

南方离子型稀土矿山垂直剖面微生物群落结构特征及其对环境因子的响应

陈娴¹, 崔熙雯¹, 韩海斌¹, 陈涵冰², 江仰龙³, 王小闽¹, 陈志彪⁴, 张勇¹, 张虹¹, 韩永和^{1*}

- 1 福建师范大学 环境与资源学院, 福建省污染控制与资源循环利用重点实验室, 福建 福州
- 2 福建师范大学 生命科学学院, 福建 福州
- 3 中稀(福建)稀土矿业有限公司长汀分公司, 福建 龙岩
- 4 福建师范大学 地理科学学院, 湿润亚热带山地生态国家重点实验室培育基地, 福建 福州

陈娴, 崔熙雯, 韩海斌, 陈涵冰, 江仰龙, 王小闽, 陈志彪, 张勇, 张虹, 韩永和. 南方离子型稀土矿山垂直剖面微生物群落结构特征及其对环境因子的响应[J]. 微生物学报, 2025, 65(6): 2736-2755.

CHEN Xian, CUI Xiwen, HAN Haibin, CHEN Hanbing, JIANG Yanglong, WANG Xiaomin, CHEN Zhibiao, ZHANG Yong, ZHANG Hong, HAN Yonghe. Microbial community structure characteristics in the vertical profile of an ion-adsorbed rare earth mine in southern China and their responses to environmental factors[J]. *Acta Microbiologica Sinica*, 2025, 65(6): 2736-2755.

摘要: 离子型稀土矿是国际上备受关注的战略资源, 对我国多个产业的发展至关重要。然而, 大规模的开采活动引发了土壤退化、营养流失和重金属污染等问题。【目的】分析离子型稀土矿山垂直剖面上微生物的群落结构特征及其对环境因子的响应, 了解微生物群落沿垂直剖面的深度分异规律及其与环境因子的关系, 为污染矿区土壤的生态修复提供参考。【方法】以离子型稀土矿山 1-15 m 深的土壤样品为研究对象, 分析土壤的理化性质; 采用高通量测序技术探究矿山垂直剖面上土壤微生物的分布规律并构建环境因子与微生物群落演替的关系。【结果】伴随矿山深度的增加, 土壤 pH 值和总碳(total carbon, TC)逐渐降低; 氨氮(ammonia nitrogen, NH₃-N)是矿山土壤的主要氮素存在形态, 在中深层土壤中可达 13.0 mg/kg; 铁(iron, Fe)、镁(magnesium, Mg)和总稀土元素(total rare earth elements, TREEs)含量颇丰, 且在深层土壤中聚集程度较高。微生物群落在矿山垂直剖面上呈现出明显的演替规律; 其中, α 多样性指数 Chao1 (丰富性指数)和 Shannon (多样性指数)等提示土壤微生物群落多样性随深度增加而降低, 而 β 多样性指数如主成分分析(principal component analysis, PCA)和主坐标轴分析(principal co-ordinates analysis, PCoA)表明各层级间聚类差异显著。相关性分析结果显示, 环境因子可调控微生物群落结构分异, 土壤各剖面层级

资助项目: 福建师范大学科技创新团队培育计划(Y0720409B06); 福建师范大学“宝琛计划”青年英才项目

This work was supported by the Science and Technology Innovation Team Training Program of Fujian Normal University (Y0720409B06) and the “Bao-Chen Plan” for Young Talents of Fujian Normal University.

*Corresponding author. E-mail: yghan@fjnu.edu.cn

Received: 2025-04-22; Accepted: 2025-05-07; Published online: 2025-05-15

间存在不同的土壤养分循环特征。绿屈挠菌门(*Chloroflexota*)、假单胞菌门(*Pseudomonadota*)、放线菌门(*Actinomycetota*)和酸杆菌门(*Acidobacteriota*)是矿区土壤的优势细菌门类,在生物地球化学循环过程中可能发挥着重要作用。矿山土壤微生物存在层级演替规律:浅层土壤的优势菌群为绿屈挠菌门、酸杆菌门和放线菌门;中间层绿屈挠菌门的相对丰度下降,假单胞菌门逐渐占据优势地位,其相对丰度达60%;在深层极度厌氧环境中,假单胞菌门通过代谢适应性在寡营养条件下演替为优势菌群(相对丰度达70%)。上述微生物在土壤碳氮循环过程中发挥了重要作用。在碳循环方面,浅层土壤微生物以卡尔文循环主导固碳过程;中间层呈现出微氧-厌氧过渡带环境,促进微生物以糖酵解途径和三羧酸循环为主代谢途径以满足生长需求;深层土壤的厌氧环境促使微生物以发酵为主代谢方式。在氮循环方面,浅层土壤微生物以异化硝酸盐还原成铵(dissimilatory nitrate reduction to ammonium, DNRA)为主代谢方式,中间过渡层微生物在反硝化过程中占据重要地位,而深层厌氧环境的微生物以DNRA过程为主和反硝化作用为辅的双重代谢体系维持生长,其氮转化强度远高于浅层土壤。【结论】离子型稀土矿山垂直剖面的微生物群落呈现明显的分异规律且与多个环境因子密切相关,提示其在矿区土壤物质循环中的潜在作用,可为未来调控稀土矿区污染修复提供科学依据。

关键词: 稀土; 土壤剖面; 微生物群落; 功能分析; 生态修复

Microbial community structure characteristics in the vertical profile of an ion-adsorbed rare earth mine in southern China and their responses to environmental factors

CHEN Xian¹, CUI Xiwen¹, HAN Haibin¹, CHEN Hanbing², JIANG Yanglong³, WANG Xiaomin¹, CHEN Zhibiao⁴, ZHANG Yong¹, ZHANG Hong¹, HAN Yonghe^{1*}

1 Fujian Key Laboratory of Pollution Control and Resource Reuse, College of Environmental and Resource Sciences, Fujian Normal University, Fuzhou, Fujian, China

2 College of Life Science, Fujian Normal University, Fuzhou, Fujian, China

3 Changting Branch of Zhongxi (Fujian) Rare Earth Mining Co., Ltd., China Rare Earth Group, Longyan, Fujian, China

4 State Key Laboratory for Subtropical Mountain Ecology of the Ministry of Science and Technology and Fujian Province, School of Geographical Sciences, Fujian Normal University, Fuzhou, Fujian, China

Abstract: Ion-adsorbed rare earth ore is a strategically important resource of global concern, playing a vital role in developing multiple industries in China. However, large-scale mining activities have led to soil degradation, nutrient losses, and heavy metal pollution. **[Objective]** To analyze the microbial community structure in the vertical profile of an ion-adsorbed rare earth mine and its response to environmental factors, exploring the depth-dependent variation pattern of microbial communities and their relationship with environmental variables. The findings will provide a scientific basis for the ecological restoration of polluted mining areas. **[Methods]** The soil samples were collected from an ion-adsorbed rare earth mine within the depth range of 1–15 m,

and the physicochemical properties of the soil were analyzed. High-throughput sequencing was employed to investigate the distribution patterns of soil microorganisms along the vertical profile of the mine and to establish the relationships between environmental factors and microbial community succession. **[Results]** As the mining depth increased, soil pH and total carbon (TC) gradually decreased. Ammonia nitrogen ($\text{NH}_3\text{-N}$) was the dominant N form in the mine soil, reaching up to 13.0 mg/kg in the intermediate soil layers. Iron (Fe), magnesium (Mg), and total rare earth elements (TREEs) were abundant, with higher accumulation levels in deeper soil layers. The microbial communities exhibited a distinct succession pattern along the vertical profile of the mine. Alpha diversity indexes (e.g., Chao1 for richness and Shannon for diversity) indicated a decline in soil microbial diversity with the increase in depth. In contrast, beta diversity analyses such as principal component analysis (PCA) and principal co-ordinates analysis (PCoA) revealed significant clustering differences among soil layers. Correlation analysis demonstrated that environmental factors regulated microbial community differentiation, and the soil nutrient cycling characteristics were distinct across different depth layers. The dominant bacterial phyla in the mine soil included *Chloroflexota*, *Pseudomonadota*, *Actinomycetota*, and *Acidobacteriota*, which likely played crucial roles in biogeochemical cycles. The microbial succession in the mine soil followed a depth-dependent pattern. Specifically, *Chloroflexota*, *Acidobacteriota*, and *Actinomycetota* predominated in the surface soil. In intermediate layers, the relative abundance of *Chloroflexota* declined, while *Pseudomonadota* became dominant with a relative abundance of 60%. In deep layers with extreme anaerobic environments, *Pseudomonadota* adapted metabolically to oligotrophic conditions, emerging as the dominant group with a relative abundance of 70%. These microorganisms play vital roles in the cycling of soil carbon (C) and nitrogen (N). For C cycling, surface microorganisms primarily relied on the Calvin cycle for C fixation. Microorganisms adopt a glycolysis strategy and the TCA cycle to meet metabolic demands in intermediate layers, where a microaerobic-anaerobic transition occurs. Deep-layer anaerobic conditions drove microorganisms to employ fermentation as the main metabolic pathway. As for N cycling, surface microorganisms mainly adopted dissimilatory nitrate reduction to ammonium (DNRA); microorganisms in intermediate layers were pivotal in denitrification; deep-layer anaerobic microorganisms employed a dual metabolic system of DNRA (primary) and denitrification (secondary), exhibiting significantly higher N transformation intensity than surface microorganisms. **[Conclusion]** The microbial communities in the vertical profile of the ion-adsorbed rare earth mine exhibit a distinct differentiation pattern and are closely correlated with multiple environmental factors, suggesting their potential role in the nutrient cycling of the mine soil. The findings provide a scientific basis for future regulation and remediation of pollution in rare earth mining areas.

Keywords: rare earth; soil profile; microbial communities; functional analysis; ecological remediation

稀土(rare earth, RE)是指元素周期表第三副族中原子序数 51–71 的镧系元素(lanthanides)及钪(scandium, Sc)、钇(yttrium, Y)共 17 种元素的

总称。根据稀土元素(RE elements, REEs)的电子层结构和物理化学性质的差异, 可将其分为轻稀土和重稀土。轻稀土包括镧(lanthanum, La)、

铈 (cerium, Ce)、镨 (praseodymium, Pr)、钕 (neodymium, Nd)、钐 (samarium, Sm)、钷 (promethium, Pm)和铕(europium, Eu), 重稀土包括钆 (gadolinium, Gd)、铽 (terbium, Tb)、镝 (dysprosium, Dy)、铥 (holmium, Ho)、铒 (erbium, Er)、铥 (thulium, Tm)、镱 (ytterbium, Yb)、镱 (lutetium, Lu)、铪和铪^[1-2]。中国的稀土矿资源储备丰富, 稀土开采量位居世界第一^[1,3]。我国南北方稀土资源分布存在差异, 表现出“南重”(南方离子型中重稀土)、“北轻”(北方矿石型轻稀土)的分异特点; 其中, 内蒙古白云鄂博矿区因盛产轻稀土而享誉世界, 而南方离子型中重稀土矿主要分布于福建省、江西省、广东省等区域。稀土在新能源(如永磁体、汽车电池)、生物医学、国防军事等领域具有不可替代的价值, 素有“工业维生素”之美誉^[4], 是现代工业发展和绿色能源革命的战略资源^[3-4]。稀土产业的发展牵涉高新技术的创新与产业进步, 但日益增长的应用需求导致了大规模的开采活动, 这对稀土矿山的生态系统构成了多重影响^[5-7]。例如, 离子型稀土矿的原位开采活动需移除山体表层植被, 并依赖于高浓度浸提剂如硫酸铵(浓度为0.5%–2%)或硫酸镁(浓度为1%–2%)的持续灌注^[8-9], 通过离子交换作用将吸附态稀土离子从矿物中浸出。上述开采活动易使稀土、重金属和浸提剂等通过淋溶、风化作用流入周围环境, 造成重金属和氨氮(ammonia nitrogen, NH₃-N)污染、土壤退化(养分流失), 引发生态风险^[10]。

