии окисление восстановленных соединений серы, что также играет важную роль в биовыщелачивании. Сульфиды (S^{2-}) последовательно через промежуточные формы окисляются до сульфатов (S^{6+}), высвобождая электроны для энергетических нужд клетки. Известно, что скорость химических реакций повышается с увеличением температуры [8]. Кроме того, на скорость биовыщелачивания влияют технологические параметры процесса: плотность пульпы, концентрация окислителя (Fe^{3+}) и пр. [9, 10], поэтому представляет интерес сравнение скорости и эффективности селективного выщелачивания металлов некондиционных сульфидных концентратов в различных условиях.

В исследованиях было показано, что процесс выщелачивания может эффективно осуществляться с помощью растворов сульфата трехвалентного железа, полученного микробным окислением [11, 12]. Окисление восстановленных соединений серы, таких как сульфиды и тиосульфаты, является одним из источников энергии для *A. ferrooxidans* [13]. Эти процессы обеспечивают клетки энергией, при этом бактерии продуцируют серную кислоту, что поддерживает низкий pH среды, благоприятный для жизнедеятельности *A. ferrooxidans*. Энер-

гетический метаболизм *A. ferrooxidans* тесно связан с окислительными процессами железа и серы, которые сопряжены с синтезом аденозинтрифосфата (АТФ). Этот синтез происходит благодаря хемиосмотическому механизму, основанному на создании протонного градиента на цитоплазматической мембране. Передача электронов по дыхательной цепи сопровождается перекачиванием протонов из цитоплазмы наружу. Образовавшийся электрохимический протонный градиент используется АТФ-синтазой для фосфорилирования АДФ до АТФ, что является основным способом получения энергии для клеточных процессов. Таким образом, энергия, высвобождаемая при окислении неорганических субстратов, таких как Fe^{2+} и соединения серы, эффективно сохраняется в форме АТФ [14], что позволяет бактериям выживать и активно функционировать в экстремальных условиях, характерных для рудных месторождений, кислотных дренажных вод.

Взаимодействие бактерий *A. ferrooxidans* с сульфидными минералами

Адгезия *A. ferrooxidans* к сульфидным минералам является важным фактором во взаимодействии бактерий с поверхностью руды, который запускает и ускоряет биовыщелачивание металлов бактериями, например, меди, при окислении сульфидов. Реализация процесса включает в себя прилипание клеток, прямой контакт с нерастворимым или малорастворимым субстратом и последующую колонизацию поверхности, что позволяет бактериям окислять минералы и получать энергию для собственной жизнедеятельности [15].

Адгезия бактериальных клеток *A. ferrooxidans* к поверхности сульфидных минералов является первым этапом прямого механизма выщелачивания. Этот

процесс опосредуется внеклеточными полимерными веществами, выделяемыми микроорганизмами. Соединения, входящие в состав матрикса, обеспечивают прочное прикрепление к твердой фазе. Состав внеклеточных полимерных веществ варьирует в зависимости от штамма и условий среды. Основными компонентами выступают полисахариды, белки и липиды, формирующие гелеобразный матрикс. Этот матрикс облегчает колонизацию поверхности минерала. Адгезия создает благоприятные условия для последующего окисления сульфидных минералов. В растворе клетки по отношению к субстрату ведут себя разнообразно, сочетая как свободноплавающие планктонные формы, так и сессильные формы (прикрепленные к минералам) [16].

Следующим этапом бактериальной колонизации минералов выступает образование биопленок. Биопленки кислотолюбивых бактерий представляют собой структурированные сообщества бактериальных клеток, погруженных в матрикс внеклеточных полимерных веществ. Формирование биопленок на поверхности сульфидных минералов значительно повышает эффективность выщелачивания. В гетерогенных системах биопленки обеспечивают локальную концентрацию бактерий и продуктов метаболизма. Пространственная организация биопленок способствует созданию микросреды с оптимальными для бактерий условиями для выживания и окисления минералов [15]. Это позволяет поддерживать высокую активность окислительных процессов. Устойчивость биопленок к неблагоприятным факторам среды делает такой механизм выживания и получения энергии перспективным для промышленного применения [17].

Растворение соединений металлов в результате бактериальной активности происходит за счет двух основных меха-

низмов: прямого и непрямого. Прямой механизм окисления субстрата происходит за счет ферментативных реакций с твердым субстратом при адгезии бактерий на поверхности минерала. Под прямым механизмом подразумевается химическое окисление минералов трехвалентным железом, которое образуется в реакциях биологического окисления ионов Fe^{2+} [14, 9]. Прямой механизм доминирует при низкой концентрации ионов железа в растворе, тогда как не прямой преобладает при высоких концентрациях Fe^{3+} . Оба механизма могут протекать одновременно, усиливая общую скорость выщелачивания. Соотношение прямого и непрямого путей зависит от физико-химических параметров системы [15, 18].

Стимуляция *A. ferrooxidans* формиатом

Способность *A. ferrooxidans* к окислению соединений железа и серы минеральных субстратов обеспечивает клетки энергией. Классической средой для культивирования *A. ferrooxidans* является среда Сильвермана–Лундгрена (9К) с pH 2,0–2,5 и содержанием закисного железа 44 г/л [19], в то время как углевод для клеточного роста эти автотрофные бактерии потребляют из окружающего раствора с pH 1,5–2,5 — концентрация используемого CO_2 в среде в этих условиях мала из-за кислотности. Ограниченность прироста биомассы в предложенных оптимальных условиях культивирования является одной из проблем биовыщелачивания. Дж. Пронк с соавторами в своих патентах [20] предложили увеличивать плотность (прирост, биомассу) культуры *A. ferrooxidans* путем добавления в среду культивирования муравьиной кислоты. При этом Дж. Пронк с соавторами указывали, что формиат в этих процессах используется в качестве источника энергии, а не угле-

рода [21], однако при продолжении экспериментов по использованию формиата ацидофильными автотрофами последующие исследователи предположили, что при окислении формиата в клетках или на их поверхности должна также увеличиваться концентрация доступного бактериям CO_2 [22]. Понимание этого процесса принципиально важно, чтобы обеспечить количество биомассы бактерий *A. ferrooxidans*, необходимое для биовыщелачивания металлосодержащих руд, десульфуризации угля, десульфуризации стоков и для других целей, при минимальных затратах.

При культивировании *A. ferrooxidans* Дж. Пронк с соавторами и все последующие исследователи этого направления использовали классическую среду 9К Сильвермана–Лундгрена [19], содержащую минеральные соли, закисное железо или восстанавливаемые соединения серы. Дополнительно среда содержала формиат с концентрацией менее 100 мкМ/л [20]. Предпочтительно при культивировании на начальной стадии периодически вносить затравочную культуру, далее проводить отъемно-доливное культивирование. По мере выращивания *A. ferrooxidans* в среде с концентрацией формиата около 100 мкМ его концентрацию поддерживают на этом уровне добавлением субстрата.

