



城市绿地微生物及其对城市化的响应

黄鑫榕^{1,2}, 苏晓轩², 周曙仡聃², 朱永官^{1,2}, 杨小茹^{1,2*}

¹福建农林大学生命科学学院, 福建 福州 350002

²中国科学院城市环境研究所, 城市环境与健康重点实验室, 福建 厦门 361021

摘要: 城市绿地微生物的稳定性是城市绿地发挥其重要生态系统功能的重要因素。人类世时代的快速城市化会改变城市绿地土壤理化性质、输入新兴污染物、加剧微生物生态系统潜在风险、改变微生物群落多样性及生态系统功能多样性, 深远地影响了城市绿地的生态系统服务功能。本文综述了城市绿地微生物的特征, 以及城市化进程对城市绿地微生物组(包括土壤、植物叶际和空气)、抗生素抗性基因、病原微生物和稀有物种群落的影响。与自然微生物相比, 城市绿地微生物普遍具有较高的异质性, 受人类活动影响大。同时, 抗生素抗性基因水平以及人类致病菌数量则显著增加, 体现了城市化对城市绿地生态系统健康和功能的扰动。今后研究中应更加关注城市化对于城市绿地微生物的影响, 为其对人群健康影响风险评价提供可靠理论支持。

关键词: 城市化, 城市绿地微生物, 抗生素抗性基因, 病原微生物, 稀有微生物, 再野化

城市化对基础设施、环境健康和人类福祉都产生了深远影响^[1], 具有高效集聚、利用资源的能力, 是人类朝着更高文明形态发展的必经之路。中国城镇人口比例从 1975 年开始迅速上涨, 预计到 2050 年, 中国的城市人口将占据总人口的 80%^[2]。然而, 快速城市化也带来了不可避免的全球公共卫生安全问题。例如, 城市化会加速全球疾病传播, 降低城市生物物种多样性, 包括其丰富度和均匀度^[3]。其中, 微生物多样性降低可能会导致过敏性疾病^[4]、免疫系统的紊乱^[5]、

呼吸系统疾病^[6]等公共健康问题。

城市化进程中, 人们对物质的生产及需求极大地改变了城市土地利用方式、土壤生物多样性等。同时, 城市废弃物的排放影响到当地乃至全球的生物地球化学循环和气候^[3]。由于城市生态系统自我修复能力有限, 高强度的人类活动导致城市生态系统各种系统功能(比如土壤净化及生物地球化学循环功能等)下降, 进而增加了城市居民的健康风险。Pereda 等^[7]研究了城市污染对河流生态系统功能的综合影响发现, 城市污染增加

基金项目: 国家自然科学基金(41977201, 42021005)

*通信作者。Tel: +86-592-6190560; E-mail: xryang@iue.ac.cn

收稿日期: 2021-03-09; 修回日期: 2021-07-01; 网络出版日期: 2021-09-28

了营养物质和污染物浓度, 利于更具抗性和耐受性的物种, 使得河流生态系统的功能如养分吸收或有机物分解受到损害。城市建设、拆除以及地下基础设施(如下水道)的安装和维护等城市化活动正在广泛地、实质性地改变土壤。研究表明, 城市化推动了土壤剖面质地和含碳量的趋同, 这限制了城市土壤提供生态系统服务的潜力^[8]。同样地, 城市大气污染是伴随着快速城市化而来的严重环境问题。研究发现城市化加剧了 $PM_{2.5}$ 污染物的浓度^[9], 长江三角洲地区人口密度每增加 1%, $PM_{2.5}$ 质量浓度就会增加 0.167%^[10]。因此, 我们迫切需要关注城市化对于城市生态系统的影响, 从而找出相应对策, 平衡生态与发展之间的关系, 最大限度地发挥城市化对人类有益的一面。本文综述了城市绿地微生物组(包括土壤、植物叶际和空气)的特征及其对人体健康的影响, 以及城市化进程对城市绿地微生物组结构和功能、抗生素抗性基因、病原微生物以及稀有物种群落的影响, 有助于加深对于城市化驱动下的城市绿地微生物的认识。

1 城市绿地微生物组与人类健康

城市环境作为现代人群工作生活的主要场所, 人群-微生物组-环境要素之间的相互作用最为强烈和复杂^[11]。城市环境被分为“绿色”与“灰色”空间^[12]。通常认为城市绿地是指以自然植被和人工植被为主要存在形态的城市用地^[13], 其中包括了公园绿地、社区公园和防护绿地等城市建设内的绿地, 以及森林公园、风景名胜区和生产绿地等城市建设外的绿地^[14]。作为城市生态系统的重要组成部分, 城市绿地提供了丰富的生态系统服务, 例如吸收大气中的二氧化碳、降低灰尘

和细菌、减少热岛效应和强化元素循环等^[15]。此外, 越来越多研究表明, 城市绿地可以显著减少和预防糖尿病、心血管疾病等心脏代谢性疾病^[16-17], 为城市居民的健康福祉作出了贡献。Maas 等^[18]研究显示城市居民的健康状况与城市绿地在生活环境中所占据的比例显著正相关。因此, 在城市空间规划当中, 城市绿地的开发应处于更重要的地位。

城市绿地微生物群落的稳定性是城市绿地有效地发挥其生态系统功能的关键所在, 图 1 显示了城市绿地微生物组与人体健康之间的关系。目前, 关于城市微生物的研究大都集中在建筑物内部, 例如 Gilbert^[19]很好地综述了城市建筑环境中微生物的进化过程、微生物与宿主之间的相互作用以及微生物暴露对于人体健康的影响。然而, 城市绿地微生物是一个相对较新的领域, 需要研究者将更多的目光投向这里。

1.1 城市绿地土壤微生物组

城市土壤是一个多圈层交汇的复杂生态系统, 维持着重要的社会和生态系统服务^[20-21]。土壤健康的概念不断发展, 从侧重作物生产上放大到包括水质、气候变化和人体健康方面的作用^[22]。城市绿地土壤微生物组在土壤中扮演重要角色, 是最重要的分解者、污染物的净化器、全球变化的调节器、维系地上-地下相互作用的纽带以及活性物质的资源库^[23]。城市绿地土壤微生物与土壤生态系统功能和服务紧密联系, 可作为土壤健康的重要指标^[24], 对人体健康产生深远影响。

相较于不易受到人类干扰的自然土壤微生物, 城市绿地土壤微生物具有较高的异质性。Hui 等^[25]研究了公园土壤微生物, 发现公园土壤微生物多样性显著高于森林土壤, 且公园土壤细菌和

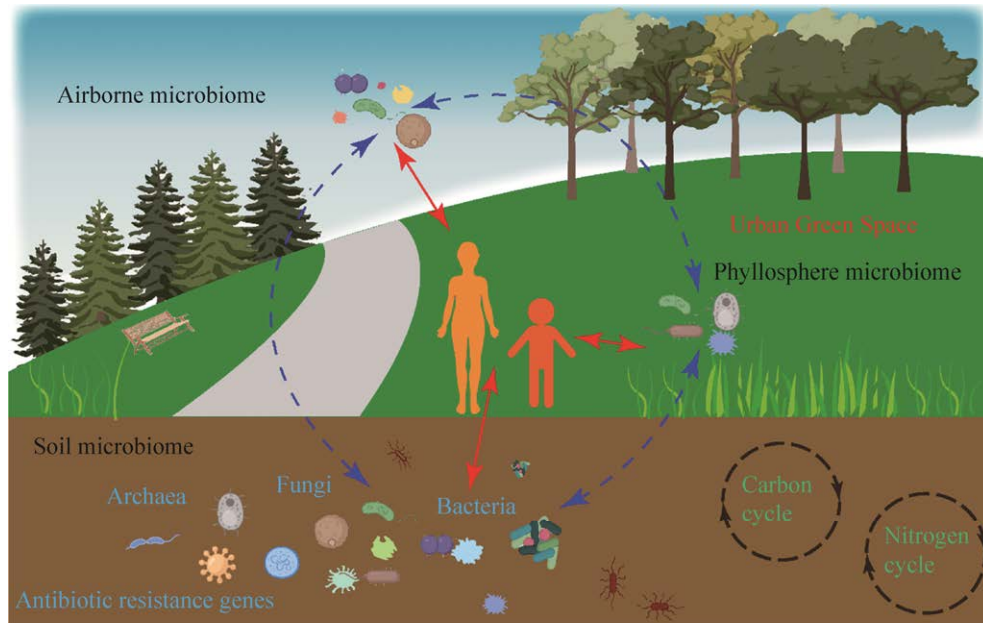


图 1. 城市绿地微生物与人体健康关系示意图

Figure 1. Schematic diagram of the relationships between microorganisms in urban green space and human health.

