

Обзорная статья / Review article

УДК 579.66

DOI: <https://doi.org/10.21285/2227-2925-2021-11-1-34-52>



Ацидофильные хемолитотрофные микроорганизмы: перспективы применения в биогидрометаллургии и микробных топливных элементах

© О.Б. Калашникова*, А.В. Кашевский**, Н.С. Варданян***, Д. Эрдэнэчимэг****,
Г.О. Жданова**, И.А. Топчий**, О.Н. Понаморева*****, О.Ф. Вятчина**,
Д.И. Стом**,*

* Балтийский федеральный университет им. Иммануила Канта,
г. Калининград, Российская Федерация

** Иркутский государственный университет, г. Иркутск, Российская Федерация

*** Научно-производственный центр «Армбиотехнология»

Национальной академии наук Республики Армения, г. Ереван, Республика Армения

**** Монгольский государственный университет,

Институт инженерных и прикладных наук, г. Улан-Батор, Монголия

***** Тульский государственный университет, г. Тула, Российская Федерация

***** Байкальский музей ИИЦ, п. Листвянка, Российская Федерация

Резюме: Ацидофильные хемолитотрофные микроорганизмы применяются в биогидрометаллургии при добыче металлов из сульфидных руд. Некоторые виды микроорганизмов этой группы способны при определенных условиях генерировать электроэнергию. Данное обстоятельство стимулировало их изучение в плане использования в технологии биотопливных элементов. При постоянной подаче субстрата в биоэлектрохимическую систему ацидофильные хемолитотрофные микроорганизмы способны вырабатывать электроэнергию в течение довольно продолжительного времени. Использование экстремофилов в микробных топливных элементах представляет особый интерес, поскольку эти микроорганизмы могут служить биоэлектрокатализаторами при экстремальных значениях pH, солености и температуры, в то время как подавляющее большинство микроорганизмов в подобных условиях работать не способны. Поэтому очень важно подобрать оптимальные условия и найти способы контроля работы ацидофильных хемолитотрофных микроорганизмов в таких топливных элементах. В этом случае на биогидрометаллургических предприятиях будет возможна разработка технологии биовыщелачивания металлов из бедных руд, сопряженной с генерацией электричества. Биотопливные элементы, работающие при низких значениях pH, с использованием ацидофильных хемолитотрофных микроорганизмов – это новое, еще недостаточно изученное направление; число исследований по ацидофильным электроактивным микроорганизмам весьма ограничено. В связи с этим целью данного обзора является рассмотрение перспектив применения ацидофильных хемолитотрофных микроорганизмов в качестве биоагентов в микробных топливных элементах. Представленные в обзоре исследования демонстрируют способность микроорганизмов этой группы выступать как в качестве анодных (металлредуцирующие, сероокисляющие микроорганизмы), так и катодных (металлоокисляющие прокариоты, сульфатредукторы) высокоэффективных биоагентов, способных использовать в качестве субстрата отходы горнодобывающей промышленности.

Ключевые слова: биотопливные элементы, ацидофильные хемолитотрофные микроорганизмы, неорганические соединения серы, биовыщелачивание, биогидрометаллургия,

Благодарности: Работа выполнена при финансовой поддержке РФФИ и Министерства культуры, образования, науки и спорта Монголии в рамках научного проекта № 19-58-44003 «Микробиологические и электрохимические механизмы взаимодействия ацидофильных микроорганизмов с сульфидными металлосодержащими производными в процессах генерирования электричества в БТЭ, биогидрометаллургии и рекультивации».

Для цитирования: Калашникова О.Б., Кашевский А.В., Варданян Н.С., Эрдэнэчимэг Д., Жданова Г.О., Топчий И.А., Понаморева О.Н., Вятчина О.Ф., Стом Д.И. Ацидофильные хемолитотрофные микроорганизмы: перспективы применения в биогидрометаллургии и в микробных топливных элементах. *Известия вузов. Прикладная химия и биотехнология.* 2021. Т. 11. N 1. С. 34–52. <https://doi.org/10.21285/2227-2925-2021-11-1-34-52>

Acidophilic chemolithotrophic microorganisms: prospects for use in biohydrometallurgy and microbial fuel cells

Olga B. Kalashnikova*, Alexei V. Kashevskii**, Narine S. Vardanyan***,
Dolgor Erdenechimeg****, Galina O. Zhdanova**, Ivan A. Topchy**,
Olga N. Ponamoreva*****, Olga F. Vyatchina**, Devard I. Stom**,*****

* Immanuel Kant Baltic Federal University, Kaliningrad, Russian Federation

** Irkutsk State University, Irkutsk, Russian Federation

*** "Armbiotechnology" Scientific and Production Center NAS RA, Yerevan, Armenia

**** National University of Mongolia, School of Engineering and Applied Science,
Ulaanbaatar, Mongolia

***** Tula State University, Tula, Russian Federation

***** Baikai Museum ISC, Listvyanka, Russian Federation

Abstract: Acidophilic chemolithotrophic microorganisms are used in biohydrometallurgy for the extraction of metals from sulphide ores. Some types of microorganisms belonging to this group are capable of generating electricity under certain conditions. This circumstance determined a recent upsurge of research interest in their use in biofuel cells. Under a constant supply of the substrate to the bioelectrochemical system, acidophilic chemolithotrophic microorganisms are capable of producing electricity for a prolonged period of time. The use of extremophiles in microbial fuel cells is of particular interest, since these microorganisms can serve as bioelectrocatalysts at extreme pH, salinity and temperature, while the vast majority of microorganisms are unable to survive under these conditions. Therefore, selection of optimal conditions and approaches to controlling the work of acidophilic chemolithotrophic microorganisms in such fuel cells is of particular importance. On this basis, a technology for the simultaneous bioleaching of metals from poor ores and the generation of electricity can be developed. Biofuel cells operating at low pH values using acidophilic chemolithotrophic microorganisms are yet to be investigated. The number of studies on acidophilic electroactive microorganisms is very limited. In this regard, the purpose of this review was to consider the prospects for the use of acidophilic chemolithotrophic microorganisms as bioagents in microbial fuel cells. The reviewed publications demonstrate that chemolithotrophic microorganisms can act as both anodic (metal-reducing, sulphur-oxidizing microorganisms) and cathodic (metal-oxidizing prokaryotes, sulfate reducers) highly efficient bioagents capable of using mining wastes as substrates.

Keywords: biofuel cells, acidophilic chemolithotrophic microorganisms, inorganic sulphur compounds, bioleaching, biohydrometallurgy

Acknowledgement: This work was financially supported by the Russian Foundation for Basic Research and the Ministry of Culture, Education, Science and Sports of Mongolia in the framework of the scientific project no. 19-58-44003 "Microbiological and electrochemical mechanisms of interaction of acidophilic microorganisms with sulfide metal-containing derivatives in the processes of generating electricity in BFC, biohydrometallurgy and recultivation".

For citation: Kalashnikova OB, Kashevskii AV, Vardanyan NS, Erdenechimeg D, Zhdanova GO, Topchiy IA, Ponamoreva ON, Vyatchina OF, Stom DI. Acidophilic chemolithotrophic microorganisms: prospects for use in biohydrometallurgy and microbial fuel cells. *Izvestiya Vuzov. Prikladnaya Khimiya i Biotekhnologiya = Proceedings of Universities. Applied Chemistry and Biotechnology*. 2021;11(1):34–52. (In Russian) <https://doi.org/10.21285/2227-2925-2021-11-1-34-52>

ВВЕДЕНИЕ

Возрастающая стоимость извлечения и переработки металлов из руд наряду с истощением запасов высококачественного минерального сырья и усилением природоохранных мер способствовали развитию новых технологий в горнодобывающей промышленности. Биовыщелачивание является альтернативной технологией извлечения и рециркуляции редкоземельных элементов из различных источников. Выщелачивание облегчает мобилизацию металлов из твердых источников посредством различных биологически катализиру-

емых реакций, опосредованных различными микробными выщелачивающими агентами, такими как органические и неорганические кислоты. Широкий спектр микроорганизмов, таких как хемолитоавтотрофные бактерии и археи, хемоорганогетеротрофные бактерии, археи и грибы, применяются для биовыщелачивания металлов, включая редкоземельные элементы, из различных твердых материалов [1–4].

Микробное выщелачивание было признано привлекательной альтернативой традиционным физическим и химическим методам обогащения

руд благодаря сокращению потребления энергии, транспортных затрат и менее пагубному воздействию на окружающую среду [5–10]. Ацидофильные хемолитотрофные микроорганизмы (АХМ) в настоящее время вызывают особый интерес в связи со способностью использовать энергию окислительно-восстановительных реакций и потреблять неорганические соединения при низких значениях pH [11, 12]. Они имеют различную морфологию и могут обитать в широком температурном диапазоне [13, 14]. Эти экстремофильные микроорганизмы играют большую роль в геохимических процессах на рудниках и других территориях, загрязненных тяжелыми металлами. Изучение биоразнообразия и соответствующих биогеохимических процессов представляет большой интерес для совершенствования технологий выщелачивания металлов [15–17].

В промышленности ацидофильные хемолитотрофные микроорганизмы применяются главным образом в биовыщелачивании сульфидных руд [18–24]. Изучаются условия, влияющие на процесс биовыщелачивания [25–27]. Сегодня в промышленных масштабах бактериальные методы выщелачивания применяются в 20 странах мира. Бактериально-химическими методами добывается около 20% меди и значительная часть урана (США, Канада, Мексика, Перу, Испания, Австралия и др.). Функционирует около 15 про-

мышленных установок бактериального выщелачивания в восьми странах (ЮАР, Австралия, Бразилия, США, Канада, Замбия, Гана, Россия) [28, 29]. Микробиологами выявлено множество бактерий и архей, ускоряющих процесс окисления сульфидных минералов [30–37] (таблица).

Для успешного культивирования выделенных микроорганизмов подбираются и модифицируются питательные среды [38]. Большой интерес представляет удаление тяжелых металлов из сточных вод на металлургических предприятиях [39].

Помимо экономически важного процесса биовыщелачивания изучаются электрогенные свойства ацидофильных металлоокисляющих бактерий в микробных топливных элементах. В последние десятилетия возрос интерес к способности ацидофильных хемолитотрофных микроорганизмов прикрепляться к поверхности электродов как к потенциальному способу увеличения эффективности выработки электроэнергии в микробных топливных элементах, а также в других биоэлектрохимических системах [40, 41]. Основной причиной такого повышенного интереса стало открытие способности этих микроорганизмов к прямому обмену электронами с электродами, что исключает необходимость добавления токсичных окислительно-восстановительных медиаторов в биоэлектрохимические системы [42].

Микроорганизмы, используемые в биовыщелачивании
 Microorganisms used in bioleaching

Изолированные бактериальные штаммы	Источник энергии	Температура, °С	pH	Морфология клеток	Отношение к кислороду
<i>Acidiplasma cupricumulans</i>	Fe ²⁺ , S ⁰ , глюкоза, дрожжевой экстракт	45–63	1,0–1,6	Палочки, тенденция к ветвлению	Факультативный аэроб
<i>Acidithiobacillus caldus</i>	S ⁰ , S ²⁻ , S ₂ O ₃ , S ₄ O ₆ , хемоорганотрофный рост с глюкозой или дрожжевым экстрактом	32–52	1,0–3,5	Короткие, подвижные, грамтрицательные палочки	Аэроб
<i>Acidithiobacillus ferrooxidans</i>	Fe ²⁺ , S ⁰ , FeS ₂ , другие сульфидные минералы	30–37	1,7–2,5	Подвижные, грамтрицательные палочки	Факультативный аэроб
<i>Acidithiobacillus thiooxidans</i>	S ₂ O ₃ , S ⁰ , S ₄ O ₆	25–30	2,0–4,0	Подвижные, грамтрицательные палочки	Аэроб
<i>Ferroplasma acidiphilum</i>	Fe ²⁺ , FeS ₂	15–45	1,3–2,2	Клетки неправильной формы	Строгий аэроб
<i>Leptospirillum ferrooxidans</i>	Fe ²⁺	20–37	1,1–2,5	Изогнутые подвижные палочки, спириллы	Строгий аэроб
<i>Leptospirillum ferrifillum</i>	Fe ²⁺ , FeS ₂	28–50	1,6–1,8	Изогнутые подвижные палочки	Строгий аэроб
<i>Sulfobacillus termosulfidooxidans</i>	Fe ²⁺ , S ⁰ , FeS ₂ , другие сульфидные минералы	30–60	1,2–2,4	Грамположительные палочки	Облигатные аэробы
<i>Sulfobacillus termotolerans</i>	Fe ²⁺ , S ⁰ , FeS ₂ , другие сульфидные минералы	20–45	1,2–5,0	Грамположительные палочки	Облигатные аэробы

Одним из основных ограничений эффективности работы микробных топливных элементов является градиент pH, образующийся между анодным и катодным отделениями, в результате чего плотность тока ограничивается медленным переносом протонов [43]. Улучшение данной технологической системы может быть достигнуто путем добавления в микробный топливный элемент таких ацидофилов, чтобы система смогла работать намного эффективнее при низком уровне pH. Преимущества топливных элементов, работающих при низком pH, определяются большой доступностью протонов в катодном растворе. Поэтому ожидается, что использование кислого раствора обеспечит повышение протонной движущей силы в анодном отсеке [44]. Использование экстремофилов в микробных топливных элементах представляет особый интерес также по той причине, что эти микроорганизмы могут служить биоэлектрокатализаторами в системах, способных работать в условиях pH, солености или температуры, благоприятствующих более эффективной выработке энергии [45, 46]. Однако ограниченная база данных по ацидофильным и кислототолерантным электроактивным микроорганизмам препятствует распространению и развитию технологии биотопливных элементов, работающих при низких значениях pH [47]. В данном обзоре рассмотрены перспективы применения ацидофильных хемолитотрофных микроорганизмов в качестве биоагентов в микробных топливных элементах.