В молекулярно-генетическом аспекте возможность *A. ferrooxidans* использовать формиат подтверждена рядом авторов как возможность окисления формиата клетками [14, 23, 24]. «Два кластера из трех генов (AFE1652-4 и AFE0690-2) потенциально кодируют комплекс формиатдегидрогеназы, состоящий из вспомогательного белка формиатдегидрогеназы FdhD-1, гипотетического белка и молибдоптерин-формиатдегидрогеназы. Второй кластер дивергентно ориентирован относительно гена, кодирующего предполагаемый

σ 54 — зависимый транскрипционный регулятор» [23].

Возможность использования формиата для клеточного роста *A. ferrooxidans* подтверждена в экспериментах по биовыщелачиванию минерального сырья. Данные экспериментов показали, что добавление формиата в среду целесообразнее на начальной стадии наращивания биомассы выщелачивающих бактерий, иначе клетки получают выбор использования минерального и органического субстратов, такая конкуренция может проявляться по-разному у разных штаммов и снижать окисление железа [24–26]. Эта конкуренция альтернативных субстратов различается у разных культур бактерий и объясняется штаммовыми различиями *A. ferrooxidans* [26].

Перспективы извлечения металлов.

Биовыщелачивание меди и золота: текущее состояние и потенциал

Биовыщелачивание меди и золота с использованием *A. ferrooxidans* представляет собой особые варианты технологии добычи металлов [27, 28]. В настоящее время бактериальные методы выщелачивания этих ценных металлов применяются примерно в 20 странах мира и используются не менее чем на 40 предприятиях при подземном и кучном выщелачивании меди, урана из бедных и забалансовых руд, а также при переработке отвалов обогатительных фабрик и горнорудных предприятий [29]. Промышленное применение биовыщелачивания демонстрирует значительные успехи в извлечении металлов из труднодоступного сырья. В настоящее время бактериально-химическими методами добывается около 20% меди в США, Канаде, Мексике, Перу, Испании и Австралии. Широкое распространение био-

выщелачивания ценных и особо ценных металлов свидетельствует об эффективности и экономической целесообразности данной технологии в условиях современного горнодобывающего производства [29].

Потенциал оптимизации процессов биовыщелачивания меди и золота заключается в направленной селекции штаммов *A. ferrooxidans* и адаптации технологических режимов к конкретным типам рудного сырья. Эффективность извлечения металлов существенно варьирует в зависимости от минералогического состава руды и специфики взаимодействия бактерий с минеральной матрицей. Установлено, что скорость выщелачивания металла связана с возможностью адгезии клеток *A. ferrooxidans* к минералам и отсутствию в сырье и дренажных водах высоких концентраций токсичных соединений. В благоприятных условиях *A. ferrooxidans* может извлекать 95%, 85%, 54% и 18% меди из джарлеита, борнита, ковеллина и халькопирита порфириновых руд соответственно [9, 29, 30]. Эти данные подчеркивают необходимость индивидуального подхода к каждому типу руды и возможность значительного повышения эффективности процесса за счет подбора наиболее активных штаммов и оптимизации условий выщелачивания. Таким образом, исследования в области генетической модификации и адаптации штаммов позволяют значительно расширить спектр применения биовыщелачивания.

Одним из основных барьеров, препятствующих широкому применению *A. ferrooxidans* в биовыщелачивании, является относительно низкая скорость окисления сульфидных минералов. Этот фактор существенно влияет на общую эффективность процесса и его экономическую целесообразность. Скорость окисления напрямую зависит от множества биологических и физико-хими-

ческих параметров, которые необходимо учитывать при оптимизации. Среди таких параметров состав микробного компонента играет решающую роль в стабильности кинетических показателей [29]. Таким образом, состав выщелачивающего микробного консорциума следует рассматривать как один из факторов, определяющих успешность протекания процесса и стабильность кинетических показателей окисления для различных руд или концентратов [31]. Авторы в своих работах подчеркивают важность подбора штаммов и поддержания оптимального микробного сообщества для достижения максимального выхода целевых металлов и предлагают использование микроорганизмов для облегчения выщелачивания минералов.

Кроме того, обсуждаются передовые и гибридные технологии переработки, которые находятся в стадии изучения [28].

Замедленная кинетика биовыщелачивания имеет значительные экономические последствия: она снижает выход продукции металлов в единицу времени, то есть делает промышленное внедрение данной технологии менее выгодным. Увеличение времени обработки руды приводит к росту операционных затрат и снижению производительности. Для достижения экономической эффективности необходимо либо значительно увеличить скорость окисления, либо снизить капитальные и эксплуатационные затраты. В противном случае длительность циклов выщелачивания может сделать проект нерентабельным, особенно при работе с низкосортными рудами, основная масса которых состоит из недоступных бактериям инертных соединений. Таким образом, преодоление проблемы низкой скорости окисления является критически важным для расширения коммерческого применения биовыщелачивания [32].

Чувствительность *Acidithiobacillus ferrooxidans* к токсичным металлам и изменениям уровня pH

Чувствительность *A. ferrooxidans* к токсичным примесям является одним из ключевых биологических барьеров, ограничивающих эффективность биовыщелачивания. Тяжелые металлы, присутствующие в рудах, могут оказывать ингибирующее воздействие на метаболические процессы бактерий. Это приводит к снижению их активности и, как следствие, к замедлению скорости окисления целевых минералов [25, 32]. Помимо тяжелых металлов, органические соединения, которые могут попадать в систему из различных источников, также способны ингибировать рост и функционирование *A. ferrooxidans*. Эти вещества нарушают целостность клеточных мембран или оказывают влияние на ферментативные реакции, необходимые для жизнедеятельности микроорганизмов. Понимание механизмов такого ингибирования критически важно для разработки стратегий по минимизации подавления и повышению устойчивости бактериальных культур [33].

Колебания pH среды представляют собой еще один значительный фактор, влияющий на активность *A. ferrooxidans*. Оптимальный диапазон pH для этих микроорганизмов узок, и любые отклонения от него могут привести к стрессу и снижению эффективности биовыщелачивания. Поддержание стабильного уровня pH является важным условием для успешного протекания процесса. Как отмечается в обзорной работе прошлого десятилетия, «Диапазон pH для выщелачивания весьма широк — от 1,5 до 8,0. Значения в пределах 2,0–2,5 являются оптимальными для бактериального окисления двухвалентного железа и сульфидных минералов. При pH < 2,0 наблюдается ингибирование роста

A. ferrooxidans (типичного представителя биовыщелачивающей микрофлоры), однако микроорганизм способен адаптироваться даже к очень низким pH» [18]. Бактерии *A. ferrooxidans* могут адаптироваться к низким значениям pH, многие штаммы активны при pH 1,5–1,6, но для каждого отдельного штамма оптимальные условия активности находятся в узком диапазоне, и значительные отклонения, особенно в сторону снижения pH ниже 2,0, снижают концентрацию растворенного карбонатного углерода за счет вытеснения CO₂, то есть могут негативно сказаться на их росте и метаболизме и эффективности биовыщелачивания с их участием.