微生物在矿物溶解、稀土吸附和土壤养分循环等方面的作用已得到广泛报道。多种微生物如酸硫杆菌(*Acidithiobacillus*)和嘉利翁氏菌(*Gallionella*)可通过分泌有机酸或驱动铁/硫氧化溶解稀土矿物, 进而影响其环境行为^[11]。此外, 扭托甲基杆菌(*Methylobacterium extorquens*)、有效慢生根瘤菌(*Bradyrhizobium diazoefficiens*)、恶臭假单胞菌(*Pseudomonas putida*)和夏栎汉斯施莱格尔菌(*Hansschlegelia quercus*)等诸多微生物的多个生理代谢过程需依赖稀土离子作为酶的

辅因子^[12]。近来, 扭托甲基杆菌产生的一种镧系元素结合分子 lanmodulin (LanM)已被改造并用于选择性回收稀土元素^[13]。研究指出, 微生物还在碳、氮、磷、硫等营养元素的生物地球化学循环中发挥着重要作用, 暗示其代谢活动是驱动矿区土壤养分恢复和生态修复的关键因素^[14-15]。稀土(浓度与赋存形态)、土壤 pH 值等环境因子也会影响微生物群落结构及其对污染物和土壤养分的功能响应^[16]。例如, 相较于周边环境, 废弃的稀土矿区土壤的微生物多样性与群落结构发生了显著变化^[16-18]。然而, 当前研究多聚焦稀土矿区表层土壤或尾矿的微生物群落特征及其潜在功能^[17,19], 尚缺乏对矿山垂直剖面上微生物的梯度变化规律及其与环境因子关系的系统认识。因矿山垂直剖面存在特殊的地球化学性质(如高浓度稀土、梯度变化的环境因子)^[10], 该特性有助于富集适应高稀土浓度和低养分含量的特征菌群。因此, 深入探索稀土矿山垂直剖面的微生物群落结构特征及其生态功能可为筛选特征微生物并为丰富微生物对污染物转化和养分循环的理解提供新的研究视角^[20]。

围绕稀土矿山垂直剖面微生物的分布规律及其功能特征, 以福建省长汀县某离子吸附型稀土矿山为采样点, 采集矿山 1–15 m 垂直剖面的土壤样品。研究内容包括: (1) 分析土壤理化性质并通过高通量测序技术研究垂直剖面上微生物的群落分异规律; (2) 运用冗余度分析 (redundancy analysis, RDA) 和皮尔逊 (Pearson) 分析微生物群落与理化性质的关系, 明确引起微生物群落变化的主要环境因素; (3) 通过 DiTing 分析明确垂直剖面上微生物群落的分布特征, 了解稀土元素、环境因子对微生物群落的驱动效应。研究结果可深化对微生物响应极端环境的认识, 有助于评估开采活动对土壤养分循环的长期影响并为矿山污染的生物修复与资源可持续开发提供理论依据。

1 材料与amp;方法

1.1 采样区域

本研究所用土壤采自福建省长汀县某离子吸附型稀土矿山。该区域主要以矿物晶粒粗大的黑云母花岗岩长期风化而发育成的红壤为主。由于地形破碎，研究区域风化壳厚度普遍达 20 m，风化壳中富含多种可吸附稀土元素的黏土矿物(如高岭石和埃洛石)，为离子吸附型稀土矿的形成提供了良好的地质条件^[21]。

1.2 样品采集

使用犀牛牌钻孔机(Rhino 公司)采集矿山垂直剖面的土壤样本，钻孔深度达地下 15 m，样本采集点间隔为 1 m，每个采样点均设置 3 个平行样本单元，共获取 45 份土壤样本。由于开采活动的影响(如表层植被清除、钻孔)，矿山浅层(1–3 m)土壤受环境扰动较大，而深层(>10 m)因长期的封闭性地质环境形成稳定状态，稀土元素会在垂直方向发生迁移并呈现出一定的分异规律。本研究将垂直剖面划分为浅层(D1–D3, 1–3 m)、中层(D4–D9, 4–9 m)和深层(D10–D15, 10–15 m)以揭示不同深度微生物群落的分异规律。

样本经分类标记后迅速转至–80 °C冰箱中保存，备用。部分土壤样品经去除石块和动植物残体后自然风干，用玛瑙研钵将土壤研磨成粉末并过筛(0.074 mm 筛网)，以供后续理化性质测定；另一部分样品用于 DNA 提取，以便开展土壤微生物的群落结构分析。

1.3 土壤理化性质的表征

本研究主要关注土壤 pH、总碳(total carbon, TC)、氮(nitrogen, N)、磷(phosphorus, P)、铁(iron, Fe)、镁(magnesium, Mg)和稀土等各项理化指标。(1) 土壤 pH 值：采用电位法测定土壤 pH 值^[15]。准确称取 10 g 风干土壤样品与 25 mL 去离子水(土水质量比=1:2.5)混合均匀，充分搅拌后静置 30 min，采用经校准后的 pH 计测量上清

液的 pH 值。(2) 土壤 TC 含量参照高温燃烧-红外检测法测定^[15]，样品经充分烘干研磨后使用元素分析仪(Elementar 公司)完成分析测定。(3) 土壤总磷(total P, TP)、无机磷(inorganic P, IP)和有机磷(organic P, OP)含量参照钼酸铵分光光度法测定^[22]。其中，TP 的测定需将样品经硫酸-高氯酸(体积比=4:1)消解，IP 直接取滤液加入钼锑抗显色剂，于 700 nm 波长下测定吸光度；鉴于 OP 含量无法直接测定，样品经马弗炉预处理 1 h (550 °C)后，用 0.25 mol/L H₂SO₄ 提取土壤 IP，OP 含量为 TP 与 IP 的差值。(4) 土壤硝态氮(nitrate N, NO₃-N)、亚硝态氮(nitrite N, NO₂-N)和 NH₃-N 的含量通过氯化钾溶液提取-分光光度法进行测定^[15]。(5) Fe 和 Mg 的测定：土壤样品经硝酸-高氯酸消解后定容，冷却、过滤(0.45 μm 滤膜)后，通过电感耦合等离子体发射光谱仪(ICP-OES) (PerkinElmer 公司) 进行测定^[23]。(6) 稀土元素总量(total REEs, TREEs)采用电感耦合等离子体质谱仪(ICP-MS) (PerkinElmer 公司) 进行测定。样品经石墨消解仪(Environmental Express 公司) (硝酸-过氧化氢体系)完全消解，按要求过滤和稀释后，测定 15 种稀土元素的特征波长并计算其浓度，结果以质量比(mg/kg)表示^[24]。

1.4 微生物群落分析

1.4.1 微生物的高通量测序

将存于–80 °C冰箱中的土壤取出，使用 E.Z.N.A. Soil DNA Kit (Omega Bio-Tek 公司)提取土壤样本的总 DNA，其浓度和质量由 NanoDrop 2000 (ThermoFisher Scientific 公司)测定。采用引物 338F (5'-ACTCCTACGGGAGGC AGCAG-3') 和 806R (5'-GGACTACHVGGGTW TCTAAT-3') 对微生物 16S rRNA 基因片段的 V3–V4 区进行 PCR 扩增。PCR 反应由北京奥维森基因科技有限公司完成。通过 Agencourt AMPure XP 试剂盒(Beckman Coulter 公司)对 PCR 产物进行纯化，并采用 Caliper LabChip GX Touch HT (PerkinElmer 公司)测定 PCR 产物的浓度和质量。经纯化的 PCR 产物通过 Illumina

MiSeq PE300 平台(Illumina 公司)进行 16S rRNA 基因的扩增子测序(北京奥维森基因科技有限公司)。原始数据提交至 NCBI 的 Sequence Read Archive 数据库(<https://www.ncbi.nlm.nih.gov/sra>)保存, 登录号为 PRJNA1253389。根据 barcode 序列将原始数据拆分为不同样本后, 利用 Pear (v0.9.6)软件对这些样本数据进行过滤与拼接处理^[25]。运用 Vsearch (v2.7.1)软件的 Uchime 算法将拼接后的序列与 GOLD 数据库(<https://gold.jgi.doe.gov/>)进行比对, 去除嵌合体和长度 <230 bp 的短序列。采用 UPARSE 算法对优质序列进行聚类, 以 97% 的序列相似度划分操作分类单元 (operational taxonomic unit, OTU)^[26]。为确保分析结果的可靠性, 对所有样本进行数据量的归一化处理。OTU 代表序列通过 BLAST 算法与 Silva138 数据库进行比对获得的物种分类信息。基于 OTU 及其丰度, 使用 QIIME (v1.8.0)软件计算 α 多样性指数和 β 多样性距离矩阵, 并采用 R (v3.6.0)软件进行数据分析和绘图, 结果包括 α 多样性、 β 多样性和微生物物种组成^[27]。

1.4.2 微生物的功能预测

利用 PICRUST2 将 OTU 代表序列与数据库比对分析, 预测基因的功能并构建 KEGG Orthology (KO)编号及其对应丰度的数据集。按最低样本丰度原则对 KO 丰度矩阵进行归一化处理, 并通过最相似序列分类指数 (nearest sequenced taxon index, NSTI)对预测结果进行可靠性验证(NSTI 低于阈值 2.0 的序列将被剔除)^[28]。将上述 PICRUST2 输出的 KO 通路注释文件(包含 KO 编号及对应代谢通路信息)导入 Wekemo Bioincloud 平台(<https://www.bioincloud.tech/>), 运用 DiTing 工具包分析相关代谢通路及其对应的基因丰度。以碳和氮循环相关的 KEGG 通路为分析对象(磷通路信息有限, 硫在土壤中较稳定), 重点关注卡尔文 (Calvin-Benson-Bassham, CBB) 循环、三羧酸 (tricarboxylic acid, TCA)循环、糖酵解 (glycolysis) 等与碳代谢相关的通路, 以及固氮作用 (nitrogen

fixation)、异化硝酸盐还原成铵 (dissimilatory $\text{NO}_3\text{-N}$ reduction to ammonium, DNRA)、反硝化作用 (denitrification) 等与氮代谢相关的通路。基于 KO 丰度数据, 通过计算各代谢通路的相对值, 生成标准化后的通路占比图(饼图)。采用单因素方差分析 (analysis of variance, ANOVA) 结合最小显著性差异 (least significant difference, LSD) 检验, 比较不同深度土壤样本中微生物群落在碳、氮循环通路丰度上的差异^[29]。

1.5 微生物群落与环境因子的相关分析

RDA 可用于可视化各环境变量对微生物群落的贡献差异。分析前, 将不同深度的物种丰度和环境因子数据整合后导入 OmicStudio 平台 (<https://www.omicstudio.cn/tool>), 根据降趋对应分析的第一轴梯度长度 (lengths of gradient for the first axis of detrended correspondence analysis, DCA1), 采用 RDA 绘图工具 (DCA1 < 3.0) 生成冗余分析图。为避免多重共线性问题, 在纳入 RDA 前对所有环境因子进行方差膨胀因子 (variance inflation factor, VIF) 检验。设定 VIF 阈值为 10, 即剔除 VIF > 10 的因子, 以确保各因子间的独立性。随后, 对环境因子进行单环境因子差异显著性分析 (envfit 检验), 筛选出潜在的关键环境因子。对通过 envfit 检验的环境因子进一步进行蒙特卡洛置换检验 (Monte Carlo permutation test), 以验证其在 RDA 模型中的显著性 (显著性水平设置为 $P < 0.05$)。根据 f 值、残差自由度 (df) 和惯量 (inertia), 可评估环境因子是否显著并推测模型对多数微生物群落变异的解释率。同时, 将分组的不同深度物种丰度矩阵数据 (门和属水平) 导入 Origin 绘图软件 (v2022), 通过皮尔逊相关分析确定各类微生物与环境因子的相关性, 绘制微生物-环境因子相关性热图。