АЦИДОФИЛЬНЫЕ МИКРООРГАНИЗМЫ НА АНОДЕ МИКРОБНОГО ТОПЛИВНОГО ЭЛЕМЕНТА

Металлредуцирующие прокариоты. Авторами работы [43] было исследовано сообщество микроорганизмов на поверхности анода микробного топливного элемента (МТЭ) и доминирующий вид одного из штаммов ацидофильных хемолитотрофных бактерий рода *Acidiphilium*. Незначительное количество обнаруженных клеток было отнесено к штаммам других хемолитотрофных бактерий. Методами циклической вольтамперометрии и световой электронной микроскопии было установлено, что каталитический эффект штамма *Acidiphilium* sp. strain 3.2 обусловлен прикреплением клеток к поверхности из углеродного волокна [48].

На основе ацидофильного микроорганизма *Acidiphilium cryptum* как анодного биокатализатора разработан микробный топливный элемент, который функционировал при низких значениях pH (pH = 4,0). Была продемонстрирована возможность получения электроэнергии при использовании этих бактерий в качестве акцепторов электронов в анодном пространстве в присутствии кислорода [45, 48].

В 2017 г. был запатентован способ восста-

новления металлов из хвостов сульфидных минералов в двухкамерном биотопливном элементе. В анодной камере при pH = 1,5–2,5 бактерии *Acidithiobacillus ferrooxidans* анаэробно осуществляли восстановление ионов Fe³⁺, сопряженное с окислением сульфида до сульфата. При этом с высокой скоростью образуется свободное железо. Предложенным способом в одной ячейке топливного элемента можно переработать от 5 до 50 г/л хвостов сульфидных минералов [49].

Сероокисляющие микроорганизмы – анодный биоагент МТЭ. В кислых биогидрометаллургических водах кроме бактерий, окисляющих ионы металлов, могут присутствовать тионовые или сероокисляющие бактерии. Они окисляют молекулярную серу и ее восстановленные соединения, зачастую с закислением среды. Использование тионовых бактерий в качестве биоагента – отдельное направление в технологии МТЭ, работающих при низких значениях pH. Данная концепция, в частности, была подтверждена в исследовании, продемонстрировавшем биологическое выщелачивание сульфида меди с помощью биотопливного элемента [50]. В ходе данного процесса одновременно осуществлялись извлечение меди и выработка электроэнергии, что обеспечило новый подход к биологическому выщелачиванию меди. Применение МТЭ в процессах биологического выщелачивания способствовало извлечению меди главным образом за счет снижения pH, возникающего в результате анодного окисления сульфида и/или серы.

Исследование, проведенное группой Миры Сулонен (Финляндия), показало эффективность тетратионата как донора электронов в МТЭ, работающем в проточном режиме. В качестве субстрата в анодном пространстве использовали обогащенные тионовыми бактериями технологические воды из кучного биовыщелачивания многокомпонентной руды. Электроактивными бактериями являлись *Acidithiobacillus spp.* и *Ferropilata spp.* Трехвалентное железо в катодном отсеке выступало в качестве конечного акцептора электронов. Сульфат образовывался в качестве основного растворимого метаболита, тогда как элементная сера осаждалась на аноде [51]. Через год та же исследовательская группа доказала возможность длительной работы биотопливного элемента с использованием тетратионата. Коэффициент полезного действия устройства был впервые повышен за счет оптимизации внешнего сопротивления и контроля системы подачи свежего субстрата в течение всего времени работы МТЭ. Причем эффективность производства электроэнергии со временем повысилась в основном благодаря обогащению и адаптации электроактивной микробной биопленки [52]. Эти исследования показывают, что сточные воды, образующиеся в ходе горной добычи, мо-

гут использоваться в качестве субстратов анодных процессов биотопливного элемента без доавления органического субстрата или регулирования pH.

Известно, что в сточных водах, образующихся при переработке сульфидных минералов, часто содержится большое количество кислотообразующих неорганических соединений серы. В необработанном виде эти сточные воды могут нанести катастрофический экологический ущерб. Группой зарубежных ученых было доказано, что технология биотопливных элементов позволяет окислять неорганические соединения серы и вырабатывать электроэнергию. Микробный топливный элемент с катионообменной мембраной инокулировали ацидофильными микроорганизмами, чтобы исследовать, может ли окисление неорганического серосодержащего соединения генерировать электрический ток. Секвенирование гена 16S рРНК микробных консорциумов анода привели к последовательностям, которые принадлежат к археям родов *Thermoplasma* и *Ferropasma*, и бактериям родов *Leptospirillum*, *Sulfobacillus* и *Acidithiobacillus*. Это исследование, по мнению авторов, открывает возможности для биоремедиации промышленных сточных вод с использованием технологии микробных топливных элементов [53].

Важно отметить, что адгезия микроорганизмов является ключевым шагом для предотвращения экологических проблем, таких как кислотный дренаж шахт, также она повышает эффективность выщелачивания в промышленности, так как инициирует и усиливает биологическое выщелачивание. Взаимодействие между бактериями и халькопиритом становится более эффективным, если бактерии имеют высокое сходство с халькопиритом [54].

АЦИДОФИЛЬНЫЕ МИКРООРГАНИЗМЫ НА КАТОДЕ МИКРОБНОГО ТОПЛИВНОГО ЭЛЕМЕНТА

Металлоокисляющие прокариоты. Известно, что скорость восстановления кислорода на катоде ограничивает эффективность МТЭ. Поэтому весьма привлекательно использование ацидофильных железоокисляющих бактерий, таких как *A. ferrooxidans*, в качестве катодных биоагентов, регенерирующих Fe^{3+} для катодных процессов восстановления. Эти бактерии доминируют в дренажных водах, где окисление Fe^{2+} используют как источник энергии, углекислый газ – в качестве источника углерода, а кислород – в качестве акцептора электронов [55, 56]. Рост этих бактерий на катоде биотопливного элемента приводит к генерированию более высокого потенциала, чем без их использования. Рентгеновская фотоэлектронная спектроскопия биокатода показала, что ионы железа (Fe^{3+}), выделяемые клетками в биопленку, обладают медиа-

торными свойствами [57]. «Чувство кворума» (Quorum sensing) у *A. ferrooxidans* позволяет образовывать биопленки, способные к генерации электричества [58]. Также выявлено, что использование *A. ferrooxidans* значительно повышает плотность тока микробного топливного элемента при pH = 2 в катодном пространстве [59].

Исследования микроорганизмов из дренажных вод позволили выяснить, что консорциумы, обогащенные ацидофильными хемолитотрофами, способствуют более эффективному переносу заряда в катодной области МТЭ. При изучении трех биотопливных элементов в качестве инокулята для обогащения катодных биопленок, использовались отложения дренажных кислых руд. Гамма-облучение биокатодов уменьшало плотность тока, приближая к показателям контрольных опытов. Методом электрохимической импедансной спектроскопии выявлено шестикратное снижение сопротивления переносу заряда с жизнеспособной биопленки. Пиросеквенирование микроорганизмов биопленки показало, что в биопленке доминировали филы *Proteobacteria* и *Firmicutes*. Некоторые биокатоды были обогащены представителями рода *Acidithiobacillus*, причем эти бактерии играли роль биокатализаторов на катоде. Другие идентифицированные ацидофильные хемолитотрофы являлись представителями родов *Sulfobacillus* и *Leptospirillum*. Наличие хемолитотрофов соответствовало прогнозируемым функциональным возможностям, связанным с путями фиксации CO_2 в прокариотических микроорганизмах. Также присутствовали ацидофильные или кислототолерантные гетеротрофы, однако, их вклад в производительность катода не изучался [47].

Сульфатредукторы. Сульфатвосстанавливающие (сульфатредуцирующие) бактерии принадлежат к числу довольно широко распространенных в природе микроорганизмов. Они встречаются в донных отложениях морей и рек, соленых озерах и лиманах, в пластовых водах нефтяных месторождений и в торфе. Сульфатвосстанавливающие бактерии участвуют в процессах формирования месторождений элементарной серы и сульфидных руд. Эти бактерии также довольно часто встречаются в анаэробной зоне различных экосистем. Они представляют собой высокоспециализированную группу анаэробных микроорганизмов, осуществляющих дисимбиотическое восстановление сульфатов в сероводород.

Большинство видов сульфатвосстанавливающих бактерий в качестве акцепторов электронов могут использовать, помимо сульфатов, ряд промежуточных серных соединений, к которым относятся тиосульфат ($S_2O_3^{2-}$), сульфит (SO_3^{2-}), элементарная сера (S^0). Незначительное число видов способно восстанавливать тетрагидрат ($S_4O_6^{2-}$) или дитионит ($S_2O_4^{2-}$). Кроме неорганиче-

ских соединений серы у некоторых видов акцепторами электронов могут служить иные соединения: нитраты, нитриты, фумарат или CO_2 [60].

Исследования последнего десятилетия были сосредоточены на использовании электроавтотрофных микроорганизмов в биоэлектрохимических системах. В сравнении с экзозелектрогенами, которые эволюционировали с использованием внеклеточных нерастворимых минералов или электродов в качестве терминальных акцепторов электронов, электроавтотрофы способны получать энергию, поглощая электроны из внеклеточных твердых соединений или электродов, в то же время используя диоксид углерода в качестве источника неорганического углерода [60].

Для сульфатредукторов характерно явление электроавтотрофии. Электроавтотрофы – это микроорганизмы, способные участвовать в различных биокатодных реакциях, используя CO_2 в качестве единственного источника углерода, а электрохимическую восстанавливающую способность – в качестве единственного источника энергии. Автотрофные сульфатредуцирующие микроорганизмы являются чрезвычайно интересными биокатализаторами для технологий микробных топливных элементов с сопутствующей фиксацией CO_2 . Они могут использоваться для удаления сульфата из воды, для производства водорода и, в некоторых случаях, даже для получения биохимических веществ [61].

На эффективность удаления загрязнителей окружающей среды в системе биотопливных элементов с биокатодом сильно влияет внешнее напряжение. Для изучения влияния различных приложенных напряжений (0,4; 0,5; 0,6; 0,7 и 0,8 В) на восстановление сульфатов, образование внеклеточных полимеров и катодное бактериальное сообщество сконструирован двухкамерный топливный элемент. Полученные результаты показали, что выходной ток и удаление сульфатов положительно коррелируют с приложенным напряжением в диапазоне 0,4–0,8 В. Скорость восстановления сульфата сначала увеличивается, а затем уменьшается с ростом напряжения. Максимальная скорость восстановления сульфата и максимальная продукция элементной серы были достигнуты при 0,7 В. Результаты секвенирования свидетельствуют о том, что доминирующими в катодном пространстве являются бактерии родов *Proteobacteria* и *Dsulfovibrio* [62].

Е. Блазкезом и др. оценены различные параметры, влияющие на одновременное восстановление сульфата и окисление сульфида в автотрофном биокатодном. Анализ микробного сообщества катодной биопленки показал высокую распространенность сульфатвосстанавливающих бактерий, главным образом *Desulfovibrio sp.* при pH = 5,5 и 7, и *Desulfonatronum sp.* при pH = 8,5. Кроме того, наиболее эффективное катодное восстановление и выработка элемен-

тарной серы наблюдались при приложенном потенциале катода -1,0 В [63].