Проблемы масштабирования и оптимизации процесса биовыщелачивания

Переход от лабораторных условий к промышленному масштабу внедрения биовыщелачивания с использованием *A. ferrooxidans* сопряжен с существенными технологическими ограничениями. В лабораторных экспериментах легко контролировать параметры среды, тогда как на крупных объектах возникают сложности с поддержанием оптимальных условий. Неравномерность распределения бактерий и субстрата в больших объемах приводит к снижению эффективности процесса. Эти факторы затрудняют достижение стабильной производительности на промышленных установках. Масштабирование процесса требует решения инженерных задач, связанных с конструкцией реакторов и системой управления. Увеличение объемов обработки руды сопровождается усложнением обеспечения равномерной аэрации и перемешивания пульпы. Необходимо учитывать также возможные изменения в минеральном составе сырья при переходе на новые месторождения. Указанные проблемы обуславливают необходимость тщательного

проектирования промышленных линий с учетом специфики биотехнологического процесса для каждого отдельного вида минерального сырья [33].

Ключевым аспектом оптимизации биовыщелачивания является регулирование физико-химических параметров среды. Среди параметров, определяющих эффективность бактериального выщелачивания чановым методом, особое значение приобретают специфичные для этого процесса параметры: плотность выщелачиваемой пульпы, крупность и способ подготовки твердой фазы к выщелачиванию, способ перемешивания и аэрации, схема выщелачивания, методы переработки оборотных растворов, требования к продуктам выщелачивания и т.п. [34]. Температурный режим также требует строгого контроля, поскольку активность *A. ferrooxidans* чувствительна к его колебаниям.

Энергетические затраты на аэрацию и перемешивание пульпы значительно возрастают при масштабировании биовыщелачивания. Промышленные установки требуют больших капиталовложений в оборудование и инфраструктуру. Экономическая эффективность процесса напрямую зависит от стоимости энергии, длительности цикла выщелачивания и концентрации целевых металлов в руде. Эти факторы необходимо тщательно оценивать при проектировании предприятий для обеспечения рентабельности технологии.

Влияние состава руды на биологическую активность штаммов

Состав руды является критическим фактором, определяющим эффективность биовыщелачивания, поскольку он напрямую влияет на биологическую активность штаммов *A. ferrooxidans*. Минералогический состав сульфидных руд и их физико-химические свойства

оказывают значительное воздействие на скорость и полноту извлечения ценных металлов. Различия в минеральном составе диктуют необходимость применения специфических технологических подходов. Например, железистые, латеритные, сапролитовые руды сильно отличаются от сульфидных и различаются между собой минеральным составом, что определяет необходимость применения различных технологий для их переработки [28, 35]. Существует явная и четкая корреляция между типом руды и выбором оптимальной стратегии биовыщелачивания, что в свою очередь влияет на активность микроорганизмов.

Биоокисление комплексных руд, особенно тех, где преобладают оксидные и силикатные минералы, представляет собой значительную проблему для *A. ferrooxidans*. Эти минералы могут не только снижать доступность сульфидных субстратов для бактерий, но и создавать неблагоприятные условия для их жизнедеятельности [28]. Присутствие определенных примесей может ингибировать метаболические процессы микроорганизмов. Сложности также возникают при наличии в руде сорбционно-активных компонентов. Например, в руде месторождения Бакырчик присутствуют сорбционно-активные углистые фракции, наиболее приемлемым способом ее переработки является бактериально-химический [36], поскольку такие фракции могут связывать ценные металлы, препятствуя их переходу в раствор и снижая общую эффективность биовыщелачивания, что требует адаптации или комбинирования методов.

Генетическая модификация и селекция штаммов для повышения устойчивости и активности

В рамках стратегий оптимизации процесса биовыщелачивания значитель-

ное внимание уделяется генетической модификации штаммов *A. ferrooxidans*. Исследования направлены на усиление экспрессии генов, отвечающих за устойчивость, резистентность по отношению к повышенным концентрациям металлов, в том числе токсичных, что является критически важным для работы в агрессивных средах. Усиление экспрессии генов устойчивости способствует повышению выживаемости и активности штаммов в условиях, которые ранее считались ингибирующими. Такой подход открывает перспективы для эффективного биовыщелачивания даже из низкосортных руд с комплексным составом. Целенаправленное редактирование генома позволяет преодолеть естественные ограничения метаболизма бактерий, повышая их адаптивность к промышленным условиям. Работы по модификации геномов строгих ацидофилов встречаются нечасто, и их результаты представлены в применении плазмид [37 – 41]. Перспективным направлением является разработка синтетических биологических систем для создания гибридных штаммов с комбинированными свойствами. Эти штаммы могут обладать не только повышенной устойчивостью к токсичным элементам, но и улучшенной выщелачивающей способностью за счет интеграции генетических элементов от других микроорганизмов, что позволяет конструировать бактерии с заданными характеристиками, оптимизированными под конкретные типы руд и условия процесса биовыщелачивания [37, 40]. Применение современных методов генетического редактирования (CRISPR-Cas9 и других) позволяет целенаправленно изменять геном бактерий. Например, в классе *Acidithiobacillia* была исследована система CRISPR-Cas типа IV, которая может облегчить редактирование генома [38].

Первые исследования по генетической инженерии ацидофильных микро-

организмов для биодобычи включают создание челночных векторов, позволяющих переносить плазмиды из *Escherichia coli* в *A. ferrooxidans* [40]. С использованием метода конъюгации были успешно сверхэкспрессированы белки, отвечающие за устойчивость к мышьяку, и гены рустицианина, что привело к повышению толерантности к мышьяку и усилению активности окисления железа соответственно [39, 40]. В экспериментах по переносу в клетки ацидитиобацилл плазмид устойчивости к ионам никеля исследователи использовали псевдомонад [41]. В 2018 г. исследователи сообщили о репортерной системе на основе β -глюкуронидазы для изучения экспрессии генов у *A. ferrooxidans*, рассмотрели несколько генетических модификаций, направленных на повышение устойчивости и жизнеспособности ацидофильных микроорганизмов, используемых для биодобычи металлов. К ним относятся гены, связанные с устойчивостью к кислотам, металлам, осмотическому и термическому воздействию, а также гены, участвующие в окислении Fe/S и фиксации углерода. Повышение экспрессии оперона кворум-сенсинга *afel-orf-afeR* у *Acidithiobacillus* spp. способствовало окислению S и повышенному синтезу экзополисахаридов. Кроме того, сверхэкспрессия гена биосинтеза глутатиона *gshB* повышала внутриклеточный уровень активных форм кислорода (АФК) и усиливала галоустойчивость клеток [38]. Эти работы отражают устойчивый прогресс в понимании молекулярных механизмов ацидофильных микроорганизмов, участвующих в биовыщелачивании, и способствуют разработке генетически модифицированных штаммов для промышленного применения.

Помимо генетического редактирования, активно применяется селекция штаммов *A. ferrooxidans* с повышенной

хемолитоавтотрофной активностью. Этот процесс осуществляется в лабораторных условиях путем культивирования бактерий в средах с постепенно увеличивающимися концентрациями тяжелых металлов. Целью является отбор наиболее устойчивых и активных популяций, способных эффективно окислять железо и серу в неблагоприятных условиях при повышенном содержании тяжелых металлов в растворе выщелачивания, что напрямую влияет на скорость и полноту извлечения ценных компонентов [39, 41].