真菌群落受到公园年龄和植被类型的影响。但是, Wang 等^[26]的研究则发现城市草坪土壤微生物的 α 多样性低于郊区草坪土壤和农村农田土壤。还有研究表明, 土壤细菌群落多样性与植物物种丰富度存在显著正相关^[27]。越来越多的证据表明土壤微生物多样性可以带来巨大的好处, 特别是人体健康方面。一项随机对照的小鼠试验表明, 高生物多样性土壤为小鼠肠道提供了降低焦虑的微生物(例如分泌丁酸盐的细菌)^[28]。Flies 等^[29]认为具有高生物多样性的城市绿地可以减轻城市中日益增长的与免疫功能受损相关的慢性疾病方面的负担。这些研究表明了城市绿地土壤微生物与自然土壤微生物存在显著差异, 其多样性对于城市生态系统以及城市居民健康具有重要影响。但是城市绿地土壤微生物的生物学特征与城市生态系统功能以及人类健康之间的联系还需要进一步研究。

1.2 城市绿地叶际微生物组

据估计, 全球植物叶表面积超过 10^8 km^2 , 每平方公里包含有 10^{16} – 10^{18} 个细菌, 大大超过了植物本身的细胞, 代表着地球上最大的生物表面类型^[30]。这意味着植物叶际是一个潜在的微生物资源库^[31]。

叶际微生物并不像土壤微生物一样普遍存在功能冗余, 因此功能性状相较于土壤来说, 对于人为干扰更为敏感^[32]。Laforest-Lapointe 等^[33]也研究得出, 与人类行为相关的城市非生物和生物条件是叶际微生物群落结构变化的潜在驱动因素。细菌和真菌是与植物相关的微生物群落中的主要形式, 其他群体(例如古细菌、藻类、线虫和原生生物)也具有重要作用^[34]。Smets 等^[35]对比了城市绿地与非城市的叶际微生物, 发现二者的细菌群落具有显著差异, 优势类群发生了巨大的变化。同样地, Jumpponen 等^[36]对比真菌群落的

生物学特征,也得出类似的结论。叶际微生物与其宿主间形成特殊的共生关系,促进植物生长、养分吸收、胁迫耐受性以及对抗原体的抵抗力,有助于系统整体的稳态,这部分微生物被称为植物的核心微生物^[34],易受到微生物、植物宿主和环境之间复杂的相互作用影响。植物叶际并不是一个适宜的栖息地,寡营养以及存在抗菌次级代谢产物的特性^[37]让微生物必须拥有适应逆境的能力。关于叶际微生物的来源问题尚无确切定论,Chi等^[38]研究发现,土壤微生物可以定植于植物根部,然后通过内生运输到达叶际。我们团队最新研究发现,叶际微生物首先源于植物种子自身携带,并从周围环境(例如土壤和空气)得到补充^[39]。叶际是人体微生物与自然微生物交互的一个中转站,许多证据表明,与城市绿化的接触有助于改善人类健康^[40]。但是同时叶际也是人类接触环境抗生素抗性组的重要途径,比如研究人员在城市绿地中检测出超过200种抗生素抗性基因^[41]。总之,叶际微生物受到多方面影响,包括人类活动、植物宿主、外界环境以及微生物,并且叶际微生物来源并不明晰。

1.3 城市绿地空气微生物组

城市微生物并不是孤立存在的,它们可以通过各种运输机制联通,其中空气运输是具有代表性的一种。例如土壤中的细菌、真菌等微生物可以通过风被运送到几百到数千公里的地方^[42]。附着在植物叶表上的微生物,可能因为植物气孔的蒸腾作用、雨水飞溅及气体扰动等过程通过空气传播^[43],因此植物是空气微生物的重要来源^[44]。我们团队通过设计微宇宙实验,发现空气微生物群落的主要来源为土壤及植物叶际^[39],组成比土壤微生物复杂得多。另外,我们也发现城市绿地

空气微生物的优势类群是厚壁菌和变形菌,且季节分布显著,夏季空气微生物多样性显著高于春季^[45]。Mhuireach等^[46]研究了城市公园和附近停车场的空气微生物样本,指出城市绿地植被差异影响城市空气传播的微生物组成。

空气微生物的组成复杂、流动速率快、传播范围广,对人体健康具有一定影响。一方面,农村长大的儿童长期暴露于某些空气传播的微生物,对免疫适应性产生有益影响,哮喘患病率低于城市儿童^[6]。另一方面,城市土壤集约化管理,遭受重金属、抗生素等污染,以及含有动植物的病原体,由此产生的扬尘会对人体健康产生负面影响^[47]。而城市空气微生物的丰富度和多样性较低,影响人类健康^[48]。这些研究体现了空气微生物变化与人体健康存在紧密联系。但是,我们还需要更多实验性的研究来体现这些变化对人类健康的影响,阐明空气微生物丰度、多样性和群落组成如何影响人类健康,以及驱动这些影响背后的免疫学机制。

2 城市化对城市绿地微生物的影响

快速城市化的过程中,高强度人类活动改变了土壤覆盖格局,对土地利用方式产生巨大影响^[49]。研究表明城市化对于土壤生态环境产生了深刻影响,强烈的人类活动会造成土壤容重增大,改变土壤自身化学性质以及加剧土壤污染等^[49-50]。这说明城市化加速了土地利用方式的改变,进而影响了城市绿地微生物的多样性与生态系统功能。近年来,国内外学者针对城市化进程影响城市绿地微生物的各个方面展开研究,为城市化对于人群健康影响的风险提供数据基础和理论支持。

2.1 城市化对绿地微生物群落结构的影响

影响城市绿地微生物群落多样性和结构特征的因素很多。许多研究指出,因城市化过程而产生的土壤性质的差异是城市绿地微生物群落多样性变化的重要因素。朱永官团队调查了中国16个代表性城市公园土壤的微生物群落结构,通过454焦磷酸测序揭示了多种因素影响土壤细菌群落,其中土壤pH值是最重要的驱动因素^[51]。Yan等^[52]以不同环路作为北京市城市化发展的标志,通过高通量测序的方法也得出了相似的结论。另外,工业因素这一衡量城市化的重要指标也被认为是塑造城市绿地微生物的关键驱动力^[53]。一项针对中国上海城市土壤微生物的研究认为,高城市化水平使得土壤细菌也具有高多样性^[54]。这可能是因为城市绿地的集约化管理和城市相对较高的环境污染增加了环境异质性和营养源多样化,为土壤微生物提供了更多样的生态位,从而导致土壤细菌多样性增加。但是处于如“热岛效应”、城市污染、人类扰动和栖息地破碎等环境压力下,城市绿地不同土壤间细菌物种丰富度却没有显著差异^[55]。并且,Abrego等的最新研究发现,真菌群落丰富度和多样性随城市化程度而下降,空气真菌群落对于人类干扰的反应比土壤更为敏感^[56]。由此看来,城市化驱动多种因素对城市绿地微生物群落多样性产生影响,但是主导因素尚不清楚,可能需要结合城市化水平、城市管理方式和地区差异等情况综合考虑。

2.2 城市化对绿地微生物群落系统功能的影响

微生物是驱动土壤元素的生物地球化学循环的引擎^[57-58],这是一个十分复杂的网络,包括了多个步骤。碳、氮、磷、硫的生物地球化学循环为城市绿地植物提供养分,对于生态系统的可

持续性具有重要意义^[59]。例如,有研究表明植物叶际中的细菌有助于固氮^[60],以及具有获取和降解空气有机污染物的能力^[61]。

城市土壤中含有丰富的碳、氮、磷、硫等元素循环功能相关基因^[54],城市绿地微生物功能特征受到了城市化的显著影响。朱永官团队的研究发现农田样本的CNPS循环基因丰度显著低于森林样本,表明密集的农业实践管理导致养分循环的潜力下降^[32]。土地利用类型的变化是土壤和大气之间气体交换的重要驱动力,我们研究团队对比城市、城郊和农村的土壤之间的微生物群落发现,城市化驱动的土地利用变化显著影响了微生物驱动的氮素转化过程,进而改变城市土壤主要生源要素的生物地球化学循环^[26]。这些发现揭示了城市绿地微生物功能多样性,同时城市化驱动下的土地利用变化对于土壤-植物系统中功能基因的分布和丰度存在显著影响。

