

土著兼性营养菌氧化铁脂环酸芽孢杆菌 S1-24WXX 对石煤废石中铀的生物浸出作用与机制

魏信祥^{1*}, 曹琪¹, 李江², 朱芳芳³

1 南昌师范学院, 江西 南昌

2 东华理工大学, 江西 南昌

3 云南开放大学, 云南 昆明

魏信祥, 曹琪, 李江, 朱芳芳. 土著兼性营养菌氧化铁脂环酸芽孢杆菌 S1-24WXX 对石煤废石中铀的生物浸出作用与机制[J]. 微生物学报, 2026, 66(6): 2810-2824.

WEI Xinxiang, CAO Qi, LI Jiang, ZHU Fangfang. Uranium bioleaching from stone coal waste rock by the indigenous mixotrophic bacterium *Alicyclobacillus ferrooxydans* S1-24WXX: effects and mechanisms[J]. Acta Microbiologica Sinica, 2026, 66(6): 2810-2824.

摘要: 【目的】石煤废石堆存引发的铀污染风险与其资源价值构成了矿山环境治理与资源回收的核心矛盾。微生物浸出是回收低品位铀资源的关键技术, 但兼具自养与异养代谢优势的兼性营养菌在此领域的潜力尚不明确。本研究旨在探讨土著兼性营养菌氧化铁脂环酸芽孢杆菌 (*Alicyclobacillus ferrooxydans*) S1-24WXX 对石煤废石中铀浸出的影响及作用机制, 以解决污染控制与资源化协同问题。【方法】从江西上饶某石煤矿山分离出土著嗜酸兼性营养菌 *A. ferrooxydans* S1-24WXX, 通过设置添加有机质(T_{OM})、不添加有机质(T_{NOM})及无菌对照(CK)的浸出实验, 系统评估该菌株在富铀石煤废石中的铀浸出效率。采用 X 射线衍射(X-ray diffraction, XRD)对原矿及浸出残渣进行矿物表征, 并动态监测浸出过程中 pH、氧化还原电位(redox potential, Eh)、铁离子浓度及铀浸出率的变化。【结果】接种 *A. ferrooxydans* S1-24WXX 显著提升了浸出体系的酸度(pH<2.0)、氧化还原电位(Eh≈600 mV)及 Fe³⁺浓度(约 1 000 mg/L), 各项指标均远超化学浸出对照组。在 T_{OM} 和 T_{NOM} 条件下, 铀浸出率最高分别达 46.9% 和 44.2%, 分别为对照组的 4.07 倍和 3.84 倍。矿物分析表明, 菌株通过催化黄铁矿氧化形成强酸性、强氧化性且富 Fe³⁺的浸出环境, 这是促进铀释放的主导机制。【结论】本研究揭示了兼性营养菌 *A. ferrooxydans* 在铀生物浸出中的显著潜力, 其通过无机酸化作用而非有机酸络合驱动铀溶出, 为低品位铀资源的绿色回收提供了新途径, 对

资助项目: 南昌师范学院博士科研启动基金(NSBSJJ2025018); 江西省教育厅科技项目(GJJ2409202); 江西省地质局核与能源类公益性项目(2024HYN11)

This work was supported by the Doctoral Research Start-up Fund of Nanchang Normal University (NSBSJJ2025018), the Science and Technology Project of Jiangxi Provincial Department of Education (GJJ2409202), and the Public Welfare Project for Nuclear and Energy of Jiangxi Bureau of Geology (2024HYN11).

*Corresponding author. E-mail: ncnwxx@163.com

Received: 2025-11-16; Accepted: 2026-01-27; Published online: 2026-02-03

矿山环境治理与资源可持续利用具有重要学术价值。

关键词: 兼性营养菌; 氧化铁脂环酸芽孢杆菌; 铀; 浸出; 石煤废石

Uranium bioleaching from stone coal waste rock by the indigenous mixotrophic bacterium *Alicyclobacillus ferrooxydans* S1-24WXX: effects and mechanisms

WEI Xinxiang^{1*}, CAO Qi¹, LI Jiang², ZHU Fangfang³

1 Nanchang Normal University, Nanchang, Jiangxi, China

2 East China University of Technology, Nanchang, Jiangxi, China

3 Yunnan Open University, Kunming, Yunnan, China

Abstract: **[Objective]** The uranium pollution risk and resource value associated with stone coal waste rock stockpiles constitute a core contradiction in mine environmental management and resource recovery. Microbial leaching is a key technology for recovering low-grade uranium resources, yet the potential of mixotrophic bacteria, which combine the advantages of both autotrophic and heterotrophic metabolism, remains unclear in this field. This study investigated the uranium leaching effect and mechanism of the indigenous mixotrophic bacterium *Alicyclobacillus ferrooxydans* S1-24WXX from stone coal waste rock, aiming to achieve the synergy between pollution control and resource utilization. **[Methods]** The indigenous acidophilic mixotrophic strain *A. ferrooxydans* S1-24WXX was isolated from a stone coal mine in Shangrao, Jiangxi. Leaching experiments were conducted with three groups of organic matter addition (T_{OM}), no organic matter addition (T_{NOM}), and a sterile control (CK) to systematically evaluate the uranium leaching efficiency of this strain from uranium-rich stone coal waste rock. X-ray diffraction was used for mineral characterization of the raw ore and leaching residues. Dynamic monitoring was performed on changes in pH, redox potential (Eh), iron ion concentration, and uranium leaching rate during the process. **[Results]** Inoculation with S1-24WXX significantly enhanced the acidity (pH<2.0), Eh (≈ 600 mV), and Fe^{3+} concentration ($\approx 1\ 000$ mg/L) of the leaching system, all of which far exceeded those of the chemical leaching control group. Under T_{OM} and T_{NOM} conditions, the maximum uranium leaching rates reached 46.9% and 44.2%, respectively, which were 4.07 and 3.84 times that of the control group. Mineral analysis indicated that the strain catalyzed pyrite oxidation, leading to the formation of a strongly acidic, highly oxidizing, and Fe^{3+} -rich leaching environment, which was the dominant mechanism of promoting uranium release. **[Conclusion]** This study reveals the significant potential of the mixotrophic bacterium *A. ferrooxydans* in uranium bioleaching. The bacterium drives uranium dissolution through inorganic acidification rather than organic acid complexation, providing a new pathway for the green recovery of low-grade uranium resources. This holds important academic value for mine environmental

management and sustainable resource utilization.

Keywords: mixotrophic bacteria; *Alicyclobacillus ferrooxydans*; uranium; leaching; stone coal waste rock

在我国南方地区广泛分布的石煤是一种由藻菌类生物在早古生代的浅海、潟湖及海湾等环境中形成的低热值富铀固体可燃矿产^[1]。近年来,随着多数石煤矿山因发热量低、开发污染严重而陆续关停,产生了大量富铀石煤废石。这些废石在长期风化淋滤作用下持续释放铀等污染物,对矿区及周边生态环境构成严重威胁^[2-3]。然而,从资源角度看,石煤废石分布广、总量大,虽铀品位低,但仍被视为一种对我国铀资源中远期可持续供给具有潜在战略意义的非常规铀资源^[4]。因此,实现石煤废石中铀的高效、绿色提取,是协同推进矿山环境治理与资源回收的关键课题具有重要的环境与资源双重价值。

目前,从石煤及伴生黑色岩系中提取铀的主要技术仍以硫酸酸浸法为主^[5-7]。该方法虽工艺成熟,但存在药剂消耗量大(如硫酸、 H_2O_2 、 KClO_3 等)、成本高且易造成二次污染等问题^[8]。与之相比,微生物浸出技术凭借其成本低、环境友好等优势,在处理低品位矿产资源方面展现出巨大潜力^[9-10]。黑色岩系中通常富含黄铁矿,嗜酸铁/硫氧化菌,例如亚铁氧化酸硫杆菌(*Acidithiobacillus ferrooxidans*)可催化其氧化,形成强酸性、强氧化的硫酸铁浸出剂,从而有效释放矿石中的铀^[11]。Wang等^[12]利用江西修水地区的土著 *A. ferrooxidans* 浸出低品位铀矿石,铀提取率最高达 85.14%,证明了自养型微生物技术的有效性。

然而,以 *A. ferrooxidans* 为代表的自养型浸出菌普遍存在生长速度慢、浸出周期长等局限,且其主导的强酸性浸出环境易导致大量酸性废水产生,增加了后续处理的环境风险^[13]。为克服这些限制,学者尝试利用异养菌^[14]进行铀浸出。这类菌株生长繁殖快,可通过代谢产生草

酸、柠檬酸等有机酸与铀络合,促进其溶出^[15-16]。异养菌浸出通常需外源添加有机基质,增加了成本,且其浸出效率通常低于基于无机酸溶解的自养体系^[17]。

兼具自养与异养代谢能力的兼性营养菌,为上述挑战提供了新的解决思路。此类微生物(如脂环酸芽孢杆菌的部分菌株)代谢模式灵活,既能利用无机物(如 Fe^{2+} 、硫化物)进行自养生长,也可利用有机物进行异养生长^[18]。它们可能兼具自养菌强氧化能力与异养菌快速生长的优势,在底物利用与环境适应性方面潜力突出。特别是那些能够氧化黄铁矿与亚铁的菌株,在低品位铀矿石生物浸出中应用前景广阔。然而,目前关于兼性营养菌在铀浸出中作用的研究仍较为缺乏^[19],其具体的影响机制也尚不明确。