В отличие от природных микробных сообществ, состоящих из разнообразных организмов с часто неизвестными или плохо изученными функциями, синтетические микробные консорциумы позволяют создавать четко определенные управляемые системы. Эти сконструированные сообщества могут эффективно выполнять сложные задачи за счет разделения функций, обусловленных как физиологическими, так и биохимическими и генетическими особенностями микроорганизмов [42]. Т. Гросскопф и О. Сойер в 2014 г. предложили использовать подобранные микробные сообщества в качестве модельных систем для контролируемого исследования экологических, структурных и функциональных характеристик [43]. В исследованиях биодобычи многие работы использовали определенные, часто смешанные, природные микробные сообщества, включающие *A. ferrooxidans*, *A. caldus*, *Leptospirillum ferrooxidans*, *L. ferriphilum* и *Ferroplasma* spp. Эти микроорганизмы типичны для микробиот, которые обычно встречаются в природных системах кислых шахтных стоков [38]. Микробные консорциумы могут улучшить растворение металлов за счет усиления кислотности, биосорбции металлов и удаления токсичных органических веществ [44]. Например, синерге-

тическое взаимодействие между сероокисляющими бактериями *A. thiooxidans* и железоокисляющими *A. ferrooxidans* позволило преодолеть такие проблемы, как образование ингибирующих выщелачивание слоев из формирующегося в процессах разрушения сульфидных минералов ярозита. Совместное культивирование *A. ferrooxidans* с гетеротрофным ацидофилом *Acidiphilium acidophilum* усилило процесс выщелачивания за счет ускорения роста *A. ferrooxidans*, что объясняется удалением ингибирующих органических соединений, накапливающихся в процессе роста автотрофа [42]. Кроме того, природные микробные консорциумы также успешно использовались в исследованиях биодобычи в условиях засоления [45].

Совершенствование реакторных систем и условий биовыщелачивания

Оптимизация конструкции биореакторов играет ключевую роль в повышении эффективности биовыщелачивания. Основной задачей является улучшение массопереноса кислорода и субстратов в гетерогенных системах. Проблема оптимизации физико-механических условий решается разработкой конструкций новых аппаратов, подбором селективных реагентов для эффективного разделения металлов, снижением сорбционной активности углерода минерального сырья. Проблема оптимизации физико-механических условий флотации решается разработкой конструкций новых флотационных машин и аппаратов с учетом установленных закономерностей физической теории минерализации пузырьков при флотации [46]. Современные исследования сосредоточены на создании реакторов с улучшенной аэрацией и перемешиванием. Аэрация напрямую влияет на скорость окислительных процессов, катализируемых бактерия-

ми. Разработка систем с турбулентным потоком и увеличенной поверхностью контакта фаз способствует интенсификации процесса, такие конструктивные изменения позволяют преодолеть ограничения, связанные с низкой растворимостью кислорода в водных средах.

Регулирование физико-химических параметров необходимо для поддержания максимальной метаболической активности бактериальных сообществ. Ключевыми факторами являются pH, окислительно-восстановительный потенциал (Eh) и температура. Поддержание оптимального диапазона pH (1,5–2,5) критически важно для жизнедеятельности *A. ferrooxidans*. Отклонения от этого диапазона могут приводить к снижению скорости окисления и выхода металлов. Температурный режим также оказывает существенное влияние на активность бактерий. Оптимальная температура для большинства штаммов составляет 30–35 °C [18]. Постоянный мониторинг и автоматическое регулирование Eh позволяет контролировать окислительные процессы. Интеграция систем обратной связи в реакторные установки обеспечивает стабильность условий. Это способствует повышению эффективности извлечения целевых металлов.

Заключение

Биологические и биохимические механизмы, реализуемые *A. ferrooxidans* при окислении железа и серы, служат фундаментом для практического биовыщелачивания, соответственно, изучение их основ необходимо для понимания и развития способов экологически безопасного извлечения металлов. Способность ацидофильных хемоавтотрофных бактерий трансформировать сульфидные минералы в растворимые формы в экстремальных условиях обеспечивает основу для биовыщелачивания

ценных металлов без дополнительных затрат на ликвидацию нежелательных и опасных для населения последствий. Биовыщелачивание следует рассматривать как рациональное и выгодное природопользование, перспективную альтернативу традиционным пирометаллургическим методам.

Практическое применение штаммов *A. ferrooxidans* подтверждает их высокую эффективность при извлечении меди, золота и ценных, стратегически значимых элементов. Особенно перспективным является использование микроорганизмов для переработки низкосортных руд и отходов горнодобывающей промышленности, что способствует развитию ресурсосберегающих технологий.

Основными ограничениями промышленного масштабирования биовыщелачивания являются: биологическая чувствительность отдельных штаммов мик-

роорганизмов к высоким концентрациям токсикантов; низкая скорость окисления в гетерогенных системах; климатические особенности горнодобывающего пояса в нашей стране. Эти проблемы требуют комплексных решений для повышения эффективности биовыщелачивания.

Современные стратегии оптимизации, включающие генетическую модификацию штаммов и совершенствование биореакторных систем, формируют основу для преодоления рассмотренных проблем метода. Разработка гибридных технологий способствует повышению эффективности биовыщелачивания. Данные подходы требуют сотрудничества микробиологов и геотехнологов и обеспечивают путь к увеличению приложения экономически выгодного и экологически благоприятного процесса биовыщелачивания в промышленности.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. Крюков В. А., Яценко В. А., Крюков Я. В. Редкоземельная промышленность — реализовать имеющиеся возможности // Горная промышленность. — 2020. — Т. 5. — С. 68–84. DOI: 10.30686/1609-9192-2020-5-68-84.
2. Рациональное использование вторичных минеральных ресурсов в условиях экологизации и внедрения наилучших доступных технологий: монография / коллектив авторов; под науч. ред. д.э.н., проф. Ф.Д. Ларичкина, д.э.н., проф. В.А. Кныша. — Апатиты: Изд-во ФИЦ КНЦ РАН, 2019. — 252 с. DOI: 10.37614/978.5.91137.417.4.
3. Kumar A., Lima A. T., Kirkelund G. M., Jensen P. E., Ottosen L. M., Funari V., Shemi A., Ndlovu S., Gomes H. I. Bioleaching: from natural ores to urban mines for sustainability, circularity, and carbon neutrality // Resources, Conservation and Recycling. 2026, vol. 227, article 108746. DOI: 10.1016/j.resconrec.2025.108746.
4. Блинов Н. И., Фесак А. А. Сравнение методов выщелачивания драгоценных металлов из упорных руд / Переработка природного и техногенного сырья: сборник научных трудов студентов, магистрантов, аспирантов и молодых ученых Института металлургии и химической технологии им. С.Б. Леонова. — Иркутск: Изд-во ИРНИТУ, 2016. — 300 с.
5. Watling H. R. The bioleaching of sulphide minerals with emphasis on copper sulphides — A review // Hydrometallurgy. 2006, vol. 84, no. 1-2, pp. 81–108. DOI: 10.1016/j.hydromet.2006.05.001.
6. Ягафарова Г. Г., Кутлиахметов А. Н., Сафарова В. И., Кубарева С. Ю. Роль тионовых бактерий в выщелачивании металлов из породных отвалов на «Учалинском горно-обогатительном комбинате» // Георесурсы. — 2012. — № 6 (48). — С. 84–86.
7. Wang X., Ma L., Wu J., Xiao Y., Tao J., Liu X. Effective bioleaching of low-grade copper ores: Insights from microbial cross experiments // Bioresource Technology. 2020, vol. 308, article 123273. DOI: 10.1016/j.biortech.2020.123273.
8. Jones S., Santini J. M. Mechanisms of bioleaching: iron and sulfur oxidation by acidophilic microorganisms // Essays in Biochemistry. 2023, vol. 67, no. 4, pp. 685–699. DOI: 10.1042/EBC20220257.