目前,大部分研究人员使用宏组学(宏基因、宏转录、宏蛋白)或者以微阵列为基础的技术来研究元素的生物地球化学循环。例如GeoChip是一项较为精确且全面的功能基因阵列,可以很好地用于微生物群落的功能多样性和组成研究,探究微生物组成、环境因素和生态系统功能之间的关系^[62]。我们团队开发的基于高通量定量PCR的芯片,即微生物元素循环定量芯片(Quantitative microbial element cycling, QMEC),已经成功运用于土壤和沉积物样品中,能够对元素循环中的微生物功能进行评估和量化^[63]。

2.3 城市化对绿地中抗生素抗性基因的影响

抗生素抗性基因(ARGs)是一种新兴的环境污染物^[64],虽然环境中的ARGs早已存在且广泛分布^[65],但是近年来抗生素在医疗、养殖和农业

上的应用大大提高了对 ARGs 的选择压力。ARGs 可能通过增殖和水平转移等方式在环境中扩散, 进入人类致病菌中, 从而危害人类健康^[66]。我们团队综述了土壤噬菌体介导 ARGs 水平转移的作用机制, 有助于更全面、深入地理解 ARGs 的水平转移, 为通过噬菌体来控制环境抗生素抗性污染提供基础^[67]。

城市化进程影响了 ARGs 的组成与分布。图 2 总结了不同生态系统中 ARGs 的检出数和丰度。我们发现城市绿地土壤中的 ARGs 检出数仅少于农田土壤, 但是高于其他生态系统, 绝对丰度则高于森林土壤和空气中的 ARGs。城市土壤中抗生素抗性基因一直是国内外研究学者关注的热点问题之一。有研究比较了高强度人为活动干扰的城市郊区农田和较少受到干扰的森林叶际和土壤中的 ARGs 和细菌群落, 发现土地利用可能

是形成城市绿地植物抗生素抗性的关键驱动力^[68]。除了城市污水处理厂^[69]、垃圾填埋场^[70]和农业相关系统^[71]等 ARGs 存在的热点区域外, Yan 等^[41]使用高通量定量 PCR 技术对澳大利亚墨尔本地区 40 个城市公园的叶际与土壤样品的 ARGs 进行了分析, 发现无点源污染的城市绿地也是多种 ARGs 的潜在储存库, 工业因素是形成城市绿地耐药基因分布的主要驱动因素, 也是导致 ARGs 水平升高的原因。再生水灌溉也会增加城市绿地的抗生素耐药性, 提高 ARGs 含量^[72]。此外, 城市地区高浓度的重金属与抗生素可能存在协同作用, 二者交叉污染, 加剧了 ARGs 的污染。例如, 研究发现 ARGs 的丰度与抗生素以及 As、Cu、Ni、Cr、Pb 等重金属污染程度呈显著相关, 表明二者复合污染增加了 ARGs 的丰度^[73]。最新的研究发现, 过度消毒产生的三氯生等抗菌成分

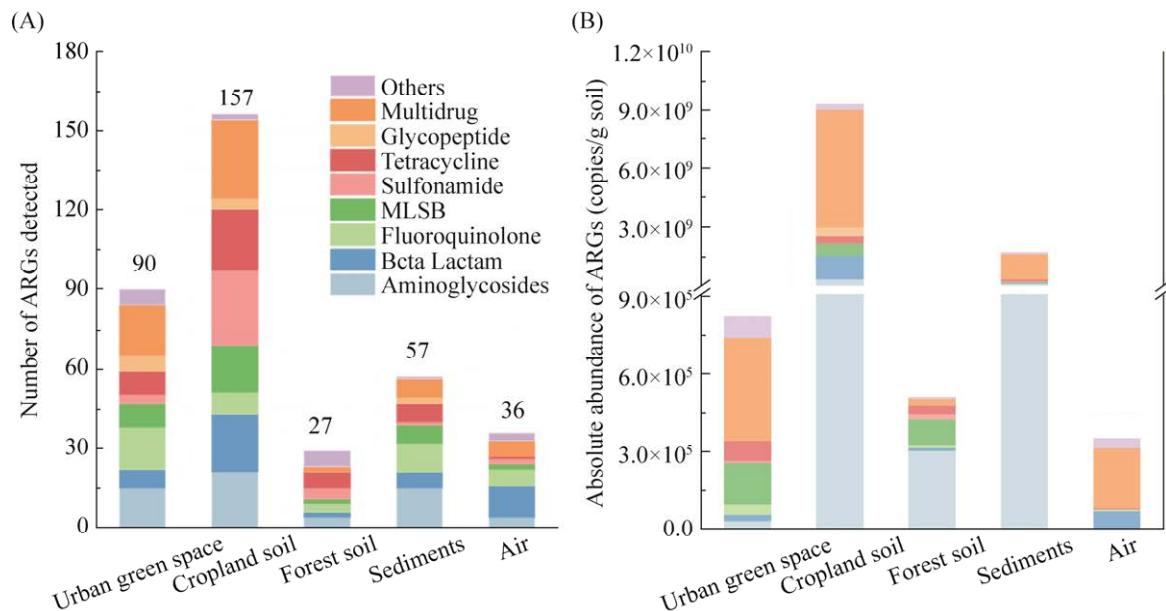


图 2. 不同生态系统中抗生素抗性基因检出数(A)和绝对丰度(B)总结, 包括城市绿地^[79]、农田土壤^[80]、森林土壤^[81]、沉积物^[82]和空气^[83]

Figure 2. A summary of the numbers (A) and absolute abundances (B) of antibiotic resistance genes detected in different ecosystems, including urban green space^[79], farmland soil^[80], forest soil^[81], sediment^[82] and air^[83].

可以通过损伤细菌基因导致突变、提高细菌间接合转移频率以及增加细胞外游离 ARGs 转化频率的方式传播抗生素耐药性^[74]。我们团队研究发现不同施肥方式^[75]、时间^[76]、抗生素浓度^[77]以及土地利用方式^[78]都会对土壤动物微生物中 ARGs 产生显著影响, 提供了 ARGs 在土壤生态系统中广泛传播的潜在迁移机制, 并强调了土壤动物可能在 ARGs 的消减中起着重要作用。因此, 城市绿地中的 ARGs 威胁不容小觑, 需要进一步明确 ARGs 与宿主关系, 以及发生转移的可能性、频率和影响因素, 以阐明 ARGs 和人类健康的关系。

2.4 城市化对绿地病原微生物的影响

环境中病原微生物污染风险评价已成为研究热点^[84], 但我国环境中病原微生物污染状况相关研究仍处于初步阶段。水体、土壤、大气环境及固废(特别是粪便、污水处理厂污泥、医疗垃圾等)等均存在潜在微生物污染^[85-87], Adewoyin 等认为土壤环境、植物等均不为不动杆菌属的天然贮藏库^[88]。城市生态系统中, 潜在病原微生物对人类健康构成了威胁。例如, 人类和动物粪便中含有大量的病原微生物, 如结核病病菌、沙门氏菌、志贺氏菌、霍乱弧菌、隐孢子虫及多种肠道病毒等^[85], 在收集、贮存、运输与土地利用等过程都有可能造成多方面污染, 给疾病传播和发展创造条件。Mourkas 等^[89]的研究发现在面对人为改变的生态时, 基因组可塑性使得某些重要的人畜共患病病原体利用生态位变化, 提高人类感染的潜在风险。Sofa 等^[90]通过宏基因组的方法分析比较了经过城市废水灌溉处理后的意大利南部橄榄园的土壤、木质部汁液和叶际微生物, 发现假单胞菌和不动杆菌属显著增加, 并且土壤、木质部汁液样品比叶际样品中包含的人类潜在病原菌