江西省是我国石煤资源储量最丰富的地区之一,总储量约 68 亿 t,堆存有大量富铀石煤废石^[20],为本研究提供了理想的研究对象和场地。本研究从江西上饶某废弃石煤矿山分离出一株土著嗜酸兼性营养菌:氧化铁脂环酸芽孢杆菌(*Alicyclobacillus ferrooxydans*) S1-24WXX。该菌株为革兰氏阳性菌,杆状,好氧或兼性厌氧,嗜酸(生长 pH 不超过 6.0),具备广泛的底物利用能力,不仅能利用糖类、醇类等有机物进行异养生长,还可氧化 Fe^{2+} 、黄铁矿及还原性硫化物^[21]。该菌株的获得为深入揭示兼性营养菌在铀浸出过程中的作用机制提供了良好契机。基于以上背景,本研究旨在系统探讨土著 *A. ferrooxydans* S1-24WXX 对石煤废石中铀浸出的影响及作用机制,具体目标包括:(1)分析添加有机质接菌(T_{OM})、不添加有机质接菌(T_{NOM})及无菌对照(CK)3种体系中 pH、氧化还原电位(redox potential, Eh)及铁离子浓度的动态变化;(2)评估该菌对废石中铀浸出的效果;(3)揭示其

促进铀浸出的作用机制。本研究结果有望深化对兼性营养菌在铀生物浸出中作用的认识, 并为石煤废石中铀的资源回收提供理论基础和菌种来源。

1 材料与方法

1.1 试验样品

试验所用石煤废石样品采自江西上饶某废弃石煤矿山。为获得具有代表性的均质化样品, 参照 Wang 等^[12]的方法, 对采集的原始样品进行逐级破碎。随后, 使用标准筛筛分出 40–100 目的粒径组分。选择此粒径范围是基于前期试验: 既能保证足够的解离度以利于铀的浸出, 又避免了过细颗粒在振荡过程中对细菌生长产生潜在负面影响。筛分后样品采用四分法反复混匀至少 5 次, 并从混匀后的样品中随机抽取 3 份子样进行铀含量分析, 其相对标准偏差 < 5%, 证实了样品具有良好的均匀性与代表性。最终制备的均质化样品用于生物浸出试验。样品的化学组成及铀的赋存形态分析结果见表 1。

表1 样品化学组成及铀赋存形态

Table 1 Chemical composition and the mode of occurrence of uranium of the sample

Composition	Content	Composition	Content
SiO ₂	60.82%	LOI	25.35%
Al ₂ O ₃	6.29%	S	4.10%
CaO	0.27%	TOC	18.0%
Fe ₂ O ₃	3.63%	U _{tot}	172.0 mg/kg
K ₂ O	1.89%	U ₀	1.23 mg/kg
MgO	0.37%	U ₁	5.66 mg/kg
MnO	0.01%	U ₂	47.3 mg/kg
Na ₂ O	0.04%	U ₃	81.8 mg/kg
P ₂ O ₅	0.17%	U ₄	37.1 mg/kg

LOI: Loss on ignition; TOC: Total organic carbon; U_{tot}: Total uranium content; U₀–U₄ represent the water-soluble, acid-extractable, reducible, oxidizable, and residual fractions of uranium, respectively, determined using the BCR sequential extraction procedure. For detailed steps, refer to Wei et al.^[2].

1.2 菌株的分离、鉴定与驯化

试验中所使用的菌株同样从该石煤矿山酸性矿坑沉积物中分离获得。培养基(g/L): (NH₄)₂SO₄ 2.00, K₂HPO₄ 0.25, KCl 0.10, MgSO₄·7H₂O 0.25, 葡萄糖 1.00, 酵母提取物 0.10。培养基使用前以 5 mol/L H₂SO₄ 调节初始 pH 至 2.5, 以模拟其野外酸性环境, 并于 121 °C 蒸汽灭菌 30 min。采用琼脂平板分离法对细菌进行纯化, 挑取形态单一、生长良好的菌落进行后续纯培养。取分离菌株新鲜菌液进行总 DNA 提取, 使用 1% 的琼脂糖凝胶电泳检测抽提的基因组 DNA 质量, 并利用超微量紫外分光光度计测定 DNA 浓度和纯度。以上述提取的 DNA 为模板, 利用携带 barcode 序列的上游引物 338F (5'-ACTCCTACGGGAGGCAGCAG-3') 和下游引物 806R (5'-GGACTACHVGGGTWTC TAAT-3') 对基因 V3–V4 可变区进行 PCR 扩增。PCR 反应由上海美吉生物医药科技有限公司完成。PCR 反应体系: 5×TransStart FastPfu 缓冲液 4 μL, dNTPs (2.5 mmol/L) 2 μL, 上、下游引物 (5 μmol/L) 各 0.8 μL, TransStart FastPfu DNA 聚合酶 0.4 μL, 模板 DNA 10 ng, 补足至 20 μL。PCR 反应条件: 95 °C 预变性 3 min; 95 °C 变性 30 s, 55 °C 退火 30 s, 72 °C 延伸 30 s, 共 27 个循环; 72 °C 终延伸 10 min。

测序得到的原始 16S rRNA 基因序列已上传至 NCBI GenBank 数据库中, 登录号为 PRJNA1399952。通过 BLAST 对比测序序列与已知序列的同源性, 选取 15 株序列相似度较高的菌株作为参考序列, 在 MEGA 11.0 软件中采用邻接法构建系统发育树, bootstrap 值设定为 1 000。菌株 S1-24WXX 与数据库中的 *Alicyclobacillus ferrooxydans* TC-34 相似度为 99.77% (图 1)。菌株保存于东华理工大学核资源与环境国家重点实验室的嗜酸性浸铀微生物菌种库。

为增强菌株对石煤废石浸出体系的适应性, 在正式浸出实验前对纯化菌株进行了驯化培养。

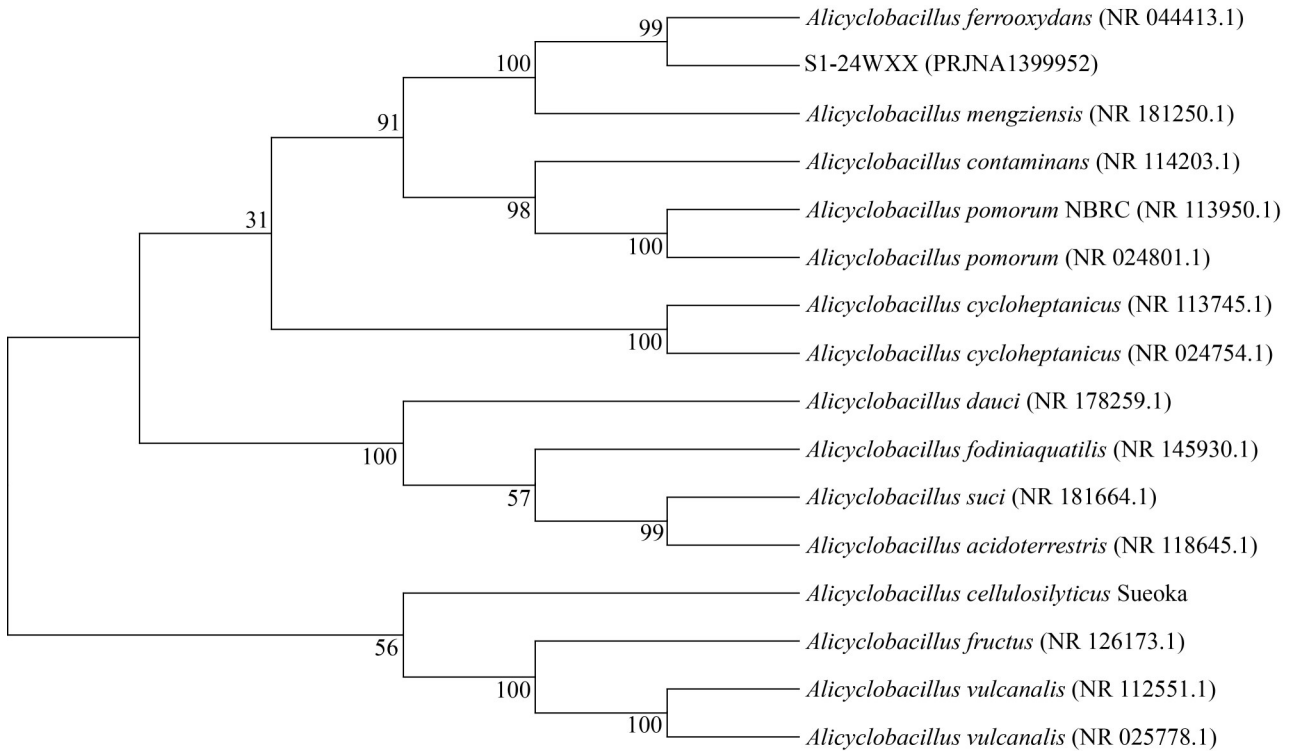


图1 菌株S1-24WXX的系统发育树

Figure 1 Phylogenetic tree of strain S1-24WXX. The GenBank accession numbers were displayed within parentheses. The numbers at the branch points indicated confidence levels. The scale bar represented the degree of genetic variation.