9. Муравьев М. И., Панюшкина А. Е., Меламуд В. С., Булаев А. Г., Фомченко Н. В. Химическое выщелачивание коллективных сульфидных концентратов раствором сульфата трехвалентного железа // Прикладная биохимия и микробиология. — 2021. — Т. 57. — № 4. — С. 380 — 387. DOI: 10.31857/S0555109921040115.

10. Levenspiel O. Chemical Reaction Engineering. 2nd ed. N.Y.: Wiley, 1972, 578 p.

11. Муравьев М. И., Фомченко Н. В. Химическое выщелачивание низкокачественного цинкового концентрата биораствором трехвалентного железа // Прикладная биохимия и микробиология. — 2019. — Т. 55. — № 4. — С. 396 — 402. DOI: 10.1134/S0555109919040123.

12. Фомченко Н. В., Муравьев М. И. Биовыщелачивание сульфидных концентратов с различным содержанием меди и цинка и оценка качества получаемых осадков // Прикладная биохимия и микробиология. — 2020. — Т. 56. — № 4. — С. 366 — 372.

13. Rohwerder T., Gehrke T., Kinzler K., Sand W. Bioleaching review part A: progress in bioleaching: fundamentals and mechanisms of bacterial metal sulfide oxidation // Applied Microbiology and Biotechnology. 2003, vol. 63, no. 3, pp. 239 — 248. DOI: 10.1007/s00253-003-1448-7.

14. Vera M., Schippers A., Hedrich S., Sand W. Progress in bioleaching: fundamentals and mechanisms of microbial metal sulfide oxidation — part A // Applied Microbiology and Biotechnology. 2022, vol. 106, pp. 6933 — 6952. DOI: 10.1007/s00253-022-12168-7.

15. Rodríguez Y., Ballester A., Blázquez M. L., González F., Muñoz J. A. Study of bacterial attachment during the bioleaching of pyrite, chalcopyrite, and sphalerite // Geomicrobiology Journal. 2003, vol. 20, no. 2, pp. 131 — 141. DOI: 10.1080/01490450303880.

16. Tributch H. Direct versus indirect bioleaching // Hydrometallurgy. 2001, vol. 59, pp. 177 — 185. DOI: 10.1016/S0304-386X(00)00181-X.

17. Bomberg M., Miettinen H., Hajdu-Rahkama R., Lakaniemi A.-M., Anacki W., Witecki K., Puhakka J. A., Ineich T., Slabbert W., Kinnunen P. Indirect in situ bioleaching is an emerging tool for accessing deeply buried metal reserves, but can the process be managed? — A case study of copper leaching at 1 km depth // Environmental Technology & Innovation. 2023, vol. 32, article 103375. DOI: 10.1016/j.eti.2023.103375.

18. Шарипов С. Ш., Мухиддинов Б. Ф. Бактериальное выщелачивание сульфидных флотоконцентратов // Universum: технические науки. — 2020. — № 12-4 (81). — С. 97 — 100. DOI: 10.32743/UniTech.2020.81.12-4.97-100.

19. Silverman M. P., Lundgren D. G. Studies on the chemoautotrophic iron bacterium *Ferrobacillus ferrooxidans*. I. An improved medium and a harvesting procedure for securing high cell yields // Journal of Bacteriology. 1959, vol. 77, no. 5, pp. 642 — 647.

20. Пронк Я. Т., Ван Дейкен Й. П., Бос П., Куенен Й. Г. Патент РФ RU2099412. Способ культивирования *Thiobacillus ferrooxidans* и способ извлечения не менее одного металла из труднообогатимой руды. Публ. 20.12.1997 (приоритет 06.05.1991 US 07/695,945).

21. Pronk J. T., Meijer W. M., Hazen W., van Dijken J. P., Bos P., Kuenen J. G. Growth of *Thiobacillus ferrooxidans* on formic acid // Applied and Environmental Microbiology. 1991, vol. 57, no. 7, pp. 2057 — 2062. DOI: 10.1128/aem.57.7.2057-2062.1991.

22. Gumulya Y., Boxall N. J., Khaleque H. N., Santala V., Carlson R. P., Kaksonen A. H. In a quest for engineering acidophiles for biomining applications: challenges and opportunities // Genes (Basel). 2018, vol. 9, no. 2, article 116. DOI: 10.3390/genes9020116.

23. Valdés J., Pedrosa I., Quatrini R., Dodson R. J., Tettelin H., Blake R., Eisen J. A., Holmes D. S. *Acidithiobacillus ferrooxidans* metabolism: from genome sequence to industrial applications // BMC Genomics. 2008, vol. 9, article 597. DOI: 10.1186/1471-2164-9-597.

24. Yachkula A., Rozova O., Abashina T., Vainshtein M., Grouzdev D., Bulaev A. Attempts to stimulate leaching activity of *Acidithiobacillus ferrooxidans* strain TFBk // Minerals. 2022, vol. 12, article 1051. DOI: 10.3390/min12081051.

25. Abashina T., Yachkula A., Shaikin A., Vainshtein M. Approaches to improve the bioleaching of arsenopyrite flotation concentrate with *Acidithiobacillus ferrooxidans*: comparison of two strains of different origin // Engineering Proceedings. 2024, no. 67, article 60. DOI: 10.3390/engproc2024067060.

26. Yachkula A., Kuvichkina T., Zvonarev A., Abashina T., Reshetilov A., Vainshtein M. Extremophilic bacteria *Acidithiobacillus ferrooxidans*: substrate preference and response to arsenic compounds evaluated by oxygen consumption // Microbiology. 2026, vol. 95, no. 2, pp. 243 — 250.