高得多。因此, 对环境病原微生物污染进行检测十分必要, 特别是城市绿地中的病原微生物, 可以进一步评估城市环境中微生物污染程度及其风险, 与人类福祉息息相关。

由于高灵敏度和特异性, TaqMan 探针荧光定量 PCR (quantitative PCR, qPCR)法被广泛应用于病原微生物污染鉴定。但是常规 qPCR 法通量的限制, 之前的研究只能对少数几种病原微生物进行检测^[91], 需要高通量 qPCR 来实现对复杂环境样品多种病原微生物的快速检测。我们团队建立了粪便和病原微生物污染高通量定量 PCR 检测技术, 图 3 展示了病原菌高通量定量芯片的工作流程。该检测技术已在流域水样的微生物污染检测中成功应用, 并显示了在其他环境(如废水、土壤、空气和粪便)中广泛应用的潜力, 这对于环境中粪便污染源的检测和潜在病原污染物的早期发现及监管具有重要意义^[92]。

2.5 城市化对绿地稀有微生物的影响

微生物群落中具有大量的低丰度分类单元, 由这些微生物组成的部分被称为微生物“稀有生物圈”^[93]。通常, 使用相对丰度低于 0.01%甚至 0.001%作为任意阈值来区分稀有微生物^[94], 而 Jia 等^[95]则建议以多元临界值作为更好的替代方法。稀有微生物种群对于研究城市不同发展阶段土壤中细菌群落的组成具有重要意义^[52], 与土壤生态系统功能呈现显著正相关^[96]。在特定条件下稀有, 但提供最佳生长条件时可以变得丰富, 这类稀有微生物被称为“条件稀有分类群”^[97]。这使得稀有微生物圈构成了一个持久的微生物种子库^[97-98], 微生物多样性大多数存在于稀有微生物中。多样性支撑大量已知和潜在的微生物功能遗传特征。从保险假设^[99]中能够得知高生物多样性

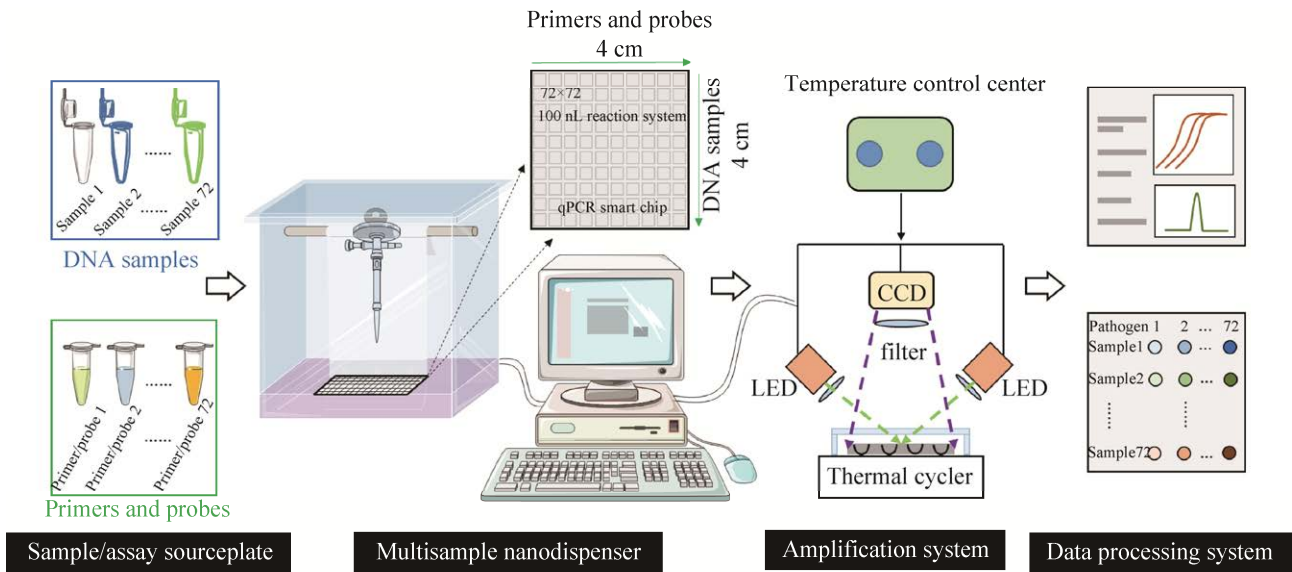


图 3. 病原菌高通量定量芯片工作流程示意图

Figure 3. Workflows of the high-throughput quantitative chip for pathogenic bacteria.

可以通过功能冗余来维持功能多样性, 减弱干扰事件的影响, 这暗示了稀有微生物在维持生态系统健康方面的作用。具有高度多样性以及异常的活跃性等特性使得稀有微生物与生态系统功能比预期更为相关^[100]。Galand 等^[94]研究了北冰洋的海洋细菌和古生物群落发现, 稀有生物圈的生态和生物地理特征与高丰度的代表微生物具有本质区别, 它是特殊甚至独特的。稀有生物圈的补充提供了广泛的生态功能和弹性(冗余和灵活性)库, 提高生态系统功能缓存和稳定性^[101]。

传统的培养技术^[102]可用于富集和回收低丰度微生物, 单细胞基因组学^[103]也能够培养新的稀有微生物, 这对于研究高度多样化的环境具有特别价值。稀有微生物广泛分布于环境且受制于环境, 对于稀有微生物的研究刚刚迈出步伐, 驱动稀有性的过程、繁殖策略、与丰富种的相互作用等一系列问题仍然不明朗。目前主要的研究都是关注群落中的优势种, 稀有微生物通常被删除或者忽略。随着测序等技术的提升, 对于稀有微生物

物深入研究成为可能, 这将增强我们对于微生物生态学更全面的理解。

3 城市化背景下的城市绿地微生物组再野化

城市化进程对于城市绿地微生物的各个方面存在影响, 而城市绿地微生物与人类健康有着千丝万缕的联系。研究表明, 每周在公园、林地等城市绿地活动时间多于 120 min 能够显著改善健康和提升幸福感, 并有可能减少非传染性疾病的流行^[104]。这可能很大程度上得益于城市绿地微生物。因此, 再野化城市绿地微生物对于居民健康具有重要意义。

阿德莱德大学领导的一个研究小组提出微生物组再野化假说, 认为恢复城市绿地中的生物多样性可以再野化环境微生物, 通过微生物的正负免疫调节, 达到有助于预防人类疾病的一种生态系统服务状态^[105]。他们进一步研究发现, 重建

城市绿色空间的植被以创造更多的野生环境条件,使城市微生物更自然、更多样化,这对人类健康大有裨益^[106]。

已有相关研究结果表明,我们可以通过调控城市人群生活与工作环境中的微生物多样性来改变人体微生物组成,从而为降低免疫调控疾病风险提供一种有效的预防性途径。例如 Roslund 等^[107]通过人为干预城市日托中心院子内的土壤微生物多样性,将普通砂石地面的院子改造成天然林地、草皮和植被,使得在院子中玩耍的儿童获得更多元的微生物群系,以及免疫系统调节增强等迹象。Selway 等^[108]让志愿者在城市绿地短期(15–30 min)暴露后,发现皮肤和鼻腔上微生物多样性增加,并且皮肤样本的微生物组成与土壤样本更为相似,而鼻腔样本则更接近于空气样本。Mhuireach 等^[109]研究发现天然林地比人工草地具有更高的微生物多样性,因此可能更适合作为菌剂的来源以调控微生物组。这还是一个亟待深入探究的领域,需要更多的研究数据来提供更直接的证据,但是这仍不失为完善城市生态系统服务功能的重要方向。同时,也说明人们可能需要更多地暴露于城市绿地中,以提高自身免疫力,改善健康和福祉。

4 展望

如今城市化趋势不可阻挡,它可以整合资源,但在为人们提供高效便利的生活方式的同时也带来了一系列的生态问题。城市绿地作为城市生态系统中人们接触自然环境的重要渠道,与人类健康福祉息息相关。而稳定的城市绿地微生物是城市绿地发挥生态功能的基础,对于它的研究显得尤为重要。快速城市化导致了土地利用方式

的改变以及污染的加剧,从而使得土壤理化性质产生差异。这为城市绿地微生物营造了一个特别的生存环境,其群落结构和功能都受到显著影响,同时也影响抗生素抗性基因、病原微生物多样性与丰度。利用宏基因组测序技术、高通量定量芯片技术等各种研究手段能够很好地描述这一特殊生境的微生物特征。