1.6 统计学分析

实验数据取 3 个平行处理的均值 (mean), 同时计算平行样的标准偏差 (standard deviation, SD)。采用 Excel 软件 (v2022) 计算数据均值和标

准偏差, 运用 SPSS (v27.0) 软件的 ANOVA 分析方法, 结合 LSD 事后(post hoc)多重比较法, 对理化因子实验数据进行组间显著性差异分析。

2 结果与讨论

2.1 矿山剖面土壤的理化性质

不同深度矿山土壤的理化性质如图 1 所示。研究区土壤呈酸性, pH 值变化范围为 3.91–5.36, 且随剖面深度增加呈现显著降低趋势($P < 0.05$, 图 1A)。值得注意的是, 土壤 pH 作为关键环境因子, 可直接影响微生物群落组成^[30], 且是调控土壤养分的生物地球化学循环的核心参数^[6,16]。表层土壤(0–20 cm)与深层土壤(>40 cm)的 pH 值差异显著, 可能与长期雨水淋溶作用及矿山开采活动密切相关。特别是原位浸矿工艺中使用的硫酸铵等浸提剂随渗滤液下移, 不仅破坏了矿区原有生态平衡, 也可导致严重的土壤酸化与侵蚀^[16]。这种人为干预造成的酸碱环境改变, 可能进一步影响了土壤中碳、氮、磷及金属元素的迁移转化行为。

养分是调控土壤微生物群落结构和丰度变化的核心环境因子^[15]。土壤 TC 含量随剖面深度呈现先降低后升高的动态变化趋势, 但整体仍表现为显著递减特征, 并在 11 m 深处达到最低值(0.25 mg/kg, 图 1B)。此外, 浅表层土壤(0–1 m)具有明显的碳富集现象, 其 TC 浓度从表层(D1)的 2.4 mg/kg 急剧下降至深层(D10)的 0.2 mg/kg (图 1B)。这种垂直分布格局主要源于随土层加深, 凋落物输入量持续减少导致的碳源供给不足, 使得土壤碳储存呈现明显的递减规律。这与 Huang 等^[31]发现的土壤有机质在表层 1 m 剖面中的分布特征相吻合, 表明深层土壤微生物可能通过调整碳源利用策略(如优先用于维持基础代谢)以适应低碳环境。矿山土壤剖面中氮素含量受硝化-反硝化作用的共同影响而呈现波动变化特征。其中, $\text{NO}_3\text{-N}$ 作为矿区土壤的主要氮形态之一, 其含量在 15 m 深处达到峰值

(0.70 mg/kg), 显示出明显的剖面分布异质性(图 1C)。Almaraz 等^[32]研究表明, 地球深层土壤中储存着含量可观的 $\text{NO}_3\text{-N}$, 这一发现为全球氮循环模型的修正提供了重要的地质学依据。在自然状态下, 深层土壤中的高岭石和氧化/氢氧化物会通过吸附作用阻碍 $\text{NO}_3\text{-N}$ 的淋溶流失^[33]。然而, $\text{NO}_3\text{-N}$ 具有较强迁移能力, 采矿活动等人为了干扰会加速其向地下水系统的迁移, 从而显著提升水体 $\text{NO}_3\text{-N}$ 污染负荷及潜在的富营养化风险^[16]。不同于 $\text{NO}_3\text{-N}$, $\text{NO}_2\text{-N}$ 含量在土壤剖面中含量较低(图 1D), 且主要富集于较深层土壤中(厌氧环境)。如图 1G 所示, 该深度同时存在铁元素的显著富集现象, 表明铁介导的还原反应可能促进了 $\text{NO}_2\text{-N}$ 的转化, 从而导致其含量降低。 $\text{NH}_3\text{-N}$ 的浓度范围为 0.2–13.0 mg/kg, 整体上随土壤深度增加而逐渐升高(图 1E)。作为植物生长发育的关键营养元素, 氮素不仅参与蛋白质合成和叶绿素形成等生理过程^[34], 其形态转化还会显著影响土壤肥力状况、微生物群落结构及碳氮循环过程。在矿山生态系统中, 浅层土壤由于动植物残体的持续输入和微生物的分解作用, 氮素主要以有机形态存在, 而深层土壤可因缺氧等极端环境条件促成反硝化作用的发生^[24]。磷是土壤中丰度较高的另一关键营养元素, 其在调节植物生长、调控微生物代谢及维持生态系统功能等方面发挥着不可替代的作用^[15]。研究结果显示, TP 含量在 1 m 深处最高, 伴随深度增加而逐渐降低(166–388 mg/kg 之间波动, 图 1F)。这种垂直分布的原因可能包括: (1) 表层土壤通过大气沉降输入和有机质矿化作用而富集磷; (2) 输入表层土壤的磷易与多种矿物结合, 其迁移能力较弱; (3) 深层土壤长期处于强酸性环境(如 15 m 处 $\text{pH} < 5.0$), 可能导致磷素以难溶性磷酸盐形态存在, 从而显著降低其生物有效性。

铁作为地壳中丰度最高的过渡金属元素, 在土壤中主要以氧化态(如针铁矿和赤铁矿)和还原态(如磁铁矿和黄铁矿)的形式存在, 其含量变

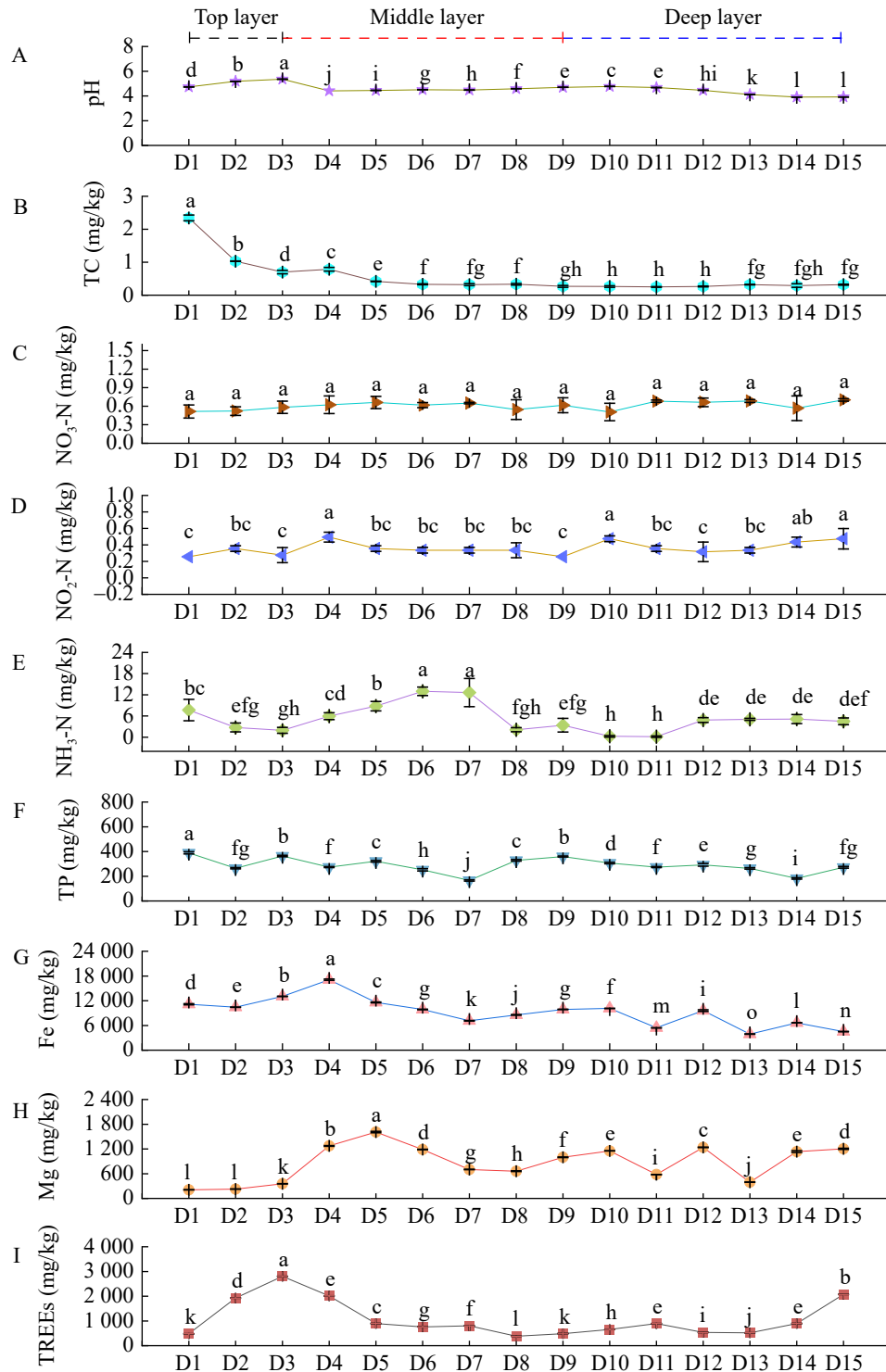


图1 不同深度矿山土壤的代表性理化性质。D1–D15表示间隔1 m深度采集的土壤样品的名称。

Figure 1 Representative physicochemical properties of soils from mines at different depths. Different lowercase letters indicate significant differences between samples collected from different depths ($P < 0.05$). D1–D15 represent the names of soil samples collected at 1 m depth intervals.

化可引起矿相转化^[35]。如图 1G 所示, 浅中层土壤更易富集铁, 在 4 m 处含量最高, 达 17 106 mg/kg。通常来说, 浅层土壤通气性好, 充足的氧气易促发铁的氧化作用, 铁氧化物可与黏土矿物(如高岭石和蒙脱石)结合形成稳定的化合物^[20]。在深层厌氧环境中, 铁还原菌通过异化还原作用将稳定的铁氧化物转化为游离态 Fe^{2+} ^[36], 溶解态铁随之在水相介质中发生迁移扩散, 这一地球化学过程可导致土壤中总铁含量的显著降低。镁在土壤中可作为关键阳离子维持胶体结构的稳定性, 同时也是生物代谢过程中多种酶系的必需辅因子。例如, Mg^{2+} 的存在不仅有助于增强土壤的保水保肥特性, 还可通过激活 1,5-二磷酸核酮糖(ribulose-1,5-bisphosphate, RuBP)等光合作用的关键酶提高植物的光合效率^[37]。本研究中, 土壤镁含量呈现明显的垂向分异特征, 在 5 m 深度处达到峰值(1 610 mg/kg, 图 1H)。这种特殊的分布格局可能与深层土壤的厌氧环境密切相关——缺氧条件会显著抑制土壤微生物的代谢活性^[38], 进而影响镁的生物地球化学循环过程, 导致镁以相对惰性的形态在深层土壤中累积。矿山土壤 TREEs 浓度的垂向分布表现为浅层与深层含量较高、中间层含量较低的特征, 其最高浓度值出现在 D3 (2 804 mg/kg, 图 1I)。Land 等^[39]研究表明, 在自然风化过程中, 铈元素倾向于与铁/锰氧化物发生吸附作用, 从而导致其在表层土壤中显著富集。Ou 等^[10]通过对完整风化剖面的进一步分析发现, 随着土壤深度的增加, TREEs 的浓度呈现明显的上升趋势。这种稀土元素在表层和深层土壤中双重富集的独特现象, 可能反映了多种地球化学过程的综合作用, 其根本原因是稀土在不同风化环境中的迁移与富集作用。