27. Киореску А. В. Интенсификация бактериально-химического выщелачивания никеля, меди и кобальта из сульфидной руды с применением микроволнового излучения // Записки Горного института. — 2019. — Т. 239. — С. 528–535. DOI: 10.31897/PMI.2019.5.528.
28. Dash J., Ojha R., Pradhan D. Progress in bioleaching and its mechanism: a short review // Discover Environment. 2025, vol. 3, article 238. DOI: 10.1007/s44274-025-00454-w.
29. Теляков Н. М., Дарьин А. А., Луганов В. А. Перспективы применения биотехнологий в металлургии и обогащении // Записки Горного института. — 2016. — Т. 217. — С. 113–124.
30. Шаихова Д. Р. Перспективы использования *Acidithiobacillus ferrooxidans* в биовыщелачивании металлов из отходов производства // Известия вузов. Горный журнал. — 2019. — № 6. — С. 90–97. DOI: 10.21440/0536-1028-2019-6-90-97.
31. Lane K. R., Jones S. E., Osborne T. H., Geller-McGrath D., Nwaobi B. C., Chen L., Thomas B. C., Hudson-Edwards K. A., Banfield J. F., Santini J. M. Bioleaching microbial community metabolism and composition driven by copper sulphide mineral type // Environmental Microbiology Reports. 2025, vol. 17, no. 6, article 70261. DOI: 10.1111/1758-2229.70261.
32. Wang X., Ma L., Wu J., Xiao Yu., Tao J., Liu X. Effective bioleaching of low-grade copper ores: Insights from microbial cross experiments // Bioresource Technology. 2020, vol. 308, article 123273. DOI: 10.1016/j.biortech.2020.123273.
33. Saldaña M., Jeldres M., Galleguillos Madrid F. M., Gallegos S., Salazar I., Robles P., Toro N. Bioleaching modeling — A review // Materials (Basel). 2023, vol. 16, no. 10, article 3812. DOI: 10.3390/ma16103812.
34. Адамов Э. В., Панин В. В. Биотехнология металлов: реальность и перспективы // Записки Горного института. — 2005. — Т. 165. — С. 10–11.
35. Крылова Л. Н., Ким Е. А., Баланцева Е. Б., Ким А. К., Стародубцева В. Д. Патент РФ RU 2478127 C1. Способ извлечения металлов из силикатных никелевых руд. Публ. 27.03.2013. Бюл. № 9.
36. Канаев А. Т., Баймырзаев К. М., Семенченко Г. В., Канаева З. К., Советова Н. Ж., Токпавев К. М., Шемшеева Ж. Б., Умирбекова Ж. Т., Аманбаева У. И. Укрупненно-лабораторное бактериально-химическое выщелачивание золота из руды месторождения Бакырчик // Успехи современного естествознания. — 2017. — № 3. — С. 14–18.
37. Navarro C. A., von Bernath D., Jerez C. A. Heavy metal resistance strategies of acidophilic bacteria and their acquisition: importance for biomining and bioremediation // Biological Research. 2013, no. 46, pp. 363–371. DOI: 10.4067/S0716-97602013000400008.
38. Moya-Beltrán A., Beard S., Rojas-Villalobos C., Issotta F., Gallardo Y., Ulloa R., Giaveno A., Degli Esposti M., Johnson D. B., Quatrini R. Genomic evolution of the class Acidithiobacillia: deep-branching Proteobacteria living in extreme acidic conditions // ISME Journal. 2021, vol. 15, no. 11, pp. 3221–3238. DOI: 10.1038/s41396-021-00995-x.
39. Liu Z., Guiliani N., Appia-Ayme C., Borne F., Ratouchniak J., Bonnefoy V. Construction and characterization of a recA mutant of *Thiobacillus ferrooxidans* by marker exchange mutagenesis // Journal of Bacteriology. 2000, vol. 182, no. 8, pp. 2269–2276. DOI: 10.1128/JB.182.8.2269-2276.2000.
40. Liu W., Lin J., Pang X., Cui S., Mi S., Lin J. Overexpression of rusticyanin in *Acidithiobacillus ferrooxidans* ATCC19859 increased Fe(II) oxidation activity // Current Microbiology. 2011, vol. 62, no. 1, pp. 320–324. DOI: 10.1007/s00284-010-9708-0.
41. Ramos-Zúñiga J., Gallardo S., Martínez-Bussenius C., Norambuena R., Navarro C. A., Paradelo A., Jerez C. A. Response of the biomining *Acidithiobacillus ferrooxidans* to high cadmium concentrations // Journal of Proteomics. 2019, vol. 198, pp. 132–144. DOI: 10.1016/j.jprot.2018.12.013.
42. Jiang Y., Wu R., Zhang W., Xin F., Jiang M. Construction of stable microbial consortia for effective biochemical synthesis // Trends in Biotechnology. 2023, vol. 41, no. 11, pp. 1430–1441. DOI: 10.1016/j.tibtech.2023.05.008.
43. Großkopf T., Soyer O. S. Synthetic microbial communities // Current Opinion in Microbiology. 2014, vol. 18, pp. 72–77. DOI: 10.1016/j.mib.2014.02.002.
44. Brune K. D., Bayer T. S. Engineering microbial consortia to enhance biomining and bioremediation // Frontiers in Microbiology. 2012, vol. 3, article 203. DOI: 10.3389/fmicb.2012.00203.
45. Boase K., Santini T., Watkin E. Microbes of biotechnological importance in acidic saline lakes in the Yilgarn Craton, Western Australia // Frontiers in Microbiology. 2024, vol. 15, article 1308797. DOI: 10.3389/fmicb.2024.1308797.

46. Топычканова Е. И., Дементьева Н. А., Муллов В. М., Чикин А. Ю. Оптимизация технологии обогащения бедной технологически упорной золото-углеродсодержащей руды // Вестник Забайкальского государственного университета. — 2024. — Т. 30. — № 3. — С. 89–100. DOI: 10.21209/2227-9245-2024-30-3-89-100. **WJAS**