С. Браткова и др. исследовали влияние лактата и глюкозы, используемых в качестве доноров электронов, на скорость восстановления сульфатов, выработку электроэнергии и состав микробного сообщества в анодной камере МТЭ. Доминирующими видами сульфатвосстанавливающих бактерий были: *Desulfomicrobium baculatum* (3,21%) – в микробном топливном элементе с лактатом, *Desulfovibrio mexicanus* доминировал (2,73%) – в МТЭ с глюкозой [64].

Помимо железоокисляющих бактерий на биокатодной была изучена роль нового ацидофильного автотрофного сульфатвосстанавливающего микроорганизма. Восстановление сульфата при обработке кислотных сточных вод с pH = 3,0 достигала 32 г/м^3 , что было намного выше, чем в биотопливном элементе, работающем в нейтральных условиях. Сульфатвосстанавливающие бактерии *Desulfovibrio sp.* росли преимущественно на биокатодной, их содержание в составе микробного сообщества возрастало до 66%, из которых 82% приходилось на *D. simplex*. При добавлении 15 и 25 мг/л хлорида цинка скорость восстановления сульфата составляла 37 и 21 г/м^3 соответственно. Растворенные ионы цинка превращались в сульфид цинка. Микробный топливный элемент с ацидофильным автотрофным биокатодом может использоваться в качестве альтернативы одновременному удалению сульфата и металлов из кислотных сточных вод, например таких, как дренажные воды [65].

АЦИДОФИЛЬНЫЕ МИКРООРГАНИЗМЫ В ОДНОКАМЕРНЫХ МИКРОБНЫХ ТОПЛИВНЫХ ЭЛЕМЕНТАХ

Авторами работы [66] было исследовано аэробное окисление и растворение халькопирита в аэробном МТЭ, обусловленные функционированием сероокисляющих бактерий *A. thiooxidans* и железоокисляющих бактерий *Leptospirillum sp.*, что термодинамически благоприятствовало биоэлектрогенезу. Железоокисляющие микроорганизмы и сероокисляющие бактерии катализировали перенос заряда на акцептор электронов или биоанод. Передаваемый заряд генерировал перенапряжение, необходимое для катодного восстановления и электроосаждения меди, и обеспечивал более быструю катодную реакцию, которая больше не лимитировала прохождение тока.

В последние годы технология биотопливных элементов стала привлекательным вариантом для восстановления/удаления металла на катоде в сочетании с выработкой электроэнергии из шахтных вод, содержащих металлы, сильные кислоты и ацидофильные хемолитотрофные бактерии. Показано, что в однокамерном биотопливном элементе восстанавливается до

71,8% железа, 95,9% ионов железа удаляется. Железо, главным образом в форме $\text{FeO}(\text{OH})$ (гетит), выделялось на аноде после окисления солей двухвалентного железа до $\text{Fe}(\text{OH})_3$. На катоде соединения трехвалентного железа частично восстанавливаются до двухвалентного с образованием Fe_2O_3 . В таком топливном элементе оксиды и гидроксиды железа не могут образовываться в кислой среде [67].

Технология микробных топливных элементов также может применяться для удаления пирита из содержащих пирит отходов и одновременно для производства электроэнергии. Так, авторами работы [65] исследовано влияние pH, бактерий *A. ferrooxidans* на аноде, температуры среды и концентрации растворенного кислорода на производительность пирито-топливных элементов, представляющих собой однокамерные воздушно-катодные микробные топливные элементы. Биотические пирито-топливные элементы показали более стабильную работу независимо от рабочей температуры, чем абиотические. Было доказано, что с использованием технологии на основе МТЭ можно достичь одновременной обработки шахтных вод, насыщенных пиритом, и выработки электроэнергии, а производительность можно оптимизировать, регулируя рабочие условия [68].

ИССЛЕДОВАНИЕ МЕХАНИЗМОВ ЭЛЕКТРОННОГО ПЕРЕНОСА В СИСТЕМЕ ЭЛЕКТРОГЕН – ЭЛЕКТРОД

При получении биоэнергии решающее значение в технологии МТЭ имеет перенос электронов с компонентов дыхательной цепи микроорганизмов на электрод. Несмотря на то что механизм переноса еще не полностью выяснен, было предложено несколько путей внеклеточного переноса электронов от микроорганизмов-электрогенов к электродам. Как правило, эти механизмы можно разделить на два типа: прямой перенос электрона (прямой контакт между поверхностью клетки и электродом) и непрямой перенос электрона (через медиаторы электронного транспорта) [69].

Транспорт электронов в электрон-транспортной цепи обычно катализируется мембрано-связанными соединениями. Чтобы приспособиться к различным условиям окружающей среды, бактериями выработано огромное разнообразие цепей переноса электронов [70]. Важной системой, катализирующей эти реакции, являются первичные дегидрогеназы, которые поставляют электроны от донора к мембране [71]. В трансмембранный ионный транспорт также вовлечены мембранно-локализованные мульти-белковые комплексы, такие как цитохромы и терминальные оксидазы (редуктазы), которые переносят электроны на конечный акцептор (кислород, нитрат или фумарат) [72, 73]. Большинство трансмембранных редуктаз и оксидаз

выполняют функцию ионных насосов. Транспортирующие электроны кофакторы, такие как хиноны, флавин, гем, железо, сера или медь, также играют важную роль в микробном переносе электронов. Некоторые из них представляют собой растворимые липофильные молекулы, которые переносят электроны между относительно большими ферментативными комплексами внутри мембраны (например, хинонами), тогда как другие являются каталитическими кофакторами.

Для прямого электронного переноса электроны должны достигать внешней мембраны клетки, далее требуется физический контакт между внешней мембраной и анодом. Электрогенные микроорганизмы образуют биопленки или электропроводящие нанопроволоки (пили и флагеллы) на поверхности анода [74]. Перенос электронов происходит через цитохромы наружной мембраны и нанопроволоки, или трансмембранные белки, участвующие в транспорте электронов путем прямого контакта без участия каких-либо медиаторов электронного транспорта, диффундирующих от ферментов микроорганизмов на электрод. Нанопили и белки электронного транспорта играют важную роль в прямом переносе электронов, поскольку они направляют поток электронов из цитоплазмы на внешнюю мембрану и, наконец, на анод. Ограничение прямого переноса электронов состоит в том, что активные центры переносящих электроны белков обычно локализованы внутри белковой молекулы, что приводит к неэффективному переносу электронов [75]. Наиболее изученными электрохимически активными микроорганизмами, способными к прямому электронному переносу, являются бактерии родов *Shewanella* и *Geobacter*. Для этих микроорганизмов характерно формирование бактериальных нанопилей, участвующих во внеклеточном переносе электронов [76–78].

Непрямой перенос электронов достигается с помощью низкомолекулярных растворимых медиаторов, которые устраняют необходимость прямого контакта между клеткой и акцептором электронов. Электронные медиаторы могут проникать в клетки бактерий, извлекать электроны из метаболических реакций электричества и переносить эти электроны на анод МТЭ [79]. Однако внесение экзогенных медиаторов не является технологически обоснованным, поскольку они всегда характеризуются относительно низкой плотностью тока, а также являются дорогостоящими и токсичными для микроорганизмов, что приводит к снижению эффективности и затрудняет коммерциализацию технологий. Более того, регулярное добавление экзогенных медиаторов технологически невозможно и опасно с точки зрения экологии. Следовательно, если в качестве катализатора можно эффективно использовать микроорганизмы без добавления экзогенных медиаторов, то это делает разрабатываемые

мые технологии безопаснее.

В этом плане наиболее исследованным в группе хемолитоавтотрофных микроорганизмов является вид *A. ferrooxidans*. При условии роста этой бактерии на соединениях двухвалентного железа в результате окислительной реакции образуется относительно мало доступной энергии. Поскольку равновесный окислительно-восстановительный потенциал средней точки пары Fe^{3+}/Fe^{2+} (+650 мВ при pH = 2) является более положительным, чем потенциал пары НАДФ⁺/НАДФН (305 мВ при pH = 6,5) [80], восстановление НАДФ⁺ из Fe^{2+} требует энергии. Предполагается, что перенос электронов в электрон-транспортную цепь *A. ferrooxidans*, получаемых при окислении Fe^{2+} кислородом, может быть связан с восстановлением НАДФ⁺ из Fe^{2+} [81]. Предполагается, что цепь переноса электронов из Fe^{2+} в O_2 включает Fe^{2+} -цитохром с оксидоредуктазой [82, 83], рустицианином [83, 84], несколько цитохромов С-типа или цитохромы типа с4 [84–86], и цитохром Cys2 внешней мембраны [87], который позволяет при росте бактерии на сере получать больше энергии, чем при росте на железе.

A. ferrooxidans может расти на соединениях двухвалентного железа и/или серы при низком значении pH среды *A. ferrooxidans*, выращенные на двухвалентном железе, проявляли активность тиосульфат-хинонредуктазы. Это единственный известный на сегодняшний день организм, содержащий два «классических» комплекса bc1 (то есть сохранивший цитохром типа c1) [88]. Некоторые металлопротеины участвуют в дыхательной цепи этих бактерий, связывая окисление двухвалентного железа с восстановлением кислорода. Было показано, что окисление Fe^{2+} происходит за пределами бактериальной клетки, в то время как генерируемые электроны направляются в периплазматическое пространство к внутренней мембране, где и происходит восстановление кислорода. Первичный акцептор электронов, цитохром Cys2, представляет собой моногемовый цитохром с-типа, локализованный во внешней мембране. Периплазматические белки, в том числе рустицианин и дигемовый цитохром с-типа (Cyt c4), переносят электроны к терминальному акцептору электронов, цитохром с-оксидазе (Cco), принадлежащей к подгруппе кислородредуктаз и локализованной во внутренней мембране бактерий. Другой, медьсвязывающий, белок также вовлечен в дыхательную цепь. Было выдвинуто предположение о его роли как медиатора в переносе электронов.

В случае *A. ferrooxidans* белки рустицианин и Cyt c4, гены которых находятся под контролем одного и того же промотора и, следовательно, экспрессируются в одинаковых условиях, могут переносить электроны на цитохром с-оксидазу. Рустицианин может выступать в качестве второ-

го входа для электронов, защищая медный центр цитохром с-оксидазы, который подвергается воздействию кислой среды.

В течение длительного времени бактерии *A. ferrooxidans* были интересны для отраслей промышленности, которые используют процессы биологического выщелачивания. Недавно продемонстрированы преимущества этих бактерий как катализаторов на биокатоде в МТЭ [89]. Учеными подчеркивается необходимость более точного описания механизмов генерирования энергии для роста этих микроорганизмов при использовании таких низкоэнергетических субстратов, как соединения двухвалентного железа. Конечные белки этой цепи электронного транспорта имеют высокий окислительно-восстановительный потенциал, что может иметь большое значение для биотопливных элементов.

Эффективное функционирование топливных элементов часто лимитируется катодным процессом из-за низкого сродства к кислороду используемых в настоящее время многокомпонентных оксидов. Альтернативой могут служить цитохром с-оксидазы, но наиболее широко описанные из них имеют низкий окислительно-восстановительный потенциал. Однако цитохром с-оксидаза штамма *A. ferrooxidans* способна преодолеть это ограничение [71].

Клетки *At. ferrooxidans*, прикрепленные к пириту, содержат образующие комплекс с экзополимером ионы Fe^{3+} , которые обеспечивают перенос электронов между клетками и минералом. Возможно, что частицы металлов, выделяемые клетками в биопленку, могут обеспечивать перенос электронов между графитовым электродом и клеткой [57, 90].

Металлоредуцирующие бактерии являются одними из наиболее изученных организмов, способных «дышать» нерастворимыми металлами в анаэробной среде. Эта способность металлоредукторов играет важную роль в биогеохимических циклах и потенциально может быть использована в биоремедиации и биоэлектрохимических системах [91]. В отличие от других процессов дыхания, когда легко растворимые газы или нерастворимые вещества могут беспрепятственно проникать в клетку и использовать акцепторами/донорами электронов. Главная задача для металлоредукторов заключается во взаимодействии с внеклеточными минералами, которые не могут пройти через клеточную мембрану и ее периферию. Преодолеть этот барьер бактериям позволяет либо наличие в их клеточной мембране редокс-активных молекул, либо способность к выделению во внешнюю среду редокс-активных молекул-переносчиков (челноков) [70, 92].