2.2 矿山微生物群落多样性的垂直分布特征

2.2.1 α 多样性

α 多样性是指群落内的物种多样性, 主要用

于反映物种丰富度和均匀度^[40]。本研究通过 Chao1、Observed_species、PD_whole_tree 和 Shannon 指数分析垂直方向上土壤微生物群落多样性的变化。结果显示, Chao1 指数(图 2A)在不同深度土壤样本间呈现出显著差异, 表现为随采样深度增加而逐渐降低的趋势。其中, 浅层土壤的 Chao1 指数 > 3 000, 说明其微生物多样性显著高于中层和深层土壤。在深层土壤中(D10–D15), 微生物 α 多样性的 Chao1 指数普遍 < 1 500, 表明群落结构单一化, 可能与碳、氮缺乏和高浓度稀土的胁迫作用相关。Observed_species(图 2B)、PD_whole_tree(图 2C)和 Shannon 指数(图 2D)的变化趋势均与 Chao1 指数相似, 进一步证实浅层土壤具有较丰富的微生物物种多样性。浅层土壤中较高的微生物多样性主要得益于丰富的营养物质, 在该条件下微生物倾向于选择富营养型策略以繁殖后代^[31,41]。随着土壤深度增加, 有机质输入量减少, 同时深层土壤的严格厌氧环境和酸性条件会对微生物形成环境胁迫, 导致群落结构由好氧微生物演替为兼性或专性厌氧微生物^[31]。

2.2.2 β 多样性

β 多样性表示微生物群落内的种群组成变化, 可用于识别群落之间的分化程度^[40]。结果显示, 主成分分析(principal component analysis, PCA)的第一主成分和第二主成分的方差贡献率分别为 29.20% 和 16.14%, 累计方差贡献率为 45.34%, 解释了微生物群落的变异(图 3A)。同组样本在 PCA 空间中位置较近, 表明组内差异较小、同组微生物群落相似性较高。对于样本的组间分布, 浅层(D1–D3)组与深层(D10–D15)组之间形成了明显对比(呈现显著的空间分离), 表明二者存在显著差异。中间层(D4–D9)是群落演替的过渡区, 反映矿山微生物在垂直剖面上的群落结构发生渐变, 揭示其生态适应性分异规律。主坐标轴分析(principal co-ordinates analysis, PCoA)结果(图 3B)与 PCA 相似, 二者皆客观反映了稀土矿山垂直剖面上存在微生物

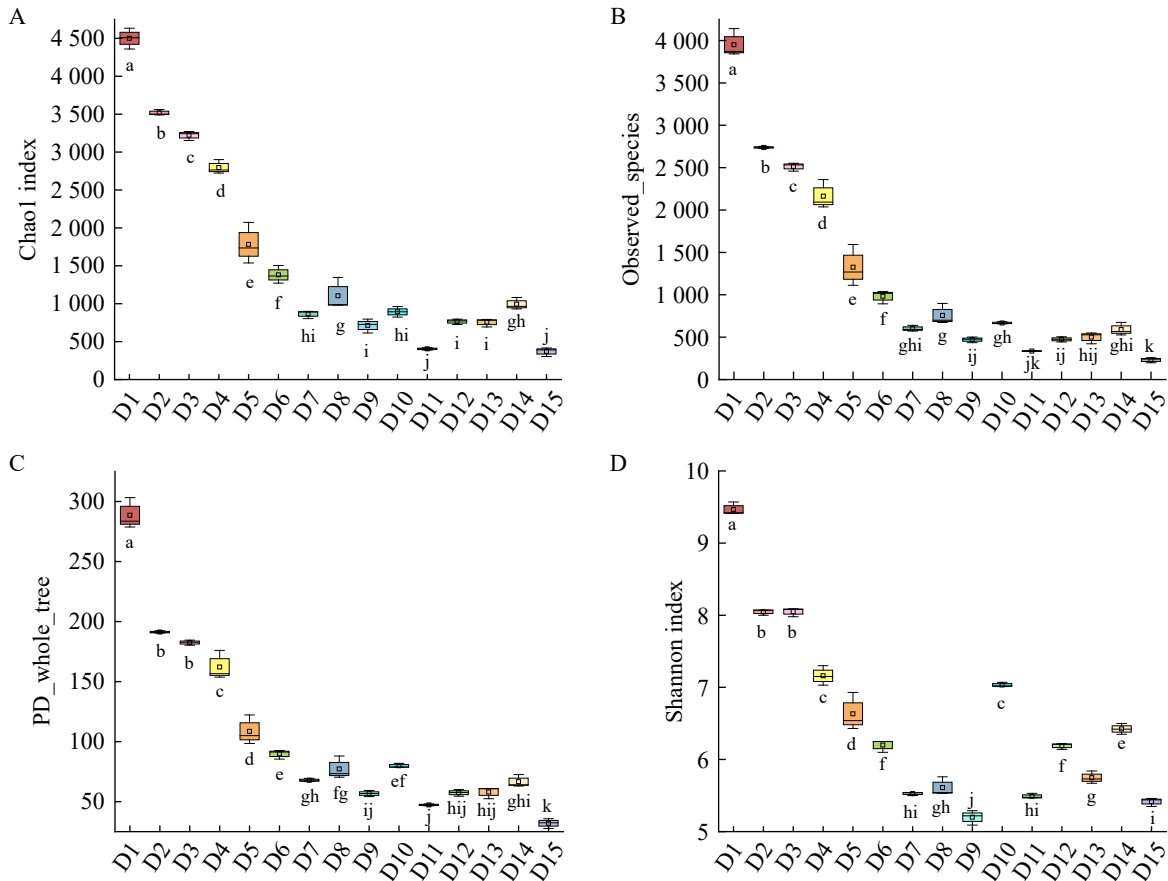


图2 不同深度矿山土壤的微生物群落的 α 多样性

Figure 2 Alpha diversity of microbial communities in mine soils at different depths. Different lowercase letters indicate significant differences between samples collected from different depths ($P < 0.05$).

群落结构的连续性渐变趋势, 说明矿山剖面环境的变化驱动了群落变异(微生物的丰度和均匀度均产生显著变化)。

2.2.3 矿山土壤中微生物的物种组成分析

除微生物多样性外, 本研究还系统分析了稀土矿山土壤微生物群落的组成特征, 重点阐述基于门水平(图 4A)和属水平(图 4B)的物种分异情况。结果表明, 稀土矿山土壤优势菌群中假单胞菌门(*Pseudomonadota*)占据主导地位(相对丰度达 50%), 其次为绿屈挠菌门(*Chloroflexota*, 相对丰度为 20%)、放线菌门(*Actinomycetota*, 相对丰度为 10%)和酸杆菌门(*Acidobacteriota*, 相对丰度为 5%) (图 4A)。这与 Li 等^[6]的研究结果类似。假单胞菌门在浅层土壤中的相对丰度较

低, 但随着矿山土壤深度的增加, 其丰度逐渐上升, 并在中层(60%)和深层(70%)土壤中占据主导地位。这种独特的逆向分布趋势可能与假单胞菌门的生命历史策略有关, 尤其是该门下的贫营养型微生物如 γ -变形菌纲(*Gammaproteobacteria*)中的假单胞菌属(*Pseudomonas*)具有较强的环境适应能力。研究表明, 这些微生物在资源匮乏的极端环境中展现出卓越的适应特性——通过优化能量获取机制和代谢途径, 能够在营养极度稀缺的深层土壤生态系统中维持生存并完成繁殖过程^[16]。这类微生物是深层土壤生物地球化学循环的关键驱动者, 主导着碳循环过程、氮素转化及污染物降解等重要生态功能。尽管绿屈挠菌门被证实具备分解复杂有机物以获取能

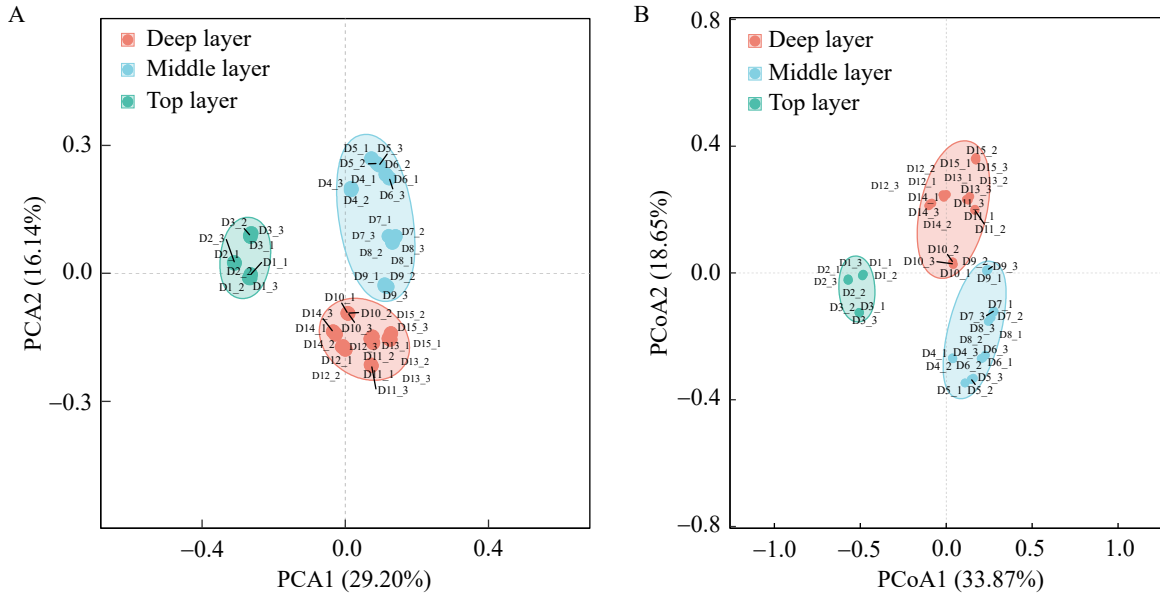


图3 不同深度矿山土壤的微生物群落的 β 多样性。A: PCA得分图; B: PCoA得分图。

Figure 3 Beta diversity of microbial communities in mine soils at different depths. A: PCA score plot; B: PCoA score plot.

量的潜能, 其在低含量有机质的深层矿山土壤中的相对丰度仅为 2% (显著低于 1 m 处的 38%) (图 4A), 说明特定微生物群落的丰度与多种环境因素有关。作为一种无处不在且环境抗逆性极强的微生物, 放线菌门在各层土壤中分布较均匀, 相对丰度最高值出现在 4 m 处(图 4A), 因此后续研究可进一步探究放线菌门对环境变化的适应特性及其在环境修复中的应用潜力。酸杆菌门属典型的贫营养型微生物, 在浅层(相对丰度平均占比为 19%–30%)与深层(相对丰度平均占比为 10%–20%)土壤中其相对丰度明显高于中层土壤(图 4A)。鉴于深层土壤的稀土浓度较高且 pH 值较低, 该菌群可被用于酸性废水处理和污染土壤修复^[33,42]。

基于属水平的微生物物种组成分析表明, 稀土矿山土壤的优势微生物包括戴氏菌属(*Dyella*, 相对丰度为 25%)、AD3 (相对丰度为 15%)及未可培养微生物(uncultured, 相对丰度为 10%) (图 4B)。在浅层土壤中, 未知属的亚群 Subgroup_2 (相对丰度达 20%)、未可培养微生物(相对丰度达 15%)、

GAL15 (相对丰度达 18%)和 AD3 (相对丰度达 15%)是主要群落, 中间层主要以戴氏菌属、AD3 和未可培养微生物为主, 而深层土壤中罗河杆菌属(*Rhodanobacter*)、硫单胞菌属(*Thiomonas*)、未可培养微生物及 *Saccharimonadales_unknown group* 居多(图 4B), 推测微生物群落的垂直分布与其生态功能分化有关。例如, 浅层土壤中微生物群落可能以好氧微生物为主, 这些微生物可通过化能或光能驱动有机质矿化, 构建了碳、氮循环的高效转化区。随着深度增加, 溶解氧含量递减促使微生物群落向(兼性)厌氧的代谢模式转变。深层环境形成了独特的生态位, 其优势菌群主要由尚未获得纯培养的微生物构成, 这些不可培养微生物不仅具有较高的相对丰度(可达 30%–70%)^[43], 其特殊的环境适应策略也是污染物降解、营养元素循环等关键生态过程的核心驱动力^[31,34]。尽管现有培养技术尚难以全面揭示未可培养微生物的具体功能, 但这些微生物的潜在生态价值已属共识, 未来研究可借助单细胞技术分选结合拉曼光谱识别明确特征