REFERENCES

1. Kryukov V. A., Yacenko V. A., Kryukov Ya. V. Rare earth industry – how to take advantage of opportunities. *Russian Mining Industry Journal*. 2020, vol. 5, pp. 68 – 84. [In Russ]. DOI: 10.30686/1609-9192-2020-5-68-84.
2. *Ratsional'noe ispol'zovanie vtorichnykh mineral'nykh resursov v usloviyakh ekologizatsii i vnedreniya nailuchshikh dostupnykh tekhnologiy*: monografiya. Kollektiv avtorov; pod nauch. red. F.D. Larichkina, V.A. Knysha [Rational use of secondary mineral resources in the context of greening and the introduction of the best available technologies: monografiya, under scientific editorship Larichkina F. D., Knysha V. A.], Apatity, 2019, 252 p. DOI: 10.37614/978.5.91137.417.4.
3. Kumar A., Lima A. T., Kirkelund G. M., Jensen P. E., Ottosen L. M., Funari V., Shemi A., Ndlovu S., Gomes H. I. Bioleaching: from natural ores to urban mines for sustainability, circularity, and carbon neutrality. *Resources, Conservation and Recycling*. 2026, vol. 227, article 108746. DOI: 10.1016/j.resconrec.2025.108746.
4. Blinov N. I., Fesak A. A. Comparison of methods for leaching precious metals from refractory ores. *Pererabotka prirodnogo i tekhnogennogo syr'ya: sbornik nauchnykh trudov studentov, magistrantov, aspirantov i molodykh uchenykh Instituta metallurgii i khimicheskoy tekhnologii im. S.B. Leonova* [Processing of natural and man-made raw materials: collection of scientific papers of students, undergraduates, postgraduate students and young researchers of the S.B. Leonov Institute of metallurgy and chemical technology], Irkutsk, 2016, 300 p.
5. Watling H. R. The bioleaching of sulphide minerals with emphasis on copper sulphides — A review. *Hydrometallurgy*. 2006, vol. 84, no. 1-2, pp. 81 – 108. DOI: 10.1016/j.hydromet.2006.05.001.
6. Yagafarova G. G., Kutliahetov A. N., Safarova V. I., Kubareva S. Yu. The role of thiobacteria in the leaching of metals from waste dumps at the Uchaly Mining and Processing Plant. *Georesources*. 2012, no. 6 (48), pp. 84 – 86. [In Russ].
7. Wang X., Ma L., Wu J., Xiao Y., Tao J., Liu X. Effective bioleaching of low-grade copper ores: Insights from microbial cross experiments. *Bioresource Technology*. 2020, vol. 308, article 123273. DOI: 10.1016/j.biortech.2020.123273.
8. Jones S., Santini J. M. Mechanisms of bioleaching: iron and sulfur oxidation by acidophilic microorganisms. *Essays in Biochemistry*. 2023, vol. 67, no. 4, pp. 685 – 699. DOI: 10.1042/EBC20220257.
9. Murav'yov M. I., Panyushkina A. E., Melamud V. S., Bulaev A. G., Fomchenko N. V. Chemical leaching of bulk sulfide concentrates with a solution of ferric sulfate. *Applied biochemistry and microbiology*. 2021, vol. 57, no. 4, pp. 380 – 387. [In Russ]. DOI: 10.31857/S0555109921040115.
10. Levenspiel O. *Chemical Reaction Engineering*. 2nd ed. N.Y.: Wiley, 1972, 578 p.
11. Murav'yov M. I., Fomchenko N. V. Chemical leaching of low-grade zinc concentrate with a trivalent iron biosolution. *Applied biochemistry and microbiology*. 2019, vol. 55, no. 4, pp. 396 – 402. [In Russ]. DOI: 10.1134/S0555109919040123.
12. Fomchenko N. V., Murav'yov M. I. Bioleaching of sulphide concentrates with different copper and zinc contents and assessment of the quality of the resulting precipitates. *Applied biochemistry and microbiology*. 2020, vol. 56, no. 4, pp. 366 – 372. [In Russ].
13. Rohwerder T., Gehrke T., Kinzler K., Sand W. Bioleaching review part A: progress in bioleaching: fundamentals and mechanisms of bacterial metal sulfide oxidation. *Applied Microbiology and Biotechnology*. 2003, vol. 63, no. 3, pp. 239 – 248. DOI: 10.1007/s00253-003-1448-7.
14. Vera M., Schippers A., Hedrich S., Sand W. Progress in bioleaching: fundamentals and mechanisms of microbial metal sulfide oxidation — part A. *Applied Microbiology and Biotechnology*. 2022, vol. 106, pp. 6933 – 6952. DOI: 10.1007/s00253-022-12168-7.
15. Rodríguez Y., Ballester A., Blázquez M. L., González F., Muñoz J. A. Study of bacterial attachment during the bioleaching of pyrite, chalcopyrite, and sphalerite. *Geomicrobiology Journal*. 2003, vol. 20, no. 2, pp. 131 – 141. DOI: 10.1080/01490450303880.
16. Tributich H. Direct versus indirect bioleaching. *Hydrometallurgy*. 2001, vol. 59, pp. 177 – 185. DOI: 10.1016/S0304-386X(00)00181-X.

17. Bomberg M., Miettinen H., Hajdu-Rahkama R., Lakaniemi A.-M., Anacki W., Witecki K., Puhakka J. A., Ineich T., Slabbert W., Kinnunen P. Indirect in situ bioleaching is an emerging tool for accessing deeply buried metal reserves, but can the process be managed? – A case study of copper leaching at 1 km depth. *Environmental Technology & Innovation*. 2023, vol. 32, article 103375. DOI: 10.1016/j.eti.2023.103375.
18. Sharipov S. Sh., Mukhiddinov B. F. Bacterial leaching of sulfide flotation concentrates. *Universum: technical sciences*. 2020, no. 12-4 (81), pp. 97–100. [In Russ]. DOI: 10.32743/Un-iTech.2020.81.12-4.97-100.
19. Silverman M. P., Lundgren D. G. Studies on the chemoautotrophic iron bacterium *Ferrobacillus ferrooxidans*. I. An improved medium and a harvesting procedure for securing high cell yields. *Journal of Bacteriology*. 1959, vol. 77, no. 5, pp. 642–647.
20. Pronk Ya. T., Van Dejen J. P., Bos P., Kuenen J. G. *Patent RU 2099412*. 20.12.1997. [In Russ].
21. Pronk J. T., Meijer W. M., Hazen W., van Dijken J. P., Bos P., Kuenen J. G. Growth of *Thiobacillus ferrooxidans* on formic acid. *Applied and Environmental Microbiology*. 1991, vol. 57, no. 7, pp. 2057–2062. DOI: 10.1128/aem.57.7.2057-2062.1991.
22. Gumulya Y., Boxall N. J., Khaleque H. N., Santala V., Carlson R. P., Kaksonen A. H. In a quest for engineering acidophiles for biomining applications: challenges and opportunities. *Genes (Basel)*. 2018, vol. 9, no. 2, article 116. DOI: 10.3390/genes9020116.
23. Valdés J., Pedrosa I., Quatrini R., Dodson R. J., Tettelin H., Blake R., Eisen J. A., Holmes D. S. *Acidithiobacillus ferrooxidans* metabolism: from genome sequence to industrial applications. *BMC Genomics*. 2008, vol. 9, article 597. DOI: 10.1186/1471-2164-9-597.
24. Yachkula A., Rozova O., Abashina T., Vainshtein M., Grouzdev D., Bulaev A. Attempts to stimulate leaching activity of *Acidithiobacillus ferrooxidans* strain TFBk. *Minerals*. 2022, vol. 12, article 1051. DOI: 10.3390/min12081051.
25. Abashina T., Yachkula A., Shaikin A., Vainshtein M. Approaches to improve the bioleaching of arsenopyrite flotation concentrate with *Acidithiobacillus ferrooxidans*: comparison of two strains of different origin. *Engineering Proceedings*. 2024, no. 67, article 60. DOI: 10.3390/engproc2024067060.
26. Yachkula A., Kuvichkina T., Zvonarev A., Abashina T., Reshetilov A., Vainshtein M. Extremophilic bacteria *Acidithiobacillus ferrooxidans*: substrate preference and response to arsenic compounds evaluated by oxygen consumption. *Microbiology*. 2026, vol. 95, no. 2, pp. 243–250.
27. Kioresku A. V. Intensification of bacterial-chemical leaching of nickel, copper and cobalt from sulfide ore using microwave radiation. *Journal of Mining Institute*. 2019, vol. 239, pp. 528–535. [In Russ]. DOI: 10.31897/PMI.2019.5.528.
28. Dash J., Ojha R., Pradhan D. Progress in bioleaching and its mechanism: a short review. *Discover Environment*. 2025, vol. 3, article 238. DOI: 10.1007/s44274-025-00454-w.
29. Telyakov N. M., Dar'in A. A., Luganov V. A. Prospects for the application of biotechnology in metallurgy and enrichment. *Journal of Mining Institute*. 2016, vol. 217, pp. 113–124. [In Russ].
30. Shaihova D. R. Prospects for the use of *Acidithiobacillus ferrooxidans* in bioleaching of metals from industrial waste. *Minerals and Mining Engineering*. 2019, no. 6, pp. 90–97. [In Russ]. DOI: 10.21440/0536-1028-2019-6-90-97.
31. Lane K. R., Jones S. E., Osborne T. H., Geller-McGrath D., Nwaobi B. C., Chen L., Thomas B. C., Hudson-Edwards K. A., Banfield J. F., Santini J. M. Bioleaching microbial community metabolism and composition driven by copper sulphide mineral type. *Environmental Microbiology Reports*. 2025, vol. 17, no. 6, article 70261. DOI: 10.1111/1758-2229.70261.
32. Wang X., Ma L., Wu J., Xiao Yu., Tao J., Liu X. Effective bioleaching of low-grade copper ores: Insights from microbial cross experiments. *Bioresource Technology*. 2020, vol. 308, article 123273. DOI: 10.1016/j.biortech.2020.123273.
33. Saldaña M., Jeldres M., Galleguillos Madrid F. M., Gallegos S., Salazar I., Robles P., Toro N. Bioleaching modeling – A review. *Materials (Basel)*. 2023, vol. 16, no. 10, article 3812. DOI: 10.3390/ma16103812.
34. Adamov E. V., Panin V. V. Metal biotechnology: reality and prospects. *Journal of Mining Institute*. 2005, vol. 165, pp. 10–11. [In Russ].
35. Krylova L. N., Kim E. A., Balanceva E. B., Kim A. K., Starodubceva V. D. *Patent RU 2478127 C1*. 27.03.2013. [In Russ].
36. Kanaev A. T., Baimyrzaev K. M., Semchenko G. V., Kanaeva Z. K., Sovetova N. Zh., Tokpaev K. M., Shemsheeva Zh. B., Umirbekova Zh. T., Amanbaeva U. I. Large-scale laboratory bacterial-