研究城市绿地微生物与人类健康的关系, ARGs 是个适宜的切入点。运用系统的思想去看待 ARGs 在不同城市生态系统中的组成、分布、传播和扩散机制有助于更好地认识二者的关系。例如我们研究团队在土壤-微生物-植物的连续体中来研究微生物和 ARGs 的变化,提供了微生物和 ARGs 影响人类健康的可能途径^[110]。土壤是城市生态系统中受到城市化影响最大的环境要素之一,我们团队将土壤生物与星球健康的概念相结合,系统地阐述了土壤生物如何通过 ARGs 影响星球健康^[111],而未来的研究中需要更多地关注土壤-植物系统(包括植物及其根系周围的土壤环境),通过调控系统中的抗生素抗性基因流以保证星球健康^[112]。现阶段的研究对于 ARGs 的种类和丰度有一定认识,但是如何控制 ARGs 传播,以及如何制定相应标准来评价其健康风险是一大难点。另外,我们对城市绿地微生物污染物(包括病原微生物、耐药微生物和 ARGs)及其对人群健康影响的风险评价的了解还非常有限。城市绿地的微生物组再野化是提高人群健康的重要手段,但如何实际运用以及评估再野化效果是亟待回答的问题。

关于城市化对城市绿地微生物的影响这方面的研究仍然存在很多不足与未知。现有研究大多具区域局限性,需要我们在更大尺度、更具普适性的方面对这些问题加以说明。而且研究大多

采用定量的方法描述微生物特征，集中于相关性研究，对其影响机制知之甚少，这可能需要跨学科整合得以实现。对城市化驱动下的城市绿地微生物展开研究有助于提高城市生态系统的服务功能，缓解城市发展带来的负面效应，给管理者提供科学决策的理论依据，为城市环境生态评估与保护、人类健康与文明发展保驾护航。

参考文献

- [1] Zhu YG, Ioannidis JPA, Li H, Jones KC, Martin FL. Understanding and harnessing the health effects of rapid urbanization in China. *Environmental Science & Technology*, 2011, 45(12): 5099–5104.
- [2] United Nations. World Urbanization Prospects, the 2018 Revision. <https://population.un.org/wup/>. 2020.
- [3] Grimm NB, Faeth SH, Golubiewski NE, Redman CL, Wu JG, Bai XM, Briggs JM. Global change and the ecology of cities. *Science*, 2008, 319(5864): 756–760.
- [4] Hanski I, von Hertzen L, Fyhrquist N, Koskinen K, Torppa K, Laatikainen T, Karisola P, Auvinen P, Paulin L, Makela MJ, Vartiainen E, Kosunen TU, Alenius H, Haahtela T. Environmental biodiversity, human microbiota, and allergy are interrelated. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 2012, 109(21): 8334–8339.
- [5] Rook GAW. Review series on helminths, immune modulation and the hygiene hypothesis: The broader implications of the hygiene hypothesis. *Immunology*, 2009, 126(1): 3–11.
- [6] Ege MJ, Mayer M, Normand AC, Genuneit J, Cookson WOCM, Braun-Fahrlander C, Heederik D, Piarroux R, von Mutius E, Group GT2S. Exposure to environmental microorganisms and childhood asthma. *The New England Journal of Medicine*, 2011, 364(8): 701–709.
- [7] Pereda O, von Schiller D, García-Baquero G, Mor JR, Acuña V, Sabater S, Elozegi A. Combined effects of urban pollution and hydrological stress on ecosystem functions of Mediterranean streams. *Science of the Total Environment*, 2021, 753: 141971.
- [8] Herrmann DL, Schifman LA, Shuster WD. Urbanization drives convergence in soil profile texture and carbon content. *Environmental Research Letters*, 2020, 15(11): 114001.
- [9] Zhou CS, Chen J, Wang SJ. Examining the effects of socioeconomic development on fine particulate matter (PM_{2.5}) in China's cities using spatial regression and the geographical detector technique. *Science of the Total Environment*, 2018, 619/620: 436–445.
- [10] Lou CR, Liu HY, Li YF, Li YL. Socioeconomic drivers of PM_{2.5} in the accumulation phase of air pollution episodes in the Yangtze River Delta of China. *International Journal of Environmental Research and Public Health*, 2016, 13(10): 928.
- [11] Su JQ, An XL, Hu AY, Zhu YG. Advances and challenges in biosafety research for urban environments. *Environmental Science*, 2021, 6: <https://doi.org/10.13227/j.hjcx.202011054>. (in Chinese)
苏建强, 安新丽, 胡安谊, 朱永官. 城市环境生物安全研究的进展与挑战. *环境科学*, 2021, 6: <https://doi.org/10.13227/j.hjcx.202011054>.
- [12] Hunter AJ, Luck GW. Defining and measuring the social-ecological quality of urban greenspace: a semi-systematic review. *Urban Ecosystems*, 2015, 18(4): 1139–1163.
- [13] Tu XY, Huang GL, Wu JG. Review of the relationship between urban greenspace accessibility and human well-being. *Acta Ecologica Sinica*, 2019, 39(2): 421–431. (in Chinese)
屠星月, 黄甘霖, 邬建国. 城市绿地可达性和居民福祉关系研究综述. *生态学报*, 2019, 39(2): 421–431.
- [14] 中国建筑工业出版社. 城市绿地分类标准 CJJ/T 85-2017. 北京: 中国建筑工业出版社, 2010.
- [15] Groffman PM, Williams CO, Pouyat RV, Band LE, Yesilonis ID. Nitrate leaching and nitrous oxide flux in urban forests and grasslands. *Journal of Environmental Quality*, 2009, 38(5): 1848–1860.
- [16] Seo S, Choi S, Kim K, Kim SM, Park SM. Association between urban green space and the risk of cardiovascular disease: a longitudinal study in seven Korean metropolitan areas. *Environment International*, 2019, 125: 51–57.
- [17] Astell-Burt T, Feng XQ. Urban green space, tree canopy and prevention of cardiometabolic diseases: a multilevel longitudinal study of 46 786 Australians. *International Journal of Epidemiology*, 2020, 49(3): 926–933.
- [18] Maas J. Green space, urbanity, and health: how strong is the