在 BSYG 培养基中逐步增加灭菌石煤废石的添加量，使矿浆密度从 0.5 g/100 mL 逐步提高至 2 g/100 mL，连续进行 3 次转接传代。细菌驯化在 30 °C、150 r/min 的恒温振荡培养箱中进行，每天监测 pH、Eh 和吸光度(OD_{600})，当菌株生长至指数期时，以 10% 比例转接至更高矿浆密度的体系中继续驯化培养，最终获得对石煤废石环境具有良好耐受性的菌株用于后续实验。

1.3 浸出试验方案

所有浸出试验均在好氧条件下进行，具体操作如下：将反应体系置于 500 mL 锥形瓶中，于 30 °C、150 r/min 的恒温振荡培养箱中持续培养 40 d。试验共设置 3 个组：(1) T_{OM} 组：接种菌液，并添加含有机营养物的 BSYG 培养基；(2) T_{NOM} 组：接种菌液，添加不含有有机营养物的

BSYG 基础盐培养基；(3) CK 组：非生物对照组，不接种菌液，加入含有机营养物的 BSYG 培养基。所有组别液固比均为 10:1 (mL/g)，初始 pH 为 2.5。浸出过程分为 2 个阶段：(1) 非生物预浸出阶段，浸出初期添加 5 mol/L H_2SO_4 以维持体系酸性环境；(2) 细菌浸出阶段：当体系 pH 值稳定低于 4.5 时，向 T_{OM} 和 T_{NOM} 组接种 10% 经驯化的活性菌液。分别于第 0、5、10、15、20、25、30、35、40 天进行取样。样品静置 1 h 后，无菌采集 5 mL 上清液，经 0.22 μm 无菌滤膜过滤，测试滤液的 pH、Eh 值及 Fe^{2+} 、 Fe^{3+} 和铀浓度。每次取样后各组补加等量相应培养基以维持恒定的液固比。

所有浸出实验均设置 3 个平行。数据处理方式如下：pH 与 Eh 值取 3 个平行样的平均值并计算标准偏差；其他指标则将 3 个平行样品

等体积混合后, 对形成的混合样进行测定, 以获得反映浸出体系整体化学状态的平均浓度。浸出结束后, 收集废石残渣, 反应用去离子水冲洗 3 次, 烘干后用于后续 X 射线衍射(X-ray diffraction, XRD)分析。

1.4 分析测试方法

浸出液 pH 和 Eh 值的测定采用电极法, 使用 pH-Eh 计(Ag/AgCl 电对)进行测量。 Fe^{2+} 浓度用二氮杂菲分光光度法测定, 测量仪器为紫外可见分光光度计, 该方法检出限为 0.04 mg/L。总 Fe 浓度采用电感耦合等离子体发射光谱仪进行测定。 Fe^{3+} 浓度由总 Fe 浓度与 Fe^{2+} 浓度差值计算获取。铀浓度采用电感耦合等离子体质谱仪进行检测。铀浸出率由公式(1)和公式(2)计算获得。

$$P_i = (Q_i / C) \times 100\% \quad (1)$$

$$Q_i = L_i \times V / m \quad (2)$$

式中: P_i 为不同浸出阶段的铀浸出率(%), Q_i 是浸出量($\mu\text{g}/\text{kg}$), L_i 是浸出液中铀浓度($\mu\text{g}/\text{L}$), V 是浸出液体积(L), m 是浸出废石样品质量(kg), C 是废石样品中铀的含量($\mu\text{g}/\text{kg}$)。

废石及浸出残渣样品矿物组成分析采用理学 X 射线衍射仪完成。测试条件为: 扫描范围 $5^\circ - 90^\circ$ (2θ), 步宽 0.02° , 扫描速度 $2^\circ/\text{min}$ 。利用 MDI Jade 软件对衍射图谱进行物相鉴定与半定量分析。

2 结果与分析

2.1 pH 值变化

金属硫化物生物浸矿体系中 pH 值不仅是调控细菌生长与代谢活性的关键环境因子, 其动态变化也直接反映了该类细菌的代谢强度, 从而对铀的浸出行为起到关键调控作用^[11,22-23]。3 组试验体系浸出过程中 pH 随时间变化如图 2 所示。在浸出初期(前 5 d), 各组 pH 均迅速上升至 5.0 以上, 其中 T_{OM} 组平均 pH 最高, 达到 5.9。该现象主要归因于废石中方解石等碱性矿

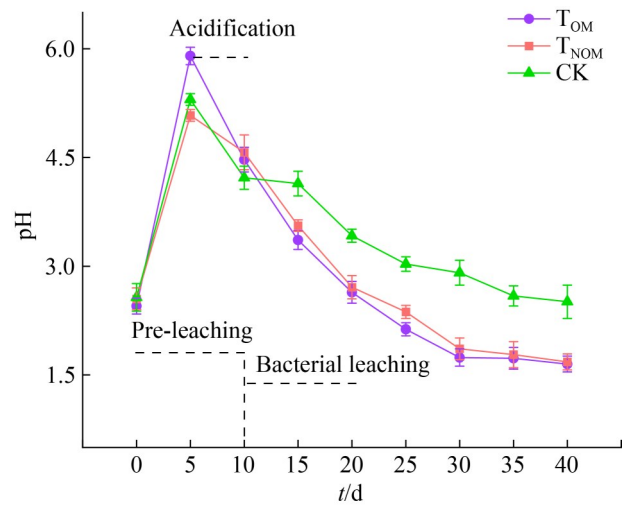


图2 三组试验体系浸出过程中pH值随时间的变化
Figure 2 Temporal variation of pH during the leaching process in the three experimental systems. T_{OM} : Inoculated with organic matter; T_{NOM} : Inoculated without organic matter; CK: Sterile control.

物的溶出及其对酸的消耗作用, 此趋势与 Lin 等^[24]在石煤废石矾浸出试验中的观测结果一致。预浸出第 5 天进行体系酸化处理, 并于第 10 天接入菌液。接种后, 体系 pH 开始持续下降, 直至试验结束。与无菌对照组(CK)相比, 接种 *A. ferrooxydans* S1-24WXX 的 T_{OM} 与 T_{NOM} 组 pH 下降更为明显。实验结束时, CK、 T_{OM} 和 T_{NOM} 组的平均 pH 分别稳定在 2.5、1.6 和 1.7。这一结果表明, *A. ferrooxydans* S1-24WXX 的引入增强了体系的酸化程度, 从而为铀的浸出创造了更有利的化学环境。

2.2 Eh 值和铁浓度变化

铀矿微生物浸出工程实践已经证明, 浸出体系 Eh 和 Fe^{3+} 浓度在铀的氧化溶解中起到至关重要的作用, 同时也是浸矿菌代谢活性的指示剂^[25]。本研究各体系 Eh 值和铁离子浓度的动态变化如图 3 和图 4 所示。从图 3 可以看出, 3 组体系 Eh 值随浸出时间的变化趋势与 pH 大致相反。在前 5 d 的预浸出阶段, T_{OM} 、 T_{NOM} 和 CK

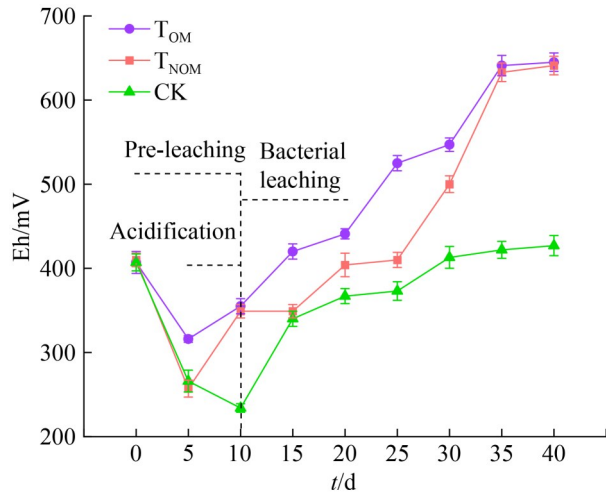


图3 三组试验体系浸出过程中Eh值随时间的变化
Figure 3 Temporal variation of Eh during the leaching process in the three experimental systems. T_{OM}: Inoculated with organic matter; T_{NOM}: Inoculated without organic matter; CK: Sterile control.