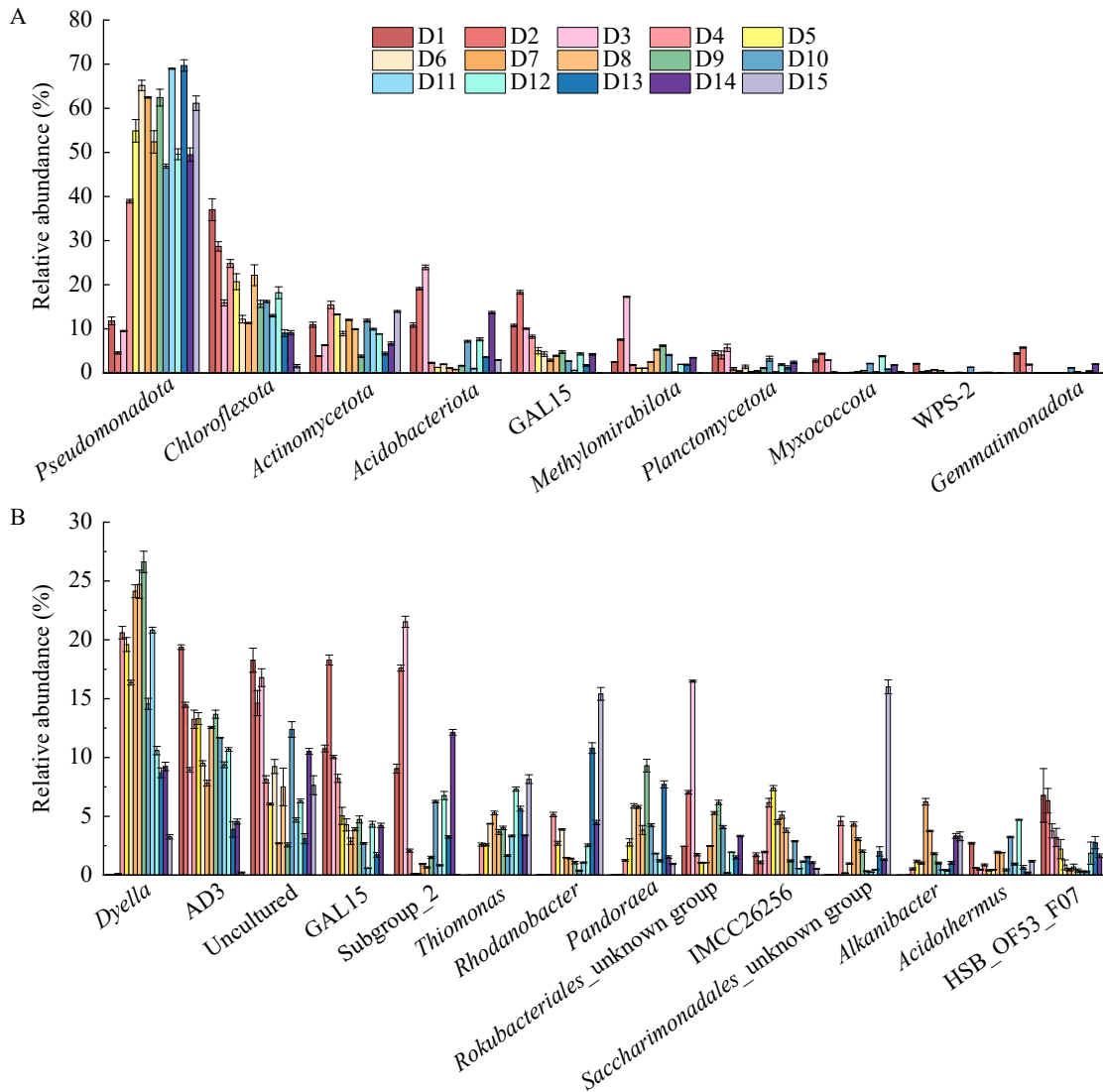


图4 不同深度稀土矿山土壤的微生物群落组成。A: 门水平; B: 属水平。仅展示在至少1个样本中相对丰度 $\geq 1.5\%$ 的微生物群落。

Figure 4 Microbial composition in mine soils at different depths. A: Phylum level; B: Genus level. Only the microbial taxa with $\geq 1.5\%$ relative abundance in at least one sample are shown here.

菌群及其在生态修复中的作用。

2.3 环境因子与微生物群落的相关性分析

2.3.1 基于门水平、属水平的微生物群落丰度与多元环境因子的冗余分析

研究表明, 环境梯度变化(如温度、地球化学参数及地下深度样带等)会显著影响微生物群

落的结构组成与分布格局^[44]。基于此, 本研究系统探究了环境因子与微生物群落间的关联机制。基于门水平的 RDA 显示, 微生物群落变异的关键驱动因子包括 pH ($r^2=0.49$, $P<0.05$)、TC ($r^2=0.78$, $P<0.01$)、NO₃-N ($r^2=0.57$, $P<0.01$) (图 5A)。空间分布特征提示, 深层土壤微生物多集中于低 pH 的低碳区域, 而浅层微生物主要聚集在高 pH 的高碳环境。代表性微生物如假单

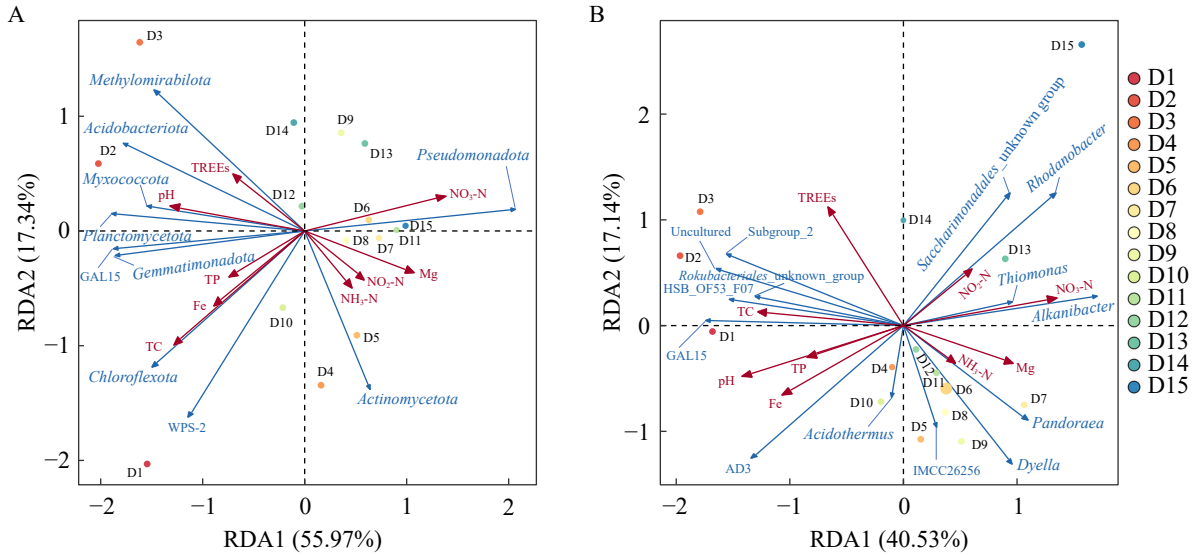


图5 环境因子与土壤微生物群落的冗余度分析得分图。A: 门水平; B: 属水平。

Figure 5 Redundancy analysis-based score plots that depict the relationships between environmental factors and soil microbial communities. A: Phylum level; B: Genus level.

胞菌门在垂直剖面上呈现空间异质性,表明微生物群落受多元环境因子的协同调控。从属水平的RDA结果看,pH($r^2=0.65$, $P<0.01$)、 $\text{NO}_3\text{-N}$ ($r^2=0.54$, $P<0.01$)和Fe($r^2=0.46$, $P<0.05$)是显著影响微生物群落变化的主要环境因子(图5B)。与门水平RDA结果不同的是,TREEs($r^2=0.48$, $P<0.05$)也对微生物群落分布产生了重要影响(图5B)。例如,稀土可对微生物如酸栖热菌属(*Acidothermus*)、戴氏菌属、潘多拉菌属(*Pandoraea*)、硫单胞菌属、烷烃杆菌属(*Alkanibacter*)等产生胁迫作用,也可对某些微生物(主要是未知菌群)产生促进作用(图5B)。矿山生态系统中, $\text{NO}_3\text{-N}$ 的持续积累会导致土壤酸化,较低的土壤pH值是驱动微生物群落向放线菌门和假单胞菌门演替的关键因素(图4A、5A),说明土壤氮含量在调控微生物群落结构中的关键作用^[15]。与 $\text{NO}_3\text{-N}$ 相反,土壤TC易在稀土开采过程中大量流失,但流失的碳可通过放线菌门、绿屈挠菌门和蓝细菌门(*Cyanobacteriota*)等微生物的化能或自养固碳作用得以恢复^[15],这得到了本研究的证实——稀土矿山剖面上放

线菌门和绿屈挠菌门与土壤TC呈显著正相关(图5A)。本研究从稀土矿山剖面尺度上明确了固碳菌在稀土矿区土壤养分恢复中的潜在作用。

2.3.2 环境因子与微生物群落(门水平、属水平)的相关性分析

在明确影响稀土矿山剖面微生物群落分异的关键环境因素后(图5),本研究进一步通过相关性热图分析了这些因素对特征微生物群落的具体影响。结果表明,土壤碳、氮含量是重塑微生物群落结构的重要因素。其中,土壤TC与绿屈挠菌门和出芽单胞菌门(*Gemmatimonadota*)的相对丰度呈显著正相关($r=0.78$, $P<0.01$; $r=0.72$, $P<0.01$),与假单胞菌门的相对丰度呈显著负相关($r=-0.72$, $P<0.01$)(图6A)。Delgado-Baquerizo等^[45]对全球大规模土壤样本的微生物群落分析显示,绿屈挠菌门和出芽单胞菌门的相对丰度位列前茅,约占全球土壤细菌的1%–2%。此类微生物可降解复杂的有机物,促进土壤团聚体形成,从而实现土壤固碳。作为一类营养策略多样化的细菌,假单胞菌门因具备高代谢活性可加速有机碳矿化,进而引起碳