- relation? *Journal of Epidemiology & Community Health*, 2006, 60(7): 587–592.
- [19] Gilbert JA, Stephens B. Microbiology of the built environment. *Nature Reviews Microbiology*, 2018, 16(11): 661–670.
- [20] Baveye PC, Baveye J, Gowdy J. Soil “ecosystem” services and natural capital: critical appraisal of research on uncertain ground. *Frontiers in Environmental Science*, 2016, 4: 41. DOI:10.3389/fenvs.2016.00041.
- [21] Blum WEH. Functions of soil for society and the environment. *Reviews in Environmental Science and Bio/Technology*, 2005, 4(3): 75–79.
- [22] Lehmann J, Bossio DA, Kögel-Knabner I, Rillig MC. The concept and future prospects of soil health. *Nature Reviews Earth & Environment*, 2020, 1(10): 544–553.
- [23] Zhu YG, Shen RF, He JZ, Wang YF, Han XG, Jia ZJ. China soil microbiome initiative: progress and perspective. *Bulletin of Chinese Academy of Sciences*, 2017, 32(6): 554–565, 542. (in Chinese)
朱永官, 沈仁芳, 贺纪正, 王艳芬, 韩兴国, 贾仲君. 中国土壤微生物组: 进展与展望. 中国科学院院刊, 2017, 32(6): 554–565, 542.
- [24] Zhu YG, Peng JJ, Wei Z, Shen QR, Zhang FS. Linking the soil microbiome to soil health. *Scientia Sinica: Vitae*, 2021, 51(1): 1–11. (in Chinese)
朱永官, 彭静静, 韦中, 沈其荣, 张福锁. 土壤微生物组与土壤健康. 中国科学: 生命科学, 2021, 51(1): 1–11.
- [25] Hui N, Jumpponen A, Francini G, Kotze DJ, Liu XX, Romantschuk M, Strömmer R, Setälä H. Soil microbial communities are shaped by vegetation type and park age in cities under cold climate. *Environmental Microbiology*, 2017, 19(3): 1281–1295.
- [26] Wang HT, Marshall CW, Cheng MY, Xu HJ, Li H, Yang XR, Zheng TL. Changes in land use driven by urbanization impact nitrogen cycling and the microbial community composition in soils. *Scientific Reports*, 2017, 7: 44049.
- [27] Baruch Z, Liddicoat C, Cando-Dumancela C, Laws M, Morelli H, Weinstein P, Young JM, Breed MF. Increased plant species richness associates with greater soil bacterial diversity in urban green spaces. *Environmental Research*, 2021, 196: 110425.
- [28] Liddicoat C, Sydnor H, Cando-Dumancela C, Dresken R, Liu JJ, Gellie NJC, Mills JG, Young JM, Weyrich LS, Hutchinson MR, Weinstein P, Breed MF. Naturally-diverse airborne environmental microbial exposures modulate the gut microbiome and may provide anxiolytic benefits in mice. *Science of the Total Environment*, 2020, 701: 134684.
- [29] Flies EJ, Skelly C, Negi SS, Prabhakaran P, Liu QY, Liu KK, Goldizen FC, Lease C, Weinstein P. Biodiverse green spaces: a prescription for global urban health. *Frontiers in Ecology and the Environment*, 2017, 15(9): 510–516.
- [30] Peñuelas J, Terradas J. The foliar microbiome. *Trends in Plant Science*, 2014, 19(5): 278–280.
- [31] Vorholt JA. Microbial life in the phyllosphere. *Nature Reviews Microbiology*, 2012, 10(12): 828–840.
- [32] Xiang Q, Chen QL, Zhu D, Yang XR, Qiao M, Hu HW, Zhu YG. Microbial functional traits in phyllosphere are more sensitive to anthropogenic disturbance than in soil. *Environmental Pollution*, 2020, 265: 114954.
- [33] Laforest-Lapointe I, Messier C, Kembel SW. Tree leaf bacterial community structure and diversity differ along a gradient of urban intensity. *mSystems*, 2017, 2(6): e00087–17.
- [34] Trivedi P, Leach JE, Tringe SG, Sa TM, Singh BK. Plant–microbiome interactions: from community assembly to plant health. *Nature Reviews Microbiology*, 2020, 18(11): 607–621.
- [35] Smets W, Wuyts K, Oerlemans E, Wuyts S, Denys S, Samson R, Lebeer S. Impact of urban land use on the bacterial phyllosphere of ivy (*Hedera* sp.). *Atmospheric Environment*, 2016, 147: 376–383.
- [36] Jumpponen A, Jones KL. Seasonally dynamic fungal communities in the *Quercus macrocarpa* phyllosphere differ between urban and nonurban environments. *New Phytologist*, 2010, 186(2): 496–513.
- [37] Ruiz-Pérez CA, Restrepo S, Zambrano MM. Microbial and functional diversity within the phyllosphere of *Espeletia* species in an Andean high-mountain ecosystem. *Applied and Environmental Microbiology*, 2016, 82(6): 1807–1817.
- [38] Chi F, Shen SH, Cheng HP, Jing YX, Yanni YG, Dazzo FB. Ascending migration of endophytic rhizobia, from roots to leaves, inside rice plants and assessment of benefits to rice growth physiology. *Applied and Environmental Microbiology*, 2005, 71(11): 7271–7278.
- [39] Zhou SYD, Li H, Giles M, Neilson R, Yang XR, Su JQ. Microbial flow within an air–phyllosphere–soil continuum.

- Frontiers in Microbiology*, 2021, 11: 615481. DOI:10.3389/fmicb.2020.615481.
- [40] Kondo M, Fluehr J, McKeon T, Branas C. Urban green space and its impact on human health. *International Journal of Environmental Research and Public Health*, 2018, 15(3): 445.
- [41] Yan ZZ, Chen QL, Zhang YJ, He JZ, Hu HW. Antibiotic resistance in urban green spaces mirrors the pattern of industrial distribution. *Environment International*, 2019, 132: 105106.
- [42] Brown JKM, Hovmøller MS. Aerial dispersal of pathogens on the global and continental scales and its impact on plant disease. *Science*, 2002, 297(5581): 537–541.
- [43] Lighthart B, Shaffer BT, Frisch AS, Paterno D. Atmospheric culturable bacteria associated with meteorological conditions at a summer-time site in the mid-Willamette Valley, Oregon. *Aerobiologia*, 2009, 25(4): 285–295.
- [44] Bowers RM, Sullivan AP, Costello EK, Collett JL, Knight R, Fierer N. Sources of bacteria in outdoor air across cities in the Midwestern United States. *Applied and Environmental Microbiology*, 2011, 77(18): 6350–6356.
- [45] Li H, Zhou XY, Yang XR, Zhu YG, Hong YW, Su JQ. Spatial and seasonal variation of the airborne microbiome in a rapidly developing City of China. *Science of the Total Environment*, 2019, 665: 61–68.
- [46] Mhuireach G, Johnson BR, Altrichter AE, Ladau J, Meadow JF, Pollard KS, Green JL. Urban greenness influences airborne bacterial community composition. *Science of the Total Environment*, 2016, 571: 680–687.
- [47] Sprigg WA, Nickovic S, Galgiani JN, Pejanovic G, Petkovic S, Vujadinovic M, Vukovic A, Dacic M, DiBiase S, Prasad A, El-Askary H. Regional dust storm modeling for health services: The case of valley fever. *Aeolian Research*, 2014, 14: 53–73.
- [48] Flies EJ, Clarke LJ, Brook BW, Jones P. Urbanisation reduces the abundance and diversity of airborne microbes - but what does that mean for our health? A systematic review. *Science of the Total Environment*, 2020, 738: 140337.
- [49] Xie T, Hou Y, Chen WP, Wang ME, Lü SD, Li XZ. Impact of urbanization on the soil ecological environment: a review. *Acta Ecologica Sinica*, 2019, 39(4): 1154–1164. (in Chinese) 谢天, 侯鹰, 陈卫平, 王美娥, 吕斯丹, 李勛之. 城市化对土壤生态环境的影响研究进展. *生态学报*, 2019, 39(4): 1154–1164.
- [50] Zhang GL, Zhu YG, Fu BJ. Quality changes of soils in urban and suburban areas and its eco-environmental impacts—A review. *Acta Ecologica Sinica*, 2003, 23(3): 539–546. (in Chinese) 张甘霖, 朱永官, 傅伯杰. 城市土壤质量演变及其生态环境效应. *生态学报*, 2003, 23(3): 539–546.
- [51] Xu HJ, Li S, Su JQ, Nie SA, Gibson V, Li H, Zhu YG. Does urbanization shape bacterial community composition in urban park soils? A case study in 16 representative Chinese cities based on the pyrosequencing method. *FEMS Microbiology Ecology*, 2014, 87(1): 182–192.
- [52] Yan B, Li JS, Xiao NW, Qi Y, Fu G, Liu GH, Qiao MP. Urban-development-induced changes in the diversity and composition of the soil bacterial community in Beijing. *Scientific Reports*, 2016, 6: 38811.
- [53] Yan ZZ, Chen QL, Zhang YJ, He JZ, Hu HW. Industrial development as a key factor explaining variances in soil and grass phyllosphere microbiomes in urban green spaces. *Environmental Pollution*, 2020, 261: 114201.
- [54] Wang X, Wu J, Kumari D. Composition and functional genes analysis of bacterial communities from urban Parks of Shanghai, China and their role in ecosystem functionality. *Landscape and Urban Planning*, 2018, 177: 83–91.
- [55] Reese AT, Savage A, Youngsteadt E, McGuire KL, Kolling A, Watkins O, Frank SD, Dunn RR. Urban stress is associated with variation in microbial species composition—but not richness—in Manhattan. *The ISME Journal*, 2016, 10(3): 751–760.
- [56] Abrego N, Crosier B, Somervuo P, Ivanova N, Abrahamyan A, Abdi A, Hämäläinen K, Junninen K, Maunula M, Purhonen J, Ovaskainen O. Fungal communities decline with urbanization—more in air than in soil. *The ISME Journal*, 2020, 14(11): 2806–2815.
- [57] He JZ, Zhang LM. Key processes and microbial mechanisms of soil nitrogen transformation. *Microbiology China*, 2013, 40(1): 98–108. (in Chinese) 贺纪正, 张丽梅. 土壤氮素转化的关键微生物过程及机制. *微生物学通报*, 2013, 40(1): 98–108.
- [58] Falkowski PG, Fenchel T, Delong EF. The microbial engines that drive Earth's biogeochemical cycles. *Science*, 2008, 320(5879): 1034–1039.
- [59] Xue K, Wu LY, Deng Y, He ZL, Van Nostrand J, Robertson