组的平均 Eh 值分别从 407、410、407 mV 下降至 316、257、256 mV。接菌之后，T_{OM}、T_{NOM} 组的 Eh 值迅速上升，并最终稳定在 640 mV 左右，明显高于对照组(CK)的 427 mV。浸出液 Eh 值主要受其中 Fe³⁺/Fe²⁺比值的控制^[26]。浸出初期，废石中碱性耗酸矿物与浸出液 H⁺发生中和，导致 pH 升高，引发 Fe³⁺水解沉淀，从而使得 Eh 下降。随着浸出进行，废石中黄铁矿氧化持续产酸，体系 pH 降低，促进了 Fe³⁺的溶解，从而推动 Eh 回升。在细菌浸出前期，相较于 T_{NOM} 组，添加了有机质基质的 T_{OM} 组 Eh 上升更快，而到了浸出后期，这 2 个生物组 Eh 值趋于接近，表明 *A. ferrooxydans* S1-24WXX 在有外源有机质条件下均能有效提升体系的氧化环境。

在废石浸出过程中，溶解的铁以 Fe²⁺和 Fe³⁺形式存在，铁的浸出浓度表征着黄铁矿的氧化程度^[27]。如图 4 所示，体系 Eh 值与 Fe³⁺浓度及 Fe³⁺/Fe²⁺比值均呈正相关。在 T_{OM} 组中，接种前的预浸出阶段浸出液中总铁浓度最高仅

为 10.67 mg/L，且以 Fe²⁺为主。接菌后总铁浓度缓慢上升，至第 25 天达到 425 mg/L，其中 Fe³⁺占据绝对优势(416 mg/L)。随着浸出的继续进行，总铁浓度进一步升至峰值 1 085 mg/L，同时体系 pH 持续下降、Eh 大幅上升。这表明 *A. ferrooxydans* S1-24WXX 有效促进了废石中黄铁矿的氧化与产酸。

T_{NOM} 组铁浓度变化趋势和 T_{OM} 组相似，但 Fe³⁺浓度及 Fe³⁺/Fe²⁺比值的升高出现更晚一些，这进一步印证了外源有机质对菌体生长及 Fe²⁺氧化速率的促进作用。相比之下，无菌对照组(CK)在整个浸出过程中总铁浓度始终较低，第 30 天时仅为 270 mg/L，且仍以 Fe²⁺为主(187 mg/L)，说明在无微生物催化的条件下，Fe²⁺在空气中的自然氧化速率更慢。这一现象与以往对自养型铁/硫氧化菌(如 *A. ferrooxydans*)的研究结果一致，已有报道指出此类微生物可将 Fe²⁺的氧化速率提高 5 个数量级^[28-29]。

浸出试验后期，3 组体系中的总铁浓度均呈现下降趋势(图 4)。这主要归因于两方面因素：一方面，后期浸出液中的铁主要以 Fe³⁺形式存在，而 Fe³⁺不稳定，容易发生水解；另一方面，酸性体系下高浓度的硫酸根会促使 Fe³⁺形成黄钾铁矾等次生矿物而发生沉淀^[30]。该推断在浸出结束后得到证实：在锥形瓶内壁均观察到明显的黄色沉淀物，其为黄钾铁矾生成的直观证据。

2.3 铀的浸出释放特征

石煤废石中铀的浸出浓度与浸出率随时间的变化特征分别列于表 2 与图 5。如图 5 所示，接种 *A. ferrooxydans* S1-24WXX 的 T_{OM} 与 T_{NOM} 组表现出相似的铀浸出规律，而与无菌对照组(CK)存在明显差异。受浸出初期(前 5 d)体系 pH 升高的影响，各组浸出液铀浓度均出现急剧下降。以 T_{OM} 组为例，其铀浓度从初始的 757 μg/L 降至第 5 天的 7.24 μg/L，此阶段 3 组体系的铀浸出率均低于 1%。在体系酸化并接种菌液后，T_{OM} 与 T_{NOM} 组铀浓度开始迅速上

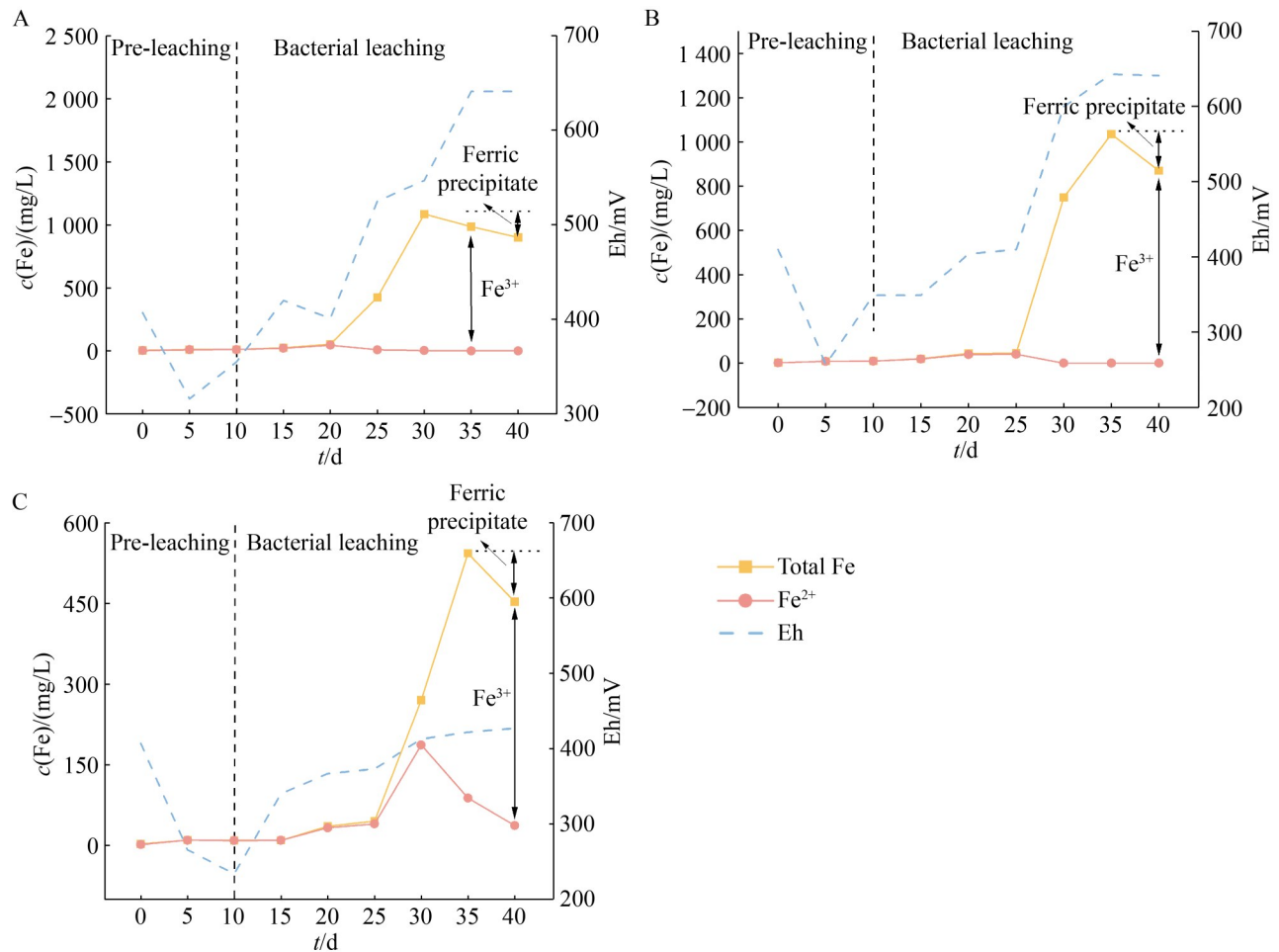


图4 三组试验体系浸出过程中总铁、Fe²⁺、Fe³⁺浓度及Eh值随时间的变化

Figure 4 Temporal variation of total Fe, Fe²⁺, Fe³⁺ concentrations and Eh value during the leaching process in the three experimental systems. A: Inoculated with organic matter (T_{OM}); B: Inoculated without organic matter (T_{NOM}); C: Sterile control (CK). Compared with the sterile control (CK), the bacterial-inoculated treatments (T_{OM}/T_{NOM}) exhibited more active Fe²⁺ oxidation and Fe³⁺ accumulation, accompanied by a significant elevation in Eh.

升, 并于第 35 天达到峰值, 分别为 7 985 μg/L 和 7 522 μg/L, 对应的铀浸出率分别为 46.9% 与 44.2%, 分别为同期 CK 组浸出率的 4.07 倍与 3.84 倍。值得注意的是, 在浸出末期, T_{OM} 与 T_{NOM} 组中铀的浓度出现一定下降, 表明部分已浸出溶解的铀发生了再沉淀。该现象在其他黑色页岩体系的生物浸出研究中也有报道, 如韩国 Deokpyeong 地区富铀黑色页岩的风化土壤浸铀试验^[31]及中国湖北十堰含钒黑色页岩浸

钒试验^[32]。

2.4 废石及浸出残渣矿物组成

废石的矿物组成对铀在浸出过程中的释放与迁移行为具有重要影响^[33]。本研究采用 XRD 分析了浸出前后样品的矿物相变化(图 6)。原矿 XRD 图谱显示, 废石主要由石英、黏土矿物、云母、方解石及黄铁矿组成(图 6D)。未检测到明确的含铀矿物衍射峰, 主要是由于其含量低于 XRD 的检测限。与原矿相比, 浸出后残渣的

表2 三组试验体系浸出过程中铀浓度随时间的变化

Table 2 Temporal variation of uranium concentrations during the leaching process in the three experimental systems

t/d	T _{OM} /(μg/L)	T _{NOM} /(μg/L)	CK/(μg/L)
0	757	851	829
5	7.24	6.96	5.00
10	159	115	81.3
15	560	404	187
20	2 818	2 928	1 076
25	4 020	3 805	1 464
30	6 902	5 872	1 592
35	7 985	7 522	3 920
40	7 086	7 077	4 739

T_{OM}: Inoculated with organic matter; T_{NOM}: Inoculated without organic matter; CK: Sterile control. The uranium concentrations in the table were determined from a mixture of three parallel samples.