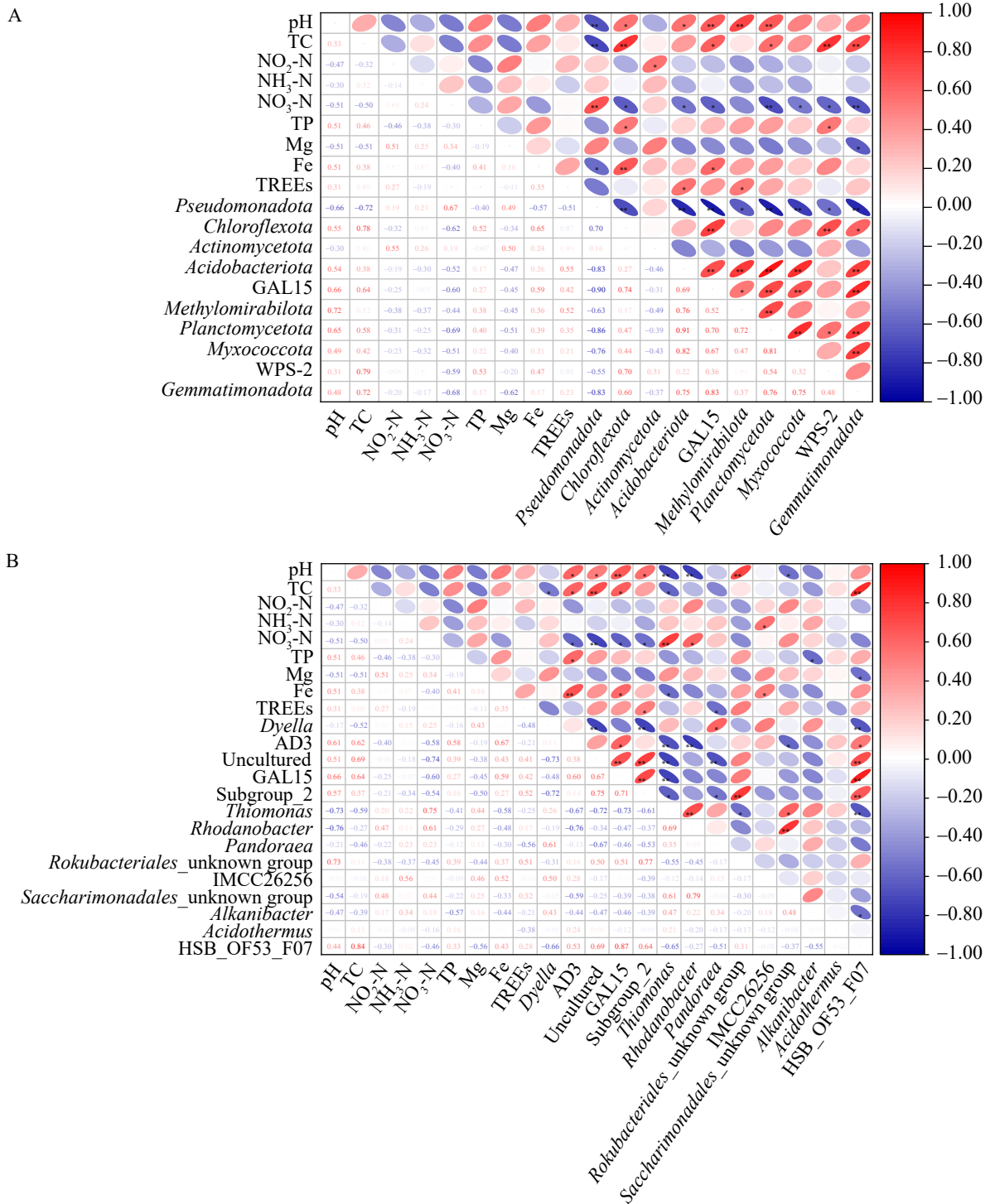


图6 环境因子与土壤微生物相对丰度的相关性热图。A: 门水平; B: 属水平。

Figure 6 Correlation heatmaps depicting the relationships between environmental factors and the relative abundance of soil microorganisms. A: Phylum level; B: Genus level. * and ** mean statistically significant differences at $P \leq 0.05$ and $P \leq 0.01$, respectively.

损失^[15]。NO₃-N 是显著影响稀土矿山剖面上微生物群落演替的另一要素，其与假单胞菌门 ($r=0.67$, $P<0.01$)呈显著正相关，而与出芽单胞菌门 ($r=-0.68$, $P<0.01$)和浮霉状菌门(*Planctomycetota*, $r=-0.69$, $P<0.01$)呈显著负相关(图 6A)。在深层土壤中，NO₃-N 的积累还可能与假单胞菌门主导的氮循环关系密切，但具体作用仍需进一步研究证实。基于属水平的相关分析结果显示，TC 与未可培养微生物和 HSB_OF53_F07 的相对丰度呈显著正相关，与戴氏菌属和硫单胞菌属的相对丰度呈负相关(图 6B)。此外，NO₃-N 与硫单胞菌属和未可培养微生物的相对丰度也呈现出典型的显著相关性(图 6B)。其中，HSB_OF53_F07 属于绿屈挠菌门，而戴氏菌属和硫单胞菌属均属于假单胞菌门，该结果与门水平的结论相符(图 6A)。

土壤 pH 值是指示微生物群落结构变化的重要指标^[30]。如图 6A 所示，pH 与浮霉状菌门($r=0.65$, $P<0.01$)和候选门 GAL15 ($r=0.66$, $P<0.01$)的相对丰度呈正相关，与假单胞菌门 ($r=-0.66$, $P<0.01$)的相对丰度呈负相关。这说明浮霉状菌门和 GAL15 适应碱性环境，而假单胞菌门在酸性土壤环境中表现出更活跃的代谢特征。此外，pH 与 GAL15 和 *Rokubacteriales_ unknown group* 的相对丰度呈显著正相关，而与硫单胞菌属和罗河杆菌属的相对丰度呈显著负相关(图 6B)。其中，GAL15 与假单胞菌门已在多种极端环境中被广泛检出，暗示其对受污染土壤的生态修复具有重要的调控作用^[15]。

除与前述的环境因子相关性较强外，绿屈挠菌门和假单胞菌门也与铁呈现显著的相关性 ($r=0.65$, $P<0.01$; $r=-0.57$, $P<0.01$, 图 6A)。作为氧化还原的重要驱动因子，稀土矿山土壤中较高含量的铁可为绿屈挠菌门细菌提供化能物质。例如，隶属于绿屈挠菌门的 AD3 是知名的铁还原菌群且常在稀土矿区被检出，其基因组含有的细胞色素 c 和铁载体合成酶可促进 Fe³⁺ 的还原与螯合，进而缓解高铁对微生物的胁迫

迫^[15,46]。结果还显示，酸杆菌门是与 TREEs 呈显著相关性($r=0.55$, $P<0.01$)的唯一菌群。该菌群的细胞膜含有特殊的脂类成分(可抵抗重金属毒性)，可能是其在稀土含量较高的环境中广泛存在的主要原因。

上述结果表明，稀土矿山土壤中存在多个特征菌群，这些微生物一方面受环境因子的显著影响，同时也可能参与了土壤养分循环和重金属吸附或活化的调控^[6]。基于微生物群落与环境因子的相关性，可尝试筛选环境抗逆性较强或固碳潜力突出的微生物，为推进稀土矿区土壤修复提供菌种资源。

2.4 矿山土壤中微生物群落主导的营养循环流动分析

众所周知，微生物种群的功能与土壤养分的变化密切相关。在土壤介质中，营养物质的缺乏会显著抑制多数微生物的生长代谢^[47]。研究表明，矿山生态系统中微生物的群落演替主要受碳和氮含量的影响，但与磷和硫含量的关系不大^[48]。PICRUST2 中所有样本的 NSTI 数值皆小于可靠性筛选阈值(即 2.0)，其范围为 0.060–0.317 (均值为 0.169±0.069，中位数为 0.149)，证实了功能预测的可靠性^[28]。其中，浅层土壤样本的 NSTI 数值为 0.290±0.027 (中位数为 0.296)，与中深层土壤样本形成显著差异(NSTI 为 0.139±0.034，中位数为 0.138)。这说明表层土壤微生物多样性较高且存在较丰富的未可培养微生物，而中深层土壤中微生物逐渐向特征菌群演替以适应极端环境^[28]。为进一步明确稀土矿山土壤中参与碳和氮养分循环的关键微生物群落，本研究通过 DiTing 工具包预测了垂直剖面上微生物碳、氮循环的代谢通路。如前所述，浅层土壤的优势菌以绿屈挠菌门、酸杆菌门和放线菌门为主(图 4A)，这些微生物以 CBB 循环为主要的碳代谢通路进行碳固定(图 7A)。CBB 循环是化能/光合自养生物固碳的关键路径，也可介导能量转化以供其他微生物生长利用^[42]。绿屈挠

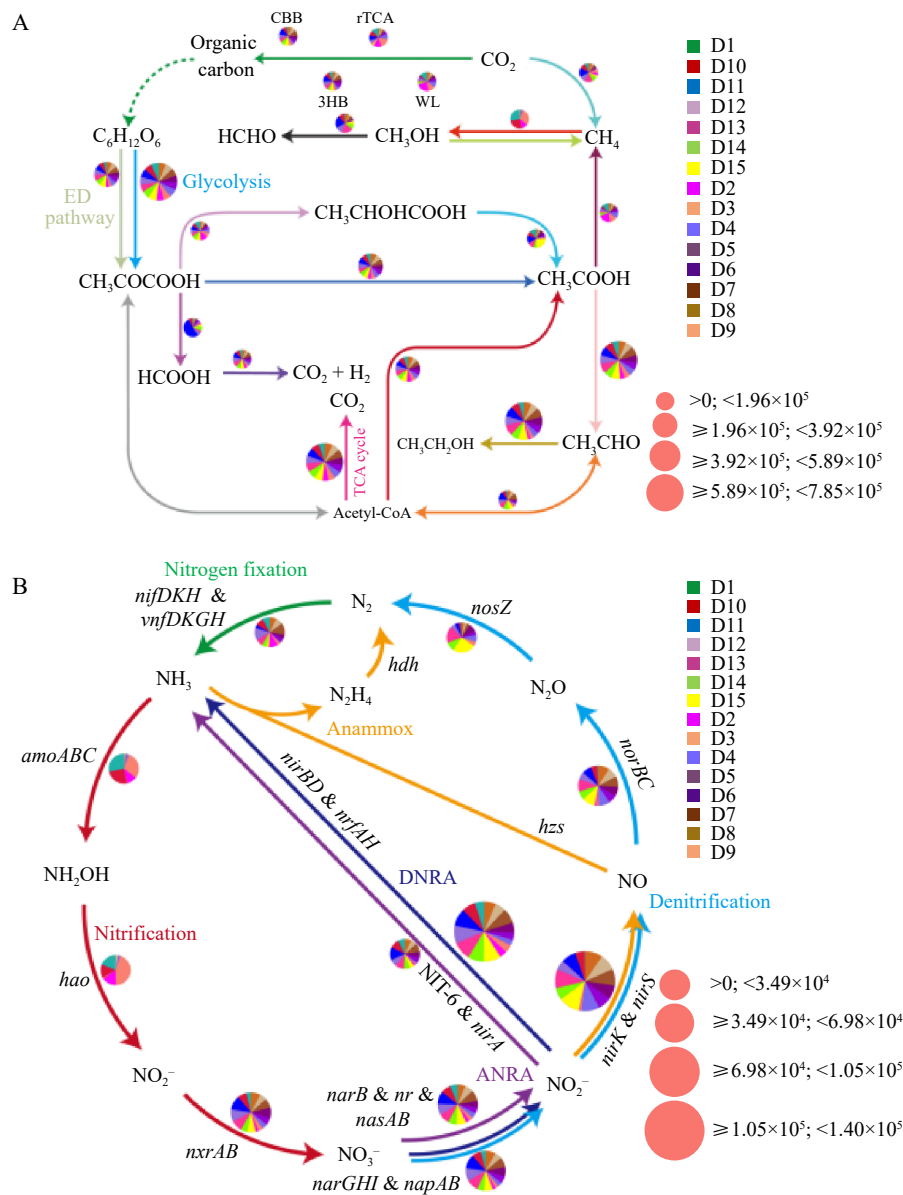


图7 碳(A)和氮(B)循环相关通路的相对丰度饼图。相对丰度通过将单个样品中通路的相对丰度与该通路在所有样品中的相对丰度之和的比例计算而得。图中粉色圆圈刻度表示过程的相对丰度，较大的尺寸表示相应通路的总相对丰度较高。CBB: 卡尔文循环; rTCA: 还原性柠檬酸循环; WL: Wood-Ljungdahl途径; 3HB: 3-羟基丙酸; TCA: 三羧酸循环; DNRA: 异化硝酸盐还原成铵。

Figure 7 Pie charts represent the relative abundance of C (A) and N (B) cycling-related pathways in the soils collected from different sampling depths of the rare earth mine. Normalized relative abundance was calculated by dividing the relative abundance of a pathway in an individual sample by the sum of this pathway's relative abundance in all samples. The pie chart area reflects the relative abundance of the process according to the scale shown in pink, with a larger size representing a higher total relative abundance of the corresponding pathway. CBB: Calvin-Benson-Bassham cycle; rTCA: Reductive citric acid cycle; WL: Wood-Ljungdahl pathway; 3HB: 3-hydroxy propionate; TCA: Tricarboxylic acid; DNRA: Dissimilatory NO₃-N reduction to NH₄⁺.