Взаимодействие между цитохромными комплексами в цепи переноса электронов основано на окислительно-восстановительном потенциале различных многогемовых молекул цитохромов, причем каждый гем имеет свой специфический

окислительно-восстановительный потенциал. Таким образом, создается широкий диапазон потенциалов, который обеспечивает биоэнергетический перенос электронов.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Хемолитотрофы давно применяются в биогидрометаллургии при добыче металлов из сульфидных руд. Возможность при определенных условиях использовать тионовые, железокисляющие, железо- и сульфатредуцирующие бактерии в биотопливных элементах была выявлена относительно недавно. При постоянной подаче субстрата в биоэлектрохимическую систему ацидофильные хемолитотрофные микроорганизмы способны вырабатывать электроэнергию в течение длительного времени. Использование экстремофилов в микробных топливных элемен-

тах представляет особый интерес по той причине, что эти микроорганизмы могут служить биоэлектрокатализаторами при экстремальных значениях pH, солености и температуры. При этих условиях подавляющее большинство микроорганизмов не способно работать. При успешном подборе оптимальных условий для работы ацидофильных хемолитотрофных микроорганизмов в таких топливных элементах на биогидрометаллургических предприятиях будет возможна разработка технологии по сопряженному биовыщелачиванию металлов из бедных руд и генерации электричества. Поэтому биотопливные элементы, работающие при низких значениях pH с использованием ацидофильных хемолитотрофных микроорганизмов, – это новое, перспективное, но еще недостаточно изученное направление.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. Hopfe S., Konsulke S., Barthen R., Lehmann F., Kutschke S., Pollmann K. Screening and selection of technologically applicable microorganisms for recovery of rare earth elements from fluorescent powder // Waste Management. 2018. Vol. 79. P. 554–563. <https://doi.org/10.1016/j.wasman.2018.08.030>
2. Kaksonen A.H., Boxall N.J., Gumulya Y., Khaleque H.N., Morris C., Bohu T., et al. Recent progress in biohydrometallurgy and microbial characterization // Hydrometallurgy. 2018. Vol. 180. P. 7–25. <https://doi.org/10.1016/j.hydromet.2018.06.018>
3. Pathak A., Morrison L., Healy M.G. Catalytic potential of selected metal ions for bioleaching, and potential techno-economic and environmental issues: A critical review // Bioresource technology. 2017. Vol. 229. P. 211–221. <https://doi.org/10.1016/j.biortech.2017.01.001>
4. Yang Y., Ferrier J., Csetenyi L., Gadd G.M. Direct and indirect bioleaching of cobalt from low grade laterite and pyritic ores by *Aspergillus niger* // Geomicrobiology Journal. 2019. Vol. 36. Issue 9. P. 940–949. <https://doi.org/10.1080/01490451.2019.1654045>
5. Olson G.J., Brierley J.A., Brierley C.L. Bioleaching review part B: Progress in bioleaching: applications of microbial processes by the minerals industries // Applied Microbiology and Biotechnology. 2003. Vol. 63. Issue 3. P. 249–257. <https://doi.org/10.1007/s00253-003-1404-6>
6. Johnson D.B. Biomining – biotechnologies for extracting and recovering metals from ores and waste materials // Current opinion in biotechnology. 2014. Vol. 30. P. 24–31. <https://doi.org/10.1016/j.copbio.2014.04.008>
7. Johnson D.B. The evolution, current status, and future prospects of using biotechnologies in the mineral extraction and metal recovery sectors // Minerals. 2018. Vol. 8. Issue 8. P. 343. <https://doi.org/10.3390/min8080343>
8. Zhang L., Zhou W., Liu Y., Jia H., Zhou J., Wei P., et al. Bioleaching of dewatered electroplating sludge for the extraction of base metals using an adapted microbial consortium: Process optimization and kinetics // Hydrometallurgy. 2020. Vol. 191. P. 105227. <https://doi.org/10.1016/j.hydromet.2019.105227>
9. Sajjad W., Zheng G., Uddin G., Ma X., Rafiq M., Xu W. Metals extraction from sulfide ores with microorganisms: The bioleaching technology and recent developments // Transactions of the Indian Institute of Metals. 2019. Vol. 72. Issue 3. P. 559–579. <https://doi.org/10.1007/s12666-018-1516-4>
10. Yin S.-H., Wang L.-M., Wu A.-X., Chen X., Yan R.-F. Research progress in enhanced bioleaching of copper sulfides under the intervention of microbial communities // International Journal of Minerals, Metallurgy and Materials. 2019. Vol. 26. Issue 11. P. 1337–1350. <https://doi.org/10.1007/s12613-019-1826-5>
11. Vardanyan A., Stepanyan S., Vardanyan N., Markosyan L., Sand W., Vera V., et al. Study and assessment of microbial communities in natural and commercial bioleaching systems // Minerals Engineering. 2015. Vol. 81. P. 167–172.
12. Schippers A. Microorganisms involved in bioleaching and nucleic acid-based molecular methods for their identification and quantification. In: Donati E.R., Sand W. (eds.). Microbial Processing of Metal Sulfides. Springer, 2007. P. 3–33.
13. Rawlings D.E., Johnson D.B. The microbiology of biomining: development and optimization of mineral-oxidizing microbial consortia // Microbiology. 2007. Vol. 153. Issue 2. P. 315–324. <https://doi.org/10.1099/mic.0.2006/001206-0>
14. Schippers A., Breuker A., Blazejak A., Bosecker K., Kock D., Wright T.L. The biogeochemistry and microbiology of sulfidic mine waste and bioleaching dumps and heaps, and novel Fe(II)-oxidizing bacteria // Hydrometallurgy. 2010. Vol. 104. Issue 3-4. P. 342–350. <https://doi.org/10.1016/j.hydromet.2010.01.012>

15. Dopson M., Lindstrom E.B. Analysis of community composition during moderately thermophilic bioleaching of pyrite, arsenical pyrite and chalcopyrite // *Microbial Ecology*. 2004. Vol. 48. Issue 1. P. 19–28. <https://doi.org/10.1007/s00248-003-2028-1>
16. Watling H.R. The bioleaching of sulphide minerals with emphasis on copper sulphids – a review // *Hydrometallurgy*. 2006. Vol. 84. P. 81–108. <https://doi.org/10.1016/j.hydromet.2006.05.001>
17. Chen W., Yin S., Wu A., Wang L., Chen X. Bioleaching of copper sulfides using mixed microorganisms and its community structure succession in the presence of seawater // *Bioresource Technology*. 2020. Vol. 297. Article number 122453. 9 p. <https://doi.org/10.1016/j.biortech.2019.122453>
18. Петухова Н.И., Скорняков А.Н., Ковтуненко С.В., Зорин В.В. Исследование биовыщелачивания медного концентрата мезофильными и умеренно термофильными консорциумами микроорганизмов // *Башкирский химический журнал*. 2009. Т. 16. N 4. С. 59–61.
19. Vardanyan A.K., Markosyan L.S., Vardanyan N.S. Biooxidation of refractory gold bearing ores by moderately thermophilic chemolithotrophic bacteria and their association. Conference: 19th International Biohydrometallurgy Symposium (IBS2011). China, 2011. Vol. 2. P. 597–600.
20. Трухин Ю.П., Левенец О.О. Бактериальное окисление сульфидной кобальт-медно-никелевой руды // *Известия вузов. Прикладная химия и биотехнология*. 2012. N 1 (2). С. 103–106.
21. Трухин Ю.П., Левенец О.О. Трехстадийная технология биовыщелачивания сульфидной кобальт-медно-никелевой руды // *Горный информационно-аналитический бюллетень (научно-технический журнал)*. 2011. N 10. С. 102–110.
22. Хайнасова Т.С., Трухин Ю.П. Прикрепление микроорганизмов в ходе биовыщелачивания сульфидной кобальт-медно-никелевой руды // *Горный информационно-аналитический бюллетень (научно-технический журнал)*. 2015. N 63. С. 285–290.
23. Киореску А.В., Мусихин В.О., Хомченкова А.С., Балыков А.А. Исследование чанового бактериальнохимического выщелачивания сульфидных медно-никелевых руд месторождения Шануч (Камчатка) в проточном режиме // *Горный информационно-аналитический бюллетень (научно-технический журнал)*. 2015. N S63. С. 360–365.
24. Vardanyan N.S., Sevoyan G.G., Vardanyan A.K. Bioleaching of tailings resulting from beneficiation of polymetallic ores for recovery of valuable metals // *Solid State Phenomena*. 2017. Vol. 262. P. 113–117. <https://doi.org/10.4028/www.scientific.net/SSP.262.113>
25. Левенец О.О., Трухин Ю.П. Влияние температурного режима на биовыщелачивание сульфидной кобальт-медно-никелевой руды // *Горный информационно-аналитический бюллетень (научно-технический журнал)*. 2014. N 9. С. 48–51.
26. Левенец О.О., Хайнасова Т.С., Балыков А.А., Позолотина Л.А. Биовыщелачивание сульфидной кобальт-медно-никелевой руды с вариациями питательной среды для хемолитотрофных микроорганизмов // *Горный информационно-аналитический бюллетень (научно-технический журнал)*. 2015. N S63. С. 291–296.
27. Tao J., Liu X., Luo X., Teng T., Jiang C., Drewniak L., et al. An integrated insight into bioleaching performance of chalcopyrite mediated by microbial factors: Functional types and biodiversity // *Bioresource Technology*. 2020. Vol. 319. Article number 124219. 10 p. <https://doi.org/10.1016/j.biortech.2020.124219>
28. Gahan C.S., Srichandan H., Kim D.-J., Akcil A. Biohydrometallurgy and biomineral processing technology: a review on its past, present and future // *Research Journal of Recent Sciences*. 2012. Vol. 1. Issue10. P. 85–99.
29. Gentina J.C., Acevedo F., Application of bioleaching to copper mining in Chile // *Electronic Journal of Biotechnology*. 2013. Vol. 16. Issue 3. 14 p. <https://doi.org/10.2225/vol16-issue3-fulltext-12>
30. Трухин Ю.П., Хайнасова Т.С., Рогатых С.В. Выделение хемолитотрофных микроорганизмов из окисленной руды медно-никелевого месторождения Шануч (Камчатка) для биовыщелачивания сульфидных руд // *Известия вузов. Прикладная химия и биотехнология*. 2012. N 1 (2). С. 83–87.
31. Хайнасова Т.С., Рогатых С.В., Кузякина Т.И., Корнилова Т.И. Окисленная руда как источник выделения ацидофильных хемолитотрофных микроорганизмов для биовыщелачивания сульфидных медно-никелевых руд // *Горный информационно-аналитический бюллетень (научно-технический журнал)*. 2013. N 10. С. 127–134.
32. Kanaev Z.K., Bulaev A.G., Kondrat'eva T.F., Kanaev A.T. Physiological properties of *Acidithiobacillus ferrooxidans* strains isolated from sulfide ore deposits in Kazakhstan // *Microbiology*. 2015. Vol. 84. Issue 3. P. 370–376. <https://doi.org/10.1134/S0026261715030091>
33. Van Hille R.P., van Wyk N., Froneman T., Harrison S.T.L. Dynamic evolution of the microbial community in BIOX leaching tanks // *Advanced Materials Research*. 2013. Vol. 825. P. 331–334. <https://doi.org/10.4028/www.scientific.net/AMR.825.331>
34. Bulaev A.G., Kanygina A.V., Manolov A.I. Genome analysis of *Acidiplasma* sp. MBA-1, a polyextremophilic archaeon predominant in the microbial community of a bioleaching reactor // *Microbiology*. 2017. Vol. 86. Issue 1. P. 89–95. <https://doi.org/10.1134/S0026261716060059>
35. Dopson M., Baker-Austin C., Hind A., Bowman J.P., Bond P.L. Characterization of *Ferroplasma* isolates and *Ferroplasma acidarmanus* sp. nov., extreme acidophiles from acid mine drainage and industrial bioleaching environments // *Applied and*