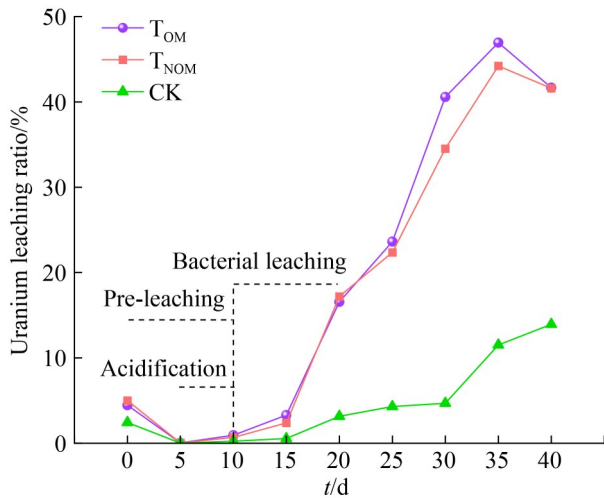


图5 三组试验体系浸出过程中铀浸出率随时间的变化

Figure 5 Temporal variation of uranium leaching ratios during the leaching process in the three experimental systems. T_{OM}: Inoculated with organic matter; T_{NOM}: Inoculated without organic matter; CK: Sterile control.

矿物组成发生了明显变化(图 6A–6C)。首先,所有浸出残渣中黄铁矿的衍射峰均基本消失,表明其在浸出过程中被充分氧化溶解。其次,原矿中的耗酸矿物方解石在浸出后也基本消失,这主要归因于浸出后期体系持续强酸环境对其的溶解作用。值得注意的是,在浸出残渣中检测到次生矿物黄钾铁矾的生成,发现其在接种 *A. ferrooxydans* S1-24WXX 的 T_{OM} 与 T_{NOM} 组中衍射峰强度明显高于对照组(CK),表明更高的 Fe³⁺ 浓度促进了更多黄钾铁矾的沉淀。黄钾铁矾是硫化物矿石生物浸出体系中的常见次生相,其可能在矿石表面形成钝化层,阻碍浸出剂与矿石接触,从而抑制金属的进一步溶出^[32]。该次生矿物的生成也为浸出后期观察到的总铁浓度下降现象提供了物相佐证。

3 讨论

3.1 石煤废石中铀浸出释放的影响因素

在石煤及伴生黑色岩系这类低品位铀资源中,微生物浸出技术因其经济性与环境友好性而备受关注。目前开展的研究多集中于自养型铁/硫氧化菌(如 *A. ferrooxydans*),其最高铀浸出率可达 65%–85%^[12,34],高于本研究所用的土著兼性营养菌 *A. ferrooxydans* S1-24WXX。在自养型铁/硫氧化菌的浸出体系中常以添加初始浓度 5 g/L Fe²⁺ 的 9K 培养基为基础^[25-26]。这使得体系内能生成更高浓度的 Fe³⁺,从而形成氧化性更强、酸度更高的浸出环境。因此,相较于本研究的兼性营养菌体系,其通常能促进更多的铀释放。本研究中接种该菌的 T_{OM} 组最大铀浸出率为 46.9%,虽低于上述报道值,但相较于非生物对照组,浸出效率提升了约 4 倍(图 5),表明该菌株对铀的浸出仍具有明显强化作用。接菌前后铀释放行为的显著变化进一步印证了该菌株的浸出效能。接菌前, T_{OM} 与 T_{NOM} 组的铀释放率分别仅为 0.93% 与 0.68%;接菌后,两者在第 35 天迅速上升至 46.9% 与 44.2%。这一大幅

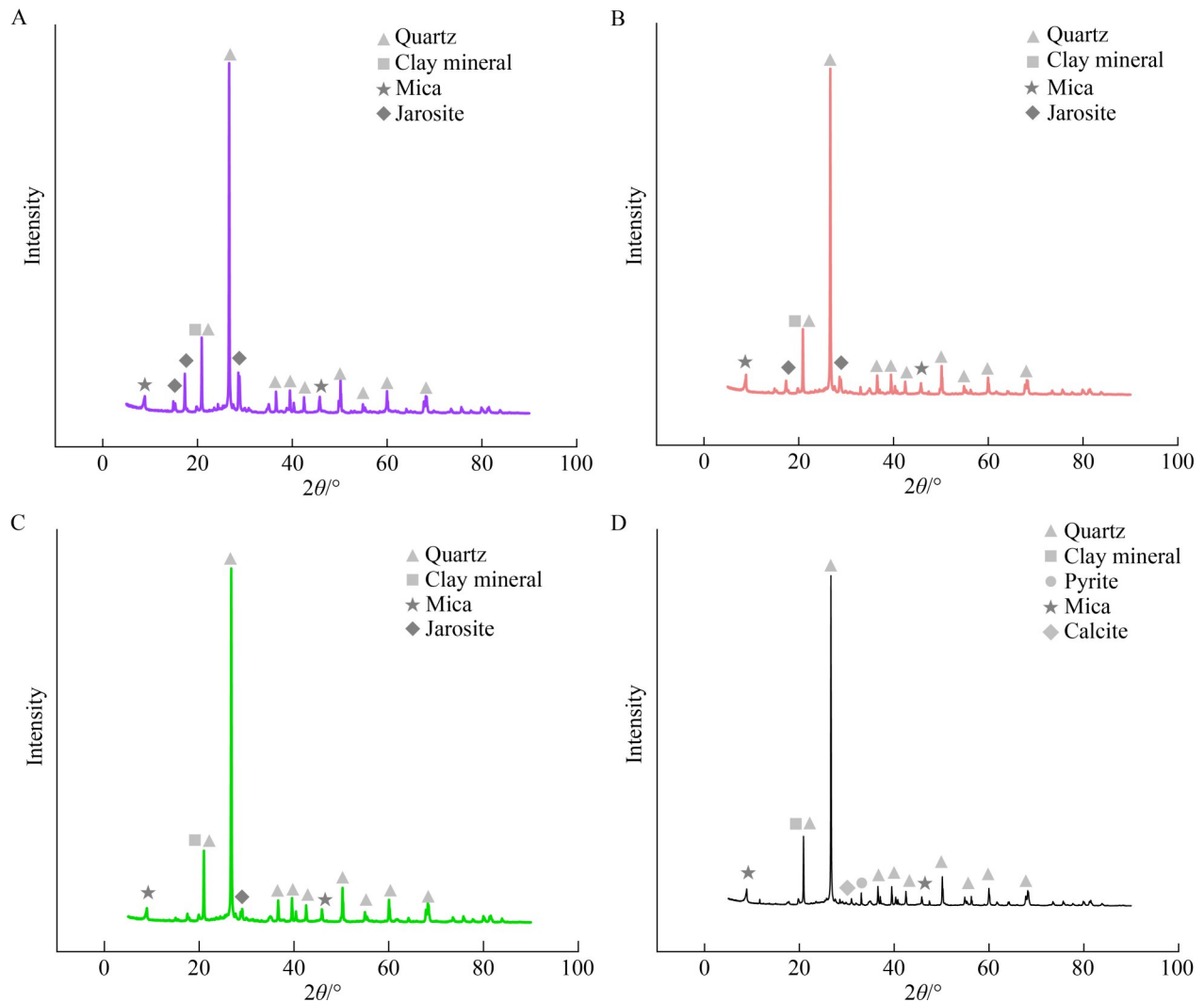


图6 石煤废石样品浸出前后XRD图谱

Figure 6 XRD patterns of the stone coal waste rock sample pre-and post-leaching. A: Inoculated with organic matter (T_{OM}); B: Inoculated without organic matter (T_{NOM}); C: Sterile control (CK); D: Raw ore. The intensity of the characteristic peaks of pyrite decreased significantly after bioleaching, providing mineralogical evidence for its oxidation and the consequent driving of uranium release.