菌门细菌分布广泛，代谢方式多样；在浅层土壤中，绿屈挠菌门是利用 CBB 循环实现 CO_2 固定并将其转化为有机碳的主要微生物^[49]。由其驱动的碳转化既能满足自身的生长和繁殖需求，也为土壤生态系统提供了基础有机碳源，对土壤碳库的积累和稳定起到了积极作用^[42,49]。与绿屈挠菌门不同，放线菌门可通过分泌胞外酶将复杂有机物降解为小分子物质并进入 TCA 循环，为菌群的生长、繁殖等生理活动提供充足的能量^[42,50]。如图 1 所示，浅层土壤环境氧气充足且富含有机物质，可为 DNRA 过程提供理想的反应条件。结果表明，稀土矿山土壤垂直剖面的氮代谢通路相对丰度可达 4 896，高于反硝化过程(通路相对丰度为 1 922)和固氮作用(通路相对丰度为 979) (图 7B)。Rao 等^[49]通过研究绿屈挠菌门在生物地球化学循环中的作用发现，该菌的基因组中存在完整的 DNRA 功能基因簇。本研究中，高丰度的绿屈挠菌门可支持浅层发生 DNRA 过程，进而驱动 $\text{NO}_3\text{-N}$ 还原为 NH_4^+ 并被其他微生物所利用。

不同于表层土壤，中层土壤微生物群落的组成主要受氧含量变化的影响，其代谢功能表现出向低氧环境适应的转变趋势。例如，微生物糖酵解与 TCA 循环是中层土壤的主要代谢通路，与此对应的相对丰度达 126 495，与深层完全厌氧环境(通路相对丰度为 132 675)差异不明显，但比浅层环境(通路相对丰度为 96 981)提高了 30.4%，呈现“承上启下”的过渡特征(图 7A)。糖酵解作用可及时地为微生物提供充足能量，满足微生物在复杂环境下的基本生存需求。在微氧环境中，微生物通过糖酵解途径分解葡萄糖底物，产生的有限 ATP 为细胞维持基础代谢活动提供能量保障；随着土层氧化还原电位降低并逐渐转变为厌氧环境，某些微生物可协同启动 TCA 循环，通过多途径能量转化机制显著提升能量利用效率^[42]。中层过渡区的氮素转化以反硝化作用(通路相对丰度为 16 803)为主(图 7B)。作为该区域相对丰度较高的微生物，

假单胞菌门可利用 $\text{NO}_3\text{-N}$ 为电子受体进行反硝化，该过程是氮素损失的主要原因。

伴随矿山土壤剖面深度的增加，有机质输入锐减，土壤微生物群落主要以假单胞菌门和酸杆菌门为主(图 7A)。在深层厌氧环境中，pH、Fe 和 TREEs 产生的抑制效应促使微生物选择以发酵代谢为主要的能量获取方式。结果表明，深层土壤中发酵代谢通路的相对丰度可达 219 869，是浅层土壤的 1.49 倍(通路相对丰度为 147 706) (图 7A)。部分微生物能够通过乙醛→乙醇还原代谢途径，在厌氧条件下利用发酵作用持续产生能量，从而维持其基本生理功能的正常运转^[42]。在深层土壤中，高铁和高稀土含量也可影响与碳氮循环密切相关的代谢过程。以亚铁氧化酸硫杆菌(*A. ferrooxidans*)为例，该菌进化出了多样化的铁代谢通路，使其不仅能够耐受高浓度 Fe^{2+} 的胁迫，还能高效利用 Fe^{2+} 参与能量代谢过程；在高浓度稀土环境中，铁还原菌基因组中与糖的分泌、氨基酸的合成及泛醌和其他萘类醌的合成相关的代谢基因呈显著上调趋势，表明其在稀土矿山深处可能是重要的能量驱动因子^[35]。微生物通过代谢活动(如化能自养和厌氧呼吸)驱动养分循环，成为极端环境中物质流动和能量转化的核心，维持了极端生态系统的初级生产力。例如，稀土矿山的深层土壤微生物可通过 DNRA (通路相对丰度为 16 947)和反硝化过程(通路相对丰度为 147 706)调控氮循环(图 7B)，前者的循环强度是浅层土壤的 3.46 倍，进而减缓氮流失。这些微生物通过分解有机质或转化无机物(如固氮作用)，为真菌、原生生物及其他细菌等生物群体提供了必需的营养来源。这一过程不仅建立了基础营养级联，更成为塑造基础生态位的核心驱动力。

上述结果表明，稀土矿区土壤微生物群落在垂直分布上呈现显著的演替规律，各类微生物通过动态调节碳氮代谢过程参与土壤养分循环，从而形成多层级的地下物质循环网络。

3 结论

通过分析稀土矿山土壤垂直剖面的微生物群落, 揭示了稀土矿区微生物对环境因子的响应策略。土壤 TC、pH、Fe、NO₃-N 和 TREEs 是驱动微生物群落垂直演替的关键环境因子。环境因子的耦合作用促使不同微生物在不同深度土壤中形成独特的优势菌群结构, 并展现出差异化的碳氮代谢特征。稀土矿区土壤表层微生物群落以绿屈挠菌门、酸杆菌门和放线菌门为主, 中间层微生物由绿屈挠菌门逐渐演替为假单胞菌门, 该菌在深层厌氧环境中稳定存在并参与了养分循环调控。碳、氮代谢通路预测显示, CBB 循环是浅层土壤碳循环的主要通路, 而中层和深层土壤分别以糖酵解和 TCA 循环及发酵代谢为主; 在氮循环方面, 浅层土壤微生物主要驱动 DNRA 过程, 中层土壤微生物以反硝化菌为主, 而深层土壤微生物表现出驱动 DNRA 与反硝化并存的潜力, 其氮转化活性是浅层土壤微生物的 3.46 倍。结果阐明了微生物在不同环境中的选择性代谢策略, 为矿山土壤养分循环的有效调控、生态修复的科学实施及预测土壤碳氮动态变化提供了理论依据, 对推动稀土矿区生态功能的恢复具有重要的指导意义。

致谢

感谢福建师范大学环境与资源学院、碳中和现代产业学院陈建妃副教授在 NSTI 分析中提供的指导与帮助。

作者贡献声明

陈娴: 样本采集, 实验操作, 数据采集、分析及论文初稿撰写; 崔熙雯: 协助数据采集、分析及绘图; 韩海斌: 协助数据采集、分析; 陈涵冰: 协助数据采集、分析; 江仰龙: 协助样本采集; 王小闽: 协助数据采集、分析; 陈志彪: 项目资源协调与工作支持; 张勇: 协助

指导实验开展, 参与论文讨论; 张虹: 协助指导实验开展, 参与论文讨论; 韩永和: 研究方案构思与设计, 实验指导, 论文审阅及全面修订。

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] LI YHM, ZHAO WW, ZHOU MF. Nature of parent rocks, mineralization styles and ore genesis of regolith-hosted REE deposits in South China: an integrated genetic model[J]. *Journal of Asian Earth Sciences*, 2017, 148: 65-95.
- [2] DUSHYANTHA N, BATAPOLA N, ILANKOON IMSK, ROHITHA S, PREMASIRI R, ABEYSINGHE B, RATNAYAKE N, DISSANAYAKE K. The story of rare earth elements (REEs): occurrences, global distribution, genesis, geology, mineralogy and global production[J]. *Ore Geology Reviews*, 2020, 122: 103521.
- [3] SHUAI J, PENG XJ, ZHAO YJ, WANG YL, XU W, CHENG JH, LU Y, WANG JJ. A dynamic evaluation on the international competitiveness of China's rare earth products: an industrial chain and tech-innovation perspective[J]. *Resources Policy*, 2022, 75: 102444.
- [4] PENG XX, WANG MX, ZHANG JL. Emerging frontiers in rare-earth element chemical biology[J]. *Coordination Chemistry Reviews*, 2024, 519: 216096.
- [5] DUTTA T, KIM KH, UCHIMIYA M, KWON EE, JEON BH, DEEP A, YUN ST. Global demand for rare earth resources and strategies for green mining[J]. *Environmental Research*, 2016, 150: 182-190.
- [6] LI LY, WANG HT, HU JG, FANG Y, ZHOU F, YU JX, CHI R, XIAO CQ. Comparison of microbial communities in unleached and leached ionic rare earth mines[J]. *Environmental Science and Pollution Research*, 2024, 31(11): 17511-17523.
- [7] 师慧, 张力夫, 闫奥, 龚梦梦, 武波亨, 吕泽华, 张瑞. 双壳层包覆稀土离子掺杂 CsPbCl₃ 纳米晶的多色荧光防伪[J]. *福建师范大学学报(自然科学版)*, 2025, 41(2): 96-103.
SHI H, ZHANG LF, YAN A, GONG MM, WU BH, LÜ ZH, ZHANG R. Multicolor fluorescent anti-counterfeiting of rare earth ion-doped CsPbCl₃ nanocrystals with double-shell layers[J]. *Journal of Fujian Normal University (Natural Science Edition)*, 2025, 41(2): 96-103 (in Chinese).
- [8] ZHANG QY, REN FT, LI FD, CHEN GL, YANG G, WANG JQ, DU K, LIU SB, LI Z. Ammonia nitrogen sources and pollution along soil profiles in an *in situ* leaching rare earth ore[J]. *Environmental Pollution*, 2020, 267: 115449.