- Environmental Microbiology. 2004. Vol. 70. Issue 4. P. 2079–2088. <https://doi.org/10.1128/aem.70.4.2079-2088.2004>
36. Golyshina O.V. Environmental, biogeographic, and biochemical patterns of archaea of the family *Ferropasmaceae* // Applied and Environmental Microbiology. 2011. Vol. 77. Issue 15. P. 5071–5078. <https://doi.org/10.1128/AEM.00726-11>
37. Hallberg K.B., Lindström E.B. Characterization of *Thiobacillus caldus* sp. nov., a moderately thermophilic acidophile // Microbiology. 1994. Vol. 140. Issue 12. P. 3451–3456. <https://doi.org/10.1099/13500872-140-12-3451>
38. Левенец О.О., Хайнасова Т.С., Позолотина Л.А. Модифицирование питательных сред для микроорганизмов в целях улучшения физико-химических параметров биовыщелачивания // Горный информационно-аналитический бюллетень (научно-технический журнал). 2016. N. S31. С. 260–271.
39. Joshi P.K., Swarup A., Maheshwari S., Kumar R., Singh N. Bioremediation of heavy metals in liquid media through fungi isolated from contaminated sources // Indian Journal of Microbiology. 2011. Vol. 51. Issue 4. P. 482–487. <https://doi.org/10.1007/s12088-011-0110-9>
40. Czajkowska T., Jaroniec M. Selectivity of alkylamide bonded-phases with respect to organic acids under reversed-phase conditions. *Journal of Chromatography A*. 1997. Vol. 762. Issue 1-2. P. 147–158. [https://doi.org/10.1016/S0021-9673\(96\)00966-1](https://doi.org/10.1016/S0021-9673(96)00966-1)
41. Logan B.E., Regan M. Microbial fuel cell – challenges and applications // Environmental Science & Technology. 2006. Vol. 40. Issue 17. P. 5172–5180. <https://doi.org/10.1021/es0627592>
42. Logan B.E., Hamelers B., Rozendal R., Schröder U., Keller J., Freguia S., et al. Microbial fuel cells: methodology and technology // Environmental science & technology. 2006. Vol. 40. Issue 17. P. 5181–5192. <https://doi.org/10.1021/es0605016>
43. García-Muñoz J., Amils R., Fernández V.M., De Lacey A.L., Malki M. Electricity generation by microorganisms in the sediment-water interface of an extreme acidic microcosm // International Microbiology. 2011. Vol. 14. Issue 2. P. 73–81. <https://doi.org/10.2436/20.1501.01.137>
44. Cheng S., Logan B.E. Sustainable and efficient biohydrogen production via electrohydrogenesis // Proceedings of the National Academy of Sciences. 2007. Vol. 104. Issue 47. P. 18871–18873. <https://doi.org/10.1073/pnas.0706379104>
45. Borole A.P., O'Neill H., Tsouris C., Cesar S. A microbial fuel cell operating at low pH using the acidophile *Acidiphilium cryptum* // Biotechnology Letters. 2008. Vol. 30. Issue 8. P. 1367–1372. <https://doi.org/10.1007/s10529-008-9700-y>
46. Mathis B.J., Marshall C.W., Milliken C.E., Makkar R.S., Creager S.E., May H.D. Electricity generation by thermophilic microorganisms from marine sediment // Applied Microbiology and Biotechnology. 2008. Vol. 78. Issue 1. P. 147–155. <https://doi.org/10.1007/s00253-007-1266-4>
47. Rojas C., Vargas I.T., Bruns M.A., Regan J.M. Electrochemically active microorganisms from an acid mine drainage-affected site promote cathode oxidation in microbial fuel cells // Bioelectrochemistry. 2017. Vol. 118. P. 139–146. <https://doi.org/10.1016/j.bioelechem.2017.07.013>
48. Malki M., de Lacey A.L., Rodríguez N., Amils R., Fernandez V.M. Preferential use of an anode as an electron acceptor by an acidophilic bacterium in the presence of oxygen // Applied and Environmental Microbiology. 2008. Vol. 74. Issue 14. P. 4472–4476. <https://doi.org/10.1128/AEM.00209-08>
49. Li X., Nie P., Ren Y., Wang X. Recovery of metal components from sulfide mineral tailings by microbial fuel cell. Patent USA, no. 9755261, 2017.
50. Huang T., Wei X., Zhang S. Bioleaching of copper sulfide minerals assisted by microbial fuel cells // Bioresource Technology. 2019. Vol. 288. P. 121561. <https://doi.org/10.1016/j.biortech.2019.121561>
51. Sulonen M.L., Kokko M.E., Lakaniemi A.-M., Puhakka J.A. Electricity generation from tetrathionate in microbial fuel cells by acidophiles // Journal of Hazardous Materials. 2015. Vol. 284. P. 182–189. <https://doi.org/10.1016/j.jhazmat.2014.10.045>
52. Sulonen M.L., Lakaniemi A.-M., Kokko M.E., Puhakka J.A. Long-term stability of bioelectricity generation coupled with tetrathionate disproportionation // Bioresource Technology. 2016. Vol. 216. P. 876–882. <https://doi.org/10.1016/j.biortech.2016.06.024>
53. Ni G., Christel S., Roman P., Wong Z.L., Bijmans M.F., Dopson M. Electricity generation from an inorganic sulfur compound containing mining wastewater by acidophilic microorganisms // Research in Microbiology. 2016. Vol. 167. Issue 7. P. 568–575. <https://doi.org/10.1016/j.resmic.2016.04.010>
54. Li Q., Becker T., Zhang R., Xiao T., Sand W. Investigation on adhesion of *Sulfobacillus thermo-sulfidooxidans* via atomic force microscopy equipped with mineral probes // Colloids and Surfaces B: Biointerfaces. 2019. Vol. 173. P. 639–646. <https://doi.org/10.1016/j.colsurfb.2018.10.046>
55. Ter Heijne A., Hamelers H.V.M., de Wilde V., Rozendal R.A., Buisman C.J.N. A bipolar membrane combined with ferric iron reduction as an efficient cathode system in microbial fuel cells // Environmental Science & Technology. 2006. Vol. 40. Issue 17. P. 5200–5205. <https://doi.org/10.1021/es0608545>
56. Ter Heijne A., Hamelers H.V.M., Buisman C.J.N. Microbial fuel cell operation with continuous biological ferrous iron oxidation of the catholyte // Environmental Science & Technology. 2007. Vol. 41. Issue 11. P. 4130–4134. <https://doi.org/10.1021/es0702824>
57. Carbajosa S., Malki M., Caillard R., Lopez M.F., Palomares F.J., Martín-Gago J.A., et al. Electrochemical growth of *Acidithiobacillus ferrooxidans* on a graphite electrode for obtaining a biocathode for direct electrocatalytic reduction of oxygen // Biosensors and Bioelectronics. 2010. Vol. 26. Issue 2. P. 877–880.

<https://doi.org/10.1016/j.bios.2010.07.037>

58. Chabert N., Bonnefoy V., Achouak W. Quorum sensing improves current output with *Acidithiobacillus ferrooxidans* // *Microbial Biotechnology*. 2018. Vol. 11. Issue 1. P. 136–140. <https://doi.org/10.1111/1751-7915.12797>

59. Ulusoy I., Dimoglo A. Electricity generation in microbial fuel cell systems with *Thiobacillus ferrooxidans* as the cathode microorganism // *International Journal of Hydrogen Energy*. 2018. Vol. 43. Issue 2. P. 1171–1178. <https://doi.org/10.1016/j.ijhydene.2017.10.155>

60. Хамидуллина И.В., Хлебникова Т.Д., Хамидуллин И.Р. Особенности использования сульфатвосстанавливающих бактерий для очистки сточных вод от ионов тяжелых металлов // *Башкирский химический журнал*. 2012. Т. 19. N 3. С. 147–151.

61. Agostino V., Rosenbaum M.A. Sulfate-reducing electroautotrophs and their applications in bioelectrochemical systems // *Frontiers in Energy Research*. 2018. Vol. 6. P. 55. <https://doi.org/10.3389/fenrg.2018.00055>

62. Hu J.-P., Zeng C.-P., Luo H.-P., Liu G.-L., Zhang R.-D., Lu Y.-B. Sulfate reduction and microbial community of autotrophic biocathode in response to externally applied voltage // *Huan Jing Ke Xue*. 2019. Vol. 40. Issue 1. P. 327–335. <https://doi.org/10.13227/j.hjcx.201806171>

63. Blázquez E., Gabriel D., Baeza J.A., Guisasola A. Evaluation of key parameters on simultaneous sulfate reduction and sulfide oxidation in an autotrophic biocathode // *Water Research*. 2017. Vol. 123. P. 301–310. <https://doi.org/10.1016/j.watres.2017.06.050>

64. Bratkova S., Alexieva Z., Angelov A., Nikolova K., Genova P., Ivanov R., et al. Efficiency of microbial fuel cells based on the sulfate reduction by lactate and glucose // *International Journal of Environmental Science and Technology*. 2019. Vol. 16. Issue 10. P. 6145–6156. <https://doi.org/10.1007/s13762-019-02223-8>

65. Teng W., Liu G., Luo H., Zhang R., Xiang Y. Simultaneous sulfate and zinc removal from acid wastewater using an acidophilic and autotrophic biocathode // *Journal of Hazardous Materials*. 2016. Vol. 304. P. 159–165. <https://doi.org/10.1016/j.jhazmat.2015.10.050>

66. Fernández-Reyes J.S., García-Meza J.V. Bioelectrochemical system for the biooxidation of a chalcopyrite concentrate by acidophilic bacteria coupled to energy current generation and cathodic copper recovery // *Biotechnology Letters*. 2018. Vol. 40. Issue 1. P. 63–73. <https://doi.org/10.1007/s10529-017-2435-x>

67. Li X., Zheng Y., Nie P., Ren Y., Wang X., Liu Y. Synchronous recovery of iron and electricity using a single chamber air-cathode microbial fuel cell // *RSC Advances*. 2017. Vol. 7. Issue 21. P. 12503–12510. <https://doi.org/10.1039/C6RA28148F>

68. Ju W.J., Jho E.H., Nam K. Effect of initial pH,

operating temperature, and dissolved oxygen concentrations on performance of pyrite-fuel cells in the presence of *Acidithiobacillus ferrooxidans* // *Journal of Hazardous Materials*. 2018. Vol. 360. P. 512–519. <https://doi.org/10.1016/j.jhazmat.2018.08.034>

69. Cao Y., Mu H., Liu W., Zhang R., Guo J., Xian M., et al. Electricigens in the anode of microbial fuel cells: pure cultures versus mixed communities // *Microbial Cell Factories*. 2019. Vol. 18. Issue 1. Article number 39. 14 p. <https://doi.org/10.1186/s12934-019-1087-z>

70. Hernandez M.E., Newman D.K. Extracellular electron transfer // *Cellular and Molecular Life Sciences CMLS*. 2001. Vol. 58. P. 1562–1571. <https://doi.org/10.1007/PL00000796>

71. Wang X., Roger M., Clément R., Lecomte S., Biao F., Abriata L.A., et al. Electron transfer in an acidophilic bacterium: interaction between a di-heme cytochrome and a cupredoxin // *Chemical Science*. 2018. Vol. 9. Issue 21. P. 4879–4891. <https://doi.org/10.1039/c8sc01615a>

72. Hannemann F., Bichet A., Ewen K.M., Bernhardt R. Cytochrome P450 systems-biological variations of electron transport chains // *Biochimica et Biophysica Acta (BBA) – General Subjects*. 2007. Vol. 1770. Issue 3. P. 330–344. <https://doi.org/10.1016/j.bbagen.2006.07.017>

73. Vignais P.M., Billoud B. Occurrence, classification, and biological function of hydrogenases: an overview // *Chemical Reviews*. 2007. Vol. 107. Issue 10. P. 4206–4272. <https://doi.org/10.1021/cr050196r>

74. Reguera G., McCarthy K.D., Mehta T., Nicoll J.S., Tuominen M.T., Lovley D.R. Extracellular electron transfer via microbial nanowires // *Nature*. 2005. Vol. 435. Issue 7045. P. 1098–1101. <https://doi.org/10.1038/nature03661>

75. Zhao F., Slade R.C.T., Varcoe J.R. Techniques for the study and development of microbial fuel cells: an electrochemical perspective // *Chemical Society Reviews*. 2009. Vol. 38. Issue 7. P. 1926–1939. <https://doi.org/10.1039/b819866g>

76. Malvankar N.S., Lovley D.R. Microbial nanowires for bioenergy applications // *Current Opinion in Biotechnology*. 2014. Vol. 27. P. 88–95. <https://doi.org/10.1016/j.copbio.2013.12.003>

77. Gorby Y.A., Yanina S., McLean J.S., Rosso K.M., Moyles D., Dohnalkova A., et al. Electrically conductive bacterial nanowires produced by *Shewanella oneidensis* strain MR-1 and other microorganisms // *Proceedings of the National Academy of Sciences*. 2006. Vol. 103. Issue 30. P. 11358–11363. <https://doi.org/10.1073/pnas.0604517103>

78. Mukhaifi E.A., Abduljaleel S.A. Electric bacteria: a review // *Journal of Advanced Laboratory Research in Biology*. 2020. Vol. 11. Issue 1. P. 7–15.