提升反映出 *A. ferrooxydans* S1-24WXX 的代谢活动在驱动铀释放中的关键作用, 证实了其在低品位铀矿石生物冶金中的应用潜力。本研究揭示了该兼性营养菌在铀生物浸出中的重要作用, 并拓宽了对其浸出机制的认识。

除浸出环境外, 矿石中铀的赋存形态也是影响其浸出释放行为的另一根本性因素^[31]。已报道的江西修水地区黑色页岩中铀主要赋存于

易氧化溶解的沥青铀矿和铀石, 在硫酸酸化和高 Fe^{3+} 浓度条件下, 这些铀被氧化形成可溶的铀酰离子和硫酸合铀酰, 从而达到接近 85% 的铀浸出率^[12]。本次研究的石煤废石逐级提取结果表明, 铀主要赋存于可氧化态、可还原态及残渣态, 其中可氧化态铀占比达到 47.6% (表 1); 这主要是由于废石中存在高含量有机质, TOC 含量达到 18% (表 1), 铀主要以铀酰离子或其络

合物形式吸附在有机质中^[1]。然而易于从废石中浸出的水溶态与弱酸提取态铀占比极低(4.0%)，即便在强酸与强氧化条件下，废石中铀也难以被完全释放^[19]，从而在一定程度上限制了其最终的浸出率。

在浸出末期，尽管体系仍维持较强的酸性与氧化条件，铀浸出率却出现小幅下降。这一现象看似矛盾，因为强酸与强氧化环境通常更利于铀的溶解^[35-36]。然而，类似的溶解态金属再沉淀现象已在多项浸出试验研究中被报道^[37-38]。其主要原因在于，浸出后期液相中积累的 SO_4^{2-} 、 Fe^{3+} 、 K^+ 等离子为次生矿物黄钾铁矾的形成提供了条件(图 6)。该矿物对铀具有较强的吸附与共沉淀能力，从而导致液相铀浓度降低。浸出后期 Fe^{3+} 浓度的下降也间接支持了这一推论。这一机制在其他研究中也得到验证。Armstrong 等^[39]发现，爱尔兰西部黑色页岩风化产生的黄钾铁矾可有效固定 U、As、Se 等有害元素。Yu 等^[37]通过逐级提取与长期氧化实验证实，次生含铁矿物(如黄钾铁矾)对溶出金属的吸附是限制其最终释放量的关键因素。Wei 等^[32]的实验进一步提供了直接证据：将浸出中生成的黄钾铁矾分离并进行硫酸清洗，可使其中 31.6% 的金属重新释放，明确揭示了共沉淀是导致浸出率下降的主要原因。

3.2 *Alicyclobacillus ferrooxydans* S1-24WXX 促进铀释放的作用机制

微生物可通过多种途径促进铀的溶解与释放，包括无机酸溶、 Fe^{3+} 氧化溶解以及有机酸络合等。其中，自养菌(例如 *A. ferrooxydans*)浸铀的关键途径是生物源 Fe^{3+} 的氧化作用：细菌催化产生的 Fe^{3+} 充当化学氧化剂，将 U(IV) 转化为 U(VI)，从而大幅提高铀的迁移性^[9,23]。异养菌主要通过代谢产生有机酸与铀络合来实现其迁移^[15,36]。已有研究尝试通过混合嗜酸自养菌与异养菌来优化铀的浸出，试验结果表明异养菌的加入对铀浸出率的增强效果有限^[40]。本研究采

用的土著菌 *Alicyclobacillus ferrooxydans* 为一类嗜酸兼性营养菌，可在 $\text{pH} \leq 6.0$ 的环境下生长，既能以亚铁为能源底物进行自养生长，又能利用糖类、醇类等有机物进行异养代谢^[21]。关于该类特殊的兼性营养菌促进铀释放的机制尚不清楚。根据本研究结果，推断有机酸络合可能并非其在本次实验中促进铀浸出的主导机制，原因如下：首先，实验所用为寡营养培养基，外源添加的葡萄糖与酵母提取物含量极低，分别为 1.0 g/L 和 0.1 g/L，限制了菌体通过异养代谢大量产酸的能力；其次，浸出体系后期始终维持 $\text{pH} < 3.0$ 的强酸性环境。已有研究指出，在此条件下铀的溶解主要受无机酸驱动，有机酸的贡献相对较弱^[41]。最为直接的证据来自 T_{NOM} 组的实验结果，该组未添加任何外源有机质，但其铀浸出率与添加有机质的 T_{OM} 组相当(图 5)。这一结果进一步表明，*A. ferrooxydans* S1-24WXX 对铀浸出的促进作用并非主要依赖于有机酸络合。

虽然黑色岩系中的有机质(干酪根)一直以来被认为是稳定且不易降解的，但从波兰 Kupferschiefer 页岩中萃取的有机质已证实可被土著异养微生物作为唯一碳源和能量来源进行降解^[42]。石煤废石中高含量的有机质可能并不能直接作为菌株 S1-24WXX 的有效生长能源，前期研究显示，在未添加初始有机质的 T_{NOM} 体系中，接菌前后培养液中有有机化合物几乎一致，并未检测到有机质降解的产物释放^[19]。本研究的石煤废石和 Kupferschiefer 页岩中的有机质虽然均为古有机质，但前者并未用氯仿萃取；此外，石煤废石中石英含量较高(图 6)，有机质主要充填于石英孔隙(图 7)，这些因素导致石煤废石中的有机质可能无法直接被菌株 S1-24WXX 有效降解。

除利用有机物外，*A. ferrooxydans* 还被实验证实能够以 Fe^{2+} 和黄铁矿作为能源物质进行生长^[21]，这一特性使其在硫化矿生物冶金领域展现出重要潜力^[43]。石煤废石中黄铁矿含量普遍

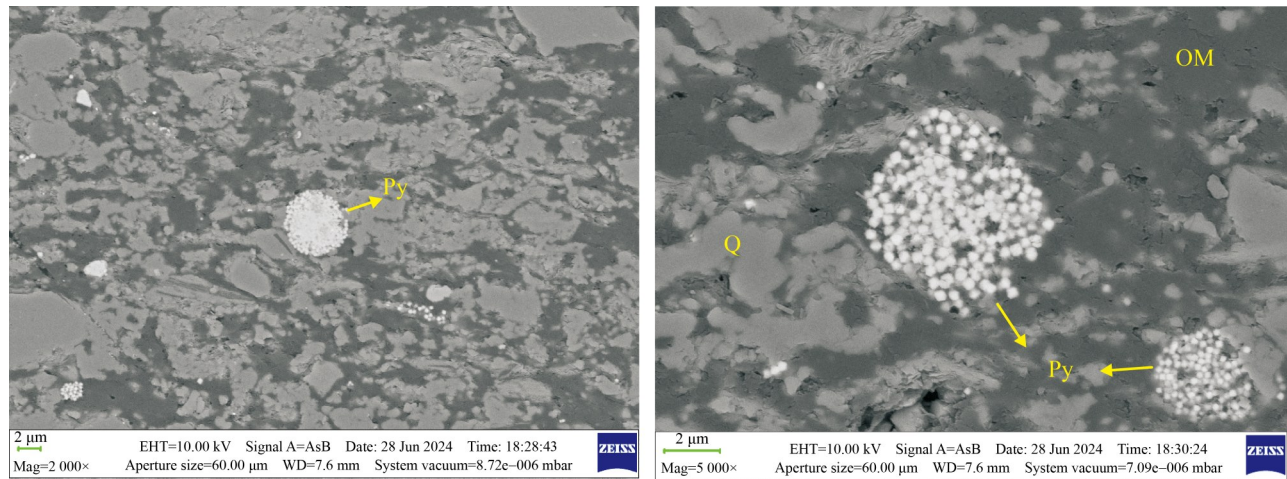


图7 废石中草莓状黄铁矿的背散射扫描电镜照片

Figure 7 Backscattered electron images of framboidal pyrite in the waste rock. Py: Pyrite; Q: Quartz; OM: Organic matter. These images display its typical framboidal microspheroidal aggregates. This porous structure is conducive to contact reactions with microorganisms and leaching agents.

丰富(2%–4%)^[44], 且其中广泛存在易于氧化的草莓状黄铁矿(图7), 该形态被认为是产生酸性矿山排水(acid mine drainage, AMD)的关键物相^[45]。以下实验结果为 *A. ferrooxydans* S1-24WXX 催化黄铁矿氧化提供了直接证据: (1) XRD 分析表明, 与对照组相比, 生物反应器中浸出残渣的黄铁矿特征衍射峰明显减弱甚至消失(图6); (2) 生物反应器体系中的总铁浓度及 $\text{Fe}^{3+}/\text{Fe}^{2+}$ 比值远高于对照组(图4)。这些结果与自养型 *A. ferrooxidans* 的作用机制相似^[28], 证实 *A. ferrooxydans* S1-24WXX 同样具有催化黄铁矿氧化溶解的能力。基于上述结果推断, *A. ferrooxydans* S1-24WXX 促进石煤废石中铀浸出的主要机制为其对黄铁矿的生物氧化作用(图8)。在该过程中, 黄铁矿被氧化生成 H^+ 、 SO_4^{2-} 和 Fe^{2+} , Fe^{2+} 在细菌催化下进一步氧化为对铀具有强溶解能力的 Fe^{3+} , 最终形成具有低 pH、高 Eh 及高 Fe^{3+} 浓度的 AMD 环境, 为铀的浸出释放提供了理想环境(图8)。本研究结果表明, 兼性营养菌 *A. ferrooxydans* S1-24WXX 也可作为铀生物浸出领域中一种极具潜力的功能菌株。

4 结论

本研究通过浸出实验与矿物学分析, 证实土著兼性营养菌 *Alicyclobacillus ferrooxydans* S1-24WXX 能够通过催化石煤废石中黄铁矿的生物氧化, 构建强酸性($\text{pH}<2.0$)、高氧化性($\text{Eh}\approx 600\text{ mV}$)且富含 Fe^{3+} (约 $1\ 000\text{ mg/L}$) 的浸出环境, 从而显著提升铀的浸出效率。在有无外源有机质条件下, 铀浸出率分别达 46.9% 和 44.2%, 较化学浸出提升约 4 倍, 表明其作用机制以无机酸化驱动为主, 而非有机酸络合作用。尽管浸出末期部分铀的浸出率(或浓度)因次生矿物(如黄钾铁矾)的吸附与共沉淀而略有下降, 但该菌株仍展现出在低品位铀资源绿色回收与矿山环境治理中的潜在应用价值。研究结果为兼性营养菌在铀生物浸出领域的应用提供了理论依据与菌种资源。在未来的研究中需系统开展浸出过程中菌株生物量、特定代谢产物及多组学(如转录组、蛋白质组)分析, 以期在分子生物学水平上进一步揭示铀浸出的关键机制。