- [9] ZHOU LB, WANG XJ, HUANG CG, WANG H, YE HC, HU KJ, ZHONG W. Development of pore structure characteristics of a weathered crust elution-deposited rare earth ore during leaching with different valence cations[J]. *Hydrometallurgy*, 2021, 201: 105579.
- [10] OU XL, CHEN ZB, CHEN XL, LI XF, WANG J, REN TJ, CHEN HB, FENG LJ, WANG YK, CHEN ZQ, LIANG MX, GAO PC. Redistribution and chemical speciation of rare earth elements in an ion-adsorption rare earth tailing, southern China[J]. *Science of The Total Environment*, 2022, 821: 153369.
- [11] JUNG H, SU ZH, INABA Y, WEST AC, BANTA S. Genetic modification of *Acidithiobacillus ferrooxidans* for rare-earth element recovery under acidic conditions[J]. *Environmental Science & Technology*, 2023, 57(48): 19902-19911.
- [12] YANG WY, WU KJ, CHEN H, HUANG J, YU Z. Emerging role of rare earth elements in biomolecular functions[J]. *The ISME Journal*, 2025, 19(1): wrac241.
- [13] MATTOCKS JA, JUNG JJ, LIN CY, DONG ZY, YENNAWAR NH, FEATHERSTON ER, KANG-YUN CS, HAMILTON TA, PARK DM, BOAL AK, COTRUVO JA. Enhanced rare-earth separation with a metal-sensitive lanmodulin dimer[J]. *Nature*, 2023, 618(7963): 87-93.
- [14] PHILIPPOT L, RAAIJMAKERS JM, LEMANCEAU P, van der PUTTEN WH. Going back to the roots: the microbial ecology of the rhizosphere[J]. *Nature Reviews Microbiology*, 2013, 11(11): 789-799.
- [15] CUI XW, XU ZN, CHEN X, CHEN ZB, LI JB, XIE RR, ZHANG H, ZHANG Y, HAN YH. *Dicranopteris pedata* improves soil quality by enhancing nutrient deposition, decreasing metal concentration, and boosting microbial diversity on abandoned rare earth elements mining sites[J]. *Journal of Environmental Chemical Engineering*, 2024, 12(5): 113842.
- [16] LIU JJ, LI C, MA WD, WU ZX, LIU W, WU WX. Exploitation alters microbial community and its co-occurrence patterns in ionic rare earth mining sites[J]. *Science of The Total Environment*, 2023, 898: 165532.
- [17] ZHANG B, WU JL, HUANG MY, ZHANG Y, ZHAO J, HE CT, YANG ZY. Changes of nutrients and microbial communities in recovery process of abandoned rare earth tailings[J]. *Pedosphere*, 2024, 34(4): 826-836.
- [18] ZHANG B, WU JL, MOU GP, XIAO MR, CHU SS, YANG ZY. Evaluation on rare earth elements and microbial communities in abandoned rare earth tailings[J]. *Journal of Geochemical Exploration*, 2025, 272: 107715.
- [19] GUO MN, ZHONG X, LIU WS, WANG GB, CHAO YQ, HUOT H, QIU RL, MOREL JL, WATTEAU F, SÉRÉ G, TANG YT. Biogeochemical dynamics of nutrients and rare earth elements (REEs) during natural succession from biocrusts to pioneer plants in REE mine tailings in southern China[J]. *Science of The Total Environment*, 2022, 828: 154361.
- [20] BREWER TE, ARONSON EL, AROGYASWAMY K, BILLINGS SA, BOTTHOFF JK, CAMPBELL AN, DOVE NC, FAIRBANKS D, GALLERY RE, HART SC, KAYE J, KING G, LOGAN G, LOHSE KA, MALTZ MR, MAYORGA E, O'NEILL C, OWENS SM, PACKMAN A, PETT-RIDGE J, et al. Ecological and genomic attributes of novel bacterial taxa that thrive in subsurface soil horizons[J]. *mBio*, 2019, 10(5): e01318-19.
- [21] YANG MJ, LIANG XL, MA LY, HUANG J, HE HP, ZHU JX. Adsorption of REEs on kaolinite and halloysite: a link to the REE distribution on clays in the weathering crust of granite[J]. *Chemical Geology*, 2019, 525: 210-217.
- [22] 张元莎. 钼酸铵分光光度法测定水质总磷的方法研究[J]. *绿色科技*, 2024, 26(16): 164-169.
- ZHANG YS. Study on spectrophotometric determination of total phosphorus in water quality with ammonium molybdate[J]. *Journal of Green Science and Technology*, 2024, 26(16): 164-169 (in Chinese).
- [23] 温启浩, 钱藏藏, 杨柳荫, 黎小明, 谢树敏. ICP-OES法测定铁铬液流电解液中17种杂质元素[J]. *福建分析测试*, 2024, 33(5): 33-39, 43.
- WEN QH, QIAN CC, YANG LY, LI XM, XIE SM. Determination of 17 impurities in the iron-chromium redox flow electrolyte by ICP-OES method[J]. *Fujian Analysis & Testing*, 2024, 33(5): 33-39, 43 (in Chinese).
- [24] LI WX, HE EK, van GESTEL CAM, PEIJNENBURG WJGM, CHEN GQ, LIU XR, ZHU D, QIU H. Pioneer plants enhance soil multifunctionality by reshaping underground multitrophic community during natural succession of an abandoned rare earth mine tailing[J]. *Journal of Hazardous Materials*, 2024, 472: 134450.
- [25] ZHANG JJ, KOBERT K, FLOURI T, STAMATAKIS A. PEAR: a fast and accurate Illumina Paired-End reAd mergeR[J]. *Bioinformatics*, 2014, 30(5): 614-620.
- [26] EDGAR RC. UPARSE: highly accurate OTU sequences from microbial amplicon reads[J]. *Nature Methods*, 2013, 10(10): 996-998.
- [27] 顾亚宁, 吴琳芳, 林德宝, 邹秉章, 王思荣, 周鲁宏, 贺纪正. 福建省典型亚热带森林土壤细菌群落结构特征[J]. *福建师范大学学报(自然科学版)*, 2024, 40(1): 52-59.
- GU YN, WU LF, LIN DB, ZOU BZ, WANG SR, ZHOU LH, HE JZ. Soil bacterial community composition of typical subtropical forests in Fujian Province[J]. *Journal of Fujian Normal University (Natural Science Edition)*, 2024, 40(1): 52-59 (in Chinese).
- [28] DOUGLAS GM, MAFFEI VJ, ZANEVELD JR, YURGEL SN, BROWN JR, TAYLOR CM, HUTTENHOWER C, LANGILLE MGI. PICRUSt2 for prediction of metagenome functions[J]. *Nature Biotechnology*, 2020, 38(6): 685-688.
- [29] XUE CX, LIN HY, ZHU XY, LIU JW, ZHANG YH, ROWLEY G, TODD JD, LI M, ZHANG XH. DiTing: a pipeline to infer and compare biogeochemical pathways from metagenomic and metatranscriptomic data[J]. *Frontiers in Microbiology*, 2021, 12: 698286.
- [30] LAUBER CL, HAMADY M, KNIGHT R, FIERER N. Pyrosequencing-based assessment of soil pH as a predictor of soil bacterial community structure at the continental scale[J]. *Applied and Environmental Microbiology*, 2009, 75(15): 5111-5120.
- [31] HUANG WG, KUZYAKOV Y, NIU SL, LUO Y, SUN B,

- ZHANG JB, LIANG YT. Drivers of microbially and plant-derived carbon in topsoil and subsoil[J]. *Global Change Biology*, 2023, 29(22): 6188-6200.
- [32] ALMARAZ M, WANG C, WONG MY. Deep soil contributions to global nitrogen budgets[J]. *Nature Communications*, 2025, 16: 966.
- [33] HARMAND JM, ÁVILA H, OLIVER R, SAINT-ANDRÉ L, DAMBRINE E. The impact of kaolinite and oxo-hydroxides on nitrate adsorption in deep layers of a Costarican Acrisol under coffee cultivation[J]. *Geoderma*, 2010, 158(3/4): 216-224.
- [34] 卢培利, 杨涵, 丁阿强, 李朝洋, 全林. 碳源与氮源限制下细菌代谢调节研究进展[J]. *微生物学报*, 2023, 63(3): 946-962.
- LU PL, YANG H, DING AQ, LI CY, QUAN L. Metabolic regulation of bacteria with limited carbon and nitrogen sources[J]. *Acta Microbiologica Sinica*, 2023, 63(3): 946-962 (in Chinese).
- [35] WANG MY, LI JN, LIU HC, HUANG SY, LIU XY, LIU Y, AWAIS M, WANG J. Rare earth element extraction from ionic rare earth ores by two typical acidogenic microorganisms, *Aspergillus niger* and *Acidithiobacillus ferrooxidans*[J]. *International Journal of Molecular Sciences*, 2025, 26(5): 1986.
- [36] ZHAO NL, DING H, ZHOU XJ, GUILLEMOT T, ZHANG ZT, ZHOU N, WANG H. Dissimilatory iron-reducing microorganisms: the phylogeny, physiology, applications and outlook[J]. *Critical Reviews in Environmental Science and Technology*, 2025, 55(2): 73-98.
- [37] FARHAT N, ELKHOUNI A, ZORRIG W, SMAOUI A, ABDELLY C, RABHI M. Effects of magnesium deficiency on photosynthesis and carbohydrate partitioning[J]. *Acta Physiologiae Plantarum*, 2016, 38(6): 145.
- [38] MÖLLER K. Effects of anaerobic digestion on soil carbon and nitrogen turnover, N emissions, and soil biological activity. a review[J]. *Agronomy for Sustainable Development*, 2015, 35(3): 1021-1041.
- [39] LAND M, ÖHLANDER B, INGRI J, THUNBERG J. Solid speciation and fractionation of rare earth elements in a spodosol profile from northern Sweden as revealed by sequential extraction[J]. *Chemical Geology*, 1999, 160(1/2): 121-138.
- [40] 黄志强, 邱景璇, 李杰, 许东坡, 刘箐. 基于16S rRNA基因测序分析微生物群落多样性[J]. *微生物学报*, 2021, 61(5): 1044-1063.
- HUANG ZQ, QIU JX, LI J, XU DP, LIU Q. Exploration of microbial diversity based on 16S rRNA gene sequence analysis[J]. *Acta Microbiologica Sinica*, 2021, 61(5): 1044-1063 (in Chinese).
- [41] STONE BWG, DIJKSTRA P, FINLEY BK, FITZPATRICK R, FOLEY MM, HAYER M, HOFMOCKEL KS, KOCH BJ, LI J, LIU XJA, MARTINEZ A, MAU RL, MARKS J, MONSANT-QUEENEY V, MORRISSEY EM, PROPSTER J, PETTRIDGE J, PURCELL AM, SCHWARTZ E, HUNGATE BA. Life history strategies among soil bacteria-dichotomy for few, continuum for many[J]. *The ISME Journal*, 2023, 17(4): 611-619.
- [42] HAN YH, CUI XW, WANG HY, LAI XB, ZHU Y, LI JB, XIE RR, ZHANG Y, ZHANG H, CHEN ZB. Recruitment of copiotrophic and autotrophic bacteria by hyperaccumulators enhances nutrient cycling to reclaim degraded soils at abandoned rare earth elements mining sites[J]. *Journal of Hazardous Materials*, 2025, 488: 137351.
- [43] HAN JR, LI S, LI WJ, DONG L. Mining microbial and metabolic dark matter in extreme environments: a roadmap for harnessing the power of multi-omics data[J]. *Advanced Biotechnology*, 2024, 2(3): 26.
- [44] SHU WS, HUANG LN. Microbial diversity in extreme environments[J]. *Nature Reviews Microbiology*, 2021, 20(4): 219-235.
- [45] DELGADO-BAQUERIZO M, OLIVERIO AM, BREWER TE, BENAVENT-GONZÁLEZ A, ELDRIDGE DJ, BARDGETT RD, MAESTRE FT, SINGH BK, FIERER N. A global atlas of the dominant bacteria found in soil[J]. *Science*, 2018, 359(6373): 320-325.
- [46] 汤明芳, 盛光遥, 李长鑫, 丁静. 基于细胞色素c的胞外电子传递过程[J]. *微生物学报*, 2023, 63(2): 509-522.
- TANG MF, SHENG GY, LI CX, DING J. The process of extracellular electron transfer based on cytochrome c[J]. *Acta Microbiologica Sinica*, 2023, 63(2): 509-522 (in Chinese).
- [47] ZHOU X, TAHVANAINEN T, MALARD L, CHEN L, PÉREZ-PÉREZ J, BERNINGER F. Global analysis of soil bacterial genera and diversity in response to pH[J]. *Soil Biology and Biochemistry*, 2024, 198: 109552.
- [48] TANG S, MA QX, MARSDEN KA, CHADWICK DR, LUO Y, KUZYAKOV Y, WU LH, JONES DL. Microbial community succession in soil is mainly driven by carbon and nitrogen contents rather than phosphorus and sulphur contents[J]. *Soil Biology and Biochemistry*, 2023, 180: 109019.
- [49] RAO MPN, LUO ZH, DONG ZY, LI Q, LIU BB, GUO SX, NIE GX, LI WJ. Metagenomic analysis further extends the role of *Chloroflexi* in fundamental biogeochemical cycles[J]. *Environmental Research*, 2022, 209: 112888.
- [50] BEHERA S, DAS S. Potential and prospects of *Actinobacteria* in the bioremediation of environmental pollutants: cellular mechanisms and genetic regulations[J]. *Microbiological Research*, 2023, 273: 127399.