79. He L., Du P., Chen Y., Lu H., Cheng X., Chang B., et al. Advances in microbial fuel cells for wastewater treatment // *Renewable and Sustainable Energy Reviews*. 2017. Vol. 71. P. 388–403. <https://doi.org/10.1016/j.rser.2016.12.069>

80. Cox J.C., Nicholls D.G., Ingledew W.J. Transmembrane electrical potential and transmembrane pH gradient in the acidophile *Thiobacillus ferrooxidans* // Biochemical Journal. 1979. Vol. 178. Issue 1. P. 195–200. <https://doi.org/10.1042/bj1780195>
81. Ingledew W.J. *Thiobacillus ferrooxidans* the bioenergetics of an acidophilic chemolithotroph // Biochimica et Biophysica Acta (BBA) – Reviews on Bioenergetics. 1982. Vol. 683. Issue 2. P. 89–117. [https://doi.org/10.1016/0304-4173\(82\)90007-6](https://doi.org/10.1016/0304-4173(82)90007-6)
82. Cavazza C., Guigliarelli B., Bertrand P., Bruschi M. Biochemical and EPR characterization of a high potential iron-sulfur protein in *Thiobacillus ferrooxidans* // FEMS Microbiology Letters. 1995. Vol. 130. Issue 2-3. P. 193–199. <https://doi.org/10.1111/j.1574-6968.1995.tb07719.x>
83. Fukumori Y., Yano T., Sato A., Yamanaka T. Fe (II)-oxidizing enzyme purified from *Thiobacillus ferrooxidans* // FEMS Microbiology Letters. 1988. Vol. 50. Issue 2-3. P. 169–172. <https://doi.org/10.1111/j.1574-6968.1988.tb02932.x>
84. Cobley J.G., Haddock B.A. The respiratory chain of *Thiobacillus ferrooxidans*: the reduction of cytochromes by Fe²⁺ and the preliminary characterization of rusticyanin a novel “blue” copper protein // FEBS Letters. 1975. Vol. 60. Issue 1. P. 29–33.
85. Cox J.C., Boxer D.H. The purification and some properties of rusticyanin, a blue copper protein involved in iron (II) oxidation from *Thiobacillus ferrooxidans* // The Biochemical Journal. 1978. Vol. 174. Issue 2. P. 497–502. <https://doi.org/10.1042/bj1740497>
86. Nunzi F., Woudstra M., Campèse D., Bonicel J., Morin D., Bruschi M. Amino-acid sequence of rusticyanin from *Thiobacillus ferrooxidans* and its comparison with other blue copper proteins // Biochimica et Biophysica Acta (BBA) – Protein Structure and Molecular Enzymology. 1993. Vol. 1162. Issue 1-2. P. 28–34. [https://doi.org/10.1016/0167-4838\(93\)90123-9](https://doi.org/10.1016/0167-4838(93)90123-9)
87. Yarzabal A., Brasseur G., Ratouchniak J., Lund K., Lemesle-Meunier D., DeMoss J.A., et al. The high-molecular-weight cytochrome c C_{yc2} of *Acidithiobacillus ferrooxidans* is an outer membrane protein // Journal of Bacteriology. 2002. Vol. 184. Issue 1. P. 313–317. <https://doi.org/10.1128/jb.184.1.313-317.2002>
88. Giudici-Orticoni M.-T., Leroy G., Nitschke W., Bruschi M. Characterization of a new dihemic c(4)-type cytochrome isolated from *Thiobacillus ferrooxidans* // Biochemistry. 2000. Vol 39. Issue 24. P. 7205–7211. <https://doi.org/10.1021/bi992846p>
89. Elbehti A., Nitschke W., Tron P., Michel C., Lemesle-Meunier D. Redox components of cytochrome bc-type enzymes in acidophilic prokaryotes. I. Characterization of the cytochrome bc₁-type complex of the acidophilic ferrous ion-oxidizing bacterium *Thiobacillus ferrooxidans* // Journal Biological Chemistry. 1999. Vol 274. Issue 24. P. 16766–16772. <https://doi.org/10.1074/jbc.274.24.16760>
90. Díaz M., Castro M., Copaja S., Guilian N. Biofilm formation by the acidophile bacterium *Acidithiobacillus thiooxidans* involves c-di-GMP pathway and pel exopolysaccharide // Genes. 2018. Vol 9. Issue 2. P. 113. <https://doi.org/10.3390/genes9020113>
91. Lovley D.R., Holmes D.E., Nevin K.P. Dissimilatory Fe (III) and Mn (IV) reduction // Advances in Microbial Physiology. 2004. Vol. 49. P. 219–286. [https://doi.org/10.1016/S0065-2911\(04\)49005-5](https://doi.org/10.1016/S0065-2911(04)49005-5)
92. Hartshorne R.S., Reardon C.L., Ross D., Nuester J., Clarke T.A., Gates A.J., et al. Characterization of an electron conduit between bacteria and the extracellular environment // Proceedings of the National Academy of Sciences. 2009. Vol. 106. Issue 52. P. 22169–22174. <https://doi.org/10.1073/pnas.0900086106>

REFERENCES

1. Hopfe S, Konsulke S, Barthen R, Lehmann F, Kutschke S, Pollmann K. Screening and selection of technologically applicable microorganisms for recovery of rare earth elements from fluorescent powder. *Waste Management*. 2018;79:554–563. <https://doi.org/10.1016/j.wasman.2018.08.030>
2. Kaksonen AH, Boxall NJ, Gumulya Y, Khaleque HN, Morris C, Bohu T, et al. Recent progress in hydrometallurgy and microbial characterization. *Hydrometallurgy*. 2018;180:7–25. <https://doi.org/10.1016/j.hydromet.2018.06.018>
3. Pathak A, Morrison L, Healy MG. Catalytic potential of selected metal ions for bioleaching, and potential techno-economic and environmental issues: A critical review. *Bioresource technology*. 2017;229:211–221. <https://doi.org/10.1016/j.biortech.2017.01.001>
4. Yang Y, Ferrier J, Csetenyi L, Gadd GM. Direct and indirect bioleaching of cobalt from low grade laterite and pyritic ores by *Aspergillus niger*. *Geomicrobiology Journal*. 2019;36(9):940–949. <https://doi.org/10.1080/01490451.2019.1654045>
5. Olson GJ, Brierley JA, Brierley CL. Bioleaching review part B: Progress in bioleaching: applications of microbial processes by the minerals industries. *Applied Microbiology and Biotechnology*. 2003;63(3):249–257. <https://doi.org/10.1007/s00253-003-1404-6>
6. Johnson DB. Biomining – biotechnologies for extracting and recovering metals from ores and waste materials. *Current opinion in biotechnology*. 2014;30:24–31. <https://doi.org/10.1016/j.copbio.2014.04.008>
7. Johnson DB. The evolution, current status, and future prospects of using biotechnologies in the mineral extraction and metal recovery sectors. *Minerals*. 2018;8(8):343. <https://doi.org/10.3390/min8080343>
8. Zhang L, Zhou W, Liu Y, Jia H, Zhou J, Wei P, et al. Bioleaching of dewatered electroplating sludge for the extraction of base metals using an adapted microbial consortium: Process optimization and kinetics. *Hydrometallurgy*. 2020;191:105227. <https://doi.org/10.1016/j.hydromet.2019.105227>

9. Sajjad W, Zheng G, Uddin G, Ma X, Rafiq M, Xu W. Metals extraction from sulfide ores with microorganisms: The bioleaching technology and recent developments. *Transactions of the Indian Institute of Metals*. 2019;72(3):559–579. <https://doi.org/10.1007/s12666-018-1516-4>
10. Yin S-H, Wang L-M, Wu A-X, Chen X, Yan R-F. Research progress in enhanced bioleaching of copper sulfides under the intervention of microbial communities. *International Journal of Minerals, Metallurgy and Materials*. 2019;26(11):1337–1350. <https://doi.org/10.1007/s12613-019-1826-5>
11. Vardanyan A, Stepanyan S, Vardanyan N, Markosyan L, Sand W, Vera V, et al. Study and assessment of microbial communities in natural and commercial bioleaching systems. *Minerals Engineering*. 2015;81:167–172.
12. Schippers A. Microorganisms involved in bioleaching and nucleic acid-based molecular methods for their identification and quantification. In: Donati ER, Sand W. (eds.) *Microbial Processing of Metal Sulfides*. Springer; 2007. p.3–33.
13. Rawlings DE, Johnson DB. The microbiology of biomining: development and optimization of mineral-oxidizing microbial consortia. *Microbiology*. 2007;153(2):315–324. <https://doi.org/10.1099/mic.0.2006/001206-0>
14. Schippers A, Breuker A, Blazejak A, Bosecker K, Kock D, Wright TL. The biogeochemistry and microbiology of sulfidic mine waste and bioleaching dumps and heaps, and novel Fe(II)-oxidizing bacteria. *Hydrometallurgy*. 2010;104(3-4):342–350. <https://doi.org/10.1016/j.hydromet.2010.01.012>
15. Dopson M, Lindstrom EB. Analysis of community composition during moderately thermophilic bioleaching of pyrite, arsenical pyrite and chalcopyrite. *Microbial Ecology*. 2004;48(1):19–28. <https://doi.org/10.1007/s00248-003-2028-1>
16. Watling HR. The bioleaching of sulphide minerals with emphasis on copper sulphides – a review. *Hydrometallurgy*. 2006;84:81–108. <https://doi.org/10.1016/j.hydromet.2006.05.001>
17. Chen W, Yin S, Wu A, Wang L, Chen X. Bioleaching of copper sulfides using mixed microorganisms and its community structure succession in the presence of seawater. *Bioresource Technology*. 2020;297. Article number 122453. 9 p. <https://doi.org/10.1016/j.biortech.2019.122453>
18. Petukhova NI, Scorniyacov AN, Kovtunenkov SV, Zorin VV. Research of copper concentrate bioleaching by mesophilic and moderate thermophilic bacteria. *Bashkirskii khimicheskii zhurnal = Bashkir Chemical Journal*. 2009;16(4):59–61. (In Russian)
19. Vardanyan NS, Markosyan LS, Vardanyan AK. Biooxidation of refractory gold bearing ores by moderately thermophilic chemolithotrophic bacteria and their association. In: Proceedings of the 19th International Biohydrometallurgy Symposium “*Biohydrometallurgy: Biotech Key to Unlock Mineral Resources Value*” (IBS2011), Changsha, China, September 18–21, 2011. Changsha, 2011. Vol. 2. p. 597–600.
20. Trukhin YuP, Levenets OO. Bacterial oxidation of sulphidic cobalt-copper-nickel ore. *Izvestiya Vuzov. Prikladnaya Khimiya i Biotekhnologiya = Proceedings of Universities. Applied Chemistry and Biotechnology*. 2012;1:103–106. (In Russian)
21. Trukhin YuP, Levenets OO. Three-stage technology of bioleaching of sulphide cobalt-copper-nickel ore. *Gornyi informatsionno-analiticheskii byulleten' (nauchno-tekhnicheskii zhurnal) = Mining informational and analytical bulletin (scientific and technical journal)*. 2011;10:102–110. (In Russian)
22. Khainasova TS, Trukhin YuP. The microorganisms attachment during of bioleaching of sulphide cobalt-copper-nickel ore. *Gornyi informatsionno-analiticheskii byulleten' (nauchno-tekhnicheskii zhurnal) = Mining informational and analytical bulletin (scientific and technical journal)*. 2015;S63:285–290. (In Russian)
23. Kioresku AV, Musikhin VO, Khomchenkova AS, Balykov AA. Study of tank bacterial-chemical leaching of the sulfide copper-nickel ores from Shanuch field (Kamchatka) in a flowing mode. *Gornyi informatsionno-analiticheskii byulleten' (nauchno-tekhnicheskii zhurnal) = Mining informational and analytical bulletin (scientific and technical journal)*. 2015;S63:360–365. (In Russian)
24. Vardanyan NS, Sevoyan GG, Vardanyan AK. Bioleaching of tailings resulting from beneficiation of polymetallic ores for recovery of valuable metals. *Solid State Phenomena*. 2017;262:113–117. <https://doi.org/10.4028/www.scientific.net/SSP.262.113>
25. Levenets OO, Trukhin YuP. The influence of temperature conditions on bioleaching of sulfide cobalt-copper-nickel ore. *Gornyi informatsionno-analiticheskii byulleten' (nauchno-tekhnicheskii zhurnal) = Mining informational and analytical bulletin (scientific and technical journal)*. 2014;9:48–51. (In Russian)
26. Levenets OO, Khainasova TS, Balykov AA, Pozolotina LA. Bioleaching of sulfide cobalt-copper-nickel ore with variations of nutrient medium for chemolithotrophic microorganisms. *Gornyi informatsionno-analiticheskii byulleten' (nauchno-tekhnicheskii zhurnal) = Mining informational and analytical bulletin (scientific and technical journal)*. 2015;S63:291–296. (In Russian)
27. Tao J, Liu X, Luo X, Teng T, Jiang C, Drewniak L, et al. An integrated insight into bioleaching performance of chalcopyrite mediated by microbial factors: Functional types and bio-diversity. *Bioresource Technology*. 2020;319. Article number 124219. 10 p. <https://doi.org/10.1016/j.biortech.2020.124219>
28. Gahan CS, Srichandan H, Kim D-J, Akcil A. Biohydrometallurgy and biomineral processing technology: a review on its past, present and future. *Research Journal of Recent Sciences*. 2012;1(10):85–99.
29. Gentina JC, Acevedo F., Application of bioleaching to copper mining in Chile. *Electronic Journal of Biotechnology*. 2013;16(3). 14 p.