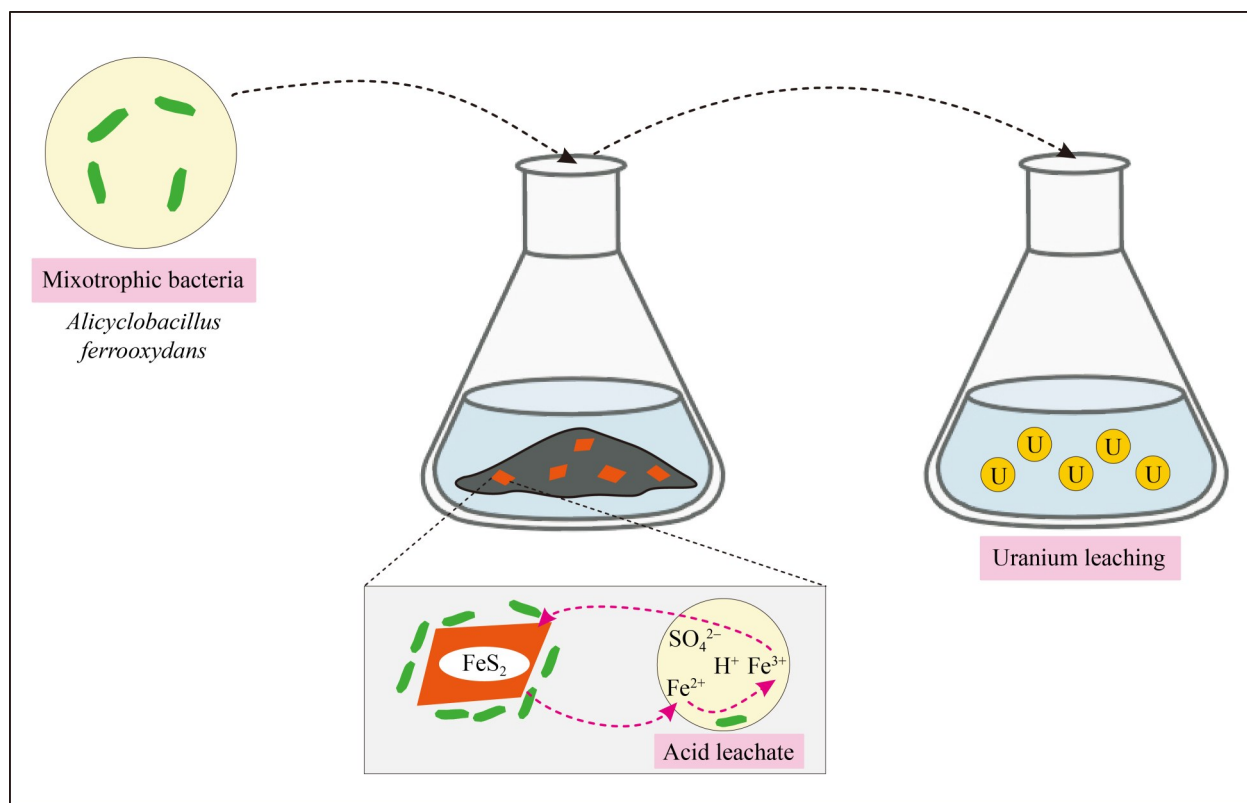


图8 *Alicyclobacillus ferrooxydans* S1-24WXX在石煤废石铀浸出中的作用机制示意图

Figure 8 Schematic diagram of the mechanism of *Alicyclobacillus ferrooxydans* S1-24WXX in uranium leaching from stone coal waste rock.

作者贡献声明

魏信祥：试验设计、论文撰写和修改；曹琪：试验执行、数据收集与处理；李江：结果解释、论文修改；朱芳芳：试验方案优化、论文审阅。

作者利益冲突公开声明

作者声明不存在任何可能会影响本文所报告工作的已知经济利益或个人关系。

参考文献

- [1] Dai SF, Zheng X, Wang XB, Finkelman RB, Jiang YF, Ren DY, Yan XY, Zhou YP. Stone coal in China: a review[J]. *International Geology Review*, 2018, 60(5/6): 736-753.
- [2] Wei XX, Xu NZ, Chen L, Chen JG, Li J. Occurrence, mobility, and potential risk of uranium in an abandoned stone coal mine of Jiangxi Province, China[J]. *Environmental Earth Sciences*, 2024, 83(18): 531.
- [3] 许乃政, 匡福祥, 叶隽, 张麟熹, 魏信祥, 曾文乐, 钟启龙. 华东地区含煤岩系天然放射性水平与生态健康风险评估[J]. *中国地质*, 2021, 48(6): 1790-1803.
Xu NZ, Kuang FX, Ye J, Zhang LX, Wei XX, Zeng WL, Zhong QL. Natural radioactive level and ecological health assessment of coal-bearing strata in the East China[J]. *Geology in China*, 2021, 48(6): 1790-1803 (in Chinese).
- [4] 周思聪, 李子颖, 郭建, 蔡煜琦, 聂江涛. 核能发展新形势下我国铀资源保障研究[J]. *世界核地质科学*, 2024, 41(4): 703-711, 731.
Zhou SC, Li ZY, Guo J, Cai YQ, Nie JT. The security of uranium resource demand under the new development situation of nuclear energy in China[J]. *World Nuclear Geoscience*, 2024, 41(4): 703-711, 731 (in Chinese).
- [5] 张鸿源, 朱令仪, 马宠. 湖北广石崖石煤提取钒、铀、钼、钾的试验研究[J]. *矿产综合利用*, 1981, 2(4): 8-19.
Zhang HY, Zhu LY, Ma C. Experimental study on extraction of vanadium, uranium, molybdenum and potassium from stone coal in Guangshiya, Hubei Province[J]. *Multipurpose Utilization of Mineral Resources*, 1981, 2(4):8-19 (in Chinese).
- [6] 吴培生, 宋文兰, 李玉莲, 李子年. 某碳硅泥岩型铀矿石浸出性能的研究[J]. *铀矿冶*, 1983, 2(3): 21-27.