chemical leaching of gold from ore of the Bakyrchik deposit. *Advances in current natural sciences*. 2017, no. 3, pp. 14–18. [In Russ].

37. Navarro C. A., von Bernath D., Jerez C. A. Heavy metal resistance strategies of acidophilic bacteria and their acquisition: importance for biomining and bioremediation. *Biological Research*. 2013, no. 46, pp. 363–371. DOI: 10.4067/S0716-97602013000400008.

38. Moya-Beltrán A., Beard S., Rojas-Villalobos C., Issotta F., Gallardo Y., Ulloa R., Giaveno A., Degli Esposti M., Johnson D. B., Quatrini R. Genomic evolution of the class Acidithiobacillia: deep-branching Proteobacteria living in extreme acidic conditions. *ISME Journal*. 2021, vol. 15, no. 11, pp. 3221–3238. DOI: 10.1038/s41396-021-00995-x.

39. Liu Z., Guiliani N., Appia-Ayme C., Borne F., Ratouchniak J., Bonnefoy V. Construction and characterization of a recA mutant of Thiobacillus ferrooxidans by marker exchange mutagenesis. *Journal of Bacteriology*. 2000, vol. 182, no. 8, pp. 2269–2276. DOI: 10.1128/JB.182.8.2269-2276.2000.

40. Liu W., Lin J., Pang X., Cui S., Mi S., Lin J. Overexpression of rusticyanin in Acidithiobacillus ferrooxidans ATCC19859 increased Fe(II) oxidation activity. *Current Microbiology*. 2011, vol. 62, no. 1, pp. 320–324. DOI: 10.1007/s00284-010-9708-0.

41. Ramos-Zúñiga J., Gallardo S., Martínez-Bussenius C., Norambuena R., Navarro C. A., Paradelo A., Jerez C. A. Response of the biomining Acidithiobacillus ferrooxidans to high cadmium concentrations. *Journal of Proteomics*. 2019, vol. 198, pp. 132–144. DOI: 10.1016/j.jprot.2018.12.013.

42. Jiang Y., Wu R., Zhang W., Xin F., Jiang M. Construction of stable microbial consortia for effective biochemical synthesis. *Trends in Biotechnology*. 2023, vol. 41, no. 11, pp. 1430–1441. DOI: 10.1016/j.tibtech.2023.05.008.

43. Großkopf T., Soyer O. S. Synthetic microbial communities. *Current Opinion in Microbiology*. 2014, vol. 18, pp. 72–77. DOI: 10.1016/j.mib.2014.02.002.

44. Brune K. D., Bayer T. S. Engineering microbial consortia to enhance biomining and bioremediation. *Frontiers in Microbiology*. 2012, vol. 3, article 203. DOI: 10.3389/fmicb.2012.00203.

45. Boase K., Santini T., Watkin E. Microbes of biotechnological importance in acidic saline lakes in the Yilgarn Craton, Western Australia. *Frontiers in Microbiology*. 2024, vol. 15, article 1308797. DOI: 10.3389/fmicb.2024.1308797.

46. Топычканова Е. И., Деметиева Н. А., Муллов В. М., Чикин А. Ю. Optimization of low-grade refractory gold ore processing. *Transbaikal state university journal*. 2024, vol. 30, no. 3, pp. 89–100. [In Russ]. DOI: 10.21209/2227-9245-2024-30-3-89-100.

ИНФОРМАЦИЯ ОБ АВТОРЕ

Ячкула Алена Александровна — младший научный сотрудник, аспирант, Институт биохимии и физиологии микроорганизмов им. Г.К. Скрыбина РАН, Федеральный исследовательский центр «Пущинский научный центр биологических исследований» Российской академии наук (ФИЦ ПНЦБИ РАН), e-mail: a.yachkula@pbcra.ru, ORCID ID: 0000-0002-7396-8931.

INFORMATION ABOUT THE AUTHOR

A.A. Yachkula, Junior Researcher, Graduate Student, Skryabin Institute of Biochemistry and Physiology of Microorganisms, Federal Research Center «Pushchino Scientific Center for Biological Research, Russian Academy of Sciences», e-mail: a.yachkula@pbcra.ru, ORCID ID: 0000-0002-7396-8931.

Получена редакцией 30.03.2026; получена после рецензии 13.05.2026; принята к печати 10.09.2026.
Received by the editors 30.03.2026; received after the review 13.05.2026; accepted for printing 10.09.2026.