<https://doi.org/10.2225/vol16-issue3-fulltext-12>

30. Trukhin YP, Khainasova TS, Rogatykh SV. Isolation of chemolithotrophic microorganisms from Shanuch (Kamchatka) oxidized copper-nickel ore for bioleaching of sulphide ores. *Izvestiya Vuzov. Prikladnaya Khimiya i Biotekhnologiya = Proceedings of Universities. Applied Chemistry and Biotechnology*. 2012;1:83–87. (In Russian)
31. Khainasova TS, Rogatuch SV, Kuzyakina TI, Kornilova TI. The oxidized ore is as a source of isolation of acidophilic chemolithotrophic microorganisms for bioleaching sulphidic copper-nickel ores. *Gornyi informatsionno-analiticheskii byulleten' (nauchno-tehnicheskii zhurnal) = Mining informational and analytical bulletin (scientific and technical journal)*. 2013;10:127–134. (In Russian)
32. Kanaev ZK, Bulaev AG, Kondrat'eva TF, Kanaev AT. Physiological properties of *Acidithiobacillus ferrooxidans* strains isolated from sulfide ore deposits in Kazakhstan. *Microbiology*. 2015;84(3):370–376. <https://doi.org/10.1134/S0026261715030091>
33. Van Hille RP, van Wyk N, Froneman T, Harrison STL. Dynamic evolution of the microbial community in BIOX leaching tanks. *Advanced Materials Research*. 2013;825:331–334. <https://doi.org/10.4028/www.scientific.net/AMR.825.331>
34. Bulaev AG, Kanygina AV, Manolov AI. Genome analysis of *Acidiplasma* sp. MBA-1, a poly-extremophilic archaeon predominant in the microbial community of a bioleaching reactor. *Microbiology*. 2017;86(1):89–95. <https://doi.org/10.1134/S0026261716060059>
35. Dopson M, Baker-Austin C, Hind A, Bowman JP, Bond PL. Characterization of *Ferroplasma* isolates and *Ferroplasma acidarmanus* sp. nov., extreme acidophiles from acid mine drainage and industrial bioleaching environments. *Applied and Environmental Microbiology*. 2004;70(4):2079–2088. <https://doi.org/10.1128/aem.70.4.2079-2088.2004>
36. Golyshina OV. Environmental, biogeographic, and biochemical patterns of archaea of the family *Ferroplasmaceae*. *Applied and Environmental Microbiology*. 2011;77(15):5071–5078. <https://doi.org/10.1128/AEM.00726-11>
37. Hallberg KB, Lindström EB. Characterization of *Thiobacillus caldus* sp. nov., a moderately thermophilic acidophile. *Microbiology*. 1994;140(12):3451–3456. <https://doi.org/10.1099/13500872-140-12-3451>
38. Levenets OO, Khainasova TS, Pozolotina LA. The modification of nutrient media for microorganisms for improvement of bioleaching physical-chemical parameters. *Gornyi informatsionno-analiticheskii byulleten' (nauchno-tehnicheskii zhurnal) = Mining informational and analytical bulletin (scientific and technical journal)*. 2016;S31:260–271. (In Russian)
39. Joshi PK, Swarup A, Maheshwari S, Kumar R, Singh N. Bioremediation of heavy metals in liquid media through fungi isolated from contaminated sources. *Indian Journal of Microbiology*. 2011;51(4):482–487. <https://doi.org/10.1007/s12088-011-0110-9>
40. Czajkowska T, Jaroniec M. Selectivity of alkylamide bonded-phases with respect to organic acids under reversed-phase conditions. *Journal of Chromatography A*. 1997;762(1–2):147–158. [https://doi.org/10.1016/S0021-9673\(96\)00966-1](https://doi.org/10.1016/S0021-9673(96)00966-1)
41. Logan BE, Regan M. Microbial fuel cell – challenges and applications. *Environmental Science & Technology*. 2006;40(17):5172–5180. <https://doi.org/10.1021/es0627592>
42. Logan BE, Hamelers B, Rozendal R, Schröder U, Keller J, Freguia S, et al. Microbial fuel cells: methodology and technology. *Environmental science & technology*. 2006;40(17):5181–5192. <https://doi.org/10.1021/es0605016>
43. García-Muñoz J, Amils R, Fernández VM, De Lacey AL, Malki M. Electricity generation by microorganisms in the sediment-water interface of an extreme acidic microcosm. *International Microbiology*. 2011;14(2):73–81. <https://doi.org/10.2436/20.1501.01.137>
44. Cheng S, Logan BE. Sustainable and efficient biohydrogen production via electrohydrogenesis. *Proceedings of the National Academy of Sciences*. 2007;104(47):18871–18873. <https://doi.org/10.1073/pnas.0706379104>
45. Borole AP, O'Neill H, Tsouris C, Cesar S. A microbial fuel cell operating at low pH using the acidophile *Acidiphilium cryptum*. *Biotechnology Letters*. 2008;30(8):1367–1372. <https://doi.org/10.1007/s10529-008-9700-y>
46. Mathis BJ, Marshall CW, Milliken CE, Makkar RS, Creager SE, May HD. Electricity generation by thermophilic microorganisms from marine sediment. *Applied Microbiology and Biotechnology*. 2008;78(1):147–155. <https://doi.org/10.1007/s00253-007-1266-4>
47. Rojas C, Vargas IT, Bruns MA, Regan JM. Electrochemically active microorganisms from an acid mine drainage-affected site promote cathode oxidation in microbial fuel cells. *Bioelectrochemistry*. 2017;118:139–146. <https://doi.org/10.1016/j.bioelechem.2017.07.013>
48. Malki M, de Lacey AL, Rodríguez N, Amils R, Fernández VM. Preferential use of an anode as an electron acceptor by an acidophilic bacterium in the presence of oxygen. *Applied and Environmental Microbiology*. 2008;74(14):4472–4476. <https://doi.org/10.1128/AEM.00209-08>
49. Li X, Nie P, Ren Y, Wang X. *Recovery of metal components from sulfide mineral tailings by microbial fuel cell*. Patent USA, no. 9755261; 2017.
50. Huang T, Wei X, Zhang S. Bioleaching of copper sulfide minerals assisted by microbial fuel cells. *Bioresource Technology*. 2019;288:121561. <https://doi.org/10.1016/j.biortech.2019.121561>
51. Sulonen ML, Kokko ME, Lakaniemi A-M, Puhakka JA. Electricity generation from tetrathionate in microbial fuel cells by acidophiles. *Journal of Hazardous Materials*. 2015;284:182–189. <https://doi.org/10.1016/j.jhazmat.2014.10.045>
52. Sulonen ML, Lakaniemi A-M, Kokko ME, Puhakka JA. Long-term stability of bioelectricity genera-

- tion coupled with tetrathionate disproportionation. *Bioresource Technology*. 2016;216:876–882. <https://doi.org/10.1016/j.biortech.2016.06.024>
53. Ni G, Christel S, Roman P, Wong ZL, Bijmans MF, Dopson M. Electricity generation from an inorganic sulfur compound containing mining wastewater by acidophilic microorganisms. *Research in Microbiology*. 2016;167(7):568–575. <https://doi.org/10.1016/j.resmic.2016.04.010>
54. Li Q, Becker T, Zhang R, Xiao T, Sand W. Investigation on adhesion of *Sulfobacillus thermosulfidoxidans* via atomic force microscopy equipped with mineral probes. *Colloids and Surfaces B: Biointerfaces*. 2019;173:639–646. <https://doi.org/10.1016/j.colsurfb.2018.10.046>
55. Ter Heijne A, Hamelers HVM, de Wilde V, Rozendal RA, Buisman CJN. A bipolar membrane combined with ferric iron reduction as an efficient cathode system in microbial fuel cells. *Environmental Science & Technology*. 2006;40(17):5200–5205. <https://doi.org/10.1021/es0608545>
56. Ter Heijne A, Hamelers HVM, Buisman CJN. Microbial fuel cell operation with continuous biological ferrous iron oxidation of the catholyte. *Environmental Science & Technology*. 2007;41(11):4130–4134. <https://doi.org/10.1021/es0702824>
57. Carbajosa S, Malki M, Caillard R, Lopez MF, Palomares FJ, Martín-Gago JA, et al. Electrochemical growth of *Acidithiobacillus ferrooxidans* on a graphite electrode for obtaining a biocathode for direct electrocatalytic reduction of oxygen. *Biosensors and Bioelectronics*. 2010;26(2):877–880. <https://doi.org/10.1016/j.bios.2010.07.037>
58. Chabert N, Bonnefoy V, Achouak W. Quorum sensing improves current output with *Acidithiobacillus ferrooxidans*. *Microbial Biotechnology*. 2018;11(1):136–140. <https://doi.org/10.1111/1751-7915.12797>
59. Ulusoy I, Dimoglo A. Electricity generation in microbial fuel cell systems with *Thiobacillus ferrooxidans* as the cathode microorganism. *International Journal of Hydrogen Energy*. 2018;43(2):1171–1178. <https://doi.org/10.1016/j.ijhydene.2017.10.155>
60. Khamidullina IV, Khlebnikova TD, Khamidullin IR. Features of using sulphate reducing bacteria for sewage treatment from ions of heavy metals. *Bashkirskii khimicheskii zhurnal = Bashkir Chemical Journal*. 2012;19(3):147–151. (In Russian)
61. Agostino V, Rosenbaum MA. Sulfate-reducing electroautotrophs and their applications in bioelectrochemical systems. *Frontiers in Energy Research*. 2018;6:55. <https://doi.org/10.3389/fenrg.2018.00055>
62. Hu J-P, Zeng C-P, Luo H-P, Liu G-L, Zhang R-D, Lu Y-B. Sulfate reduction and microbial community of autotrophic biocathode in response to externally applied voltage. *Huan Jing Ke Xue*. 2019;40(1):327–335. (In Chinese) <https://doi.org/10.13227/j.hjx.201806171>
63. Blázquez E, Gabriel D, Baeza JA, Guisasola A. Evaluation of key parameters on simultaneous sulfate reduction and sulfide oxidation in an autotrophic biocathode. *Water Research*. 2017;123:301–310. <https://doi.org/10.1016/j.watres.2017.06.050>
64. Bratkova S, Alexieva Z, Angelov A, Nikolova K, Genova P, Ivanov R, et al. Efficiency of microbial fuel cells based on the sulfate reduction by lactate and glucose. *International Journal of Environmental Science and Technology*. 2019;16(10):6145–6156. <https://doi.org/10.1007/s13762-019-02223-8>
65. Teng W, Liu G, Luo H, Zhang R, Xiang Y. Simultaneous sulfate and zinc removal from acid wastewater using an acidophilic and autotrophic biocathode. *Journal of Hazardous Materials*. 2016;304:159–165. <https://doi.org/10.1016/j.jhazmat.2015.10.050>
66. Fernández-Reyes JS, García-Meza JV. Bioelectrochemical system for the biooxidation of a chalcopyrite concentrate by acidophilic bacteria coupled to energy current generation and cathodic copper recovery. *Biotechnology Letters*. 2018;40(1):63–73. <https://doi.org/10.1007/s10529-017-2435-x>
67. Li X, Zheng Y, Nie P, Ren Y, Wang X, Liu Y. Synchronous recovery of iron and electricity using a single chamber air-cathode microbial fuel cell. *RSC Advances*. 2017;7(21):12503–12510. <https://doi.org/10.1039/C6RA28148F>
68. Ju WJ, Jho EH, Nam K. Effect of initial pH, operating temperature, and dissolved oxygen concentrations on performance of pyrite-fuel cells in the presence of *Acidithiobacillus ferrooxidans*. *Journal of Hazardous Materials*. 2018;360:512–519. <https://doi.org/10.1016/j.jhazmat.2018.08.034>
69. Cao Y, Mu H, Liu W, Zhang R, Guo J, Xian M, et al. Electricigens in the anode of microbial fuel cells: pure cultures versus mixed communities. *Microbial Cell Factories*. 2019;18(1). Article number 39. 14 p. <https://doi.org/10.1186/s12934-019-1087-z>
70. Hernandez ME, Newman DK. Extracellular electron transfer. *Cellular and Molecular Life Sciences CMLS*. 2001;58:1562–1571. <https://doi.org/10.1007/PL00000796>
71. Wang X, Roger M, Clément R, Lecomte S, Biaso F, Abriata LA, et al. Electron transfer in an acidophilic bacterium: interaction between a diheme cytochrome and a cupredoxin. *Chemical Science*. 2018;9(21):4879–4891. <https://doi.org/10.1039/c8sc01615a>
72. Hannemann F, Bichet A, Ewen KM, Bernhardt R. Cytochrome P450 systems-biological variations of electron transport chains. *Biochimica et Biophysica Acta (BBA) – General Subjects*. 2007;1770(3):330–344. <https://doi.org/10.1016/j.bbagen.2006.07.017>
73. Vignais PM, Billoud B. Occurrence, classification, and biological function of hydrogenases: an overview. *Chemical Reviews*. 2007;107(10):4206–4272. <https://doi.org/10.1021/cr050196r>
74. Reguera G, McCarthy KD, Mehta T, Nicoll JS, Tuominen MT, Lovley DR. Extracellular electron transfer via microbial nanowires. *Nature*. 2005;435(7045):1098–1101. <https://doi.org/10.1038/nature03661>
75. Zhao F, Slade RCT, Varcoe JR. Techniques for the study and development of microbial fuel cells: an electrochemical perspective. *Chemical Society Re-*

views. 2009;38(7):1926–1939. <https://doi.org/10.1039/b819866g>

76. Malvankar NS, Lovley DR. Microbial nanowires for bioenergy applications. *Current Opinion in Biotechnology*. 2014;27:88–95. <https://doi.org/10.1016/j.copbio.2013.12.003>