- Wu PS, Song WL, Li YL, Li ZN. Inquiry into leaching characteristics of a certain uranium ore of carbonaceous and silicious mudstone type[J]. Uranium Mining and Metallurgy, 1983, 2(3): 21-27 (in Chinese).
- [7] 杨建明, 段仲源, 熊韶峰, 何建. 碳硅泥岩型铀矿床地质特征及可浸性分析[J]. 有色金属(矿山部分), 2003, 55(5): 12-14, 42.
- Yang JM, Duan ZY, Xiong SF, He J. Geological characteristics and leachability analysis of a carbonaceous-siliceous-argillaceous type uranium deposit[J]. Nonferrous Metals (Mining Section), 2003, 55(5): 12-14, 42 (in Chinese).
- [8] Bhargava SK, Ram R, Pownceby M, Grocott S, Ring B, Tardio J, Jones L. A review of acid leaching of uraninite[J]. Hydrometallurgy, 2015, 151: 10-24.
- [9] 王事成, 杨健, 张爽, 刘涛, 盛亚男, 晏磊. 电场强化嗜酸性氧化亚铁硫杆菌 (*Acidithiobacillus ferrooxidans*) MA-Y1 固定化细胞浸出废弃电路板的铜和镍[J]. 微生物学报, 2025, 65(5): 2157-2174.
- Wang SC, Yang J, Zhang S, Liu T, Sheng YN, Yan L. An electric current improves Cu and Ni leaching from waste printed circuit boards by immobilized *Acidithiobacillus ferrooxidans* MA-Y1[J]. Acta Microbiologica Sinica, 2025, 65(5): 2157-2174 (in Chinese).
- [10] 李敏, 陈思铭, 王长远, 史新悦, 张宝刚. 生物淋洗修复钒污染土壤的性能与机理研究[J]. 微生物学报, 2023, 63(6): 2204-2219.
- Li M, Chen SM, Wang CY, Shi XY, Zhang BG. Performance and mechanism of bioleaching remediation of vanadium contaminated soil[J]. Acta Microbiologica Sinica, 2023, 63(6): 2204-2219 (in Chinese).
- [11] Kaksonen AH, Lakaniemi AM, Tuovinen OH. Acid and ferric sulfate bioleaching of uranium ores: a review[J]. Journal of Cleaner Production, 2020, 264: 121586.
- [12] Wang XG, Li P, Liu YJ, Sun ZX, Chai LY, Min XB, Guo YD, Zheng ZH, Ke Y, Liang YJ. Uranium bioleaching from low-grade carbonaceous-siliceous-argillaceous type uranium ore using an indigenous *Acidithiobacillus ferrooxidans*[J]. Journal of Radioanalytical and Nuclear Chemistry, 2018, 317(2): 1033-1040.
- [13] Zhang H, Shi JX, Chen CB, Yang M, Lu JP, Zhang BG. Heterotrophic bioleaching of vanadium from low-grade stone coal by aerobic microbial consortium[J]. International Journal of Environmental Research and Public Health, 2022, 19(20): 13375.
- [14] Xia QY, Zhang LM, Dong HL, Li ZY, Zhang YY, Hu JL, Chen HY, Chen Y. Bio-weathering of a uranium-bearing rhyolitic rock from Xiangshan uranium deposit, Southeast China[J]. Geochimica et Cosmochimica Acta, 2020, 279: 88-106.
- [15] Wang YD, Li GY, Ding DX, Zhou ZX, Deng QW, Hu N, Tan Y. Uranium leaching using mixed organic acids produced by *Aspergillus niger*[J]. Journal of Radioanalytical and Nuclear Chemistry, 2013, 298(2): 769-773.
- [16] Kostudis S, Bachmann K, Kutschke S, Pollmann K, Gutzmer J. Leaching of copper from Kupferschiefer by glutamic acid and heterotrophic bacteria[J]. Minerals Engineering, 2015, 75: 38-44.
- [17] Zia-Ul-Haq M, Anjum F, Bukhari SA, Shahid M, Akcil A, Tahir A, Jaafar HZE, Samota I. Bio-mechanical leaching of uranium from low grade black shale[J]. Environmental Engineering and Management Journal, 2015, 14(12): 2939-2946.
- [18] Méndez-García C, Peláez AI, Mesa V, SÁnchez J, Golyshina OV, Ferrer M. Microbial diversity and metabolic networks in acid mine drainage habitats[J]. Frontiers in Microbiology, 2015, 6: 475.
- [19] 魏信祥. 江西上饶某废弃石煤矿山铀污染特征及迁移机制[D]. 南昌: 东华理工大学, 2024.
- Wei XX. Characteristics and migration mechanism of uranium pollution in an abandoned stone coal mine in Shangrao, Jiangxi Province[D]. Nanchang: East China University of Technology, 2024 (in Chinese).
- [20] 郭正义. 江西的石煤资源及综合开发问题[J]. 江西能源, 1990(3): 4-8.
- [21] Jiang CY, Liu Y, Liu YY, You XY, Guo X, Liu SJ. *Alicyclobacillus ferrooxydans* sp. nov., a ferrous-oxidizing bacterium from solfataric soil[J]. International Journal of Systematic and Evolutionary Microbiology, 2008, 58(12): 2898-2903.
- [22] Xie T, Lian B, Chen C, Qian TW, Liu XX, Shang ZR, Li T, Wang RQ, Wang ZM, Zhang AM, Zhu J. Leaching behaviour and mechanism of U, ²²⁶Ra and ²¹⁰Pb from uranium tailings at different pH conditions[J]. Journal of Environmental Radioactivity, 2023, 270: 107300.
- [23] Watling HR, Collinson DM, Fjastad S, Kaksonen AH, Li J, Morris C, Perrot FA, Rea SM, Shiers DW. Column bioleaching of a polymetallic ore: effects of pH and temperature on metal extraction and microbial community structure[J]. Minerals Engineering, 2014, 58: 90-99.
- [24] Lin H, Li GY, Dong YB, Li J. Effect of pH on the release of heavy metals from stone coal waste rocks[J]. International Journal of Mineral Processing, 2017, 165: 1-7.
- [25] 王学刚, 孙占学, 李江, 刘亚洁, 郭亚丹. 相山矿田邹家山铀矿床低品位铀矿生物堆浸试验[J]. 东华理工大学学报(自然科学版), 2019, 42(4): 401-405, 454.
- Wang XG, Sun ZX, Li J, Liu YJ, Guo YD. Heap bioleaching of low-grade uranium ore of Zoujiashan uranium deposit in Xiangshan orefield[J]. Journal of East China University of Technology (Natural Science Edition), 2019, 42(4): 401-405, 454 (in Chinese).
- [26] Wang XG, Liu YJ, Sun ZX, Li J, Chai LY, Min XB, Guo YD, Li P, Zhou ZK. Heap bioleaching of uranium from low-grade granite-type ore by mixed acidophilic microbes[J]. Journal of Radioanalytical and Nuclear Chemistry, 2017, 314(1): 251-258.
- [27] Bhatti TM. Bioleaching of organic carbon rich polymetallic black shale[J]. Hydrometallurgy, 2015, 157: 246-255.
- [28] Baker BJ, Banfield JF. Microbial communities in acid mine drainage[J]. FEMS Microbiology Ecology, 2003, 44(2): 139-152.
- [29] Singer PC, Stumm W. Acidic mine drainage: the rate-determining step[J]. Science, 1970, 167(3921): 1121-1123.

- [30] Buriti MS, Poulain M, Cézac P, Casás L. K-jarosite precipitation kinetics at low-moderate temperatures: factors affecting mechanism, formation rates, solid morphology and crystallinity[J]. *Hydrometallurgy*, 2025, 235: 106474.
- [31] Lee JU, Kim SM, Kim KW, Kim IS. Microbial removal of uranium in uranium-bearing black shale[J]. *Chemosphere*, 2005, 59(1): 147-154.
- [32] Wei DP, Liu T, Zhang YM, Cai ZL, He JT, Xu CB. Vanadium bioleaching behavior by *Acidithiobacillus ferrooxidans* from a vanadium-bearing shale[J]. *Minerals*, 2018, 8(1): 24.
- [33] Yin ML, Sun J, Chen YH, Wang J, Shang JY, Belshaw N, Shen CC, Liu J, Li HS, Linghu WS, Xiao TF, Dong XJ, Song G, Xiao EZ, Chen DY. Mechanism of uranium release from uranium mill tailings under long-term exposure to simulated acid rain: Geochemical evidence and environmental implication[J]. *Environmental Pollution*, 2019, 244: 174-181.
- [34] Wang XG, Sun ZX, Liu YJ, Min XB, Guo YD, Li P, Zheng ZH. Effect of particle size on uranium bioleaching in column reactors from a low-grade uranium ore[J]. *Bioresource Technology*, 2019, 281: 66-71.
- [35] Huang XX, Dou Y, Yang B, Ding Y. Immobilization and release behaviors of uranium mediated by the redox processes between manganese oxides and dissolved organic matter: effects of pH and goethite[J]. *Journal of Hazardous Materials*, 2025, 490: 137860.
- [36] Bhatti TM, Tuovinen OH. Bioleaching of uranium from ores and rocks using filamentous fungi[J]. *Frontiers in Microbiology*, 2025, 16: 1523962.
- [37] Yu CX, Lavergren U, Peltola P, Drake H, Bergbäck B, Åström ME. Retention and transport of arsenic, uranium and nickel in a black shale setting revealed by a long-term humidity cell test and sequential chemical extractions[J]. *Chemical Geology*, 2014, 363: 134-144.
- [38] Khoern K, Sakaguchi A, Tomiyama S, Igarashi T. Long-term acid generation and heavy metal leaching from the tailings of Shimokawa mine, Hokkaido, Japan: column study under natural condition[J]. *Journal of Geochemical Exploration*, 2019, 201: 1-12.
- [39] Armstrong JGT, Parnell J, Bullock LA, Boyce AJ, Perez M, Feldmann J. Mobilisation of arsenic, selenium and uranium from Carboniferous black shales in west Ireland[J]. *Applied Geochemistry*, 2019, 109: 104401.
- [40] 王有团, 李广悦, 刘玉龙, 王永东, 丁德馨. JX嗜酸异养菌与氧化亚铁硫杆菌联合浸铀的研究[J]. *有色金属(冶炼部分)*, 2010(2): 42-45, 54.
Wang YT, Li GY, Liu YL, Wang YD, Ding DX. Experimental studies of multi-strain co-leaching of uranium ore with JX-acidophilus heterotrophic bacteria and *Thiobacillus ferrooxidans*[J]. *Nonferrous Metals (Extractive Metallurgy)*, 2010(2): 42-45, 54 (in Chinese).
- [41] Abhilash, Singh S, Mehta KD, Kumar V, Pandey BD, Pandey VM. Dissolution of uranium from silicate-apatite ore by *Acidithiobacillus ferrooxidans*[J]. *Hydrometallurgy*, 2009, 95(1/2): 70-75.
- [42] Matlakowska R, Sklodowska A. Biodegradation of Kupferschiefer black shale organic matter (Fore-Sudetic Monocline, Poland) by indigenous microorganisms[J]. *Chemosphere*, 2011, 83(9): 1255-1261.
- [43] 孟春瑜, 刘文彦, 刘兴宇, 陈勃伟, 温建康. *Alicyclobacillus* 属细菌及其在生物冶金中的研究进展[J]. *矿冶*, 2015, 24(4): 43-48, 59.
Meng CY, Liu WY, Liu XY, Chen BW, Wen JK. Review on the genus *Alicyclobacillus* and the study on their biohydrometallurgy application[J]. *Mining and Metallurgy*, 2015, 24(4): 43-48, 59 (in Chinese).
- [44] 朱丽英. 早古生代高变质藻煤的煤岩特征及其地质意义[J]. *地质论评*, 1983, 29(3): 245-261.
Zhu LY. Petrography of early Paleozoic highly metamorphosed boghead coal and its geological significance[J]. *Geological Review*, 1983, 29(3): 245-261 (in Chinese).
- [45] Acharya BS, Kharel G. Acid mine drainage from coal mining in the United States: an overview[J]. *Journal of Hydrology*, 2020, 588: 125061.