- PG, Schmidt TM, Zhou JZ. Functional gene differences in soil microbial communities from conventional, low-input, and organic farmlands. *Applied and Environmental Microbiology*, 2013, 79(4): 1284–1292.
- [60] Fürnkranz M, Wanek W, Richter A, Abell G, Rasche F, Sessitsch A. Nitrogen fixation by phyllosphere bacteria associated with higher plants and their colonizing epiphytes of a tropical lowland rainforest of Costa Rica. *The ISME Journal*, 2008, 2(5): 561–570.
- [61] Sandhu A, Halverson LJ, Beattie GA. Bacterial degradation of airborne phenol in the phyllosphere. *Environmental Microbiology*, 2007, 9(2): 383–392.
- [62] Tu QC, Yu H, He ZL, Deng Y, Wu LY, van Nostrand JD, Zhou AF, Voordeckers J, Lee YJ, Qin YJ, Hemme CL, Shi Z, Xue K, Yuan T, Wang AJ, Zhou JZ. GeoChip 4: a functional gene-array-based high-throughput environmental technology for microbial community analysis. *Molecular Ecology Resources*, 2014, 14(5): 914–928.
- [63] Zheng BX, Zhu YG, Sardans J, Peñuelas J, Su JQ. QMEC: a tool for high-throughput quantitative assessment of microbial functional potential in C, N, P, and S biogeochemical cycling. *Science China Life Sciences*, 2018, 61(12): 1451–1462.
- [64] Zhu YG, Johnson TA, Su JQ, Qiao M, Guo GX, Stedtfeld RD, Hashsham SA, Tiedje JM. Diverse and abundant antibiotic resistance genes in Chinese swine farms. *Proceedings of the National Academy of the Sciences of the United States of America*, 2013, 110(9): 3435–3440.
- [65] D'Costa VM, McGrann KM, Hughes DW, Wright GD. Sampling the antibiotic resistome. *Science*, 2006, 311(5759): 374–377.
- [66] Li HZ, Zhang DD, Yang K, An XL, Pu Q, Lin SM, Su JQ, Cui L. Phenotypic tracking of antibiotic resistance spread via transformation from environment to clinic by reverse D2O single-cell Raman probing. *Analytical Chemistry*, 2020, 92(23): 15472–15479.
- [67] Chen ML, An XL, Yang K, Zhu YG. Soil phage and their mediated horizontal transfer of antibiotic resistance genes: A review. *Chinese Journal of Applied Ecology*, <https://doi.org/10.13287/j.1001-9332.202106.031>. (in Chinese)
陈莫莲, 安新丽, 杨凯, 朱永官. 土壤噬菌体及其介导的抗生素抗性基因水平转移研究进展. *应用生态学报*, <https://doi.org/10.13287/j.1001-9332.202106.031>.
- [68] Xiang Q, Zhu D, Giles M, Neilson R, Yang XR, Qiao M, Chen QL. Agricultural activities affect the pattern of the resistome within the phyllosphere microbiome in peri-urban environments. *Journal of Hazardous Materials*, 2020, 382: 121068.
- [69] Pruden A. Balancing water sustainability and public health goals in the face of growing concerns about antibiotic resistance. *Environmental Science & Technology*, 2014, 48(1): 5–14.
- [70] Chen QL, Li H, Zhou XY, Zhao Y, Su JQ, Zhang X, Huang FY. An underappreciated hotspot of antibiotic resistance: The groundwater near the municipal solid waste landfill. *The Science of the Total Environment*, 2017, 609: 966–973.
- [71] Mafiz AI, Perera LN, He YS, Zhang W, Xiao SJ, Hao WL, Sun S, Zhou KQ, Zhang YF. Case study on the soil antibiotic resistome in an urban community garden. *International Journal of Antimicrobial Agents*, 2018, 52(2): 241–250.
- [72] Wang FH, Qiao M, Su JQ, Chen Z, Zhou X, Zhu YG. High throughput profiling of antibiotic resistance genes in urban park soils with reclaimed water irrigation. *Environmental Science & Technology*, 2014, 48(16): 9079–9085.
- [73] Hu HW, Wang JT, Li J, Shi XZ, Ma YB, Chen DL, He JZ. Long-term nickel contamination increases the occurrence of antibiotic resistance genes in agricultural soils. *Environmental Science & Technology*, 2017, 51(2): 790–800.
- [74] Lu J, Guo JH. Disinfection spreads antimicrobial resistance. *Science*, 2021, 371(6528): 474.1–474.
- [75] Zheng F, Zhu D, Giles M, Daniell T, Neilson R, Zhu YG, Yang XR. Mineral and organic fertilization alters the microbiome of a soil nematode *Dorylaimus stagnalis* and its resistome. *Science of the Total Environment*, 2019, 680: 70–78.
- [76] Zheng F, Bi QF, Giles M, Neilson R, Chen QL, Lin XY, Zhu YG, Yang XR. Fates of antibiotic resistance genes in the gut microbiome from different soil fauna under long-term fertilization. *Environmental Science & Technology*, 2021, 55(1): 423–432.
- [77] Zhou SYD, Zhu D, Giles M, Daniell T, Neilson R, Yang XR. Does reduced usage of antibiotics in livestock production mitigate the spread of antibiotic resistance in soil, earthworm guts, and the phyllosphere? *Environment International*, 2020, 136: 105359.

- [78] Zhu D, Chen QL, Li H, Yang XR, Christie P, Ke X, Zhu YG. Land use influences antibiotic resistance in the microbiome of soil collembolans *Orchesellides sinensis*. *Environmental Science & Technology*, 2018, 52(24): 14088–14098.
- [79] Zheng YC, Yu S, Wang GQ, Xie FC, Xu HF, Du SD, Zhao HT, Sang XT, Lu JZ, Jiang WJ. Comparative microbial antibiotic resistome between urban and deep forest environments. *Environmental Microbiology Reports*, 2021, 13(4): 503–508.
- [80] Huang FY, Zhou SYD, Wang JN, Su JQ, Li H. Profiling of antibiotic resistance genes in different croplands. *Environmental Science*, 2021, 42(6): <https://doi.org/10.13227/j.hjck.202009091>. (in Chinese)
黄福义, 周曙屹, 王佳妮, 苏建强, 李虎. 不同作物农田土壤抗生素抗性基因多样性. 2021, 42(6): 环境科学, <https://doi.org/10.13227/j.hjck.202009091>.
- [81] Song MK, Song DD, Jiang LF, Zhang DY, Sun YT, Chen GE, Xu HJ, Mei WP, Li YT, Luo CL, Zhang G. Large-scale biogeographical patterns of antibiotic resistome in the forest soils across China. *Journal of Hazardous Materials*, 2021, 403: 123990.
- [82] Huang FY, Yang K, Zhang ZX, Su JQ, Zhu YG, Zhang X. Effects of microplastics on antibiotic resistance genes in estuarine sediments. *Environmental Science*, 2019, 40(5): 2234–2239. (in Chinese)
黄福义, 杨凯, 张子兴, 苏建强, 朱永官, 张娴. 微塑料对河口沉积物抗生素抗性基因的影响. 环境科学, 2019, 40(5): 2234–2239.
- [83] Zhu GB, Wang XM, Yang T, Su JQ, Qin Y, Wang SY, Gillings M, Wang C, Ju F, Lan BR, Liu CL, Li H, Long XE, Wang XM, Jetten MSM, Wang ZF, Zhu YG. Air pollution could drive global dissemination of antibiotic resistance genes. *The ISME Journal*, 2021, 15(1): 270–281.
- [84] Zhang JF, Mauzerall DL, Zhu T, Liang S, Ezzati M, Remais JV. Environmental health in China: progress towards clean air and safe water. *The Lancet*, 2010, 375(9720): 1110–1119.
- [85] 世界卫生组织. 上海市供水调度监测中心, 上海交通大学译. 饮用水水质准则. 上海: 上海交通大学出版社, 2014: 446.
- [86] Li B, Ju F, Cai L, Zhang T. Profile and fate of bacterial pathogens in sewage treatment plants revealed by high-throughput metagenomic approach. *Environmental Science & Technology*, 2015, 49(17): 10492–10502.
- [87] Chen E, Wan D, Chu KC, Xu SQ, Zhang N. The monitoring and research of airborne microbe pollution. *Environmental Monitoring in China*, 2014, 30(4): 171–178. (in Chinese)
陈镔, 万东, 褚可成, 许淑青, 张宁. 空气微生物污染的监测及研究进展. 中国环境监测, 2014, 30(4): 171–178.
- [88] Adewoyin MA, Okoh AI. The natural environment as a reservoir of pathogenic and non-pathogenic *Acinetobacter* species. *Reviews on Environmental Health*, 2018, 33(3): 265–272.
- [89] Mourkas E, Taylor AJ, Méric G, Bayliss SC, Pascoe B, Mageiros L, Calland JK, Hitchings MD, Ridley A, Vidal A, Forbes KJ, Strachan NJC, Parker CT, Parkhill J, Jolley KA, Cody AJ, Maiden MCJ, Kelly DJ, Sheppard SK. Agricultural intensification and the evolution of host specialism in the enteric pathogen *Campylobacter jejuni*. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 2020, 117(20): 11018–11028.
- [90] Sofo A, Mininni AN, Fausto C, Scagliola M, Crecchio C, Xiloyannis C, Dichio B. Evaluation of the possible persistence of potential human pathogenic bacteria in olive orchards irrigated with treated urban wastewater. *Science of the Total Environment*, 2019, 658: 763–767.
- [91] Li X. A novel microbial source tracking microarray for pathogen detection and fecal source identification in environmental systems. *Environmental Science & Technology*, 2015, 49(12): 7319–7329.
- [92] An XL, Wang JY, Pu Q, Li H, Pan T, Li HQ, Pan FX, Su JQ. High-throughput diagnosis of human pathogens and fecal contamination in marine recreational water. *Environmental Research*, 2020, 190: 109982.
- [93] Sogin ML, Morrison HG, Huber JA, Welch DM, Huse SM, Neal PR, Arrieta JM, Herndl GJ. Microbial diversity in the deep sea and the underexplored “rare biosphere”. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 2006, 103(32): 12115–12120.
- [94] Galand PE, Casamayor EO, Kirchman DL, Lovejoy C. Ecology of the rare microbial biosphere of the Arctic Ocean. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 2009, 106(52): 22427–22432.
- [95] Jia X, Dini-Andreote F, Falcão Salles J. Community assembly processes of the microbial rare biosphere. *Trends in Microbiology*, 2018, 26(9): 738–747.
- [96] Chen QL, Ding J, Zhu D, Hu HW, Delgado-Baquerizo M,