77. Gorby YA, Yanina S, McLean JS, Rosso KM, Moyles D, Dohnalkova A, et al. Electrically conductive bacterial nanowires produced by *Shewanella oneidensis* strain MR-1 and other microorganisms. *Proceedings of the National Academy of Sciences*. 2006; 103(30):11358–11363. <https://doi.org/10.1073/pnas.0604517103>

78. Mukhaifi EA, Abduljaleel SA. Electric bacteria: a review. *Journal of Advanced Laboratory Research in Biology*. 2020;11(1):7–15.

79. He L, Du P, Chen Y, Lu H, Cheng X, Chang B, et al. Advances in microbial fuel cells for wastewater treatment. *Renewable and Sustainable Energy Reviews*. 2017;71:388–403. <https://doi.org/10.1016/j.rser.2016.12.069>

80. Cox JC, Nicholls DG, Ingledew WJ. Transmembrane electrical potential and transmembrane pH gradient in the acidophile *Thiobacillus ferrooxidans*. *Biochemical Journal*. 1979;178(1):195–200. <https://doi.org/10.1042/bj1780195>

81. Ingledew WJ. *Thiobacillus ferrooxidans* the bioenergetics of an acidophilic chemolithotroph. *Biochimica et Biophysica Acta (BBA) – Reviews on Bioenergetics*. 1982;683(2):89–117. [https://doi.org/10.1016/0304-4173\(82\)90007-6](https://doi.org/10.1016/0304-4173(82)90007-6)

82. Cavazza C, Guigliarelli B, Bertrand P, Bruschi M. Biochemical and EPR characterization of a high potential iron-sulfur protein in *Thiobacillus ferrooxidans*. *FEMS Microbiology Letters*. 1995;130(2-3):193–199. <https://doi.org/10.1111/j.1574-6968.1995.tb07719.x>

83. Fukumori Y, Yano T, Sato A, Yamanaka T. Fe (II)-oxidizing enzyme purified from *Thiobacillus ferrooxidans*. *FEMS Microbiology Letters*. 1988;50(2-3):169–172. <https://doi.org/10.1111/j.1574-6968.1988.tb02932.x>

84. Copley JG, Haddock BA. The respiratory chain of *Thiobacillus ferrooxidans*: the reduction of cytochromes by Fe²⁺ and the preliminary characterization of rusticyanin a novel “blue” copper protein. *FEBS Letters*. 1975;60(1):29–33.

85. Cox JC, Boxer DH. The purification and some properties of rusticyanin, a blue copper protein involved in iron(II) oxidation from *Thiobacillus ferrooxidans*. *The Biochemical Journal*. 1978;174(2):497–502. <https://doi.org/10.1042/bj1740497>

86. Nunzi F, Woudstra M, Campèse D, Bonicel J, Morin D, Bruschi M. Amino-acid sequence of rusticyanin from *Thiobacillus ferrooxidans* and its comparison with other blue copper proteins. *Biochimica et Biophysica Acta (BBA) – Protein Structure and Molecular Enzymology*. 1993;1162(1-2):28–34. [https://doi.org/10.1016/0167-4838\(93\)90123-9](https://doi.org/10.1016/0167-4838(93)90123-9)

87. Yarzabal A, Brasseur G, Ratouchniak J, Lund K, Lemesle-Meunier D, DeMoss JA, et al. The high-molecular-weight cytochrome c C_{yc2} of *Acidithiobacillus ferrooxidans* is an outer membrane protein. *Journal of Bacteriology*. 2002;184(1):313–317. <https://doi.org/10.1128/jb.184.1.313-317.2002>

88. Giudici-Ortoni M-T, Leroy G, Nitschke W, Bruschi M. Characterization of a new dihemic c(4)-type cytochrome isolated from *Thiobacillus ferrooxidans*. *Biochemistry*. 2000;39(24):7205–7211. <https://doi.org/10.1021/bi992846p>

89. Elbehti A, Nitschke W, Tron P, Michel C, Lemesle-Meunier D. Redox components of cytochrome bc₁-type enzymes in acidophilic prokaryotes. I. Characterization of the cytochrome bc₁-type complex of the acidophilic ferrous ion-oxidizing bacterium *Thiobacillus ferrooxidans*. *Journal Biological Chemistry*. 1999;274(24):16766–16772. <https://doi.org/10.1074/jbc.274.24.16760>

90. Díaz M, Castro M, Copaja S, Guilian N. Biofilm formation by the acidophile bacterium *Acidithiobacillus thiooxidans* involves c-di-GMP pathway and pel exopolysaccharide. *Genes*. 2018;9(2):113. <https://doi.org/10.3390/genes9020113>

91. Lovley DR, Holmes DE, Nevin KP. Dissimilatory Fe(III) and Mn(IV) reduction. *Advances in Microbial Physiology*. 2004;49:219–286. [https://doi.org/10.1016/S0065-2911\(04\)49005-5](https://doi.org/10.1016/S0065-2911(04)49005-5)

92. Hartshorne RS, Reardon CL, Ross D, Nuester J, Clarke TA, Gates AJ, et al. Characterization of an electron conduit between bacteria and the extracellular environment. *Proceedings of the National Academy of Sciences*. 2009;106(52):22169–22174. <https://doi.org/10.1073/pnas.0900086106>

СВЕДЕНИЯ ОБ АВТОРАХ

Калашникова Ольга Борисовна,
научный сотрудник,
Балтийский федеральный университет
им. Иммануила Канта,
236041, г. Калининград, ул. Университетская, 2,
Российская Федерация,
e-mail: kalashnikova_14@bk.ru

Кашевский Алексей Валерьевич,
к.х.н., доцент,
Иркутский государственный университет,

INFORMATION ABOUT THE AUTHORS

Olga B. Kalashnikova,
Researcher,
Immanuel Kant Baltic Federal University,
2, Universitetskaya St., Kaliningrad, 236041,
Russian Federation,
e-mail: kalashnikova_14@bk.ru

Alexei V. Kashevskii,
Cand. Sci. (Chemistry), Associate Professor,
Irkutsk State University,

664003, г. Иркутск, ул. Карла Маркса, 1,
Российская Федерация,
e-mail: caribcar@mail.ru

Варданян Нарине Сережаевна,
д.б.н., профессор,
заведующая лабораторией геомикробиологии,
Научно-производственный центр
«Армбиотехнология» Национальной академии
наук Республики Армения,
0056, г. Ереван, ул. Гюрджяна, 14,
Республика Армения,
e-mail: nvard@sci.am;
vardanyannarine@gmail.com

Эрдэнэчимэг Долгор,
д.х.н., профессор кафедры химической
и биологической инженерии,
Институт инженерных и прикладных наук,
Монгольский государственный университет,
210646, г. Улан-Батор,
ул. Гос. Университетская -1, 1, Монголия,
e-mail: erdenechimeg@seas.num.edu.mn

Жданова Галина Олеговна,
научный сотрудник,
Иркутский государственный университет,
664003, г. Иркутск, ул. Карла Маркса, 1,
Российская Федерация,
✉ e-mail: zhdanova86@ya.ru

Топчий Иван Анатольевич,
лаборант-исследователь,
Иркутский государственный университет,
664003, г. Иркутск, ул. Карла Маркса, 1,
Российская Федерация,
e-mail: topchiyi@inbox.ru

Понаморева Ольга Николаевна,
д.х.н., заведующая кафедрой биотехнологии,
Тульский государственный университет,
300012, г. Тула, пр-т Ленина, 92,
Российская Федерация,
e-mail: olgaponamoreva@mail.ru

Вятчина Ольга Фёдоровна,
к.б.н., доцент,
Иркутский государственный университет,
664003, г. Иркутск, ул. Карла Маркса, 1,
Российская Федерация,
e-mail: olgairk3@rambler.ru

Стом Дэвард Иосифович,
д.б.н., профессор,
заведующий лабораторией
водной токсикологии,
Иркутский государственный университет,
664003, г. Иркутск, ул. Карла Маркса, 1,

1, Karl Marx St., Irkutsk, 664003,
Russian Federation,
e-mail: caribcar@mail.ru

Narine S. Vardanyan,
Dr. Sci. (Biology), Professor,
Head of Laboratory of Geomicrobiology,
Research and Production Center
"Armbiotechnology" of the National Academy
of Sciences of the Republic of Armenia,
14, Gyurdzhyan St., Yerevan, 0056, Armenia
e-mail: nvard@sci.am,
vardanyannarine@gmail.com

Dolgor Erdenechimeg,
Dr. Sci. (Chemistry), Professor,
Department of Chemical and Biological
Engineering,
School of Engineering and Applied Science,
National University of Mongolia,
1, Ikh Surguuliin Gudamj-1,
Ulaanbaatar, 210646, Mongolia,
e-mail: erdenechimeg@seas.num.edu.mn

Galina O. Zhdanova,
Researcher,
Irkutsk State University,
1, Karl Marx St., Irkutsk, 664003,
Russian Federation,
✉ e-mail: zhdanova86@ya.ru

Ivan A. Topchy,
Research Laboratory Assistant,
Irkutsk State University,
1, Karl Marx St., Irkutsk, 664003,
Russian Federation,
e-mail: topchiyi@inbox.ru

Olga N. Ponamoreva,
Dr. Sci. (Chemistry),
Head of Biotechnology Department,
Tula State University,
92, Lenin Ave., Tula, 300012,
Russian Federation,
e-mail: olgaponamoreva@mail.ru

Olga F. Vyatchina,
Cand. Sci. (Biology), Associate Professor,
Irkutsk State University,
1, Karl Marx St., Irkutsk, 664003,
Russian Federation,
e-mail: olgairk3@rambler.ru

Devard I. Stom,
Dr. Sci. (Biology), Professor,
Head of the Laboratory of Water Toxicology,
Irkutsk State University,
1, Karl Marx St., Irkutsk, 664003,
Russian Federation,

Российская Федерация;
главный научный сотрудник,
Байкальский музей ИНЦ,
664520, п. Листвянка, ул. Академическая, 1,
Российская Федерация,
e-mail: stomd@mail.ru

Chief Researcher,
Baikal Museum ISC,
1, Academicheskaya St., Listvyanka, 664520,
Russian Federation,
e-mail: stomd@mail.ru

Заявленный вклад авторов

Все авторы сделали эквивалентный вклад
в подготовку публикации.

Конфликт интересов

Авторы заявляют об отсутствии конфликта ин-
тересов.

*Все авторы прочитали и одобрили оконча-
тельный вариант рукописи.*

*Поступила в редакцию 19.09.2020.
Одобрена после рецензирования 06.11.2020.
Принята к публикации 28.02.2021.*

Contribution of the authors

The authors contributed equally to this article.

Conflict interests

The authors declare no conflict of interests re-
garding the publication of this article.

*The final manuscript has been read and ap-
proved by all the co-authors.*

*The article was submitted 19.09.2020.
Approved after reviewing 06.11.2020.
Accepted for publication 28.02.2021.*