- Ma YB, He JZ, Zhu YG. Rare microbial taxa as the major drivers of ecosystem multifunctionality in long-term fertilized soils. *Soil Biology and Biochemistry*, 2020, 141: 107686.
- [97] Shade A, Jones SE, Caporaso JG, Handelsman J, Knight R, Fierer N, Gilbert JA. Conditionally rare taxa disproportionately contribute to temporal changes in microbial diversity. *mBio*, 2014, 5(4): e01371–e01314.
- [98] Pedrós-Alió C. The rare bacterial biosphere. *Annual Review of Marine Science*, 2012, 4(1): 449–466.
- [99] Yachi S, Loreau M. Biodiversity and ecosystem productivity in a fluctuating environment: The insurance hypothesis. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 1999, 96(4): 1463–1468.
- [100] Pascoal F, Costa R, Magalhães C. The microbial rare biosphere: current concepts, methods and ecological principles. *FEMS Microbiology Ecology*, 2021, 97(1): fiaa227.
- [101] Lynch MDJ, Neufeld JD. Ecology and exploration of the rare biosphere. *Nature Reviews Microbiology*, 2015, 13(4): 217–229.
- [102] Hugenholtz P, Goebel BM, Pace NR. Impact of culture-independent studies on the emerging phylogenetic view of bacterial diversity. *Journal of Bacteriology*, 1998, 180(18): 4765–4774.
- [103] Blainey PC. The future is now: single-cell genomics of bacteria and Archaea. *FEMS Microbiology Reviews*, 2013, 37(3): 407–427.
- [104] White MP, Alcock I, Grellier J, Wheeler BW, Hartig T, Warber SL, Bone A, Depledge MH, Fleming LE. Spending at least 120 minutes a week in nature is associated with good health and wellbeing. *Scientific Reports*, 2019, 9: 7730.
- [105] Mills JG, Weinstein P, Gellie NJC, Weyrich LS, Lowe AJ, Breed MF. Urban habitat restoration provides a human health benefit through microbiome rewilding: the Microbiome Rewilding Hypothesis. *Restoration Ecology*, 2017, 25(6): 866–872.
- [106] Mills JG, Bissett A, Gellie NJC, Lowe AJ, Selway CA, Thomas T, Weinstein P, Weyrich LS, Breed MF. Revegetation of urban green space rewilds soil microbiotas with implications for human health and urban design. *Restoration Ecology*, 2020, 28: S322–S334.
- [107] Roslund MI, Puhakka R, Grönroos M, Nurminen N, Oikarinen S, Gazali AM, Cinek O, Kramná L, Siter N, Vari HK, Soininen L, Parajuli A, Rajaniemi J, Kinnunen T, Laitinen OH, Hyöty H, Sinkkonen A, Group AR. Biodiversity intervention enhances immune regulation and health-associated commensal microbiota among daycare children. *Science Advances*, 2020, 6(42): eaba2578. DOI:10.1126/sciadv.aba2578.
- [108] Selway CA, Mills JG, Weinstein P, Skelly C, Yadav S, Lowe A, Breed MF, Weyrich LS. Transfer of environmental microbes to the skin and respiratory tract of humans after urban green space exposure. *Environment International*, 2020, 145: 106084.
- [109] Mhuireach GÁ, Betancourt-Román CM, Green JL, Johnson BR. Spatiotemporal controls on the urban aerobiome. *Frontiers in Ecology and Evolution*, 2019, 7: 43. DOI:10.3389/fevo.2019.00043.
- [110] Zhou SYD, Zhang Q, Neilson R, Giles M, Li H, Yang XR, Su JQ, Zhu YG. Vertical distribution of antibiotic resistance genes in an urban green facade. *Environment International*, 2021, 152: 106502.
- [111] Zhu YG, Zhao Y, Zhu D, Gillings M, Penuelas J, Ok YS, Capon A, Banwart S. Soil biota, antimicrobial resistance and planetary health. *Environment International*, 2019, 131: 105059.
- [112] Zhu D, Chen QL, Ding J, Wang YF, Cui HL, Zhu YG. Antibiotic resistance genes in the soil ecosystem and planetary health: Progress and prospect. *Scientia Sinica Vitae*, 2019, 49(12): 1652–1663.

Review on the microorganisms in urban green space and their response to urbanization

Xinrong Huang^{1,2}, Xiaoxuan Su², Shuyidan Zhou², Yongguan Zhu^{1,2}, Xiaoru Yang^{1,2*}

¹ College of Life Sciences, Fujian Agriculture and Forestry University, Fuzhou 350002, Fujian Province, China

² Key Laboratory of Urban Environment and Health, Institute of Urban Environment, Chinese Academy of Sciences, Xiamen 361021, Fujian Province, China

Abstract: Stability in microorganisms of urban green space (UGS) is a key factor to maintain its functioning of ecosystems. Rapid urbanization in the Anthropocene era would change soil physical and chemical properties of UGS, input emerging contaminants, aggravate the potential risk of microbial ecosystem and alter the diversities of microbial community and ecosystem function. These will further influence the service functions of UGS ecosystem. This article reviews the characteristics of UGS microorganisms, and the effects of urbanization on the UGS microbiome including soil, phyllosphere and air; antibiotic resistance genes (ARGs); pathogenic microorganisms; and rare species. Compared with the nature-derived microbes, UGS microorganisms generally have a higher heterogeneity, and are greatly affected by human activities. In the meantime, the level of ARGs and the number of human pathogenic bacteria have increased significantly, reflecting the disturbance of urbanization to the health and function of UGS ecosystems. We suggest that more attention to the impact of urbanization on microorganisms of UGS should be paid in future research, and to provide reliable theoretical supports for the risk assessment on human health.

Keywords: urbanization, urban green space microorganism, antibiotic resistance genes, pathogenic microorganisms, rare microbial species, rewilding

(本文责编: 李磊)

Supported by the National Natural Science Foundation of China (41977201, 42021005)

*Corresponding author. Tel: +86-592-6190560; E-mail: xryang@iue.ac.cn

Received: 9 March 2021; Revised: 1 July 2021; Published online: 28 September 2021